

1. Die afrikanische Nagergattung *Otomys* F. CUVIER.

Eine systematisch-zoogeographische Studie bei besonderer Berücksichtigung der Beziehungen zwischen Klimawechsel und Entwicklung\*).

[Ergebnisse der Ostafrika-Reise 1937 Uthmüller-Bohmann XII.]

Von LUDWIG BOHMANN (Pinneberg).

Die zugehörigen Abbildungen wurden durch Kriegsereignisse vernichtet.

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
A. Einleitung . . . . .	1
B. Einführung in die Gattung <i>Otomys</i> F. CUVIER . . . . .	5
C. Systematik . . . . .	9
D. Der Lebensraum der <i>Otomys</i> -Rassenkreise . . . . .	47
E. Merkmalsprogressionen und -alternationen in ihrer geographischen Verbreitung . . . . .	51
F. Klimawechsel in Ostafrika und seine Wirkung auf die Entwicklung der Gattung <i>Otomys</i> . . . . .	66
a. Zur geologischen Geschichte Ostafrikas . . . . .	67
b. Einwirkung des Klimawechsels auf <i>Otomys</i> . . . . .	70
c. Einwirkung des Klimawechsels auf andere Tiergruppen . . . . .	78
d. Paläontologische Beweismittel . . . . .	75
G. Die stammesgeschichtliche Entwicklung der Gattung <i>Otomys</i> . . . . .	76
H. Zusammenfassung . . . . .	77
I. Schriftennachweis . . . . .	78

## A. Einleitung.

Die Evolution beschäftigt heute wieder in sehr starkem Maße die Naturwissenschaftler verschiedenster Disziplinen, ja, die Frage nach den stammesgeschichtlichen Zusammenhängen der Organismen ist nach wie vor eines der Kernprobleme der gesamten Biologie überhaupt. Allerdings hat sich die Fragestellung seit der Zeit DARWINS, HAECKELS und WEISMANNs geändert. Während damals der Kampf um die Anerkennung des Entwicklungsgedankens überhaupt ging, ist die Evolution heute eine der bestfundierte biologischen Theorien und wird — von ganz wenigen Außenseitern abgesehen — von allen Biologen als unerschütterliche Tatsache hingenommen. Der Kampf geht heute vielmehr um

\*) Der Verfasser benutzt in dieser Arbeit für die kleinsten systematischen Kategorien Bezeichnungen, die von den in dieser Zeitschrift sonst üblichen abweichen. Wir hätten sie gern geändert. Da aber der Verfasser fürchtete, daß dadurch die Lebendigkeit seines Ausdruckes verloren ginge, und deshalb eine Änderung ablehnte, haben wir uns wegen des unzweifelhaft hohen Wertes des eigentlichen Inhaltes der Arbeit entschlossen, sie in der eingereichten Form abzudrucken. Der Herausgeber.

den Mechanismus der stammesgeschichtlichen Entwicklung. Die Ursache dieser zum Teil recht heftigen Auseinandersetzungen ist neben starken Differenzen in der naturwissenschaftlichen Grundeinstellung und wohl auch in der weltanschaulichen Auffassung vor allem in den verschiedenen Wegen, die zur Lösung des Evolutionsproblems führen sollen, zu suchen. Wir können die verschiedenen Arbeitsrichtungen und Methoden, die sich mit der tierischen Abstammung befassen, in drei Gruppen einordnen.

Einmal wird versucht an Hand der uns überlieferten Natururkunden, also der Ueberreste der in der geologischen Vergangenheit nacheinander erschienenen Tierformen, die stammesgeschichtliche Entwicklung direkt abzulesen. Wenn die überlieferten Reste eine völlig einwandfreie und zweifelsfreie Rekonstruktion ermöglichen würden und wenn so viele Reste gefunden würden, daß tatsächlich die Merkmalsänderungen der Tierformen schrittweise zu verfolgen wären, so gäbe es keine bessere Möglichkeit zur Lösung des uns interessierenden Problems. Leider sind die Funde jedoch so unvollständig und so spärlich, daß wir wohl großlinige Zusammenhänge feststellen, aber den Mechanismus und den Bedingungen der Evolution nur sehr lückenhaft beikommen können. Daraus erklärt sich auch, daß einmal die Paläontologen untereinander nicht immer zu den gleichen Ergebnissen kommen und daß zum anderen andere Disziplinen Zweifel an einer Reihe von Ergebnissen hegen, die für den Paläontologen schlechthin als feststehende Tatsachen betrachtet werden. In der Natur der paläontologischen Funde liegt es daher auch, daß vornehmlich die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge höherer systematischer Kategorien das Hauptgewicht der Ergebnisse ausmachen.

Dagegen wird, ausgehend vom Individuum, das Problem der Entwicklung der untersten systematischen Kategorien in ganz besonderem Maße von dem Genetiker in Angriff genommen. Nachdem die Vererbungslehre nach einem Siegeslauf ohnegleichen die Mechanik der Merkmalsweitergabe an Züchtungsexperimenten in eindeutiger Weise geklärt hat, wendet sie sich nun in steigendem Maße den Wildpopulationen zu und liefert damit wesentlichste Beiträge zum Problem der Artbildung und des gesamten Evolutionsproblems überhaupt. Ja, es hat den Anschein, als ob die Genetiker neben ihren Züchtungsforschungen, die zweckbedingt sind, heute ihre Hauptaufgabe in der Lösung dieser Fragen sehen. Es ist daher auch nicht verwunderlich, daß dieser Fragenkomplex den Hauptimpuls zur Wiederbelebung von dieser Seite — in ganz besonderem Maße von dem jungen Zweig der Populationsgenetik — erfahren hat.

Als dritte Gruppe sind hier die zoologischen Systematiker und Tiergeographen zu nennen, die in ganz besonderem Maße in der Lage sind, Bedeutendes zur Erkenntnis des Wesens der Evolution beizusteuern. Ich fasse sie als eine Einheit zusammen, denn beide Betrachtungsweisen sollten stets in einer Person vereinigt sein. Ein Systematiker, der die geographischen Verhältnisse nicht berücksichtigt, läuft sehr leicht Gefahr, Fehlgruppierungen vorzunehmen. Aber

derartige Systematiker, die lediglich mit den Interessen eines Philatelisten Tiere sammeln und ordnen, sind heute so gut wie verschwunden. Dagegen ist die Gefahr für den Tiergeographen viel größer; ohne eingehende systematische Kenntnisse kann er niemals zu trugschlußfreien Ergebnissen kommen. Es wird ihm nie gelingen, wirklich in die Tiefe zu dringen und die Verhältnisse so zu sehen, wie sie wirklich sind. Ich erinnere nur an die so häufige fehlerhafte Anwendung der „Klimaregeln“, die bei einer Gruppe von Tieren als zutreffend angesehen wird, die systematisch — und das sollte stets bedeuten phylogenetisch — nicht so eng zueinander stehen, daß sie eine derartige Betrachtungsweise rechtfertigen. Die moderne Systematik ist eine Forschungsrichtung, die die geographische Betrachtungsweise als einen ihrer Hauptgesichtspunkte auffassen muß. Wenn die Systematiker früher auch häufig lediglich vergleichend-morphologisch sammelten und einordneten, so ist doch nicht zu leugnen, daß auf diese Weise der Wissenschaft ein Material an die Hand gegeben wurde, das geradezu eine unerschöpfliche Fundgrube für die phylogenetische Betrachtungsweise darstellt.

Der Systematiker versucht aus der morphologischen Differenzierung und der rezenten Verbreitung bei genauester Berücksichtigung der gegenwärtigen und der rückliegenden Verhältnisse der Lebensräume die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge der Tiere abzulesen.

Die vorliegende Arbeit wird von diesem systematisch-zoogeographischen Standpunkt aus durchgeführt und versucht, an Hand des Materials der Nagergattung *Otomys* F. CUVIER bei Aufzeigung der stammesgeschichtlichen Entwicklung und der Eroberung des gegenwärtig besiedelten Raumes dieser Gattung vor allen Dingen die Bedeutung des Klimawechsels als Vorbedingung zweier wesentlicher Evolutionsfaktoren, Wanderung und Isolation, zu beleuchten. Gleichzeitig soll diese Arbeit aber einen Beitrag liefern zur Frage der Herkunft und Zusammensetzung der ostafrikanischen Säugerfauna.

Im Jahre 1937 unternahmen WOLFGANG UTHMOELLER und ich eine zoologische Studienreise nach dem nördlichen Ostafrika. (Reiseverlauf s. UTHMOELLER 1940.) Unsere besondere Aufmerksamkeit galt einer vergleichend-faunistischen Betrachtung der größeren isoliert liegenden Vulkane, die durch für ihre spezifische Tierwelt meist sterile Steppen voneinander getrennt sind. Es fiel mir schon damals im Arbeitsgebiet auf, daß die vertikalen floristischen und faunistischen Zonierungen dieser Vulkane und Gebirgsstöcke nicht nur in einfach analoger Weise weitgehende Übereinstimmungen zeigen, die an ganz bestimmten Stellen wieder auffallend durchbrochen werden, sondern daß hier tiefgründigere Ursachen vorliegen müssen, deren Aufzeigung erwarten ließ, zur Klärung der so schwierigen Problematik des ostafrikanischen Faunengebietes einen Beitrag zu liefern. Meine Feldarbeit erstreckte sich daher vor allem darauf, die Kleinsäuger, die sich für zoogeographische Studien als besonders geeignet erwiesen haben und denen meine besondere Vorliebe gilt, möglichst vollständig zu erfassen. Der Urwald selber ist, abgesehen von einigen baumbewohnenden und fliegenden Säugern,

sehr formenarm. Die Ränder dagegen sind auch im Gegensatz zur offenen Steppe sowohl qualitativ als auch quantitativ gut besiedelt. Aber nicht nur wegen ihres Formen- und Individuenreichtums und der damit verbundenen zu erwartenden Erwerbung guten Materials sind die Urwaldränder wert, daß man sein besonderes Augenmerk auf sie richtet. Die Urwälder umgeben die Vulkane meist deutlich ringförmig und bilden somit ein breites Band, dessen unterer Rand in einer Höhe von durchschnittlich 1700—2300 m Meereshöhe liegt. Wie wir später sehen werden, spielen gerade Lage, Ausbreitung und Geschichte des Urwaldes für die ostafrikanische Fauna eine ausschlaggebende Rolle.

In einer früheren Arbeit, die leider damals durch den Ausbruch des Krieges nicht vollständig durchgeführt werden konnte — und jetzt ist mir das Material, das sich größtenteils in London befindet, nicht greifbar — habe ich an Hand von Baummäusen der Gattung *Dendromus* A. SMITH versucht, in diese Probleme einzudringen. Ich wählte diese Gattung, weil sie in ihren ostafrikanischen Formen Vertreter der Steppe mit dem Rassenkreis *D. punilio*, Vertreter des unteren Urwaldrandes mit dem Rassenkreis *D. melanotis* und Vertreter des oberen Urwaldrandes mit dem Rassenkreis *D. mesomelas* in sich vereinigt. Leider hat sich während der Bearbeitung, von der nur der rein taxonomisch-systematische Teil in Form einer Gattungsrevision veröffentlicht wurde (BOHMANN 1942), herausgestellt, daß das zur Zeit bekannte Material vor allem wegen seiner mangelhaften Biotopangaben nicht ausreicht, um für eine derartige Fragestellung eine genügende Basis zu liefern. Zum anderen bin ich aber zu der Überzeugung gelangt, daß gerade die Gattung *Dendromus* geeignet sein wird, um bei vollständigem Material als Untersuchungsobjekt zu dienen. Sie hat neben ihren günstigen Verbreitungsverhältnissen auch den Vorteil, daß ihre Angehörigen sehr leicht und sehr angenehm zu halten sind, so daß sie auch für eine genogeographische Analyse bestes Zuchtmaterial darstellen würden. Um aber jetzt weiterkommen zu können, mußte ich mich nach anderem Material umsehen, daß die gestellten Bedingungen genügend weit erfüllt, um für eine meiner Fragestellung entsprechende Bearbeitung Erfolg zu versprechen. Ich glaube, es in der Gattung *Otomys* F. CUVIER gefunden zu haben.

Ich habe mich für diese Gattung entschieden, weil ich in London im Museum of Natural History eine überraschende Fülle von Material vorfand, das neben meiner eigenen Ausbeute noch durch Material deutscher Museen wesentlich ergänzt werden konnte. Die eigene Ausbeute führe ich hier im einzelnen auf, um sie für spätere Bearbeiter zugänglich zu machen.

### 1. *Otomys irroratus elassodon* OSGOOD.

♂ 3 ♀ (Nr. 116, 117, 131, 152) von Farm Simba-Nduume, West-Kilimandjaro, 1800 m, vom 13.—20. V. 1937.

2 ♀ (Nr. 167, 168) Lagumishera-Krater, NW-Hang des Kilimandjaro, 1900 m, 28. V. 1937.

♀ (Nr. 164) von Tembo-Quelle, Nordhang des Kilimandjaro, 1750 m, 26. V. 1937.

♀ juv. (Nr. 414) vom Hanang-Nordhang, 2120 m, 18. VIII. 1937.

### 2. *Otomys typus zinki* BOHMANN.

♀ (Nr. 548, Typus) Petershütte, Kilimandjaro, 3800 m.

### 3. *Otomys denti sungae* BOHMANN.

♂ (Nr. 581, Typus) Sunga, Usambara Gebirge, 1900 m.

Ich möchte nicht versäumen, denen meinen Dank abzustatten, die mir zur Durchführung dieser Arbeit geholfen haben. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft gab mir die Mittel, die mir einen dreimonatigen Aufenthalt in London ermöglichten. Die Direktion des Museums of Natural History stellte ihr Material und ihre Einrichtungen be-

reitwilligst für diese Zeit zur Verfügung. Die Herren Prof. Dr. H. POHLE, Zoologisches Museum Berlin, Prof. Dr. B. KLATT, Zoologisches Museum Hamburg und Prof. Dr. H. RENDAHL, Zoologisches Museum Stockholm, überließen mir das in ihren Sammlungen befindliche Material zur Bearbeitung. Mein besonderer Dank gilt aber meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Dr. H. KRIEG, Direktor der Zoologischen Staatssammlung München, der uns durch seine ideelle und materielle Hilfe eine große Stütze zur Durchführung der Reise war. Viele Anregung, insbesondere hinsichtlich des Reiseplanes, verdanken wir auch Herrn Prof. Dr. L. MÜLLER, München. Nicht minder Dank gebührt den deutschen Kolonialpionieren, die uns dort draußen in uneigennütziger Weise in reichstem Maße Gastrecht und Unterstützung gewährten.

Herrn Dr. E. SCHÄFER, damals Leiter des Sven Hedin-Institutes für Innerasienforschung, danke ich es, daß ich diese Arbeit in seinem Institut, über dessen Rahmen sie hinausging, zum Abschluß bringen konnte. Fräulein BATTEIGER hat sich mit viel technischem Geschick meinen Wünschen angepaßt und die Schädelphotografien angefertigt. Frau v. ENGEL danke ich ebenfalls für die vielseitige Hilfe bei der Niederschrift des Manuskriptes.

Zum Schluß sei mir noch gestattet, in Dankbarkeit meines Reisegefährten Herrn Dr. WOLFGANG UTHMÖLLER zu gedenken, dessen reiche langjährige Afrikaerfahrung mir bei der Durchführung unserer gemeinsamen Reise so förderliche Dienste getan hat.

## B. Einführung in die Gattung *Otomys* F. CUVIER.

*Otomys* F. CUVIER ist eine morphologisch gut abgegrenzte Gattung, die einzige Gattung der Unterfamilie der *Otomysinae*.

Die Angehörigen dieser Gattung sind von gedrungenem Körperbau und erinnern in ihrer Gestalt leicht an unsere mitteleuropäische Wühlratte (*Arvicola terrestris* LINNÉ); die kleineren Formen haben auch etwa die gleiche Größe. Die verschiedenen Arten (Rassenkreise) variieren in der Körpergröße (Kopf-Rumpf) zwischen 130 und 200 mm, *Otomys irroratus maximus* und *Otomys anchietae* können noch etwas größer werden. Der Schwanz hat nicht ganz Zweidrittel der Körperlänge. Kopf und Rumpf sind dicht mit einem weichen, ziemlich langhaarigen Pelz bekleidet. Die Weichheit des Pelzes und die Länge der Haare variiert etwas nach dem geographischen Vorkommen (s. weiter unten die Beschreibung der einzelnen Formen und über die Merkmalsprogressionen). Die Ohren sind kurz behaart, groß und rund und ragen stets — auch bei den langhaarigen Formen — aus dem Pelz heraus. Die Hinterfüße haben 5, die Vorderfüße 4 gut bekrallte Zehen, dazu vorne ein Daumenrudiment. Der Schwanz ist bei fast allen Formen zweifarbig, lediglich bei einigen sehr dunklen (*Otomys d. denti* und *Otomys d. kempfi*) ist er einfarbig schwarz. Mammae-Formel ist stets: 0 — 2 = 4.

Das Charakteristikum der Gattung zeigt sich im Zahnbau. Bei fast allen Formen sind die oberen Inzisiven mehr oder weniger längsgerillt, meist auch die unteren Inzisiven, nur bei *Otomys littledalei* sind die oberen und auch die unteren Nagezähne glatt. Ausnahmslos bei allen ist die Vorderfläche der Nagezähne mehr oder weniger orange gefärbt. Besonders auffallend und wichtig für die morphologisch-systematische Einteilung innerhalb der Gattung ist der Bau der Backzähne. In Ober- und Unterkiefer befinden sich je drei Molaren. Jeder Molar ist aus einer bestimmten Anzahl von quergestellten Lamellen zusammengesetzt.

Während  $M^1$ ,  $M^2$ ,  $M_2$  und  $M_3$  außerordentlich konstant sind, zeigt  $M^3$  eine sehr weitgehende Variation in Bezug auf die Lamellenzahl. Bei  $M_1$  tritt eine ähnliche aber weit geringere Plastizität auf.

Die einzelne Lamelle besteht aus einer flachen Schmelzbüchse, die leicht gebogen ist, so daß einmal die Lamellen im Oberkiefer von der Schnauzenöffnung weg zum Rachen, im Unterkiefer zur Schnauzenöffnung hin geneigt sind, und zum anderen die einzelnen Lamellen von der Kaufläche her gesehen eine Art Halbmond bilden; im Oberkiefer zeigt die konvexe, im Unterkiefer die konkave Seite zur Schnauzenöffnung. Lediglich die letzte Lamelle von  $M^3$  und die erste Lamelle von  $M_1$  sind anders gestaltet (siehe Beschreibung der einzelnen Formen). Die Schmelzbüchse ist mit Dentin ausgefüllt. Die Lamellen liegen infolge der Neigung leicht ziegelartig gestaffelt aufeinander. Die konvexe Seite der Lamelle ist stets stärker und wird beim Kauen wesentlich mehr beansprucht als die konkave Seite, die der Nachbarlamelle aufliegt und oft sehr dünn ist.

Die Backenzahnreihen sowohl im Ober- als auch im Unterkiefer bilden ein einheitliches Ganzes und wirken mechanisch wie ein einziger großer Molar, der bei ganz oberflächlicher Betrachtung an die Backenzähne des Elefanten erinnert; es fehlen aber, da die Lamellen sehr dicht aneinander liegen, die Zementzwischenlagen. Betrachtet man die Molaren von der Seite, so stellt man fest, daß die Trennungslinien der einzelnen Lamellen nicht gleich weit in die Zahnkronenbasis hineinreichen. Das hat seinen Grund in der Bewurzelung der Zähne. Alle Molaren haben zahlreiche Wurzeln, die nicht mit der Zahl der Lamellen übereinstimmen. Man kann aber auch schon von außen, ohne den Zahn aus den Alveolen herauszureißen — was selten ohne Beschädigung des Kiefers oder des Zahnes möglich ist, da die Wurzeln in der Mitte ihrer Länge dicker als an der Zahnbasis sind — erkennen, wieviel Wurzeln ein Zahn hat. Nur bei stark abgekauten Zähnen ist dies kaum möglich. Die Wurzeln stehen, wenn man die Ausnahmen zunächst nicht berücksichtigt, in Doppelreihe hintereinander, so daß auf einen Zahnabschnitt zwei Wurzeln kommen, deren eine unter der lateralen und deren andere Wurzel unter der medialen Seite des Zahnkronenteils sitzt. Der zu solch einem Zahnabschnitt gehörende Teil kann verschieden groß sein, und zwar kann der Abschnitt aus einer oder auch aus zwei Lamellen bestehen. Reicht nun die Trennungslinie zwischen zwei Lamellen tief in die Zahnkronenbasis hinein, so ist das ein Zeichen dafür, daß diese Linie hier gleichzeitig zwei Wurzelpaare trennt. Erreicht die Linie aber nur gerade eben die Zahnbasis, so bedeutet das, daß die anliegenden Lamellen zu einem gemeinsamen Wurzelpaar gehören. Von diesem Grundbauplan ausgehend, wird der Bau der Molaren, der als taxonomisches Merkmal eine große Rolle spielt, leicht verständlich.

Der erste obere Backenzahn ( $M^1$ ) besteht konstant aus drei Lamellen, von denen die erste stets die kleinste ist. Das erste Wurzelpaar ist zu einer dicken breiten Einheit verschmolzen, zu der die erste Lamelle gehört. Das zweite Wurzel-

paar verbindet die zweite und dritte Lamelle, die also ein Wurzelpaar gemeinsam haben.

Der zweite obere Backenzahn ( $M^2$ ) besteht in allen Fällen aus zwei Lamellen. Zu jeder Lamelle gehört ein Wurzelpaar, von denen das erste wieder zu einer großen, breiten Einheit verschmolzen ist. Die mediale Wurzel der zweiten Lamelle ist auch ein wenig dicker als die laterale und reicht an der Basis auch etwas in die Region der ersten Lamelle hinüber, so daß der Eindruck entsteht, daß auch hier ein Wurzelteil der ersten Lamelle mit der medialen Wurzel der zweiten Lamelle verwachsen ist.

Der dritte obere Backenzahn ( $M^3$ ), der taxonomisch die größte Rolle spielt, kann von vier bis zehn Lamellen variieren. Der Grundplan ist aber in allen Fällen gleich. Die Wurzelzahl auf der lateralen und auf der medialen Seite ist nicht gleich. Als Beispiel wähle ich einen Zahn ( $M^3$ ) von *Otomys irroratus elassodon* OSGOOD vom Kilimandjaro mit 7 Lamellen. An der lateralen Seite haben die Lamellen 1—5 je eine Wurzel, an der medialen Seite haben die ersten beiden Lamellen eine gemeinsame Wurzel, Lamelle 3—5 je eine selbständige Wurzel. Die Lamelle 6 hat an der medialen Seite eine eigene Wurzel, an der lateralen Seite ist die Wurzel mit derjenigen der 7. Lamelle an der Basis verwachsen, die Wurzeln sind aber selbständig geblieben. Die 7. Lamelle, in diesem Falle also die letzte, hat nur eine kräftige Wurzel, die durch den Anteil der 6. Lamelle stark medial verlagert ist. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei allen anderen Formen auch. Verändert sich die Lamellenzahl, so braucht man sich nur vor der vorletzten Lamelle die entsprechende Lamellenzahl mit je zwei selbständigen Wurzeln eingeschoben, bzw. herausgenommen zu denken.

Der dritte untere Molar ( $M_3$ ) besteht konstant aus zwei Lamellen; die zweite Lamelle hat, wie die erste Lamelle von  $M^1$  eine große, sehr lange Wurzel; die erste Lamelle lateral und medial je eine „normale“ Wurzel, dazwischen zwei kleine, die ich als akzessorische Wurzeln bezeichnen möchte.

Der zweite Molar des Unterkiefers ( $M_2$ ) ist ebenfalls konstant und besteht aus zwei Lamellen. Jede Lamelle besitzt zwei Hauptwurzeln und zwischen ihnen wie bei  $M_3$  kleine akzessorische Wurzeln.

Der erste Molar des Unterkiefers ( $M_1$ ) besteht fast immer aus vier Lamellen. Nur bei *Otomys anchieta* sind es fünf und bei *Otomys laminatus* sogar 5—7 Lamellen. An der 4.—2. Lamelle sitzen je zwei Hauptwurzeln ohne akzessorische Wurzeln. Die erste Lamelle hat eine breite etwas schräggestellte Wurzel, der Art, daß deren Breitseite nicht quer sondern fast in Richtung des Unterkiefers steht. Sie zeigt in der Mitte eine Längsrille, die sich in der Schmelzlinie der ersten Lamelle als eine leichte Einbuchtung auswirkt. Das ist bedeutsam für das Auftreten weiterer Lamellen, da hier gewissermaßen schon eine Vorstufe und ein Uebergangsstadium vorhanden ist. Dadurch verliert dieses Merkmal an taxonomischem Wert und ist keineswegs geeignet, ein eigenes Subgeus aufzubauen (THOMAS 1918).

Der Schädel variiert innerhalb der Gattung besonders in der Ausbildung der Nasalia und der Bullae, die als Artkennzeichen von Bedeutung sind. Die feineren Unterschiede werden später besprochen.

Die Gattung *Otomys* kann nicht nur wegen ihrer äußeren Gestalt sondern auch wegen ihrer Lebensgewohnheiten und ihres Vorkommens als die „Afrikanische Wühlratte“ bezeichnet werden. Der von den Engländern und Amerikanern angewandte Name „swamp-rat“ — Sumpfratte ist wenig zutreffend; denn wir kennen Formen, die sehr weit ab vom Wasser in geradezu wüstenhaftem Gebiet leben. Zum anderen trifft der Name „Sumpfratte“ in viel besserer Weise für die Gattungen *Dasymys* und *Pelomys* zu, die offenbar nicht ohne Wasser leben können und daher wirkliche Sumpfratten sind. Und gerade diese beiden Gattungen werden auch in der Praxis vom Europäer in Afrika als solche bezeichnet. *Otomys* gräbt, wenn das Gebiet nicht zu trocken ist, richtige flache Gänge, die denjenigen von *Arvicola terrestris* L. sehr ähnlich sind. In sehr feuchten Sumpfgeländen geht sie nicht in die Erde hinein, sondern untertunnelt die welken Vegetationsreste und hält, wo diese zu spärlich sind, Laufwege inne, die an manchen Stellen den Boden netzartig überziehen können.

SHORTRIDGE (1934) zitiert RANGER, der sehr oft Schädel von *Otomys irroratus* im Gewölle von *Strix capensis* fand. Unter dem Berliner Material befinden sich 7 Schädelfragmente, die EISENTRAUT 1938 aus dem Gewölle einer Schleiereule am Kamerunberg sammelte. Daraus dürfte zu schließen sein, daß *Otomys* auch nächtlich sehr tätig ist. Im allgemeinen bezeugen die Literaturangaben übereinstimmend, daß *Otomys* sehr häufig am Tage beobachtet werden kann und eine große Geschäftigkeit entwickelt. Ich selber beobachtete sie in einer Sisalpflanzung am Tage; die Tiere fingen sich aber meistens nachts. Es bestehen, wenn man die Verschiedenheit der Biotope bedenkt, sicherlich auch in dieser Hinsicht innerhalb der Gattung starke Unterschiede.

Von Südwestafrika berichtet SHORTRIDGE (1934) von den Okavango-Eingeborenen, daß sie *Otomys* zusammen mit *Dasymys* und *Thryonomys* mit Vorliebe fangen, indem sie die trockene Vegetationsdecke anzünden und mit Unterstützung von Hunden jagen. Sie sollen eine wesentliche Rolle in der Ernährung dieser Eingeborenen spielen.

Die Gattung *Otomys* ist ausschließlich auf den afrikanischen Kontinent beschränkt und dort auch nur auf das Gebiet südlich und östlich der Kongo-Hylaea. Einzelne Vorkommen sind auch aus den Randgebieten des Kongobeckens bekannt geworden, und eine isolierte Form lebt auf dem Kamerun-Berg. Im Osten reicht die Verbreitung bis in die Hochländer von Abessinien. Während die Formen in Südafrika eine ziemlich große ökologische Valenz besitzen, sind sie in den nördlichen Gebieten sehr stark biotop-gebunden, wobei die Meereshöhe der wichtigste einschränkende Umweltfaktor zu sein scheint. (Näheres bei den Einzelbeschreibungen der Formen und in dem Abschnitt über den Lebensraum.)

### C. Systematik.

Seit dem Bekanntwerden der Gattung in der Wissenschaft sind zahlreiche Formen beschrieben worden, so daß schon verhältnismäßig früh zusammenfassende Arbeiten notwendig wurden, um eine Uebersicht über die Vielgestaltigkeit zu gewinnen. Es ist kein Wunder, daß alle diese Arbeiten — wie auch die meisten Neubeschreibungen — von Engländern durchgeführt wurden. Einmal befand und befindet sich auch heute noch das weitaus reichhaltigste Material im Britischen Museum in London, zum anderen standen aber Bearbeiter wie Sammler unter dem tatkräftigen Einfluß des damals führenden und maßgeblichen Mammalogen OLDFIELD THOMAS, dessen Name mit der Erforschung der Kleinsäuger stets auf das Engste verbunden bleiben wird, und dem wir sehr viele vorzügliche Neubeschreibungen und zusammenfassende systematische Arbeiten verdanken. Es ist äußerst vorteilhaft, daß alle größeren Arbeiten immer an dem gleichen Material vorgenommen wurden, so daß ein direkter Vergleich möglich ist und die Unterschiede in den Ergebnissen auf den Bearbeiter und nicht auf das Material selbst zurückzuführen sind. Da sich auch meine Ergebnisse zum weitaus größten Teil auf dieses Material stützen, ist ihre sachliche Beurteilung durch dritte an Hand der drei größeren Arbeiten von WROUGHTON (1906), DOLLMAN (1915) und THOMAS (1918) möglich.

Die Untersuchungen von WROUGHTON und DOLLMAN, die in Form von Bestimmungsschlüsseln die Unterschiede der damals bekannten *Otomys*-Formen herausarbeiteten, kranken beide daran, daß sie fast ohne Berücksichtigung der individuellen Variationen bei sorgfältigster Herausarbeitung der Unterschiede die verbindenden Zusammenhänge zu wenig beachten und so eine Vielfalt von selbständigen Arten und Unterarten beschreiben. Dadurch wurde nicht das erreicht, was eine systematische Uebersicht und Zusammenstellung bringen soll, nämlich Aufzeigen der verwandtschaftlichen Zusammenhänge. Beide Bearbeiter haben aber das große Verdienst, das vorhandene Material — WROUGHTON in der Hauptsache für Südafrika, DOLLMAN für die ostafrikanischen Formen — auf das sorgfältigste schriftlich fixiert zu haben, so daß ihre Angaben mit geringen Ausnahmen, wie ich mich an Hand des von ihnen bearbeiteten Materials überzeugen konnte, als Unterlagen für eine moderne, die phylogenetischen, genetischen und ökologischen Zusammenhänge behandelnde Arbeit mit herangezogen werden können. Wenn auch gelegentlich die zoogeographische Betrachtungsweise andeutungsweise aus den Arbeiten zu verspüren ist, so hatte doch RENSCH (1929) noch nicht das Prinzip geographischer Rassenkreise formuliert und wurde daher auch von DOLLMAN völlig vernachlässigt, von WROUGHTON und THOMAS vielleicht geahnt, aber in seiner Konsequenz nicht durchgeführt.

Es ist daher nur verständlich, daß THOMAS (1918) versuchte, in die Vielheit der als Species gleichwertig nebeneinander stehenden Formen eine den tatsächlichen Verhältnissen entsprechende Abstufung hineinzubringen. Er faßte allerdings nicht die nächstverwandten Formen als Rassen zu systematischen

Einheiten zusammen, sondern schuf nach der damals üblichen Methode neue Genera und Subgenera. Dadurch erreichte er in der Tat eine Gliederung, die die verschiedenen Grade der Unterschiedlichkeit den tatsächlichen Verhältnissen entsprechend berücksichtigt, aber um unserer heutigen Auffassung zu entsprechen, müßte man alle systematischen Einheiten der Gattung um eine Kategorie tiefer setzen. Selbstverständlich ist das nur ganz grob gesagt und trifft nicht für alle Einheiten zu, zumal es damals auch schon eine große Zahl von Subspezies gab, die als geographische Rasse ihre systematische Wertigkeit beibehalten.

Bis heute sind, soweit mir bekannt ist, 71 Formen der Gattung beschrieben worden, die sich bisher nach der von THOMAS gegebenen Einteilung folgendermaßen gliedern (Die Subspezies sind in dieser Uebersicht nicht aufgeführt):

### Unterfamilie *Otomysinae*

#### I. Genus *Otomys* F. CUVIER

##### 1. Subgenus *Otomys* F. CUVIER

*O. irroratus* 1827, *O. typus* 1877, *O. jacksoni* 1891, *O. orestes* 1900, *O. tropicalis* 1902, *O. dartmouthi* 1906, *O. denti* 1906, *O. angoniensis* 1906, *O. nyikae* 1906, *O. thomasi* 1910, *O. divinorum* 1910, *O. kempi* 1915, *O. persivali* 1915, *O. rubeculus* 1915, *O. burtoni* 1918, *O. mashona* 1918, *O. rowleyi* 1918, *O. silberbaueri* 1919, *O. robertsi* 1927, *O. tugelensis* 1929, *O. karoensis* 1931, *O. cuanzensis* 1937.

##### 2. Subgenus *Anchotomys* THOMAS

*O. anchietae* 1882.

##### 3. Subgenus *Lamotomys* THOMAS

*O. laminatus* 1905.

#### II. Genus *Parotomys* THOMAS

##### 1. Subgenus *Parotomys* THOMAS

*P. brantsii* 1840.

##### 2. Subgenus *Liotomys* THOMAS

*P. littedalei* 1918.

#### III. Genus *Myotomys* THOMAS

*M. unisulcatus* 1829, *M. slogetti* 1902, *M. turneri* 1907.

Die von THOMAS (1916) gegebene Aufteilung der *Otomys*-Formen in Genera und Subgenera kann meines Erachtens nicht aufrecht erhalten werden. Es ist natürlich selbstverständlich, daß die Formen, die THOMAS in dem „Subgenus *Otomys*“ zusammenfaßte — und die bei weitem die Mehrzahl ausmachen — nähere Beziehungen zueinander haben als etwa „*Myotomys unisulcatus*“ und „*Otomys (Lamotomys) laminatus*“, um einen extremen Fall zu nennen. Es sind aber Uebergangsformen zwischen den einzelnen abgetrennten Gruppen bekannt, deren Zugehörigkeit man nicht so ohne weiteres feststellen kann, und es bleibt mehr oder weniger dem Gefühl des einzelnen Systematikers überlassen, zu beurteilen, welches Merkmal das größere taxonomische Schwergewicht besitzt, um die Form zur einen oder anderen Gattung zu stellen. Demgemäß ist auch eine

klare Trennungslinie, die die Aufstellung von mehreren Genera und Subgenera rechtfertigen würde, ausgeschlossen und wirkt willkürlich und erzwungen.

Ich möchte nicht versäumen zu erwähnen, daß die THOMAS'sche Einteilung zwar der menschlichen Bequemlichkeit sehr entgegenkommt und für die Orientierung, wenn man sich nur rein sammlerisch-systematisch ohne weitere Problematik mit der Gattung *Otomys* beschäftigt, eine große Hilfe und Erleichterung bietet, um sich in dieser Formenfülle zurechtzufinden. Aber darauf kann es nicht ankommen. Selbst auf die Gefahr hin, daß das systematische Bild an Uebersichtlichkeit verlieren könnte, dürfen wir uns den Tatsachen nicht verschließen, die sich nicht nach dem vom Menschen aufgestellten System richten. Zum anderen kann ich mich des Eindrucks nicht erwehren, daß nicht immer nur die Tatsachen, sondern manchesmal auch menschliche, allzumenschliche Gesichtspunkte leitend auf die Ergebnisse bei der bisherigen Bearbeitung eingewirkt haben und sehr zur Schaffung der Formenfülle beigetragen haben.

Im folgenden bringe ich nun das System der Gattung, wie es sich aus meiner Bearbeitung ergeben hat, zur Darstellung. Die Arten werden in der Reihenfolge aufgeführt, wie sich die verwandtschaftliche Linie abzeichnet hat und zwar stehen, so weit das überhaupt möglich ist zu entscheiden, die Formen mit ursprünglicheren Merkmalen am Anfang. Worauf sich diese verwandtschaftlichen Beziehungen im einzelnen begründen, ist bei der Darstellung der Formen aufgeführt worden. Dadurch wird ein großer Teil des Gesamtergebnisses vorweggenommen. Im großen und ganzen richte ich mich nach dem Prinzip der geographischen Rassenkreise (RENSCH 1929) und wende auch die entsprechenden Begriffe an.

### *Otomys* F. CUVIER.

*Otomys* F. CUVIER, 1825. Genotypus *Euryotis irroratus* BRANTS.

*Otomis* BONAPARTE.

*Euryotis* BRANTS, 1827. Genotypus *Euryotis irroratus* BRANTS.

*Oreomys* HEUGLIN, 1877. Genotypus *Oreomys typus* HEUGLIN.

*Parotomys* THOMAS 1918. Genotypus *Euryotis brantsii* A. SMITH.

*Myotomys* THOMAS 1918. Genotypus *Otomys unisulcatus* F. CUVIER.

Verbreitung: Ganz Afrika südlich der Sahara mit Abessinien ausschließlich der Kongo-Hylaea im engeren Sinne.

Da die Gattung *Otomys* nicht nur in zahlreiche geographische Formen aufspaltet, sondern auch in hohem Maße auf ökologischer Grundlage variiert, ist es nicht immer leicht, zu entscheiden, ob die in großer Zahl beschriebenen Formen als geographische Rassen gelten können oder ob sie nur umweltbedingte Modifikationen darstellen, die dann unter die Synonymie fallen müßten. Selbstverständlich ist es an Hand von totem Balgmaterial sehr schwer zu entscheiden, ob ein Merkmal nur phaenotypisch oder wirklich genotypisch bedingt ist, d. h. ob es wiederholt durch Reaktion auf die Umwelteinflüsse als eine der möglichen Ausprägungen innerhalb der Valenz eines Genes oder Genkomplexes auftreten kann oder ob es sich um ein in Genen verankertes und damit erbfest abgeändertes Merkmal handelt. Erschwerend wirkt weiterhin die ebenfalls in ganz be-

sonderem Maße entfaltete individuelle Variation, die ebenso wie die ökologische von den älteren Autoren meistens übersehen wurde; ganz abgesehen von denjenigen Unterschieden, die durch Alter und Haarwechsel hervorgerufen werden. Wir sind daher in weitgehendem Maße auf sekundäre Rückschlüsse angewiesen. Bei *Otomys* ist es ganz offenbar so, daß Merkmalsänderungen im Schädelbau, in Sonderheit des Zahnbaus, soweit sie die individuelle Variation überschreiten, eine Aenderung im Sinne der geographischen Variation bedeuten und somit taxonomischen Wert besitzen. Bei der Balgfärbung ist die Bedeutung eines Merkmals wesentlich schwieriger abzuschätzen. Abänderungen wie „etwas heller“, „etwas dunkler“, „etwas brauner“, „etwas grauer“ sind immer mit äußerster Vorsicht aufzunehmen, da sie in vielen Fällen ökologisch bedingt sind. Dagegen können leichte Nuancen im Farbcharakter, also nicht in der Farbabstufung, bereits Artunterschiede bedeuten.

### I. *Otomys unisulcatus* F. CUVIER.

*Myotomys* THOMAS, 1918. Als selbständiger Genus aufgefaßt.

Verbreitung: Im südlicheren Teil der Kapkolonie; im Osten bis Grahams-town und Adelaide; der Orange-Fluß dürfte ziemlich genau die Nordgrenze darstellen.

*Otomys unisulcatus* zeigt von allen *Otomyinen* die Gattungsmerkmale in schwächster Ausprägung, so daß ich annehmen möchte, daß wir in *Otomys unisulcatus* eine Art vor uns haben, die einer hypothetischen Ur-*Otomys* am nächsten kommt, die also noch viele primitive Merkmale, bezogen auf die Gattung in ihrer Gesamtheit, bis heute behalten hat. Die für *Otomys* so typische Wölbung des Schädels („Ramsnase“) ist nur in ganz geringem Maße entwickelt. Die Hirnkapsel zeigt weiche, rundliche Formen, ohne extreme Ausbildung der Crista; lediglich die Frontalia bilden eine zwar schwache aber doch deutliche Crista, die an der Fronto-parietalsutur beginnt und bereits an der schmalsten Stelle der Interorbitalregion in eine Kante übergeht. Insbesondere ist die für *Otomys* sonst so charakteristische distale Verbreiterung der Nasalia nur ganz wenig ausgebildet. Sie überschreitet das für Myomorphen übliche Maß nicht. Die Bullae zeigen nichts Auffälliges, sind innerhalb des Rassenkreises aber verschieden groß. Ebenso sind die Zähne sehr wenig spezialisiert. Zwar ist schon für die Molaren die charakteristische Lamellenform in vollem Maße verwirklicht, doch ist die Zahl noch gering und läßt sich in dieser Form noch mit normalen myomorphen, in Sonderheit microtinen Molaren in Verbindung bringen.  $M^3$  hat vier Lamellen. Die dritte und vierte Lamelle können manchmal durch Usur verbunden sein und Kleeblattform annehmen.  $M_1$  besteht aus vier Lamellen; bei allen mir bekannt gewordenen Exemplaren sind die erste und zweite Lamelle medial durch Usur miteinander verbunden, so daß sie eine an der lateralen Seite beginnende Spirale mit einem Umgang bilden. Nach WROUGHTON (1906) ist in manchen Fällen dieser Teil von  $M_1$  auch

nierenförmig gestaltet. Bei einem Schädelfragment aus der Zoologischen Staatssammlung München ist der innere Kurventeil der Spirale so stark verkürzt, daß man dieses Schmelzmuster auch als nierenförmig bezeichnen kann. Die oberen Inzisiven sind mit einer lateral gelegenen Furche versehen, die allerdings manchmal nur ganz schwach angelegt ist; die unteren Inzisiven sind meist glatt, können aber eine leichte Andeutung einer ebenfalls lateral gelegenen Furche besitzen. Die äußere Gestalt zeigt nichts Besonderes. Die Allgemeinfärbung ist ein wildgrauer Ton, der jenem der südafrikanischen Vertreter des Rassenkreises *Otomys irroratus* sehr ähnlich ist. Von diesen unterscheidet sich dieser Rassenkreis aber durch seine kleine Körpermasse (Kopfrumpflänge im Durchschnitt 163 mm). Nach SHORTRIDGE (1934) wird *Otomys unisulcatus* „Karoo Busch Otomys“ genannt; dadurch wird zum Ausdruck gebracht, daß wir hier weniger eine „Sumpfratte“ als eine Buschratte vor uns haben. Für *Otomys unisulcatus* ist es charakteristisch, daß sie — meist kolonieweise — in trockenem Gelände mit leichter Strauch- und Buschvegetation lebt, also in der offenen südafrikanischen Steppe („flats“), mit Vorliebe am Fuße von Bergen und Hügeln („kopjes“). Nach GRANT und HEWITT wird das Nest oberirdisch aus kleinen Zweigen ziemlich umfangreich am Fuße eines Busches errichtet. SMITH berichtet, daß die „Karoo-Ratte“ auch in den untersten Zweigen der Büsche herumklettert.

Der Rassenkreis umfaßt drei Rassen.

#### 1. *Otomys unisulcatus grantii* THOMAS.

*Otomys unisulcatus grantii* THOMAS, 1902. Terra typica: Deelfontein, Cape Colony. *Myotomys granti* THOMAS, 1918.

Verbreitung: Diese Form wurde in 17 Exemplaren vom typischen Fundort bekannt. Deelfontein liegt nördlich der großen Karroo und ist von dieser durch die Sneeuwbergen und deren Fortsetzung getrennt, die aber offenbar keine faunistische Grenze darstellen. SHORTRIDGE (1934) gibt noch George, Grahamstown, Port Elisabeth, Fish River, Bedford District und Adelaide an, alles Orte, die im Südosten von der Terra typica liegen. Damit nimmt *grantii* den ganzen Osten des Gesamtverbreitungsgebietes ein. Im gleichen Gebiet (ob im gleichen Biotop?) leben noch *Otomys sl. slogetti* THOMAS und *Otomys brantsii luteolus* THOMAS und SCHWANN.

*grantii* hat alle die Merkmale, die die Ursprünglichkeit des Rassenkreises *unisulcatus* kennzeichnen, in hohem Maße ausgebildet. Insbesondere ist das Primitive in dieser Rasse deutlich ausgeprägt. Das zeigt sich vor allem in den Inzisiven. Ist es für die übrigen Angehörigen des Rassenkreises charakteristisch, daß die oberen Inzisiven auf dem lateralen Teil eine deutliche Längsfurche haben, so ist das bei *grantii* nur andeutungsweise der Fall. THOMAS (1902) berichtet, daß die Furche bei einigen Exemplaren kaum zu erkennen sei. Diese Eigenschaft hat *grantii* mit der Art *Otomys littedalei* THOMAS

gemeinsam. In der Gesamtfärbung ist gegenüber der Nominatform kaum ein Unterschied zu verzeichnen. Lediglich die Füße haben eine reinere Gelbfärbung. Der Schwanz ist oberseits schwarz, unterseits zu einem grauen Farbton deutlich aufgehellt; bei der Nominatform ist die Schwanzoberseite dunkelbraun.

2. *Otomys unisulcatus unisulcatus* GEOFFROY-St. HILAIRE & F. CUVIER.

*Otomys unisulcatus* GEOFFROY-St. HILAIRE & F. CUVIER, 1824 (1829). Terra typica: Kap der Guten Hoffnung.

*Myotomys* THOMAS, 1918.

*Myotomys unisulcatus bergensis* ROBERTS, 1929.

Verbreitung: Kap der Guten Hoffnung und dessen weitere Umgebung; Van Rhynsdorp, Lambertsbay, Garies, Chauwilliam, Touws River.

Als F. CUVIER (1829) diese Form benannte, hatte er bereits im Jahre 1825 von den beiden ihm zur Beschreibung vorliegenden Exemplaren das Zahnsystem genauer beschrieben und den Gattungsnamen *Otomys* geprägt. Leider aber teilte er nichts Genaueres über den Fundort mit, so daß wir nicht wissen, wie die Angabe „Cap de Bonne-Esperance“ zu werten ist. Wir sind darauf angewiesen, ihn nachträglich festzustellen. Glücklicherweise sind die einzelnen morphologischen Angaben trotz der an sich kurzen Fassung exakt genug, um nachträglich zu bestimmen, in welcher Gegend *unisulcatus* gesammelt worden sein muß. Es ist angegeben, daß die oberen Nagezähne mit einer deutlichen Längsfurche versehen sind; von den unteren wird gesagt, daß sie glatt („simples“) seien. In dieser Hinsicht sind sich auch die späteren Autoren einig. Während jedoch CUVIER sagt, daß  $M^3$  aus zwei Lamellen und einem hinteren Teil, dessen Schmelzfläche die Form eines Kleeblattes hat („... et la troisième de deux et d'une partie postérieure, dont la coupe présente la forme d'un trèfle.“), geben WROUGHTON (1906), THOMAS (1918) und ST. LEGER (1931) an, daß  $M^3$  aus drei normalen Lamellen und dem kleeblattförmigen Teil besteht. Die mir zur Verfügung stehenden beiden Schädelfragmente (ohne Fundortangabe) aus der Zoologischen Staatssammlung in München zeigen die von CUVIER angegebenen Inzisivenmerkmale sehr gut; die Längsfurche in den oberen Nagezähnen liegt lateral und zwar so, daß die Breite der beiden Zahnteile ziemlich genau im Verhältnis 1:3 steht. Der dritte obere Molar ist allerdings bei beiden anders geformt; er besteht deutlich aus vier Lamellen. Bei der letzten Lamelle umfaßt der Schmelz eine fast kreisförmige Fläche. Es ist natürlich denkbar, daß der Schmelz so gefaltet sein kann, daß er Kleeblattform annimmt; damit sei dann die Tendenz zur Bildung einer fünften Lamelle angedeutet. Andererseits ist aber auch sehr gut vorstellbar, daß bei stark abgekauten Molaren, die dritte und vierte Lamelle durch Usur miteinander verbunden sind und auf diese Weise würde dann ebenfalls das Kleeblattmuster entstehen. Da sowohl das eine wie das andere im Rahmen der individuellen Variation möglich ist, können wir beide Angaben gelten lassen. Die Angaben der drei britischen Autoren, die stets das

gleiche Material beschrieben, können als eine einzige Beobachtung aufgefaßt und der CUVIER'schen gleichwertig gegenüber gestellt werden. Obendrein bilden die Münchener Stücke ein ausgezeichnetes Bindeglied. Eine eindeutige Entscheidung kann ich nicht treffen, da mir der Typus nicht zugänglich ist.

Die von ROBERTS abgetrennte Rasse „*bergensis*“ ist nicht aufrecht zu erhalten. Einmal sind die Unterschiede für Gesamtfärbung und Körpergröße nur schwach und graduell und liegen durchaus im Rahmen der individuellen Variation. Zum anderen sind Fundorte von der Nominatform rund um die Terra typica von „*bergensis*“ bekannt geworden. Ich stelle diese Formen daher unter die Synonymie von *unisulcatus* und bestimme als Terra typica dieser Rasse das Kap der Guten Hoffnung im engeren Sinne.

### 3. *Otomys unisulcatus broomi* THOMAS.

*Otomys broomi* THOMAS, 1902. Terra typica: Port Nolloth, Little Namaqualand.  
*Myotomys* THOMAS, 1918.

Verbreitung: Klein Namaqualand (Klipfontein) bis zur Westküste südlich der Orange-Mündung. Ein relativ kleines, gut abgegrenztes Verbreitungsgebiet, das gleichzeitig als Terra typica für *Otomys brantsii brantsii* A. SMITH bekannt geworden ist.

Die Form, welche gut von den beiden anderen Rassenkreisangehörigen zu trennen ist, leitet durch ihre helle Gesamtfärbung, ganz besonders aber durch die relativ großen Ohren (Typus von *granti*: Ohr — 23, Typus von *broomi*: Ohr — 27) und den entsprechend vergrößerten Bullae zu einer Wüstenform über (Typus von *granti*: Länge der Bullae 7, 6, Typus von *broomi*: Länge der Bullae 8,0, bei einem zweiten Exemplar 8,2, nach THOMAS (1902)) und zeigt damit eine Beziehung zu den Arten *Otomys brantsii* A. SMITH und *Otomys littledalei* THOMAS an.

## II. *Otomys slogetti* THOMAS.

*Myotomys* THOMAS, 1918. Als selbständiger Genus aufgefaßt.

Verbreitung: In einem schmalen Streifen von Deelfontein, Zentralkapland bis Wakkerstroom, dem „Great Escarpment“ (Drakensberge bis in Höhe des Swasi-Landes einschließlich deren südliche Fortsetzung folgend).

*Otomys slogetti* steht *unisulcatus* außerordentlich nahe, ist aber auf die Hochländer beschränkt. In Deelfontein kommen beide Rassen gemeinsam vor, leider ist nicht bekannt, ob sie sich auch im gleichen Biotop befinden. Aber ROBERTS schreibt von den anderen Angehörigen dieses Rassenkreises, daß sie nicht wie *Otomys unisulcatus* mit Vorliebe in der Strauch- und Buschvegetation leben und auch dort oberirdisch ihre Nester bauen, sondern daß sie viel mehr in felsigem Gelände mit besonderer Vorliebe in Steinhaufen und Schotterbänken vorkommen und auch unter den Steinen und in den Spalten ihre Nester zu haben scheinen.

Morphologisch ist *slogetti* von *unisulcatus* durch die kleinere Gestalt, insbesondere aber auch durch die relativ kleineren Ohren und kürzeren Hinterfüße gekennzeichnet. Diese Merkmale sind auch dann eindeutig, wenn sich die Vertreter der beiden Rassenkreise in der Färbung so außerordentlich ähneln, wie in Deelfontein.

Die oberen Inzisiven sind stets mit einer deutlichen Furche versehen, die im Gegensatz zu *unisulcatus* nicht so weit lateral gelegen ist. Die unteren Inzisiven haben ebenfalls eine laterale, allerdings nur ganz schwache Furche. Der dritte obere Molar hat vier bis fünf Lamellen und zeigt damit bereits eine Spezialisationssteigerung an.

Dieser Rassenkreis gliedert sich in fünf Rassen.

### 1. *Otomys slogetti slogetti* THOMAS.

*Otomys slogetti* THOMAS, 1902. Terra typica: Deelfontein, Cape Colony.

*Myotomys* THOMAS, 1918.

Die Rasse lebt im äußersten Südwesten des Rassenkreisareals. Gleichzeitig hat ihr Lebensraum auch die geringste Meereshöhe. Charakteristisch ist der wein- bis rostrote Anflug.  $M^3$  hat bei den 17 von THOMAS untersuchten Exemplaren stets vier Lamellen; die vierte hat stets das Kleeblattmuster, befindet sich also im Uebergangsstadium zu einer fünften Lamelle. Der Schwanz ist auffallend kurz, er mißt im Durchschnitt genau  $\frac{1}{3}$  der Körperlänge. (Durchschnittsmaß nach WROUGHTON (1906) Kopf-Rumpf 135, Schwanz 65).

### 2. *Otomys slogetti jeppeii* ROBERTS.

*Otomys slogetti jeppeii* ROBERTS, 1929. Terra typica: Jamestown, Kapland.

Während *slogetti* die helle Farbe der offenen, sonnigen Landschaft trägt, ist *jeppeii* bereits eine echte Berglandform, deren allgemeine Färbung dunkler ist. Das bisher bekannte Material ist so gering, daß über eindeutige Merkmalsdifferenzen nichts Genaues ausgesagt werden kann. Offenbar ist die obere Backenzahnreihe deutlich größer als bei der Nominatrasse (*slogetti* Kaufläche 6,7, *jeppeii* Kaufläche 8,5). ROBERTS (1929) hat die Breite von  $M^2$  verglichen: bei *slogetti* 2,0, bei *jeppeii* 2,1, bei *turneri* 2,5, bei *robertsi* 2,7. Es scheint, auch wenn man die übrigen Merkmalsänderungen betrachtet, die Progression in diese Richtung zu gehen. Die Ohrlänge nimmt in gleicher Richtung ab; folgende Zahlen stehen mir zur Verfügung: *slogetti* 19, *jeppeii* 18,5, *basuticus* 16, *turneri* 17.

### 3. *Otomys slogetti basuticus* ROBERTS.

*Otomys slogetti basuticus* ROBERTS, 1929. Terra typica: Bolepeletsa, Basutoland.

Den genauen Fundort konnte ich nicht feststellen. Das Basutoland ist aber so klein, daß durch diese Annahme kein sachlicher Fehler entstanden ist. Die Basutorasse ist wiederum um eine Tönung dunkler als *jeppeii* und lebt in einer Meereshöhe von rund 1700 m. Auffallend ist bei den relativ großen Körpermaßen

(Kopf-Rumpf 153) das kleine Ohr (16). Näheres läßt sich auch hier nicht sagen, da bisher nur der Typus bekannt geworden ist.

#### 4. *Otomys slogetti robertsi* HEWITT.

*Otomys robertsi* HEWITT, 1927. Terra typica: Mont-aux-Sources.

Diese Rasse wurde in fast 3300 m Höhe gefangen. ROBERTS bespricht sie ausführlicher bei der Neubeschreibung von *basuticus*. Dabei vertritt er die Auffassung, daß diese Form *turneri*, die bisher als „eigene Art“ aufgefaßt wurde, am nächsten steht, obgleich auch viele Gemeinsamkeiten mit *basuticus* festzustellen sind. Zweifellos ist *robertsi* eine *slogetti*-Form, die uns bei der Beurteilung von *turneri* von großem Nutzen ist. Sie zeichnet sich durch ihre besonders dunkle Gesamtfärbung aus. HEWITT gibt in der Originalbeschreibung an, daß die oberen Inzisiven neben der lateralen Hauptfurche noch eine sehr schwach ange deutete medial gelegene Rille haben. M<sup>3</sup> besteht aus fünf deutlichen Lamellen; der linke M<sup>3</sup> hat eine kleine Falte ausgebildet, die man vielleicht als Tendenz zur Bildung einer 6. Lamelle auffassen kann.

#### 5. *Otomys slogetti turneri* WROUGHTON.

*Otomys turneri* WROUGHTON, 1907. Terra typica: Aberfeldy, Nordosten des Orange-Freistaates.

*Myotomys* THOMAS, 1918.

Die Stellung von *turneri* ist nicht so ohne weiteres zu entscheiden. Wir finden hier eindeutig Merkmale, die den übrigen Formen gegenüber einen wesentlichen Fortschritt bedeuten. Der Schädel in seiner Gesamtform zeigt bereits Beziehungen zu der ostafrikanischen Art *Otomys denti* THOMAS, was ROBERTS insbesondere dadurch als erwiesen betrachtet, daß auch M<sup>3</sup> ganz einwandfrei fünf Lamellen hat, was aber in diesem Rassenkreis nichts Ungewöhnliches ist. Dagegen sind die übrigen Zahnmerkmale, wie die Furchung der oberen Inzisiven so vollkommen mit den *slogetti*-Formen übereinstimmend, daß eine enge Bindung zu ihnen unbedingt angenommen werden muß. ROBERTS (1929) läßt keinen Zweifel darüber, daß *turneri* sehr nahe mit *robertsi* verwandt ist, auch THOMAS (1918) stellte die Form zu „*Myotomys*“. Meiner Ansicht nach bezeugt sie ihre Stellung im System durch die Anlage der Furche der oberen Nagezähne, die ein sehr konservatives Merkmal zu sein scheint, da es sich nicht nur bei *Otomys slogetti* sondern auch bei *Otomys unisulcatus* findet; die Anlage einer fünften Lamelle ist lediglich als ein gradueller Unterschied zu der Kleeflatform der vierten Lamelle bei den anderen Formen zu werten. Größeres Material wird die Richtigkeit dieser Annahme bestätigen.

Die beiden nun folgenden Rassenkreise stehen sich untereinander sehr nahe. Auf Grund ihres deutlichen Unterscheidungsmerkmals, der großen Bullae, hat THOMAS (1918) beide zu einer eigenen Gattung zusammengefaßt und damit eine sehr große Trennung von den übrigen *Otomys*-Formen vollzogen. So sehr

dieses Merkmal und die damit verbundene Umgestaltung des Schädels auch in die Augen springt, so sind doch im übrigen so nahe Uebereinstimmungen mit den meisten charakteristischen Eigenschaften mit anderen *Otomys*-Formen vorhanden, daß ich diese Trennung nicht für berechtigt halte. Obendrein ist *O. unisulcatus broomi* eine Form, bei der die Bullae auch stark vergrößert sind, und die somit anzeigt, daß innerhalb der Gattung die Möglichkeit zu einer derartigen Bildung vorhanden ist. Ferner haben wir es in diesen beiden Rassenkreisen mit Gruppen zu tun, die ausgesprochene Trockengebiete bewohnen. Formen, die unter solch extremen Außenbedingungen leben, zeigen sehr oft Hypertrophie eines gewissen Merkmals oder eines Merkmalkomplexes. Darüber hinaus ist die starke Entwicklung der Bullae in Trockengebieten bei Nagetieren eine sehr häufige Erscheinung, über deren Ursache wir noch nichts Genaues auszusagen vermögen.

### III. *Otomys littledalei* THOMAS.

*Liutomys* THOMAS, 1918. Als Subgenus des selbständigen Genus *Parotomys*.

Verbreitung: Südwestafrika, vom Swakop im Norden bis zu den nördlichen Ausläufern der Roggeveldbergen, von der Küste bis zur Hakscheen Pan an der Ostgrenze von Deutsch-Südwestafrika.

Abgesehen von den großen Bullae ist der Rassenkreis *littledalei* auch an ihren Zähnen — und darin unterscheidet er sich von *brantsii* — sehr leicht zu erkennen. Die Inzisiven sind oben und unten völlig glatt, ohne die geringste Andeutung einer Furche. Die Backenzähne zeigen die einfachste bekannt gewordene Form. Sowohl  $M^3$  wie  $M_1$  bestehen aus vier Lamellen. Damit stellt das Zahnsystem von *littledalei* eine außerordentlich ursprüngliche Form dar. Die durchschnittliche Körperlänge beträgt etwa 120—180; der Schwanz hat  $\frac{2}{3}$  der Körperlänge. Die Gesamtfärbung ist ausgesprochen „wüstenfarbig“. Der hell ocker- bis lohfarbene Grundton ist von einem zimt-farbigem „Mantel“ überdeckt, durch den aber noch deutlich der Grundton durchschimmert.

*O. littledalei* lebt in großen Familien zusammen. Die Nester werden ganz wie von *O. unisulcatus* im Strauchwerk angelegt und können eine beträchtliche Größe annehmen. (SHORTRIDGE, 1934, p. 247 „ . . . from one to two feet in height“).

Der Rassenkreis umfaßt 3 Rassen.

#### 1. *Otomys littledalei littledalei* THOMAS.

*Parotomys (Liutomys) littledalei* THOMAS, 1918. Terra typica: Tuin, Kenhort, Buschmannland.

Verbreitung: Calvina ist ein weiterer Fundort, sonst wenig bekannt.

Die drei Rassen sind einander außerordentlich ähnlich. Aus dem geringen bisher bekannt gewordenen Material gehen keine eindeutigen Schädelunterschiede hervor. Die Grundfärbung der Oberseite der Nominatform ist eine helle

Lohfarbe, die Unterseite ist noch lichter. Die Schwanzoberseite ist lederbraun, das Schwanzende ist dunkler als der Wurzelteil.

### 2. *Otomys littledalei namibensis* ROBERTS.

*Parotomys (Liotomys) littledalei namibensis* ROBERTS, 1933. Terra typica: Swakopmund.

Verbreitung: Südwest-Damaraland, Namibwüste.

Alle Farbtöne sind dunkler als bei der Nominatform. Der braune Mantel ist mit etwas Schwarz durchsetzt. Die hellen Partien sind mehr grau als ocker.

### 3. *Otomys littledalei molopensis* ROBERTS.

*Parotomys (Liotomys) littledalei molopensis* ROBERTS, 1933. Terra typica: Hakscheen Pan, im Westen des Molopo-Flusses.

Verbreitung: Nur von der Terra typica bekannt geworden.

Wesentlich hellere Gesamtfärbung als die anderen Unterarten. ROBERTS vermutet, daß sie im Durchschnitt auch kleiner sei, was aber nicht erwiesen ist.

SHORTRIDGE (1934) gibt noch als Fundort die nähere Umgebung von Berseba an, das ziemlich genau in der Mitte zwischen den Fundorten der drei Formen liegt. Leider werden die dort gefangenen Exemplare nicht näher beschrieben; es wäre interessant zu erfahren, zu welcher Rasse sie gehören.

## IV. *Otomys brantsii* A. SMITH.

*Parotomys* THOMAS, 1918. Als selbständiges Genus aufgefaßt.

Verbreitung: Von Zentralkapland bis zur Westküste; es scheint eine enge Bindung an den westlich und nordwestlich gerichteten Teil des „Great Escarpment“ zu bestehen. Fundorte südlich, also aus der großen Karroo und aus den Kapfalten sind mir nicht bekannt geworden. Im Norden verläuft die Grenze etwa mit dem Orange, der aber von einer Rasse überschritten wird, die im Gebiet des Kuruman, also der Südgrenze der Kalahari verbreitet ist.

Im großen und ganzen ist *O. brantsii* dem vorigen Rassenkreis sehr ähnlich. Aber es gibt ein sehr deutlich trennendes Merkmal, das, abgesehen von chorologischen und biologischen Verschiedenheiten eine Unterscheidung auf den ersten Blick ermöglicht. Die oberen Nagezähne von *brantsii* sind deutlich längsgefurcht, und zwar befindet sich eine von der Mitte des Zahnes ganz leicht lateral verschobene Furche und eine zweite ganz hart an der medialen Seite, die aber nicht so deutlich in Erscheinung tritt. Die unteren Inzisiven sind glatt. In der Gesamtfärbung herrscht große Ähnlichkeit. Die durchschnittliche Körperlänge (Kopf-Rumpf) beträgt 140—155, der Schwanz hat etwa  $\frac{1}{2}$  der Körperlänge.

*O. brantsii* ist ebenfalls ein Tier der trockenen Gebiete. Es lebt aber in noch offenerem Gelände und gräbt sich Löcher und Gänge in die Erde.

Der Rassenkreis besteht aus 5 Rassen.

### 1. *Otomys brantsi brantsii* A. SMITH.

*Euryotis brantsii* A. SMITH, 1840. Terra typica: „Innere Gebiete von Südafrika“.

Verbreitung: Von der Mündung des Orange bis Beaufort-West am „Great Escarpment“.

Als THOMAS (1902) *pallida* WAGNER und *rufifrons* RUEPPELL unter die Synonyme von *brantsii* stellte, war noch keine weitere Form als die Nominatform bekannt. Später hat ROBERTS (1929) die *brantsii*-Formen noch einmal untersucht; ihm standen allerdings nicht die Typen zur Verfügung und er war auf Exemplare angewiesen, die nach seiner Meinung der Originalbeschreibung entsprachen. Er glaubte in einem Exemplar aus Van Rhynsdorp einen Vertreter für *pallida*, in einem Exemplar von Cradock einen Vertreter für *rufifrons* gefunden zu haben. Danach stellte er fest, daß beide Formen zurecht neben *brantsii* als Subspezies bestehen bleiben müssen. Ich kann diese Auffassung nur bestätigen. Mir stehen außer zwei Exemplaren vom Orange-Fluß (Z. M. Berlin Nr. 2268 und 2269) drei Stücke aus der Zoologischen Staatssammlung München zur Verfügung. Das eine Exemplar mit Fundortangabe „Cap der Guten Hoffnung“, die aber offenbar nachträglich zugefügt wurde, ist eindeutig als Angehörige der Nominatrasse zu bestimmen. Die beiden anderen sind je mit einem Typuszettel versehen und als „*Euryotis pallida* WAGNER“ bezeichnet. Obgleich die Bälge Ausstellungsobjekte waren und daher sicherlich ein Teil der Originalfärbung verloren ging, besteht kein Zweifel, daß es sich hier um eine selbständige Rasse handelt. Ähnlich ist es auch im Falle „*rufifrons*“. Da ich den Typus *rufifrons* RUEPPELL leider nicht ansehen konnte, läßt sich dessen Stellung zwar nicht endgültig entscheiden, aber es ist doch ganz sicher anzunehmen, daß es sich auch hier um eine eigene Rasse handelt, da WAGNER beide nebeneinander gesehen hat. Er führt auch in der Fußnote (1843, p. 508) deutlich die Unterschiede auf, auf Grund deren er *rufifrons*, *pallida* und *brantsii* für verschiedene Formen hält. Dazu kommt noch, wie ROBERTS (1929) feststellte, daß die Tiere aus Cradock mit der Beschreibung *rufifrons* gut übereinstimmen. Es scheint mir daher erforderlich, *pallida* und *rufifrons* wieder aus der Synonymie herauszunehmen und als eigene Rassen mit den nachträglich von ROBERTS als typisch festgelegten Fundorten aufzufassen.

### 2. *Otomys brantsii pallidus* WAGNER.

*Euryotis pallida* WAGNER, 1841. Terra typica: „Südafrika“, nach ROBERTS (1929) Van Rhynsdorp Distrikt.

Diese Form, die sich südlich an die Nominatform anschließt, ist wesentlich heller. Der Rücken ist ausgesprochen fahl und nur mit wenigen braunen Haaren durchsetzt. Die Nasalia scheinen im proximalen Teil schmaler zu sein; dementsprechend verbreitern sie sich distal relativ stärker.

3. *Otomys brantsii rufifrons* WAGNER.

*Otomys rufifrons* RÜPPELL, 1842 (nomen nudum); WAGNER, 1843. Terra typica: „Kap“, nach ROBERTS (1929) Cradock.

Verbreitung: Außer Cradock ist kein Fundort bekannt geworden.

Durch die Häufung von Haaren mit schwarzen Spitzen ist *rufifrons* deutlich dunkler. Näheres läßt sich ohne größeres Material noch nicht aussagen.

Im Zool. Museum in Hamburg befindet sich ein Exemplar von *brantsii*, von dem ein alter Balg von einem Ausstellungsexemplar aus dem Jahre 1876 und ein Schädelfragment erhalten sind. Als Fundort ist Port Natal, also Durban, angegeben. Sollte dieser Fundort richtig sein, so würde sich das Verbreitungsgebiet von *O. brantsii* ganz wesentlich nach Nordosten erweitern. Ich bezweifle aber die Fundortangabe sehr stark, da die Schädel- und Zahnmerkmale (über den stark ausgebleichenen Balg läßt sich nichts mehr aussagen), außerordentlich gut zur WAGNER'schen Beschreibung von *rufifrons* passen; ein wesentlicher Grund mehr, der mir die Berechtigung dieser Form zu bestätigen scheint. Obgleich *rufifrons* die östlichste Rasse ist, liegt der Fundort doch so weit ab, daß sich hier sicherlich eine eigene Form entwickelt hätte. Noch bemerkenswerter ist aber, daß Durban als Biotop den bisher bekanntesten Verhältnissen bei *O. brantsii* keineswegs entspricht. Ich möchte daher annehmen, daß der Händler Schlüter das Exemplar über Durban erhielt, daß es aber weiter aus dem Westen stammt.

4. *Otomys brantsii luteolus* THOMAS & SCHWANN.

*Otomys brantsii luteolus* THOMAS & SCHWANN, 1904. Terra typica: Deelfontein, Zentralkapkolonie.

Verbreitung: Weitere Fundorte nicht bekannt.

Diese Form unterscheidet sich eindeutig durch den deutlichen rotbraunen Einschlag in ihrer Gesamtfärbung. Sie lebt mit *O. unisulcatus grantii* und *O. slogetti slogetti* im gleichen Gebiet, die auch beide die rotbraune bis weinrote Farbe haben.

5. *Otomys brantsii deserti* ROBERTS.

*Parotomys brantsii deserti* ROBERTS, 1933. Terra typica: Buschman Pits, Kuruman-Fluß.

Verbreitung: Weitere Fundorte sind nicht bekannt geworden.

Diese so abgelegene Rasse ist eine reife Wüstenform, was insbesondere in ihrer fahlen, blassen Färbung zum Ausdruck kommt. Die Körperunterseite, die Extremitäten und die Unterseite des Schwanzes sind fast rein weiß. Die Oberseite des Schwanzes ist schwarz. Einwandfreie Schädelunterschiede sind nicht festzustellen.

V. *Otomys denti* THOMAS.

Verbreitung: Auf Ostafrika beschränkt; kommt nicht kontinuierlich, sondern insulär auf dem Ruwenzori, den Virunga-Vulkanen, im Usambaragebirge und in den Ulugurubergen vor.

Dieser Rassenkreis unterscheidet sich auf den ersten Blick von allen anderen Formen durch eine düstere schwarz-braune Gesamtfärbung. Bei den zentralafrikanischen Formen sind die exponierten Körperteile (Ohren, Extremitäten und Schwanz) besonders dunkel.

Der Schädel zeichnet sich in der Gesamtlinienführung durch Ursprünglichkeit aus und erinnert hierin sehr stark an *O. unisulcatus* und *O. slogetti*; in Sonderheit die Rassen *robertsi* und *turneri*, also die am weitesten entwickelten Formen von *O. slogetti*, zeigen sehr deutlich Beziehungen zu diesem Rassenkreise. Jedoch ist der Schädel nicht so gedrunken, sondern schlanker und länger. Im Vergleich mit den anderen ostafrikanischen Formen ist der Schädel auffallend niedrig; die Nasalia sind nicht so extrem verbreitert und am distalen Ende deutlich seitlich zusammengedrückt, so daß sie sich — von oben gesehen — wesentlich stärker wieder verjüngen als das distale Ende der Nasalia der übrigen Formen.

$M^3$  besteht aus fünf oder sechs Lamellen; die Variation ist individuell und kommt innerhalb der einzelnen Rassen vor.  $M_1$  hat vier Lamellen. Die oberen Inzisiven haben eine deutliche Furche, die um ein ganz Geringes lateral verschoben ist. Die unteren Inzisiven haben eine deutlich lateral gelegene, sehr tiefe Furche. Die Furchung macht die Zähne ungewöhnlich scharfkantig und verursacht die Bildung von zwei außerordentlich scharfen Spitzen an der Nagefläche. Der laterale Teil ist sehr schmal und zeichnet sich dadurch aus, daß er weiß ist, während der größere mediale Teil die normale Orangefärbung besitzt. Dieses auffallende Merkmal ist dem Grad nach verschieden bei den einzelnen Rassen ausgeprägt, aber immer deutlich zu erkennen und das sicherste Erkennungsmerkmal der Art, da es von keiner anderen Form bekannt geworden ist.

ALLEN und LOVERIDGE (1933) wollen auf Grund der dunklen Färbung, die in ganz ähnlicher Form bei *O. anchietae lacustris* auftritt, nähere verwandtschaftliche Beziehungen zwischen *anchietae* und *denti* feststellen, indem sie davon ausgehen, daß die Lamellenzahl innerhalb der Gattung so stark variiert, daß man sie nicht allein als unterscheidendes Merkmal verwenden kann. So richtig das auch für die Lamellenzahl von  $M^3$  ist, so wenig trifft es für  $M_1$  zu.  $M_1$  hat bei allen *denti*-Formen ohne Ausnahme vier Lamellen, während er bei den *anchietae*-Rassen ebenfalls ohne Ausnahme fünf Lamellen besitzt. Außerdem sind die Größenunterschiede sehr erheblich und Uebergänge sind nicht bekannt. Mir steht ein Exemplar von *O. anchietae lacustris* aus dem Berliner Museum zur Verfügung, das aus Ufipa stammt, also ganz aus der Nähe der Fundorte von LOVERIDGE, das verglichen mit *O. denti sungae* trotz seines dunkelbraunen Grundtones nicht den ausgesprochen düsteren Charakter der *denti*-Rassen hat.

Der Biotop befindet sich in 1600—2100 m Höhe und scheint sich mit dem unteren Urwaldrand der jeweiligen Berglandschaft zu decken.

Von diesem Rassenkreis sind 3 Rassen bekannt geworden.

1. *Otomys denti denti* THOMAS.

*Otomys denti* THOMAS, 1906. Terra typica: Ruwenzora-Ost, Uganda, 1800 m Meereshöhe.

Ein weiterer Fundort „Urwald 90 km westlich des Albert-Edward-Sees, 1600 m, Belgisch Kongo“ ist nicht genau festzulegen.

Diese bisher nur vom Ruwenzori und seiner näheren Umgebung bekannt gewordene Form ist die dunkelste Rasse. Die exponierten Körperteile sind ganz schwarz, was für den Schwanz, der bei den anderen *Otomys*-Formen immer unterseits aufgehellt ist, besonders bemerkenswert ist. Die Lamellenzahl von  $M^3$  wird in der Originalbeschreibung mit fünf angegeben; auch DOLLMANN (1915) wiederholt diese Zahl und trennt *kempi*, für die  $M^3$  mit sechs Lamellen angegeben ist, als „gute Art“ von *denti*. Ich konnte in London das vorhandene Material beider Rassen nachprüfen und stellte fest, daß die beiden Paratypen von *denti* deutliche Ansätze zu einer 6. Lamelle haben. Zum anderen haben von 7 *kempi*-Exemplaren zwei fünf Lamellen. Da diese beiden Formen im Balg nur außerordentlich schwer zu unterscheiden sind und dieses als trennendes Kriterium angegebene Merkmal seine Bedeutung somit verloren hat, ist die Zusammenfassung zu einer Art wohl gerechtfertigt.

2. *Otomys denti kempi* DOLLMAN.

*Otomys kempi* DOLLMAN, 1915. Terra typica: Burunga, Mt. Mikeno, Virunga-Vulkane. Belg. Kongo, 1800 m Meereshöhe.

Verbreitung: Außer von der Terra typica wurden noch andere Fundorte bekannt, die aber alle im Bereich der Virunga-Vulkane liegen (Buhamba, in der Nähe des Kivu-See; Rugege-Wald, Ruanda).

Diese Unterart steht der vorigen sehr nahe und ist nur schwer davon zu trennen. Es ist wahrscheinlich, daß bei *kempi*  $M^3$  vorwiegend mit sechs Lamellen und bei *denti* mit fünf Lamellen ausgestattet ist. Auch scheint diese Rasse im Durchschnitt größer zu sein. Diese Merkmale sind aber nach sehr geringem Material zusammengestellt. Es ist möglich, daß bei reichhaltigerem Material die Variationsbreiten beider Formen sich völlig decken, so daß *kempi* als Synonym von *denti* aufzufassen ist.

3. *Otomys denti sungae* BOHMANN.

*Otomys denti sungae* BOHMANN, 1943. Terra typica: Sunga, Usambara-Gebirge, D. O. A., 1900 m.

Von den beiden anderen Formen leicht durch den zweifarbigen Schwanz zu unterscheiden; während er oben ebenfalls schwarz ist, ist die Unterseite dunkelgrau aufgehellt. Die Extremitäten und die Ohren sind nicht so dunkel.  $M^3$  hat 6 Lamellen. Die Inzisiven sind nicht so dunkel orange gefärbt, sondern haben einen mehr gelben Ton. Der laterale, durch die Furche abgetrennte Teil, ist aber auch hier deutlich heller, wenn auch nicht so auffallend wie bei den beiden Rassen vom zentralafrikanischen Graben.

LOVERIDGE fand in den Ulguru-Bergen eine *Otomys*-Form, die als *O. kempfi* bestimmt wurde. Da er seine Exemplare nicht direkt vergleichen konnte, möchte ich annehmen, daß seine Exemplare der geographischen Lage nach *sungae* näher stehen.

#### VI. *Otomys tugelensis* ROBERTS.

Verbreitung: Im Osten Südafrikas, von Grahamstown bis Pretoria.

Ich bin nicht sicher, ob sich *tugelensis* als selbständiger Rassenkreis aufrecht erhalten läßt. Da ich aber kein Exemplar zum Vergleich zur Verfügung habe und auch eine Abbildung nicht zu existieren scheint, bin ich lediglich auf die Originalbeschreibung von ROBERTS (1929) angewiesen, welcher meines Wissens auch der Einzige geblieben ist, der über diese Formen gearbeitet hat. Es ist an sich nichts Erstaunliches, daß in diesem östlichen Teil Südafrikas noch ein weiterer Rassenkreis vertreten sein soll; denn wir finden hier auf kleinem Raum die größte Formenmannigfaltigkeit der ganzen Gattung. Aber aus der Beschreibung von *tugelensis* geht doch hervor, daß ROBERTS dauernd mit der Abgrenzung gegen die Art *O. irroratus* ringt, die ihm meines Erachtens nicht überzeugend gelingt. Nun ist es aber eine alte Erfahrungstatsache, daß sich Arten morphologisch so ähneln können, daß es außerordentlich schwierig ist, einwandfrei unterscheidbare Merkmale zu finden oder gar darzustellen, obgleich man aus dem „Habitus“ in seiner Gesamtheit mehr erfühlt als an Einzelheiten erkennt, daß es sich um zwei ganz verschiedene Tiere handelt. Wenn ROBERTS eindeutig nach dem Prinzip der geographischen Rassen vorgehen würde, könnte man seine Darstellung so übernehmen. Da dies aber nicht der Fall ist, müssen wir die Frage nach der genauen Stellung vorläufig offen lassen und *O. tugelensis* als selbständige Arten auffassen. Die im folgenden angegebenen Merkmale sind der ROBERTS'schen Beschreibung entnommen.

Die Gesamtfärbung ist deutlich fahler und blasser als bei den *irroratus*-Formen des gleichen Gebietes. Die braune, rostige Farbkomponente tritt einer hellen ocker- bis lederfarbenen gegenüber zurück. Der Schwanz ist deutlich bicolor, oberseits dunkel, braun bis schwarz, unterseits schmutzig gelblich weiß. Die von ROBERTS angegebenen Unterschiede im Schädelbau *irroratus* gegenüber sind wenig überzeugend, da sie in der Variationsbreite von *irroratus* liegen. Lediglich der stärker gebogene Gesamtschädel, also die stärkere Ausprägung der „Ramsnase“ dürfte als unterscheidendes Merkmal bestehen bleiben. M<sup>3</sup> hat sechs oder sieben Lamellen.

*O. tugelensis* bevorzugt trockenere Biotope als *irroratus*. Von diesem Rassenkreis sind 4 Rassen beschrieben worden.

##### 1. *Otomys tugelensis tugelensis* ROBERTS.

*Otomys tugelensis* ROBERTS, 1929. Terra typica: Klipspruit, Utrecht, Natal.

Eine sehr helle Form aus den tiefliegenden heißen Gebieten Natal's. Die Nasalia verbreitern sich allmählich ohne scharfen Winkel und sind relativ

schmal (7,3). Bei den drei von ROBERTS untersuchten Exemplaren hat M<sup>3</sup> sechs Lamellen.

### 2. *Otomys tugelensis sabiensis* ROBERTS.

*Otomys tugelensis sabiensis* ROBERTS, 1929. Terra typica: Marieskop, Lydenburg Distrikt.

Diese Rasse ist von der Nominatform, von der sie nur 100—150 km nördlich entfernt vorkommt, farblich nicht verschieden. Lediglich der Schädel wirkt etwas massiger; das Rostrum ist tiefer, die Nasalia sind breiter. M<sup>3</sup> hat beim Typus und einem zweiten Exemplar 7, bei einem dritten 6 Lamellen.

### 3. *Otomys tugelensis pretoriae* ROBERTS.

*Otomys tugelensis pretoriae* ROBERTS, 1929. Terra typica: Fontains Valley, Pretoria.

Auch hier ist kein merklicher Unterschied in der Färbung anzugeben. Die relative Schwanz- und Fußlänge scheint geringer zu sein als bei *sabiensis* (bei dem geringen Material aber ein schlecht fundiertes Merkmal!). Die Nasalia sind mit 7,0 als schmal zu bezeichnen. M<sup>3</sup> hat meist 6, manchmal auch 7 Lamellen.

ROBERTS fand bei Pretoria auch die *irroratus*-Form *randensis*, aber in einem feuchteren Biotop. Die Tatsache unterstützt die Anschauung, *O. tugelensis* als eigene Art aufzufassen.

### 4. *Otomys tugelensis saundersiae* ROBERTS.

*Otomys tugelensis saundersiae* ROBERTS, 1929. Terra typica: Grahamstown.

ROBERTS gibt in seiner Charakteristik an, daß diese Rasse wesentlich kleiner als die übrigen sei und stellt dann vergleichend die Maße von einem gleichaltrigen *tugelensis*-Exemplar aus Utrecht daneben, welches größer ist. Aus dieser Gegenüberstellung geht aber hervor, daß der Schwanz vom *tugelensis*-Exemplar  $\frac{2}{3}$ , vom *saundersiae*-Typus nicht ganz  $\frac{1}{2}$  der Körpergröße ausmacht. Ebenso ist der Hinterfuß deutlich kleiner. Wenn auch das Material an sich zu gering ist, um Schlüsse daraus zu ziehen, so ist doch der Unterschied so groß, daß wir wohl ein Rassenkennzeichen in diesen Körperproportionen sehen dürfen. Die Gesamtfärbung ist noch heller als bei der Nominatform, die Ohren sind dunkler als die Rückenfärbung. M<sup>3</sup> beim Typus mit 7, bei einem zweiten Exemplar mit 6 Lamellen.

## VII. *Otomys irroratus* BRANTS.

Verbreitung: Von der Südspitze Afrikas über ganz Süd- und Ostafrika bis zum Rudolf-See und dem oberen Uele; über West-Rhodesien und Angola bis Kamerun.

*O. irroratus* zeigt die charakteristischen *Otomys*-Merkmale in reinster Form, die bei allen Rassen, trotz der durch die ausgedehnte Verbreitung bedingten Formenmannigfaltigkeit, klar zum Ausdruck kommt. Der Schädel steht auf einer hohen Entwicklungsstufe. Die Cristen sind stets deutlich ausgebildet. Das gilt besonders für die Frontalcristen, die beim Lacrimale beginnen und in einer scharfen Kante, die deutlich hervortritt, inter- und supraorbital bis zur Frontoparietalsutur, wo sie etwas verdickt sind, verlaufen. Bei alten Tieren, insbesondere bei der Nominatrasse und bei *maximus* gehen die Cristen deutlich bis zum Supraoccipitale weiter, wo sie lateral abbiegen und in die Crista übergehen, die vom Squamosum und Exoccipitale gebildet wird. Die Gehirnkapsel ist bei allen Tieren stets länger als breit. Das Hinterhaupt verjüngt sich sehr stark und ist relativ flach.

Die Interorbitalregion wirkt deutlich seitlich zusammengedrückt. Die Wölbung des Schädels ist mäßig. Sie wird bei alten Tieren durch das Hochragen der Frontalcristen, deren Höhepunkt stets von der Mitte bis zur distalen Hälfte der Frontalia liegt, übertrieben betont. Die Verbreitung der Frontalia setzt relativ weit distal ein, so daß der enge Teil, die eigentliche Interorbitalregion, kurz wird. Die Bullae sind relativ klein und treten bei Seitenansicht nur wenig auffällig nach unten aus dem Schädel heraus. Die Nasalia sind sehr stark verbreitert. Die Form der Nasalia variiert innerhalb der Art sehr stark. Die Inzisiven des Oberkiefers haben eine tiefe Furche, die ein wenig lateral liegt. Der laterale Teil ist glatt und halbkreisförmig gewölbt. Der mediale Teil, der etwas stärker ist, hat an beiden Seiten, also unmittelbar neben der Hauptfurche und der medialen Seite, eine ganz flache und schmale Längsfurche, die diesen Teil, der sonst auch stark gewölbt ist, an den Seiten etwas auskehlt. Die unteren Inzisiven haben eine tiefe, lateral gelegene Furche; die beiden Teile erscheinen schwach gekielt. Die Lamellenzahl des dritten oberen Molaren variiert von 6-7, ganz ausnahmsweise bis 8, während der erste untere Molar stets vier Lamellen hat. Balgfärbung und Körpergröße variieren sehr stark.

Abgesehen von der ausgedehnten geographischen Verbreitung ist *O. irroratus* in den einzelnen Gebieten auch durch einen großen Individuenreichtum ausgezeichnet, was wohl in der Hauptsache dadurch bedingt ist, daß dieser Rassenkreis sehr euryoek ist. Außer einer gewissen Bodenfeuchtigkeit und einer gemäßigten Temperatur bei guter Vegetationsdecke stellt *irroratus* offenbar keine Ansprüche an seinen Biotop.

In der Regel werden Gänge nach Art der europäischen Wühlratte angefertigt und auch die Nester unterirdisch angelegt. In Sumpfstellen werden diese Gänge auch oberirdisch in der abgestorbenen Vegetation als Tunnel angelegt. SHORT-RIDGE (1934) berichtet, daß *irroratus* sehr gut zu schwimmen vermag und, um von einer Uferbank zur anderen zu gelangen, freiwillig ins Wasser geht.

Von dieser Art ist eine Formfülle beschrieben worden, die sich bei weiteren Studien und an Hand größerer Vergleichsmöglichkeiten sehr stark

einschränken wird. Die wenigen von mir unter die Synonymie anderer Rassen gestellten Namen dürften erst einen kleinen Anfang ausmachen. In all den unsicheren Fällen habe ich die betreffenden Formen als selbständige Rassen bestehen lassen.

Dieser Rassenkreis gliedert sich nach meinen bisherigen Ergebnissen in 23 Rassen. Es ist anzunehmen, daß damit auch die wesentlichen Formen und das Verbreitungsgebiet absolut erfaßt sind; es können lediglich noch Zwischenformen gefunden werden.

### 1. *Otomys irroratus irroratus* BRANTS.

*Euryotus irroratus* BRANTS 1827. Terra typica: Zondagsriver, Capland; nach ROBERTS (1929) Uitenhage, Cap Kolonie.

*Otomys bisulcatus* GEOFFROY ST. HILAIRE und CUVIER, 1829.

*Otomys capensis* F. CUVIER, 1830.

*Euryotis typicus* A. SMITH, 1834. Terra typica: „Near Constantia“, Orange Free State.

*Euryotis obscura* LICHTENSTEIN, 1842. Terra typica: „Kaffirland“, Südafrika.

Verbreitung: Es steht noch nicht einwandfrei fest, was wir als Terra typica für die *irroratus*-Rasse annehmen müssen. Die Angabe „Zondagsriver“ ist nicht genau genug. ROBERTS (1929), der wohl das meiste südafrikanische Material zur Verfügung hatte, glaubt in Uitenhage etwa den Ort gefunden zu haben, wo heute die Form zu finden ist, die der Originalbeschreibung von BRANTS entspricht. Ich neige mehr zu der Annahme, daß die beiden Exemplare, die BRANTS beschrieb und die heute im Berliner Museum aufgehoben werden, den Schädelmaßen nach nicht aus der Küstennähe stammen, sondern mehr aus dem Innern also vom Oberlauf des Zondags-River und zwar in Richtung der Terra typica der Rasse *coenosus* vom Kuruman. Denn ich konnte Formen vom Kap der Guten Hoffnung und von Natal vergleichen, zu denen *irroratus*, wenn sie aus Uitenhage stammt, einen Uebergang darstellen müßte. Dagegen stellt die Nominatform aber eine deutliche Verbindung zwischen den Formen aus der Küstennähe und den beiden aus dem Inneren stammenden *coenosus* und *maximus* dar. Ich lasse aber die Angabe von ROBERTS bestehen, da ich sein Material nicht kenne und selber kein Exemplar aus Uitenhage gesehen habe.

Die von WROUGHTON (1906) angegebenen Fundorte können nicht mehr verwertet werden, da aus diesem Material später noch neue Rassen beschrieben wurden. Bemerkenswert ist aber, daß er Exemplare von vier verschiedenen Fundorten aus Transvaal (Dakkerstroom, Zuurbroon, Rustenberg und Krügersdorp) als zu *irroratus* gehörig bezeichnet, und andererseits Formen aus dem nördlichen Orangefreistaat, also südlich von den Transvaaler Fundorten und zwischen diesen und der Kapkolonie, die ihm als Heimat von *irroratus* bekannt war, als neue Subspezies beschrieb. ROBERTS (1929) hat später aus dem gleichen Transvaaler Gebiet die Rasse *randensis* beschrieben. Die Angaben von SHORTRIDGE (1934) sind auch nicht zu gebrauchen, da er die Rassen wohl namentlich aufführt, aber bei der Verbreitungsangabe nicht unterscheidet.

Allem Anschein nach ist es aber so, daß das eigentliche Kapland als von *irroratus* besiedelt angesehen werden kann. Die Terra typica kann erst an Hand großen Materials und bei direktem Vergleich mit dem Typus festgestellt werden.

*O. i. irroratus* ist eine relativ große Rasse; die Balgetiketten des Typus und des Paratypus sind ohne Maßangaben. Wenn die Bälge aber ohne allzugroße Streckung angefertigt wurden, so stehen die Körpermaße kaum hinter denen von *coenosus* und *maximus* zurück. WROUGHTON gibt als Durchschnittsmaße für Kopf-Rumpf-Länge 180 und für den Schwanz 100 an. Beide Berliner Exemplare scheinen sehr stark ausgebleichen zu sein; denn die Färbung stimmt mit keinem der übrigen Kaplandexemplare überein. BRANTS umfangreiche Beschreibung dürfte den natürlichen Verhältnissen gut entsprechen.

Der Schädelbau des Typus zeigt insofern ein für den Rassenkreis ungewöhnliches Merkmal, als die Nasalia nicht wie im allgemeinen allmählich, sondern bei Bildung eines Winkels plötzlich breiter werden. Leider ist der Schädel des Paratypus so weitgehend zertrümmert, daß die Nasaliaform auch nicht annähernd zu rekonstruieren ist. Ein Exemplar des Hamburger Museums mit der Fundortangabe „Cap“ zeigt ein sehr langsames Breiterwerden ohne Winkelbildung. Dieses Exemplar ist aber offensichtlich zu dieser Rasse zu rechnen. Es scheint mir überhaupt so zu sein, daß der verschiedenen große Winkel der Nasalia an der Stelle der Verbreiterung ein taxonomisch sehr schlecht zu verwertendes Merkmal ist, da es in weitgehendem Maße der individuellen Variation unterworfen ist. Dagegen scheint die größte Breite innerhalb einer Form konstanter zu sein.  $M^3$  hat meistens sechs Lamellen, so auch beim Typus. Beim Paratypus zeigt der rechte  $M^3$  an der 6. Lamelle eine leichte Ausbuchtung, die als Anlage einer kleinen 7. Lamelle gedeutet werden könnte. Bei dem Hamburger Exemplar sind deutlich 7 Lamellen vorhanden; an der rechten Seite sind die 6. und 7. Lamelle durch Usur verbunden.

Wenn ich die Nominatform bei diesem Rassenkreis an den Anfang stelle, so nicht deshalb, weil sie die ursprünglichsten Merkmale zeigt — das tut in etwas höherem Maße noch die Nachbarform *natalensis* — sondern weil sie das Bindeglied von den westlichen und östlichen Unterarten darstellt, die sich auf gleicher geographischer Höhe so stark unterscheiden, daß sie als Angehörige verschiedener Rassenkreise gelten könnten. *irroratus* zeigt von beiden deutliche Merkmale und nimmt auch geographisch gesehen eine vermittelnde Stellung ein. Der westliche Zweig besteht aus den beiden Rassen *coenosus* und *maximus* während die beiden anderen westafrikanischen Formen, *burtoni* und *cuanzensis*, als letzte Ausläufer des östlichen Verbreitungsbastes aufzufassen sind.

## 2. *Otomys irroratus coenosus* THOMAS.

*Otomys irroratus coenosus* THOMAS, 1918.

Verbreitung: SHORTRIDGE (1934) berichtet, daß *coenosus* außer vom typischen Fundort in der Nähe ausdauernder Wasserlöcher des Molopo-

Flusses gefunden wurde. ROBERTS (1929) rechnet Exemplare vom Zusammenfluß des Marico und des Matlaba hierher.

Die Exemplare, welche THOMAS bei der Originalbeschreibung vorlagen, wurden von WROUGHTON (1906) als typische *irroratus*-Stücke aufgefaßt. Das deutet schon darauf hin, daß die beiden Rassen einander sehr ähnlich sind; bei *coenosus* aber sind die braunen Töne sehr abgeschwächt und graue vorherrschend, wodurch ein trüb schmutziggrauer Gesamteindruck entsteht. Ein deutlicher Unterschied ist in der Körpergröße festzustellen, wenn sich auch die Maße in Grenzfällen überschneiden, *coenosus* erreicht eine durchschnittliche Kopf-Rumpf-Länge von 200 mm. Auch der Mittelwert der größten Schädelhöhe liegt deutlich über dem von *irroratus*. Der Typus von *coenosus* erreicht sogar 46,3 mm, was bereits innerhalb der Variationsbreite von *maximus* liegt. M<sup>3</sup> hat bei den 7 von THOMAS untersuchten Exemplaren stets 6 Lamellen.

### 3. *Otomys irroratus maximus* ROBERTS.

*Otomys irroratus maximus* ROBERTS, 1924. Terra typica: Machile-River, NW-Rhodesia.

Verbreitung: Die Zuflüsse des oberen Sambesi oberhalb der Victoria-Fälle und des Okavango mit seinen Zuflüssen dürften das Verbreitungsgebiet umreißen. SHORTRIDGE (1934) gibt noch Fundorte von Omuramba-Omatako an.

Diese größte aller *irroratus*-Rassen überschreitet in ihrer Körpergröße die 200 mm-Grenze recht häufig, der Durchschnitt dürfte ziemlich genau bei 200 liegen. Besonders auffällig ist die Schädelhöhe. Der Typus hat nach ROBERTS die größte Schädelhöhe von 47,9, ein Exemplar aus meiner eigenen Sammlung aus der Nähe Grootfonteins im Caprivi-Zipfel sogar 48,6 mm. Die Cristen und Fortsätze sind ganz besonders stark ausgebildet. Nach ROBERTS hat M<sup>3</sup> meistens sechs Lamellen, in seltenen Fällen auch sieben oder sogar nur fünf. Die beiden Exemplare aus meiner Sammlung unterscheiden sich in der Körpergröße um fast 30 mm; bei dem größeren hat M<sup>3</sup> deutlich sieben, bei dem kleineren sechs Lamellen. Die Nasalia bilden nicht einen derartig spitzen Winkel wie bei *irroratus*, aber die Verbreiterung tritt wesentlich plötzlicher ein als bei den östlichen *irroratus*-Formen. In der Gesamtfärbung ist *maximus* der Nominatform sehr ähnlich. Die Gesichtspartie ist dunkler, manchmal deutlich schwärzlich.

### 4. *Otomys irroratus natalensis* ROBERTS.

*Otomys irroratus natalensis* ROBERTS, 1929. Terra typica: Bilgobbin, Dargle district, Natal.

Verbreitung: Oestlich der Drakensberge im Pondoland, ganz Natal, bis etwa zur Südgrenze von Transvaal.

Diese Rasse unterscheidet sich von der Nominatform nur geringfügig. Ein deutlich dunklerer Ton der Gesamtfärbung ist charakteristisch. Die von ROBERTS angegebenen Schädelmerkmale des Typus sind bei dem mir vorlie-

genden Exemplar nicht als Unterscheidungsmerkmale zu erkennen. Ich finde im Gegenteil, statt größerer, kleinere Maße. Sehr schwierig ist auch wiederum die Beurteilung der Nasalia-Form. Während ROBERTS schreibt: „The shape of the nasals is practically the same as in the typical form, the expansion being marked by an angle“, muß ich bei einem Exemplar aus Durban, Natal, (Berliner Museum Nr. 4421) feststellen, daß die Nasalia wesentlich schmaler als bei *irroratus* sind und die Verbreiterung ohne Winkelbildung ganz allmählich erfolgt. Das sind also die gleichen Verhältnisse wie wir sie bereits bei dem Typus von *irroratus* (Berliner Museum Nr. 1717) und dem Exemplar mit der Fundortangabe „Cap“ aus dem Hamburger Museum vorgefunden haben.

Der dritte obere Molar hat bei dem Exemplar aus Durban sieben Lamellen. Die Usur der siebenten Lamelle ist an der Stelle, wo sie die sechste berührt, unterbrochen, gleichzeitig wird die siebente Lamelle von der sechsten zur Hälfte zangenförmig umschlossen.

#### 5. *Otomys irroratus auratus* WROUGHTON.

*Otomys irroratus auratus* WROUGHTON, 1906. Terra typica: Vrededorp, Orange-Freistaat.

Verbreitung: Die von WROUGHTON in der Originalbeschreibung angegebene Verbreitung bis zum Mashona-Land ist von THOMAS revidiert worden, der die Formen vom Mashona-Land als eigene Rasse beschrieb. So bleibt *auratus* auf die Nordost-Ecke des Orangefreistaates beschränkt.

Wie der Name verrät, unterscheidet sich diese Rasse von ihren Nachbarn durch eine Aufhellung der Rumpffärbung, die ihr einen matt-„goldenen“ Schimmer verleiht. Die Schädelmaße und -formen geben für sie keine deutlichen Charakteristika. Die von WROUGHTON untersuchten Exemplare haben alle im M<sup>3</sup> 6 Lamellen.

#### 6. *Otomys irroratus randensis* ROBERTS.

*Otomys irroratus randensis* ROBERTS, 1929. Terra typica: Fontainebleau, Johannesburg, Transvaal.

Verbreitung: ROBERTS fand diese Form an verschiedenen Stellen in der Nachbarschaft von Johannesburg.

Die Rasse stellt eine dunklere und vor allem grauere Form als die bisher beschriebenen Rasse dar. Die zahlenmäßig erfaßbaren Unterschiede sind wieder so geringfügig, daß man sie als Kennzeichen nicht verwerten kann.

#### 7. *Otomys irroratus cupreus* WROUGHTON.

*Otomys irroratus cupreus* WROUGHTON, 1906. Terra typica: Zoutpansberg, Transvaal.

Verbreitung: Nur von den Zoutpansbergen und deren nächster Umgebung bekannt.

Diese Form ist in der Gesamtfärbung *randensis* sehr ähnlich, jedoch ist der Grundton brauner. Im Durchschnitt ist sie etwas kleiner als die bisher beschriebenen. Die Nasalia sind durchschnittlich etwas breiter.

M<sup>3</sup> hat in den von mir untersuchten Fällen 6 Lamellen.

8. *Otomys irroratus rowleyi* THOMAS.

*Otomys rowleyi* THOMAS, 1918. Terra typica: Coguno, Inhambane, Mozambique.

Diese Form ist der vorigen in der Färbung völlig gleich. THOMAS gibt an, daß er das zur Verfügung stehende Material — 1 ♀ ad. + 4 juv. — 1906 bereits gemeinsam mit WROUGHTON untersuchte und sich damals dafür entschied, es zu *cupreus* zu stellen. Da er aber später fand, daß die Exemplare von Zoutpansberg und Umgebung sechs und diejenigen von Coguno sieben Lamellen in M<sup>3</sup> haben, stellte er eine eigene Rasse auf.

Nachdem ich nun zu der Ueberzeugung gekommen bin, daß die Zahl der Lamellen in einem dem Rassenkreis eigenen Rahmen schwankt, könnte man *rowleyi* einziehen und als Synonym von *cupreus* auffassen. Auch das Merkmal, daß die Nasalia ganz allmählich ohne Winkelbildung breiter werden, ist nicht rassenkennzeichnend; denn ich habe bereits bei *natalensis* erwähnt, daß dieses Merkmal individuell stark variiert. Dagegen scheint mir aber das kürzere und steifere Haar die Aufrechterhaltung dieser Unterart zu rechtfertigen. Die Körpermaße sind ganz ähnlich wie bei *cupreus*, also etwas geringer als bei den südlicheren Formen.

9. *Otomys irroratus mashona* THOMAS.

*Otomys irroratus mashona* THOMAS, 1918. Terra typica: Mazoe, Mashonaland, Süd-Rhodesien.

Diese Rasse ist in der Färbung *auratus* am ähnlichsten, was auch dadurch zum Ausdruck kommt, daß — wie schon erwähnt — WROUGHTON (1906) diejenigen Exemplare, die THOMAS bei der Beschreibung vorgelegen haben, als zu *auratus* gehörig betrachtet hat. Von ihrem nächsten Nachbarn, *cupreus*, unterscheidet sie sich durch den Mangel an braunen Tönen auf der Oberseite. Die Durchschnittsgröße ist ähnlich wie bei *cupreus* und *rowleyi*.

10. *Otomys irroratus angoniensis* WROUGHTON.

*Otomys irroratus angoniensis* WROUGHTON, 1906. Terra typica: M'Kombhuie, Angoniland, Nyasaland.

*Otomys angoniensis* DOLLMAN, 1915.

Verbreitung: Im Südwesten und im Osten des Nyasa-Sees. Ein Exemplar aus Ssongea im Süden von Deutsch-Ostafrika gehört auch noch zu *angoniensis*.

Während sich die zuletzt besprochenen Unterarten nur schwer von einander unterscheiden lassen, besitzt *angoniensis* in der Form der Nasalia ein für sie charakteristisches Merkmal. Die Nasalia sind ungewöhnlich breit, so daß, von oben gesehen, die Intermaxillaria völlig verdeckt sind.

In der Gesamtfärbung ist der braune Ton vorherrschend und zwar handelt es sich hier um ein warmes Braun, daß bei den südafrikanischen Formen nicht auftritt, dagegen für verschiedene ostafrikanische Formen charakteristisch ist. In der Originalbeschreibung wird *angoniensis* als „a large *Otomys*“ bezeichnet. Das inzwischen angelaufene Material des Britischen Museums zeigt aber, daß

diese Bezeichnung nicht berechtigt ist; *angoniensis* unterscheidet sich in den Größenmaßen nicht von seinen Nachbarn. M<sup>3</sup> hat 7 Lamellen.

### 11. *Otomys irroratus nyikae* WROUGHTON.

*Otomys irroratus nyikae* WROUGHTON, 1906. Terra typica: Nyika Plateau Nyasaland.

*Otomys nyikae* DOLLMAN, 1915.

Verbreitung: Im NW des Nyasa-Sees, scheint aber dem „Großen Ostafrikanischen Graben“ folgend bis in die Mitte von Deutsch-Ostafrika vorzudringen.

Diese Form steht der vorigen sehr nahe. In der Färbung ist kein Unterschied festzustellen. Die Nasalia gleichen in der Gestalt *angoniensis* völlig, sind jedoch im Durchschnitt noch breiter. Die Körpermaße scheinen im allgemeinen noch etwas geringer zu sein. M<sup>3</sup> hat 7 Lamellen.

### 12. *Otomys irroratus classodon* OSGOOD.

*Otomys angoniensis classodon* OSGOOD, Publ. Field Mus. Nat. Hist. zool. ser., 10, p. 10, 16. Febr. 1910. Terra typica: Naivasha, Kenya Colony.

*Otomys nyikae canescens* OSGOOD, Publ. Field Mus. Nat. Hist., zool. ser., 10, 16. Febr. 1910. Kijabe, Kenya Colony.

*Otomys divinorum* THOMAS, Ann. Mag. Nat. Hist. (8) 6, S. 311, Sept. 1910. Rombo NO-Seite des Kilimandjaro, D. O. A., 1600m.

Verbreitung: Im Süden von Iringa (D. O. A.) über Hanang und Kilimandjaro bis zum Naivasha-Graben, Laikipia-Plateau, Nairobi und dem Nördl. Guaso Nyiro-Fluß. Die Form bewohnt also die Vulkane und Randgebiete vom Mittelabschnitt des „Großen Ostafrikanischen Grabens“, nördlich und südlich des Äquators.

Von dieser Rasse sind sehr viel Exemplare von zahlreichen Fundorten gesammelt worden, so daß heute die Verbreitung und auch die Abgrenzung anderen Rassen gegenüber einigermaßen klar ist. Die Trennung in zwei Formen, wie sie OSGOOD vornahm, ist nicht aufrecht zu erhalten. Die angegebenen unterscheidenden Merkmale sind innerhalb größerer Serien vom gleichen Fundort festzustellen. DOLLMAN (1915) schreibt, man könne *classodon* und *canescens* sehr leicht verwechseln, und die Annahme sei berechtigt, daß die geringen Merkmalsunterschiede auf verschieden hohem Alter beruhen, gibt dann aber als einwandfrei unterscheidendes Merkmal den kürzeren, gedrungenen Schädel mit relativ breiteren Nasalia an, also die gleichen Merkmale, die auch OSGOOD veranlaßten, *canescens* als Subspezies von *nyikae* aufzufassen. Es hat sich aber nunmehr bei dem reichhaltigen Material herausgestellt, daß auch diese Schädelmerkmale typisch für junge Tiere sind. Ich fasse daher *O. nyikae canescens* als Synonym von *O. irroratus classodon* auf.

Schwieriger fällt es zunächst, die Stellung von *O. divinorum* THOMAS zu entscheiden. Im Britischen Museum befindet sich nur der Typus, der aus einer ziemlich großen Serie stammt, die THOMAS als zu *O. angoniensis classodon* OSGOOD gehörig bezeichnet. Ich habe nun in London sämtliche Kilimandjaro-

*Otomys*-Exemplare, die sich aus der Rombo-Serie von 20 Stück und meinem eigenen Material mit sechs Nummern zusammensetzt, nach der Farbabstufung geordnet; so fand ich einen einwandfreien, fließenden Uebergang von recht dunklen grauen Exemplaren bis zum „Typus“ *divinorum*, bei dem ein zimtbrauner Farbton vorherrscht. Das Gleiche kann man bei den Schädeln feststellen, nur daß hier *divinorum* nicht einmal als eine extreme Variante erscheint. Wir haben auch bereits bei den südafrikanischen Rassen gesehen, daß der graduelle Unterschied der Winkelbildung durch die laterale Umrißlinie der Nasalia nicht als trennendes Merkmal aufgefaßt werden kann. Wenn THOMAS in der Originalbeschreibung angibt, daß die Rombo-Serie — ohne *divinorum* — bemerkenswert einheitlich sei, so konnte ich das nicht feststellen und stelle *O. divinorum* THOMAS auch unter die Synonyme von *O. i. classodon*.

Von ihren südlichen und nördlichen Nachbarn ist diese Rasse durch die starke Betonung der Graufärbung zu unterscheiden, das Braun tritt sehr stark zurück und ist nur in einem mehr ockerfarbigen Anflug vorhanden. M<sup>3</sup> hat sieben Lamellen; bei älteren Exemplaren sind die sechste und siebente Lamelle manchmal durch Usur verbunden.

### 13. *Otomys irroratus tropicalis* THOMAS.

*Otomys irroratus tropicalis* THOMAS, 1902. Terra typica: Westhang des Mt. Kenia, Kenya-Colony, 3000m.

*Otomys tropicalis* DOLLMAN, 1915.

Die Verbreitung von *tropicalis* ist nach der Literatur sehr schwer zu umreißen, denn man kann nicht entscheiden, ob es sich bei den älteren Angaben wirklich um *tropicalis* handelt. Zunächst wurde das aus Ostafrika stammende Material stets zu *tropicalis* als der bis dahin einzigen bekannten Form gestellt; daher können nur die jüngeren Angaben Verwertung finden. Das Hauptverbreitungsgebiet liegt östlich des Großen Ostafrikanischen Grabens um den Mt. Kenia herum.

Diese kräftige braungraue Form schließt sich unmittelbar an *classodon* an. Sie ist durch die stärkere Betonung des Braun gut gekennzeichnet. Die Maße und Schädelmerkmale zeigen kaum Unterschiede. Lediglich die Nasalia sind nicht mehr ganz so ausladend breit. M<sup>3</sup> hat in der Regel sieben Lamellen. HOLLISTER (1919) gibt von 106 Exemplaren vom Mt. Kenia an, daß in etwa sechs („about half a dozen“) Fällen die M<sup>3</sup> acht Lamellen besitzen. Er fügt allerdings hinzu, daß Schädelverwechslungen in der Kenia-Kollektion vorgekommen sein können. LÖNNBERG & GYLDENSTOLPE (1925) schreiben von einem Exemplar vom Mt. Kenia mit sechs Lamellen.

### 14. *Otomys irroratus nubilus* DOLLMAN.

*Otomys tropicalis nubilus* DOLLMAN, 1915. Terra typica: Jombeni (Igambi) Range, im Nordosten vom Mt. Kenia, Kenya Colony, 1800m.

Diese sehr dunkelbraune Form schließt sich unmittelbar im Norden und Osten an *tropicalis* an. Sie hat in ihrer Gesamtfärbung Ähnlichkeit mit dem

Rassenkreis *O. denti* und stellt somit die dunkelste aller *irroratus*-Rassen dar.  $M^3$  hat stets sieben Lamellen.

15. *Otomys irroratus dollmani* HELLER.

*Otomys orestes dollmani* HELLER, 1912. Terra typica: Mt. Gargues (Uarages), Mathews Range, Britisch-Ostafrika, 2100m.

*dollmani* schließt sich in den meisten Merkmalen unmittelbar an *nubilus* an. Das läßt auch das geographische Vorkommen vermuten. Die systematische Stellung macht jedoch insofern Schwierigkeiten als  $M^3$  bei den von HELLER gesammelten Exemplaren nur sechs Lamellen besitzt. HELLER bezeichnet sie deshalb als Subspezies von *orestes*. Die Exemplare im Britischen Museum sind zwar zu jung, um eine eindeutige Entscheidung zu erlauben, aber sie zeigen keineswegs Merkmale, die auf eine nähere Verwandtschaft zu *orestes* hindeuten, man kommt vielmehr zu der Vermutung, daß *nubilus* und *dollmani* ein und dasselbe sind. Es kann dies aber erst nach reichhaltigerem Material entschieden werden.

16. *Otomys irroratus vivax* DOLLMAN.

*Otomys tropicalis vivax* DOLLMAN, 1915. Terra typica: Mt. Nyiro, am Südende des Rudolf-Sees, 2400m.

Diese nördlichste Rasse von *irroratus* in Ostafrika ist wieder heller als die südlichen Nachbarn und vielleicht ein wenig kleiner. Die Schädelform ähnelt sehr *tropicalis* und *elgonis*.  $M^3$  hat sieben Lamellen.

17. *Otomys irroratus elgonis* WROUGHTON.

*Otomys irroratus elgonis* WROUGHTON, 1910. Terra typica: Elgoni, Mt. Elgon, Kenya Colony, 2100m.

Diese Form steht in der Gesamtfärbung zwischen *nubilus* und *tropicalis*. In der Schädelform weicht sie von beiden durch die relativ schlanken Nasalia ab.  $M^3$  hat sieben Lamellen.

18. *Otomys irroratus ghigii* DE BEAUX.

*Otomys tropicalis ghigii* De BEAUX, 1924. Terra typica: Bugala, Uganda.

Verbreitung: Im Nordwesten des Victoria Nyansa.

Mir stand der Typus nicht zur Verfügung, aber in meiner eigenen Sammlung befindet sich ein Exemplar vom Kiduha-See, Mutanda, das der Beschreibung genau entspricht. Es ist für diese Rasse charakteristisch, daß das Rostrum und damit auch die Nasalia sehr schmal (6,5 beim Typus, 6,7 beim Kiduha-Exemplar) sind. Zwei andere Stücke aus meiner eigenen Sammlung aus Kampala neigen in Färbung und Nasaliabreite mehr zu *elgonis* und haben ebenso wie das Kiduha-Exemplar den auffallenden metallisch grün irrisierenden Schimmer auf dem Rücken, der von DE BEAUX als besonders auffallend für die Form angegeben ist.

In der Farbe ist *ghigii* einen Strich heller als *elgonis*, bei welchem die rotbraune Komponente vorherrscht.  $M^3$  hat auch hier sieben Lamellen.

19. *Otomys irroratus vulcanis* LÖNNBERG & GYLDENSTOLPE.

*Otomys tropicalis vulcanis* LÖNNBERG & GYLDENSTOLPE, Archiv f. Zool. 17B, Nr. 5, p. 2, 2. Mai 1925. Terra typica: Mt. Sabinio, Virunga Vulkane, 2600 m.

Auch diese Rasse hat wie die vorige sehr schmale Nasalia (6,8), ist aber in der Gesamtfärbung wieder grauer und steht *classodon* sehr nahe. Ein Exemplar vom NW-Hang des Kilimandjaro ist farblich nicht von dem Paratypus von *vulcanis* (Nr. 141 der Sv. Exp. t. Centr. Afrika 1920—1921) zu unterscheiden. Zwei Exemplare des Berliner Museums (B. Z. M. Nr. 60113, Fundort: Zwischen Mulera am Bolerosee und den östlichen Vulkanen, Bez. Ruanda, D. O. A., und B. Z. M. Nr. 60114, Fundort: Oestliche Vulkangruppe, Bez. Ruanda, D. O. A.) gehören hierher. Während Nr. 60113 völlig mit dem Paratypus übereinstimmt, ist Nr. 60114 ein wenig dunkler und brauner.

Das Auffallendste dieser Rasse ist, daß bei ihr der dritte obere Molar sehr oft acht Lamellen zu haben scheint, eine Zahl, die sonst bei dieser Art nur ausnahmsweise, als Regel aber nie auftritt. In der Originalbeschreibung des Typus von LÖNNBERG & GYLDENSTOLPE ist  $M^3$  zwar mit sieben Lamellen angegeben, was auch für den zweiten Paratypus zutrifft. Der mir vorliegende Paratypus Nr. 141 und die beiden Exemplare aus dem Berliner Museum haben je acht Lamellen. Bei 60113 ist beim linken  $M^3$  die achte Lamelle mit der siebenten so sehr durch Usur verschmolzen, daß sie oberflächlich betrachtet wie eine einzige aussehen. Die Mammaeformel ist mit  $2+2=8$  angegeben, was offensichtlich ein Irrtum ist; es ist keine *Otomys*-Form bekannt geworden, die mehr als vier Mammae hätte ( $0+2=4$ ).

20. *Otomys irroratus rubeculus* DOLLMAN.

*Otomys rubeculus* DOLLMAN, 1915. Terra typica: Kagambah, Uganda, 1500 m.

Diese Rasse scheint, wenn man nach dem wenigen bisher bekannten Material urteilen darf — außer dem Typus sind im Britischen Museum noch zwei Exemplare aus Nalasanji, Uganda, vorhanden —, die größte Form in Ostafrika zu sein. Im Berliner Museum befindet sich ein Exemplar, das, nach dem Schädelfragment zu urteilen, auch hierher zu gehören scheint; leider ist der Fundort nicht eindeutig bekannt, liegt aber keinesfalls in Uganda.

In der Färbung steht *rubeculus angoniensis* sehr nahe, ist aber etwas brauner. Auch die breite Form der Nasalia deutet enge Beziehungen zu dieser Rasse an.

21. *Otomys irroratus faradjius* HATT.

*Otomys tropicalis faradjius* HATT, 1934. Terra typica: Faradje, Oberer Uele-Bezirk, Belgisch-Kongo.

Verbreitung: Ueber die Verbreitung dieser Form aus einem so interessanten Gebiet wie den nördlichen Kongozuflüssen ist leider weiter nichts als der Fundort bekannt geworden.

Die kastanienbraune Rückenfärbung, die dunklen Extremitäten und der oberseits schwarze Schwanz lassen *faradjius* bei oberflächlicher Betrachtung als zur Art *O. denti* gehörig erscheinen. Der Schädelbau zeigt jedoch eindeutig, daß es sich um eine *irroratus*-Form handelt, die den ostafrikanischen Formen, in Sonderheit *vulcanis* sehr nahe steht. HATT hat das auch dadurch zum Ausdruck gebracht, daß er sie als Subspezies von *tropicalis* beschrieben hat.

In den Körpermaßen scheint sie etwas unter dem Durchschnitt der ostafrikanischen Formen zu liegen und stellt somit einen Uebergang zu der kleinen *burtoni* vom Kamerunberg dar.  $M^3$  hat sieben Lamellen.

## 22. *Otomys irroratus burtoni* THOMAS.

*Otomys burtoni* THOMAS, Ann. Mag. Nat. Hist. (9) 2, p. 210, Sept. 1918. Terra typica: Kamerunberg, 2100 m.

Diese nördlichste und westlichste Form ist gleichzeitig auch mit *vulcanis* eine der kleinsten *irroratus*-Rassen. In ihrer Gesamtfärbung ist sie *nubilus* außerordentlich ähnlich. Die Nasalia sind etwas breiter als bei der Uganda-Form. Sie zeigen eine sehr gleichmäßige Verbreiterung ohne jede Andeutung eines Winkels.  $M^3$  hat sieben Lamellen. Unter den sieben von EISENTRAUT aus Eulengewöllern gesammelten Schädelfragmenten befindet sich ein Exemplar, das nur sechs Lamellen in  $M^3$  hat. Die Zähne sind jedoch so stark abgekaut und der Umriß der sechsten Lamelle ist derart ausgebuchtet, daß man vermuten muß, daß auch in diesem Falle ursprünglich sieben Lamellen vorhanden waren.

## 23. *Otomys irroratus cuanzensis* HILL & CARTER.

*Otomys cuanzensis* HILL & CARTER, 1937. Terra typica: Chitau, Angola, 1500 m

Verbreitung: HILL & CARTER vermuten, daß *cuanzensis* im ganzen Cuanza-Flußgebiet vorkommt. Mir steht als einziges Exemplar dieser Rasse Nr. 34852 des Berliner Museums zur Verfügung, das aus Namba, also auch aus diesem Gebiet, stammt.

HILL & CARTER stellen diese Form in ihrer Originalbeschreibung sehr nahe zu *maximus*. Das mir zur Verfügung stehende Exemplar, ein voll ausgewachsenes Tier, kann ich direkt mit *maximus* vergleichen und finde die Unterschiede so groß, daß man sie für Angehörige verschiedener Arten halten könnte. Dagegen sind die Beziehungen zu *burtoni* und den ostafrikanischen Formen sehr eng. Bei *cuanzensis* überwiegt auch die Braunfärbung eindeutig. Der Schädel hat nicht die extreme Cristenausbildung und ist längst nicht so massig wie bei *maximus*. Dagegen herrscht eine auffallende Uebereinstimmung mit einem *angoniensis*-Schädel aus Ssongea, D. O. A. Außerdem sind auch die Körpermaße viel geringer als bei *maximus* und passen besser zu den ostafrikanischen Maßen.

Die Lamellenzahl von  $M^3$  ist bei HILL & CARTER nicht beschrieben worden, aber aus der zugehörigen Zeichnung geht hervor, daß sechs Lamellen beim Typus vorhanden sind; von den übrigen acht erwähnten Exemplaren ist auch nichts angegeben. Das vorliegende Namba-Exemplar hat ebenfalls sechs Lamellen.

Nach der Zeichnung bei HILL & CARTER hat *cuanzensis* eine ungewöhnliche Nasaliaform, die, während sie sonst in allen Fällen am distalen Ende abgerundet geformt, hier medial zugespitzt sind. Allerdings ist das bei dem Namba-Exemplar aus dem Berliner Museum nicht der Fall, hier halten sich die Nasalia ganz im Rahmen der übrigen Rassen. Wir dürfen also darin auch kein besonderes Merkmal sehen.

### VIII. *Otomys anchietae* BOCAGE.

*Anchotomys* THOMAS, 1918. Als Subgenus von *Otomys* aufgestellt.

Verbreitung: Ueber die Verbreitung wie überhaupt über dieses Tier ist bisher sehr wenig bekannt geworden. Die Nominatform stammt aus Angola, die zweite und einzige weiter bekannt gewordene Rasse vom Norden des Nyasa-See und aus der Landschaft Ufipa, vom Süden des Tanganyika-Sees.

Der Rassenkreis *O. anchietae* BOCAGE hat auffallende Aehnlichkeit mit *O. irroratus* BRANTS. Es besteht jedoch ein sehr deutliches und entscheidendes Trennungsmerkmal.  $M_1$  hat wie in den weitaus meisten Rassenkreisen bei *irroratus* stets vier Lamellen, bei *anchietae* dagegen fünf. Wie wir bei der bisherigen Besprechung der verschiedenen *Otomys*-Formen gesehen haben, darf der Veränderlichkeit der Lamellen von  $M_3$  für die systematische Beurteilung kein ausschlaggebender Wert beigemessen werden, da innerhalb der Serien vom gleichen Fundort derartige Differenzen durchaus häufig, wenn auch je nach der geographischen Lage sehr verschieden sind. Bei  $M_1$  ist eine derartige Veränderung der Lamellenzahl jedoch beachtlicher. Wir wissen aus Erfahrung, daß eine gewisse Labilität des letzten Molars auch bei anderen Säugerfamilien nichts Ungewöhnliches ist; für  $M_1$  dagegen ist das nur in sehr wenigen Fällen bekannt geworden, so z. B. bei den *Microtinae*. Aber auch hier stellt ein Unterschied noch immer ein rassenkreistrennendes Merkmal dar und ist nur selten individueller Variation unterworfen. So ist es schon berechtigt, daß THOMAS (1918) diesen Merkmalsunterschied als bedeutsam genug ansah, um ihn taxonomisch zu verwerten. Daß er ein Subgenus darauf aufbaute, lag an der damaligen Auffassung, die wir nicht aufrecht erhalten können; prinzipiell müssen wir aber, bevor uns nicht Zwischenstufen oder Fälle individueller Variation bezüglich dieses Merkmals bekannt werden, *anchietae* von den übrigen Formen klar absetzen und können sie nicht, wie ALLEN & LOVERIDGE (1933) andeuten, mit anderen Formen zu einem gemeinsamen Rassenkreis zusammenfassen. Wie schon weiter oben auseinandergesetzt wurde, ist die Verbindung zu *O. denti* aber aus verschiedensten Gründen nicht herstellbar. Dagegen sind aber unverkennbare Uebereinstimmungen mit *O. irroratus* festzustellen, was noch dadurch bekräftigt wird, daß nach den bisherigen Kenntnissen *anchietae* als geographischer Vertreter von *irroratus* auftritt.

1. *Otomys anchietae anchietae* BOCAGE.

*Euryotis anchietae* BOCAGE, 1882. Terra typica: Caconda, Angola.

Die bisher nur von der Terra typica bekannt gewordene Nominatform ist kräftig rotbraun gefärbt und dürfte — ich konnte diese Form nicht vergleichen — äußerlich der anderen Angolaform von *Otomys*, *O. i. cuanzensis*, sehr ähnlich sein. BOCAGE hebt hervor, daß die Schnauze und die Kopfseiten besonders leuchtend rotbraun seien. Sie unterscheidet sich aber deutlich von ihr durch die Größe. BOCAGE gibt Kopf-Rumpflänge („Longueur du corps“) mit 212 und ALLEN & LOVERIDGE (1933) geben sie sogar mit 240 mm an. Das bedeutet, daß wir in dieser *anchietae*-Form die absolut größte *Otomys*-Form vor uns haben, die also noch *O. irroratus maximus* übertrifft. Es ist daher auch nicht verwunderlich, daß ROBERTS (1924) angibt, er habe die später als *maximus* beschriebene *irroratus*-Rasse zunächst zu *anchietae* gestellt. Ich halte diesen Irrtum für wichtig, da er wiederum zeigt, daß bis auf die Lamellenzahl, die wir vorläufig für ausschlaggebend halten müssen, sehr enge Beziehungen zu *irroratus* bestehen.

2. *Otomys anchietae lacustris* ALLEN & LOVERIDGE.

*Otomys (Anchotomys) anchietae lacustris* ALLEN & LOVERIDGE, 1933. Terra typica: Madehani, Ukinga Berge, Nordende des Nyasa-Sees, D. O. A.

Verbreitung: In den Bergländern nördlich des Nyasa-Sees und südöstlich des Tanganyika-Sees. Aus dem weiten Gebiet zwischen den Fundorten der Nominatform und dieser, also aus Nordrhodesien und dem gesamten Südteil von Belgisch-Kongo, ist bisher kein *anchietae* wie überhaupt keine *Otomys*-Form bekannt geworden.

Diese Rasse ist leicht durch ihre geringere Größe (Kopf-Rumpflänge höchstens 185) zu unterscheiden. Die Gesamtfärbung ist ein sehr dunkles Graubraun, ohne rotbraune Töne. Dadurch und auch durch die relativ breiten Nasalia (beim Ufipa-Exemplar 8,3) hat diese Rasse eine oberflächliche Aehnlichkeit mit *O. i. nyikae*. Mir ist bei dem Ufipa-Exemplar aufgefallen, daß bei den oberen Inzisiven die bereits bei *irroratus* besprochene mediale Furche relativ etwas breiter ist als bei den Rassenkreisen *O. denti*, *O. irroratus* und *O. typus*.

IX. *Otomys karoensis* ROBERTS.

*Otomys karoensis* ROBERTS, 1931. Terra typica: Wolseley, Kap der Guten Hoffnung.

Leider habe ich diese interessante südafrikanische Form, die weder in den deutschen Museen noch im Britischen Museum vertreten ist, und von der überhaupt nur der Typus als einziges Exemplar der Wissenschaft bekannt geworden zu sein scheint, nicht sehen können. Glücklicherweise hat aber ROBERTS der Originalbeschreibung ein paar Schädelphotos beigegeben, nach denen man sich doch eine recht gute Vorstellung machen kann. Es scheint mir kein Zweifel zu bestehen, daß diese Form völlig aus dem Rahmen der bisher aus Südafrika bekannt gewordenen *Otomys* herausfällt, und wenn sie auch morphologisch ge-

sehen eine Zwischenstellung zwischen Angehörigen der Gattung mit primitiven und solchen mit hochspezialisierten Merkmalen einnimmt, so ist sie doch eine selbständige Form, die in ihrem Schädelbau große Ähnlichkeit mit Angehörigen des ostafrikanischen Rassenkreises *O. typus*, insbesondere mit der Rasse *zinki*, aufweist.

ROBERTS gibt in seiner Originalbeschreibung als charakteristisch an, „differing from all known species of *Otomys* in having the general colour and cranial characters of *Myotomys* (*unisulcatus*, etc.) but the dentition of an *Otomys*. It is a distinct link between these two genera thus reducing *Myotomys* to subgeneric rank“. Der letzte Satz bestätigt meine Auffassung von der Stellung der kleinen *Otomys*-Arten, die ich bereits in der Einleitung zur Systematik und bei der Besprechung des Rassenkreises *O. unisulcatus* ausführlich zum Ausdruck gebracht habe. Die Bemerkung, daß *karoensis* die Verbindung zwischen *O. unisulcatus* bzw. *slogetti* mit den höher spezialisierten Formen (und zwar insbesondere mit *O. typus*) herstellt, ist so zutreffend, daß schon ein oberflächlicher Vergleich der Schädel diese Tatsache bestätigt. Untersucht man die Verhältnisse genauer und ins einzelne gehend, so findet man diesen ersten Eindruck in vollem Maße gerechtfertigt. Allerdings kommt man dann, wenn man nicht, wie ROBERTS es offensichtlich tat, mit einer südafrikanischen *irroratus*-Rasse sondern mit *O. typus zinki* aus Ostafrika vergleicht, zu der Auffassung, daß auch die Schädelmerkmale bereits in weitgehendem Maße mit *t. zinki* als mit *unisulcatus* übereinstimmen. Während *O. unisulcatus* kaum Cristen ausgebildet hat, ist das bei *karoensis* mindestens genau so stark der Fall wie bei *zinki*. Die Interorbitalregion ist stark konkav und vor allem im distalen Teil stark aufgewölbt, ein charakteristisches Merkmal für die Art *O. typus*. Der auffallenden Übereinstimmung in der Winkelbildung der Nasalia möchte ich keine große Bedeutung beimessen, da, wie wir bereits gesehen haben, die Winkelbildung auch innerhalb der *irroratus*-Rassen auftreten kann. Dagegen ist bedeutsam, daß die Verbreiterung der Nasalia auch, und zwar hier ganz besonders auffallend, in der distalen Hälfte der Nasalia einsetzt, sodaß von den Intermaxillaria, von oben betrachtet, ein breiter Streifen zu sehen bleibt, wie wir es z. B. beim Typus von *O. i. irroratus* trotz deutlicher Winkelbildung nicht finden.

Die Zähne sind in der Beschreibung von ROBERTS nur sehr kurz besprochen und mit dem Vermerk „as in *Otomys*“ charakterisiert. Aus der photographischen Abbildung geht hervor, daß bei *karoensis* M<sup>3</sup> sechs Lamellen hat und damit auch nicht aus dem Rahmen der *typus*-Rassen herausfällt. Andererseits können die Zähne natürlich nicht die Beziehungslosigkeit zu *irroratus* bekräftigen, da ja die südafrikanischen Rassen auch sechs oder sieben Lamellen in M<sup>3</sup> besitzen.

Wir müssen *O. karoensis* als selbständige Art auffassen, da uns die geographischen Bindeglieder zu Ostafrika fehlen. Die große stammesgeschichtliche Bedeutung dieser Form wird später ausführlich besprochen werden.

X. *Otomys typus* HEUGLIN.

Verbreitung: Auf den Hochländern und Vulkangruppen in Ostafrika, von Abessinien bis zum südlichen Deutsch-Ost-Afrika.

Der Rassenkreis *Otomys typus*, der besonders in seinen südlichen Vertretern dem Rassenkreis *O. irroratus* sehr nahe zu stehen scheint, zeigt in der Kette seiner verschiedenen Formen, sowohl in der Färbung als auch in der Gestaltung des Gebisses, eine auffallend starke Merkmalsänderung, so daß man zunächst gar nicht daran denkt, diese Formen zu einem einzigen Rassenkreis zusammenzufassen. Man wird auch bei der Untersuchung immer wieder unsicher, wenn man extreme Formen nebeneinander betrachtet. Es haben sich aber bei sorgfältiger Untersuchung des gesamten Materials derart eindeutige Uebergänge zwischen den einzelnen Formen herausgestellt, daß kein Zweifel über ihre Zusammengehörigkeit bestehen bleibt. Diese großen Unterschiede der einzelnen Merkmale finden ihre Erklärung in der Geschichte der so heterogenen und isolierten Lebensräume, die uns noch später beschäftigen wird.

Die Aehnlichkeit mit *O. irroratus* kommt vor allem dadurch zum Ausdruck, daß es sich hier auch um einen Rassenkreis aus hochspezialisierten Formen handelt, der, wie wir sehen werden, in einzelnen Rassen den Entwicklungsgrad von *O. irroratus* im Hinblick auf die Zahngestaltung noch übertrifft. Die oberen Inzisiven haben ebenso wie *irroratus* eine tiefe, aus zwei Teilen zusammengesetzte, laterale und eine flache mediale Längsfurche. Die unteren Inzisiven besitzen zwei meist tiefe Längsfurchen, ein Merkmal, das diesen Rassenkreis sehr deutlich von den übrigen *Otomys*-Formen unterscheidet. Aber dieses Merkmal ist nicht durchgehend, bei einigen Rassen ist die zweite Furche so schwach angedeutet, daß die Inzisiven denjenigen von *O. irroratus* sehr ähnlich sind, zumal auch hier Andeutungen einer zweiten Furche vorhanden sein können. Die Lamellenzahl schwankt innerhalb der Art bei  $M^3$  von sechs bis neun, wobei die individuelle Variation sehr gering zu sein scheint.  $M_1$  hat stets vier Lamellen. Die Cristen sind sehr deutlich ausgebildet. Die Interorbitalregion ist noch mehr als bei *irroratus* seitlich zusammengepreßt, wodurch die Cristen schärfer werden und die Aufwölbung auf der proximalen Hälfte der Interorbitalregion mehr betont wird. Der Schädel ist aber auch insgesamt stärker gewölbt, so daß das „Ramsnasige“ viel deutlicher als bei *irroratus* und *denti* in Erscheinung tritt, was besonders durch das relativ kurze Hinterhaupt, das leicht abfällt, während es bei *irroratus* mehr horizontal verläuft, hervorgehoben wird. Die Nasalia sind relativ schmal. Die Verbreiterung der Nasalia setzt erst verhältnismäßig weit distal ein, so daß — von oben gesehen — immer ein deutlicher Streifen der Intermaxillaria frei bleibt und diese nicht wie bei *irroratus* völlig überdeckt werden. Nach der Färbung sind bei oberflächlicher Betrachtung Verwechslungen mit *O. irroratus* leicht möglich, da auch bei dieser Art graubraune Töne vorherrschen. Jedoch ist die Basis der Haare, bei *O. irroratus* schiefergrau mit einem violetten Einschlag, hier mehr ein dunkleres Schiefergrau mit mehr

blauem Schimmer; dies wird besonders bei Betrachtung der Unterseiten ersichtlich. Außerdem besteht ein deutlicher Unterschied darin, daß die Färbung der exponierten Körperteile (Ohren, Füße und Schwanz), die bei *irroratus* meist der Rückenfarbe sehr ähnlich ist, hier sehr stark davon abweichen kann, und zwar sind bei besonders hochlebenden Rassen diese Körperteile meist dunkler, bei den tieferlebenden meist heller als die Rückenfärbung. Dazwischen gibt es folgerichtig auch Formen, bei denen die Färbungen wie bei *irroratus* übereinstimmen.

### 1. *Otomys typus orestes* THOMAS.

*Otomys irroratus orestes* THOMAS, 1900. Terra typica: Teleki-Tal, Mt. Kenia, 4000 m.

*Otomys orestes* DOLLMAN, 1915.

Verbreitung: Nur von der Westseite des Kenia in 3250—4175 m Höhe bekannt.

Diese Rasse hat den für den Rassenkreis sehr typisch gewölbten Schädel deutlich ausgeprägt und läßt sich daher leicht von der etwas tiefer lebenden *O. irroratus tropicalis* unterscheiden.  $M^3$  hat sechs Lamellen. Von 16 Exemplaren einer Serie besitzt nach HOLLISTER (1919) nur ein altes Exemplar sieben Lamellen. Das medial anschließende Feld ist derart gewellt, daß eine flache zweite Furche entsteht.

Der Rücken zeigt ein lederfarbenes Braun.

### 2. *Otomys typus squalus* DOLLMAN.

*Otomys thomasi squalus* DOLLMAN, 1915. Terra typica: Mt. Kinangop, Aberdare Range, Kenia, 3650 m.

Von der vorigen Rasse unterscheidet sich *squalus* durch eine weniger kräftig braune Rückenfärbung, obgleich auch hier das Braun durchaus vorherrschend ist. In den Größen stimmen beide Formen dagegen weitgehend überein. Der dritte obere Molar hat sieben Lamellen. Die Inzisiven sind genau wie bei *orestes* gestaltet.

### 3. *Otomys typus thomasi* OSGOOD.

*Otomys thomasi* OSGOOD, 1910. Terra typica: Molo, Kenia.

Bei dieser Rasse ist das „Ramsnasige“, also der gewölbte Schädel, am ausgesprochensten ausgebildet.  $M^3$  hat sieben Lamellen; die Furchung der Inzisiven ist wie bei den vorigen beiden Formen gestaltet. Der Gesamteindruck der Rückenfärbung ist noch heller als bei *squalus*. DOLLMAN (1915) betont den Größenunterschied zu den anderen Formen sehr. Der Typus ist aber ein sehr altes ♂, andere Exemplare von der Terra typica im Britischen Museum sind deutlich kleiner und halten sich im Rahmen der Größenvariation des Rassenkreises.

### 4. *Otomys typus zinki* BOHMANN.

*Otomys typus zinki* BOHMANN, 1943. Terra typica: Kilimandjaro (Petershütte), D. O. A., 3800 m.

Diese Rasse fällt durch ihre dunkle Gesamtfärbung sofort auf. Die braunen Töne treten den grauen gegenüber sehr stark zurück. Der Gesamteindruck der

Rückenfärbung ist fast „grün“ zu nennen, was durch das blaß ockerfarbige, sonst im allgemeinen kräftig braun oder rotbraun gefärbte Band der Haare, im Zusammenwirken mit den überragenden schwarzen Haarspitzen hervorgerufen wird. Die Ohren sind schwarz und stechen scharf von der Rückenfärbung ab. Die Oberseite von Füßen und Schwanz ist ebenfalls sehr dunkel. Die Inzisiven stimmen mit den bisher beschriebenen Formen des Rassenkreises überein. *M*<sup>3</sup> hat sieben Lamellen.

##### 5. *Otomys typus malleus* DOLLMAN.

*Otomys thomasi malleus* DOLLMAN, 1915. Terra typica: Olbollossat-See, Naivasha-District, Kenia, 2700m.

*Otomys percivali* DOLLMAN, 1915. „Twelve miles south of Lake Olbollosat, Naivasha-District, B. E. A. Altitude 8700 feet“.

*Malleus* spielt insofern eine bedeutende Rolle im Rassenkreis *O. typus*, als sie den deutlichen und einwandfreien Uebergang von den bisher beschriebenen und den folgenden Formen darstellt.

Die von PERCIVAL gesammelten Tiere, die alle aus dem gleichen Gebiet stammen, sind nach dem Inzisivenmerkmal von DOLLMAN in zwei Formen gespalten, und damit die „Subspezies *malleus*“ in seine Division B, und die „Spezies *percivali*“ in die Division C gestellt. Ein genauer Vergleich der vier vorhandenen Exemplare ergibt aber ganz eindeutig, daß wir es hier mit ein und derselben Form zu tun haben. Alle anderen Merkmale, insbesondere auch die Form der so leicht abändernden Nasalia, stimmen völlig überein. Die relativen Maße decken sich ebenfalls. Lediglich die Interorbitalregion ist bei *malleus* breiter als bei „*percivali*“, was aber einen Altersunterschied darstellt. Denn die Interorbitalregion wird im Alter schmaler, eine Tatsache, die man bei allen *Otomys*-Formen feststellen kann. Aber auch sonst sieht man an der Ausbildung der Cristen und Knochennähte, daß der „Typus“ von „*percivali*“ ein sehr altes, während „*thomasi malleus*“ ein wesentlich jüngeres Exemplar nicht nur der gleichen Rasse, sondern auch der gleichen Population ist. Obendrein ist auch kein Unterschied in der Balgfärbung festzustellen. Ich habe daher „*percivali*“ zur Synonymie von *malleus* gestellt. Für unsere Betrachtung ist nun hier noch wichtig, daß das jüngere Tier nur eine sehr tiefe erste und eine nur angedeutete zweite Furche in den unteren Inzisiven besitzt, wie es bei *orestes*, *squalus*, *thomasi* und *zinki* der Fall ist, während das ältere Tier zwei deutliche Längsfurchen zeigt, von denen die mediale allerdings auch noch deutlich flacher als die laterale ist. Wir können daraus folgern, daß die Zahl der Furchen wohl nur ein Altersmerkmal ist und jedenfalls nicht für eine systematische Trennung, wie es DOLLMAN (1915) getan hat, in Anspruch genommen werden darf.

THOMAS (1918) stellt daher auch bereits kurz nach dem Erscheinen der DOLLMAN'schen Arbeit fest „it does not appear possible to separate satisfactorily the species with two grooves in the lower incisors (typus and its allies)

from the ordinary *Otomys* with only one, as the intergradation in the depth and conspicuousness of the grooves is too complete“.

Die Lamellenzahl des dritten oberen Molars beträgt bei allen Exemplaren dieser Rasse einheitlich sieben.

ALLEN & LOVERIDGE berichten (1933) von einer *Otomys*-Form, die LOVERIDGE in Dabaga und Kigogo in den Uzungwe-Bergen, also im SW von Deutsch-Ostafrika, erbeutete und die sie als zu „*percivali*“ gehörig bestimmt haben. Abgesehen davon, daß es sehr schwer ist, nach einer Beschreibung ohne Vergleichsmaterial eine Form, die zu einem so vielgestaltigen Rassenkreis gehört, zu bestimmen, will es mir doch sehr gewagt erscheinen, Tiere von einem so weit entfernten und isolierten Fundort einer Rasse, die im *typus*-Rassenkreis doch isoliert steht und auf kleine Areale beschränkt ist, zuzuordnen. Es hat sich nach den bisherigen Erfahrungen herausgestellt, daß alle hohen isolierten Gipfel Ostafrikas ihre eigene gut abgegrenzte *typus*-Form besitzen. Ich glaube daher, daß wir auch in den Exemplaren von LOVERIDGE eine eigene Rasse vor uns haben. Dieses Vorkommen ist nicht nur wegen seiner geographischen Lage interessant, sondern es ist auch die geringe Meereshöhe — Dabaga und Kigogo liegen beide nur 1800 m hoch — besonders bemerkenswert.

#### 6. *Otomys typus dartmouthi* THOMAS.

*Otomys dartmouthi* THOMAS, 1906. Terra typica: Ost-Ruwenzori, Uganda, 3800m.

Diese Rasse hat die größte Aehnlichkeit in der Balgfärbung mit *zinki*, ist allerdings noch deutlich brauner. Beide Formen stimmen auch in den langen, weichen Haaren überein, die bei den übrigen Formen in dem Maße nicht vorkommen. Im Schädelbau ist der Unterschied größer. Die unteren Inzisiven haben deutlich zwei Furchen und  $M^3$  hat nur sechs Lamellen. Diese beiden Merkmale charakterisieren diese Rasse deutlich. Die Ohren sind dunkler als die Rumpffärbung; die Oberseite des Schwanzes ist schwarz; die Füße etwas heller.

#### 7. *Otomys typus jacksoni* THOMAS.

*Otomys jacksoni* THOMAS, 1891. Terra typica: Mt. Elgon, 4000m.

Durch die geringe Größe, die von keinem anderen Angehörigen dieses Rassenkreises und auch von keiner anderen *Otomys*-Form in Ostafrika erreicht wird, ist *jacksoni* schon leicht von seinen Nachbarn zu unterscheiden. Außerdem ist sie aber auch eine sehr dunkelbraune Form. Die unteren Inzisiven haben zwei deutliche Längsfurchen,  $M^3$  hat sieben Lamellen.

#### 8. *Otomys typus malkensis* FRICK.

*Otomys jacksoni malkensis* FRICK, 1914. Terra typica: Malka, Sidamo, Abessinien, 2100m.

In der Färbung *jacksoni* sehr ähnlich, unterscheidet sich diese Form deutlich durch ihren Schädelbau. Während die Linien bei *jacksoni* noch weich waren und die Cristen nicht übermäßig in Erscheinung traten, sind sie hier sehr stark

ausgeprägt, so daß der Schädel besonders bei alten Exemplaren sehr kantig und rugos sein kann. Die Abbildungen des Typus zeigen das nicht in so ausgesprochenem Maße — es handelt sich sicherlich um ein jüngeres Tier — aber die Nr. 60117 des Berliner Museums aus Gardulla, südwestlich des Gandjule-Sees, also aus unmittelbarer Nähe des typischen Fundortes, ist besonders am hinteren Teil der Schädelkapsel durch Cristenbildung aufgeraut. Die unteren Inzisiven haben deutlich zwei tiefe Längsfurchen.  $M^3$  hat beim Typus nach FRICK sieben Lamellen, was mich in der Annahme bestärkt, daß es sich um ein jüngeres Exemplar handelt. Die beiden Exemplare von Gardulla, (Berliner Zool. Mus. Nr. 60117 und 60118) haben acht Lamellen.

#### 9. *Otomys typus helleri* FRICK.

*Otomys typus helleri* FRICK, 1914. Terra typica: Chilalo Divide Camp, Abessinien, 2750 m.

Während sich diese und die vorige Rasse nach der Beschreibung von FRICK leicht voneinander abzweigen lassen, scheint mir das bei weiterem Material Schwierigkeiten zu machen. Denn die beiden mir zur Verfügung stehenden Exemplare aus Gardulla, die ich dem Fundort nach zu *malkensis* rechne, stehen in einigen Punkten wie in Färbung und Größe zwischen diesen beiden Rassen, obgleich der Fundort südwestlich von beiden liegt. Es ist daher immerhin wahrscheinlich, daß die Unterschiede von *helleri* und *malkensis* innerhalb der individuellen Variationsbreite beider Formen liegen, die somit als eine einzige Rasse aufzufassen sind, zumal die Fundorte nicht sehr weit auseinander liegen. Entscheidendes läßt sich aber nur mit reicherm Material sagen. Die Verbreiterung der Nasalia bildet bei beiden Rassen einen deutlichen Winkel, wie er für *typus* so charakteristisch ist.

#### 10. *Otomys typus typus* HEUGLIN.

*Oreomys typus* HEUGLIN, 1877. Terra typica: Hochländer von Semien, Abessinien.

*Oreinomys* TROUESSART, 1880. (Substitut für *Oreomys*).

*Otomys degeni* THOMAS, 1903. Combitchu, Shoa, Abessinien, 2500 m.

Da die Originalbeschreibung von HEUGLIN besagt: „mit drei sehr scharfen und tiefen Längsfurchen versehen“, beschrieb THOMAS eine zweite Art von Shoa, die er aber, nachdem er den Schädel von *typus* gesehen hatte, wieder zurückzog (THOMAS 1906). Denn auch *typus* hat nur zwei deutliche Längsfurchen. Ebenso machte HEUGLIN einen Fehler, indem er von vier Molaren des Oberkiefers schreibt; er faßte  $M^3$  als aus zwei Zähnen bestehend auf. Die bisher bekannt gewordenen Exemplare, einschließlich „*degeni*“, haben alle acht Lamellen in  $M^3$ . Die Färbung ist den südlichen Rassen gegenüber heller und grauer. Ohren, Füße und Schwanz sind noch heller als bei jenen. Die Nasalia sind breit und an der Verbreiterungsstelle stark gewinkelt.

11. *Otomys typus fortior* THOMAS.

*Otomys typus fortior* THOMAS, 1906. Terra typica: Charada, Kaffa, Abessinien, 1800 m.

*Otomys fortior* DOLLMAN, 1915.

Das charakteristische Merkmal dieser Form ist der dritte obere Molar, der hier sogar neun Lamellen hat, was DOLLMAN veranlaßte, die Form als selbständige Spezies aufzufassen. Die Erfahrung lehrt aber, daß die Zahl der Lamellen variiert und daher nicht (bzw. nicht allein oder nur in beschränktem und von Fall zu Fall wechselndem Maße) zur systematischen Gruppierung beansprucht werden kann. In allen wesentlichen Punkten stimmt *fortior* völlig mit *typus* überein; es ist lediglich die bedeutendere Größe zu merken, die aber sehr wohl auch innerhalb der Variationsbreite der anderen Rasse liegen kann. So haben B. Z. M. Nr. 60117 ♂ die größte Schädellänge von 42,3, B. Z. M. Nr. 60118 ♀ 36,4, und bei *fortior* beträgt sie 39 mm. Als Rassenkennzeichen muß aber die braunere Gesamtfärbung gelten, die *fortior* wieder *helleri* näher bringt, was auch der geographischen Lage entspricht.

XI. *Otomys laminatus* THOMAS & SCHWANN.

*Lamotomys* THOMAS, 1918. Subgenus von *Otomys* F. CUVIER.

Verbreitung: Der Süden und Südosten von Südafrika, meist in Küstennähe.

Dieser Rassenkreis, der im allgemeinen *O. irroratus* sehr nahe steht, zeigt die höchste Lamellenzahl der ganzen Gattung und damit in Bezug auf dieses Merkmal die höchste Spezialisierungsstufe. Der dritte obere Molar hat neun bis zehn, der erste untere Molar variiert von fünf bis sieben Lamellen. Im übrigen sind die Schädelmerkmale *irroratus* sehr ähnlich. Auch die Form der Nasalia variiert in ähnlicher Weise, es kommt sowohl die allmählich breiter werdende als auch die winkelbildende Form vor. Die Färbung ist im allgemeinen deutlich dunkler als bei den im gleichen Gebiet vorkommenden *irroratus*-Formen. Auch ist das Haar deutlich länger und weicher. Dagegen sind die Größenverhältnisse wieder völlig gleich. THOMAS trennt diese Art wegen der hohen Lamellenzahl — ihm waren die Formen mit fünf Lamellen in  $M_1$  noch nicht bekannt — als Subgenus von *Otomys* F. CUVIER. Da aber inzwischen Uebergangsformen bekannt geworden sind, läßt sich diese Auffassung nicht mehr aufrecht erhalten.

Ueber die Lebensweise und den Biotop von *laminatus* ist leider bisher nichts bekannt geworden. Es wäre jedenfalls äußerst interessant, etwas Näheres über diesen Rassenkreis zu erfahren, der nach seinen morphologischen Eigenschaften eine sehr stenöke Form darzustellen scheint.

Es sind bisher vier gut unterscheidbare Rassen bekannt geworden.

1. *Otomys laminatus mariepsi* ROBERTS.

*Otomys (Lamotomys) mariepsi* ROBERTS, 1929. Terra typica: Marieskop, Lydenburg District, Transvaal.

Diese leuchtend rostig braune Rasse ist als einzige nicht aus unmittelbarer Küstennähe bekannt geworden. Die Ohren sind dunkler als der Rücken, während Füße und Schwanzunterseite schmutzig weiß sind; die Oberseite des Schwanzes ist dunkelbraun.  $M^3$  hat neun Lamellen, für  $M_1$  ist es die Regel, daß sechs Lamellen vorhanden sind, der Typus hat allerdings nur fünf Lamellen und stimmt darin mit *O. anchietae* überein.

2. *Otomys laminatus laminatus* THOMAS & SCHWANN.

*Otomys laminatus* THOMAS & SCHWANN, 1905. Terra typica: Zubudeni, Zululand, Natal.

Die Nominat-Form steht der vorhergehenden zwar geographisch sehr nahe, scheint aber nach dem bekannt gewordenen Material die höchst entwickelte Lamellenzahlen von allen Formen zu besitzen. In der Regel hat  $M^3$  neun und  $M_1$  sieben Lamellen. In der Originalbeschreibung wird angegeben, daß gelegentlich auch zehn Lamellen vorkommen können. In der Färbung weicht sie ebenfalls deutlich von *mariepsi* ab, denn durch eine Beimischung von grau ist das leuchtende Rostbraun in Wegfall geraten. Die Unterseite und die Gesichtspartien sind stark aufgehellt und gelblich weiß. Die Ohren bedecken gelbliche Haare, Schwanz und Füße sind auf der Oberseite schwarz-grau.

3. *Otomys laminatus pondoensis* ROBERTS.

*Otomys (Lamotomys) laminatus pondoensis* ROBERTS, 1924. Terra typica: Ngque leni, westliches Pondoland, Kapkolonie.

Diese Rasse ist sehr leicht von den übrigen durch die hell lohfarbene Tönung des Rückens abzugrenzen. Ohren und Füße sind wie der Rücken, die Schwanzoberseite ist dunkelbraun. Die Nasalia bilden an der Stelle der Verbreiterung einen deutlichen Winkel wie beim Typus von *O. irroratus* BRANTS.

4. *Otomys laminatus silberbaueri* ROBERTS.

*Otomys silberbaueri* ROBERTS, 1919. Terra typica: Lormarins, Paarl District, Kap der Guten Hoffnung.

Die südlichste Rasse ist auch bei weitem die dunkelste. In der Rückenfärbung herrscht ein dunkler lohfarbener Ton vor, der durch die fast schwarze, dunkelschiefergraue Basis der Haare besonders dunkel wird, wodurch eine ähnlich „grüne“ Wirkung wie bei der *O. typus*-Rasse vom Kilimandjaro zustande kommt. Die Unterseite ist sehr stark aufgehellt grau, die Haare haben vielfach weiße Spitzen. Die Füße sind hell, die Schwanzoberseite ist schwarz, während die Unterseite schmutzig weiß ist. Unterschiede im Schädelbau sind gegenüber der Nominatform nicht festzustellen.  $M^3$  hat neun,  $M_1$  sieben Lamellen.

## D. Der Lebensraum der *Otomys*-Rassenkreise.

Bevor wir uns weiter in die Frage nach der Entwicklung der Gattung vertiefen, ist es notwendig, eine kurze Darstellung der geographischen Verbreitung und — soweit das nach den bisherigen Kenntnissen möglich ist — der ökologischen Verhältnisse zu geben, um so den Gesamtlebensraum der Gattung zu umreißen; denn die in der Systematik enthaltenen Angaben sind zu sehr verstreut, als daß daraus ein Ueberblick, der für ein Verständnis des Weiteren notwendig ist, zu gewinnen wäre.

Wie schon einführend festgestellt wurde, ist *Otomys* durch seine spezifische Lebensweise ziemlich stark biotopgebunden, wobei zu berücksichtigen ist, daß die ökologische Valenz der einzelnen Rassenkreise und zum Teil auch der einzelnen Rassen verschieden ist. Aber dieses Gebundensein an bestimmte Biotope macht es verständlich, daß ganz allgemein gesehen die Verbreitung aller *Otomys*-Formen sehr unzusammenhängend ist, da die entsprechenden Biotope nicht überall anzutreffen sind. Das ist zwar eine Selbstverständlichkeit und ist bei den allermeisten Lebewesen so; es ist aber notwendig, dies zu erwähnen, damit die anzuwendenden Begriffe eindeutig und die Verbreitungskarten richtig verstanden werden. Denn, wenn in diesem Zusammenhang von disjunkter, insulärer usw. und auf der anderen Seite von kontinuierlicher Verbreitung gesprochen wird, so ist damit folgendes gemeint: Kontinuierlich bedeutet, daß in einem bestimmten Gebiet alle in Frage kommenden Biotope besiedelt sind; disjunkt usw. daß zwischen den einzelnen Populationsräumen Gebiete vorkommen, die zwar den für *Otomys* notwendigen Lebensbedingungen entsprechen, aber nicht besiedelt sind.

### I. *O. unisulcatus*.

Als Tiere offenen, trockenen Geländes mit geringer Strauch- und Buschvegetation sind die Vertreter dieses Rassenkreises auf die Hochlandteile des südlichsten Südafrika beschränkt. Im Westen und Süden bildet die Grenze die Küste, im Norden läuft sie ungefähr parallel der Küste immer nördlich des sogenannten „Rogers Escarpment“ von der Orange-Mündung bis in die Höhe von East London. Das ist ziemlich genau gleichbedeutend mit dem Kapland im politischen Sinne, wenn man die Obere Karru ausnimmt. Der Orange wird nur in seinem Mündungsgebiet, also im Nordzipfel des Namaqualandes erreicht.

### II. *O. slogetti*.

Dieser Rassenkreis, dem vorigen sehr nahe verwandt, schließt sich im Osten daran an. Im zentralen Kapland überschneiden sich beide. Das Verbreitungsgebiet ist auf das Engste an die südafrikanische Große Bruchstufe gebunden und geht im Süden von Deelfontein (Zentralkapland) bis zu derjenigen Stelle der Drakensberge, wo die Grenzen von Natal, Orange und Transvaal zusammenstoßen.

Während *slogetti* im Süden im offenen Feld lebt, steigt sie in nördlicher Richtung allmählich höher hinauf, erreicht in der Form *robertsi* die größte Höhe mit 3300 m und ist damit ein reines Hochgebirgstier geworden.

### III. *O. littledalei*.

Die großen Bullae deuten schon auf eine Form hin, die in einer Landschaft mit wüstenhaftem Charakter ihren Wohnraum hat. *O. littledalei* ist ein für Südwestafrika endemischer Rassenkreis. Die Fundorte sind spärlich; aber es läßt sich soviel sagen, daß ganz kümmerliche Vegetation (Salzbusch) als Lebensbedingungen für diese Tiere genügt. Der Swakop kann als nördlichste Grenze gelten; im Süden dringt *littledalei* tief in die Obere Karru ein, die von keiner anderen *Otomys*-Form bewohnt wird. Im Osten bildet der Westrand der Kalahari die Grenze.

### IV. *O. brantsii*.

Das Verbreitungsgebiet dieses zweiten durch große Bullae gekennzeichneten Rassenkreises, deckt sich ziemlich genau mit demjenigen von *O. unisulcatus*, jedoch scheinen die Kapfalten und das Kap der Guten Hoffnung gemieden zu werden. Die Biotope sind jedoch deutlich verschieden. Während *unisulcatus* die Buschvegetation braucht, vermag *brantsii* ein individuenreiches Leben in den fast vegetationslosen Gebieten des bezeichneten Raumes zu entfalten und dringt dementsprechend auch in die Große Karru vor; dabei wird die Obere Karru jedoch gemieden.

### V. *O. denti*.

Dieser ausschließlich auf Ostafrika beschränkte Rassenkreis zeigt eine ausgesprochen disjunkte Verbreitung. Einmal bewohnt *O. denti* die Hochländer des Zentralafrikanischen Grabenbruchs, und zwar die Hochgebirgsscholle des Ruwenzori und das Gebiet der Virunga-Vulkane, zum anderen aber auch die küstennahen Horste, Usambara- und Ulugurugebirge. Dazwischen liegt ein weites Gebiet mit ganz offenbar entsprechenden Biotopen (hochgelegene Urwaldränder), das aber doch kein Vorkommen dieses Rassenkreises aufweist. Die Höhenlage der bekanntgewordenen Fundorte schwankt zwischen 1600 und 2100 m und scheint stets mit den unteren Urwaldrändern zusammenzufallen. *O. denti* lebt also offenbar eng biotopgebunden in der üppigen, in Bodennähe sehr dichten Vegetation der hochgelegenen Urwaldränder; sie ist damit trotz der geographischen Lage (vom Äquator bis 7° südl. Breite) dem tropischen Klima entrückt. In dieser Höhenlage kühlen die Nächte bereits stark ab. Tau- und Niederschlagsmengen sind sehr groß.

### VI. *O. tugelensis*.

Dieser Rassenkreis, der auf den östlichen Teil Südafrikas beschränkt ist, bewohnt die trockeneren offenen Kulturländereien und Grasländer östlich und

westlich der Drakensberge vom südlichen Transvaal bis Grahamstown (zwischen Port Elizabeth und East London). Er geht nirgends höher hinauf und ist an Baumvegetation nicht gebunden.

#### VII. *O. irroratus*.

Mit der ungewöhnlichen Formenentwicklung dieses Rassenkreises geht eine weite Verbreitung Hand in Hand. *O. irroratus* ist ganz ähnlich wie *O. denti* an die Urwaldränder gebunden. In Südafrika — gleichlaufend der Verbreitung der Wälder — wechselt das Vorkommen der Höhe nach stark; je weiter wir uns dem Aequator nähern, um so höher steigt auch *O. irroratus* immer den Wäldern folgend hinauf, wobei sie Höhenlagen bis zu 2000 m erreicht. Im eigentlichen tropischen Regenwald, also in der Kongo-Hylaea und in den küstennahen Waldinseln Ostafrikas mit niedriger Meereshöhe bis zu 2000 m kommt dieser Rassenkreis nicht vor. Ebenso werden auch die Areale des Rassenkreises *O. denti* gemieden. Demnach wird von ihm ein subtropisches feuchtes Klima bei üppiger Vegetationsdecke bevorzugt. Geographisch kommt *O. irroratus* dementsprechend in ganz Südafrika vor, doch bleiben die Kalahari und das trockene Südwestafrika und ähnliche Gebiete ausgespart. In Angola, Nord-Rhodesien und Mozambique sind bereits weniger für *irroratus* passende Biotope vorhanden. In Ostafrika ist das Vorkommen insulär und auf die wenigen Hochländer, die von Wäldern bedeckt sind, beschränkt. Nördlich der Kongo-Hylaea sind nur isolierte Vorkommen vom Kamerunberg bekannt geworden, die gleichzeitig die nördlichsten Fundorte darstellen. Eine beachtliche Ausnahme bilden die beiden Rassen *coenosus* und *maximus*, die in den trockenen Gebieten nördlich und südlich der Kalahari ausreichende Lebensbedingungen gefunden haben.

#### VIII. *O. anchietae*.

Dieser Rassenkreis ist bisher in zwei sehr weit auseinanderliegenden Gebieten gefunden worden. Die Nominat-Form stammt aus Mittelangola und die einzige weitere Rasse aus der Südwestecke von Deutsch-Ostafrika. Es ist unklar, ob wir es hier mit einer disjunkten Verbreitung zu tun haben oder ob uns bisher nur zu wenig Fundorte bekannt geworden sind. Auch diese Form ist an Hochländer mit ähnlichen Verhältnissen wie bei *O. irroratus* gebunden.

#### IX. *O. karoensis*.

Da wir lediglich die einzige Form von Wolseley, Kap der Guten Hoffnung, kennen, müssen wir uns mit der allerdings, wie wir sehen werden, bedeutsamen Feststellung begnügen, daß sie in einem ausgesprochen gemäßigten Klima mit starken Differenzen der Tages- und Nachttemperatur lebt, wobei auch Nachtfröste nicht selten sind.

#### X. *O. typus*.

Die Angehörigen dieser Art zeichnen sich durch ihre ausgesprochen disjunkte Verbreitung aus. Es sind winzige Inseln in den großen Flächen

Ostafrikas und Abessiniens, die den Lebensraum für *O. typus* darstellen. Nur in den abessinischen Hochländern, besonders dort, wo die Nominatform vorkommt, scheint die Verbreitung ausgedehnter zu sein. In Ostafrika ist das Vorkommen ausschließlich auf die höchsten Gebirgslagen beschränkt und deckt sich hier wie z. B. auf dem Kilimandjaro schon fast mit der Vegetationsgrenze. Auf jeden Fall findet man die *typus*-Rassen immer nur oberhalb des Urwaldes. Das höchste Vorkommen liegt bei 4000 m. Auffallend ist, daß jeder hohe Vulkan oder hohe Horst seine eigene *typus*-Rasse beherbergt. Und zwar sind alle Formen klar und einwandfrei von einander zu unterscheiden, so daß es uns nicht wundernehmen darf, daß die meisten als selbständige Spezies beschrieben wurden.

Im einzelnen beginnt das Vorkommen im Süden mit dem Auftreten einer Form, die von ALLEN & LOVERIDGE (1933) als „*percivali*“ bestimmt wurde (s. Systematik p. 42: *O. typus malleus*), aus den Uzungwe-Bergen im Süden Deutsch-Ostafrikas. Typischer sind die Vorkommen von den einzelnen Riesenvulkanen Kilimandjaro, Kenia und Elgon. Dazwischen liegen noch einzelne hohe Berge wie der Kinangop und andere hohe Horste am Großen Ostafrikanischen Graben. Auch der Zentralafrikanische Graben ist mit einem Vorkommen vom Ost-Ruwenzori (3800 m) vertreten. In Abessinien lebt *O. typus* wesentlich niedriger, allerdings wird auch hier die 2000 m Grenze nur ganz ausnahmsweise unterschritten. Wir können also sagen, daß *typus* ein Tier der höchsten ostafrikanischen Regionen ist, wo die Temperatur bereits häufig unter den Nullpunkt sinkt und Schneefälle während der Regenzeit nichts Ungewöhnliches sind. Auch hier liegen dementsprechend die höchsten Fundorte am Äquator und fallen langsam nach Süden und besonders, entsprechend der ausgedehnteren Verbreitung, nach Norden ab. Die Vegetation dieser Gebiete ist bereits hoch alpin und dürfte durch *Senecio*, *Protea* und *Helichrysum* gut charakterisiert sein.

#### IX. *O. laminatus*.

Dieser Rassenkreis ist wieder auf ein gut abzugrenzendes Gebiet Südafrikas beschränkt; sein Areal deckt sich fast vollkommen sowohl horizontal als auch vertikal mit demjenigen von *O. tugelensis*. Ob sich die ökologischen Verhältnisse ebenfalls gleichen, ist unbekannt; ich möchte es aber nicht annehmen, da die morphologischen Unterschiede beider Arten außerordentlich groß sind. *O. l. silberbaueri* geht weit über das Vorkommen von *O. tugelensis* nach Süden hinaus und lebt in einem ausgesprochenen gemäßigten Klima, das dem von *O. ka-roensis* entsprechen dürfte.

Ueberblicken wir zusammenfassend die Feststellungen über die geographische Verbreitung und die ökologischen Verhältnisse, so kommen wir zu folgenden bedeutsamen Ergebnissen:

In Südafrika hat gewissermaßen jede vorkommende Landschaftsprägung ihre eigene *Otomys*-Form; in Äquatorialafrika sind die Vorkommen an ausge-

sprochen spezielle Vegetations-, Klima- und Höhenverhältnisse gebunden. In den Zwischengebieten sind Uebergangserscheinungen festzustellen. Dementsprechend verfügt Südafrika über eine große Formenfülle, die in nördlicher Richtung immer mehr abnimmt.

Südafrika	8 Rassenkreise
Südliches Ostafrika	3 „ „
Nördliches Ostafrika	3 „ „
Angola	3 „ „
Nördliches Kongogebiet	1 Rassenkreis
Kamerun	1 „ „
Abessinien	1 „ „

Demnach liegt das Mannigfaltigkeitszentrum der Gattung *Otomys* in Südafrika.

### E. Merkmalsprogressionen und -alternationen in ihrer geographischen Verbreitung.

Die im Vorhergehenden dargestellte Systematik beruht zum weitaus größten Teil auf einer bestmöglichen Phänoanalyse. Um die Zusammenhänge besser verstehen zu können, ist es notwendig, die Merkmale in ihrer Abänderung zu verfolgen.

Die Tiere als lebende Organismen, wie es im Idealfall zu wünschen wäre, miteinander zu vergleichen, ist unmöglich. Wir vernachlässigen also z. B. die vergleichende Physiologie oder die Psychologie vollkommen, obgleich sicherlich auch auf diesen Gebieten wesentliche Erkenntnisse zu erwarten wären. Wir sind vielmehr ausschließlich auf die vergleichende Morphologie angewiesen. Aber auch hier können wir nicht die Tiere als Ganzes erfassen, denn es steht uns für die Untersuchung stets nur ein kümmerlicher Rest nämlich der Balg, d. h. also die getrocknete Haut, und der Schädel zur Verfügung. Das ist mit dem lebenden Tier verglichen wirklich sehr wenig. Aber auch Balg und Schädel sind in ihrer Totalität nicht darzustellen. Gewiß, der Bearbeiter des Materials bekommt einen „allgemeinen Eindruck“, der sehr oft richtungsweisend und häufig auch ausschlaggebend ist; aber er kann ihn nicht begrifflich fassen und in Worte kleiden. Wir sind vielmehr auf einzelne Merkmale angewiesen, nach denen wir das Ganze beurteilen. Es werden also bei der Analyse nicht Tiere sondern Merkmale miteinander verglichen. Wenn ich auch der Ueberzeugung bin, daß wir von den Merkmalen auf die Lebewesen als Ganzes schließen können, so halte ich es doch für wichtig, sich der Einseitigkeit dieser Betrachtungsweise stets bewußt zu sein. Denn einmal ist es notwendig, immer wieder abzuwägen, ob eine Merkmalsänderung das genügende Gewicht hat, um einen Rückschluß auf den Gesamtorganismus zuzulassen; zum anderen ist es auch notwendig, dem nicht Eingeweihten zu zeigen, daß die besprochenen Merkmale nicht das „Eigentliche“ sind, was die

Formen von einander trennt, sondern lediglich Indikatoren für die Verschiedenheit darstellen.

Bei der vergleichenden Betrachtung der einzelnen Merkmale ist es wichtig, sich über die Wertigkeit einer Merkmalsänderung im Klaren zu sein. Merkmalsänderungen können einmal verursacht sein durch erblich bedingte individuelle oder phylogenetische Variabilität, oder durch nicht erblich bedingte ökologische Modifikabilität. Es ist am toten Material ohne Züchtungsversuch nun äußerst schwer, festzustellen, welcher dieser drei Gruppen eine Merkmalsänderung zuzuordnen ist; insbesondere da die individuelle Variation, die zwar für unsere Fragestellung nicht in Betracht kommt und dementsprechend ausgeschlossen werden muß, als vorbereitender Schritt oder als Vorstufe der Evolution aufgefaßt werden muß und zum anderen die Größe der ökologischen Valenz der einzelnen Merkmale unbekannt bleibt. Phylogenetische Variation zu erkennen wird dadurch erleichtert, daß diese meistens mit der geographischen Variation zusammenfällt. Stelle ich also eine Folge von Merkmalsänderungen an einer Reihe von Formen fest, sei es durch allmähliches, fließendes Abändern von einer Form zu einer anderen, also eine Progression, oder ein sprunghaftes Abändern, also eine Alternation, so habe ich zunächst zu prüfen, wie sich dieses Merkmal innerhalb der einzelnen Populationen verhält. Zeigt es sich hier konstant, so kann ich damit rechnen, daß es der individuellen Variation nicht unterworfen ist. Als zweites ist zu prüfen, ob eine Merkmalsprägung unter gleichen Umweltsbedingungen stets die gleiche ist oder nicht. Fällt dieses Ergebnis negativ aus, so kann ich mit ziemlicher Sicherheit annehmen, auch die ökologische Variation ausgeschaltet zu haben.

Diese Betrachtungsweise läßt sich natürlich nur dann konsequent durchführen, wenn sehr reichliches Material vorhanden ist. Das ist aber meist nicht der Fall. So war ich darauf angewiesen, von einzelnen günstigen Fällen auf diejenigen mit spärlicherem Material rückzuschließen.

Erschwerend tritt weiterhin noch hinzu, daß die als Merkmal bezeichneten morphologischen Eigenschaften genetisch sehr oft oder meistens nicht durch einzelne Gene sondern durch Genkomplexe bedingt sind, die wir nicht durch rein betrachtende und beschreibende Arbeitsweise analysieren können. Außerdem sind auch hier, wie wir sehen werden, individuelle und geographische Variation, die sich ja nur graduell unterscheiden, sehr häufig bei ein und demselben Merkmal verwirklicht. Das wird bei dem zu beschreibenden Beispiel von der Form der *Nasalia* besonders deutlich werden.

Ich werde zunächst an Hand einiger Beispiele die drei verschiedenen Arten von Merkmalsänderungen genauer beleuchten, um mich dann auf die geographische Variation zu beschränken, die uns auf morphologischem Wege die phylogenetischen Zusammenhänge aufzeigen soll.

Vergleichen wir nun einmal bei Angehörigen zweier verschiedener Formen des gleichen Rassenkreises die geographische Variabilität der *Nasalia*, so sehen

wir auf den ersten Blick, daß die Unterschiede der Merkmale hier ganz anderer Natur sind. Hier ist die Form der Nasalia nicht graduell sondern prinzipiell unterschieden. Die laterale Seitenlinie ist bei dem Exemplar von *O. i. classodon* OSGOOD konkav; bei dem Typus von *O. i. irroratus* BRANTS ist sie geschwungen, so daß der mittlere Teil konvex ist. Während bei *classodon* die Verbreiterung der Nasalia allmählich einsetzt, tritt sie bei *irroratus* plötzlich ein, so daß ein deutlicher Winkel entsteht. Dieser letztere Merkmalsunterschied ist aus dem vorhandenen Material nicht einwandfrei als geographische Variante festzulegen; da von *irroratus* auch Beispiele bekannt sind, bei denen der Winkel weniger deutlich ausgeprägt ist. Dagegen ist die relative Breite der Nasalia und — wohl primär — des Rostrums bei *classodon* wesentlich größer als bei *irroratus*, was wieder als eine Merkmalsänderung aufzufassen ist, die der geographischen Variation unterliegt.

Die ökologische Modifikabilität am Schädelbau zu verfolgen, ist nach den bisherigen Kenntnissen nicht möglich. Dagegen scheinen gewisse Farbunterschiede in der Balgfärbung durch Umwelteinflüsse bedingt zu sein. Das bedeutet also, daß ein Merkmal oder ein Merkmalskomplex, wie in diesem Falle die Balgfärbung, über eine phänotypische Valenz verfügt, die je nach den Umweltbedingungen einen verschiedenen Grad der Ausprägung in Erscheinung treten läßt. So sind z. B. bei der Serie vom nordwestlichen Kilimandjaro, die von vier verschiedenen Fundorten stammen, deutlich Unterschiede zu verzeichnen, die in diesem Falle wohl als Standortmodifikanten aufgefaßt werden können. Ein sicherer Entscheid ist nur durch das Experiment zu erlangen. So ist das Stück Nr. 164 von der Tembo-Quelle, einem Fundort mit 1750 m Höhe, der von allen am weitesten auf der Nordseite des Kilimandjaro unmittelbar am unteren Urwaldrand liegt, das dunkelste der Serie. Der Fundort Farm Simba-Nduume in 1800 m, also fast der gleichen Höhe und ebenfalls am unteren Urwaldrand gelegen wie die Tembo-Quelle, ist im Durchschnitt etwas wärmer und hat größere Luftfeuchtigkeit und mehr Niederschläge. Die Exemplare von hier sind deutlich heller und brauner. Aus einer Sisalpflanzung auf Farm Simba und vom Lagumishera-Krater, wo sowohl die Boden- wie auch die Luftfeuchtigkeit geringer, die Strahlungsintensität aber größer sind, stammen noch hellere Exemplare und zwar sind hier sowohl die schwarze wie auch die braune Farbkomponente schwächer. Diese Unterschiede in der Balgfärbung gehen so weit, daß ein Exemplar vom Lagumishera, das in allen übrigen beachteten Merkmalen eindeutig zu *classodon* gehört, in der Balgfärbung völlig mit *cupreus* von Nordtransvaal übereinstimmt. Ein anderes Exemplar ist wieder den nordwestafrikanischen Rassen *vulcanis* und *ghigii* sehr ähnlich, wenn auch die Uebereinstimmung nicht so weit geht wie bei dem Lagumishera-Exemplar. Diese Beispiele ökologischer Modifikation zeigen deutlich, wie vorsichtig man bei der Beurteilung von Formen sein muß, besonders dann, wenn nur wenig Material vorhanden ist.

Diese Beispiele mögen genügen, um die verschiedenen Merkmalsvariationen zu kennzeichnen. Wenn wir nun einige Merkmale, die als Kennzeichen phylogenetischer Entwicklung angesehen werden und damit wesentlich für die Systematik waren, in ihrer geographischen Verbreitung verfolgen, so müssen wir solche Merkmalsunterschiede, die Arten trennen und solche, die Unterarten trennen, unterscheiden. Es sei schon hier gleich hinzugefügt, daß wir zur gleichen Anschauung kommen, die z. B. STRESEMANN 1943 geäußert hat, daß es nämlich keinen grundsätzlichen Unterschied zwischen Rassenkreis- und Rassenmerkmalen gibt.

Wenn wir ein Merkmal in seiner geographischen Verbreitung ansehen, so ist es für die stammesgeschichtliche Betrachtung und Auswertung von ausschlaggebender Bedeutung, die Richtung einer Merkmalsänderung (und das bedeutet im weiteren die historische Entwicklung eines Merkmals) festzulegen. Daraus ist dann der Schluß zu ziehen, daß diejenigen rezenten Formen, die Träger der älteren, weniger spezialisierten Merkmalsausprägung sind, auch gleichzeitig als eine ältere stammesgeschichtliche Entwicklungsstufe aufzufassen sind. Darüber hinaus ist anzunehmen, daß bei den Formen, die sehr lange an ein und demselben Ort leben, die neu auftretenden Mutanten immer eine sehr geringe Möglichkeit haben, erhalten zu bleiben, da diese Formen und Populationen bereits einen hohen Grad von Adaption erreicht haben und daher die neuauftretenden Mutanten meist negativen Selektionswert besitzen. Dagegen haben diejenigen Formen und Populationen, die ein Gebiet erst in jüngster Zeit besiedelt haben, diese Anpassungsstufe noch nicht erreicht, so daß auftretende Mutationen eher einen positiven Selektionswert besitzen können, und sich damit diese Population oder auch Rasse noch ändern kann, indem sich neue Mutanten durchsetzen. Von dieser Annahme ausgehend sind wir nicht nur in der Lage, das relative Alter einer Merkmalsausprägung abzuschätzen, sondern können dadurch auch rückschließend mit einiger Sicherheit das Entstehungsgebiet einer Form, soweit es noch heute von ihr bewohnt wird, festlegen. Selbstverständlich geht das nur für die allerjüngste geologische Vergangenheit, aber um die stammesgeschichtlichen Beziehungen der rezenten Angehörigen einer Formengruppe aufdecken zu helfen, dürfte diese Methodik doch einen großen Wahrscheinlichkeitswert besitzen.

### 1. Die Lamellen-Zahl.

Wenn ich als erstes Beispiel die Betrachtung der Molarenreihe heranziehe, so deshalb, weil einmal die Ausbildung der Lamellen das bezeichnendste Merkmal der ganzen Gattung ist, und zum anderen, weil bei keinem Merkmal die Entwicklungsmannigfaltigkeit und -richtung so klar darzustellen ist. In der beigefügten Zusammenstellung (Tabelle 1) ist die Zahl der Lamellen, wie sie bei den einzelnen Formen vorkommt, eingetragen. Ein Kreuz (+) bedeutet, daß die jeweils letzte Lamelle von  $M^3$  die Tendenz zur Bildung einer weiteren Lamelle be-

sitzt. Sind zwei Ziffern, verbunden durch einen Bindestrich, angegeben, so kommen beide ziemlich gleich häufig vor; steht die eine der beiden Ziffern in Klammern, so handelt es sich um eine Ausnahmerecheinung.

Tabelle 1.

Lfd. Nr.	Name	Lamellenzahl von M <sup>3</sup>	Kopfrumpf	Schwanz	Hinterfußsole	Größte Schädelänge
1	<i>O. unisulcatus grantii</i>	4	166	118	27	39,5
2	" " <i>unisulcatus</i>	4	160	105	28	38,0
3	" " <i>broomi</i>	4	163	107	27	38,5
4	<i>O. slogetti slogetti</i>	4+	134	68	22,5	35,0
5	" " <i>jepei</i>	4+	145	72	22	36,5
6	" " <i>basuticus</i>	4+	153	57	25	38,5
7	" " <i>robertsi</i>	5	105	38	—	34,2
8	" " <i>turneri</i>	5	134	49	24	35,0
9	<i>O. littledalei littledalei</i>	4	157	97	26	37,6
10	" " <i>namibensis</i>	4	180	120	30	38,5
11	" " <i>molopensis</i>	4	115	86	27	31,5
12	<i>O. brantsii brantsii</i>	4	154	104	26	37,5
13	" " <i>pallidus</i>	4	151	79	26	38,0
14	" " <i>rufifrons</i>	4	145	75	25	37,0
15	" " <i>luteolus</i>	4	143	86	24	34,4
16	" " <i>deserti</i>	4	123	69	26	35,3
17	<i>O. denti denti</i>	5+	157	89	27	36,6
18	" " <i>kempi</i>	(5—) 6	159	101	28,5	40,5
19	" " <i>sungae</i>	6	145	80	28	34,1
20	<i>O. tugelensis tugelensis</i>	6	163	99	27	39,5
21	" " <i>sabiensis</i>	6—7	163	109	27	41,5
22	" " <i>pretoriae</i>	6—7	150	84	25	37,0
23	" " <i>saundersiae</i>	6—7	165	73	23	35,6
24	<i>O. irroratus irroratus</i>	6—7	180	100	29	41
25	" " <i>coenosus</i>	6	201	125	32,7	46,3
26	" " <i>maximus</i>	6 (—7)	200	125	36	47,9
27	" " <i>natalensis</i>	6—7	160	92	28	40
28	" " <i>auratus</i>	6	170	85	30	41
29	" " <i>randensis</i>	6—7	183	103	31	43,5
30	" " <i>cupreus</i>	6	170	100	28	39,0
31	" " <i>rowleyi</i>	7	167	92	27	40,0
32	" " <i>mashona</i>	7	171	108	30	41,0
33	" " <i>angoniensis</i>	7	175	90	30	42,0
34	" " <i>nyikae</i>	7	165	70	27	38,2
35	" " <i>elassodon</i>	7	168	87	29	39,0
36	" " <i>tropicalis</i>	7	185	84	29	43,5
37	" " <i>nubilus</i>	7	170	80	28,5	41,5
38	" " <i>dollmani</i>	6—7	150	88	25	37,4
39	" " <i>vivax</i>	7	147	83	26	38,4
40	" " <i>elgonis</i>	7	165	81	27	41

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Lfd. Nr.	Name	Lamellenzahl von M <sup>3</sup>	Kopfrumpf	Schwanz	Hinterfußsohle	Größte Schädel-länge
41	<i>O. irroratus ghigii</i>	7	134	72	28	36,7
42	" " <i>vulcanis</i>	7—8	157	80	27	38,2
43	" " <i>rubeculus</i>	7	201	112	34,0	46,2
44	" " <i>faradjius</i>	7	180	97	—	39,7
45	" " <i>burtoni</i>	7	158	75	26	—
46	" " <i>cuanzensis</i>	6	178	109	33	43,6
47	<i>O. anchietae anchietae</i>	7	200	120	37	47
48	" " <i>lacustris</i>	7	180	103	—	40,0
49	<i>O. karoensis</i>	6	140	80	23	36,5
50	<i>O. typus orestes</i>	6 (—7)	175	62	27	39,0
51	" " <i>squalus</i>	7	166	—	26,5	40,0
52	" " <i>thomasi</i>	7	182	100	30,5	43,0
53	" " <i>zinki</i>	7	162	76	29	—
54	" " <i>malleus</i>	7	155	84	26	38,8
55	" " <i>dartmouthi</i>	6	150	93	26,5	37,6
56	" " <i>jacksoni</i>	7	120	50	26	36,0
57	" " <i>malkensis</i>	7—8	127	83	26	36,5
58	" " <i>helleri</i>	7—8	175	82	27,5	—
59	" " <i>typus</i>	8	161	90	28,5	—
60	" " <i>fortior</i>	9	182	97	30	39
61	<i>O. laminatus laminatus</i>	9 (—10)	180	120	31	44,0
62	" " <i>pondoensis</i>	9	192	103	30	42,5
63	" " <i>silverbaueri</i>	9	172	110	34	44,5
64	" " <i>mariepsi</i>	9	197	—	30	44,2

Wie bereits einleitend gesagt wurde, haben alle Formen konstant in M<sup>1</sup> drei, in M<sup>2</sup> zwei, in M<sub>2</sub> zwei und in M<sub>3</sub> zwei Lamellen. Es variieren lediglich M<sup>3</sup> und M<sub>1</sub>, so daß uns nur diese zu beschäftigen brauchen.

Zunächst betrachten wir den letzten oberen Molar (M<sup>3</sup>). Die ursprünglichste Lamellenausbildung tritt uns bei der Art *O. unisulcatus* entgegen. M<sup>1</sup> besteht klar aus vier Lamellen. Die vierte Lamelle ist etwas flächig erweitert und bildet so einen klaren Abschluß der Maxillarzahnreihe; es kommt auch vor, daß die dritte und vierte Lamelle durch Usur verbunden sind, jedoch dürfte das nur bei sehr alten abgekauten Zähnen so sein. Innerhalb der Art gibt es keine bedeutenden Unterschiede.

*O. littedalei* und *O. brantsii* haben ebenfalls vier Lamellen. Bei *O. littedalei* sind die beiden letzten Lamellen sehr fest aneinander und ineinander geschoben, so daß der Eindruck einer gewissen Verkürzung der Kaufläche entsteht.

Bei *O. brantsii* ist die Verschmelzung der dritten und vierten Lamelle sehr häufig so vollkommen, daß bei oberflächlicher Betrachtung der Eindruck entsteht, als ob nur drei Lamellen vorhanden wären.

An die einfache viermalige Form schließt sich der Rassenkreis *O. slogetti* unmittelbar an. Die Formen *slogetti*, *jeppesi* und *basuticus* haben vier Lamellen, bei denen die vierte Lamelle eine zusätzliche Schmelzschlinge besitzt, so daß das so häufig zitierte Kleeblattmuster („treefoil-pattern“) entsteht. Bei *robertsi* und *turneri* ist dann die Abtrennung dieser Schlinge zu einer kleinen selbständigen Lamelle erfolgt, so daß diese Formen bereits fünf Lamellen haben. Hier zeigt sich also innerhalb des Rassenkreises eine Merkmalsprogression. Die Lamellenzahl nimmt geographisch gesehen von Süden nach Norden zu. Es ist zu beachten, daß die beiden nördlicheren Rassen gleichzeitig auch vertikal höher leben als die südlicheren.

Der Ostafrikanische Rassenkreis *O. denti* führt uns wieder einen Schritt weiter und zwar hat die Nominatform meist fünf Lamellen, jedoch tritt nicht selten auch der Ansatz zur Bildung einer sechsten Lamelle auf. Bei *kempfi* sind es dann meist sechs, jedoch kommen gelegentlich auch nur fünf Lamellen vor. Von *sungae* sind bisher nur sechs Lamellen bekannt geworden.

Außer *O. karoensis*, von der zu wenig bekannt ist, schließen sich hier die drei Rassenkreise *O. tugelensis*, *O. irroratus* und *O. typus* an. Bei *tugelensis*, dieser Rassenkreis ist auf das hochgelegene östliche Südafrika beschränkt, müssen wir uns mit der Feststellung begnügen, daß die Nominatform nach den drei bekannt gewordenen Exemplaren sechs Lamellen und alle anderen Formen sechs oder sieben Lamellen besitzen.

Um so wichtiger und aufschlußreicher sind aber die Verhältnisse bei *irroratus* und *typus*.

Der Rassenkreis *irroratus*, der in seiner ausgedehnten Verbreitung eine große Anzahl von Rassen ausgebildet hat, zeigt eine allmähliche Zunahme der Lamellenzahl von Süden nach Norden. Die Formen aus Südostafrika haben die geringste Lamellenzahl; das sind *auratus*, *randensis* und *cupreus*, die das Gebiet südlich des Limpopo und nördlich des oberen Orange bewohnen. Auch von *coenosus*, die westlich an dieses Gebiet angrenzt, sind bisher nur sechs Lamellen bekannt. Bei *natalensis* und *irroratus*, die den südlichsten Teil von Südafrika bewohnen, treten bereits häufig sieben Lamellen neben sechs auf. Auch bei *maximus*, nördlich von *coenosus*, im Caprivi-Zipfel und an den aus Angola kommenden Zuflüssen des Limpopo kommen beide Zahlen vor, wenn auch sechs häufiger ist. Die Angolaform *cuanzensis* scheint stets nur sechs Lamellen zu haben. Nördlich des Limpopo im gesamten Ostafrika bis zum Rudolfsee sind innerhalb dieses Rassenkreises durchgehend sieben Lamellen vorhanden. Lediglich bei ganz großen Serien, wie z. B. HOLLISTER (1919) angibt, der bei 106 Exemplaren von *O. i. tropicalis* vom Mt. Kenia sechs Exemplare mit acht Lamellen findet, kann ausnahmsweise eine Lamelle mehr festgestellt werden. Ja, LÖNNBERG & GYLDENSTOLPE (1925) fanden am Mt. Elgon bei *O. i. elgonis* und am Mt. Kenia bei *O. i. tropicalis* ausnahmsweise auch Exemplare mit nur sechs Lamellen. Bei der *vulcanis*-Rasse von den Virunga-Vulkanen kann das Auftreten

von acht Lamellen nicht mehr als Ausnahme bezeichnet werden; von den fünf mir bekannt gewordenen Exemplaren haben zwei sieben (darunter der Typus) und drei acht Lamellen (darunter ein Paratypus). Die beiden nördlichsten Rassen vom Faradje und vom Kamerunberg scheinen stets sieben Lamellen zu haben.

Bei *O. typus* liegen die Verhältnisse anders. Wenn auch hier im allgemeinen die Tendenz besteht, daß die Lamellenzahl von Süden nach Norden zunimmt, so ist die Verteilung des Merkmals doch unklar. Es kommen sechs bis neun Lamellen vor. Die Variationsbreite innerhalb des einzelnen Vorkommens ist sehr gering. Lediglich bei den südäbessinischen Formen *helleri* und *malkensis* können sieben und acht Lamellen innerhalb der gleichen Population auftreten.

*O. anchietae* hat konstant sieben Lamellen in M<sup>3</sup>. *O. karoensis* muß hier unberücksichtigt bleiben, da nur der Typus bekannt geworden ist.

Während wir in der Rasse *fortior* von *typus* bereits ausnahmsweise die Lamellenzahl neun sahen, wird diese Erscheinung bei dem südafrikanischen Rassenkreis *O. laminatus* zur Regel. M<sup>3</sup> hat stets neun Lamellen; von der Nominatrasse sind sogar Exemplare mit zehn Lamellen bekannt geworden. Irgendeine Beziehung in geographischer Hinsicht läßt sich nicht herstellen.

Betrachten wir jetzt noch kurz die Lamellenzahl von M<sub>1</sub>. Bei den allermeisten Rassenkreisen finden wir konstant vier Lamellen. Bei *O. unisulcatus* und *O. brantsii* sind die ersten beiden Lamellen medial durch Usur miteinander verbunden, so daß das bereits beschriebene, eine einfache Spirale bildende Muster entsteht. Eine auffallend ähnliche Ausbildung der ersten beiden Lamellen fand ich bei einem Exemplar von *O. d. kempfi* mit der Fundortangabe „westlich Albert-Eduard-See“.

Durch direkten Uebergang können wir die Verbindung zu *O. laminatus* herstellen. Dieser Rassenkreis hat zwar in der Regel sieben Lamellen in M<sub>1</sub>, aber von der Rasse *mariepsi* beschreibt ROBERTS als Typus ein Exemplar mit fünf Lamellen, während alle weiteren sechs besitzen.

Wir müssen zusammenfassend feststellen, daß das Merkmal der Lamellenzahl, so weitgehend es auch differenziert ist, nicht ausreicht, um die systematische Einteilung der Gattung festzulegen. Wir finden in vielen Fällen, daß es sich bei verschiedenen Rassenkreisen gleich verhält. Andererseits sehen wir auch, daß innerhalb der Rassenkreise eine Merkmalsabwandlung stattfindet. Bei den größeren Rassenkreisen läßt sich eine Richtung dieser Abwandlung feststellen; bei *O. irroratus* ist sie völlig eindeutig, bei *O. typus* ist sie aus der geographischen Verbreitung nicht so klar abzulesen, wenn auch im Großen betrachtet, eine deutliche Richtung festzustellen ist. Auch die geographisch weniger ausgedehnte Art *O. slogetti* scheint in einer Richtung dieses Merkmal abzuändern. In allen Fällen, bei denen überhaupt eine Abänderung festgestellt wurde, zeigt sich eine deutliche Progression. Eine Erscheinung, die als Alternation gelten könnte, wurde nicht festgestellt.

## 2. Die Inzisiven-Furchung.

Ein weiteres für *Otomys* sehr charakteristisches Merkmal ist die Längsfurchung der Inzisiven, die zwar auch bei anderen afrikanischen und außerafrikanischen Gattungen vorkommt, aber nirgends eine derartige Ausbildung erfährt. Wir betrachten die oberen wieder getrennt von den unteren.

Die einfachste Form für dieses Merkmal finden wir bei *O. littledalei*; bei diesen Rassenkreis sind die oberen Inzisiven völlig glatt und zeigen nicht die geringste Andeutung einer Furche. Das ist innerhalb des Rassenkreises konstant. Bei *O. unisulcatus* ist eine Längsfurche ausgebildet, die deutlich lateral liegt. Einen Uebergang zu *O. littledalei* stellt *granti* dar, bei der die Furche sehr flach und manchmal so schwach angedeutet ist, daß man sie bei oberflächlicher Betrachtung übersehen könnte; ja, THOMAS berichtet von Exemplaren, bei denen die oberen Inzisiven völlig glatt sind.

*O. slogetti* zeigt ganz ähnliche Verhältnisse; die eine Längsfurche ist aber stets deutlich ausgebildet und liegt im Gegensatz zu *O. unisulcatus* nicht so weit lateral.

Bei allen anderen Rassenkreisen der Gattung sind die oberen Inzisiven deutlich doppelt gefurcht und zwar läuft bei allen Formen eine Furche stets unmittelbar an der medialen Kante entlang, während die zweite, tiefere, sich mehr oder weniger weit auf der lateralen Hälfte des Zahnes befindet. Bei *O. brantsii* sind die Furchen sehr dünn und wirken mehr wie eine Verzierung der Zähne, bei den übrigen Rassenkreisen werden die Inzisiven von der lateralen Furche so tief und breit eingeschnitten, daß der Eindruck entsteht, als ob im Oberkiefer jeweils vier Zähne steckten. Irgendwelche Unterschiede, die von Bedeutung sein könnten, sind mir sowohl zwischen als auch innerhalb der Rassenkreise nicht aufgefallen.

Die Inzisiven-Merkmale des Unterkiefers gruppieren sich ganz anders und geben sehr schwere Probleme auf. *O. unisulcatus*, *slogetti*, *littledalei* und *brantsii* haben völlig glatte untere Inzisiven. Ein Exemplar der Münchener Sammlung zeigt an der medialen Seite jedes Zahnes eine flache Auskehlung, die wahrscheinlich individuell bedingt ist und sich bei keiner anderen Form wiederholt, so daß wir ihr keine Bedeutung beimessen. Allen anderen Rassenkreisen gemeinsam ist eine tiefe lateral gelegene Längsfurche. Bei *O. denti* ist der schmale laterale Teil des Zahnes wesentlich heller gefärbt als der mediale, der kräftig orangefarben ist. Dieses Färbungsmerkmal prägt sich bei den beiden zentralafrikanischen Formen am stärksten aus, bei der küstennahen *sungae* ist der laterale Teil nur wenig heller als der mediale. Diese Erscheinung gibt es bei keiner anderen Art. Eine besondere Beachtung verdient der Rassenkreis *O. typus*, die wir noch ausführlicher behandeln müssen; dagegen sind *O. tugelensis*, *irroratus*, *O. karoensis*, *O. anchietae* und *O. laminatus* bezüglich der Inzisiven-Merkmale des Unterkiefers völlig gleichartig. Nr. 548 meiner Sammlung zeigt die unteren Inzisiven vom Typus von *O. t. zinki*. Vergleichen wir sie mit Nr. 164 meiner und Nr. 1717 der

Berliner Sammlung, so stellen wir die auffallende Aehnlichkeit mit diesen fest. Dagegen besteht ein enormer Unterschied zu *O. typus malkensis*, die zwei tiefe Längsfurchen hat. Bei ausschließlicher Betrachtung dieses einen Merkmals muß man eine nähere Verwandtschaft für ausgeschlossen halten. Und doch sollen beide ein und demselben Rassenkreis angehören! Damit berühren wir das schwierigste systematische Problem der ganzen Gattung. Wir haben bereits bei der Betrachtung der Lamellenzahl gesehen, daß innerhalb dieses Rassenkreises eine gewisse „Unordnung“ herrscht. Aber die Unstimmigkeiten in der Lamellenzahl fallen keineswegs mit denjenigen der Längsfurchen der Inzisiven zusammen. Nach der Lamellenzahl gehören *orestes* und *dartmouthi* mit je sechs Lamellen zusammen; *orestes* hat eine Längsfurche in den unteren Inzisiven und *dartmouthi* zwei. Oder: *zinki*, *thomasi*, *squalus*, *jacksoni* haben sieben Lamellen in M<sup>3</sup>, auf der anderen Seite: *zinki*, *thomasi* und *squalus* eine, *jacksoni* zusammen mit *helleri*, *malkensis*, *typus* und *fortior* zwei Längsfurchen in den unteren Inzisiven. So könnte man auch noch andere Merkmale aufführen, die in ähnlicher Form alternieren, aber niemals zu einer Ordnung führen, da es immer wieder Formen gibt, die „aus der Reihe tanzen“. So sieht man sich einem anscheinend unlösbaren Rätsel gegenüber. Nun beschrieb DOLLMAN (1915) zwei neue Formen, *malleus* und *percivali*, die von fast dem gleichen Fundort stammen. Ich konnte die der Beschreibung zu Grunde liegenden Stücke in London vergleichen und kam zu dem Schluß, daß die *malleus*-Exemplare jüngere, *percivali* ein sehr altes Exemplar der gleichen Form darstellen. Betrachten wir bei diesen die unteren Inzisiven, so stellen wir fest, daß *malleus* eine und „*percivali*“ zwei Längsfurchen hat, was auch DOLLMAN veranlaßte, sie als zwei getrennte Formen aufzufassen. Eine sorgfältige Untersuchung des gesamten hier in Frage kommenden Materials zeigt nun, daß bei sehr alten *thomasi*-Exemplaren auch eine flache zweite Furche vorhanden sein kann. Ja, auch der Typus von *zinki* hat eine ganz leise Andeutung von einer flachen zweiten Furche. Darauf untersuchte ich auch das *irroratus*-Material noch einmal und fand auch hier bei sehr alten Exemplaren eine ganz schwache Auskehlung auf der medialen Zahnhälfte. Daß die Feststellung nicht ohne Bedeutung sein konnte, liegt auf der Hand. Hier sei zunächst folgendes festgehalten: Die Formen, die trotz vieler Alternative zu der Art *O. typus* zusammengefaßt wurden, müssen auf Grund der Art der Furchung der unteren Inzisiven in engerer Beziehung zu dem Rassenkreis *O. irroratus* stehen.

Zusammengefaßt stellen wir auch hier fest, daß eine Gruppierung nach dem Merkmal der Furchung der Schneidezähne nicht der dargestellten Systematik entspricht.

### 3. Nasalia-Form.

Die Gattung *Otomys* können wir nach der Form der Nasalia in zwei große Gruppen einteilen, in die „Schmalnasigen“ und „Breitnasigen“. Schmale Nasalia haben *O. unisulcatus*, *slogetti*, *littledalei* und *brantsii*; das sind bemerkens-

werterweise die gleichen, deren untere Inzisiven glatt sind, und die, wie wir später sehen werden, von relativ geringerer Körpergröße und oben drein ausschließlich auf Südafrika beschränkt sind. Das Letztgenannte trifft aber auch noch für andere Rassenkreise zu. Die „Breitnasigen“ können wir wieder unterteilen in solche, bei denen die Nasalia allmählich breiter werden und solche, bei denen sie plötzlich breiter werden, so daß der laterale Rand einen deutlichen Winkel bildet. Das letztere Merkmal ist ausschließlich bei *O. typus* und *O. karoensis* ausgebildet. Es kommt unregelmäßig aber auch bei *O. irroratus* vor und zwar bei den beiden südafrikanischen Formen *O. i. irroratus* und *natalensis*. Da einerseits *O. typus* in den Hochländern Abessinians und weiter im Süden in den höher gelegenen Gebieten Ostafrikas lebt und andererseits *O. karoensis* und die beiden angeführten Formen von *O. irroratus* im äußersten Süden Afrikas, stellen wir fest, daß die Merkmalsausprägung mit dem „gemäßigten“ Klima zusammenfällt und vermuten, daß das kein bloßer Zufall ist.

#### 4. Größe der Bullae.

Wie bei all diesen Betrachtungen der Merkmalsänderung, können wir nur solche Unterschiede heranziehen, die ohne eine sorgfältige qualitative Analyse feststellbar sind, da für eine derartige Untersuchung viel zu wenig Material zur Verfügung steht. So wollen wir uns bei dem Vergleich der Bullae auch auf drei Rassenkreise beschränken. Bei *O. littledalei* und *O. brantsii* sind die Bullae tympanicae ganz gewöhnlich aufgetrieben und bilden derartige Blasen, daß sie die Gestalt des Schädels ganz wesentlich beeinflussen. Der Schädel ist relativ flach und deutlich dreieckig. Wir kennen diese Erscheinung bei ausgesprochenen Wüstenformen, bei den *Jaculinae*, *Gerbillinae* und vielen anderen. Auch diese beiden Rassenkreise sind Formen, deren Biotope ausgesprochen wüstenhafte Gebiete sind. Besonders interessant ist, daß wir außerdem noch einen Rassenkreis der Gattung *Otomys* kennen, innerhalb dessen die Bullae eine deutlich verschiedene relative Größe aufweisen. In Namaqualand an der Südseite der Mündung des Orange kommt zusammen mit *O. br. brantsii*, also einer Form mit großen Bullae, die Rasse *broomi* des Rassenkreises *O. unisulcatus* vor. Während die beiden anderen Rassen *unisulcatus* und *grantii* „normale Bullae haben, sind sie bei *broomi*, die in einem wesentlich wüstenhafteren Gebiet lebt, deutlich größer. Damit geht auch eine sehr auffällige Vergrößerung des äußeren Ohres Hand in Hand. (Bullae von *unisulcatus* 7,6, *grantii* 7,6, *broomi* 8,0—9,5 mm. Ohrlänge von *unisulcatus* 20, *grantii* 23, *broomi* 25—31 mm).

Alle übrigen *Otomys*-Formen zeigen nichts Auffallendes in Form und Größe der Bullae.

#### 5. Balgfärbung.

Die Balgfärbung als phylogenetisches Kennzeichen zu besprechen, ist, wie schon eingangs in diesem Kapitel ausführlich auseinandergesetzt wurde, äußerst

schwierig, da aller Erfahrung nach die Färbung sehr stark von Umwelteinflüssen abhängig ist, d. h. die Modifikationsbreite des Merkmalskomplexes „Balgfärbung“ ist so groß, daß ökologisch und phylogenetisch bedingte Aenderungen nicht auseinander zu halten sind. Wenn wir also die Färbungsänderungen innerhalb der Rassenkreise betrachten, so müssen wir uns im Klaren sein, daß wir es hier in ganz besonders auffälliger Weise mit einer Verwischung der Grenzen zwischen ökologischer Modifikation und geographisch-phylogenetischer Variation zu tun haben. Es braucht wohl nicht ausdrücklich darauf hingewiesen zu werden, daß etwa die Adaption nicht unter den Begriff ökologische Modifikation fällt. Und dann ist noch etwas anderes zu beachten. Während die bisher betrachteten Zahn- und Schädelmerkmale nicht nur eine Aenderung, sondern auch eine Entwicklungsrichtung von einem ursprünglicheren zu einem höher spezialisierten Stadium feststellen ließen, läßt sich bei der Balgfärbung lediglich die Aenderung erkennen. Wir sind in der Entwicklungsrichtung auf die bisher festgestellten Ergebnisse angewiesen.

Bei dem Rassenkreis *O. unisulcatus* ist die Form aus dem Namaqualand, *O. u. broomi*, deutlich heller als die beiden anderen Unterarten, die sich kaum voneinander unterscheiden. Wir dürfen in der Tönung der Oberseite dieser Tiere wohl eine Anpassung an die Bodenfarbe der Wüste erblicken.

Bei *O. slogetti* werden die Formen, je weiter im Norden und in je größerer Höhenlage sie vorkommen, dunkler.

Alle drei Formen von *O. littledalei* sind ausgesprochen wüstenfarbig und zeigen nur geringe farbliche Unterschiede. Die nördlichste Form *namibensis* von der Mündung des Swakop, also in Küstennähe, ist einen Strich dunkler, die Form *molopensis* vom Westrand der Kalahari ein wenig heller als die Nominatform.

Die Rassen von *O. brantsii* sind ebenfalls sehr wenig auffällig in der Gesamtfärbung unterschieden. Die Formen *rufifrons* und *luteolus* haben einen stärkeren rotbraunen Einschlag und sind die am weitesten im Osten vertretenen Rassen. *O. br. deserti* zeigt eine deutlich erkennbare Aufhellung, die Wüstenfärbungen charakterisiert; *pallida* steht zwischen *deserti* und *brantsii*.

Innerhalb des Rassenkreises *O. denti* ist die Nominatform von *kempi* nicht zu unterscheiden, dagegen ist die Usambararasse nicht so kräftig in den Farben, sondern eher als matt und stumpf zu bezeichnen.

Die Rassen von *O. tugelensis* sind alle sehr hell und zeigen in der Balgfärbung kaum Unterschiede. Sie sind ausgesprochene Flachlandbewohner der relativ warmen Teile des östlichen Südafrika.

Sehr auffällig und gut zu charakterisierende Färbungsunterschiede finden wir bei *O. irroratus*, und zwar zeigt sich hier in Beziehung auf die Balgfärbung eine deutliche Gruppenbildung derjenigen Formen, die auch geographisch benachbart sind. Alle Südformen, (*irroratus*, *natalensis*, *auratus*, *randensis*, *cupreus*, *rowleyi* und *mashona*) etwa bis nördlich zum Sambesi, sind relativ hell, bei vor-

herrschenden grauen Tönen; sie sehen den anderen Rassen gegenüber etwas blaß und farblos aus. Sie sind untereinander, wie aus dem systematischen Teil hervorgeht, wohl noch unterscheidbar, aber nördlich des Sambesi setzt eine deutlich kräftiger werdende Färbung ein. Es ist interessant festzustellen, daß die Grenze nicht mit dem Merkmalswandel von sechs auf sieben Lamellen im dritten Maxillenmolar zusammenfällt. Die Formen nördlich des Sambesi sind bis in Höhe des Aequators vorwiegend grau; aber hier treten bereits Unregelmäßigkeiten auf. *angoniensis* und *elassodon* gehören hierher; aber *nyikae* ist bereits deutlich brauner und schließt sich *tropicalis*, *elgonis* an. Besonders braun und dunkel sind *nubilus* und *dollmani*, die bereits nördlich des Aequators liegen. Die nördlichste Form *vivax* von der Südspitze des Rudolf-Sees gehört wieder zu der grauen Gruppe und ist auch heller als ihre südlichen Nachbarn. Auch in Zentralafrika werden die Formen wieder heller: *ghigii* ist vorherrschend braun und *vulcanis* mehr grau. Auch *rubeculus* gehört der Balgfärbung nach hierher. Die drei isolierten Formen am Rande der Kongo-Hylaea sind alle kräftig braun; *faradjius* vom oberen Uele und *burtoni* vom Kamerunberg sind sehr dunkel, *cuanzensis* etwas heller.

Während wir jetzt die Balgfärbung von Süden über Osten und Norden bis zum Westen verfolgten, wurden zwei südwestafrikanische Formen noch nicht erfaßt. Geographisch und morphologisch schließt sich an *irroratus* unmittelbar *coenosus* vom Kuruman und daran wieder *maximus* von den oberen Zuflüssen des Sambesi an. *Coenosus* ist bereits zu dunkel, um noch zu den hellen Formen gerechnet werden zu können, ist andererseits aber in der „Farblosigkeit“ und Stumpfheit der Balgfärbung diesen so ähnlich, daß wir in dieser Form einen fließenden Uebergang von den hellen Südformen zu den kräftigen gefärbten Rassen sehen müssen. In *maximus* haben wir dann eine kräftig gefärbte Form vor uns, die durch eine starke Beimischung von schwarzen Haaren insbesondere in der Kopfgegend, sehr dunkel wirkt, aber im Farbcharakter von allen anderen nördlicheren Formen völlig abweicht und somit auch keinen Uebergang zu dem nächsten nördlichen Nachbarn *cuanzensis* bildet.

Ueberblicken wir die Balgfärbung innerhalb des Rassenkreises *O. irroratus*, so liegt auch hier der Gedanke nahe, daß Adaption zu einer derartigen Merkmalsänderung geführt hat. Die subtropischen und trockeneren Gebiete haben helle Formen, die tropischen graubraune, die besonders dunkel und braun in den hochtropischen Gebieten werden.

Die beiden *anchietae*-Formen unterscheiden sich sehr charakteristisch; die Nominatform aus Angola hat ein leuchtendes, rostiges Braun, während *lacustris* aus den Bergländern der Südwestecke Deutsch-Ostafrikas ein sattes dunkles Graubraun zeigt.

Bei dem Rassenkreis *O. typus* stellen wir wieder eine sehr starke Vielfalt fest, die wiederum eine Gruppierung zuläßt, die sich aber mit keiner nach einem anderen Merkmal, z. B. Lamellen- oder Inzisivenfurchung, vorgenommenen

Gruppierung deckt. Durch eine eigenartige Anordnung der relativ langen Haare kommt bei *thomasi*, *malleus*, *jacksoni*, *malkensis* und *helleri* eine Art Fleckung zustande, indem hellere und dunklere Stellen durch die ungleichmäßige Lage der Haare entstehen. *orestes*, *squalus*, *zinki*, *dartmouthi*, *typus* und *fortior* sind „einfarbig“. Durch ihre auffallend dunkle Färbung unterscheiden sich *zinki* und *dartmouthi* von allen anderen. Vorwiegend braun sind *orestes*, *squalus*, *thomasi*, *malleus*, *jacksoni* und *malkensis*, mehr grau sind die beiden abessinischen Formen *typus* und *fortior*. Wir sehen aus dieser Zusammenstellung, daß eine Ordnung weder nach der Balgfärbung noch im Vergleich mit anderen Merkmalen herzustellen ist.

Sehr starke Unterschiede sind in der Balgfärbung im Rassenkreis *laminatus* zu verzeichnen. Beginnen wir im Norden mit *mariepsi* aus Transvaal, so finden wir bei dieser Rasse eine kräftige, rostigbraune Färbung, die bei der Nominatform aus Natal wesentlich grauer ausfällt. *pondoensis* ist fahl lohfarben und die sehr abseits liegende *silberbaueri* vom Kap der Guten Hoffnung ist dunkelgrau. In diesem Falle läßt sich wieder eine deutliche Parallele zu den klimatischen Bedingungen der Lebensräume feststellen.

Zusammenfassend müssen wir feststellen, daß die Balgfärbung einen außerordentlich labilen Charakter hat und in engster Beziehung zu den Umweltbedingungen steht.

## 6. Körpergröße.

Sehr wichtig, da zahlenmäßig absolut festlegbar, sind die Merkmale, die die Körpergröße betreffen. Leider ist gerade für diese Betrachtung viel zu wenig Material vorhanden, um zu wirklich vollkommenen Ergebnissen zu kommen. Wir müssen uns daher vorläufig mit einigen wenigen Feststellungen, die einwandfrei aus dem vorhandenen Material zu entnehmen sind, begnügen.

Die in der Tabelle 1 angegebenen Zahlen sind Durchschnittsrechnungen aus den in der Literatur vorhandenen und verwertbaren Maßangaben und eigenen Messungen. Es ist ersichtlich, daß irgendwelche in einer bestimmten Richtung laufenden Größenänderungen nur in wenigen Fällen abzulesen sind. Aber es läßt sich trotzdem einiges feststellen.

Wir haben in Südafrika vier Rassenkreise von relativ geringer Körpergröße, *O. unisulcatus*, *slogetti*, *littledalei* und *brantsii*, wobei *slogetti* die kleinsten Formen enthält. Bei dem letztgenannten Rassenkreis ist eine Größenzunahme von Süden nach Norden zu beobachten, wobei zu beachten ist, daß *robertsi* aus der Reihe herausfällt. Diese kleinste Form lebt für südafrikanische Verhältnisse ungewöhnlich hoch, aus dem bisher bekannt gewordenen Material läßt sich aber nichts Endgültiges feststellen.

Von *O. denti* und *O. tugelensis* läßt sich aussagen, daß offenbar keine bemerkenswerten Größendifferenzen innerhalb der Rassenkreise vorliegen. Dagegen liegen die Verhältnisse bei *O. irroratus* etwas klarer. Es besteht kein

Zweifel, daß wir bei Verfolgung der westafrikanischen Rassen ausgehend von *irroratus* über *coenosus* zu *maximus* eine deutliche Größenzunahme zu verzeichnen haben. Hier schließt sich der Größenordnung und der geographischen Verbreitung nach in auffälliger Weise *O. anchietae* an; sie liegt noch etwas nördlicher und ist noch größer als *maximus*. Die Tatsache wird uns später noch beschäftigen. Bei Betrachtung des östlichen Verbreitungsbogens von *irroratus* scheint es so, daß hier lediglich Größenunterschiede vorliegen, die innerhalb der individuellen Variationsbreite liegen. Auffallend ist die Riesenform *O. i. rubeculus* aus Uganda, die aber wegen des geringen Materials noch durchaus rätselhaft ist.

Innerhalb des Rassenkreises *O. typus* liegen auch Größenschwankungen vor; *thomasi* vom Mt. Kenia ist die größte, *jacksoni* die kleinste Form, obgleich sie sich der geographischen Lage und den ökologischen Verhältnissen nach am wenigsten von einander unterscheiden.

Der Rassenkreis *anchietae* zeigt in seinen beiden Formen sehr auffällige Größendifferenzen. Die nördlichere, dem Aequator näher gelegene Form ist bedeutend kleiner. Bei *O. laminatus* müssen wir uns wegen mangelnden Materials ebenfalls der Stellungnahme enthalten.

Mit dieser letzten Betrachtung über die Körpergröße will ich die Aufzeigung von Merkmalsänderungen in ihrer geographischen Verbreitung beschließen. Zur Frage der Korrelation der einzelnen Merkmale, z. B. Körpergröße und Lamellenzahl, möchte ich mich im Rahmen dieser Arbeit noch nicht äußern. Es bleibt nur noch kurz zu untersuchen, wie sich hier die festgestellten Ergebnisse zu den Klimaregeln verhalten.

Die Bergmann'sche Regel scheint in keinem Falle zuzutreffen. Der Rassenkreis *slogetti* zeigt in den Formen *slogetti*, *jeppeii* und *basuticus* eine Größenzunahme in Richtung auf den Aequator. Der hier vorliegende Widerspruch zur Bergmann'schen Regel ist aber nur scheinbar; denn die nördlicheren Formen leben ja nicht in einem wärmeren Klima, sondern behalten das Klima durch die hier beträchtlicheren Höhen ziemlich genau bei. Daher ist auch verständlich, daß wir in einem so weitverbreiteten Rassenkreis wie *O. irroratus* kaum Größenunterschiede feststellen können. Denn auch die „äquatorialen“ Rassen haben trotz ihrer hochtropischen Horizontallage keineswegs ein entsprechendes Klima, sondern dürften unter ganz ähnlichen Temperaturverhältnissen wie die Südrassen leben. Der westafrikanische Zweig von *O. irroratus*, also *irroratus-coenosus-maximus* widerspricht der Bergmann'schen Regel allerdings in auffälliger Weise. Hier scheinen ganz andere Beziehungen zu bestehen, deren Erörterung aber vorläufig nur rein hypothetischer Natur sein kann. Die gesamte Erscheinung der drei Formen ist so, daß man, wenn man viele afrikanische Nagern gesehen hat, annehmen muß, daß es sich bei diesen Rassen um mehr oder weniger ausgeprägte Steppenformen handelt. Die Struktur der Haare und der Balgfärbung sprechen sehr dafür. Leider sind die Biotopangaben völlig ungenügend. Ich habe aber den Eindruck, daß diejenigen Formen dieser Art die

in einer offeneren Landschaft mit einer weniger üppigen Vegetation vorkommen, größer sind als diejenigen, die im dichtesten Busch leben. Das würde auch die merkwürdige Erscheinung der Form *rubeculus* erklären, die aus einer Höhenlage stammt (1500 m), in der es noch keinen Urwald gibt; es könnte sich nur um Galeriewald handeln. Aber wie schon gesagt, muß man es bei diesen Vermutungen belassen, da die Angaben über die Lebensräume und -bedingungen bei dem vorhandenen Material keineswegs ausreichen.

Dagegen scheint die GLOGER'sche Regel in allen Fällen zuzutreffen. Wir müssen uns dabei der ALLEN'schen (1877) Auffassung anschließen, daß der wesentlichste Faktor dieser Regel nicht die Temperatur sondern die Luftfeuchtigkeit darstellt. Wir haben das besonders deutlich an dem Beispiel von *O. i. ellassodon* von den verschiedenen Fundorten vom nordwestlichen Kilimandjaro gesehen.

Ziehen wir nun aus den Ergebnissen dieses Abschnittes, unterstützt durch diejenigen des Abschnittes über den Lebensraum der Gattung *Otomys*, die Schlußfolgerungen, so können wir nun schon ganz Wesentliches aussagen.

1. Nach dem Ergebnis der Untersuchung über die Abänderung der Lamellenzahl besteht eindeutig eine Entwicklungsrichtung, die im allgemeinen von Süden nach Norden geht. Innerhalb Südafrikas kommen auch andere Richtungen vor.
2. Die weiter untersuchten Merkmalsänderungen und insbesondere auch die Feststellungen über ursprüngliche und spezialisierte Formen im systematischen Abschnitt unterstützen diese Auffassung oder zeigen doch Verhältnisse, die mit ihr nicht im Widerspruch stehen und sich ebenfalls zwanglos als in dieser Entwicklungsrichtung entstanden erklären lassen.
3. Zusammen mit der Feststellung, daß Südafrika das Mannigfaltigkeitszentrum ist, läßt sich aus diesen Feststellungen folgern, daß die Gattung *Otomys* in Südafrika ihr Entstehungszentrum hat.

## F. Klimawechsel in Ostafrika und seine Wirkung auf die Entwicklung der Gattung *Otomys*.

Bisher haben wir unser besonderes Augenmerk auf die morphologischen Eigenschaften und die rezenten geographischen und ökologischen Verhältnisse gerichtet; wir haben also einen sehr wichtigen Faktor, nämlich die Zeit, unberücksichtigt gelassen. Damit kommen wir nun an das Kernproblem, die Bedeutung von Wanderung und Isolation für die Entwicklung der Gattung *Otomys*, heran. Wenn auch die Aufzeigung der Merkmalsentwicklung die Beziehung der einzelnen Formen zueinander deutlich machte, so kann doch, wie wir gesehen haben, von ihr allein nicht ausgegangen werden, um die systematische Gliederung der Gattung *Otomys* zu begründen und zu unterbauen; denn wir haben im vorigen Abschnitt gesehen, wie oft sich die Merkmalsgruppierungen überschneiden. Wir müssen also, um die wahren verwandtschaftlichen Beziehungen auf-

decken zu können, in die Geschichte der Gattung eindringen, die, wie wir schon wiederholt angedeutet haben, auf das Engste mit der Geschichte des Lebensraumes gekoppelt, ja, von ihr abhängig sein muß.

Da ich die südafrikanische Landschaft nicht kenne, bin ich gezwungen von den Verhältnissen in Ostafrika und den dort vorkommenden Rassenkreisen *O. denti*, *typus* und *irroratus* auszugehen, da ich die betreffenden Biotope aus eigener Anschauung kenne; außerdem sind über die jüngste geologische Vergangenheit von Ostafrika hinreichend gute Tatsachen bekannt geworden, um zu einer Klärung der uns beschäftigenden Probleme herangezogen werden zu können. Wir werden dann sehen, daß wir dadurch nicht nur Licht in die Geschichte der ostafrikanischen Formen, sondern der ganzen Gattung zu werfen imstande sind und daß unsere Hoffnung, gleichzeitig einen Beitrag zur Problematik der Zusammensetzung der ostafrikanischen Säugetierfauna überhaupt zu liefern, nicht getäuscht wird.

Wenn es gelingen sollte, die auffällige insuläre Verbreitung der rezenten ostafrikanischen Formen durch die Geschichte der Landschaft zwanglos einer Erklärung zuzuführen, unter der Annahme, daß sich die *Otomys*-Formen von Südafrika aus nordwärts ausgebreitet haben, so gewinnen wir damit eine ganz wesentliche Stütze unserer Auffassung, Südafrika als das Entwicklungszentrum der Gattung anzusehen. Wir müssen dazu etwas weiter ausholen und uns in einem kurzen Ueberblick über die jüngere geologische Geschichte Ostafrikas orientieren.

#### a) Zur geologischen Geschichte Ostafrikas.

Der ältere geologische Bau Ostafrikas ist sehr einfach. Der größte Teil wird von dem afrizidischen Grundgebirge eingenommen. Dieses Grundgebirge besteht aus verschieden stark metamorphen Gneisen, in die der sogenannte Zentralgranit eingedrungen ist. (KRENKEL 1925, 1939). Diese Elemente treten im größten Teil Ostafrikas zutage und verursachen zusammenwirkend mit der sehr alten noch gegenwärtig stark wirkenden Erosion eine heutzutage sehr einförmige Landschaft, die lediglich durch Inselberge und Inselbergkomplexe belebt wird. Das gilt besonders für das Gebiet südlich des Viktoria-Sees. Der See selbst liegt in einer riesigen flachen Mulde, die vielleicht durch das Aufwölben des Zentralgranits als Gegenbewegung hervorgerufen wurde. Erst in der Karru-Zeit (KRENKEL 1925) beginnen einige, aber auf das Küstengebiet beschränkte Transgressionen. Am Ende der Kreide sind wahrscheinlich die ersten starken Bewegungen aufgetreten; auf diese Zeit ist vielleicht auch die östliche Bruchstufe zurückzuführen. Erst im Tertiär beginnen dann die tief einschneidenden und Ostafrika völlig umgestaltenden Ereignisse, die im Diluvium zu voller Entfaltung gelangen und zum Teil bis in die Gegenwart fort dauern, deren Ergebnis wir heute in den markanten Grabenbrüchen und Bruchstufen und den Vulkanlandschaften vor uns haben. Wir unterscheiden außer der ältesten östlichen, küstennahen Bruchstufe zwei große Grabensysteme, den sogenannten „Großen Ostafrika-

nischen Graben“ und den „Zentralafrikanischen Graben“. Wenn wir von den nordafrikanischen Grabenbildungen absehen, so können wir sagen, daß der Große Graben mit dem abessinischen Graben beginnt, dann über den Rudolf-See in den eigentlichen, fast meridional verlaufenden Graben übergeht. In Ostafrika ist der östliche Grabenrand nur schwach ausgebildet, so daß er hier als eine allerdings sehr markante Stufe in Erscheinung tritt. Im Süden von Deutsch-Ostafrika verläuft er sich, um dann wieder im Graben des Nyasa-Sees deutlicheren Ausdruck zu finden. Der Zentralafrikanische Graben beginnt im Nordwesten mit dem Nil-Tal nördlich des Albert-Sees und läuft in einem sanften, nach Osten geöffneten Bogen ebenfalls zum Nyasa-See. In seiner Sohle liegen von Norden nach Süden der Albert-, der Eduard-, der Kivu- und der Tanganyika-See. Gleichzeitig und kausal zusammenhängend mit dieser Grabenbildung setzt die Entwicklung eines gewaltigen Vulkanismus ein, der in einzelnen Essen (z. B. Oldonyo-Lengai am Großen Graben und Namlagira am Zentralgraben) auch heute noch seine Tätigkeit bewahrt hat. Diese beiden großen geologischen Ereignisse haben die ursprünglich einförmige Landschaft ganz wesentlich verändert. Durch die Einbrüche entstanden Seenbecken und durch die Aufschüttung der Vulkane, die z. T. in ganzen Vulkanlandschaften eng zusammen liegen, Berg- und Hochländer, die heute den Reiz und die Vielgestaltigkeit Ostafrikas ausmachen. Aber nicht nur die Orographie Ostafrikas erfuhr eine grundlegende Aenderung. Durch die raschen Ausflüsse der Lavamassen wurden große Gebiete ihrer Flora und Fauna völlig entblößt. Alle die Gebiete, die heute eine Bedeckung mit jungvulkanischem Gestein zeigen (MACHATSCHEK 1940) mußten wieder neue besiedelt werden.

Mit den gewaltigen tektonischen und vulkanischen Vorgängen spielte sich gleichzeitig noch eine andere sehr bedeutsame Erscheinung ab. Während auf der nördlichen Halbkugel im Diluvium der Wechsel der Eis- und Zwischeneiszeiten stattfand, haben wir gleichzeitig in Afrika die Pluviale und Interpluviale zu verzeichnen. Nachdem bereits verschiedene deutsche Forscher [HANS MEYER, KLUTE (1920), FISCHER, JAEGER (1909, 1928) u. a.] aus der Frühzeit deutscher Kolonialtätigkeit auf die Möglichkeit und Wahrscheinlichkeit eines derartigen Klimawechsels im Diluvium hingewiesen haben, wurde dieser Gedanke später vor allem von LEAKEY (u. a. 1936) im Zusammenhang mit seinen Forschungen über das Steinzeitalter in Ostafrika wieder aufgegriffen. Auch die englischen Geologen GREGORY (1921) und der Mitarbeiter LEAKEY's, SOLOMON (1931) haben sich mit diesem Problem befaßt; sie sind aber nicht so in die Materie eingedrungen, als daß sie auch nur annähernd ein so umfangreiches, klares und vor allem auch beweiskräftiges Bild zu geben vermöchten, wie es uns durch den schwedischen Geologen ERIK NILSSON (1929, 1932, 1935, 1938, 1940) in sorgfältigen Untersuchungen in hervorragender Weise vor Augen geführt wurde. Das viel besprochene Problem der „Austrocknung Afrikas“ wird von NILSSON als das rezente Glied in der Folge dieses Klimawechsels aufgefaßt. Im einzelnen stellt sich nun der Ablauf der Pluvialperiode nach NILSSON und LEAKEY etwa folgendermaßen dar:

Nach einer längeren Trockenperiode setzte im unteren Pleistozän das

Erste Pluvial, das einen ausgedehnten Zeitraum ausgefüllt haben muß, ein, über das aber bisher nur Vermutungen geäußert werden konnten. In Abessinien scheint damals der große Yaya-See bestanden zu haben und auch in Ostafrika ist die Bildung von Seen wahrscheinlich. Für uns ist es hier wichtig, daß Ostafrika überhaupt damals ein ausgesprochen feuchtes Klima besaß. Die darauf folgende Trockenphase war begleitet von starken tektonischen und vulkanischen Störungen, die mit der Grabenbildung zusammenhingen. Genauere Kenntnisse haben wir über das sogenannte Große Pluvial (NILSSON) oder Kamasium (LEAKEY). Der Große Graben war von einem ausgedehnten See ausgefüllt, der vom heutigen Rudolf-See bis Deutsch-Ostafrika reichte. Der Gipfel des Mt. Kenia und die Hochflächen von Semien und wahrscheinlich auch der Kilimandjaro waren mit Gletschern bedeckt. Das folgende Interpluvial war durch lebhaft vulkanische Tätigkeit gekennzeichnet, „especially along the zone of the Rift Valley which seems to have acted as an axis of elevations“ (NILSSON 1940, p. 73). Auch der Boden des Kamasia-Sees wurde stark gestört; NILSSON fand seine Ablagerungen in ganz verschiedenen Höhen, was auf starke Verwerfung und Verschiebungen schließen läßt. Wahrscheinlich entstand in dieser Zeit auch das Becken des Tana-Sees. Im Letzten Pluvial oder Gamblium bildeten sich wieder große Seen, so sind z. B. der Nakuru-, der Elmentaita- und der Naivasha-See Ueberreste eines einzigen großen Sees. Alle hohen Berge und Vulkane (z. B. Kilimandjaro, Kenia und Elgon) führten Gletscher, die ganz wesentlich tiefer als die rezenten herunter gingen, wie NILSSON an den Moränenbildungen nachweisen konnte. Das Gamblium war nicht so ausgedehnt, wie das Kamasium und zeigt auch in sich starke Schwankungen. Dieser Zeit folgen dann in der Postpluvialzeit abwechselnd kleinere Trocken- und Feuchtphasen, die aber bis zur Jetztzeit immer schwächer wurden. Von LEAKEY wurden die beiden ersten noch relativ ausgeprägten Pluviale mit Makalium, einer relativ kurzen Periode, und Nakurum bezeichnet. Die Gegenwart stellt eine Trockenphase dar, die ihren Höhepunkt aber noch nicht erreicht hat. Außer dieser Erklärung der „Austrocknung Afrikas“ dürfen wir aber die anthropogenen Einflüsse von heute nicht unberücksichtigt lassen. TROLL (1941) will sogar die Verschlechterung der Vegetationsdecke und Bodenkrume lediglich als Folge menschlicher Bodennutzung erklärt wissen. Es besteht kein Zweifel daß die gedankenlose Vernichtung des ostafrikanischen Waldes durch die Eingeborenen zur Verschlechterung der klimatischen Verhältnisse beiträgt. Auch GILLMANN (1937) will den Rückgang des Waldes ausschließlich auf den Raubbau der Eingeborenen, der zur Gewinnung von Weide- und Ackerland jährlich große Flächen Urwaldes vernichtete, zurückzuführen. Er trifft aber meines Erachtens nicht den Kern der Sachlage. Der Rückgang des Waldes kann nicht allein mit der wenig ökonomischen Tätigkeit von Eingeborenen und z. T. auch Europäern begründet werden; ich glaube vielmehr, daß die Ursache viel tiefer liegt. Wie ENGLER feststellte, besteht die Nebelwaldflora noch zum großen Teil aus Formen des eigentlichen tropischen Regenwaldes, die aber, da wir heute in Ostafrika eine Trockenphase

durchmachen, nicht mehr unter optimalen Bedingungen gedeihen, sondern im Gegenteil durch das trockene Klima schon sehr nahe an die Grenze der Lebensmöglichkeit herangerückt sind. Damit dürfte aber die Regenerationsmöglichkeit auf den Nullpunkt gesunken sein. Unter solchen Verhältnissen müssen sich allerdings Roden und Abbrennen verheerend auswirken. Ein einmal entwaldetes Gebiet, das vom Menschen wieder verlassen und damit sich selbst überlassen bleibt, wird lediglich von Pflanzenassoziationen besiedelt, die durch Adlerfarn und Busch charakterisiert sind, aber ein Nebelwald kann nicht neu entstehen.

Die Tatsache, daß Niederschlagsmenge und Temperatur die Bedingungen sind, von denen sowohl die Gletscher- als auch die Waldbildung abhängen, und daß wiederum Gletscher- und Seenbildung die nachweislichen Indikatoren der Pluviale beziehungsweise der Interpluviale sind, gibt ein Mittel in die Hand, die Verbreitungsverhältnisse der ostafrikanischen *Otomys*-Formen, für die der Waldbestand als Wegweiser dienen kann, ursächlich zu erklären.

#### b) Einwirkung des Klimawechsels auf *Otomys*.

Wir finden die Formen von *O. denti* heute in einem zusammenhängenden Gebiet in Zentralafrika vom Ruwenzori bis zu den südlichen Virunga-Vulkanen; von dort wurden zwei Rassen beschrieben, die sich aber außerordentlich wenig voneinander unterscheiden. Der Ruwenzori als eine sehr alte Hochgebirgsscholle hat während des Diluviums Störungen erfahren, auch unterlag sein Waldbestand durch den Klimawechsel Schwankungen, die besonders seine Höhenlage änderten; wir finden heute Moränen innerhalb des Urwaldes, so daß wir annehmen müssen, daß der Ruwenzori während des Großen Pluvials, dem diese Moränen angehören, zeitweilig vom Wald entblößt war. Aber seine unmittelbare Umgebung, insbesondere das westlich angrenzende Gebiet, war immer vom Wald bedeckt. Hier konnte also *O. denti* ein Refugium finden, in dem sie auch heute noch vorkommt; erst sekundär wanderte sie mit dem wiedererstehenden Wald auf den Ruwenzori zurück.

Die Virunga-Vulkane, die zum Teil noch tätig sind, sind jüngeren Ursprungs. Dementsprechend muß auch das Waldgebiet erst später hier entstanden sein, so daß *Otomys* auch hier später eingewandert sein muß. Da dieses Gebiet eine direkte Waldverbindung besitzt oder wenigstens vor den rezenten anthropogenen Einflüssen besaß (MOREAU 1933, p. 422), können wir zwanglos schließen, daß *O. denti* sich vom Ruwenzori aus dieses Gebiet erobert. Auf dieser Wanderung trat eine Merkmalsänderung ein, die zur Bildung der Form *O. d. kempi* führte. Darüber hinaus leben aber Angehörige dieses Rassenkreises im Usambara- und Ulugurugebirge. Auch diese beiden Gebirge sind sehr alt und ihr Waldbestand muß als ein Ueberbleibsel des tropischen Waldgürtels aufgefaßt werden, der während des Ersten Pluvials durchgehend bis zum Indischen Ozean bestanden hat. Diese küstennahen Rassen unterscheiden sich morphologisch stärker von den zentralafrikanischen. Sie sind durch sehr lange Trennung und langsames Abändern der Biotope zu Inselformen geworden. Eine direkte Berührung durch spätere Zu-

nahme der Wälder wurde innerhalb dieses Rassenkreises nie wieder hergestellt. Wir kommen also nach dieser Betrachtung zu der Feststellung, daß *O. denti* zur Zeit des geschlossenen Urwaldgürtels weite Gebiete besiedelte und damit als der älteste Rassenkreis Ostafrikas gelten muß. Für diese Auffassung finden wir in der Morphologie eine auffallende Bestätigung. *O. denti* zeigte in vielen Merkmalen Ursprünglichkeit (Lamellenzahl, Schädelform, usw.) und hat eine auffallende Aehnlichkeit mit den größeren und nördlichen Rassen von *O. slogetti* (Südafrika). Wir können daher annehmen, daß bis spätestens zum Ersten Pluvial eine Verbindung zu den südafrikanischen Formen bestand, die später durch den Klimawechsel verloren ging.

Der Rassenkreis *O. typus*, der nach seinen Merkmalsprogressionen eine Entwicklungsrichtung von Süden nach Norden zeigt, muß also die südlichen Gebiete vor den nördlichen besiedelt haben. Die heutigen Verhältnisse können das nicht klären, denn gerade die südlichen Vorkommen auf den hohen Vulkanen sind völlig isoliert. Wir müssen daher annehmen, daß dieser Rassenkreis zu einer Zeit einwanderte, als das Klima in solchen tiefen Lagen *O. typus* genehm war, so daß eine Verbindung hergestellt werden konnte. Das kann nur im Großen Pluvial gewesen sein. Wir können also für diese Zeit annehmen, daß *O. typus* allgemein in Ostafrika verbreitet war und daß sie wie in ein Vakuum eindringen konnte, da *O. denti* bis auf geringe Reste keine Daseinsmöglichkeiten mehr vorfand und vernichtet wurde. Woher kam aber dieser Rassenkreis? Diese Frage ist schwer zu beantworten. Wir haben aber einen Anhaltspunkt, der uns wenigstens zu einer Vermutung kommen läßt. Wir haben weiter oben gesehen, daß die Art *O. karoensis* im extremen Süden Afrikas eine auffallende morphologische und ökologische Aehnlichkeit mit dem Rassenkreis *O. typus* besitzt. Es liegt daher die Annahme nahe, — zumal ja auch die Progression der Merkmale diese Richtung angibt — daß auch der Rassenkreis *O. typus* seinen Ursprung in Südafrika hat. Im ganzen Gebiet zwischen seiner heutigen Verbreitung und dem Fundort von *O. karoensis* gibt es rezent keinen Biotop, der zu *O. typus* passen würde. Dementsprechend war hier der Rassenkreis durch die weitere Klimaentwicklung vernichtet worden und untergegangen. *O. karoensis* konnte aber in einem kleinen Gebiet ein Refugium finden. Morphologisch ist diese Art bedeutend primitiver, so daß sie als „Ahnform“ für *O. typus* angesehen werden kann.

Durch das Trockenwerden in dem auf das Große Pluvial folgenden Interpluvial wurde der Waldbestand wiederum vermindert. Dadurch wurde der Lebensraum von *O. typus* sehr stark dezimiert. Nur winzige Reste, die auf die Vulkanriesen und in die Hochländer von Abessinien „hinaufklettern“ konnten, blieben erhalten. Durch die Isolierung in viele kleine Populationen ist nun auch die Vielgestaltigkeit des Rassenkreises zu erklären.

Die späteren Feuchtphasen haben dann wieder Blütezeiten für *O. typus* hervorgerufen, aber die Formen kamen nicht mehr miteinander in Berührung, so daß die starke morphologische Differenzierung erhalten blieb und im Laufe der Zeit noch vervollkommnet werden konnte. Lediglich eng benachbarte Formen

mögen während des Gambliums verschmolzen sein, so daß dadurch z. B. die große Aehnlichkeit von den Rassen *jacksoni* und *malkensis* verständlich würde. Ganz ähnlich mögen auch die Verhältnisse bei den drei ähnlichen Rassen *thomasi*, *squalus* und *malleus* liegen. Hier blieb wahrscheinlich während des extrem trockenen Interpluvials nur ein kleiner Rest auf dem Kinangop erhalten, der sich im Gamblium auf die Bergländer beiderseits des Naivasha-Grabens ausbreiten konnte. Als später wieder eine Trockenphase folgte, wurde das Gebiet wieder eingeengt, aber die Trockenheit erreichte nicht mehr den früheren Grad und so konnten auch auf niedrigeren Bergen Populationen erhalten bleiben.

Während des Gambliums entstanden nun Klimabedingungen, die *O. irroratus*, die bisher auf Südafrika beschränkt war, zu einer enormen Entfaltung brachten. So wanderte *O. irroratus* als dritter Rassenkreis nach Ostafrika ein. Durch die darauf folgenden Klimaschwankungen entstanden bei Trockenphasen zwar immer wieder Isolierungen, die den Formenreichtum dieses Rassenkreises erklären mögen, aber die Feuchtphasen brachten auch immer wieder neue Wanderungsmöglichkeiten, die ihn schließlich um die Kongo-Hylaea herum bis zum Kamerun-Berg führten. Heute befinden wir uns in einem Stadium der Isolierung und verstehen das insuläre Vorkommen der einzelnen Formen. Da aber die Isolierung so jungen Datums ist, unterscheiden sich die Formen von *O. irroratus* auch relativ wenig von einander. Es wäre möglich, noch viele Einzelercheinungen dieses Rassenkreises auf Klimawechsel zurückzuführen, aber wir würden uns da zu sehr auf spekulatives Gebiet begeben.

Wir haben gesehen, daß ausgelöst durch den Klimawechsel, aus einer Anzahl verschiedener Formen mit verschiedenen Lebensnotwendigkeiten, in einer bestimmten Klimaphase eine bestimmte Form ihre „große Zeit“ erlebt. Die günstigen Lebensbedingungen verursachten eine starke Vermehrung, dem ein Populationsdruck folgt, so daß die Form, die genug entsprechenden Lebensraum vorfindet und nirgends auf Konkurrenz stößt, in relativ kurzer Zeit ein großes Gebiet neu erobern kann, das in keinem Verhältnis zu der Verbreitung der anderen Gattungsangehörigen steht. Dieses Wandern in neue Gebiete führt, wie uns die genetische Forschung besonders in jüngster Zeit gezeigt hat, zur Bildung neuer Formen, da alle Wildpopulationen mehr oder weniger stark heterozygot sind und sich schrittweise in Form von Populationswellen ausbreiten. Jedoch werden diese Unterschiede, in Sonderheit wenn, wie in diesem Falle, günstige Wanderungsverhältnisse vorliegen, immer sehr gering sein und bei einer kontinuierlichen Verbreitung höchstens in den extremsten Verbreitungsgebieten zur Bildung von morphologisch unterscheidbaren Rassen führen. Hand in Hand damit muß die Isolierung gehen, die einzelne Populationen abschließt und so, sei es durch Elimination oder Mutation oder auch durch Selektion (denn die neu erworbenen Lebensräume werden nie in allen Umweltfaktoren identisch sein), deutlichere Merkmalsprogressionen oder -alternationen auslöst, die zur Bildung von geographischen Rassen führten, wie wir es in so extremer Weise bei den ostafrikanischen *Otomys*-Formen gesehen haben.

Wir können also zusammenfassend feststellen, daß der Klimawechsel Ostafrikas, der einmal starke Wanderungswellen, zum anderen zahlreiche Populationsinselbildungen auslöste, ganz maßgeblich an der Entfaltung der Gattung *Otomys* beteiligt ist. Zum anderen aber haben wir gefunden, daß wir mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen dürfen, daß Ostafrika ursprünglich über keine eigene *Otomys*-Form verfügte; sondern daß alle drei in zeitlich aufeinander folgenden Wellen von Südafrika, dem Entstehungszentrum der Gattung, eingewandert sind.

#### c) Einwirkungen des Klimawechsels auf andere Tiergruppen.

Wenn diese Feststellung richtig ist, so kann das keine Einzelercheinung sein. Daher wollen wir jetzt noch flüchtig die Verbreitung anderer Säuger Ostafrikas streifen, um zu sehen, ob Parallelen zu finden sind, die uns in unserer Anschauung bestärken. Selbstverständlich kann eine derartige kurze Betrachtung nicht als Beweis gewertet werden. Jeder Einzelfall braucht eine eigene Untersuchung. Aber wenn sich gewisse Erscheinungen zwanglos dadurch erklären lassen, so gewinnt die hier geäußerte Theorie doch an Wahrscheinlichkeit.

Die Gattung *Dendromus*, die ich 1942 einer Revision unterzog, zeigte eine Verbreitung, die durch die erörterten Gedanken ebenfalls verständlich wird. Auch hier scheint das Mannigfaltigkeitszentrum in Südafrika zu liegen. Es gibt aber in Abessinien eine Art (*Dendromus lovati*), die dort endemisch ist; sie ist morphologisch aber auch außerordentlich verschieden von den übrigen Formen, so daß die Trennung wesentlich früher vollzogen worden sein muß. Die drei anderen Rassenkreise zeigen eine sehr starke Verbreitung in Südafrika und haben sich zu sehr stark biotopgebundenen Formen bis nach Abessinien hinauf ausgebreitet. Auch die Gattungen *Heliophobius* und *Cryptomys* deuten auf ähnliche Verhältnisse. *Heliophobius* ist heute für Ostafrika endemisch, zeigt aber äußerst nahe verwandtschaftliche Beziehungen zu *Cryptomys*. Diese Gattung dagegen zeigt eine große Formenfülle in Südafrika. In Ostafrika lebt aber auch der Vertreter eines *Cryptomys*-Rassenkreises, der *Heliophobius* auch für den Fachmann zum Verwechseln ähnlich ist. Wenn wir *Heliophobius* als die ältere Einwanderung, deren „Zwischenglieder“ verloren gegangen sind und *Cryptomys* als die zweite Welle auffassen, so können wir auch dieses auffällige Nebeneinander zweier so ähnlicher Formen erklären.

Aber auch die von LÖNNBERG (1929) angeführten Beispiele werden nun neu beleuchtet. Das disjunkte Vorkommen des Weißen Nashorns und des Nyalas sind Erscheinungen, die uns in diesem Zusammenhang interessieren müssen. Das ursprünglich zusammenhängende Verbreitungsgebiet dieser Steppentiere wurde durch das wiederholte Vordringen des Urwaldes getrennt. Eine spätere Wiedervereinigung trat aus unbekanntem Gründen nicht ein. Wahrscheinlich waren die Populationen schon zu stark dezimiert. Aus den zahlreichen *Ceratotherium-simum*-Funden vom Oldoway (HILZHEIMER 1925) und vom Nyarasa (DIETRICH 1940), Gebieten Ostafrikas, von denen wir annehmen, daß

ihre Fauna im Pluvial stark vermindert wurde, erhalten wir die Bestätigung, daß auch das Verbreitungsgebiet vom Weißen Nashorn früher kontinuierlich war.

Bemerkenswert ist auch das endemische Vorkommen von *Litocranius*, *Ammodorcas* und *Dorcatragus*. Diese merkwürdigen Formen, die alle drei ausschließlich in Ostafrika vorkommen, haben eine sehr grazil langgliedrige Gestalt. Jedes Tier ist Vertreterin einer formreichen Unterfamilie, und zwar *Litocranius* von den *Antilopinae* (Gazellen), *Ammodorcas* von den *Reduncinae* (Ried- und Wasserböcke) und *Dorcatragus* von den *Madoquinae* (Dikdik). Die Formen sind wahrscheinlich von den übrigen Mitgliedern ihrer Familie abgesprengt worden und zwar eben wieder durch die pleistozänen Vorgänge in Ostafrika und haben hier in einem Steppenrefugium im Somaliland völlig isoliert ihre eigenen Gestalten entwickelt, die untereinander eine derart auffallende Parallele zeigen, daß man hier von Aufprägung eines Landschaftscharakters sprechen kann. *Litocranius* ist später, als das trockene Klima in weiten Gebieten Ostafrikas entsprechende Biotope schuf, bis in das Gebiet des Kilimandjaro vorgestoßen.

Eine sehr deutliche Parallele zu dem disjunkten Vorkommen von *O. denti* sei noch nach MOREAU (1933) angeführt. Ein Urwaldkuckuck, *Cercococcyx montanus* CHAPIN ist nur vom Ruwenzori und aus den Usambara- und den Ulugurubergen bekannt geworden. Für Steppenbewohner finden wir gute ornithologische Beispiele bei STRESEMANN & GROTE (1926). Besonders eindrucksvoll liegen die Verhältnisse bei dem Glanzstar *Lamprocolius chloropterus*, dessen Verbreitung in drei Arealen aufgespalten ist. Auffälligerweise fehlt er in den Steppengebieten des äquatorialen Ostafrikas. Das ist nur so zu erklären, daß das ursprünglich zusammenhängende Areal während der Pluviale durch den Urwaldgürtel zerrissen wurde und eine spätere Wiedervereinigung nicht stattfand. Auch beim Sporenkuckuck *Centropus monachus*, einem anderen typischen Steppenvogel, liegen die Verhältnisse fast genau so, nur mit dem Unterschied, daß die getrennten Areale in Westafrika bereits wieder miteinander verschmolzen sind, im Osten aber noch eine große Lücke klafft. Alle Beispiele von STRESEMANN & GROTE haben gemeinsam, daß die Arealgrenzen immer in Ostafrika aufeinanderstoßen. „Die Umgebung des Viktoria-Sees ist unter allen Bezirken Afrikas derjenige, in dem die blutsverwandten Formen eines Formenkreises am heftigsten miteinander um den Raum gekämpft haben“ (p. 369). Diese Tatsache ist aus rezenten ökologischen Verhältnissen nicht zu erklären.

Ein sehr hübsches entomologisches Beispiel sei noch nach ZIMMERMANN (1938) angeführt. Der afrikanische Marienkäfer *Epilachna capensis* besiedelt mit seiner Rasse *capensis* Süd- und Ostafrika in einem breiten Streifen. Beide Rassen überschneiden sich in Ostafrika und bilden eine heterozygote Population der Art, daß bei Inzucht innerhalb ein und derselben Brut beide Formen erscheinen. Auch diese Verbreitungsart findet eine Erklärung, wenn man davon ausgeht, daß die ostafrikanische Population einer ursprünglich einheitlichen afrikani-

schen Form durch die pleistozänen Ereignisse verschwand und später dieser Raum von beiden Seiten mit den inzwischen differenzierten Formen neu besiedelt wurde, so daß diese Heterozygotie entstand.

Diese wenigen Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, daß auch von anderen Tierformen eine Bestätigung meiner Auffassung, die die Deutungen von LÖNNBERG (1928) und MOREAU (1933) um einen Schritt erweitert, zu erwarten ist.

#### d) Paläontologische Beweismittel.

Den schlagendsten Beweis würde ein paläontologischer Fund von einer *Otomys*, die zu dem *O. denti*-Rassenkreis gehört, aus dem heutigen ostafrikanischen Steppengebiet liefern. Leider liegt ein derartiger Fund noch nicht vor. Aber die Auswertung der Oldoway- und Nyarasafunde hat einige beachtenswerte Ergebnisse an anderen Formen gezeigt.

Ganz allgemein zeigen diese Fossilien und Subfossilien, wie auch die an zahlreichen anderen ostafrikanischen Fundstätten, eine wichtige Bestätigung des Klimawechsels; ich erinnere hier nur an die Arbeiten von DIETRICH (1928, 1933, 1941, 1942), HILZHEIMER (1925) und REMANE (1925). Auch NILSSON (1940) macht wichtige Angaben von Fossilfunden. Von besonderer Bedeutung für unsere spezielle Fragestellung ist aber die Bearbeitung der Raubtiere von Oldoway von POHLE (1928). Unter den relativ wenigen Raubtierfunden befindet sich „*Felis aff. cafra* DESMAREST“, von dem es heißt: „dabei hat sie die größte Ähnlichkeit mit einer heute in Südafrika lebenden Form und unterscheidet sich weit stärker von dem geographischen Vertreter dieser Form, der heute in der Umgebung von Oldoway lebt“. Eine gewisse Ähnlichkeit wird auch mit *Felis nigripes*, ebenfalls aus Südafrika festgestellt. Wenn POHLE damals feststellen mußte, „irgendwelche Schlüsse lassen sich daraus nicht ziehen“, so können wir nach dem, was wir über *Otomys* erfahren haben, vermuten, daß der *Felis* von Oldoway durch den Klimawechsel verdrängt und daß Ostafrika erst später von Südafrika her neu besiedelt wurde. Diese Vorstellung erklärt in zwangloser Weise, daß die südafrikanische Form zwischen dem fossilen und dem rezenten *Felis* von Oldoway steht. Bei dem Schabrackenschakal, den POHLE als *Lupulella mesomelas latirostris* beschrieb, liegen die Verhältnisse ganz ähnlich. „Was das Vorkommen dieses Stückes als das eines Vertreters der heute noch am gleichen Ort lebenden Gattung *Lupulella* besonders interessant macht, ist die Tatsache, daß es nicht den heute bei Oldoway lebenden Formen ähnelt, sondern der aus dem südlichsten Teile Afrikas. Es läßt dieses den einen Schluß auf das Klima der damaligen Zeit zu, einen Schluß, der ja auch aus anderen Gründen schon gezogen wurde. Es ist danach anzunehmen, daß damals das Klima weniger tropisch war, daß es etwa dem von Südafrika entsprach, dessen Jahrestemperatur 15 bis 20° Celsius ist“ (POHLE) Wir können diesem Schluß von POHLE so weit zustimmen, als wir ihn dahingehend ergänzen, daß wir eine Verschiebung der Fauna annehmen müssen. Nachdem die Form von Oldoway durch den Klimawechsel verdrängt worden war, fand eine

Wiederbesiedlung von Süden statt. Durch diesen langen Wanderweg wurde die ursprünglichere Form weiter entwickelt und führte zu den deutlichen morphologischen Unterschieden der rezenten Formen. Wir sind bei dieser Erklärung nicht gezwungen, die Formveränderung als eine „Reaktion auf die Umwelt“ aufzufassen, sondern befinden uns im Einklang mit den Erkenntnissen der Genetik.

So können wir annehmen, daß uns die Paläontologie noch manchen wichtigen Aufschluß und Beweis liefern wird, der unsere Auffassung bekräftigen kann.

Wir können nun verallgemeinernd sagen, daß der Klimawechsel für die Entwicklung der Fauna von ausschlaggebender Bedeutung ist und daß das Pluvialzeitalter Ostafrikas in ganz hervorragendem Maße an der heutigen Zusammensetzung der ostafrikanischen Fauna mitgewirkt hat. Während dieser Zeit wurde offenbar ein großer Teil der alten ostafrikanischen Fauna vernichtet oder verdrängt. An der Wiederbesiedlung ist die südafrikanische Fauna ganz maßgeblich beteiligt. Damit haben die Untersuchungen von LÖNNBERG (1929) und MOREAU (1933) nicht nur eine Bestätigung sondern auch eine erhebliche Erweiterung erfahren.

### G. Die stammesgeschichtliche Entwicklung der Gattung *Otomys*.

Wenn wir die Gesamtergebnisse unserer Untersuchungen überblicken, so können wir uns von der stammesgeschichtlichen Entwicklung ein einigermaßen wahrscheinliches Bild entwerfen. Ich bin mir klar, daß eine derartige Darstellung äußerst gefährlich ist; aber wenn man sie als das auffaßt, als was sie gemeint ist, nämlich als Arbeitshypothese, und wenn man berücksichtigt, daß die stammesgeschichtlichen Beziehungen so am besten wiederzugeben sind, dann mag sie berechtigt sein.

Die Gattung *Otomys* F. CUVIER, die für den afrikanischen Kontinent endemisch ist, hat ihr Entstehungszentrum, wie aus der Formenmannigfaltigkeit hervorgeht, in Südafrika. Die Vielgestaltigkeit der südafrikanischen Landschaft hat in langen Zeiträumen *Otomys*-Formen hervorgebracht, die in die Fülle der verschiedensten Biotope eindrangen. So entstanden, von einer angenommenen ursprünglichen „*Pro-Otomys*“ ausgehend, sehr früh Wüstenformen, die in dem Rassenkreis *O. littledalei* heute noch erhalten sind. Später, als sich der Hauptstamm *Otomys* hinsichtlich der Zahngestaltung zu spezialisieren begann, trennte sich eine weitere Wüstenform (*O. brantsii*) von dem Hauptstamm, der selber immer mehr zu einem ausgesprochenen Steppenbewohner wurde. Durch klimatische und tektonische Störungen spaltete sich dieser Hauptstamm, und es entstanden bei geringer werdender ökologischer Valenz *O. unisulcatus* als Steppenform, *O. slogetti* als Bergform und „*O. irroratus tugelensis*“ als Form der gemäßigten Waldränder. *O. slogetti* konnte sich, durch klimatische Bedingungen sehr begünstigt, nach dem Norden ausbreiten und bewohnte im ersten

Pluvial als *O. denti* Ostafrika. Während dieses Pluvials sank auch die Durchschnittstemperatur in Südafrika, und es konnte sich eine eigene Form für die nun kälteren Zonen, *O. karoensis*, herausbilden, die in den Gebirgslagen Südafrikas verblieb, während alle anderen Formen in tiefere Lagen ausweichen mußten. Das nun folgende Interpluvial ließ alle Formen wieder höher steigen, wobei von „*O. irroratus-tugelensis*“ ein Teil zurückblieb, der als *O. tugelensis* heute noch dort lebt, während der Hauptteil als *O. irroratus* in die subtropischen Regionen zurückging. Während des großen Pluvials, das nun folgte, erlebte *O. karoensis* eine gewaltige Entfaltung und konnte sich, da gleichzeitig *O. denti* dezimiert wurde, als *O. typus* bis nach Abessinien ausbreiten. Die abermals folgende Trockenphase konnte dieser Rassenkreis nur in großer Höhe überdauern. Das folgende Letzte Pluvial (Gamblium, Makalium) brachte nun eine Blütezeit für *O. irroratus*, die nun ebenfalls nach Ostafrika und später sogar über das nördliche Kongogebiet bis nach Kamerun vorstoßen konnte. Gleichzeitig begann noch eine zweite Entwicklungsreihe von *O. irroratus*, die über das Innere Südafrikas mit den Rassen *coenosus* und *maximus* bis Angola vorstieß. Hier mag *O. anchietae* als Weiterentwicklung aus *O. irroratus* hervorgegangen sein. Während dieses Letzten Pluvials mußten die südafrikanischen Formen im engeren Sinne wieder in tiefere Lagen ausweichen. Bei dem späteren Wärmer- und Trockenerwerden mag sich dann endlich auch *O. laminatus* und *O. irroratus* abgespalten haben, womit die hypothetische Entwicklung der Gattung *Otomys* bis zum gegenwärtigen Stand umrissen ist.

## H. Zusammenfassung.

Die afrikanische Gattung *Otomys* F. CUVIER wird nach geographischen, phänoanalytischen und historischen Gesichtspunkten untersucht. Die Ergebnisse lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

1. Die Gattung besteht aus 11 Rassenkreisen.
2. Sie hat ihr Mannigfaltigkeitszentrum in Südafrika, ist auch in einigen Rassenkreisen über Ost- und insulär in Westafrika unter Ausschluß der Kongohylaea vertreten.
3. Die morphologischen Merkmale zeigen im allgemeinen eine Progression von Süden nach Norden.
4. Südafrika muß als das Entstehungszentrum der Gattung angesehen werden.
5. Als Hauptausbreitungs- und Isolierungsfaktor stellt sich der pleistozäne Klimawechsel heraus.
6. Hauptentwicklungsfaktoren sind Wanderung und Isolation, die durch den Klimawechsel bedingt sind.
7. Die heterogene Zusammensetzung der ostafrikanischen Säugerfauna erklärt sich im Wesentlichen aus dem pleistozänen Klimawechsel.
8. Ein großer Teil der ostafrikanischen Säugerfauna ist südafrikanischen Ursprungs.

## J. Schrifttum.

- ALLEN, G. A. und LOVERIDGE, A., 1927 — Mammals from the Uluguru and Usambara Mountains, Tang. Territory. — Proc. Boston. Soc. nat. Hist. 38.
- G. M. und LOVERIDGE, A., 1933. — Reports on the scientific results of an expedition to the southwestern highlands of Tanganyika Territory. II. Mammals. — Bull. Mus. Comp. Zool. 75, p. 120.
- G. A. und LAWRENCE, B., 1936. — Scientific results of an expedition to rain forest regions in Eastern Afrika. III. Mammals. p. 106.
- BOCAGE, 1882/83. — Liste des mammifères envoyés de Caconda „Angola“. — Journal de Ciencias Mathematicas Physicas e Naturales publicado sob os auspicios da Academia Real de Lisboa 9, 33—36. p. 26.
- BOHMANN, L., 1939. — Neue Rassen der Gattung *Dendromus* A. SMITH. (Ergebnisse der Ostafrika-Reise UTHMÖLLER-BOHMANN IV). — Zool. Anz. 127, 5 G. p. 170.
- 1942. — Die Gattung *Dendromus* A. SMITH. (Ergebnisse der Ostafrika-Reise 1937 UTHMÖLLER-BOHMANN VIII). — Zool. Anz. 139, 3/4. p. 33.
- 1943. — Zwei neue *Otomys*-Rassen aus Ostafrika. (Ergebnisse der Ostafrika-Reise 1937 UTHMÖLLER-BOHMANN IX.) — Zool. Anz., 143. p. 153.
- BRANTS, A., 1827. — Het geslacht der Muizen. — Akademische Buchdruckerei, Berlin, p. 93.
- CUVIER, F., 1825. — Des dents des Mammifères. — Paris. p. 168.
- DE BEAUX, O., 1924. — Collezioni zoologiche fatte nell 'Uganda dal Dott. E. Bayon. XVIII. Mammiferi. Parte III, Rodentia. — Ann. Mus. Civ. Stor. Nat., Genova 51, p. 213.
- DIETRICH, O. W., 1928. — Pleistozäne deutsch-ostafrikanische Hippopotamus-Reste. Wissenschaftl. Ergebnisse d. Oldoway-Expedition 1913. — N. Folge, H. 3, Leipzig.
- 1933. — Zur Altersfrage der Oldowayslagerstätte. — Zentralblatt f. Min. etc. Abt. B. Nr. 5., p. 299.
- 1941. — Die säugetierpaläontologischen Ergebnisse der Kohlarsen'schen Expedition 1937—1939 im nördlichen Deutsch-Ostafrika. — Zentralbl. f. Min. etc. Abt. B. Nr. 8. p. 217.
- DOLLMAN, G., 1915. — On the Swamp-Rats (*Otomys*) of East Africa. — Ann. Mag. Nat. Hist (8), 15, p. 149.
- FRICK, CH., 1914. — A new Genus and some new Spezies and Subspezies of Abyssinian Rodents. — Ann. Carnegie Mus. 9, p. 10.
- GEOFROY ST. HILAIRE, E. und CUVIER, F., 1824. — Histoire naturelle des Mammifères. — Paris.
- GILLMANN, CL., 1937. — Die vom Menschen beschleunigte Austrocknung von Erdräumen. — Zeitschr. Ges. f. Erdk. Berlin.
- HATT, R. T., 1934. — Fourteen hitherto unrecognized African Rodents. — Amer. Mus. Novitates, Nr. 708, p. 1.
- HELLER, E., 1912. — New Rodents from British East Africa. — Smithsonian Misc. Coll. 59, 16, p. 5.
- HESKE, F., 1942. — Wald und Bevölkerung Afrikas. — (Karte hergestellt in der Hanseatischen Universität Hamburg, Lehrstuhl für Weltforstwirtschaft und koloniale Walderschließung und im Reichsinstitut für ausländische und koloniale Forstwirtschaft).
- HEUGLIN, M. TH. v., 1877. — Reise in Nordost-Afrika. 2. Bd. — G. Westermann, Braunschweig.
- HEWITT, J., 1927. — On several new Rodents in the Albany Museum. — Records Albany Mus. 3, p. 430.

- HILL, J. E. und CARTER, T. D. 1937. — Ten new Rodents from Angola, Africa. — Amer. Mus. Novitates, Nr. 913, p. 7.
- HIZHEIMER, M., 1925. — Rhinoceros simus germano-africanus n. subsp. aus Oldoway. — Wissensch. Ergebn. der Oldoway-Expedition 1913. Neue Folge 2. Leipzig.
- HOLLISTER, N., 1919. — East African Mammals in the United States National Museum. Part II. — Washington. p. 146.
- JAEGER, F., 1909. — Forschungen in den Hochregionen des Kilimandjaro. — Mitt. a. d. dtsh. Schutzgebieten.
- 1928. — Die Gewässer Afrikas. — Zeitschr. d. Ges. f. Erdk. Berlin. Sonderband z. Jahrhundertfeier.
- KLUTE, 1920, — Die Ergebnisse der Forschungen am Kilimandjaro 1912. — Berlin.
- KÖPPEN, W. und WEGENER A., — Die Klimate der geologischen Vorzeit. — Gebr. Bornträger, Berlin.
- KRENKEL, E., 1925. — Geologie Afrikas, Erster Teil aus „Geologie der Erde“. — Gebr. Bornträger, Berlin.
- 1939. — Geologie der deutschen Kolonien in Afrika. — Berlin.
- LEAKEY, L. S. B., — Stone-age Africa. — London 1936.
- LÖNNBERG, E., 1929, — The development and distribution of the African fauna in connection with and depending upon climatic changes. — Ark. Zool. (Stockholm) 21 A. p. 1.
- 1927. — Einige Bemerkungen über den Einfluß der Klimaschwankungen auf die afrikanische Vogelwelt. — Journ. f. Ornith. 74, p. 259.
- und GYLDENSTOLPE, N., 1925. — Zoological Results of the Swedish Expedition to Central Africa 1921. — Archiv for Zoologi, 17, B Nr. 5, p. 1.
- MACHATSCHKE, F., 1940. — Das Relief der Erde. Bd. II. — Gebr. Bornträger, Berlin.
- MOREAU, R. E., 1933. — Pleistocene climatic changes and the distribution of life in East Africa. — The Journal of ecology, 2, Nr. 2.
- NILSSON, E., 1929. — Preliminary Report on the Quaternary Geology of Mount Elgon and some Parts on the Rift Valley — Geologiska Föreningen.
- 1932. — Quaternary Glaciations and Pluvial Lakes in British East Africa — Stockholm.
- 1935. — Traces of ancient Changes of Climate in East Africa. — Meddelanden fran Stockholms Högskolas Geologiska Institut. Nr. 36.
- 1938. — Pluvial Lakes in East Africa. — Geologiska Föreningens.
- 1940. — Ancient changes of climate in British East Africa and Abyssinia. A study of ancient lakes and glaciers. — Geografiska Annaler, 1—2.
- OSGOOD, W. H., 1910. — Diagnoses of New East African Mammals, including a new Genus of Muridae. — Field Museum of Natural History Publ., Chicago. 141 Zoological Series. 10, Nr. 2.
- POHLE, H., 1928. — Die Raubtiere von Oldoway. — Wissenschaftl. Erg. d. Oldoway-Expedition 1913. Neue Folge Heft 3. Leipzig.
- RANGER, G., 1927. — Notes on some small Mammals found near Kei Road. — Records Albany Mus. 3, p. 487.
- REMANE, A., 1925. — Der fossile Pavian (*Papio* sp.) von Oldoway nebst Bemerkungen über die Gattung *Simopithecus* C. W. Andrews. — Wissenschaftl. Ergebnisse d. Oldoway-Expedition 1913. Neue Folge Heft 2, Leipzig.
- RENSCH, B., 1929. — Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. — Berlin.
- 1934. — Kurze Anweisung für zoologisch-systematische Studien. — Leipzig.
- ROBERTS, A., 1917. — Annals of the Transvaal Museum, 6, 1.

- ROBERTS, A., 1924. — Some additions to the list of South African Mammals. — Annals of the Transvaal Museum 10, 2.
- 1929. — New Forms of African Mammals. — Annals of the Transvaal Museum 13, 2. p. 107.
- 1931. — New Forms of South African Mammals. — Annals of the Transvaal Museum 14, 3. p. 231.
- 1933. Eleven new Forms of South African Mammals. — Annals of the Transvaal Museum 16, 2. p. 267.
- SCHWANN, H., 1905. — *Otomys Laminatus* sp. n. — Abstract Proc. Zool. Soc. London 1, p. 23.
- SHORTIDGE, G. C., 1934. — The Mammals of South West Africa. — William Heinemann Ltd. London, p. 229.
- STRESEMANN, E., 1943. — Die Gattung *Corvus* in Australien und Neuguinea. — Journ. f. Ornith. 91, 1. p. 121.
- und GROTE, H., — Verbreitung und Gliederung afrikanischer Formenkreise. — Verh. VI. Intern. Orn. Kongreß 1926, p. 358.
- THOMAS, O., 1891. — Preliminary Diagnose of Four new Mammals from East Africa. — The Ann. and Mag. of Nat. Hist. 7, 6, p. 204.
- 1900. — On Mammals from Mount Kenya. — Proc. of the Gen. Meetings for Sc. Business of the Zool. Soc. of London, p. 175.
- 1902. — On some new Forms of *Otomys*. — Ann. Mag. Nat. Hist. (7) 10, p. 311.
- 1902. — On a collection of Mammals from Abyssinia including some from Lake Tsane, collected by Mr. EDWARD DEGEN. — Proc. Zool. Soc. of London, 2.
- 1906. — Descriptions of new Mammals from Mount Ruwenzori. — Ann. Mag. Nat. Hist. (7) 18, p. 136.
- 1906. — New Mammals collected in North-East-Afrika by Mr. ZAPHIRO, and presented to the British Museum by W. N. Mc MILLAN, Esqu. — Ann. Mag. Nat. Hist. (7), 18, p. 300.
- 1910. — Mammals from Mount Kilimandjaro. — Ann. Mag. Nat. Hist. (8) 6, p. 311.
- 1918. — A revised Classification of the *Otomysinae*, with Descriptions of new Genera and Species. — Ann. Mag. Nat. Hist. (9) 2. p. 203.
- und SCHWANN, H., 1904. — Mammals from Namaqualand. — Proc. of the Gen. Meet. for Scientific business of the Zoological Soc. of London 1, p. 178.
- und SCHWANN, H., 1905. — Mammals from Zululand. — Proc. Zool. Soc. London 1, p. 267.
- TROLL, C., 1941. — Koloniale Raumplanung in Afrika. — Zeitschr. d. Ges. f. Erdk., Berlin. Nr. 1—4.
- UTHMÖLLER, W., 1940. — Die Schlangen Ostafrikas in ihrem Lebensraum (Erg. d. Ostafrika-Reise UTHMÖLLER-BOHMANN IV). — Arch. Naturgesch. N.F. 10, 10, p. 1.
- WAGNER, 1843. — Schreber's Säugetiere, Suppl. 3. p. 507.
- WIMPFEN BRÄSTRUP, F., 1935. — Remarks on climatic change and faunal evolution in Africa. — Zoogeographica 2, p. 484.
- WROUGHTON, R. C., 1906. — Notes on the Genus *Otomys*. — Ann. Mag. Nat. Hist. (7) 18, p. 264.
- 1907. — New Mammals from South Afrika. — Ann. Mag. Nat. Hist. (7). 20, p. 31.
- 1910. — Some Servals and an *Otomys* from East Africa. — Ann. Mag. Nat. Hist. (8), 5, p. 207.
- ZIMMERMANN, KL., 1938. — Zur Verbreitung der Genetik afrikanischer Unterarten der Marienkäfer *Epilachna chrysolina* F. u. *E. capensis* Thunbg. — Verh. VII. Int. Kongr. Entom. 1938, 2.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mammalian Biology \(früher Zeitschrift für Säugetierkunde\)](#)

Jahr/Year: 1952

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Bohmann Ludwig

Artikel/Article: [1.\) Die afrikanische Nagergattung Otomys F. Cuvier. 1-80](#)