Literatur

AESCHLIMANN, A., 1963: Observations sur *Philantomba maxwelli* (Hamilton-Smith) une Antilope de la Forêt éburnéenne. Acta tropica **20**, 341–368.
ALLEN, G. M., 1939: A checklist of African mammals. Bull. Mus. comp. Zool. **83**, S. 1–763.
ALLEN, G. M., and COOLIDGE, H. J., 1930: Mammals of Liberia. 569–622. In STRONG, R. P., 1930: The African republic of Liberia and the Belgian Congo. Harvard Univ. Press.
BENNETT, 1832: Demonstration of several imperfect skins, from Mr. Gould from Algoa Bay. Proc. Comm. Sci. Corresp. zool. Soc. London. Part II (1832), 122–123.
BOUET, G., 1954: La chasse au Liberia. Le Grand Livre de la Faune africaine et de sa chasse. Monaco. II, 121–128.
BÜTTIKOFER, J., 1890: Reisebilder aus Liberia. Brill, Leiden.
DITTRICH, L., 1965: Absetzen von Voraugensekret an den Hörnern von Artgenossen bei Gazellen und Dikdiks. Säugetierkdl. Mitt. **13**, 145–146.
FAUST, R., 1964: Nachrichten aus Zoologischen Gärten. Frankfurt am Main. Jahresbericht 1958. Zoolog. Garten N. F., **29**, 273–282.
FRÄDRICH, H., 1964: Beobachtungen zur Kreuzung zwischen Schwarzrückenducker, *Cephalophus dorsalis* Gray, 1846 und Zebraducker, *Cephalophus zebra* (Gray, 1838). Z. Säugetierkunde **29**, 46–51.
GERVAIS, 1836–1841: Echo de Monde Savant. Dictionnaire des Sci. Nat., Suppl., **1**, pt. 2, 267.
GRAY, J. E., 1838: On some new species of quadrupeds and shells. Ann. Mag. nat. Hist. (1) **1**, 27–30.
JENTINK, F. A., 1885: On two rediscovered antelopes. Notes Leyden Mus. **7**, 269–273.
JENTINK, F. A., 1888: Zoological researches in Liberia. Notes Leyden Museum. **10**, 1–58.
JOHNSON, D., 1962: Schriftl. Mitteil.
JOHNSTON, H. H., 1905: Notes on the mammals and birds of Liberia. Proc. Zool. Soc. London. I (1905), 197–210.
JOHNSTON, H. H., 1906: Liberia. Hutchinson, London.
KUHN, H.-J., 1965: A provisional check-list of the mammals of Liberia, with notes on the status and distribution of some species. Senck. biol. **46**, 321–340.
OGILBY, 1837: Various preserved specimens of antelopes. Proc. Zool. Soc. London. **4** (1836), 119–121.
POCOCK, R. I., 1910: On the specialized cutaneous glands of ruminants. Proc. Zool. Soc. London 1910. 840–986.
RAHM, U., 1961: Esquisses mammalogiques de basse Côte d'Ivoire. Bulletin I. F. A. N. **23** (A), 1229–1265.
SCHULZ-KAMPFHENKEL, 1937: Im afrikanischen Dschungel. Berlin (1937?).
STARCK, D., 1964: Herkunft und Entwicklung der Pigmentzellen. In JADASSOHN, J.: Handbuch der Haut- und Geschlechtskrankheiten. Bd. I, Teil II, 139–175.
THOMAS, O., 1892: On the antelopes of the genus *Cephalophus*. Proc. Zool. Soc. London. 413–430.

Anschrift des Verfassers: Dr. HANS-JÜRG KUHN, Senckenberg. Anatomie, Frankfurt a. M., Ludwig-Rehn-Straße 14

Zur Stammesgeschichte der Hyänen (Carnivora, Mammalia)

Von ERICH THENIUS

Eingang des Ms. 30. 10. 1965

Untersuchungen über miozäne Hyaeniden waren der Anlaß für den Verf., sich etwas mit der Stammesgeschichte der Hyänen zu beschäftigen.

Die in der Literatur vertretenen Ansichten über die Herkunft und die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge der Hyänen untereinander differieren außerordentlich stark, was auch in der Zahl ausgeschiedener „Gattungen" zum Ausdruck kommt. So faßt ARAMBOURG (1959) die „typischen" Hyänen, die etwa durch die rezenten Strei-

fen-, Schabracken- und Fleckenhyäne (einschließlich ihrer fossilen Verwandten) vertreten werden — wie es auch in der älteren Literatur der Fall ist — zu einer einzigen Gattung *(Hyaena)* zusammen, während KRETZOI (1938) innerhalb der rezenten und fossilen „typischen" Hyänen mindestens sechs Gattungen *(Hyaena, Percrocuta, Adcrocuta, Pachycrocuta, Pliocrocuta und Crocuta*[1]*)* unterscheidet. Dazu kommen noch *Plesiocrocuta* (VIRET 1954) sowie die verschiedenen, nicht „typischen" Hyänengattungen *Proteles, „Progenetta" (= Miohyaena), Ictitherium, Lycyaena, Hyaenictis, Euryboas, Leecyaena, Allohyaena* und *Xenohyaena.*

Es erscheint selbstverständlich, daß einer entsprechenden phylogenetischen Auswertung eine taxonomische Klärung vorauszugehen hat, soll die Deutung der stammesgeschichtlichen Zusammenhänge auch fundiert sein. Leider macht sich verschiedentlich die umgekehrte Tendenz bemerkbar, die meist mit dem Schlagwort phylogenetische Klassifikation begründet wird und die Literatur durch eine Fülle neuer taxonomischer Einheiten „bereichert".

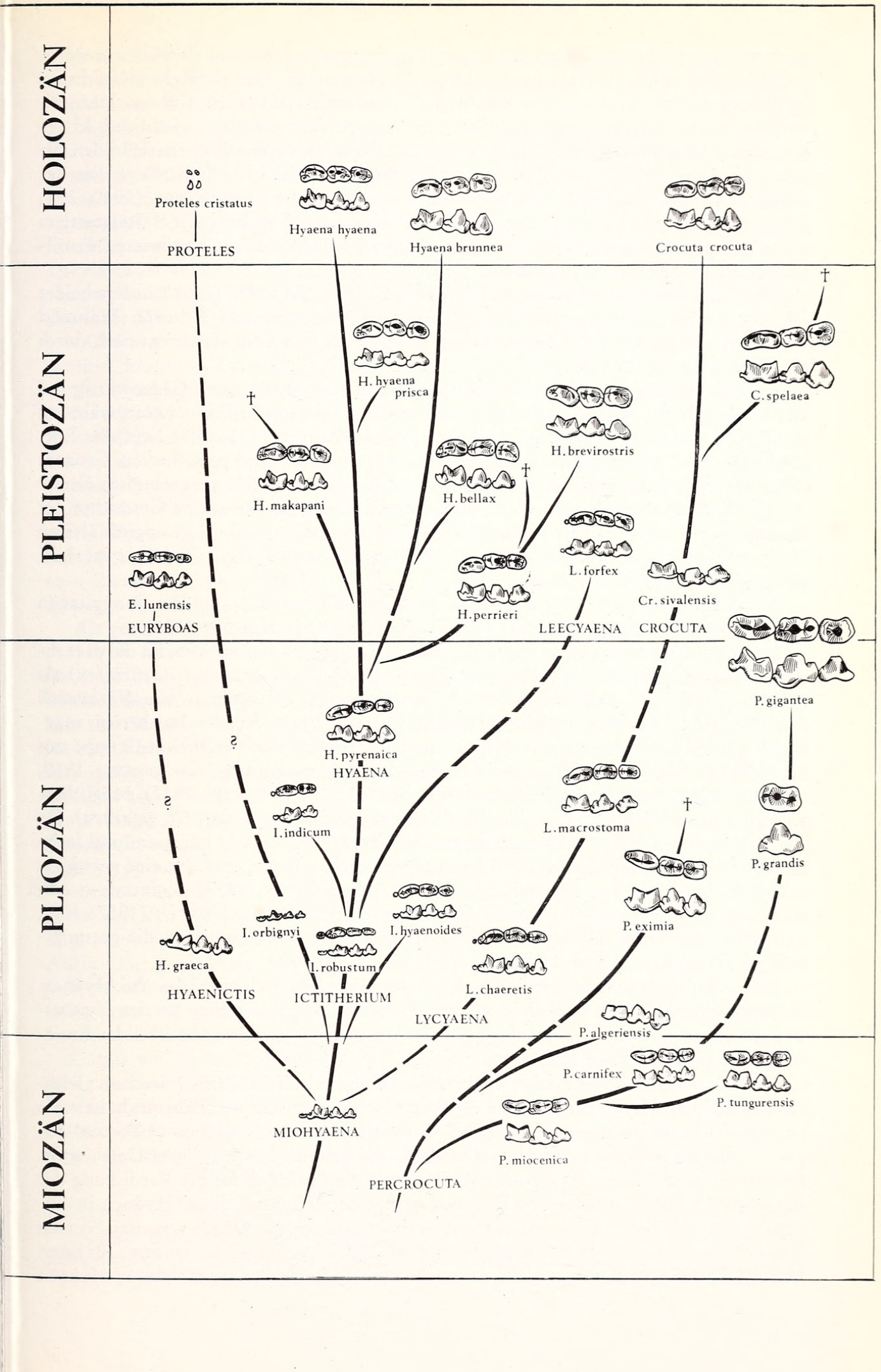
Wie bereits die überaus wichtigen Untersuchungen von KURTÉN (1956, 1957) gezeigt haben, sind zahlreiche „Gattungen" innerhalb der Hyaeniden nicht aufrechtzuerhalten. KURTÉN (1957) läßt von den „Genera" *Percrocuta, Adcrocuta, Pachycrocuta, Pliocrocuta* und *Plesiocrocuta* nur *Percrocuta,* und zwar auch nur als Untergattung von *Crocuta* gelten. *Adcrocuta* ist als Synonym von *Crocuta (Percrocuta)* aufzufassen, während *Pachy-, Plio-* und *Plesiocrocuta* als Synonyma von *Hyaena (Pliohyaena)* zu betrachten seien, eine Ansicht, der sich der Verf. nur anschließen kann.

Die Zuordnung verschiedener fossiler Angehöriger der *Hyaena*-Gruppe zu *Crocuta*-Seitenlinien — wie es bereits in den „Gattungs"namen zum Ausdruck kommt — ergibt sich aus der innerhalb der Hyänen festzustellenden Parallelentwicklung. Sowohl in der *Crocuta*- als auch in der *Hyaena*-Gruppe kommt es unabhängig voneinander zum gleichen „trend", der einerseits zur Verstärkung bestimmter Praemolaren, andrerseits zur Vereinfachung des M_1 bzw. zur Reduktion des M^1 führt. Diese weitgehende Parallelentwicklung verleiht verschiedenen Arten der *Hyaena*-Gruppe „crocutoide" Merkmale, deren irrige taxonomische Auswertung zur Aufstellung der „Genera" *Pachy-, Plio-* und *Plesiocrocuta* geführt hat, welche meist sogar etwas höher spezialisiert sind als die rezente *Hyaena brunnea,* die als spezialisierteste rezente *Hyaena-Art* angesehen werden muß.

Nur eine sorgfältige odontologische bzw. — soweit möglich — osteologische Analyse ermöglicht die Trennung hochspezialisierter *Hyaena*-Arten von *Crocuta*-Arten. Von den älteren Ansichten über die Stammesgeschichte seien hier nur jene von SCHLOSSER (1891), GAUDRY (1892), PILGRIM (1932) und EHRENBERG (1940) erwähnt. Während GAUDRY die Hyänen auf *Ictitherium* zurückführte, schließt SCHLOSSER (1891: 29) *Ictitherium* als Ahnenform mit der Begründung aus, daß gleichzeitig mit den Ictitherien auch bereits echte Hyänen auftreten. Er betrachte amerikanische *Aelurodon(=Prohyaena)*-Arten als Ahnenform von *Hyaena* (s. l.) und *Hyaenictis,* die von den auf Viverriden zurückzuführenden Gattungen *Lepthyaena, Ictitherium* und *Lycyaena* bereits seit dem Oligozän getrennt seien. *Hyaena* (s. str.) und *Hyaenictis* seien auf gemeinsame Stammformen zurückzuführen. Auch PILGRIM (1932) schließt die Ictitherien als Ahnenform der echten Hyänen aus. Als Stammformen letzterer kommen *Lycyaena*-artige Formen in Betracht, wobei einerseits die *carnifex-eximia-gigantea*-Gruppe,

[1] *Crocuta* Kaup, 1928 = *Crocotta* Kaup, 1829.

Abb. rechts. „Stammbaum" der Hyänen, dargestellt durch P und M inf. Zusammenstellung nach R. EWER, M. KRETZOI, B. KURTÉN, G. E. PILGRIM und E. THENIUS. Strichliert = fossil nicht belegt. Die zu *Hyaena* bzw. *Crocuta* führenden Stämme waren bereits im Miozän getrennt. Der *Percrocuta*-Stamm bildet nicht die Vorfahren der *Crocuta*-Linie. Die Ableitung von *Euryboas* und *Proteles* ist fraglich.


HOLOZÄN
PLEISTOZÄN
PLIOZÄN
MIOZÄN
Proteles cristatus
PROTELES
Hyaena hyaena
Hyaena brunnea
Crocuta crocuta
H. hyaena prisca
C. spelaea
H. makapani
H. bellax
H. brevirostris
E. lunensis
EURYBOAS
H. perrieri
L. forfex
Cr. sivalensis
LEECYAENA
CROCUTA
P. gigantea
H. pyrenaica
HYAENA
I. indicum
L. macrostoma
P. grandis
I. orbignyi
I. hyaenoides
P. eximia
H. graeca
I. robustum
L. chaeretis
HYAENICTIS
ICTITHERIUM
LYCYAENA
P. algeriensis
P. carnifex
P. tungurensis
MIOHYAENA
P. miocenica
PERCROCUTA

andrerseits die *Hyaena*-Gruppe als frühzeitig abgespaltene Stämme angesehen werden.

Wenn die heutige Auffassung in zahlreichen Punkten von den einstigen abweicht, so ist dies zweifellos auf den seither erzielten Wissensfortschritt zurückzuführen. Dennoch muß betont werden, daß auch die hier vertretene Ansicht nur als Augenblicksbild gewertet werden kann, um so mehr als fast ausschließlich Gebißreste die Basis bilden. So wird sich auch dieses Bild mit zunehmender Kenntnis wandeln, doch pflegt dies das Schicksal stammesgeschichtlicher Auffassungen zu sein. Nach EHRENBERG (1940, 294) haben sich die striatoiden und crocutoiden Hyänen bereits zu Beginn des Jungtertiärs auf einer prästriatoiden Stufe getrennt. Es werden jedoch keine bestimmten Fossilgattungen als Ahnenformen genannt.

Vorerst einige Bemerkungen zur *Crocuta*-Gruppe. KURTÉN (1957) unterscheidet innerhalb dieser Gattung zwei Untergattungen: *Percrocuta* und *Crocuta*. Während *Percrocuta*-Arten nur fossil bekannt sind, ist das Subgenus *Crocuta* rezent noch durch *Cr. (Crocuta) crocuta* vertreten.

Crocuta crocuta ist die spezialisierteste unter den rezenten Arten. Gegenwärtig auf Afrika südlich der Sahara beschränkt, war der *Crocuta-crocuta*-Formenkreis während des Pleistozäns auch in Eurasien verbreitet. Nach KURTÉN (1956: 43) liegt das Entstehungs- und Verbreitungszentrum der *Crocuta (Crocuta)*-Gruppe in Indien. *Crocuta (Cr.) sivalensis* kann nach KURTÉN als Stammform und zugleich als geologisch älteste Art der Untergattung *Crocuta* betrachtet werden. Die praepleistozäne Geschichte der Fleckenhyäne ist derzeit noch nicht geklärt, da sich gezeigt hat, daß die geologisch älteren Hyänen Vertreter einer eigenen (Unter-) Gattung darstellen, die z. T. höher spezialisiert sind als *Crocuta crocuta*.

Möglicherweise steht *Crocuta borissiaki* (Khomenko, 1932) aus dem Jungpliozän Bessarabiens den Ahnenformen der *Crocuta* (s. str.) nahe (s. KURTÉN 1956).

Demgegenüber sind Vertreter der *Percrocuta*-Gruppe bereits im Miozän durch mehrere Arten nachgewiesen. Sie sind sowohl aus Asien *(P. tungurensis, P. carnifex)* als auch aus Europa *(P. miocenica)* bekannt. Sie waren somit Zeitgenossen von *Miohyaena (=„Progenetta")*-Arten, die mit PILGRIM (1932) als Vorläufer der Ictitherien angesehen werden können. Aus dem Pliozän sind Angehörige der *Percrocuta*-Gruppe aus Nordafrika, Südeuropa, Süd- und Ostasien bekannt geworden (ARAMBOURG 1959, COLBERT 1959, KURTÉN 1957, PAVLOVIĆ & THENIUS 1965, PILGRIM 1932). Möglicherweise hat dieser Hyänenstamm die Plio-Pleistozängrenze überdauert *(P. gigantea)*. Da *Percrocuta*-Arten nicht als Stammformen von *Crocuta* in Betracht kommen, und frühzeitig ihren stammesgeschichtlichen Eigenweg genommen haben, erscheint eine gattungsmäßige — und nicht nur eine subgenerische, wie sie KURTÉN (1957) annimmt — Abtrennung von *Percrocuta* notwendig. Allerdings schreibt bereits KURTÉN (1957: 402), daß, sollte die Ableitung der *Crocuta* (s. str.) von *Lycyaena* zutreffen, die gattungsmäßige Trennung von *Percrocuta* erforderlich ist.

Der *Percrocuta*-Stamm umfaßt meist außerordentlich hoch spezialisierte Hyänen, die zwar morphologisch dem *Crocuta*-Stamm zweifellos näher stehen als der *Hyaena*-Gruppe, ohne daß damit unbedingt nähere gegenseitige stammesgeschichtliche Beziehungen angenommen werden müssen.

Woher stammen nun diese bereits im Miozän verbreiteten Hyänen? Sind sie gleichfalls asiatischer Herkunft, wie dies für die *Crocuta*-Gruppe wahrscheinlich ist? Als geologisch älteste *Percrocuta*-Art muß *P. miocenica* aus dem Vindobon (? Torton) Jugoslawiens angesehen werden. Es ist zugleich die primitivste Art dieser Gattung. *P. tungurensis* und *P. carnifex* aus dem Jungmiozän sind beide durch die Verdickung der Praemolaren höher spezialisiert. Dennoch scheint ein Ursprung dieser Hyänen in Europa wegen des Fehlens von Ahnenformen unwahrscheinlich. Die *Percrocuta*-Formen erscheinen „plötzlich" als spezialisierte Steppen-Raubtiere im mittleren bzw. jüngeren Miozän, so daß eine Einwanderung anzunehmen ist. Da gleichzeitig mit diesen Hyänen

auch die Giraffiden *(Giraffokeryx)* und die Pongiden *(Dryopithecus)* auftreten, erscheint der afrikanische Ursprung nicht von der Hand zu weisen. Freilich muß diese Ansicht noch durch Fossilfunde aus dem afrikanischen Miozän bestätigt werden.

Mit der Erkenntnis der phylogenetischen Sonderstellung von *Percrocuta* ist nicht nur die Herkunft der Gattung *Crocuta,* sondern auch von *Hyaena* neuerlich aktuell geworden. Während PILGRIM (1932) *Crocuta* (s. str.) und *Lycyaena* auf gemeinsame (miozäne) Stammformen zurückführt, erscheint KURTÉN (1957) die Ansicht von KHOMENKO (1932), *Crocuta* (s. str.) von altpliozänen *Lycyaena*-Arten abzuleiten, am wahrscheinlichsten. Nach dem Gebiß beurteilt, dürfte diese Annahme durchaus zutreffen. *Lycyaena*-Arten sind bisher aus altpliozänen *(L. chaeretis)* bis altpleistozänen Ablagerungen *(L. silberbergi)* bekannt geworden.[2] *Lycyaena macrostoma* aus der Dhok Pathan-Zone der Siwaliks übertrifft die Dimensionen von *Hyaena hyaena,* ohne jedoch jene von *Crocuta crocuta* zu erreichen. Charakteristisch ist die Längsstreckung des mit Metaconid, kräftigem Talonid und Basalband versehenen M_1. Die P inf. sind nur schwach verdickt und lassen eine Ableitung der P vom *Crocuta*-Typ durchaus zu. Der P^4 ist bei *Lycyaena chaeretis* mit einer mehr crocutoiden als hyaenoiden Metastylklinge versehen, während die Stellung des Innenhöckers (Protocon) eher jenem von *Hyaena* entspricht. Der M^1 ist stärker reduziert als bei *Hyaena hyaena.* Erscheint damit die Herkunft der Gattung *Crocuta* geklärt, so sei noch jene von *Hyaena* diskutiert. Während KURTÉN (1957: 401) die Entstehung von *Hyaena* aus Ictitherien-artigen Ahnenformen im jüngeren Pliozän als ziemlich sicher annimmt, führt PILGRIM (1932) sie ebenso wie *Crocuta* auf *Lycyaena*-ähnliche Formen zurück. Mit der Frage der Herkunft von *Hyaena* ist nach EWER (1955) zugleich das Problem eines gemeinsamen oder unabhängigen Ursprunges der afrikanischen und der eurasiatischen *Hyaena*-Formen verknüpft.

Als geologisch älteste Vertreter dieser Gattung werden *Hyaena pyrenaica* Depéret (1890; = *donnezani* Viret 1954) und *„H." namaquensis* Stromer (1931) bzw. *„H." borissiaki* Khomenko[3] aus dem jüngeren Pliozän angesehen (s. EWER 1955). Allerdings ist die Dokumentation von *„Hyaena" namaquensis* recht dürftig und ihre Zugehörigkeit zur Gattung *Hyaena* sehr fraglich, so daß diese Form nicht unbedingt als Beleg für das Vorkommen des *Hyaena*-Stammes im Jungpliozän der äthiopischen Region herangezogen werden kann. M. E. handelt es sich um eine *Ictitherium*-Form. Somit erscheint auch für die Gattung *Hyaena* eher ein eurasiatischer Ursprung zutreffend, als der afrikanische. Als Stammformen für diese Gattung dürften altpliozäne Ictitherien in Betracht kommen, wie sie aus Eurasien in zahlreichen Arten bekannt geworden sind. *Hyaena pyrenaica* verhält sich durch die kurze Metastylklinge des P^4, die nur schwach verdickten Praemolaren ($P^3/_3$) und den M_1 (nicht gestreckt und mit Metaconid) primitiv und läßt morphologisch eine Ableitung des *Hyaena hyaena-, H. brunnea-* und *H. perrieri*-Stammes durchaus zu. Auch das geologische Alter steht mit einer derartigen Auffassung in Einklang. Der *Hyaena hyaena*-Stamm ist durch *H. makapani* und *H. h. monspessulana (= prisca;* s. KURTÉN 1956: 36), der *H. brunnea*-Stamm durch *H. bosei* (MATTHEW 1929) und *H. bellax,* der *H. perrieri*-Stamm durch *H. perrieri* und *H. brevirostris* im Pleistozän nachgewiesen.

Damit wollen wir uns wieder den vermutlichen Stammformen zuwenden. Wenn auch innerhalb der Ictitherien verschiedene Stammlinien zu unterscheiden sind, wie dies KRETZOI (1938, 1952) richtig erkannte, so erscheint deren generische Aufsplitterung *(Protictitherium, Ictitherium, Palhyaena, Sinictitherium, Hyaenalopex* und *Hyaenictitherium)* nicht gerechtfertigt. Eine subgenerische Trennung der alopecoiden *(Ictitherium*

[2] *„Lycyaena" proava* bzw. *chinjiensis* sind eher auf *„Progenetta"* bzw. *Ictitherium* zu beziehen.

[3] *„Hyaena" borissiaki* aus dem Jungpliozän von Bessarabien (KHOMENKO 1932) dürfte eher eine primitive *Crocuta*-Art repräsentieren (KURTÉN 1956: 12), als eine ursprüngliche Art der *Hyaena-perrieri*-Gruppe (EWER 1955: 853).

s. str., *Palhyaena)* und der hyaenoiden Formen *(Hyaenictitherium)* dürfte den Gegebenheiten eher gerecht werden. Die Stammformen von *Hyaena* wären demnach innerhalb der Angehörigen von *Ictitherium (Hyaenictitherium)* zu suchen.

Außer den Ictitherien sind noch *Hyaenictis* und *Leecyaena* zu erwähnen, die manche primitive Merkmale (z. B. M_2) aufweisen und als „Seiten"zweige aufgefaßt werden müssen, die sich *(Leecyaena)* bis ins älteste Pleistozän erhalten haben. Während bei *Hyaenictis* der Metaconidhöcker reduziert ist, ist bei *Leecyaena* nicht nur der M_2, sondern auch das Metaconid des M_1 erhalten geblieben. Ungeachtet dieses primitiv gebliebenen Molarenabschnittes sind die Praemolaren durchaus hyaenoid spezialisiert. Auch *Leecyaena* läßt sich von Ictitherien ableiten.

Durchaus problematisch erscheinen *Euryboas lunensis* (= *E. bielawskyi* Schaub) und *Chasmaporthetes johnstoni* aus dem Ältestquartär, da sie feline und hyaenide Merkmale vereinigen. Die gestreckte Backenzahnreihe setzt sich aus dem schneidend ausgebildeten und mit einem kurzen Talonid versehenen M_1, dem das Metaconid fehlt und den P_2—P_4 zusammen. Die Praemolaren sind schmal, nicht hyänenartig verbreitert. Auch die Mandibel weicht von jener der „echten" Hyänen ab. Beide Arten sind gattungsmäßig nicht zu trennen. Stirton & Christian (1940) verweisen auf die Ähnlichkeit mit *Ictitherium hyaenoides*, der ich mich jedoch auf Grund gegensätzlicher Spezialisierungstendenzen nicht anschließen kann, eher ist an einen Zusammenhang mit *Hyaenictis* zu denken. Ein weiteres Problem bildet das Vorkommen. *Chasmaporthetes johnstoni* stammt aus ältestpleistozänen Ablagerungen von Texas. Nun sind bisher keine Hyänen aus der Neuen Welt bekannt geworden und es erscheint auffällig, daß nicht auch „echte" Hyänen den Weg in die Neue Welt gefunden hätten. Ob das Vorkommen „hyaenoider" Caniden in Nordamerika einer Besetzung dieser ökologischen Nische durch die Hyänen im Wege stand, kann nur vermutet werden. Andererseits stößt die Zuordnung zu den Feliden auf nicht geringere Schwierigkeiten, kommt es doch bei diesen zu einer Reduktion der vorderen Praemolaren, abgesehen davon, daß das Talonid des M_1 bei pleistozänen Feliden stärker rückgebildet ist. Ob die von Schaub (1941) auf *Euryboas bielawskyi* (= *lunensis*; s. Viret, 1954) bezogenen sehr schlanken Extremitäten, die zur Bezeichnung „Gepardhyäne" geführt haben, tatsächlich dieser Art angehören, ist gleichfalls nicht sicher.

Fassen wir das Gesagte zusammen, so ergibt sich, daß die Geschichte der Hyaeniden komplizierter war, als auf Grund der rezenten Arten anzunehmen ist. Dabei konnte — mangels an Fossilfunden — nichts über die Herkunft von *Proteles* ausgesagt werden. Vermutlich waren altpliozäne Ictitherien (*I. orbignyi*-Formenkreis) die Ausgangsformen des mit einem fast völlig reduzierten Backenzahngebiß versehenen Erdwolfes.

Von den zahlreichen im Jungtertiär nachgewiesenen Hyänenstämmen sind lediglich drei bzw. vier (sofern man *Hyaena brunnea* als eigenen Stamm wertet) erhalten geblieben. Lag das ursprüngliche Entstehungsgebiet möglicherweise in Afrika (*Percrocuta*), so sind die rezenten Hyänen (*Hyaena* und *Crocuta*) nach unserer heutigen Kenntnis in Asien entstanden und haben sich erst im Pleistozän auch nach Afrika verbreitet. Die Neue Welt wurde von echten Hyänen nicht erreicht. Die für das Hyänengebiß so kennzeichnende Vergrößerung der Praemolaren wurde mehrfach unabhängig voneinander unter den Hyaeniden erworben.

Für den seit langem getrennten Weg von *Hyaena* und *Crocuta* sprechen nicht nur die im wesentlichen auf Gebiß- und Schädelmerkmalen basierenden Befunde am Fossilmaterial, sondern auch anatomische Verschiedenheiten. Bei den physiologischen Differenzen und den auch im Verhalten zum Ausdruck kommenden Verschiedenheiten, auf die besonders Antonius verwiesen hat, ist allerdings den sich aus der verschiedenen Lebens- bzw. Ernährungsweise ergebenden Unterschieden Rechnung zu tragen, die nicht unbedingt als Gradmesser der verwandtschaftlichen Beziehungen angesehen werden können. So sind, wie Mohr (1964) gezeigt hat, auch wesentliche Unterschiede in der

Form des Kotes von *Hyaena hyaena* und *Crocuta crocuta* vorhanden. *Hyaena brunnea* verhält sich – nach den Abbildungen von MOHR zu schließen – annähernd intermediär, schließt sich jedoch m. E. mehr *H. hyaena* an als *Crocuta crocuta*. Dennoch wäre es verfehlt, aus den Kotformen allein Schlüsse auf die verwandtschaftlichen Beziehungen der rezenten Hyänen untereinander zu ziehen.

Die Hyaeniden bilden ausgezeichnete Beispiele für den Mosaikmodus der stammesgeschichtlichen Entwicklung, der sich besonders deutlich im Backenzahngebiß dokumentiert.

Zusammenfassung

Hyänen sind seit dem Miozän bekannt. Bereits im Miozän existierten zwei völlig getrennte Stammlinien, nämlich der viverroide *Miohyaena* (= „*Progenetta*")- und der „crocutoide" *Percrocuta*-Stamm. Für den *Percrocuta*-Stamm wird afrikanische Herkunft angenommen. Die Stammformen sind noch unbekannt. Die *Percrocuta*-Arten starben am Ende des Tertiärs (*P. gigantea* im ? Altpleistozän) ohne Nachkommen aus. Von miozänen *Miohyaena*-Arten lassen sich die pliozänen Genera *Ictitherium, Lycyaena* und *Hyaenictis* ableiten. Unter den Ictitherien sind die Stammformen von *Hyaena* und vermutlich auch von *Proteles* zu suchen, während *Crocuta* auf *Lycyaena* zurückgeführt wird. Auch *Leecyaena* ist als Abkömmling von *Ictitherium* anzusehen.

Die taxonomische und phylogenetische Stellung von *Chasmaporthetes* (= *Euryboas*) wird diskutiert (*Hyaenictis* als Stammform?).

Summary

Hyenas are known since the Miocene. Already in the Miocene exist two totally separated evolutionary lines, namely the viverroid *Miohyaena* (= "*Progenetta*")- and the "crocutoid" *Percrocuta*-line. For the Percrocutas, african origin is presumed. The ancestor of this evolutionary line is still unknown. The *Percrocuta*-species became extinct at the end of the Tertiary (*P. gigantea* in the ? Early-Pleistocene) without descendants. Miocene *Miohyaena*-species are the ancestors of the Pliocene genera *Ictitherium, Lycyaena* and *Hyaenictis*. *Hyaena* und probably *Proteles* also, have evoled in the Pliocene from Ictithere ancestors, while *Crocuta* can be derived from *Lycyaena*. *Lycyaena* is also a descendant of *Ictitherium*.

The taxonomic and phylogenetic position of *Chasmaporthetes* (= *Euryboas*) is still in discussion (*Hyaenictis* as ancestor?)

Literatur

ARAMBOURG, C., 1959: Vertébrés continentaux du Miocène supérieur de l'Afrique du Nord. Publ. Serv. Carte géol. Algérie, n. s. Paléont., Mém. **4**, 1—159, Alger.

COLBERT, E. H., 1939: Carnivora of the Tung Gur Formation of Mongolia. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. **76**, 47—81, New York.

EHRENBERG, K., 1940: Die Fuchs- oder Teufelslucken bei Eggenburg, Niederdonau. Abh. Zool. Ges. **17**, 129—301, Wien.

EWER, R. F., 1954: Some adaptive features in the dentition of hyaenas. Ann. Magaz. Natur. Hist. (12) **7**, 188—194, London.

EWER, R. F., 1955: The fossil carnivores of the Transvaal caves. The Lycyaenas of Sterkfontein and Swartkrans, together with some general considerations of the Transvaal fossil Hyaenids. Proc. Zool. Soc. **124**, 839—857, London.

GAUDRY, A., 1892: Matériaux pour l'histoire des temps quaternaires IV. Paris.

KHOMENKO, P., 1932: *Hyaena borissiaki* n. sp. aus der Russillon-Fauna Bessarabiens. Trav. Inst. Paléozool. Acad. Sci. URSS **1**, 81—134, Leningrad.

KRETZOI, M., 1938: Die Raubtiere von Gombaszög nebst einer Übersicht der Gesamtfauna. Ann. Mus. Nation. Hungar. **31**, 88—157, Budapest.

KRETZOI, M., 1952: Die Raubtiere der Hipparionfauna von Polgárdi. Annal. Inst. geol. publ. Hungar. **40**, 1—42, Budapest.

KURTÉN, B., 1956: The status and affinities of *Hyaena sinensis* Owen and *Hyaena ultima* Matsumoto. Amer. Mus. Novit. **1764**, 1—48, New York.

KURTÉN, B., 1957: *Percrocuta* Kretzoi (Mammalia, Carnivora), a group of Neogene hyenas. Acta Zool. Cracov. **2**, 275—404, Krakow.

MATTHEW, W. D., 1929: Critical observations upon Siwalik Mammals. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. **56**, 437—560, New York.

Mohr, E., 1964: Bemerkungen über Hyänenkot und -koprolithen. Mitt. Hamburg. Zool. Mus., Kosswig-Festschr. 107—111, Hamburg.
Pavlović, M., und Thenius, E., 1965: Eine neue Hyäne (Carnivora, Mammalia) aus dem Miozän Jugoslawiens und ihre phylogenetische Stellung. Anz. Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Jg. 1965, 177—185, Wien.
Pilgrim, G. E., 1932: The fossil carnivora of India. Palaeont. Indica n. s. **18**, III + 232, Calcutta.
Schaub, S., 1941: Ein neues Hyaenidengenus von der Montagne de Perrier. Eclogae geol. Helv. **34**, 279—286, Basel.
Schlosser, M., 1891: Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialier, Creodonten Carnivoren des europäischen Tertiärs III. Beitr. Paläont. Öst.-Ung. u. d. Orients **8**, 1—107, Wien.
Stirton, R. A., und Christian, W. G., 1940: A member of the hyaenidae from the Upper Pliocene of Texas, J. Mammal. **21**, 445—448.
Stromer, E., 1931: Reste Süßwasser und Land bewohnender Wirbeltiere aus den Diamantfeldern Klein-Namaqualandes (SW-Afrika). Sitz.-Ber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., Jg. 1931, 17—47, München.
Viret, J., 1954: Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme). Nouv. Arch. Mus. Hist. natur. **4**, 1—200, Lyon.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. E. Thenius, Paläontologisches Institut der Universität Wien, Wien I, Universitätsstraße 7/II, Österreich

Der Erdwolf, *Proteles cristatus* (Sparrman, 1783)

Von Hans Fremer Frhr. von Ketelhodt

Eingang des Ms. 10. 3. 1966

Meine persönlichen Beobachtungen am Erdwolf während meiner Tätigkeit an den Zoos in Johannesburg und East-London konnte ich erweitern durch die Unterstützung, die ich vom Kaffrarian Museum in King William's Town und vom Museum in East-London bekam. Beide Institute stellten mir bereitwillig ihr Aktenmaterial und sonstige Hilfe und Auskünfte über den Erdwolf zur Verfügung. Auch möchte ich Herrn T. G. Taylor danken für die schönen Aufnahmen, die diesen Bericht begleiten.

Der Erdwolf ist ein Raubtier, das als Unterfamilie Protelinae zur Familie der Hyaenidae gestellt wird. Es gibt nur die eine Art, von der bisher 7 Unterarten beschrieben wurden. Die Gattung *Proteles* kommt nur in Afrika vor, und zwar von Südafrika bis zum Somaliland und Sudan nach Norden. Innerhalb dieses Gebietes ist er dort anzutreffen, wo er seine Haupt- oder Lieblingsnahrung, die grasfressende Termite *Trinervitermes,* auf englisch „Harvester Termite", vorfindet im afrikanischen Gras- oder Buschfeld. Deshalb kommt er in waldreichen Gebieten oder im Gebirge nicht vor. Er ist nirgends häufig, aber sicher noch häufiger, als im allgemeinen angenommen wird.

Der Erdwolf ist ein Nachttier, das den größten Teil des Tages unter der Erde, meistens in verlassenen Höhlen des Erdferkels verbringt, da er bei hartem Boden oder harter Oberfläche nicht selbst imstande ist, seinen Unterschlupf zu graben. Nur dort, wo die Erde weich ist oder nach einem Regen ist er in der Lage, sich selbst einen Unterschlupf zu schaffen. Da der Erdwolf ständig am Ausbau seiner Höhle arbeitet, ist frisch aufgehäufte Erde am oder in der Nähe vom Eingang ein sicheres Zeichen dafür, daß der Bau bewohnt ist. Der Eingang selbst ist meistens ziemlich flach, etwa 30 bis 45 cm hoch.

Thenius, Erich. 1966. "Zur Stammesgeschichte der Hyänen (Carnivora, Mammalia)." *Zeitschrift für Säugetierkunde : im Auftrage der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e.V* 31, 293–300.

View This Item Online: https://www.biodiversitylibrary.org/item/162736
Permalink: https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/191099

Holding Institution
Smithsonian Libraries and Archives

Sponsored by
Biodiversity Heritage Library

Copyright & Reuse
Copyright Status: In Copyright. Digitized with the permission of the rights holder.
Rights Holder: Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde
License: http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/3.0/
Rights: https://www.biodiversitylibrary.org/permissions/

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at https://www.biodiversitylibrary.org.

This file was generated 22 September 2023 at 03:16 UTC