

## ***Cryptoprocta* und die monophyletische Entstehung der Carnivoren**

Von M. Kretzoi (Budapest)

Die klaren Abbildungen der Revision des Viverriden-Systems von Gregory und Hellmann (1939) haben Verfasser zur Vermutung geleitet, daß *Cryptoprocta* einen von allen übrigen Viverriden (bzw. *Diverroidea*) grundverschiedenen Bauplan der Prämolaren besitze. Durch das Entgegenkommen von Prof. K. Zimmermann wurde es mir jetzt möglich, das Gebiß dieser in den meisten Museen nicht vertretenen, seltenen madagassischen Raubtierform an mehreren Exemplaren der Sammlung des Zoologischen Museums der Humboldt-Universität, Berlin, eingehend zu studieren, und in der eingangs aufgeworfenen Frage ein eigenes Urteil zu fällen.

Das Gebiß von *Cryptoprocta* besteht aus dem kräftigen Vordergebiß von 3 Incisiven und 1 Caninus, dahinter im Unterkiefer 4 Praemolaren und 1 als Reißzahn ausgebildeter Molar, im Oberkiefer 4 Praemolaren, von denen der vierte als Reißzahn ausgebildet ist, und ein ziemlich reduzierter, tritubercularer Molar. Auffallend an dieser Bezahnung ist der Bau der Praemolaren, besonders im Unterkiefer.

Betrachten wir nämlich den Zahnbau der Viverriden, so ergibt sich für die Unterkiefer-P folgendes allgemeine Bild: Die Zahnkrone trägt neben dem  $\pm$  mittelständigen und seitlich abgeflachten Protoconid ein vorderes und ein hinteres Basalband und an der Hinterkante des Protoconid reitend ein  $\pm$  deutlich sich abhebendes Metaconid.

Ganz anders bei *Cryptoprocta*. Hier tritt, besonders deutlich an  $P_3$  und  $P_4$ , bei denen der Bauplan nicht durch Reduktion verschleiert wird, vor und hinter dem Protoconid, und zwar an dessen vorderer und hinterer Basis je ein Höcker auf, dessen Ursprung aus dem Basalband augenscheinlich ist. (Abb. 1, 2). Die zwei vorderen P weisen einen von demjenigen der hinteren nur durch  $\pm$  weit vorgeschrittene Reduktion abweichenden Grundplan auf. Schließlich kommt noch der im wesentlichen nur aus Para- und Protoconid aufgebaute und so ganz felid anmutende  $M_1$ , hinten mit stark reduziertem und nicht schneidendem Talonid, bzw. mit bis zu einem Drittel der Protoconidhöhe aufragendem senkrechtem, schwachkantigem Metaconid-Rudiment.

Im Oberkiefergebiß (Abb. 3—4) ist  $P^1$  — bis auf den einzigen kleinen Unterschied, daß hier der Innenhöcker („Protocon“ bzw. „Deuterocon“) eher mit dem Vorderhöcker („Parastyl“ bzw. „Paracon“) und nicht mit

dem Haupthöcker („Paracon“ bzw. „Protocon“) verbunden ist — vollkommen demjenigen der Feliden gleich gebaut.  $P^3$  zeigt die Basalband-Natur, also den bei den Unterkieferprämolaren bereits geschilderten Ursprung des Hinterhöckers, wobei nur noch der fast  $p^4$ -artig ausgeprägte und — was besonders hervorzuheben ist — durch eine deutlich getrennte, kräftige Wurzel unterbaute, ziemlich nach vorne verschobene Innenhöcker ein besonderes Interesse verdient. Eine weitgehende Reduzierung dieses Bauplanes zeigen die vorderen Prämolaren,  $M^1$  so weit, daß an ihm nur noch die rein trituberkuläre Natur erkennbar ist. Im Oberkiefergebiß muß die reine Basalband-Natur des Hinterhöckers gegenüber den Verhältnissen bei Viverriden unterstrichen werden, wogegen die Dreiwurzeligkeit des  $P^3$  als ein nicht nur den „Mungotiden“ zukommendes, sehr ursprüngliches Merkmal anzusehen ist.

Abb. 1



Abb. 2



Abb. 3



Abb. 4



Aus dem hier kurz geschilderten Bau des *Cryptoprocta*-Gebisses geht es klar hervor, daß diese vermeintliche Viverriden-Form mit der Familie der Viverriden sehr wenig Gemeinsames haben kann. Zum Versuch einer Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen von *Cryptoprocta* mögen folgende Daten und Überlegungen in aller Kürze angeführt werden.

Überblicken wir den Werdegang der P-Entwicklung bei den Säugetieren von den ältesten bekannten Typen bis zu den noch lebenden Vertretern der einzelnen Ordnungen, so ergeben sich drei reine Typen des P-Aufbaues, die alle auf eine ursprüngliche Form mit eben angedeuteter Wulst- (bzw. Basalband)-bildung am vorderen und besonders am hinteren Rand des an sich einspitzigen aber zweiwurzeligen Zahnes zurückgeführt werden können.

Der erste Typus, den Verf. bereits früher (1945) als „feloiden“ Typus bezeichnet hat, entwickelt sich in der Weise, daß bei ihm die Basalwülste oder besonders das hintere von ihnen sich zu Höckern entwickeln, um später auch selbst eine Basalwulst zu erhalten, ja sogar in speziellen Fällen durch Wiederholung dieses Prozesses zu Praemolaren wie diejenigen der Archaeoceten zu führen. Diesem ersten Spezialisierungstypus haben sich vorerst die Triconodonten des Jura angeschlossen, diesem sind die Pinnipedier und die bereits genannten Archaeoceten zuzureihen, zu diesem Typus gehören die evolviertesten *Polyprotodontia* unter den *Marsupialia*, die *Pseudocreodi* unter den Creodonten (*Creophaga* Kretzoi 1945) und die Nimraviden als reiner Typus und die Feliden bzw. Machairoidontiden (*Feliformia* Kretzoi 1945) als weiter fortgeschrittene Typen und endlich *Cryptoprocta*.

Der zweite Typus, vom Verf. (1945) „Canioider“-Typus genannt, ist vom ersten durch das Verharren der Basalwülste in ursprünglicher Form und Bildung eines sich zwischen Haupthügel Spitze und hinteres Basalband „zweischaltenden“, sozusagen auf der Hinterkante des Haupthöckers reitenden „Metaconids“ scharf unterschieden. Dieser Typus ist besonders rein durch die Carnivoren-Familien der Caniden ebenso wie der Viverriden oder Musteliden vertreten; im allgemeinen sind ihm alle Ferae mit Ausschluß der vorgenannten Raubtiergruppen und der noch nicht erwähnten Creodonten (*Acreodi-Procreodi*), d. h. die *Caniformia* Kretzoi 1945 zuzuzählen.

Der dritte Typus ist hier am besten als „molarisierter“ Typus den beiden vorgenannten gegenüberzustellen. Komplikation des hinteren Basalbandes (als Querjoch) und Entstehung eines „Metaconid“ — unabhängig von der zum hinteren Basalband verlaufenden Kante — an einer bei vorigem Typus stets fehlenden zweiten, inneren Hinterkante. Dieser Typus erfuhr in seiner späteren Entwicklung bei verschiedenen Huftiertypen eine mannigfaltige Entwicklung in Form von Komplikation in Richtung einer Molarisation, die schon aus dem Rahmen dieser kurzen Notiz fällt. Diesem Typus sind als Primitivformen einige *Creodonta* (s. str.), als höher entwickelte Gruppen sämtliche Ungulaten, die Primaten sowie auch die zwei Nagerordnungen der *Glires* und *Lagomorpha* zuzuordnen.

Die beiden letzten Typen finden sich in einigen Gruppen der ohnehin als polyphyletisch angesehenen Insectivoren. Dem dritten Typus scheinen die *Protodontia* unter den Marsupialiern anzugehören, während der isolierte Stamm der Chiropteren sich aus dem Ausgangstypus nicht weiter entwickelt zu haben scheint. Die übrigen Ordnungen sind in ihrem Verhalten entweder primitiv-indifferent, oder eben noch unbekannt.

Zusammenfassend ist folgendes festzustellen: Ebenso wie jene Raubtiere, die vom Verf. zuerst (1929) als *Procarnivora* zusammengefaßt und später (1945) auf die beiden Ordnungen *Feliformia* und *Creophaga* verteilt wurden,

ist auch *Cryptoprocta* von den übrigen *Ferae* scharf zu trennen und kann nicht als Glied der *Carniformia* (= *Carnivora* s. str.), noch weniger aber als *Viverride* angesehen werden.

Wohin aber diese merkwürdige Gattung gestellt werden dürfte, ist eine weitere Frage, die vorderhand nicht endgültig gelöst werden kann. Einige Vergleiche sollen uns aber doch den Weg zur Lösung vorbereiten.

*Cryptoprocta* wurde früher — um das nur kurz zu erwähnen — entweder als besondere Familie zwischen *Felidae* und *Viverridae* gestellt, oder einer anderen Raubtierfamilie zugeordnet. So stellte man sie einmal zu den *Felidae*, ein anderesmal zu den *Viverridae*. Dabei wurde sie oft mit *Proailurus* — der von einigen als Stammform der echten Feliden, von anderen aber als Mustelide angesehen wurde — in nächste Beziehung gebracht: einer Form, die deutlich „caniforme“ P-Beschaffenheit aufweist.

Die allgemeine Beschaffenheit des P-Baues soll es klar dargelegt haben, daß *Cryptoprocta* weder eine *Viverride*, noch überhaupt ein Glied des „carniformen“ Raubtierastes sein kann.

So bleibt allein die „feliforme“ Gruppe zum Vergleich übrig. Von diesen erübrigt sich der Vergleich mit so entfernt stehenden Stammgruppen wie *Triconodonta*, *Archeoceti* usw., die natürlich nur in bezug auf die P-Spezialisierung eine parallele, unabhängig entstandene Entwicklung darstellen. So bleiben zu diesem Zwecke nur die Ordnungen *Creophaga* und *Feliformia* übrig. Nachdem aber erstere mit einer anderen Reißzahnformel wieder gleich ausscheidet, kommt in der Tat nur letztere ernstlich in Betracht.

Unter den *Feliformia* zeigen besonders die Nimraviden und die Feliden in ihren primitivsten Vertretern Anklänge an *Cryptoprocta*, wenn auch nennenswerte Unterschiede bestehen, so vorerst im grundverschieden gebauten Talonid des Reißzahnes und in dem bedenklich verschiedenen Tempo und in der scharf getrennten Entwicklungsrichtung, die im Bau der Weichteile zwischen *Cryptoprocta* und den lebenden Feliden bestehen und die die *Cryptoproctidae* den übrigen *Feliformia*, also den *Feloidea* gegenüberstellen. Diesem Verhältnis könnte folgende Gruppierung am besten gerecht werden:

Ordo: *Carnivora*

Subordo: *Feliformia* Kretzoi 1945

Superfamilia: *Cryptoproctoidea* n.

Familia: *Cryptoproctidae* Gill 1872

Superfamilia: *Feloidea* Hay 1930

Familia: *Nimravidae* Cope

Familia: *Felidae* Gray 1821

Familia: *Machairodontidae* Woodward 1898.

Naturgemäß kann diese Einteilung, solange nicht alttertiäre *Cryptoproctiden* den wirklichen Ablauf der *Cryptoproctiden*-Entwicklung klar darstellen, und über die verwandtschaftlichen Beziehungen zu den übrigen *Feliformia* mehr gesagt werden kann, nur als vorläufig gelten. Formen wie *Ailuropsis* aus den Sivaliksichten tragen zur Klärung dieser Probleme wenig bei.

### *Literatur*

- Gregory, W. K. u. M. Hellmann (1939): On the evolution and major classification of the Civets (*Viverridae*) and allied fossil and recent *Carnivora*: a phylogenetic study of the skull and dentition. Proc. Amer. Philos. Soc. Philad. 81, 309—392. 6 pls. 32 figs.
- Kretzoi, M. (1929): Materialien zur phylogenetischen Klassifikation der Aeluroideen. Xe Congr. Intern. de Zool. Budapest 2. 1293—1355 2 Taf.
- (1945): Bemerkungen über das System der Raubtiere. Ann. Mus. Nat. Hung. Ser. Miner. Geol. Pal. 38. 59—83.
-