© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Zur Evolution und Verbreitungsgeschichte der Suidae (Artiodactyla, Mammalia)

Von Erich Thenius

Eingang des Ms. 15. 6. 1970

Einleitung und historischer Überblick

Anlaß zu vorliegender Studie waren Schädelfunde von Suiden aus dem österreichischen Tertiär (Mottl 1966, Thenius im Druck). Da die Bearbeitung dieser Reste einen eingehenden Vergleich mit rezenten und fossilen Schweinen notwendig machte und überdies eine moderne, zusammenfassende Studie über die Evolution der fossilen und rezenten Suiden fehlt, schien eine solche wünschenswert. Ein derartiger Versuch war auch schon dadurch gerechtfertigt, als die eingehenden Vergleichsuntersuchungen an fossilem Material zu der Erkenntnis führten, daß innerhalb verschiedener Stammlinien unabhängig voneinander ähnliche „trends" und damit mehrfach Parallelerscheinungen auftreten.

Gleichzeitig wurde auch der Versuch gemacht, die Evolution der Suiden von verschiedenen Gesichtspunkten (z. B. morphologisch-historisch, funktionell-anatomisch und ethologisch) aus zu betrachten und damit schließlich die tatsächlichen phylogenetischen Zusammenhänge aufzuzeigen. Daß hier der Paläontologie durch die Fossildokumentation eine besondere Bedeutung zukommt, erscheint verständlich, da die Fossilien die einzigen realhistorischen Belege für die Phylogenese bilden. Leider fehlen vergleichend logische und karyologische Untersuchungen von dieser Paarhufergruppe fast völlig ,l. Taylor, Hungerford und Snyder 1969).

Mit der Evolution der Suiden und ihren verwandtschaftlichen Beziehungen untereinander haben sich Paläontologen und Zoologen bereits frühzeitig befaßt. Wenn man von den Diskussionen über die Herkunft und Ableitung der Hausschweine absieht, so hat bereits R. Lydekker im Jahre 1884 anläßlich der Bearbeitung der indischen Siwalik-Suiden die vermutlichen verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen dort beschriebenen fossilen Arten erörtert, ohne allerdings die Phylogenie der Suiden selbst zu diskutieren. Dies erfolgte wenige Jahre später durch H. G. Stehlin, der in seiner „Geschichte des Suiden-Gebisses" (1899/1900) erstmals an Hand der damals bekannten fossilen und rezenten Suiden die Gebiß-Evolution aufzeigte und damit die Grundlage für spätere Untersuchungen über die Phylogenie dieser Säugetiergruppe schuf. Stehlin berücksichtigte in seiner Monographie allerdings auch die Tayassuiden (= Dicotyliden), die damals nur als Unterfamilie der Suiden gewertet wurden, heute jedoch allgemein auf Grund der für sie typischen Merkmalskombination als eigene Familie von den Suiden abgetrennt werden (Simpson 1945 u. a.).

Die morphologischen Differenzen zwischen den heutigen Vertretern der Suiden und der Tayassuiden sind der Ausdruck der divergierenden „trends" dieser beiden Paarhufergruppen, die bereits im Alttertiär nachweisbar sind. Fossilformen dokumentieren die bereits im mittleren Oligozän getrennte Evolution der beiden Familien, ohne jedoch deren gemeinsamen Ursprung auszuschließen. So sind mit *(Pro-)Palaeochoerus* aus dem europäischen und mit *Perchoerus* aus dem nordamerikanischen Oligozän jeweils primitive, aber kennzeichnende Angehörige der Suiden bzw. der Tayassuiden bekannt. Wenn auch die gemeinsame Wurzelgruppe von Suiden und Tayassuiden bisher noch nicht

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

nachgewiesen werden konnte[1], so besteht nach den bisherigen Fossilfunden kaum ein Zweifel, daß das gemeinsame Entstehungsgebiet in Eurasien gelegen ist. Während allerdings die Suiden niemals die Neue Welt erreichten, sind Vertreter der Tayassuiden im Tertiär wiederholt aus Eurasien bekannt geworden (z. B. *Doliochoerus, „Choerotherium" = Taucanamo),* doch belegen die Fossilfunde, daß die Evolutionszentren der Tayassuiden während der Tertiärzeit in Nordamerika lagen und daß verschiedentlich Angehörige der Tayassuiden über die damals landfeste Beringbrücke nach Eurasien gelangten. Erst im Quartär verlagerten sich die Evolutionszentren der Nabelschweine nach Zentral- und Südamerika (vgl. Rusconi 1931, Woodburne 1968).

Die Tayassuiden lassen etliche Evolutionstendenzen erkennen, die von Suiden unbekannt sind. Zu diesen „trends" zählen die Molarisierung der Prämolaren, die in diesem Ausmaß bei Suiden nicht vorkommt, die nicht zu Imponierorganen umgestalteten und stets „normal" im Kiefer eingepflanzten, nicht tordierten Oberkiefereckzähne und die stärkere Reduktion der seitlichen Zehenstrahlen. Dazu kommen noch verschiedene morphologisch-anatomische Besonderheiten, von denen die charakteristische Rükkendrüse, der die Nabelschweine ihren Namen verdanken, der komplizierte Magen sowie die von den Suiden abweichende Ausbildung der Schädelbasis und der Kaumuskulatur hervorgehoben seien (vgl. Woodburne 1968). Das Fehlen folgender Merkmalsänderungen kann gleichfalls als typisch gewertet werden: Der Bau des Schädels bleibt weitgehend konstant und läßt die innerhalb verschiedener Suidenstämme beobachtbaren evolutionären parallelen Veränderungen vermissen, indem lediglich die Schnauzenlänge variiert; die M^3 zeigen keine Tendenz zur Verlängerung durch zusätzliche Talon(id)-Höcker; den Backenzähnen fehlt eine echte Hypsodontie[2], wie sie etwa für manche Angehörige der Suinae und Phacochoerinae kennzeichnend ist. Damit sind die wichtigsten gegensätzlichen „trends" bei Tayassuiden und Suiden genannt. Während sich bei den Suiden die wesentlichsten Evolutionsschritte im Gebiß und im Bau des Schädels ausprägen und der Bau der Extremitäten im wesentlichen konstant bleibt, verhält sich bei den Tayassuiden der Bau des Schädels und des Gebisses weitgehend uniform, und die Gliedmaßen zeigen unterschiedliche Reduktionstendenzen an den seitlichen Zehenstrahlen, die eine Trennung in verschiedene Stammlinien ermöglichen, zugleich aber auch deren Korrelation mit den verschiedenen Umweltsbedingungen erkennen lassen und dadurch bereits im Miozän Arten der feuchten Niederungsgebiete, der etwas trockeneren Ebenen und der semi-ariden intermontanen Becken unterscheiden lassen (Woodburne 1969). Auch im Bau des Gehirns zeigt *Tayassu* einen eigenen, von den Suiden abweichenden Typ (Kruska 1970).

Diese Evolutionstendenzen bestätigen die Notwendigkeit der familienmäßigen Trennung, was indirekt auch wiederum durch die Gliederung innerhalb der Suiden, unter denen mehrere, als Unterfamilien zu bewertende taxonomische Kategorien zu unterscheiden sind, bekräftigt bzw. notwendig gemacht wird.

Damit sei wieder auf den historischen Rückblick zurückgekommen. In seiner Monographie „The Fossil Suidae of India" gibt G. E. Pilgrim (1926) eine vollständige Übersicht über die vermutlichen stammesgeschichtlichen Zusammenhänge innerhalb der altweltlichen Suiden. Pilgrim stützt sich dabei im wesentlichen auf das Gebiß, so daß die von ihm in einem übersichtlichen Diagramm dargestellten Zusammenhänge praktisch einer Gebißevolution entsprechen. Da Südasien im Jungtertiär ein Radiationszentrum

[1] *Cebochoerus* aus dem europäischen Eozän wird zwar verschiedentlich als Stammform der Suoidea angesehen (Mohr 1960), doch ist dies wegen der abweichenden Gebißspezialisation (C inf. incisiviform, $P\frac{1}{1}$ caniniform) nicht möglich (vgl. Viret 1961).

[2] Es sind bei Tayassuiden bestenfalls Ansätze zu einer Hochkronigkeit vorhanden (z. B. *Platygonus),* ohne daß jedoch von einer Hypsodontie gesprochen werden kann (Rusconi 1929, Woodburne 1968).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

der Suiden war und außerdem die Siwalikablagerungen eine Gliederung des Jungtertiärs und Pleistozäns in insgesamt sechs Faunenzonen (Kamlial bis Pinjor) zulassen, waren für PILGRIM wesentliche Voraussetzungen für seine taxonomisch-phylogenetischen Untersuchungen gegeben. Da sich PILGRIM jedoch vorwiegend nur auf einige spezielle Details in der Zahnstruktur (z. B. Ausbildung des P_4) stützte, wurden seine Schlußfolgerungen (z. B. Aufspaltung der zu *Sus* und *Potamochoerus* führenden Stammlinien bereits im Alt-Eozän und die schon für das Mittel-Eozän angenommene Trennung des *Hyotherium*- und *Sus*-Stammes) verschiedentlich kritisiert und abgelehnt (vgl. MATTHEW 1929, COLBERT 1935, DEHM 1934). Andererseits wurden verschiedene seiner Auffassungen durch neuere Untersuchungen bestätigt (z. B. Tetraconodontinen mit *Conohyus, Tetraconodon* und *Sivachoerus;* Ableitung von *Potamochoerus* von *Prototamochoerus).*

Hinsichtlich der Methodik gilt ähnliches für VAN HOEPEN (1932), der sich mit pleistozänen Warzenschweinen (Phacochoerinen) Südafrikas befaßt. Die hier neu aufgestellten „Gattungen" und „Arten" beruhen praktisch auf verschiedenen Abkauungsstadien einzelner Backenzähne, die bei diesen Suiden hypsodont sind. Eine kritische Diskussion dieser Arbeit findet sich bei ARAMBOURG (1948). Demgegenüber haben PEARSON (1928) an Hand jungtertiärer Suidenreste aus China und COLBERT (1935), der eine Revision der Siwalik-Suiden und Neubeschreibung durchführte, auch Schädelmerkmale zur Beurteilung der stammesgeschichtlichen Beziehungen herangezogen. COLBERT unterscheidet dadurch innerhalb der indischen Suiden sechs verschiedene Gruppen. Wenn hier auch unvollständige Erhaltung bzw. Parallelentwicklungen im Schädelbau (z. B. *Sus falconeri* als vermeintliche Stammform von *Phacochoerus*) verschiedentlich zu falschen Schlußfolgerungen führte, so haben diese Untersuchungen doch zu weitgehend gesicherten Ergebnissen geführt, die seither nur bestätigt werden konnten und die über eine reine Schädelevolution hinausgehen. Da sich COLBERT (1935) auf die indischen Suiden beschränkte, fällt die von ihm auf Grund angeblicher Chinji-Hippario-

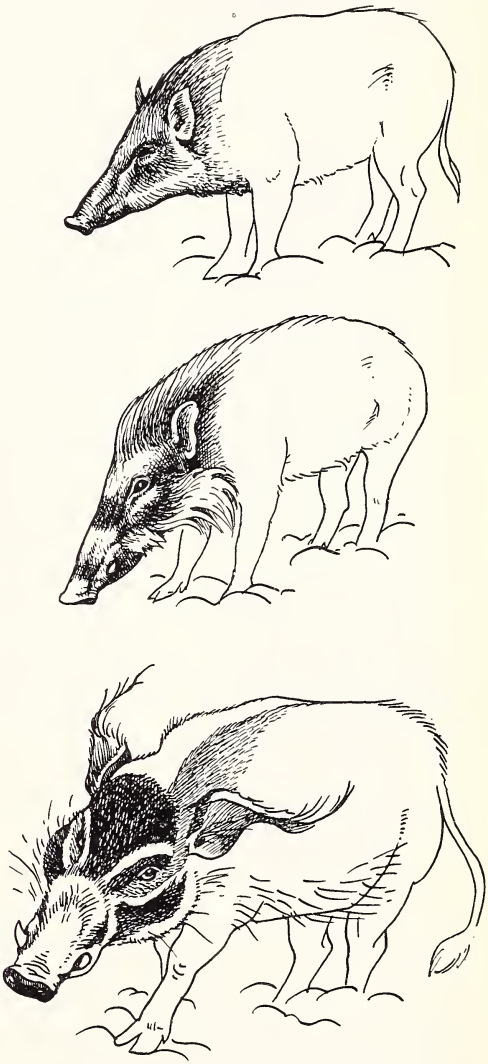


Abb. 1. Evolution der Kopfzeichnung bei rezenten Suiden. Zunehmende Differenzierung des Kopfmusters bei rezenten Suiden. *Sus scrofa leucomystax* (oben), *Sus barbatus* (Mitte) und *Potamochoerus porcus pictus* (unten). *Potamochoerus* nach PORTMANN (1960). Jeweils Endformen verschiedener Stämme innerhalb der Suinae

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Abb. 2. Evolution der Imponierorgane (C sup.) sowie der Gesichtswarzen bei rezenten Suiden. *Sus scrofa* (oben) als primitiver undifferenzierter Typ. *Sus verrucosus* (Mitte) mit kräftigen Caninen und differenzierten Gesichtswarzen. *Phacochoerus* (unten) mit besonders stark vergrößerten Maxillarcaninen und Gesichtswarzen. Nach Geist (1966) verändert umgezeichnet. Spezialisationsreihe aus Endformen verschiedener Stämme

nen durchgeführte, altersmäßig irrige Parallelisierung mit außerindischen Vorkommen nicht weiter ins Gewicht. Haben doch die nach dem 2. Weltkrieg durch Dehm und von Koenigswald erfolgten Aufsammlungen und die Vergleichsuntersuchungen der südasiatischen Hipparionen durch Hussain (1969) gezeigt, daß die angeblich aus dem Chinji-Horizont stammenden Hipparionen nach dem Erhaltungszustand und nach dem Evolutionsgrad solchen aus dem viel jüngeren Dhok Pathan-Horizont entsprechen. Damit hat sich auch die auf Grund der übrigen Fauna angenommene Parallelisierung, wonach der Chinji-Horizont nicht dem Alt-Pliozän entspricht, sondern präpliozän ist, bestätigt. Durch diese nunmehr gesicherte altersmäßige Parallelisierung südasiatischer und europäischer Vorkommen ergeben sich auch für das von Pilgrim (1926) gegebene Dendrogramm wesentliche Änderungen.

Arambourg (1948) gibt anläßlich der Bearbeitung der Fauna von Omo (Äthiopien) eine Revision der quartären Suiden Afrikas, die durch Untersuchungen von Cooke (1949), Ewer (1956, 1958a) und Leakey (1958, 1965) ergänzt und modifiziert wurden. Die zahlreichen neuen Fossilfunde vor allem aus Ostafrika dokumentieren, daß der afrikanische Kontinent zur jüngsten Tertiärzeit und im Pleistozän ein Radiationszentrum der Phacochoerinen war, ohne daß jedoch deren Ursprung eindeutig geklärt werden konnte. So konnte Ewer (1958) zeigen, das *Hylochoerus* weder eine phylogenetische, noch eine morphologische Zwischenstellung zwischen *Potamochoerus* und *Phacochoerus* einnimmt, wie auf Grund von Schädelmerkmalen verschiedentlich (s. Böker 1937) angenommen wurde, sondern eine als in manchen Merkmalen stark evoluierte Potamochoerinengattung darstellt. Böker bringt die zunehmende Vergrößerung der Eckzähne bei der Reihe *Potamochoerus-Hylochoerus-Phacochoerus* mit der steigenden Wühltätigkeit mit den Oberkiefereckzähnen in Verbindung. In diesem Zusammenhang scheinen nicht nur die neueren Beobachtungen an *Hylochoerus* wichtig, die zeigen, daß das Riesenwaldschwein *kein* Wühler ist, sondern auch die Untersuchungen über die ethologische Evolution bei Suiden durch Geist (1966) erwähnenswert. Geist weist auf die zunehmende „Cephalisation" hin und meint damit die progressive Konzentration von Imponierorganen bzw. Waffen (Caninen)) sowie von Gesichtswarzen und der Zeichnung auf dem Kopf. Den in dieser Hinsicht primitiven Schweinen fehlen Gesichtszeichnung und Kopfwarzen, während sie bei den spezialisierten mehr oder weniger stark ausgeprägt sind. (Abb. 1). So lassen sich nach der progressiven „Cephalisation" unter den rezenten Suiden *Sus scrofa* — *S.*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

verrucosus — *Phacochoerus aethiopicus* zu einer ethologischen Reihe anordnen (Geist 1966; Abb. 2), die weitgehend mit den innerartlichen Kampfesweisen in Zusammenhang steht. Diese Kampfesweisen sind recht verschieden, indem Lateral-, Kopf- und Stirnkämpfe unterschieden werden können. Die Lateralkämpfe bei *Sus* stellen die ursprünglichste, die Kopfkämpfe bei *Potamochoerus* eine fortschrittlichere und die Stirnkämpfe von *Phacochoerus* und *Hylochoerus* die spezialisierteste Kampfesweise innerhalb der Suiden dar (Frädrich 1965, 1968). Aus diesen und den obigen Bemerkungen geht hervor, daß die Evolution von Verhaltensweisen (z. B. innerartliche Kampfesweisen) weder mit der morphologischen konform gehen muß noch sogenannte anatomische Reihen unter den rezenten Suiden zwingende Schlußfolgerungen auf den tatsächlichen Ablauf der Phylogenie zulassen. Abgesehen davon, daß es sich bei den berücksichtigten Arten um gleichzeitig lebende Endformen handelt, ist auf Grund des Mosaikmodus der phyletischen Entwicklung eine derartige Übereinstimmung nicht unbedingt zu erwarten.

Wenn hier nun an Hand von Fossilfunden Aussagen über die Phylogenese erfolgen, so beruhen diese auf möglichst vielen morphologischen Einzelmerkmalen und auf der Berücksichtigung der ökologischen Gegebenheiten in Form der Umwelt. Ist dies nicht der Fall, dann entspricht die vermeintliche Phylogenese nur einer Merkmalsevolution, und es werden erst vollständigere Fossilfunde eine endgültige Beurteilung möglich machen. Wie im folgenden noch gezeigt werden soll, kommt es unter den Suiden zu zahlreichen Parallelerscheinungen, die meist als gleichsinnige Anpassungen funktionell bedingt sind. Sie erschweren zweifellos eine Beurteilung der Verwandtschaftlichen Beziehungen.

Bevor im speziellen auf dieses Thema eingegangen sei, sind noch Hinweise auf weitere Untersuchungsergebnisse an fossilen Suiden notwendig. In den beiden letzten Jahrzehnten sind — abgesehen von den bereits oben genannten Untersuchungen — eine Reihe von Beiträgen zur Phylogenie einzelner Formen oder Gruppen veröffentlicht worden. Thenius (1950) diskutiert die Herkunft der rezenten Potamochoeren und der pliozänen Gattung *Microstonyx*, die auch von Trofimov (1954) von *Hyotherium* abgeleitet wird, während Hünermann (1968) *Dicoryphochoerus* als Stammform ansieht. Mit diesen unterschiedlichen Auffassungen sind auch verbreitungsgeschichtliche Fragen verknüpft, indem erstere mit einer endemischen oder afrikanischen Entstehung, letztere mit einer Herkunft aus Südasien verbunden ist. Hooijer (1954) beschreibt aus dem Pleistozän von Celebes eine neue Gattung *(Celebochoerus)*, die seit dem Miozän — neben *Babyrousa* — ihren stammesgeschichtlichen Eigenweg genommen haben muß. Arambourg (1963) führt den Nachweis, daß die aberrante Suidengattung *Kubanochoerus* (Gabunia 1960) aus dem Miozän des Kaukasus ein Synonym von *Bunolistriodon* (Arambourg 1933) ist, während Nikolov & Thenius (1967) *Schizochoerus* aus dem Mio-Pliozän als Angehörigen der Listriodonten ausweisen. Azzaroli (1954)), der eine Revision von *Sus strozzi* aus dem Villafranchium durchführt, bestätigt deren Beziehungen zu *Sus verrucosus* und sieht in *Dicoryphochoerus* eine eigene, mit *D. titan* im Dhok Pathan blind endende Linie. Mottl (1966) beschreibt einen Schädel von *Hyotherium palaeochoerus* und bestätigt die Zugehörigkeit dieser Art zur Gattung *Hyotherium*.

Serologische oder karyologische Daten liegen bisher nur ganz vereinzelt vor, so daß, im Gegensatz zu manch anderen Säugetiergruppen, von dieser Seite noch keine Hinweise zur Evolution bzw. Phylogenie möglich sind. Da, wie bereits erwähnt, auch die Ethologie nur vereinzelt Beiträge zur Evolution liefert, kann die stammesgeschichtliche Entwicklung der Suiden nur nach morphologischen Gesichtspunkten und unter entsprechender Berücksichtigung von altersmäßig sicher eingestuften Fossilfunden beurteilt werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Zur Taxonomie der Suiden

Da das System die Grundlage für die Phylogenese bildet, erscheint eine Erörterung der taxonomischen Gliederung notwendig.

Innerhalb der rezenten Suiden werden, sofern überhaupt, bis zu drei Unterfamilien unterschieden. Während FRECHKOP (1955), HALTENORTH (1963) und KOOPMAN (1967) in ihren Übersichten keine weitere Gliederung vornehmen, trennen HILZHEIMER und HECK (1925) die Hirscheber *(Babyrousa)* als eigene Unterfamilie *(Babirussinae)*, VAN HOEPEN (1932) und VIRET (1961) die Warzenschweine und ihre fossilen Verwandten als Phacochoerinae von den Suinae ab. Auch ARAMBOURG (1948) betrachtet die Warzenschweine als Angehörige einer eigenen Unterfamilie, zählt jedoch außer verschiedenen Fossilformen *(Metridiochoerus* und *Notochoerus)* auch *Hylochoerus meinertzhageni*, das afrikanische Riesenwaldschwein, dazu. Wie bereits erwähnt, ist *Hylochoerus* ein spezialisierter Angehöriger der Potamochoeren und damit kein primitiver Phacochoerine.

Erscheint die Abtrennung der Phacochoerinen auf Grund der Merkmalskombination und des Fehlens von Übergangsformen zu den Suinae durchaus gerechtfertigt[3], so läßt sich über die Bewertung der Hirscheber als eigene Unterfamilie diskutieren. Wenn sie hier als Babyrousinae den Suinae gegenübergestellt werden, so vor allem wegen der kennzeichnenden morphologisch-anatomischen Merkmale (schwache Rüsselscheibe, primitives Backengebiß, starke Reduktion der Prämolaren, Stellung und Ausbildung der C sup., Verhältnis von Fazial- zu Gehirnschädel, komplizierter Bau des Magens, Fehlen von Gesichtswarzen), die eine frühzeitige Abspaltung dokumentieren und damit die taxonomische Abgliederung bestätigen. Besonders auffällig ist die Stellung der mehr oder weniger stark gekrümmten Oberkiefereckzähne, deren Alveolen seitlich der Schnauze liegen und dadurch praktisch keinen Platz für die kaum entwickelte Rüsselmuskulatur lassen. Die Ausbildung der C sup. und das evoluierte Gehirn sind die auffälligsten Unterschiede gegenüber *Palaeochoerus* und zeigen zugleich, daß die Hirscheber in manchen Merkmalen hochspezialisiert sind. Leider geben Fossilfunde keinen Hinweis auf die Herkunft dieser innerhalb der rezenten Suiden isoliert stehenden und räumlich begrenzt verbreiteten Gattung.

Die übrigen rezenten Gattungen *(Potamochoerus, Hylochoerus* und *Sus* [einschließlich *„Porcula"]*) lassen sich als Suinae zusammenfassen.

Auch die Gliederung der fossilen Suiden erfolgt nicht einheitlich. Von einigen Fossilformen ist die Dokumentation noch zu dürftig *(Lophochoerus, Diamantohyus* und *Sanitherium)*, um definitive Aussagen in taxonomischer und auch phylogenetischer Hinsicht zuzulassen. So ist für *Sanitherium* =(*„Xenochoerus"*) aus dem Miozän Eurasiens die Zugehörigkeit zu den Tayassuiden auf Grund des Molarisierungsgrades der Prämolaren und des Unterkieferbaues nicht auszuschließen. Maxillarcaninen und Schädelbasisreste sind leider unbekannt.

Zahl und Abgrenzung der Unterfamilien differieren bei den einzelnen Autoren. Unter Berücksichtigung der jeweiligen Merkmalskombination und auch der unterschiedlichen Evolutionstendenzen lassen sich folgende Unterfamilien unterscheiden: Hyotheriinae, Babyrousinae, Listriodontinae (= „Kubanochoerinae"), Tetraconodontinae, Suinae und Phacochoerinae.

Die Hyotheriinae umfassen mit *(Pro-) Palaeochoerus* aus dem Oligo-Miozän die ursprünglichsten Suiden. Weitere Angehörige der Hyotheriinae sind die Genera *Hyotherium, Microstonyx* und *Chleuastochoerus*.

[3] Die Hypsodontie der Backenzähne, wie sie VAN HOEPEN (1932) als alleiniges Merkmal zur Unterscheidung von den Suinae anführt, ist nicht ausreichend, da es auch bei Angehörigen der Suinae zur Hochkronigkeit der Molaren kommt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Hyotherium aus dem Mio-Pliozän verhält sich im Gebiß und Schädelbau fortschrittlicher. *Chleuastochoerus* aus dem Pliozän ist nach PEARSON (1928) wie *Hyotherium* als Abkömmling von *Palaeochoerus* anzusehen, weicht jedoch durch die eigenartige Schnauzenregion, die Jochbögen und auch die Orbita stark von *Hyotherium* ab.

Die Babyrousinae sind nur durch *Babyrousa* vertreten, deren typische Merkmale bereits erwähnt wurden.

Als Listriodontinae lassen sich *Bunolistriodon (= „Kubanochoerus"), Schizochoerus* und *Listriodon* aus dem Jungtertiär zusammenfassen. Besonders charakteristisch sind die schaufelförmig verbreiterten Oberkieferincisiven und die — bisher allerdings nur von *Bunolistriodon* bekannten knöchernen Stirnfortsätze, die einmalig unter den Suoidea sind. Bei *Schizochoerus* sind die Molaren semilophodont, bei *Listriodon* bilophodont gebaut.

Bei den Tetraconodontinen mit den Gattungen *Conohyus* (Oligo-Miozän), *Sivachoerus* und *Tetraconodon* (Plio-Pleistozän) kommt es zur Vergrößerung von Prämolaren ($P\frac{3}{3}$ und $P\frac{4}{4}$), die mit jener der Hyänen verglichen wurde, ohne daß jedoch eine „knochen-" oder aasfressende Ernährungsweise anzunehmen ist.

Unter den Suinae sind verschiedene Linien zu unterscheiden. Die wichtigsten gemeinsamen Evolutionstendenzen sind die Hypsodontie und Wurzellosigkeit der Caninen, die Ausbildung von Alveolarcristae, die Verlängerung des Fazialschädels, die „Modernisierung" der Prämolaren und die Vergrößerung des Gehirns. Sie erscheinen mit *Propotamochoerus* und *Dicoryphochoerus* im jüngsten Miozän. *Potamochoeroides* und *Mesochoerus* sind Angehörige der Potamochoerini, *Hyosus* und *Sivahyus (= Hippohyus)* solche der Hippohyini, *Dicoryphochoerus* und *Sus* (einschließlich *„Porcula"*) fossile bzw. rezente Vertreter der Suini. Wenn auch bei einzelnen Formen eine Hypsodontie von Backenzähnen eintritt (z. B. *Mesochoerus = Omochoerus*), so kommt es doch nie zu der für die Phacochoerinae typischen „Säulen"zähnigkeit der Molaren.

Die Phacochoerinae sind als geologisch jüngste Gruppe gegenwärtig nur durch *Phacochoerus* vertreten. Von den zahlreichen fossilen „Gattungen" sind vermutlich nur *Metridiochoerus* und *Notochoerus* aus dem Pleistozän valid. *Metridiochoerus* verhält sich in manchen Merkmalen ursprünglicher, *Notochoerus* hingegen spezialisierter als *Phacochoerus*. Abgesehen von der „Säulen"zähnigkeit der Molaren ist die starke Reduktion der Incisiven und der vorderen Prämolaren ebenso typisch wie die Verlängerung des Fazialschädels, die Verschiebung der Orbitae nach hinten oben und die breite Stirnfläche. Letzteres findet sich auch bei den spezialisierten Hyotheriinen (*Microstonyx major*) im Pliozän.

Morphologische Evolutionstendenzen innerhalb der Suiden

Die Suiden sind eine Säugetiergruppe, deren Schädel- und Gebißevolution dank zahlreicher Fossilfunde aus tertiär- und eiszeitlichen Ablagerungen in den Grundzügen geklärt ist. Sowohl der Schädel als auch das Gebiß zeigen zahlreiche evolutive Änderungen, die zu weitgehenden Umgestaltungen führten. Manche dieser Veränderungen sind gleichsinnig innerhalb verschiedener Stammlinien erfolgt, was — zumindest teilweise — einen Zusammenhang mit entsprechenden Funktionen in morphologischer bzw. auch ethologischer Hinsicht vermuten läßt. Dies wird durch neuere Untersuchungen über Adaptationserscheinungen und ethologische Beobachtungen an rezenten wildlebenden Suiden bestätigt (vgl. EWER 1958, FRÄDRICH 1965). Aber auch experimentelle Untersuchungen an domestizierten Schweinen haben zum funktionellen Verständnis des Suidenschädels beigetragen (NATHUSIUS 1864, HERRE 1938, KELM 1938, LAMBERTIN

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

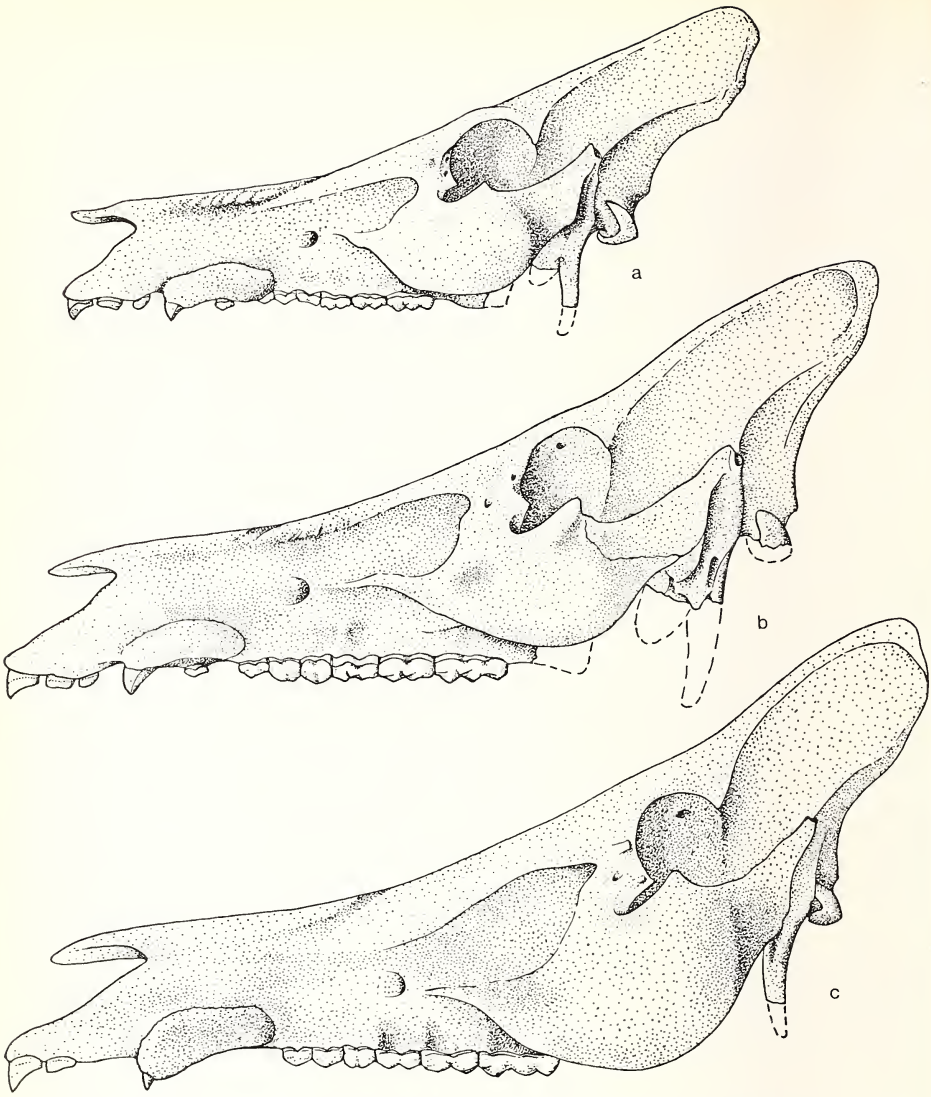


Abb. 3. Evolution des Schädels (Calvarium) innerhalb altpliozäner Hyotheriinae. Seitenansicht a) *Hyotherium palaeochoerus*, b) *Microstonyx antiquus*, c) *M. major*. Zunehmende Verlängerung des Fazialschädels, Verlagerung der Orbita, Vertiefung der Incisura infraorbitalis und Verbreiterung des Jochbogens. Bei *M. major* Reduktion des C sup. Maßstäblich verkleinert. Diese anatomische Reihe entspricht schon aus Altersgründen nicht der phylogenetischen Entwicklung. (Nach THENIUS, im Druck)

1939). Kommt doch nicht nur dem Kaumuskelapparat, sondern auch der Rüsselmuskulatur eine entscheidende Rolle an der Formung des knöchernen Schweineschädels zu.

Zu den auffälligsten Veränderungen zählen die Verlängerung des Fazialschädels und die Verschiebung der Orbitae (Abb. 3), die Ausbildung einer breiten Stirnfläche (Abb. 4) und die Verbreiterung der Jochbögen, die Rüsselmuskulatur und die Bildung von Alveolarcristae, ferner die zunehmende Hochkronigkeit der Backenzähne und die Verlagerung des Kiefergelenkes gegenüber der Backenzahnreihe. Weiter ist auch die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Hypsodontie und Wurzellosigkeit der Caninen, die Reduktion seitlicher Incisiven und vorderer Prämolaren sowie die Talon(id)bildung an den M $\frac{3}{3}$ zu nennen. Auch die Gesichtswarzen wären hier zu erwähnen, doch lassen die Fossilfunde eine derartige Auswertung nicht zu.

Diese gleichsinnigen Umkonstruktionen erschweren als Parallelbildungen die Beurteilung der taxonomischen Zugehörigkeit und der verwandtschaftlichen Beziehungen, was am Beispiel von *Microstonyx major* aus dem Alt-Pliozän Eurasiens etwas näher ausgeführt sei.

Die von Gervais (1848—1852) erstmals als *Sus major* beschriebene Art (= *Sus erymanthius* Roth und Wagner 1854) ist ein Angehöriger der sog. Hipparionfaunen und von zahlreichen Fundstellen Süd- und Südosteuropas, Vorder- und Ostasiens nachgewiesen. Durch diese Funde ist das Skelett fast vollständig bekannt. *Microstonyx major* ist ein sehr großwüchsiges Schwein, dessen Schädel vor allem durch die starke Verlängerung der Fazialregion und die außerordentlich kleinen Caninen gekennzeichnet ist. Diese Merkmale — zu denen jedoch noch verschiedene andere typische Kennzeichen kommen — waren für Pilgrim (1926) ausschlaggebend, *Sus major*, zusammen mit *Sus antiquus* und *Sus choeroides*, als eigene Gattung *Microstonyx* von *Sus* abzutrennen. Seitherige Untersuchungen an *Microstonyx major* haben zwar die generische Selbständigkeit bestätigt (Trofimov 1954), ohne daß jedoch dadurch die Zugehörigkeit zu den Suinae angezweifelt wurde, die eigentlich stets als selbstverständlich vorausgesetzt wurde. Die Zuordnung zu den Suinae schien durch den langen Fazialschädel, die Lage der Orbitae, die breite, flache Stirnfläche, die kräftigen Alveolarcristae und die Ausbildung der vorderen Prämolaren erwiesen. Auch die sehr stark verbreiterten Jochbögen wurden als Hinweis zur Zugehörigkeit zu den Suinae gewertet, sind sie doch bei *Hylochoerus* in ähnlicher Weise entwickelt und zeigen auch andere Angehörige der Suinae die Tendenz zur Jochbogenverbreiterung.

Erst die Entdeckung weitgehend vollständiger Schädel von *Hyotherium (palaeochoerus)* und von „*Sus*" *antiquus* aus dem Alt-Pleistozän haben zu wesentlichen neuen Erkenntnissen geführt und dadurch Korrekturen in taxonomischer Hinsicht erforderlich gemacht.

Bei „*Sus*" *antiquus* sind die Eckzähne durchaus „normal" ausgebildet, d. h. sie sind bei den ♂♂ nicht reduziert wie bei *Microstonyx major*. Auch fehlt „*Sus*" *antiquus* die für *M. major* typische Verlängerung des Fazialschädels und die Verlagerung der Orbitae nach hinten oben. Außerdem ist das Vordergebiß vollständig, I^3 und P$\frac{1}{1}$ sind nicht reduziert. Andererseits ist die Stirnfläche breit und flach, die Jochbögen zeigen die typische Verbreiterung und die für *M. major* kennzeichnende Incisura infraorbitalis (s. Thenius i. Druck) ist gleichfalls ausgeprägt. Da auch das Backengebiß — abgesehen von einer geringeren Kronenhöhe der Prämolaren — mit *M. major* weitgehende Übereinstimmung zeigt, schien die Zugehörigkeit der gleichfalls sehr großwüchsigen Art „*Sus*" *antiquus* zur Gattung *Microstonyx* trotz des Fehlens der von Pilgrim als typisch gewerteten starken Fazialschädelverlängerung und der Reduktion der Eckzähne gegeben. Beide „typischen" Merkmale sind lediglich als Spezialisationsmerkmale zu werten, die innerhalb der Gattung *Microstonyx* nur der Art *M. major* zukommen.

Andererseits zeigt jedoch auch *Hyotherium palaeochoerus* aus dem Alt-Pliozän Ähnlichkeiten durch eine Verbreiterung der Jochbögen und eine — allerdings schwächere — Incisura infraorbitalis. Der Fazialschädel dieser wesentlich kleineren Art ist allerdings kürzer, Hinterhaupt und Stirnfläche sind nicht verbreitert, der M^3 durch ein Talon nur schwach verlängert. Auf Grund der erwähnten Übereinstimmungen in den abgeleiteten (apomorphen) Merkmalen (Incisura infraorbitalis, Jochbogenverbreiterung) ist ein phylogenetischer Zusammenhang zwischen (miozänen) *Hyotherium*-Arten und *Microstonyx* anzunehmen. Freilich läßt sich über die generische Zuordnung von „*Sus*" *anti-*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

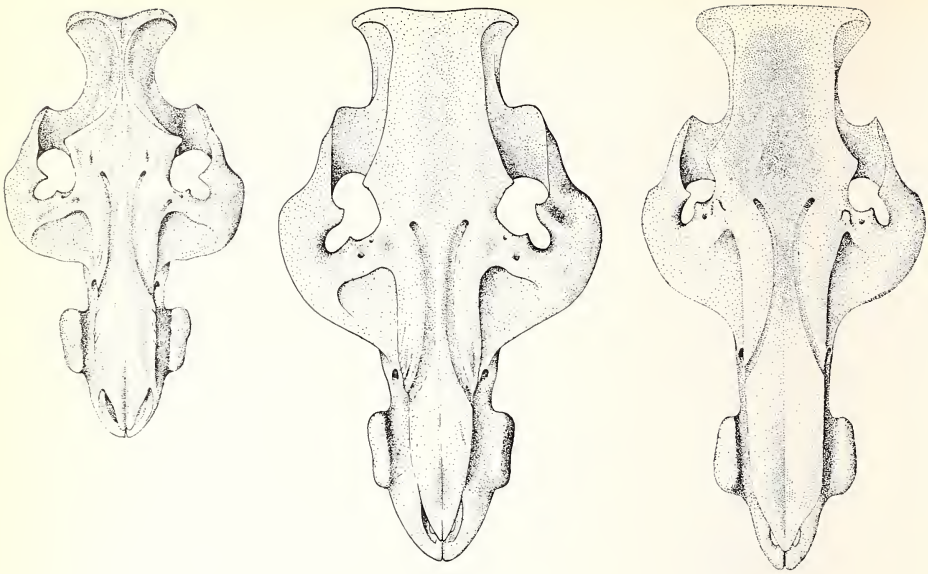


Abb. 4. Evolution des Schädels (Dorsalansicht) innerhalb der Hyotheriinae. Figuren wie in *Abb. 3.* Beachte relative Verkleinerung der Orbita und breite Stirnfläche bei *Microstonyx.* (Maßstäblich verkleinert)

quus (ob *Hyotherium* oder *Microstonyx)* diskutieren. Wenn auch keine Reduktion der Caninen bei „*Sus*" *antiquus* feststellbar ist, so erscheint doch mit der Verbreiterung von Hinterhaupt und Stirnfläche ein neuer „trend" eingeleitet, der — zusammen mit der Großwüchsigkeit — den *Microstonyx*-Stamm vom gleichaltrigen (altpliozänen) *Hyotherium palaeochoerus* wesentlich unterscheidet, zumal es sich um einen Merkmalskomplex handelt, der nicht durch die Größenzunahme erklärt werden kann. Wie dem hinsichtlich „*Sus*" *antiquus* auch sei, machen diese engen morphologischen Beziehungen eine Zuordnung der Gattung *Microstonyx* zu den Hyotheriinen notwendig. *Microstonyx major* ist ein spezialisierter Angehöriger der Hyotheriinae und nicht der Suinae. Die für *Microstonyx* typischen Merkmale sind bei den Suiden in dieser Kombination unbekannt. Die Übereinstimmung durch die Fazialschädelverlängerung, die Reduktion von $P\frac{1}{1}$ und I^3, die Verlagerung der Orbitae und die Verbreiterung der Stirnfläche sind zweifellos als Parallelerscheinungen zu den Suinae zu werten.

So sind bei *Hylochoerus* zwar auch die Jochbögen und die Stirnfläche verbreitert, die Orbitae stark nach hinten oben verschoben und die vorderen P bzw. der I^3 reduziert, doch sind die Caninen exzessiv vergrößert, es fehlen die Alveolarcristae und eine kräftige Rüsselmuskulatur ebenso wie etwa die Incisura infraorbitalis. Weiter ist das Molarengebiß brachyodont und funktionell lophodont und in Zusammenhang damit das Kiefergelenk nicht weiter über das Niveau der Zahnreihen erhoben. Während die *Microstonyx*-Arten richtige Wühler waren, wühlt *Hylochoerus meinertzhageni* überhaupt nicht (Mohr 1960, Frädrich 1968).

Damit sind nur einige funktionelle Zusammenhänge zwischen Schädelgestalt und Ernährung aufgezeigt, die auch bei anderen rezenten Suidenarten auftreten. Die Verbreiterung der Stirnfläche steht vermutlich mit bestimmten Verhaltensweisen in Korrelation (innerartliche Stirnkämpfe), und die Reduktion der Caninen läßt sich mit der Art des Sozialverbandes in Verbindung bringen.

Die Vergrößerung der Eckzähne steht nicht, wie verschiedentlich angenommen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

wird, mit der zunehmenden Wühltätigkeit in Zusammenhang, sondern ist bei den Suiden zweifellos mit dem Sozialverhalten gekoppelt. Wäre allein die Wühltätigkeit ausschlaggebend, so müßten die Caninen bei den *Sus-Arten* wesentlich kräftiger sein, bei *Hylochoerus* hingegen klein und reduziert. Das Wühlen erfolgt hauptsächlich mit der Schnauze, und die Oberkiefereckzähne werden nur zusätzlich verwendet. Die spitzigen und scharfkantigen Mandibulareckzähne dienen sowohl zur Verteidigung als auch bei innerartlichen Auseinandersetzungen als Waffen. Demgegenüber sind die vergrößerten Oberkiefercaninen primär Imponierorgane, was auch den Geschlechtsdimorphismus erklärt und in Zusammenhang mit der Art der Sozialverbände verständlich erscheint.

Die Suiden leben — abgesehen von vorübergehenden Zusammenrottungen der Bartschweine *(Sus barbatus)* bei Wanderungen — praktisch in Familienverbänden, die neuweltlichen Pekaris hingegen in größeren Herden. In Zusammenhang damit steht auch der fehlende Sexualdimorphismus im Caninengebiß bei den Pekaris.

Damit sei aber wieder auf *Microstonyx major* zurückgekommen. Diese Art ist bisher nur aus altpliozänen Hipparionfaunen bekannt geworden. Die Begleitfauna setzt sich — soweit ökologisch beurteilbar — aus Savannenformen zusammen, der Lebensraum von *Microstonyx major* dürfte ökologisch mit dem von *Phacochoerus* zu vergleichen sein. Mit dieser Feststellung steht auch die Tatsache in Einklang, daß die Backenzähne von *M. major* oft außerordentlich stark abgekaut sind. Weiter spricht das durchaus nicht seltene Vorkommen in den Hipparionfaunen für die einstige Häufigkeit, so daß die Annahme, daß *M. major* in größeren Verbänden (Herden) lebte, durchaus nicht von der Hand zu weisen ist. Die Richtigkeit dieser Annahme vorausgesetzt, wäre damit das Herdenleben als eigentliche Ursache für die Reduktion der Caninen anzusehen.

Der *Microstonyx*-Stamm ist im Pliozän ohne Nachkommen ausgestorben, was mit dem Auftreten von Konkurrenten bzw. der nicht geglückten ökologischen Einnischung in den Savannenbiotop erklärt werden kann. Letzteres kann mit der mangelnden Hypsodontie der Backenzähne begründet werden, die als Voraussetzung für savannenbewohnende Grasfresser gilt. Erst mit den Phacochoerinen ist den Suiden die dauernde „Eroberung" der Savannenlandschaft gelungen.

Demgegenüber ist *Microstonyx antiquus* auf Grund des Vorkommens und der Begleitfauna (Fauna vom Eppelsheimer Typ) eine Waldform gewesen, wie dies etwa auch für *Hyotherium palaeochoerus* anzunehmen ist. *Microstonyx antiquus* und *major* schließen sich ökologisch und auch räumlich aus (vgl. auch Hünermann 1968, 1969). Die gegenseitige Altersstellung der Fundschichten der beiden Arten ist noch nicht definitiv zu beurteilen, doch scheint *Microstonyx antiquus* im wesentlichen auf das ältere Alt-Pliozän, *M. major* auf das mittlere und jüngere Alt-Pliozän beschränkt gewesen zu sein.

Die Evolution des Gehirns hat Kruska (1970) an Hand der rezenten Suiden in einer erst nach Niederschrift des Manuskriptes bekannt gewordenen Arbeit aufgezeigt. *Babyrousa* verhält sich durch die großen Bulbi olfactorii, den großen Anteil des Palaeopalliums, die geringe Furchung der Hemisphären und die fehlende Überlappung des Cerebellums am primitivsten, *Sus* und *Phacochoerus* am evoluiertesten, während *Hylochoerus* einen eigenen Typ repräsentiert.

Mit diesen Beispielen sind die wesentlichen evolutiven morphologischen „trends" und z. T. auch ihre ethologische Beurteilung aufgezeigt worden. Soweit auf Grund der Korrelation zwischen morphologischen Merkmalen und dem Verhalten anzunehmen ist, dürfte es auch bei den Verhaltensweisen zu Parallelentwicklungen gekommen sein, indem etwa Stirnkämpfe unabhängig voneinander nicht nur bei *Hylochoerus* und *Phacochoerus*, sondern auch bei *Microstonyx* aufgetreten sind.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Die Evolution und Verbreitungsgeschichte der Suiden

Gemäß der oben gegebenen taxonomischen Gliederung seien die einzelnen Unterfamilien mit ihren verschiedenen Stammlinien besprochen.

Die geologisch ältesten und auch ursprünglichsten Suiden sind aus dem Mittel-Oligozän Europas bekannt und als *(Pro-)Palaeochoerus* beschrieben worden. Es sind kleine Arten mit primitivem Schädelbau (Fazialschädel kürzer als „Hirn"schädel, Orbitae in Schädelmitte, Jochbogen nicht verbreitert, keine Alveolarcristae), einfachem, vollständigen Gebiß (brachyodonte bunodonte Backenzähne, bewurzelte, senkrecht eingepflanzte Caninen, nicht weiter differenzierte Schneidezähne) und — zumindest bei den primitivsten Arten — fünfzehigen Vorderextremitäten. Bemerkenswert ist, daß *Palaeochoerus* in Europa im älteren Miozän von *Hyotherium* abgelöst wird, in Südasien jedoch praktisch unverändert neben zahlreichen spezialisierten Suiden bis in das Pliozän persistierte (Colbert 1935).

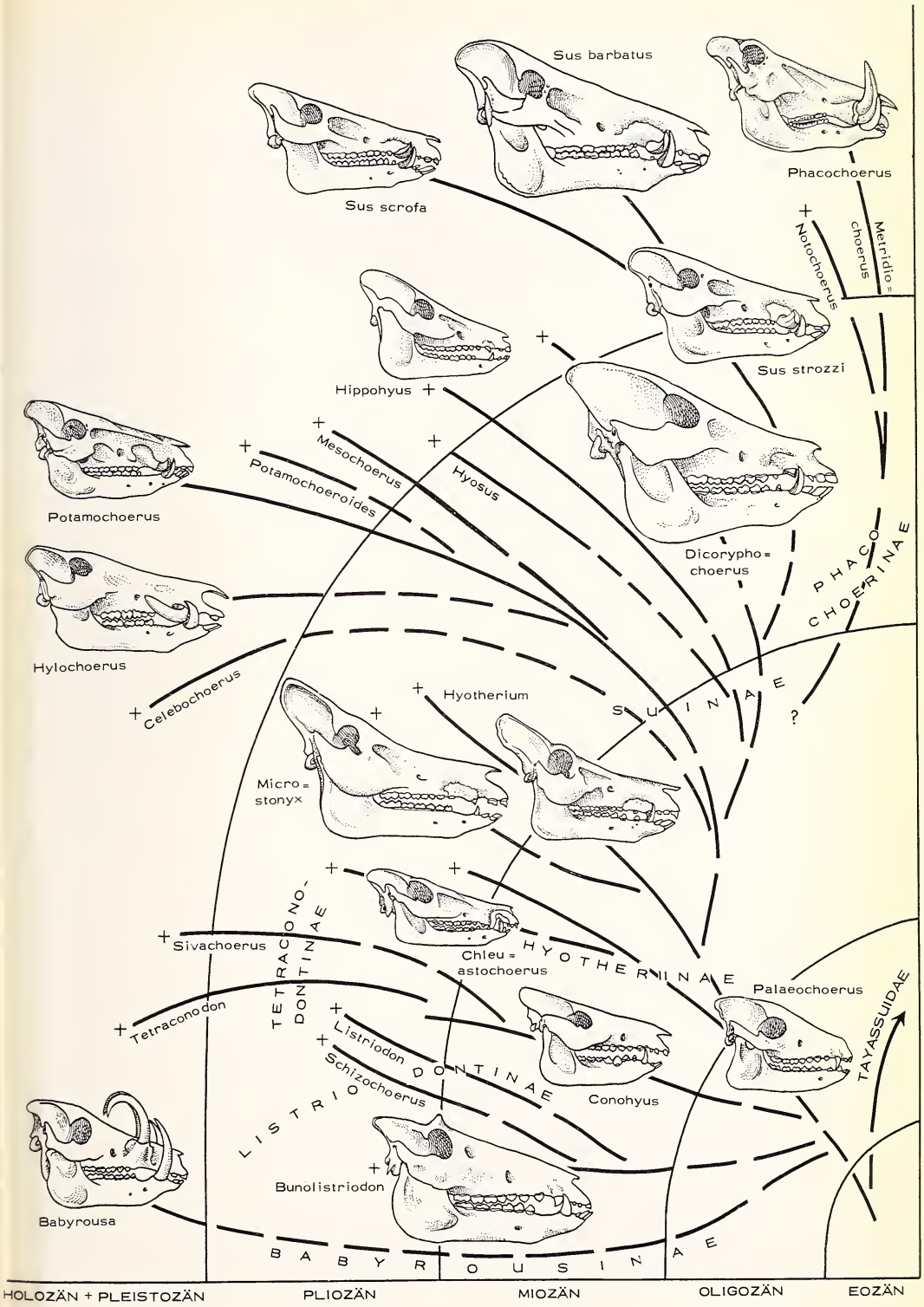
Die Gattung *Palaeochoerus* wird allgemein als Wurzelgruppe der Suiden angesehen, was sowohl morphologisch als auch aus Altersgründen möglich erscheint. Allerdings muß für einzelne Stämme (Listriodontinae, Tetraconodontinae und Babyrousinae) mit einer bereits im Oligozän erfolgten Abspaltung und damit mit einer primären Radiation gerechnet werden (Abb. 5).

Aus *Palaeochoerus* hat sich *Hyotherium* des Mio-Pliozän entwickelt. Bei *Hyotherium* kommt es, abgesehen von einer Größenzunahme, zur Verlängerung des Fazialschädels, Verbreiterung der Jochbögen, Entstehung der Incisura infraorbitalis und zur Bildung kräftiger Alveolarcristae und deutlicher Ansatzstellen für die Rüsselmuskulatur. Weiter ist das Hinterhaupt erhoben, so daß der „Hirn"schädel — mangels ausgedehnter Stirnhöhlen — mit dem Fazialschädel einen leichten Knick bildet. Das Nasen-Stirnprofil ist dadurch leicht konkav, ohne daß jedoch eine Oberkieferelevation vorliegt, wie sie von hochspezialisierten Hausschweinen bekannt ist (Thenius i. Druck). Der Hirnschädel ist relativ schmal und durch eine Sagittalcrista gekennzeichnet. Die C. sup. zeigen die beginnende Torsion, sind jedoch bewurzelt. Mit der Fazialschädelverlängerung kommt es auch zur Bildung von Diastemata im Bereich der vorderen Prämolaren. Das Gebiß ist vollständig.

Wie bereits auf Seite 329 erwähnt, bildet die Gattung *Microstonyx* aus dem Alt-Pliozän einen evoluierten Abkömmling miozäner Hyotherien. *Microstonyx major* ist als Endform durch die starke Verlängerung des Fazialschädels, die Verschiebung der Orbitae und die stark reduzierten Caninen gekennzeichnet (s. Tabelle, S. 338), doch kann *Microstonyx antiquus* als *morphologische* Übergangsform von *Hyotherium* zu *Microstonyx major* angesehen werden. Zu den sonstigen Kennzeichen dieser Art zählen das konkave Stirn-Nasenprofil, die Incisura infraorbitalis, die noch stärker ausladenden und ventral bis auf die Höhe der Backenzahnreihe reichenden Jochbogen, die lange und flache Unterkiefersymphyse und die Reduktion von $P\frac{1}{1}$ und I^3. Weiter kommt es zu einer Erhöhung des Ramus ascendens mandibulae und damit zu einer für den Kauvor-

Abb. 5. Die vermutlichen stammesgeschichtlichen Beziehungen innerhalb der Suidae. Unter den rezenten Schweinen stehen die Hirscheber *(Babyrousa)* völlig isoliert und die Warzenschweine *(Phacochoerus)* sind die spezialisiertesten Suiden. Die Wurzelgruppe bilden die Hyotheriinae mit *(Pro-)Palaeochoerus.* Durch primäre Radiation im Oligozän entstanden die Babyrousinae, Listriodontinae und Tetraconodontinae. Sekundäre Radiationen im Jungtertiär führten zur Entstehung der Suinae und Phacochoerinae. Unter den Suinae lassen sich mehrere Stämme mit verschiedenen Linien unterscheiden. Die Potamochoerini mit *Potamochoerus* und *Hylochoerus* als rezenten, mit *Celebochoerus, Potamochoeroides* und *Mesochoerus* als ausgestorbenen Gattungen, die plio-pleistozänen Hippohyini (mit *Hyosus* und *Hippohyus* = *Sivahyus)* und die Suini mit *Dicoryphochoerus* und *Sus. Microstonyx* aus dem Jungtertiär ist die hochspezialisierte Endform der Hyotheriinae. Verlängerung des Fazialschädels, Verlagerung der Orbitae und Torsion samt Hypsodontie der Maxillarcaninen als Parallelerscheinungen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

gang etwas günstigeren, höheren Lage des Kiefergelenkes. Das hohe Hinterhaupt ist stark verbreitert. *Microstonyx major* ist die im Pliozän wieder ausgestorbene Endform des *Microstonyx*-Stammes, der den Versuch gemacht hat, Savannengebiete zu „erobern".

Die Urheimat des *Microstonyx*-Stammes ist noch nicht endgültig festzulegen. Wenn auch durch *M. antiquus* die bisherige morphologische Lücke zwischen *Hyotherium* und *M. major* weitgehend geschlossen wurde und damit die autochthone Natur wahrscheinlich gemacht ist, so läßt sich eine Entstehung in Afrika und die im späten Miozän bzw. ältesten Pliozän erfolgte Einwanderung nach Europa nicht ausschließen. Dies wird erst nach einer Bearbeitung der miozänen Suiden Ostafrikas möglich sein.

Gegenüber *Microstonyx major* als außerordentlich hoch spezialisierter Art verhält sich *Chleuastochoerus* aus dem Alt-Pliozän Ostasiens in mancher Hinsicht primitiver (Fazialschädellänge, vollständiges Gebiß, M^3 mit schwachem Talon, geringere Jochbogenbreite, schmale Occipitalfläche, niedriges Hinterhaupt), in anderer wieder sogar spezialisierter (Schnauzenregion mit besonders breiten, bogenförmigen Alveolarcristae, schlanke Extremitäten mit stark reduzierten Seitenzehen). Das Nasen-Stirn-Profil ist leicht konvex. Nach Pearson (1928:75) steht *Chleuastochoerus* dem oligozänen *Palaeochoerus* am nächsten, doch ist es die Endform eines sonst unbekannten Stammes, der bereits im Miozän neben *Hyotherium* existierte.

Von den Babyrousinae mit den Hirschebern *(Babyrousa)* von Celebes und den Nachbarinseln (Buru, Togean- und Soela-Inseln) war bereits auf S. 326 die Rede. Sie zeigen eine Mischung primitiver und spezialisierter Merkmale, die zusammen mit der geographischen Verbreitung für einen langen stammesgeschichtlichen Eigenweg dieser Gattung sprechen. Der Schädel zeigt — abgesehen von den Eckzähnen und dem relativ kürzeren, höheren und voluminöseren „Hirn"schädel — durch die schmale Schnauze und die schmalen, nicht verbreiterten Jochbögen Anklänge an *Palaeochoerus*. Die wenigen pleistozänen Fossilfunde aus Celebes und Buru geben in phylogenetischer Hinsicht keine zusätzlichen Hinweise. Auch beim Hirscheber macht sich der Sexualdimorphismus in der Ausbildung der Oberkiefereckzähne besonders stark bemerkbar. Es sind zweifellos Imponierorgane, die nach Mohr (1960) auch beim lebenden Tier nur locker in den Alveolen sitzen und schon deshalb bzw. auch wegen der Form und Sprödigkeit wohl kaum als Waffen verwendet werden dürften.

Mit den Listriodonten ist eine weitere Gruppe von Suiden genannt, deren Schädel- und Gebißmerkmale von den übrigen Schweinen abweichen. Die geologisch ältesten Listriodonten stammen aus altmiozänen (burdigalischen) Ablagerungen Afrikas und Europas. Es sind mittelgroße Formen *(Bunolistriodon = „Libycochoerus"*; Arambourg 1933, 1961) mit verlängertem Fazialschädel[4], vollständigem bunodonten und brachyodontem Backenzahngebiß, schaufelförmig verbreiterten mittleren I sup., bewurzelten, gekrümmten und mit Schmelzbändern versehenen Maxillarcaninen, in vertikaler Richtung stark verbreiterten Jochbögen praktisch fehlenden Alveolarcristae und — einmalig unter den Suiden — mit mehr oder weniger konischen knöchernen Fortsätzen über den Orbitae (Arambourg 1963). Damit zählen die Listriodonten in dieser Hinsicht zu den spezialisiertesten Suiden überhaupt. Bemerkenswert ist diese hohe Spezialisierung, die bereits im Alt-Miozän erreicht war. Die Extremitäten waren relativ schlank, die beiden Seitenzehen voll ausgebildet, aber relativ schwach.

Wie bereits Arambourg (1963) nachgewiesen hat, ist *Kubanochoerus* aus dem Mittel-Miozän des Kaukasus (Gabunia 1960) mit *Bunolistriodon* kongenerisch und als jüngeres Synonym dieser Gattung einzuziehen.

[4] Genaue Verhältniswerte lassen sich nicht angeben, da das Hinterhaupt der bisher bekannt gewordenen Arten beschädigt ist. Dennoch kann gesagt werden, daß das Hinterhaupt kurz ist (Arambourg 1963).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Diese bunodonten Listriodonten waren im Miozän in Afrika und Eurasien weit verbreitet. Da *Bunolistriodon* bereits in typischer Form im Burdigal auftritt, aus prämiozänen Ablagerungen Eurasiens jedoch keine direkten Stammformen bekannt sind, nimmt ARAMBOURG (1963) eine Entstehung in Afrika an. Bei *B. robustus* aus dem Mittel-Miozän des Kaukasus sind die knöchernen Schädelfortsätze etwas länger als bei *B. massai* aus dem Burdigal und erinnern dadurch etwas an jene primitiver Giraffiden.

Bei *Schizochoerus* kommt es durch die Ausbildung von Leisten und Kämmen an den Molarenhöckern zur Semilophodontie bzw. Semiselenodontie, doch sind die Incisiven nicht spatelförmig verbreitert, sondern *sus*-ähnlich gestaltet und damit primitiver. Die ser Stamm ist mit *Schizochoerus michali* erstmalig im Jung-Miozän nachgewiesen. Mit *Sch. vallesensis* aus dem Alt-Pliozän verschwindet diese aus Süd- und Osteuropa sowie Kleinasien nachgewiesene Linie wieder.

Auch *Listriodon* bildet eine eigene, durch mehrere Arten *(L. splendens, L. pentapotamiae)* aus dem Miozän und Alt-Pliozän Eurasiens bekannte Linie, die zwar gleichfalls einen langen Fazialschädel besitzt, deren Molaren jedoch bilophodont sind. Durch die Bilophodontie erinnert das Gebiß stark an Tapire. *Listriodon* läßt sich von alt- bis mittelmiozänen *Bunolistriodon*-Formen ableiten.

Bemerkenswert ist für die Listriodonten die bereits im Alt-Miozän erreichte große Fazialschädellänge, die innerhalb der übrigen Suiden nicht vor dem Pliozän erreicht wird (s. Tabelle, S. 339).

Für die Tetraconodotinen ist die Verdickung und Vergrößerung der $P\frac{3}{3}$ und $P\frac{4}{4}$ kennzeichnend. Mit *Conohyus betpakdalensis* erstmalig im jüngeren Oligozän Mittelasiens (Kasachstan) nachgewiesen (TROFIMOV 1949), kommt es im Plio-Pleistozän zur Entstehung richtiger Riesenformen *(Tetraconodon, Sivachoerus)*, bei denen eine allometrische Vergrößerung der beiden Prämolarenpaare feststellbar ist. *Conohyus* steht morphologisch *Hyotherium* nahe, weicht jedoch durch die vergrößerten Prämolaren ab. Dies und das zeitliche Auftreten macht eine Ableitung von *Hyotherium* unmöglich. Der Fazialschädel ist nur schwach verlängert, die Jochbögen sind verbreitert, eine Incisura infraorbitalis fehlt. *Tetraconodon* und *Sivachoerus* lassen sich nach COLBERT (1935) beide von jungmiozänen bzw. altpliozänen *Conohyus*-Formen ableiten. Bei *Tetraconodon* war allerdings die Evolutionsgeschwindigkeit größer als bei *Sivachoerus*.

Ob das Entstehungszentrum der Tetraconodontinen in Asien oder Afrika gelegen ist, kann derzeit noch nicht entschieden werden. Die einstige (bekannte) Verbreitung umfaßte jedenfalls Nordafrika *(Sivachoerus)*, Europa *(Conohyus)*, Mittel- und Südasien *(Conohyus, Tetraconodon* und *Sivachoerus)*. PILGRIM (1925) und auch TOBIEN (1936) vermuten eine Entstehung der Tetraconodontinae in Afrika und deren Einwanderung in Südasien. Wenn diese Annahme zwar auf Grund der bisherigen Fossildokumentation nicht auszuschließen ist, so erscheint doch die umgekehrte Ausbreitung wahrscheinlicher. Eine endgültige Entscheidung ist erst von weiteren Fossilfunden aus dem Mio-Pliozän Ostafrikas zu erwarten.

Die Tetraconodontinen starben im Pleistozän (Pinjor) mit den Großformen *Tetraconodon magnus* und *Sivachoerus giganteus* aus.

Die Suinae, die gegenwärtig durch *Potamochoerus, Hylochoerus* und *Sus* vertreten werden, erscheinen erstmalig im jüngeren Miozän. Die wichtigsten Evolutionstendenzen wurden bereits auf Seite 327 erwähnt. Nach der unterschiedlichen Merkmalskombination lassen sich die Potamochoerini, Hippohyini und Suini unterscheiden.

Die auf das Plio-Pleistozän Asiens beschränkten Hippohyini zeigen neben ursprünglichen Merkmalen (z. B. geringe Körpergröße, kaum verlängerter Fazialschädel, schwache Alveolarcristae, starke Sagittalcrista) Spezialisationserscheinungen (z. B. kräftige Hypsodontie und kompliziertes Schmelzfaltenmuster der Molaren, Stellung der Mandibular-Incisiven, stark verbreiterte Jochbögen), die sie als eigenen Zweig auswei-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

sen. Mit *Sivahyus (? = Hyosus;* nach Colbert [1935] wahrscheinlich kongenerisch mit *Sivahyus)* und *Hippohyus* sind zwei parallele Linien zu unterscheiden, von denen die letztere erst im Pleistozän ausstirbt. Die Hypsodontie führt jedoch nicht wie bei den Phacochoerinen zur Säulenzähnigkeit und ist auch mit keiner zusätzlichen Verlängerung der $M\frac{3}{3}$ verbunden. Nach Lydekker steht die Hypsodontie und die Steilstellung der Incisiven mit dem „peculiar grazing habit" in Korrelation.

Innerhalb der Potamochoerini lassen sich gleichfalls mehrere parallele Linien unterscheiden, deren Fossildokumentation allerdings noch zu wünschen übrig läßt. Wie bereits Colbert (1935) mit Recht darauf verweist, bilden die *Potamochoerus*- und die *Sus*-Gruppe zwei parallele Stämme, deren Trennung erst im Miozän erfolgte. Die von Pilgrim (1926) angenommene Aufspaltung im Eozän beruht auf einer Überbewertung der P_4-Struktur. *Potamochoerus* verhält sich im Backengebiß — abgesehen von der Reduktion der $P\frac{1}{1}$ — etwas ursprünglicher als *Sus,* auch die Fazialschädelverlängerung wird von *Sus*-Arten übertroffen. Dafür kommt es zur Verbreiterung der Jochbögen und zur Vergrößerung der Alveolarcristae. Mit Pilgrim und Colbert kann jedoch *Potamochoerus* von *Propotamochoerus* aus dem südasiatischen Jungtertiär abgeleitet werden. Allerdings existierten bereits im Jungtertiär mehrere Linien, wie etwa *Postpotamochoerus* aus dem Pliozän (Thenius 1950), *Celebochoerus* und *Propotamochoerus* selbst aus dem Pleistozän dokumentieren (Hooijer 1954). *„Nyanzachoerus" kanamensis* aus dem Villafranchium Ost-Afrikas ist nach Arambourg (1969) ein Angehöriger der *Propotamochoerus*-Linie, die mit dieser Form nach ihrer im Pliozän erfolgten Einwanderung in Afrika endgültig ausgestorben sein dürfte.

Außer diesen Linien sind auch noch *Potamochoeroides, Mesochoerus (= Omochoerus)* und *Hylochoerus* zu nennen. Während bei *Potamochoeroides* aus dem Pleistozän Südafrikas (Ewer 1958 a) der Schädel eine Hebung des Kiefergelenkes erkennen läßt, ist bei *Mesochoerus* aus dem afrikanischen Plio-Pleistozän ein „trend" zur Verlängerung der $M\frac{3}{3}$ durch zusätzliche Höcker und zur Hypsodontie sowie zur Reduktion der Prämolaren vorhanden. Wie jedoch Arambourg (1948) hervorhebt, ist *Omochoerus (= Mesochoerus)* ein spezialisierter Potamochoerine und kein primitiver Phacochoerine. Dies gilt auch für *Hylochoerus meinertzhageni,* das zentralafrikanische Riesenwaldschwein, das wiederum durch eine andere Merkmalskombination gekennzeichnet ist.

Wie bereits Arambourg (1948) feststellt, dürfte *Sus phacochoeroides* aus dem Alt-Pliozän Algeriens (Thomas 1884) zu *Omochoerus (= Mesochoerus)* gehören. Dadurch ist diese Linie auch im Pliozän dokumentiert.

Hylochoerus ist keine Übergangsform zu *Phacochoerus.* Wie Ewer (1958) gezeigt hat, sind gewisse Ähnlichkeiten im Schädelbau und im Vordergebiß (Reduktion von Incisiven und Prämolaren, Vergrößerung der C sup.) nur Parallelbildungen. So zeigen die funktionell lophodonten Molaren weder den „trend" zur Verlängerung noch zur Hypsodontie. *Hylochoerus* ist ein Weichpflanzenfresser mit rein vertikalen, quetschenden Kieferbewegungen, *Phacochoerus* dagegen mehr Gras- und Wurzelfresser mit seitlichen und kauenden Kieferbewegungen. Bei *Hylochoerus* ist keinerlei Anzeichen einer Erhöhung des Kiefergelenkes vorhanden. Die Verlängerung des Fazialschädels, die Verlagerung der Orbitae und die breite Stirnfläche sind nur Parallelentwicklungen, wie auch sonstige Unterschiede beider Gattungen erkennen lassen. *Hylochoerus* war im Pleistozän weiter verbreitet als gegenwärtig (Leakey 1965), wenn auch einzelne *„Hylochoerus"*-Arten (z. B. *H. grabhami = Omochoerus, H. euilus = Notochoerus;* siehe Arambourg 1943) zu anderen Gattungen gehören. Die pleistozänen Formen sind — wie fast allgemein — robuster als die rezenten (Leakey 1958).

Die Potamochoerini sind gegenwärtig auf Afrika und Madagaskar beschränkt. Madagaskar wurde zweifellos erst im Pleistozän erreicht. Wenn auch die Fossildoku-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

mentation eher für einen Ursprung in Südasien spricht, ist doch die afrikanische Entstehung nicht auszuschließen, wie dies auch für andere paläotropische Elemente gilt.

Bei der zu *Sus* führenden Linie bleibt das Gebiß vollständig, die Molaren zeigen jedoch die Tendenz zur Verlängerung, die Prämolaren zur leichten Hochkronigkeit und zur schneidenden Differenzierung. Der Fazialschädel wird stark verlängert, der verrucose C inf. wird vom scrofischen abgelöst, so daß *S. verrucosus* sich nach dem Schädel und Gebiß primitiver verhält als *S. scrofa*. Demgegenüber ist nach der Entwicklung der Gesichtswarzen *Sus verrucosus* eindeutig spezialisierter.

Die Gattung *Sus* wird durch Colbert (1935) und Hünermann (1968) von *Dicoryphochoerus* abgeleitet. Nach Pilgrim (1926) bildet *Dicoryphochoerus* jedoch einen eigenen Stamm mit mehreren Linien. Da jedoch, wie Azzaroli (1954) mit Recht betont, die Zugehörigkeit zahlreicher auf *Dicoryphochoerus* bezogener Arten keineswegs sicher ist, sondern dies nur für die Typusart *(Sus titan)* gilt, ist *Dicoryphochoerus* auf jeden Fall als Endform eines eigenen Stammes anzusehen, die sich von den gleichaltrigen *Sus*-Formen deutlich unterscheidet. Damit ist allerdings eine gemeinsame Wurzelgruppe nicht ausgeschlossen. Daß *Dicoryphochoerus* nicht die Stammform von *Microstonyx* bildet, wurde bereits oben ausführlich begründet.

Arten der Gattung *Sus* sind erstmalig aus dem Pliozän nachgewiesen. Von *Sus minor* aus dem Pliozän läßt sich die phylogenetische Entwicklung über *Sus strozzi* aus dem Ältest-Pleistozän (Jung-Villafranchium) zu *Sus verrucosus* bzw. *Sus scrofa* verfolgen. Zahlreiche einst als eigene Arten bewertete rezente *Sus*-Formen sind, wie Kelm (1939) gezeigt hat, nur Unterarten von *Sus scrofa*, die von Westeuropa bis nach Ostasien verbreitet sind. Damit sind auch die Hausschweine domestizierte Formen einer einzigen Wildart (*Sus scrofa* einschließlich *S. vittatus*, *S. cristatus* usw.) (Herre 1958). *Sus scrofa* selbst erscheint erstmals im Altquartär mit *S. scrofa priscus* (Hünermann 1969). Aus dem Pleistozän (Pinjor) Südasiens sind mit *Sus falconeri* Großformen bekannt geworden, die durch die verlängerten Molaren, die Lage der Orbitae (hinter M^3) und das etwas erhobene Kiefergelenk Ähnlichkeiten mit *Phacochoerus* besitzen, die Colbert (1935) auf direkte verwandtschaftliche Beziehungen zurückführt. Das geringe geologische Alter und gleichaltrige Phacochoerinen aus Afrika zeigen, daß die Ähnlichkeiten nur Parallelerscheinungen sind. Gegenwärtig ist *Sus* mit drei bzw. vier Arten vertreten *(Sus scrofa, S. verrucosus* und *S. barbatus* sowie *S. „salvania")*[5].

Die Entstehung des *Sus*-Stammes ist zweifellos in Eurasien erfolgt. Nordafrika wurde erst im jüngeren Pleistozän erreicht *(Sus barbarus)*. Arten der Gattung *Sus* sind als Wildformen nicht südlich der Sahara gelangt[6]. Erst durch den Menschen ist *Sus* sowohl nach Afrika südlich der Sahara *(Sus scrofa senaarensis)* als auch nach Neuguinea gelangt.

Die Phacochoerinae sind die höchstspezialisierten Suiden. Trotz zahlreicher Fossilfunde ist ihre Herkunft noch nicht endgültig geklärt, da die vermeintlichen Stammformen *(Sus falconeri* bzw. der *Hylochoerus*-Stamm) sich als Parallelzweige erwiesen haben. Immerhin ist durch die bisherigen Fossilfunde dokumentiert, daß die Phacochoerinen auf dem afrikanischen Kontinent entstanden sind und praktisch kaum die Grenzen dieses Kontinentes überschritten haben. So war *Phacochoerus* im Pleistozän bis nach Nordafrika *(Ph. „mauritanicus"*; Pomel 1896) und bis Palästina verbreitet *(Ph. garrodae;* Bate 1934).

[5] Wie Herre (1962) gezeigt hat, ist das rezente Zwergschwein *(„Porcula" salvania)* kein Vertreter einer eigenen Gattung, sondern nur eine Zwergform von *Sus*. Dadurch sind auch die von Pilgrim (1926) angenommenen verwandtschaftlichen Beziehungen zur *Hyosus-Sivahyus*-Gruppe hinfällig.

[6] Wie bereits Arambourg (1943: 473, 1948) vermutet, ist *Sus limnetes* aus dem Pleistozän von Kaiso (Hopwood 1926) kein Angehöriger von *Sus*, sondern von *Potamochoerus (= Koiropotamus;* vgl. Hopwood & Hollyfield 1954).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Relation von Gehirn- zu Gesichtsschädel[1]

Gattung (Art)	geol. Alter	„Hirn"- : Fazialschädel	Werte nach
Palaeochoerus	Oligo-Miozän	100 : 80— 90	Filhol 1890
Tayassu	Holozän	100 : 105—130	Original
Conohyus	Miozän	100 : 110	Colbert 1935
Hippohyus	Pliozän	100 : 110	Pilgrim 1926
Dicoryphochoerus	Pliozän	100 : 115—120	Lydekker 1884
Hyotherium (palaeochoerus)	Pliozän	100 : 128	Original
Chleuastochoerus	Pliozän	100 : 130	Pearson 1928
Babyrousa	Holozän	100 : 130—145	Original
Sus (minor)	Pliozän	100 : 140	Azzaroli 1954
Microstonyx (antiquus)	Pliozän	100 : 145	Original
Bunolistriodon	Miozän	100 : ca. 165	Arambourg 1963
Sus (scrofa-barbatus)	Holozän	100 : 165—195	Original
Potamochoerus	Holozän	100 : 180—185	Original
Sus (strozzi)	Pleistozän	100 : 190	Azzaroli 1954
Hylochoerus	Holozän	100 : 200—210	Bouet u. Neuville 1931
Microstonyx (major)	Pliozän	100 : 200—220	Pavlow 1913
Phacochoerus	Holozän	100 : 220—230	Original

[1] Als Grenze zwischen Fazial- und „Hirn"schädel ist der Vorderrand der Orbitae angenommen. Der „Hirn"schädel ist auf gleiche Länge gebracht. Sämtliche Werte beruhen auf Schädeln adulter Individuen.

Die Häufigkeit von Phacochoerinen im Ältestpleistozän Afrikas und das Fehlen von Stammformen in Eurasien spricht für die Entstehung der Warzenschweine in Afrika. Eine endgültige Lösung ist von innerafrikanischen Pliozän-Funden zu erwarten.

Die zahllosen fossilen „Arten" und auch „Gattungen" beruhen vielfach auf Kieferfragmenten oder gar isolierten Zähnen und stellen meist nur verschiedene Abkauungsstadien einer oder weniger Arten dar. Das Fehlen vollständiger Schädel und die stark unterschiedlichen Abkauungsstadien der beim erwachsenen Tier praktisch allein in Funktion befindlichen hypsodonten $M\frac{3}{3}$ erschweren die taxonomische und phylogenetische Beurteilung der Fossilreste sehr.

Die Wurzelgruppe der Phacochoerinen ist zweifellos im Jungtertiär zu suchen, ist doch im Ältestquartär neben der Hauptlinie mit *Metridiochoerus* (= ? „*Tapinochoerus*" = „*Kolpochoerus*" = „*Pronotochoerus*"), die zu *Phacochoerus* führt, mit *Notochoerus* (= „*Gerontochoerus*") ein weiterer Stamm nachgewiesen, der mit Großformen noch im Pleistozän ausstirbt. *Notochoerus* ist durch die stärkere Reduktion des Vordergebisses und die überaus breite Stirnfläche, die sogar jene von *Hylochoerus* übertrifft und an die von *Microstonyx major* erinnert, höher spezialisiert als *Phacochoerus*. Demgegenüber repräsentiert *Metridiochoerus* durch die nur schwach hypsodonten Molaren ein primitiveres Stadium, bei bereits typischer Reduktion des Vordergebisses. Verschiedentlich gilt „*Tapinochoerus*" als Stammform von *Phacochoerus africanus* (Cooke 1949), doch gehört nach Ewer (1956) *Phacochoerus (Potamochoerops) antiquus* aus dem Altquartär Südafrikas auf Grund der Schädelstruktur eher in die Aszendenz von *Phacochoerus*.

Die Warzenschweine sind gegenwärtig richtige Savannenbewohner, die sich durch ihr Gebiß als Grasfresser ausweisen. Bemerkenswert ist, daß es im Extremitätenbau zu keinen Umbildungen gekommen ist. Abgesehen von der exzessiven Entwicklung der Maxillarcaninen, der Verlängerung des Fazialschädels und der Ausbildung von „Säulenzähnen" (columnar teeth) sind die Gesichtswarzen besonders kräftig und die Augen nicht nur stark nach hinten, sondern auch nach oben verschoben. Da die knöcherne

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Umrandung der Orbitae im Gegensatz zu den übrigen Suiden direkt teleskopartig ausgebildet ist, dürfte die Verlagerung der Augen nicht nur mit dem Wühlen, sondern auch — entsprechend der normalen Kopfhaltung — mit den besseren Sichtverhältnissen in Zusammenhang stehen. Jedenfalls ist den Suiden mit den Warzenschweinen die „Eroberung" von Savannenlandschaften endgültig geglückt.

Danksagung: Frau Dr. M. Mottl, Kustos am Museum für Geologie, Bergbau und Technik in Graz bin ich für leihweise Überlassung des Schädels von *Hyotherium palaeochoerus* zu Vergleichsstudien, Herrn Prof. Dr. M. Röhrs, Zoologisches Institut, Hannover, für die Einsichtnahme in die Korrektur der noch unveröffentlichten Arbeit von D. Kruska über die Evolution des Gehirns der Suina zu Dank verpflichtet. Beiden Genannten sei auch an dieser Stelle herzlichst gedankt.

Zusammenfassung

Ein Überblick über die Evolution und die Verbreitungsgeschichte zeigt die Plastizität dieser Paarhufergruppe sowohl in morphologisch-anatomischer aus auch ethologischer und ökologischer Hinsicht.

Ein Vergleich der ethologischen Evolution (innerartliche Kampfesweisen, Kopfzeichnung, Ausbildung von Imponierorganen) mit der Schädel- und Gebißevolution läßt den Mosaikmodus der stammesgeschichtlichen Entwicklung erkennen. Auf Grund von Fossilfunden werden insgesamt sechs Stämme (Hyotheriinae, Babyrousinae, Listriodontinae, Tetraconodontinae, Suinae und Phacochoerinae) mit zahlreichen Linien unterschieden.

Unter den rezenten Suiden stehen die Hirscheber *(Babyrousa)* völlig isoliert, *Hylochoerus* ist ein spezialisierter Angehöriger der Potamochoerini innerhalb der Suinae und keine Übergangsform zu *Phacochoerus,* welche die spezialisierteste rezente Suidengattung repräsentiert.

Erstmalig im Mittel-Oligozän durch primitive Formen *(Palaeochoerus)* nachgewiesen, erscheinen mit *Bunolistriodon* bereits im Alt-Miozän hochspezialisierte Suiden mit stark verlängertem Fazialschädel und knöchernen Schädelfortsätzen. Bei den Tetraconodontinae kommt es zur Vergrößerung von Prämolaren und zur Ausbildung von Riesenformen. Die Hyotheriinae sterben mit dem hochspezialisierten *Microstonyx major* im Pliozän aus, der im Schädelbau Parallelen zu *Phacochoerus* erkennen läßt, jedoch sein brachyodontes Backengebiß behält.

Innerhalb der Suinae kommt es unter den Potamochoerini im Plio-Pleistozän zur beginnenden Hypsodontie der Molaren *(Mesochoerus)*, für die Hippohyini *(Hyosus* und *Hippohyus)* ist das komplizierte Schmelzfaltenmuster der Molaren bei primitivem Schädelbau typisch und bei den Suini ist das vollständige, brachyodonte Gebiß mit einem spezialisierten Schädelbau (Verlängerung des Fazialschädels, Verschiebung der Orbita, Tendenz zur Erhöhung des Kiefergelenkes) gekoppelt.

Die Suiden sind in Eurasien entstanden. Eine primäre Radiation erfolgte im Oligozän, die zur Entstehung der Listriodontinae, Tetraconodontinae und Babyrousinae führte. Auf weitere Radiationen im Jungtertiär gehen die Fluß- und Waldschweine (Potamochoerini), die Wildschweine (Suini) und die Hippohyini sowie die Warzenschweine (Phacochoerinae) zurück.

Für die Listriodonten und Phacochoerinen ist die afrikanische, für die Tetraconodontinen, Babyrousinae und die *Hippohyus-Sus*-Gruppe die asiatische Entstehung anzunehmen, während die Herkunft der Potamochoerini (Südasien oder Afrika) diskutiert wird.

Summary

The evolution and the biogeography of the pigs
(Suidae, Artiodactyla, Mamm.)

A comparison between the evolution of skull, dentition and the behaviour (p. e. intraspecific fighting, cephalisation of display organs) point out the mosaic-modus of phylogenetical evolution. This mosaic-modus depends on the ± close correlation of the examined morphological organs to the environment, but the behaviour and its corresponding equivalents of habitus are in connection with the social life (territorial or non-territorial). Especially remarkable are the horns of the head of *Bunolistriodon* (= *„Kubanochoerus"*; Listriodontinae), a Late Tertiary suid.

About the recent and fossil Suidae six subfamilies (Hyotheriinae, Babyrousinae, Listriodontinae, Tetraconodontinae, Suinae and Phacochoerinae) are distinguished. The structural ancestral group are the Hyotheriinae with *Palaeochoerus* in the Oligocene, which may be considered as close to the stem form for all the Suidae.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

A primary adaptive radiation occurred in the Oligocene (Listriodontinae, Tetraconodontinae and Babyrousinae) out of secondary radiations in the Late Tertiary resulted the origin and the abundance of forms of the Suinae (with Potamochoerini, Hippohyini and Suini) and of the Phacochoerinae.

Under the recent Suidae, *Babyrousa babirussa* is the most primitive, *Phacochoerus aethiopicus* the most specialized.

Literatur

Arambourg, C. (1933): Mammifères miocènes du Turkana. Ann. Paléont. **22**, 123—146, Paris.

— (1943): Observations sur les suidés fossiles du Pléistocène d'Afrique. Bull. Mus. Hist. Natur. (2) **15**, 471—476, Paris.

— (1948): Contribution à l'étude géologique et paléontologique du bassin du Lac Rodolphe et de la basse vallée de l'Omo II. Paléontologie. Mission scient. de l'Omo 1932—1933. 1, Fasc. 3, 231—562, Paris.

— (1961): Note préliminaire sur quelques vertébrés nouveaux du Burdigalien de Libye. C. R. Soc. géol. France, 1961, 107—108, Paris.

— (1963): Le genre *Bunolistriodon* Arambourg 1933. Bull. Soc. géol. France (7) **5**, 903—911, Paris.

— (1969): Un suidé fossile nouveau du Miocène supérieur de l'Afrique du Nord. Bull. Soc. géol. France (7) **10**, 110—115, Paris.

Azzaroli, A. (1954): Filogenesi e biologia di *Sus strozzi* e di Sus minor. Palaeontographia Italica **48**, 41—76, Pisa.

Bate, D. M. A. (1934): A fossil wart-hog from Palestine Ann. Magaz. Natur. Hist. (10) *13*, 120—129, London.

Böker, H. (1937): Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere II. Biologische Anatomie der Ernährung. —XI + 258, Jena (G. Fischer).

Colbert, E. H. (1935): The phylogeny of the Indian Suidae and the origin of the Hippopotamidae. Amer. Mus. Novit. **799**, 1—24, New York.

Cooke, H. B. S. (1949): The fossil Suina of South Africa. Trans. Roy. Soc. S-Afr. **32**, 1—44, Cape Town.

Dehm, R. (1934): *Listriodon* im südbayerischen Flinz (Obermiozän). Cbl. Miner, B, 513—528, Stuttgart.

Ewer, R. F. (1956): The fossil suids of the Transvaal caves. Proc. Zool. Soc. London **127**, 527 to 544, London.

— (1958): Adaptive features in the skulls of African Suidae. Proc. Zool. Soc. **131**, 135—155, London.

— (1958 a): The fossil suidae of Makapansgat. Proc. Zool. Soc. Lond. **130**, 329—372, London.

Frädrich, H. (1965): Zur Biologie und Ethologie des Wasserschweines *(Phacochoerus aethiopicus* Pallas), unter Berücksichtigung des Verhaltens anderer Suiden. Z. Tierpsychol. **22**, 328 bis 393, Berlin.

— (1968): Schweine und Pekaris. — Grzimeks Tierleben **13**, 82—116, München (Kindler).

Frechkop, S. (1955): Ordre des Paraxoniens ou Artiodactyles (Paraxonia Marsh, 1884. — Artiodactyla Owen, 1898). Traité de Zool. **17**, Fasc. 1, 501—667, Paris (Masson et Cie.).

Gabunia, L. K. (1960): Kubanochoerinae, nouvelle sous-famille de porcs du Miocène moyen du Caucasus. Vertebrata Palasiatica **4**, 87—98, Peking.

Geist, V. (1966): The evolution of horn-like organs. Behaviour **27**, 175—214.

Gervais, P. (1848—1852): Zoologie et Paléontologie françaises (animaux vertébrés). Text u. Tafeln — Paris (A. Bertrand).

Haltenorth, Th. (1963): Die Klassifikation der Säugetiere 18. Artiodactyla. Handb. d. Zool. **8**, 1, 18, 1—167, Berlin (W. de Gruyter).

Herre, W. (1938): Zum Wandel des Rassebildes der Haustiere. Studien am Schädel des Berkshireschweines. Kühn-Archiv **50** (Fest-Schr.), 203—228, Berlin.

— (1958): Abstammung und Domestikation der Haustiere. Handb. Tierzüchtg. 1, 1—58, Berlin-Hamburg (Parey).

— (1962): Ist *Sus (Porcula) salvanicus* Hodgson, 1847 eine Stammart vom Hausschwein? Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. **76**, 265—281, Hamburg.

Hilzheimer, M., und Heck, L. (1925): Die Säugetiere 4. Paarhufer. Brehms Tierleben **13**, 1 bis 379, Leipzig (Bibliogr. Inst.).

Hoepen, E. C. N. van (1932): Vrystaatse Wilde Varke. Palaeont. Navorsing **2**, Heft 4 (Nasion. Mus. Bloemfontein). 39—62, Bloemfontein.

Hooijer, D. A. (1954): Pleistocene vertebrates from Celebes VIII. Dentition and skeleton of *Celebochoerus hoekereni* Hooijer. Zool. Verh. **24**, 1—46, Leiden.

Hopwood, A. T. (1926): Fossil Mammalia. — In: The Geology and Paleontology of the Kaiso Bone Beds. Occ. Papers Geol. Surv. Uganda Protect. **2**, 13—36, London.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Hopwood, A. T. and Hollyfield (1954): An annotated bibliography of the fossil mammals of Africa (1742—1950). Fossil Mammals of Africa **8**, 1—194, London (Brit. Mus.).

Hünermann, K. A. (1968): Die Suidae (Mammalia, Artiodactyla) aus den Dinotheriensanden (Unterpliozän-Pont) Rheinhessens (Südwestdeutschland). Schweizer. Paläont. Abh. **86**, 1 bis 96, Basel.

— (1969): Über den Leitwert der Suidae im europäischen Neogen. Eclogae geol. Helv. **62**, 715—730, Basel.

— (1969 a): *Sus scrofa priscus* Goldfuß im Pleistozän von Süßenborn bei Weimar. Paläont. Abh. A, **3**, 3/4, 611—616, Berlin.

Hussain, S. T. (1969): Revision of *Hipparion* (Equidae, Mammalia) from the Siwalik Hills of Pakistan and India. Proefschrift, 1—126, Utrecht.

Kelm, H. (1938): Die postembryonale Schädelentwicklung des Wild- und Berkshire-Schweines. Z. Anat. und Entw.gesch. **108**, 499—559, Berlin.

— (1939): Zur Systematik der Wildschweine. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. **43**, 362—369, Berlin.

Koopman, K. F. (1967): Artiodactyls. In: Anderson, S. & J. Knox Jones (eds.): Recent mammals of the World, 385—406, New York (The Ronald Press Comp.).

Kruska, D. (1970): Über die Evolution des Gehirns in der Ordnung Artiodactyla Owen, 1848, insbesondere der Teilordnung Suina Gray, 1868. Z. Säugetierkunde **35**, 214—238.

Lambertin, N. (1939): Schädel des deutschen Edelschweines und veredelten Landschweines. Z. Anat. **109**, 693—789.

Leakey, L. S. B. (1958): Some East African Pleistocene Suidae. Fossil mammals of Africa **14**, 1—133, London (Brit. Mus. N. H.).

— (1965): Olduvai gorge 1951—1961. I. A preliminary report on the geology and fauna. XIV + 118 Cambridge (Univ. Press).

Lydekker, R. (1884): Indian Tertiary and Post-Tertiary Vertebrata. II. Siwalik and Narbada bunodont Suina. Palaeont. Indica (10), **3**, 35—104, Calcutta.

Matthew, W. D. (1929): Critical observations upon Siwalik mammals. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. **56**, 437—560, New York.

Mohr, E. (1960): Wilde Schweine. Die Neue Brehm-Bücherei **247**, 1—156, Wittenberg.

Mottl, M. (1966): Ein vollständiger *Hyotherium palaeochoerus*-Schädel aus dem Altpliozän (Pannon) Südost-Österreichs. Mitt. Mus. Bergbau, Geol. u. Technik **28**, 73—101, Graz.

Nathusius, H. v. (1864): Vorstudien für die Geschichte und Zucht der Hausthiere, zunächst am Schweineschädel. XI + 186 + Atlas 1—24, Tf. I—VI, Berlin (Wiegand & Hempel).

Nikolov, I., und Thenius, E. (1967): *Schizochoerus* (Suidae, Mammalia) aus dem Pliozän von Bulgarien. Ann. Naturhist. Mus. **71**, 329—340, Wien.

Pearson, H. S. (1928): Chinese fossil suidae. Palaeont. Sinica C, 5, **5**, 1—75, Peking.

Pilgrim, G. E. (1925): The migration of Indian mammals. Proc. 12. Indian Sci. Congr. Sect. Geol., 200—218.

— (1926): The fossil suidae of India. Palaeont. Indica n. s. **8**, No. 4, 1—65, Calcutta.

Pomel, A. (1896): Les suilliens, Porciens. Carte géol. Algérie Paléont., Monogr., 1—39, Alger.

Portmann, A. (1959): Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere. 2. Aufl., 1—337, Basel (Schwabe).

— (1960): Die Tiergestalt. Studien über die Bedeutung der tierischen Erscheinung. 2. Aufl., 1—274 Basel (Reinhardt AG.).

Rusconi, C. (1929): Anatomia craneodental de los Tayassuinos vivientes (Pecaries). Anal. Cient. Argent. **107**, 66—138.

— (1931): Las especies fósiles Argentinas de pecaries ("Tayassuidae") y sus relaciones con las del Brasil y Norte America. Anal. Mus. Nacion. Hist. natur. „Bernardino Rivadavia" **36**, 121—241.

Simpson, G. G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. **85**, XVI + 350, New York.

Stehlin, H. G. (1899/1900): Über die Geschichte des Suiden-Gebisses. Abh. Schweiz. Pal. Ges. **26/27**, 1—527, Zürich.

Taylor, K. M., Hungerford, D. A., und Snyder, R. L. (1969): Artiodactyl mammals: Their Chromosome cytology in relation to Patterns of Evolution. In: Benirschke, K. (ed.): Comparative Mammalian cytogenetics. 346—356, New York. (Springer).

Thenius, E. (1950): *Postpotamochoerus* nov. subgen. *hyotherioides* aus dem Unterpliozän von Samos (Griechenland) und die Herkunft der Potamochoeren. Sitz. Ber. Österr. Akad. Wiss., math.-natw. Kl. I, **159**, 25—36, Wien.

— (im Druck): Microstonyx antiquus aus dem Alt-Pliozän Mittel-Europas. Zur Taxonomie und Evolution der Suidae (Mammalia). Ann. Naturhist. Mus. Wien.

— (im Druck): Zum Problem der Airorhynchie des Säugetierschädels. Ein Deutungsversuch. Zool. Anz. Leipzig.

Thomas, Ph. (1884): Recherches stratigraphiques et paléontologiques sur quelques formations d'eau douce de l'Algérie. Mém. Soc. géol. France (3) **3**, 1—51, Paris.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Tobien, H. (1936): Mitteilungen über Wirbeltierreste aus dem Mittelpliocän des Natrontales (Ägypten). 7. Artiodactyla: A. Bunodontia: Suidae. Z. dtsch. geol. Ges. **88**, 41—53, Berlin.
Trofimov, B. A. (1949): Der älteste Vertreter der Urschweine in Asien. C. R. Acad. Sci., URSS 67, 145—148, Moskau (russ.).
— (1954): Fossile Schweine der Gattung *Microstonyx*. Dokl. Akad. Nauk USSR, Trudy Paläont. Inst. **47**, 61—99, Moskau (russ.).
Viret, J. (1961): Artiodactyla. In: Viret, J. (ed.): Traité de Paléontologie 6/*I*, 887—1084, Paris.
Woodburne, M. O. (1968): The cranial myology and osteology of *Dicotyles tajacu*, the collared peccary and its bearing on classification. Mem. S. Calif. Acad. Sci. **7**, 1—48.
— (1969): Systematics, biogeography, and evolution of *Cynorca* and *Dyseohyus* (Tayassuidae). Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. **141**, 271—356, New York.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. E. Thenius, Paläontologisches Institut der Universität Wien, A — 1010 Wien I, Universitätsstraße 7

Beiträge zur Kenntnis der Pelea *(Pelea capreolus*, Bovidae, Mammalia), ein Vergleich mit etwa gleichgroßen anderen Bovinae *(Redunca fulvorufula, Gazella thomsoni, Antidorcas marsupialis)*

Von Henriette Oboussier

Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, Universität Hamburg

Eingang des Ms. 31. 3. 1970

Die Pelea oder Vaal Ribbock (*Pelea capreolus* Forster, 1790) genannte Antilope nimmt unter den afrikanischen Formen eine Sonderstellung ein, die so ausgeprägt ist, daß eine phylogenetische Eingliederung schwer erscheint. Es ist daher nicht überraschend, daß bei einer Unterteilung der Bovinae in Subfamilien Allan sie zu den Reduncinae, Simpson zu den Hippotraginae und Haltenorth zu den Antilopinae rechnet. Alle jedoch betonen „gewisse Beziehungen" zu *Redunca* und stellen sie als Gattung oder eigene Tribus (Peleini Sokolev, 1953) neben die Reduncini.

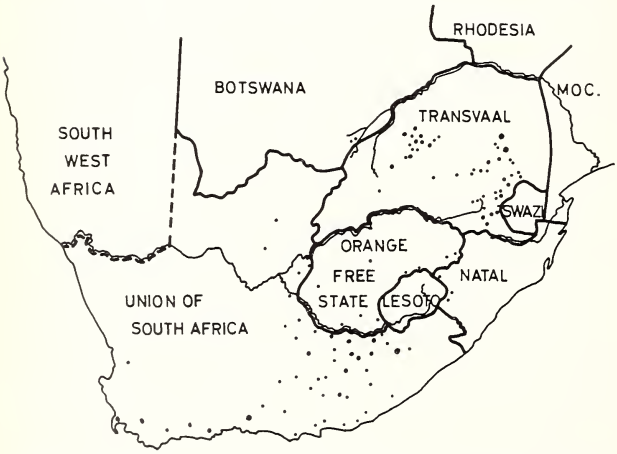


Abb. 1. Die heutige Verbreitung von *Pelea capreolus* nach Angaben von R. C. Bigalke et al., C. A. van Ee, W. K. Kettlitz, R. Knobel und mündlichen Angaben des Department of Nature Conservation für Natal (Pietermaritzburg) und Kapprovinz (Kapstadt) sowie von Prof. Dr. D. Starck (Frankfurt)

Die Sonderstellung findet vielleicht auch schon Ausdruck in der für afrikanische Formen geringen geographischen Verbreitung (s. Karte). Die Pelea bevorzugt mit lichtem Wald-Buschwerk bestandene Gebiete mit Graswuchs und Felsbrocken und stimmt darin weit-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mammalian Biology (früher Zeitschrift für Säugetierkunde)

Jahr/Year: 1969

Band/Volume: 35

Autor(en)/Author(s): Thenius Erich

Artikel/Article: Zur Evolution und Verbreitungsgeschichte der Suidae (Artiodactyla, Mammalia) 321-342