© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

LX, 1910, p. 464—477.) — Sechster Nachtrag zur Pilzflora des Sonntagberges (N.-Ö.). 1904. (Ebendort, LXV, 1915, p. 79—104.) — Sechster Nachtrag zur Pilzflora des Sonntagberges (N.-Ö.). 1914. 1. Fortsetzung. (Ebendort, LXV, 1915, p. 159—184.) — Sechster Nachtrag zur Pilzflora des Sonntagberges (N.-Ö.). 1914. 2. Fortsetzung. (Ebendort, LXV, 1915, p. 208—227.) — Siebenter Nachtrag zur Pilzflora des Sonntagberges (N.-Ö.). 1917. (Ebendort, LXVIII, 1918, p. 97—123.) — Siebenter Nachtrag zur Pilzflora des Sonntagberges (N.-Ö.). 1917. Schluß. (Ebendort, LXIX, 1919, p. 355—385.) — Achter Nachtrag zur Pilzflora des Sonntagberges (N.-Ö.). 1923. Fortsetzung und Schluß. (Ebendort, LXXIII, 1923 p. 223—247.)

Streitfragen zur Phylogenie der Equiden.

Von **Otto Antonius.**

(Mit 2 Textabbildungen.)

Vortrag in der Versammlung der Sektion für Paläontologie und Abstammungslehre am 15. II. 1928; eingelaufen am 21. IV. 1928.)

In den letzten Jahren ist eine Anzahl Arbeiten über stammesgeschichtliche Fragen aus der Gruppe der Equiden erschienen, die z. T. geeignet sind, unsere Ansichten über das „Paradepferd der Deszendenztheorie" zu modifizieren und manche Frage in einem anderen Lichte erscheinen zu lassen als bisher.

Nur in sehr beschränktem Maße gilt dies freilich von der nach dem Zeitpunkt ihres Erscheinens zuerst zu erwähnenden Studie von J. U. Duerst, Neue Funde subfossiler Pferdereste in der Schweiz usw. (1). Ich glaube, das Urteil über den persönlich gehässigen Ton dieser ausschließlich gegen mich gerichteten Veröffentlichung wie auch über die für jeden Kenner meiner eigenen Publikationen auf der Hand liegenden Unterschiebungen und Verdrehungen ruhig dem Leser überlassen zu können, möchte hier aber doch einige Punkte herausgreifen; die vielleicht phylogenetisches Interesse haben. Duerst behauptet — und hiedurch wird das paläontologische Niveau, auf dem sich die Arbeit bewegt, allein schon genügend charakterisiert! — ein so großes Wildpferd wie das von mir (2) aus dem Altquartär von Heiligenstadt beschriebene *Equus Abeli* könne es „im Quartär gar nicht gegeben haben", u. zw. weil Gründe aus der Zellenlehre, der Zootechnik, der Biologie (die Verfolgung gerade der schwersten Tiere durch die Wölfe!!) usw. dagegen sprechen. *E. Abeli* sei ein im Mittelalter „verlochtes" Ritterpferd! Dem Verfasser ist offenbar gänzlich unbekannt, daß Pferde, die kaum oder gar nicht kleiner sind als *E. Abeli*, geradezu

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

zu den Leitfossilien des Altquartärs gehören — Taubach, **Mosbach,** Süßenborn, Rixdorf, Löß von Brünn mögen nur als einige Beispiele dienen, von Nordamerika mit seinem *E. giganteus* und anderen Arten ganz zu schweigen. Dabei scheint es ziemlich gleichgültig, ob es sich um „warme," „gemäßigte" oder „kalte" Faunenphasen handelt.[1]) Beispiele für erstere: Süßenborn, Mosbach; für letztere: Rixdorf, Brünn; für ein Klima, das etwa unserem heutigen entsprochen hat: Taubach. Seine gänzliche Unkenntnis der einschlägigen Literatur beweist

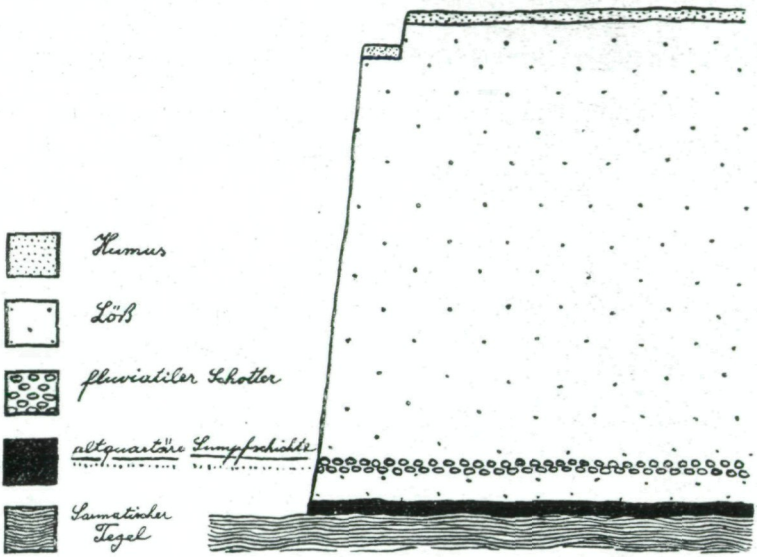

Fig. 1. Profil der Quartärfundstelle von Heiligenstadt; nach einer Skizze von O. Antonius gezeichnet von O. Sickenberg.

Duerst auch schlagend durch Anführung meines Zitates der älteren Anschauung v. Reichenaus über das Mosbacher Pferd: dieses Zitat ist offensichtlich das einzige, was er über dieses wichtigste und am besten bekannte altquartäre Pferd weiß — die spätere Monographie v. Reichenaus (3), in der dieser Autor seine frühere Ansicht revidiert und *E. mosbachensis* ausdrücklich der Gruppe der kaltblutähnlichen „Gemeinpferde" einreiht, ist ihm vollkommen unbekannt geblieben. Bezüglich *E. Abeli* möchte ich aber einige Punkte anführen, die für die Beurteilung dieser Form wichtig sind und in denen ich meine

[1]) Ich erwähne dies besonders, da für D.'s geologische Vorstellungen möglicherweise Quartär = „Eiszeit" = Kälteperiode sein könnte!

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Ansicht z. T., u. zw. schon lange vor Duersts Publikation, etwas geändert habe.

1. Fundumstände und Lagerung. Zur weiteren Aufklärung hierüber gebe ich in Fig. 1 ein gelegentlich meines ersten Besuches an der Fundstelle im Jahre 1909 aufgenommenes Profil.[1]) An der Identität der Sumpfschicht, in welcher die Reste von *E. Abeli* gefunden wurden, mit der aus der älteren geologischen Literatur über diese Gegend wohlbekannten (4), kann nicht der leiseste Zweifel bestehen. Sie ist älter als der mittelquartäre Löß, der in einer zwischen 9 und 13 m schwankenden Mächtigkeit darüber lagert und älter als die in geringer Höhe über ihr stets festgestellte Schotterschicht. Diese letztere war über der Fundstelle der Knochen vollkommen ungestört — ein Zweifel an dem Alter der Knochen für mich daher ebenso ausgeschlossen wie für den auch Duerst „rühmlich bekannten" Prof. Abel, der die Knochen zum größten Teil selbst aufgesammelt hat.

2. Begleitfauna und Umwelt. Zu diesem Punkte habe ich nachzutragen, daß sich bei der gelegentlich der Übernahme der Knochen in das neugegründete Paläobiologische Institut vorgenommenen Durchsicht der von mir ursprünglich als zur Bearbeitung ungeeignet beiseite gestellten zerschlagenen Knochenreste unter diesen auch ein Backenzahn eines Bibers gefunden hat, der jedenfalls ausreicht, die von mir behauptete, von Duerst ins Lächerliche gezogene Bewaldung des Donauufers zu beweisen. Nicht aufrecht halte ich dagegen für Heiligenstadt die Bezeichnung „Tundra" und „Tundrenpferd", da die nordischen *Hypnum*-Arten, die mich dazu veranlaßten, auch weit südlich der eigentlichen Tundra vorkommen. Gleichwohl war der Charakter der Fauna ein nordischer, charakterisiert durch Mammut und nordische Nager.

3. Phylogenetische Stellung. Am nächsten steht das Heiligenstädter-Pferd zweifellos dem Taubacher, u. zw. der „Forma *praecursor*". Sollte es sich tatsächlich um eine völlige Identität handeln, so würde dem Namen *E. Abeli* die Priorität gebühren, da *E. taubachensis* Frdbg. ohne jede Beschreibung publiziert, also bisher ein nomen nudum ist. Was die Beziehungen zu den jüngeren Quartärpferden und insbesondere zum Hauspferd anbelangt, so habe ich den im Anschluß an die Heiligenstädter Equiden behandelten Welser Fund niemals als vollwertigen Beweis solcher Beziehungen aufgefaßt und vollends nie

[1]) Sickenberg hatte die Freundlichkeit es ins Reine zu zeichnen, wofür ich ihm zu Dank verpflichtet bin!

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

— wie mir Duerst unterschieben möchte — als „quartär". Unter dem Eindrucke der mir von H. Obermaier übersandten und z. T. in meiner „Stammesgeschichte der Haustiere" publizierten jungquartären spanischen Höhlenbilder neige ich schon seit Jahren dazu, das Entstehungszentrum der „schweren" Hauspferdrassen mit langem, geramstem und schmalem Schädel in Spanien zu suchen (siehe z. B. 5), und diese Vermutung wird mir fast zur Gewißheit, seit Dr. Staffe

Fig. 2. Iberische Bronzedarstellung eines ramsköpfigen Pferdes aus Despeñaperos, Prov. Jaen. Nach H. Obermaier ca. 300 v. Chr.

phot. A. Staffe.

von seiner spanischen Studienreise eine Anzahl Aufnahmen altiberischer Pferdebronzen mitgebracht hat, von denen ich die charakteristischeste hier mit seiner Erlaubnis wiedergebe. Von einer Entstehung dieses Typus im Nordseegebiet, wie Duerst in Anlehnung an Nehring wieder meint, kann keine Rede sein; unter zirka 100 von mir untersuchten Pferdeschädeln und Fragmenten aus den nordholländischen Terpen fanden sich nur zwei oder drei mittelgroße und diese stammten aus jüngerer, nachfränkischer Zeit. Bis etwa 800 n. Chr. gab es am Niederrhein nur ein kleines konikiartiges Pferd, dessen sehr typisches Skelett im Groninger Zoologischen Institut kaum so groß ist wie das

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

eines Chapmanzebras ebendort. Dies waren die „parvi atque deformi equi" der Germanen, von denen Cäsar spricht! Für die Beweisführung Duersts aber ist es sehr charakteristisch, daß er seiner Theorie zuliebe ohne weiteres die eben erst über den Rhein gebrochenen germanischen Usipeter und Tenkterer zu „gallischen Reitervölkern" (sic!) stempelt, die „durch den Anprall ihrer schweren vortrefflicheren Rosse" den Sieg über die römische Reiterei erfochten hätten!

Ich habe mich mit der Arbeit Duersts länger beschäftigt als sie es verdient, kann sie aber nicht ad acta legen ohne ihrem Verfasser, der mir neben anderen Liebenswürdigkeiten den Rat gibt, mich nicht zu groß zu dünken, meinerseits dringend anzuempfehlen, sich künftig, bevor er sich auf ein ihm so fremdes Gebiet begibt, wie es die Paläontologie offenbar ist, zumindest die grundlegendsten Literaturkenntnisse auf diesem Gebiet anzueignen, die ihn wenigstens zu einem bescheidenen Urteil über eine einschlägige Arbeit befähigen könnten — wenn anders er sich nicht ebenso lächerlich machen will, wie mit seiner Kritik an den großen Quartärpferden!

War die Publikation Duersts hier mehr curiositatis causa zu erwähnen, so stellt eine zweite, erst kürzlich erschienene Arbeit zweifellos einen durchaus ernst zunehmenden und dankenswerten Versuch dar, in die verwirrende Nomenklatur und Systematik der quartären echten Pferde mehr Übersicht und Ordnung zu bringen, nämlich: E. Schwarz, Über diluviale Pferde der *Equus caballus*-Gruppe (6). Der Autor, der ja aus der rezenten Säugetiersystematik hervorgegangen ist, geht dabei ziemlich die gleichen Wege, wie sie in modernen systematischen Revisionen üblich sind — strenge nach dem Prioritätsgesetz, mit Anwendung der trinären Nomenklatur — und kommt etwa zu folgenden Resultaten. Die quartären Pferde des *Caballus*-Typus, also etwa der Formenkreis oder die Großart *E. caballus*, zerfallen in drei Subspezies, u. zw. erstens den großen, altquartären Typus, für den als ältester Namen *E. cab. robustus* Pomel zu gelten hat. In die Synonymie fallen u. a. *süssenbornensis* Wüst, *mosbachensis* v. Reich., *altidens* v. Reich., *Marxi* v. Reich., *Abeli* Ant., *taubachensis* Frdbg. (forma *praecursor* v. Reich.). Für die zweite, im wesentlichen mittelquartäre Form von mittlerer Größe wird als ältester Name *E. cab. plicidens* Owen festgelegt — in die Synonymie fallen *E. Woldrichi* Ant., *taubachensis* Frdbg. und *steinheimensis* v. Reich. Die dritte Gruppe *E. caballus caballus* L. enthält neben den rezenten Hauspferden die kleinen Wildpferde des Jungquartär und den rezenten russischen Tarpan, dessen von mir aufgestellter Name *E. Gmelini* ebenso in die

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Synonymie verwiesen wird wie der alte *E. Ferus* Bodd., der von Schwarz, „um ihn zu fixieren", auf die wildblütige Komponente des russischen Tarpans beschränkt wird, und wie die vielen für prähistorische Hauspferdfunde aufgestellten Namen verschiedener Autoren. Zu diesen drei Subspezies kommt als vierte *E. cab. Przevalskii* Polj., das rezente mongolische Wildpferd, mit dem die kleineren von Tscherski (7) beschriebenen sibirischen Funde identifiziert werden. Ich freue mich feststellen zu können, daß diese Gruppierung im großen und ganzen mit der in meiner „Stammesgeschichte" versuchten übereinstimmt — allerdings mit dem Unterschied, daß ich die mittelgroßen Lößpferde des mittleren Quartärs, ebenso wie die Mehrzahl der jungquartären Pferde, mit dem rezenten Przevalskipferd in engere Beziehungen bringen möchte, das ich nur für den letzten Ausläufer dieser Gruppe halte. In vielen Einzelheiten aber vermag ich Schwarz ebenso wenig zu folgen wie in einigen grundsätzlichen Fragen. Es sind dies vor allem: die Anwendung der trinären Nomenklatur in der Paläontologie, weiter die Art, wie der Autor in m. E. allzu buchstabengetreuer Auslegung des Prioritätsgesetzes ältere, z. T. irreführende Namen ausgräbt und nachträglich „fixiert" und schließlich die Frage der Domestikationserscheinungen innerhalb der Equidengruppe.

Was zunächst die Anwendung der trinären Nomenklatur in der Paläontologie anbelangt, so möchte ich dagegen schwere Bedenken äußern. Wenn wir ein Tier trinär benennen, so maßen wir uns damit eine Subtilkenntnis an, die wir wohl für rezente, niemals aber für fossile, nur in einzelnen mehr minder gut erhaltenen und oft gar nicht kommensurablen Resten erhaltene Formen besitzen können. Die trinäre Nomenklatur bedeutet für die systematische Beurteilung gewisser rezenter weitverbreiteter Formen sicher einen großen Fortschritt — man denke nur, um bei den Equiden zu bleiben, etwa an die Zebras der Quagga-Gruppe oder die asiatischen Halbesel. Gerade diese beiden Formenkreise lehren uns aber, wie überaus schwer die Beurteilung nach dem Skelett allein wäre, ohne Kenntnis der äußeren Eigentümlichkeiten, Färbung, Behaarung, Stimme usw. Von den Quaggas z. B. — wenn sie nur fossil vorlägen — würde das echte Quagga zweifellos von den meisten Untersuchern der *Caballus*-Gruppe angeschlossen werden, von der es osteologisch sich nicht durchgreifend unterscheidet, während die nördlichen Formen in Einzelheiten des Schädelbaues mehr minder aus der kraniologischen Variationsbreite dieses Formenkreises herausfallen. Noch größer sind die osteologischen Unterschiede innerhalb der Halbeselgruppe: den kleinen syrischen Onager

würde nach dem Schädel allein gewiß auch der gewiegteste Kenner nicht mit den großen Formen der Mongolei und Tibets in Beziehung bringen, und nur die Beobachtung des ganzen Tieres gestattet uns zu behaupten, daß es sich auch hier nur um vikarierende Formen, trinär zu benennende geographische Rassen handelt. Je mehr wir aber in entlegene geologische Zeiträume zurückblicken, je dürftiger die erhaltenen Reste sind, um so größer werden die Schwierigkeiten — schon allein auch deshalb, weil eventuelle direkte Abstammungsbeziehungen, eine Entwicklung innerhalb des Stammes, die wir vielleicht in manchen Fällen nur ahnen, kaum jemals aber bestimmt behaupten können, das Bild noch mehr verwirren. Ich führe als Beispiel dafür das altindische Pferd *E. namadicus* Falc. an. Schwarz scheint geneigt, es in die *E. caballus*-Gruppe einzureihen, ich möchte im Gegenteil behaupten, daß es mit dieser gar nichts zu tun hat, sondern sich durch Schädeleigentümlichkeiten, insbesondere den sehr charakteristischen Verlauf der Maxillarcrista, ganz enge an das rezente Grevyzebra anschließt. Mit dieser Form stimmt auch der von Falconer als *E. palaeonus* beschriebene Inzisivbogen vom gleichen Fundort gut überein, der m. E. derselben Art angehört und die Ähnlichkeit des Narbadapferdes mit *E. grevyi* noch verstärkt. Gleichwohl würde ich es natürlich für vollkommen unstatthaft halten, beide Formen nur als Subspezies etwa trinär zu benennen, also, da *E. namadicus* älter, das Grevyzebra als *E. namadicus grevyi*. Ganz ähnlich liegen aber die Verhältnisse auch bei den Quartärpferden Europas, insbesondere den älteren Formen. Lassen wir also diesen ihre guten alten Namen, die für jeden Kenner einen ganz bestimmten Formeninhalt umgreifen — wobei es gleichgültig ist, ob derselbe einmal eine so gut bekannte Form wie *E. mosbachensis*, ein anderes Mal vielleicht nur ein paar lose Zähne umfaßt. Vor allem aber sollte man es m. E. vermeiden, ältere Namen, die von dem Autor für einen ganz bestimmten Fund aufgestellt wurden, nachträglich zu einer Art Sammelnamen zu machen, bei dessen Mehrdeutigkeit sich dann jeder denken kann was er will — Beispiel: die Anwendung des Pomelschen *E. robustus* oder des Owenschen *E. plicidens* durch den Autor.

Damit sind wir aber schon bei der leidigen Frage des Prioritätsgesetzes angelangt. Es liegt mir natürlich ferne, gegen dieses im allgemeinen Stellung zu nehmen — der ältere Name soll selbstverständlich sein Recht haben. Aber doch nur dann, wenn er wirklich und eindeutig das von einem anderen Autor später anders benannte Tier bezeichnet und nicht, wenn er erst von einem späteren Autor einen

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

anderen, sei es umfassenderen, sei es beschränkteren Sinn unterlegt bekommen muß — und schon gar nicht dann, wenn ein solcher erst nachträglich „fixierter" Name gleichlautend ist mit einem bisher für eine ganz andere Form gebrauchten! Ich möchte behaupten, daß ein solcher Vorgang dem Sinn und Endzweck aller systematischen Benennung: Klarheit und Übersicht in die Betrachtung der von der Natur gegebenen Formenfülle zu bringen, nicht nur nicht entspricht, sondern geradezu Hohn spricht. Ich will als Beispiel dafür die Verwirrung anführen, die mit dem unglücklichen Namen „*Equus ferus*" angerichtet wurde, und darf dies um so eher, als ich bei dieser Gelegenheit auch vor meiner eigenen Tür kehren muß. Bekanntlich hatte Poljakoff 1881 die von dem russischen Reisenden Przevalski in der Mongolei entdeckte Wildpferdart dem Entdecker zu Ehren als *E. przevalskii* benannt. 1909 stellte Hilzheimer (8) fest, daß dieses Tier schon dem alten Pallas sehr gut bekannt war, in dessen „Zoographia rosso-asiatica" unter dem Namen Equiferus deutlich kenntlich beschrieben ist und glaubte daher den Namen *E. equiferus* Pall. für das Tier als älteste Bezeichnung annehmen zu können. 1912 versuchte ich aus verschiedenen Literaturquellen die Unterschiede der kürzlich ausgestorbenen südrussischen Wildpferdeform gegenüber der rezenten mongolischen festzulegen und schlug für erstere den Namen *E. Gmelini* vor (9). Eine leider nur oberflächliche Einsichtnahme in die von Hilzheimer als Beleg für seinen „E. equiferus Pall." zitierte Stelle der Zoographia rosso-asiatica brachte mich zu der Annahme, daß es sich nur um einen Druckfehler handle und daß das am Beginn der Beschreibung stehende Wort „Equiferi" („Equiferi in desertis etc.") eigentlich Equi feri zu lauten habe. Ich habe daher in der Folge und auch noch in meiner „Stammesgeschichte der Haustiere" für das mongolische Wildpferd den Namen „*E. ferus* Pall." angewendet, und dieser Name ist dann von dieser Arbeit aus in die haustierkundliche Literatur eingedrungen und zu ziemlicher Verbreitung gelangt. Eine neuerliche genaue Einsicht in den betreffenden Abschnitt der Zoographia aber überzeugte mich vollkommen, daß erstens meine Annahme eines Druckfehlers unberechtigt war, da das Wort Equiferus in dem lateinischen Text noch wiederholt und in verschiedenen Casus gebraucht wird, daß aber zweitens auch Hilzheimers Annahme eines „*E. equiferus* Pall." nicht zu Recht besteht, da der Name von Pallas nirgends im Sinne eines binären Speziesnamens angewendet wird und sicher nicht als solcher gemeint ist, sondern zweifellos bloß eine Übersetzung des deutschen „Wildpferd" darstellt, als welche er an

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

verschiedenen Stellen des Textes auftritt. Soweit wäre die Sache noch ganz einfach, da es sich nach Hilzheimers wie nach meiner Ansicht immer um die gleiche Form handelt, nämlich um das zu Pallas' Zeiten noch weiter verbreitete mongolische Wildpferd. Die Komplikation bringt jetzt aber die Arbeit Schwarz', indem sie aus Boddaert, Elenchus animalium (10), einen noch älteren Namen *E. Ferus* entnimmt, über den der Autor wörtlich sagt: „*E. Ferus* Boddaert ist im wesentlichen auf zwei Quellen begründet. Die erste ist die Originalbeschreibung von *E. hemionus* Pallas. Die zweite bezieht sich auf die südrussischen Tarpanherden, die S. G. Gmelin in der Gegend von Bobrowsk im Gouvernement Woronesch beobachtet hat. Die Farbe dieser Pferde beschreibt er als mausgrau. Um Boddaerts Namen zu fixieren, wird er hiemit auf die wildblütige Komponente des von Gmelin beschriebenen russischen Tarpans beschränkt. Typischer Fundort: Bobrowsk, *E. Ferus* Boddaert = *E. caballus* Linnaeus." Es wird also ein nichtssagender oder mehrdeutiger verschollener Name, der mit gleichem Recht auf eine zweite ganz verschiedene Equidenform bezogen werden könnte und erst einer „Fixierung" und „Beschränkung" bedarf, ausgegraben und für eine mit in der Literatur bereits eingebürgertem Namen versehene Equidenform vorgeschlagen, obwohl dieser ausgegrabene Name bisher für eine dritte Form angewendet worden ist. Ich glaube nicht, daß ein solcher Vorgang viel zu der sehr wünschenswerten besseren Übersicht beiträgt, und möchte nur hoffen, daß die Paläontologie als vielleicht einziger Zweig der Zoologie verschont bleiben möge von jenen Auswüchsen der Anwendung des Prioritätsrechtes, die man mit einem nicht schönen, aber treffenden Ausdruck als „Prioritätsschnüffelei" bezeichnet hat.

Nicht einverstanden kann ich mich auch damit erklären, daß Schwarz den russischen Tarpan, bzw. dessen „wildblütige Komponente" ohne weiteres in die Synonymie des Linnéschen *E. caballus*, also des Hauspferdes, verweist. Warum soll diese zweifellose Wildform nomenklatorisch anders behandelt werden als das Przevalski-Pferd oder auch als z. B. der Wolf, das Wildschaf usw.? Ich halte es für viel angezeigter, derartige klare und eindeutige Wildformen auch nomenklatorisch herauszuheben vor ihren vielgestaltigen und vielfach mischblütigen domestizierten Nachkommen oder Verwandten. Legen wir also ruhig den verwirrenden „Equus ferus" und Konsorten beiseite und lassen wir den rezenten Wildpferden ihre eingebürgerten Namen, u. zw. in trinärer Form, da über die Zugehörigkeit dieser Tiere zur *Caballus*-Gruppe kein Zweifel bestehen kann.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Nur kurz will ich hier auf eine weitere Bemerkung Schwarz' eingehen bezüglich der von mir behaupteten kraniologischen Eigentümlichkeiten des russischen Tarpans und der von letzterem abgeleiteten orientalischen Hauspferdgruppe. Schwarz erklärt diese Eigentümlichkeiten ohne weiteres als Domestikationserscheinungen, die mit Stammesgeschichte nicht viel zu tun haben. Ich möchte nach Untersuchung von zirka 300 rezenten und subfossilen Pferdeschädeln nur bemerken, daß ich nicht imstande bin, auch nur ein sicheres Domestikationsmerkmal gerade für den Equidenschädel festzustellen, daß ich aber andererseits fast genau die gleichen Unterschiede, wie sie die Gruppe der orientalischen Pferde und des wilden Tarpans von anderen Wildformen der *Caballus*-Gruppe trennen, auch als Merkmal wilder Lokalrassen innerhalb einer anderen Equidengruppe feststellen konnte, nämlich der Halbesel. Auch bei diesen haben wir eine Gruppe geographischer Rassen, die vorderasiatischen Onager-Formen, die sich von anderen, z. B. dem tibetanischen Kiang, außer durch Größe, Farbe, Proportionen usw. vor allem durch die ganz auffallend konkaven, ich möchte fast sagen ponyartigen Formen des Schädels unterscheiden. Es geht also doch wohl nicht an, diese Eigentümlichkeiten ausschließlich aus der Domestikation zu erklären. — Auf einen anderen Punkt der in Rede stehenden Arbeit, die Frage der Lokalrassen, der individuellen Variation und Mischblütigkeit des Przevalski-Pferdes hoffe ich demnächst an anderer Stelle zurückkommen zu können. Hier sei nur noch bemerkt, daß mir Schwarz auch mit der von ihm behaupteten Identität des von Pallas (11) an der Samara erbeuteten Wildpferdes mit den von Gmelin (12) bei Bobrowsk beobachteten nicht im Recht zu sein scheint. Gmelin nennt die Farbe der Woronescher Wildpferde ausdrücklich mausgrau, während das Pallassche Fohlen als isabellfarben beschrieben wird. Letztere Farbe stimmt gut mit der lichten Phase des Przevalski-Pferdes überein, während sie gegenüber dem Mausgrau so ziemlich das entgegengesetzte Extrem der falben Wildfarbe darstellt. Auch das Bild Pallas' paßt viel besser auf den Przevalski-Typus. M. E. haben wir an den Angaben der beiden Reisenden einen der wenigen halbwegs sicheren Anhaltspunkte zur Bestimmung der Verbreitungsgrenzen der zwei rezenten Wildpferdformen: bei Bobrowsk noch der mausgraue Tarpan, dessen Verbreitungsgebiet augenscheinlich von Littauen und Preußen bis dorthin und bis in die südrussischen Steppen reichte, an der Samara dagegen schon die gelbe asiatische Form. Pallas' Equiferus bezeichnete sicher die letztgenannte Form, ob man ihn als Artnamen gelten läßt oder

©Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

nicht, und kann keinesfalls als Synonym zu *E. Ferus* Bodd. — selbst wenn man diesen Namen im Sinne von Schwarz anerkennt — betrachtet werden.

Beschäftigten sich die bisher angeführten Arbeiten im wesentlichen nur mit Detailfragen über altweltliche *E.*-Formen, so behandelt W. D. Matthew in seiner bescheiden als „Essay" bezeichneten Studie (13) die Gesamtfrage der Phylogenie der Equiden und berührt dadurch Einzelheiten, die zu den interessantesten gehören, welche die Wirbeltierpaläontologie überhaupt zu bieten vermag. Ohne auf den gesamten Inhalt der Arbeit einzugehen, möchte ich doch einige Punkte herausgreifen, deren Beurteilung durch sie vielleicht neue Gesichtspunkte gewonnen hat. Es sei mir dabei gestattet, zuerst auf einen Irrtum hinzuweisen, der offenbar in zu kleinem Vergleichsmaterial seine Ursache hat. Die Angabe nämlich, daß das Fehlen der sogenannten „pli caballin" — des „Spornes" der deutschen Terminologie — in der Schmelzfältelung der Oberkieferbackenzähne für den Esel charakteristisch sei. Dies ist keinesfalls richtig: an etwa zwei Dutzend Eselschädeln, die ich untersucht habe, war dieser Sporn fast stets vorhanden und fehlte nur an wenigen besonders stark abgekauten Zähnen. Übrigens bildet schon R. Owen (14) ein Eselgebiß ab, das von ihm offenbar als typisch angesehen wurde und den Sporn sehr gut entwickelt zeigt. Am stärksten ist dieser unter den rezenten Equiden allerdings bei den Pferden der *Caballus*-Gruppe ausgebildet, ohne aber den Eseln, Halbeseln und Zebras zu fehlen.

Als äußerst wichtig möchte ich die genaueren Mitteilungen und Abbildungen der vom Autor schon früher (15) angekündigten neuen Zwischenform *Plesippus* bezeichnen, die nach seiner Ansicht die Lücke zwischen dem pliozänen *Pliohippus* und dem quartären *Equus* ausfüllt. Dieser *Plesippus* ist im Pliozän des Mt. Blanco gefunden worden und liegt in den einander ergänzenden Resten zweier Skelette vor, so daß ein ziemlich vollständiges Bild von dem Tiere möglich ist. Nach den Angaben und Bildern handelt es sich um einen Equiden, der im Fußbau und in der Schädelform das *Equus*-Stadium vollständig erreicht hat, während das Gebiß im wesentlichen noch das eines *Pliohippus* ist. Leider aber ist der Abkauungsgrad der abgebildeten Backenzahnreihe ein so hoher, daß ein Urteil auf Grund der Abbildung allein nicht möglich ist. Der Schädel zeigt allerdings vollkommen den Typus eines echten *Equus* und erinnert augenscheinlich ganz besonders an jenen von *E. occidentalis* Leidy vom Rancho La Brea (15). Die Fibula erscheint sehr stark reduziert — vielleicht individuell, wie ja

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

dieser Knochen auch bei den rezenten Equiden im Grade seiner Reduktion ganz besonders stark individuell variiert. Die seitlichen Metapodien sind eher länger als bei den rezenten Pferden und enden nicht in dem vom Hauspferd bekannten Knöpfchen, sondern in einem flachen Splitter. Ich möchte bei dieser Gelegenheit bemerken, daß diese Knochen bei unseren rezenten Equiden ebenfalls außerordentlich stark variieren und mir, nach dem geringen Material von einigen Zebra- und Halbeselskeletten zu schließen, insbesondere bei letzterer Gruppe verhältnismäßig lang zu sein scheinen, während ich an den von mir untersuchten Zebra-Metatarsen stets eine auffallend stärkere Entwicklung des Mt. II gegenüber dem Mt. IV feststellen konnte. Gegenüber den ältesten bisher bekannten einhufigen Equiden, *Pliohippus pernix* Marsh und *Pliohippus lullianus* Troxell, ergibt sich eine weitere Reduktion der seitlichen Metapodien, die schon bei diesen typischen *Pliohippus*-Formen keine äußerlich sichtbaren Phalangen mehr getragen haben können, bei *Pliohippus lullianus* aber noch die ganze Länge des mittleren Metapodiums erreicht haben und auch bei *Pliohippus pernix* noch bedeutend länger waren als bei dem in Rede stehenden *Plesippus*. Die typische Art letzterer Gattung ist *Plesippus simplicidens* Cope; es scheint aber, daß auch andere gleichalte, bisher als *Pliohippus* bezeichnete Equiden dem neuen Genus zuzuzählen sind, so besonders „*Pliohippus*“ *proversus* Merriam.

Durch die Aufstellung des neuen Gattungsnamens wird die alte Frage nach der Herkunft der quartären und rezenten „*Equus*“-Arten neu aufgerollt. Nachdem bekanntlich lange Zeit die nordamerikanische Herkunft der Gattung *Equus* sozusagen als Dogma gegolten hatte, hatten zuerst Schlosser und in der Folge Abel (17) und ich (18) darauf hingewiesen, daß auch eine altweltliche *Hipparion*-Art, nämlich das kleine *Hipparion Matthewi* Abel (= „*Hipparion minus*“ Pavl.) aus dem Unterpliozän von Samos, auf Grund ihrer anatomischen Eigentümlichkeiten möglicherweise als Stammform des altweltlichen *Equus* in Betracht kommen könnte. Abel (19) hat daraus die Folgerung gezogen und, unter Beibehaltung des alten Namens *Equus* für die eurasiatischen Arten, für die neuweltlichen den Genusnamen „*Neohippus*“ vorgeschlagen. Je mehr aber seither über die nordamerikanischen Quartärpferde bekannt wurde, je größere Fortschritte die sorgfältige Durcharbeitung dieser hochinteressanten Gruppe gemacht hat, um so klarer wurde mir, daß eine bloße Zweiteilung des alten „Genus“ in einen altweltlichen *Equus*- und einen neuweltlichen *Neohippus*-Stamm nicht anzunehmen ist. Ich habe schon 1923 (20) an

 © Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

dieser Stelle darauf hingewiesen, daß im Quartär mehrere Equidengruppen beiderseits der Behringsstraße vorgekommen sind: vor allem die „typische" *Caballus*-Gruppe selbst, der ich die meisten und bestbekannten nordamerikanischen Quartärpferde einreihen möchte — *E. scotti* Gidley, *E. niobrarensis* Hay, *E. hatcheri* Hay, *E. lambei* Hay, *E. complicatus* Leidy, wahrscheinlich auch *E. pacificus* Leidy, *E. giganteus* Gidley und *E. occidentalis* Leidy. Es scheinen aber auch die Halbesel solche amerikanische Beziehungen zu haben, wenigstens erinnern Formen wie *E. semiplicatus* Cope (= ? *E. calobatus* Troxell) und *E. francisci* Hay in vieler Hinsicht mehr an diese rezente Gruppe als an irgendeine andere, und vielleicht ließen sich hier auch die beiden alten Owenschen Arten aus Mexiko, *E. conversidens* und *E. tau*, am besten anschließen. — Ob auch die durch auffallend starke sekundäre Schmelzfältelung ausgezeichneten Formen aus dem Osten Nordamerikas, wie *E. fraternus* Leidy und *E. pectinatus* Cope, an die *Caballus*-Gruppe sich anschließen, darüber wage ich keine Vermutung auszusprechen.[1]) Gerade für diese Formen möchte man fast auf engere Beziehungen zu den jüngeren nordamerikanischen Hipparionen schließen, wenigstens wird die ontogenetische Entwicklung eines *E.*-Zahnes aus dem Hipparionstadium durch kein Stück klarer vor Augen geführt als durch jenen von Leidy (21) als „*Hippotherium princeps*" beschriebenen Zahn vom Peace Creek, dessen Zugehörigkeit zu *E. fraternus* später (22) durch Osborn und Gidley nachgewiesen wurde.

Unter den nordamerikanischen „*Equus*"-Arten darf *E. occidentalis* Leidy wohl als die primitivste bezeichnet werden und erinnert auffallend an *Plesippus simplicidens*. Es scheint mir ein stammesgeschichtlicher Zusammenhang dieser beiden Formen zumindest sehr wahrscheinlich zu sein. Andererseits kann *E. occidentalis* aber auch sehr gut die Ausgangsform der übrigen nordamerikanischen Pferde der *Caballus*-Gruppe gewesen sein, die ihm z. T. ganz nahestehen. Meine schon 1923 vermutungsweise ausgesprochene Annahme einer nordamerikanischen Herkunft gerade dieser Gruppe, also der Gattung *Equus* im engsten Sinne, hat durch *Plesippus* jedenfalls eine neue Stütze erhalten. Nehmen wir diese Beziehung als gegeben an, so würde aber *Neohippus* Abel entweder vollkommen synonym zu *Equus* oder es müßte auf Formen anderer, aber natürlich ebenfalls nord-

[1]) Vgl. hiezu die zur Zeit des Vortrags schon in Druck befindliche seither erschienene, für die Gesamtfrage der Equiden-Stammesgeschichte äußerst wichtige Arbeit von O. Abel, das biologische Trägheitsgesetz, Biologia generalis, Bd. 4, Lief. 1/2, Wien 1928.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

amerikanischer Abstammung, beschränkt werden. Als solche könnten vielleicht die oben genannten Arten „*Equus*“ *fraternus* und „*Equus*“ *pectinatus* in Betracht kommen. Daß auch die südamerikanischen „*Equus*“-Arten nordamerikanischer Herkunft sind, ebenso natürlich die Hippidien, ist selbstverständlich.

Was aber die übrigen rezenten altweltlichen Pferde anbelangt, also die echten (afrikanischen) Esel und die Tigerpferde, so muß die Frage nach ihrer Herkunft wohl noch offen bleiben, denn wenn auch *Hipparion Matthewi* Abel recht wohl als entferntere Ahnenform in Betracht kommen könnte, so ist doch nicht zu übersehen, daß eine Verbindungsform zwischen dieser unterpliozänen Form und den rezenten bis jetzt nicht gefunden ist. Über diese Frage werden wir wohl erst klarer urteilen können, wenn einmal mehr pliozänes und quartäres Material aus Afrika vorliegt. Es scheint mir nicht ausgeschlossen, daß es sich bei den drei Formenkreisen afrikanischer Tigerpferde um ebenso viele Einwandererwellen handelt, wobei die südafrikanische Form *E. zebra* als die älteste, die Somaliform *E. grevyi*, für die, wie oben angeführt, Beziehungen zum quartär-indischen *E. namadicus* anzunehmen sind, als die jüngste zu bezeichnen wäre. Ob aber die afrikanischen Wildesel sich ebenfalls hier anreihen lassen, ob ferner die Zebras der *Quagga*-Gruppe nicht vielleicht engere Beziehungen zu dem indischen Pliozän-Pferd *E. sivalensis* haben, das sind Fragen, die noch der Lösung harren.

Alles in allem scheint mir immer mehr dafür zu sprechen, daß wir es bei der „Gattung“ *Equus* im älteren umfassenden Sinn — also die rezenten Einhufer, die altweltlichen und nordamerikanischen Quartärpferde und die südamerikanischen Formen mit Ausnahme der Hippidien — überhaupt nicht mit einem Genus im eigentlichen Sinne des Wortes zu tun haben, sondern mit einer Entwicklungsstufe des Pferdestammes, die von mehreren Wurzeln aus erreicht werden konnte und offenbar auch erreicht worden ist. Es wäre ja auch geradezu merkwürdig, wenn von den vielen jungtertiären Equidenformen, die alle mehr oder weniger die Entwicklungsrichtung auf „*Equus*“ hin zeigen, nur eine oder zwei die mögliche Endform dieser Entwicklung erreicht hätten!

Ob wir aber aus diesen Verhältnissen die logische Schlußfolgerung ziehen und die Gattung *Equus* im alten (weiteren) Sinne in eine Reihe von Gattungen — etwa *Equus* s. str. (*Caballus*-Gruppe), *Neohippus, Hemionus, Asinus, Hippotigris, Dolichohippus* u. a. m. — nomenklatorisch auflösen sollen, möchte ich dahingestellt sein lassen. Denn so logisch auch eine solche Auflösung dem Phylogenetiker erscheinen muß, so darf doch nicht übersehen werden, daß unsere

Kenntnis vieler stammesgeschichtlich wichtiger Formen noch sehr gering ist und daß jeder neue Fund unsere Anschauungen wenigstens in Einzelheiten grundlegend ändern kann.

Zitierte Literatur.

(1) J. U. Duerst, Neue Funde subfossiler Pferdereste in der Schweiz etc.; Mitteilungen d. Naturf. Gesellsch. in Bern, Heft 7, 1923.

(2) O. Antonius, *Equus Abeli* n. sp. etc.; Beitr. zur Paläont. u. Geol. Österr.-Ung. u. d. Orients, Bd. 26, 1913.

(3) W. v. Reichenau, Beiträge zur näh. Kenntnis fossiler Pferde aus deutsch. Pleistocän; Abh. Großh. Hess. Geol. L. A., Bd. 7, 1915.

(4) A. Nehring, Fossilreste kleiner Säugetiere etc.; Jahrb. k. k. Geol. Reichsanst., Bd. 29, 1879.

(5) O. Antonius, Grundzüge einer Stammesgeschichte d. Haustiere, Jena 1922.

(6) E. Schwarz, Über diluviale Pferde d. *Equus caballus*-Gruppe; Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst., Bd. 48, 1927.

(7) J. D. Tscherski, Wissensch. Resultate etc., postplioz. Säugetiere; Mem. Ac. Imp., St. Petersburg 1893.

(8) M. Hilzheimer, Was ist *Equus equiferus* Pallas?; Naturw. Wochenschr., N. F., Bd. 8, 1909.

(9) O. Antonius, Was ist der Tarpan?; Naturw. Wochenschr., N. F., Bd. 11, 1912.

(10) J. Boddaert, *Elenchus animalium*, 1785.

(11) P. S. Pallas, Reise durch versch. Provinzen des Russ. Reiches, 1771—1776.

(12) S. G. Gmelin, Reise durch Rußland, 1769.

(13) W. D. Matthew, The Evolution of the Horse; Quart. Rev. of Biology, Vol. I., 1926.

(14) R. Owen, Description of the Cavern of Bruniquel etc.; Philos. Transact., Vol. 159, 1869.

(15) W. D. Matthew, A new link in the ancestry of the horse; Amer. Mus. Novitates, Nr. 131, 1924.

(16) J. C. Merriam, Preliminary report of the horses of Rancho La Brea; Univ. Calif. Public., Geology, Vol. 7, 1913.

(17) O. Abel, Was verstehen wir unter monophylet. u. polyphylet. Abstammung? Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, Bd. 59, 1909.

(18) O. Antonius, Untersuchungen über den phylogenet. Zusammenhang zw. *Hipparion* u. *Equus*; Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererbungslehre, Bd. 20, 1919.

(19) O. Abel, Die vorzeitl. Säugetiere; Jena 1914.

(20) O. Antonius, Neues über *Hipparion* etc. (Vortrag); Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, Bd. 73, 1923.

(21) J. Leidy, *Hippotherium* and *Rhinoceros* from Florida, Proc. Ac. Nat. Sci. Philadelphia, Vol. 42, 1890.

(22) H. F. Osborn, Equidae of the Oligocene, Miocene, and Pliocene of North America; Iconograph. Type Revision, Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., 1918.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Frueher: Verh.des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"

Jahr/Year: 1929

Band/Volume: 78

Autor(en)/Author(s): Antonius Helmut Otto

Artikel/Article: Streitfragen zur Phylogenie der Equiden. 4-18