

- (1967): Evolution of the alimentary system of Myomorph rodents. Publ. House Nauka.
 ZEMANEK, M. (1972): Food and feeding habits of rodents in a deciduous forest. Acta Theriol. 17, 315–325.
 ZIMMERMAN, K. (1955): Die Gattung *Arvicola* lac. im System der Microtinae. Säugetierkde. Mitt. 3, 110–112.

Author's address: Dr. MICHAEL D. CARLETON, Mammal Division, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D. C. 20560, USA

Zur stammesgeschichtlichen Herkunft von *Hylochoerus meinertzhageni* Thomas (Suidae, Mammalia)

Von E. THENIUS

Institut für Paläontologie der Universität Wien

Eingang des Ms. 27.5.1980

Abstract

*On the origin of the giant forest hog *Hylochoerus meinertzhageni* Thomas (Suidae, Mammalia)*

An analysis of the skull, the dentition and the ethology of the African forest hog (*Hylochoerus meinertzhageni* Thomas) suggests, that this species is a secondary forest inhabitant. This assumption is confirmed by the phyletic origin. *Hylochoerus* is an offshoot of the *Mesochoerus* (= *Kolpochoerus*)-group of the African Plio-Pleistocene, as demonstrated by COOKE and WILKINSON (1978) and HARRIS and WHITE (1979). The *Mesochoerus* species occurred in a savannah-like biotope. Because *Mesochoerus limnetes* is something too specialised for an ancestor of *Hylochoerus*, an origin in the Late Pliocene is more probable than in the Lower Pleistocene.

The recurring changes of the vegetation in tropical Africa during the Pleistocene appears to be the reason of the secondary forest life of *Hylochoerus*. This secondary forest life is an explanation for the evolutionary level in the dental structure, the skull, the brain and in the ethological pattern. Therewith the day-activity is also explained.

Einleitung und Problemstellung

Das afrikanische Riesenwaldschwein (*Hylochoerus meinertzhageni* Thomas, 1904) wurde als Urwaldbewohner erst zu Beginn des 20. Jahrhunderts entdeckt. Die Merkmalskombination macht die generische Trennung von den übrigen Gattungen der Suidae notwendig. *Hylochoerus* steht morphologisch in manchen Merkmalen zwischen *Potamochoerus* bzw. *Sus* einerseits und *Phacochoerus* andererseits. Diese Merkmalskombination hat auch zu unterschiedlicher Beurteilung der taxonomischen Stellung und der stammesgeschichtlichen Herkunft von *Hylochoerus* geführt, indem diese Gattung einerseits mit der *Potamochoerus*-Gruppe in Verbindung gebracht, andererseits als primitiver Abkömmling des *Phacochoerus*-Stammes angesehen wurde (vgl. THENIUS 1970, 1979). Bereits THOMAS (1904; S. 195) schreibt, daß die nähere Untersuchung von Schädel und Gebiß „indicates that the animal is a link connecting the two groups (*Potamochoerus*-*Sus* und *Phacochoerus*), with an undeniable and perhaps ancestral relationship to *Phacochoerus*. It would, in fact, appear to be a survivor

U. S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/81/4602-0108 \$ 2.50/0

Z. Säugetierkunde 46 (1981) 108–122

© 1981 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin

ISSN 0044–3468/InterCode: ZSAEA 7

of an intermediate stage in the specialisation of the Wart-Hog, its reduced incisors, enlarged upper canines, complicated molars, and basisphenoid pits all showing a relationship to that animal, although neither the canines nor molars are so far advanced in their specialisation“. Auch nach LYDEKKER (1915) steht *Hylochoerus* zwischen *Potamochoerus* und *Phacochoerus*. E. MOHR (1942; S. 180) schreibt gleichfalls, daß nur der erste Eindruck für ein Warzenschwein spricht, *Hylochoerus* jedoch in mancher Weise zwischen *Sus-Potamochoerus* und *Phacochoerus* steht.

Damit ist die Situation aufgezeigt, in der sich sowohl der Systematiker als auch der Phylogenetiker befindet, wenn es um die Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen und die stammesgeschichtliche Herkunft von *Hylochoerus* geht. Welche morphologischen Merkmale sind für die Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen (besser) geeignet? Eine Beantwortung dieser Frage wird erschwert durch die verschiedenen Parallelerscheinungen, die sich nicht nur im Gebiß, sondern auch im Bau des Schädels (z. B. Jochbogenregion und dessen Schutzfunktion, Stirnregion und Kampfweisen) feststellen lassen. Im Backengebiß spielt auch die Beurteilung (primär einfach oder sekundär vereinfacht) eine entscheidende Rolle, im Vordergebiß (Caninen) hingegen sind zudem ethologische Gesichtspunkte zu berücksichtigen.

In Verbindung mit der stammesgeschichtlichen Herkunft ist auch das Problem, ob das Riesenwaldschwein ein primärer oder ein sekundärer Urwaldbewohner ist, zu diskutieren; ein Problem, das bereits von LÖNNBERG (1929) in grundsätzlicher Hinsicht erörtert wurde. Immerhin schreibt THENIUS (1979; S. 201): „Das zentralafrikanische Riesenwaldschwein ist zweifellos ein sekundärer Waldbewohner“, ohne jedoch dafür eine Erklärung zu geben.

Hylochoerus meinertzhageni wurde erstmals auf Grund von Schädeln und unvollständiger Fellreste dieser Art aus Kenya von dem englischen Zoologen O. THOMAS 1904 beschrieben, nachdem bereits längere Zeit vorher die Existenz eines großen schweineartigen Tieres in Zentralafrika vermutet worden war. Seither sind noch einige weitere Formen dieser Gattung als eigene Arten (BALDUCCI 1909; MATSCHIE 1906; THOMAS 1906) beschrieben worden, die heute als Angehörige – und zwar als drei bzw. vier Unterarten – einer diskontinuierlich verbreiteten Art angesehen werden, die von Liberia im Westen über Kamerun und Zaire bis nach Tansania, Kenya und Süd-Abessinien im Osten verbreitet ist (vgl. HALTENORTH 1963; d'HUART 1978).

Morphologische Kennzeichen und Verhaltensweisen von *Hylochoerus meinertzhageni*

Eingehende Beschreibungen bzw. eine Kennzeichnung von *Hylochoerus meinertzhageni* haben MATSCHIE (1906), BALDUCCI (1909), ZUKOWSKI (1921), BOUET und NEUVILLE (1931), MOHR (1942, 1960) und zuletzt HALTENORTH (1963) gegeben. Im Habitus fallen besonders die riesige Rüsselscheibe, große Ohren, die mächtigen infraocularen Gesichtswarzen mit den Präorbitaldrüsen, die niedrige Occipitalregion und die konkave, bei alten Männchen nackte Stirnpartie am Kopf auf. Im Gebiß ist die Kombination zwischen mächtig entwickelten Eckzähnen, etwas reduzierten Incisiven und anscheinend brachyodonten Backenzähnen bemerkenswert. Dazu kommen die stark ausladenden Jochbögen, die weit nach hinten oben verschobenen Orbitae, die breite, quadratische Stirn und das verknöcherte Nasenseptum (das mit dem Rüsselknochen verwächst) im Bau des Schädels (Abb. 1 c, 2). Im postcranialen Skelett bilden die „mittleren“ Metapodien (Strahl III und IV) eine funktionelle Einheit, ohne daß es jedoch zu einer Synarthrose wie bei den Metatarsalia von *Phacochoerus* bzw. von *Dicotyles* kommt.

Zu diesen morphologischen Besonderheiten kommt das Verhalten, das in mancher Hinsicht von dem der übrigen Suiden abweicht. Nach Beobachtungen in freier Wildbahn und in Gefangenschaft wühlen Waldschweine trotz großer Rüsselscheibe so gut wie nie (DÖNHOF

1942; EWER 1958, 1970; FRÄDRICH 1967, 1968; d'HUART 1978; MOHR 1960). Dies bestätigt nicht nur die schwache Ausbildung von Ansatzstellen der Rüsselmuskulatur und der mit dem Mesethmoid verwachsene Rüsselknochen, sondern auch die verhältnismäßig langen Härchen auf der Rüsselscheibe, die beim Wühlen im Boden abgewetzt sein müßten. Die Waldschweine ernähren sich ausschließlich vegetabilisch und zwar von oberirdischen Pflanzenteilen, wie Blättern, Schlingpflanzen, weichen Grasspitzen, frischen Trieben und Früchten und verzehren daher auch kaum unterirdische Knollen und Pflanzenwurzeln. Sie lassen sich in dieser Hinsicht als „specialised browser“ (EWER 1970) etwa mit den Rehen unter den Cerviden vergleichen, die ihre Nahrung gleichfalls mit dem Geruchsinn auswählen und weiche Pflanzenteile bevorzugen.

Interessant ist weiters, daß es bei innerartlichen Auseinandersetzungen zum Kopf-an-Kopf-Kampf, also zu Frontal- bzw. Stirnkämpfen kommt, wie sie unter den Suiden in dieser Art nur vom Warzenschwein (*Phacochoerus aethiopicus*) bekannt sind. Beim Flußschwein (*Potamochoerus*) wird der Schädel bei innerartlichen Auseinandersetzungen schräg gehalten. Beim Waldschwein stürzen die Keiler mit gesenkten Köpfen aufeinander zu und pressen dann minutenlang mit aller Kraft die Schädel aneinander (DÖNHOF 1942). Derartige Kämpfe zählen, wie FRÄDRICH (1965, 1968) betont, zu den spezialisiertesten Kampfweisen innerhalb der Schweineartigen. Bemerkenswert ist auch, daß der Schwanz bei der Flucht wie beim Warzenschwein steil aufgerichtet wird.

Anatomisch ist der Bau des Gehirnes durch artspezifische Merkmale bemerkenswert, wie KRUSKA (1970) nachgewiesen hat. Das Hirngewicht ist bei *Hylochoerus meinertzhageni* auffallend klein, was zweifellos mit der absoluten Körpergröße in Zusammenhang steht. Morphologisch ist das Gehirn der Waldschweine durchaus nicht als primitiv zu bezeichnen. Unter den rezenten Suiden besitzt der Hirscheber (*Babyrousa babyrussa*) von Celebes das primitivste Gehirn. Die großen Bulbi olfactorii, die flachen und relativ wenig gefurchten Großhirnhemisphären, die das Kleinhirn kaum überlappen, sind bei dieser Art als primitiv zu bezeichnen. Demgegenüber ist das Gehirn von *Hylochoerus meinertzhageni* durch reduzierte Riechkolben, intensivere Furchung der Großhirnhemisphären bei starker Ausbildung der occipitalen Hauptregion und teilweiser Überlappung des Kleinhirns spezialisiert und damit in der Evolutionshöhe fast mit dem Warzenschwein (*Phacochoerus aethiopicus*) zu vergleichen. Allerdings dokumentieren Unterschiede in der Ausbildung der Furchen, daß *Phacochoerus* einer eigenen Linie angehört, während *Hylochoerus* eher als evoluiertes Angehöriger der *Potamochoerus*-Gruppe angesehen werden kann. KRUSKA bringt die bei *Phacochoerus* und *Hylochoerus* vergrößerte Ausbildung der occipitalen Hauptregion mit der unter Suiden ungewöhnlichen tagaktiven Lebensweise dieser beiden Gattungen in Zusammenhang, während bei den übrigen (meist nachtaktiven) Suiden die optische Orientierung hinter der olfaktorischen und akustischen weit zurücktritt. Wie jedoch MOHR (1960; S. 90) betont, ist der Gesichtssinn bei *Hylochoerus* nicht gut entwickelt, Geruch und besonders Gehör sind jedoch vortrefflich ausgebildet.

Vorkommen und Lebensweise des rezenten Waldschweines

Auf die heutige geographische Verbreitung und Ernährung von *Hylochoerus meinertzhageni* wurde bereits oben hingewiesen. Die Waldschweine sind ausgesprochene Tagtiere, die in Familienverbänden in Wäldern leben. Nach DÖNHOF (1942) haben sie eine Vorliebe für Reviere, in denen dichtestes Unterholz mit offenerem Hochwald abwechselt. Die Waldschweine sind recht standortstreu Bewohner richtiger Burgen, die sie im Dickicht anlegen und die aus tunnelartigen Gängen bestehen, die an vielen Stellen zu Kesseln erweitert sind. In diesen befinden sich auch die Wurfplätze für die Neugeborenen, die als winzig und hilflos zu bezeichnen sind. Nach GRZIMEK (1963) sind die Riesenwaldschweine ausgesprochene Sonnenliebhaber.

Ihre Äsung nehmen die Waldschweine im Hochwald, auf Lichtungen, am Rand sumpfiger Partien und oft auch auf offenen, von Büschen unterbrochenen Grasflächen ein (d'HUART 1978). Letzteres ist besonders dann der Fall, wenn nach Grasbränden der Trockenzeit mit dem ersten Regen das frische Gras zu wachsen beginnt, denn sie verzehren – wie bereits erwähnt – vom Gras nur die frischen, weichen Spitzen.

Die versteckte Lebensweise der Waldschweine im Urwald war mit der Grund, weshalb diese Großsäugetiere so spät und zwar erst nach dem Okapi, von den Zoologen entdeckt wurden.

Die gegenwärtige Verbreitung von *Hylochoerus* ist somit an ausgesprochene Urwaldgebiete gebunden und, entsprechend deren heutiger Ausdehnung, nicht zusammenhängend, sondern diskontinuierlich. Dies läßt – eine gleiche Lebensweise vorausgesetzt – die Annahme zu, daß das Verbreitungsgebiet der Waldschweine einst zusammenhängend war, wie es auch für andere Arten angenommen wird. Wie bei allen Säugtieren der afrikanischen Hylläa erhebt sich jedoch die Frage, ob die Waldschweine primäre Urwaldbewohner sind, oder ob eine sekundäre Besiedlung dieses Lebensraumes anzunehmen ist, indem die Stammformen Bewohner des offenen Geländes waren, wie es etwa für das Okapi zutrifft (LÖNNBERG 1929). Eine Frage, die nicht nur mit den vorzeitlichen Vorläufern von *Hylochoerus*, sondern auch mit der einstigen Vegetationsentwicklung und damit der Paläoklimatologie in engem Zusammenhang steht.

Während des Pleistozäns kam es zu einem wiederholten Wechsel von Kalt- und Warmzeiten, die sich in den höheren geographischen Breiten als Glazial- und Interglazialzeiten bemerkbar machten. Erstere waren mit der Bildung von richtigen Inlandeisschilden auf der nördlichen Hemisphäre verbunden. In den niedrigen Breiten Afrikas kam es – abgesehen von Gebirgsstöcken, wie etwa dem Kilimandscharo, Mount Kenya und Ruwenzori, die vergletschert waren – zu einem Wechsel von Pluvial- und Interpluvialzeiten, über deren altersmäßige Parallelisierung mit Kalt- und Warmzeiten diskutiert wird. Früher setzte man allgemein die Pluvial- oder Regenzeiten mit den Glazialzeiten gleich. MOREAU (1933, 1963, 1966), der sich in Verbindung mit der Verbreitung der heutigen Avifauna mit diesen Fragen über Jahrzehnte hinweg beschäftigt hat, unterscheidet auf Grund der Untersuchungen von WAYLAND (1930) und LEAKEY (1931, 1948) an Seen (Nakuru- und Elmenteita-See) im ostafrikanischen Grabenbruchsystem mehrere Pluviale (Kagerian, Kamasian, Kanjeran und Gamblian), die mit den Glazialzeiten der gemäßigten Breiten gleichgesetzt werden. Dazu kommen noch kleinere Feuchtphasen, wie das Makalian und Nakuran im Post-Gamblium. Auch EISENTRAUT (1973), der sich auf Grund faunistischer Untersuchungen in Westafrika und auf Fernando Poo mit dem Problem der diskontinuierlichen Verbreitung von Montanwaldelementen unter den Wirbeltieren befaßt hat, setzt die tropischen Pluvialzeiten mit den Glazialzeiten der höheren geographischen Breiten gleich.

Neuere, durch ¹⁴C-Datierungen gestützte sedimentologische Untersuchungen an See- und Flußablagerungen und im Randbereich der Ozeane sprechen dafür, daß die Pluvialzeiten nicht, wie meist angenommen, einfach den Kaltzeiten entsprechen, sondern mit Warmzeiten in den gemäßigten Breiten gleichzusetzen sind. Allerdings sind – wie VAN ZINDEREN BAKKER (1976) auf Grund von Studien in Südafrika sowie VAN ZINDEREN BAKKER und MALEY (1979) nach Befunden aus Nordafrika betonen – nicht nur außertropische und tropische Bereiche, sondern auch innerhalb dieser (z. B. Sahara-Region) Verschiedenheiten festzustellen. Nur im tropischen Bereich entsprechen die Glazialzeiten den trockeneren Interpluvialzeiten.

So sind Kaltzeiten nicht durch höhere Feuchtigkeit, sondern durch Trockenheit ausgezeichnet (FAIRBRIDGE 1965; vgl. auch SCHWARZBACH 1974). Allerdings sind regionale, durch die geographische Breite bedingte Unterschiede vorhanden, wie STREET und GROOVE (1976) gezeigt haben. Sie stehen mit der Intensität der Niederschläge in Zusammenhang, die wiederum vom Verlauf bzw. der Ausdehnung der Westwind- und Passatwind-Gürtel abhängig ist. Nach den Untersuchungen der Nilablagerungen durch FAIRBRIDGE hat sich ge-

zeigt, daß die tropischen Regen während des Spät-Würm nahezu zum Stillstand kamen und Sahara-Dünen mindestens 1000 km südlicher lagen als gegenwärtig. Erst vor 11 000 Jahren kam es wieder zu stärkeren Regenperioden und die Nordgrenze der Monsunregenfälle verschob sich (in Nordafrika) um 2000 bis 3000 km nach Norden und begann die Sahara in eine Art Savanne zu verwandeln, die noch im Neolithikum anhielt, wie etwa die zahlreichen Felszeichnungen belegen. Dies wird bestätigt durch die Untersuchungen von SARNTHEIM (1977) über die Sahara-Flugsande im angrenzenden Bereich des Atlantik. Die Zeit des letzten Höchststandes der Würm-Eiszeit entspricht einer richtigen Trockenzeit und damit einem Interpluvial. Auch die fossilen Grundwässer der Sahara bestätigen dies, indem sie aus der Zeit zwischen 21 000 und 14 000 Jahren fehlen (HAXEL 1976). Zwischen 11 000 und 5000 Jahren vor der Zeitwende herrschte dagegen eine feuchte Periode in Nordafrika (ROGNON und WILLIAMS 1977).

Wenngleich auch über die altersmäßige Einstufung und Parallelisierung der früheren Pluvial- und Interpluvialzeiten des Pleistozäns noch Probleme bestehen (vgl. HEINE 1978), so ist für das hier diskutierte Problem allein der wiederholte Wechsel von solchen Klimaperioden wesentlich.

Zu den Pluvialzeiten waren die Urwälder durch die tropischen Monsunregen wesentlich ausgedehnter als gegenwärtig und reichten als kontinuierliches Areal von Westafrika über die ostafrikanische Grabenzone bis zur Ostküste. In den trockenen Interpluvialzeiten schrumpften die Urwälder auf ein geringeres Areal als gegenwärtig und es kam zur Aufspaltung in einzelne, voneinander getrennte Urwaldgebiete. Dadurch wurde die Bildung von Arten bzw. von Unterarten, wie sie gegenwärtig vom Waldschwein (*H. m. ivoriensis*, *H. m. rimator*, *H. m. meinertzhageni*) bekannt sind, eingeleitet. Eine derartige Schrumpfung der Urwaldgebiete ist zuletzt für den Höchststand der jüngsten Kaltzeit (21 000 bis 12 000 Jahre) anzunehmen. Dies gilt auch für weite Teile des Kongobeckens, wie pedologische Untersuchungen gezeigt haben (HEINZELIN 1952). Am Ende des „Middle Pleistocene“ treten verbreitet windverfrachtete Sande auf, deren Entstehung bei einer dichten Bewaldung unmöglich ist. Nach MOREAU (1966) ist ein *Brachystegia*-Trockenwald oder eher sogar eine *Acacia-Commiphora*-Savanne anzunehmen. Dies bedeutet – entgegen der einstigen Auffassung, wonach die afrikanische Hyläa während des Pleistozäns keinen Schwankungen ausgesetzt war –, daß auch der Regenwald gegenüber seiner heutigen Ausdehnung zeitweise stark geschrumpft war (BOOTH 1954; FLENLEY 1979; LIVINGSTONE 1980). In Verbindung damit ist das Vorkommen fossiler Formen, die als Vorläufer von *Hylochoerus* in Betracht kommen, bemerkenswert. Diese werden im übernächsten Kapitel besprochen.

Gebißanalyse von *Hylochoerus meinertzhageni*

Für die Beurteilung der stammesgeschichtlichen Herkunft des Riesenwaldschweines ist die Gebißdifferenzierung und der Bau der Molaren von entscheidender Bedeutung. Dabei ist besonders die Frage nach der Evolutionshöhe wichtig und damit die Entscheidung, ob es sich um ursprüngliche oder abgeleitete Merkmale handelt.

Die Zahnformel lautet $1\ 1\ 2-3\ 3/2-3\ 1\ 1-2\ 3$ und zeigt damit wohl die Reduktion im Bereich des Vordergebisses und der Prämolaren an, ohne jedoch die morphologische Rückbildung bei letzteren zum Ausdruck zu bringen. Nach der Zahnformel ist das Gebiß von *Hylochoerus* stark abgeleitet und entspricht weitgehend jenem von *Phacochoerus*, doch sind auch hier bedeutende morphologische Unterschiede vorhanden. Der Zahnverlust setzt im Bereich der Incisiven relativ früh ein und nach der Ausbildung bzw. Abnutzung hat man – mit MOHR (1960) – den Eindruck, als hätten die oberen Incisiven nur wenig Bedeutung. Die meist in der Vierzahl vorhandenen Mandibularincisiven konvergieren etwas und bilden eine funktionelle Einheit. Sie stehen waagrecht in der breiten phacochoeroiden Symphyse. Sie sind jedoch etwas länger als bei *Phacochoerus*.

Die mächtigen, ausladenden und wurzellosen C sup. erinnern gleichfalls an *Phacochoerus*, sind jedoch nur oberseits glatt bzw. gefurcht; an der Unterseite sind sie ähnlich *Potamochoerus* und *Hippopotamus* stark gerieft. Sie stehen weitgehend waagrecht und nicht in einem Winkel wie bei *Phacochoerus aethiopicus* und werden auch nicht wie bei dieser Art zum Graben verwendet. Die C inf. zeigen einen verrucosen Querschnitt. Sie wurzeln – ähnlich wie bei *Phacochoerus* – sehr flach in der Symphysenregion und weichen damit sowohl von *Sus* als auch von *Potamochoerus* ab. Der Abschleiß durch die C sup. macht sie zu spitzen, scharfkantigen und dadurch gefährlichen Waffen.

Die Prämolaren sind nicht nur nach der Zahl, sondern auch nach der Größe stark reduziert. Eine Evolutionstendenz, die bei *Phacochoerus* noch weiter fortgeschritten ist. Umriß und Ausbildung der Krone variieren sehr stark, wie dies bei in Reduktion befindlichen Organen immer wieder beobachtet werden kann. Entsprechend der Variabilität sind die Auffassungen über die Homologisierung der Zähne dieser Kategorie geteilt. Nach THOMAS (1904) sind die P⁴ bei *Hylochoerus meinertzhageni* nicht ausgebildet, da der letzte Zahn jeweils dem D⁴ bzw. P³ entsprechen soll. Wie nicht nur die bei BOUET und NEUVILLE (1931) abgebildeten Exemplare, sondern auch Originalmaterial aus der Säugetiersammlung des Naturhistorischen Museums Wien erkennen läßt, ist das Milchgebiß mit D 1–3 gut ausgebildet, während von den Prämolaren gelegentlich nur zwei im Oberkiefer und einer im Unterkiefer angelegt werden und in Funktion treten. Bei den adulten Individuen sind es meist nur stark abgenützte Reste. Form und Umriß des P⁴ variieren derart, daß eine Beschreibung im einzelnen überflüssig ist. Wie COOKE und WILKINSON (1978) erwähnen, kommt es bei einer geringen Zahl von Individuen (deren geographische oder unterartliche Zusammengehörigkeit jedoch nicht untersucht ist) zu einer Molarisierung des P⁴ mit zwei Höckerreihen ähnlich den M sup. Der P³ ist ein meist einhöckeriger und zweiwurzeliger Zahn, was auch – sofern vorhanden – für den etwas kleineren P² zutrifft. Der P⁴ ist gleichfalls fast stets einspitzig und zweiwurzelig. Der P³ variiert sehr stark und ist meist einhöckerig. Meist sind zwei Alveolen für zwei Wurzeläste vorhanden.

Das Molarengebiß ist vollständig, doch kommt es in der Regel bei den erwachsenen Individuen zur völligen Abnützung der M¹. Die Krone der beiden vorderen Molaren ist als brachyodont, jene der M³ hingegen als hypsodont zu bezeichnen. Die mesio-distale Länge der vier Haupthöcker ist bedeutend kürzer als ihre Höhe (Abb. 1). Unter Einschluß des Talons vom M³ erreicht die Kronenhöhe allerdings nicht seine Länge (31:42 mm). Diese Feststellung ist zweifellos neu, sind doch die Molaren von *Hylochoerus meinertzhageni* bisher durchwegs als brachyodont bezeichnet worden (vgl. LYDEKKER 1915; BOUET und NEUVILLE

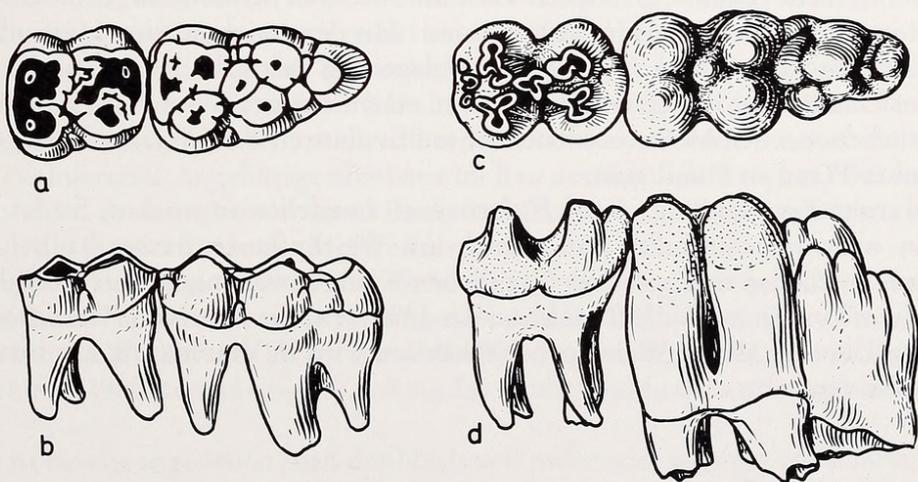


Abb. 1. M² und M³ dext. von *Potamochoerus porcus* (a, b) und *Hylochoerus meinertzhageni* (c, d) von occlusal (oben) und buccal (unten). Beachte Hypsodontie des M³ bei *Hylochoerus*. Punktierung = Zement. 1/1 nat. Größe. Orig. Naturhist. Museum Wien, Säugetiersammlung No. 5378 (a, b) und No. 3275 (c, d)

1931; MOHR 1960; d'HUART 1978). Auffällig sind weiter die mesio-distale Streckung der Krone, deren linguo-buccale Einschnürung, der starke Zementbelag im Kronenbereich und die durch eine Art der Abkautung entstehende Lophodontie der Zahnkrone, wodurch sich *Hylochoerus* von sämtlichen rezenten Suiden unterscheidet (vgl. HERRING 1980). Die Zahnhöckerpaare sind durch weite Abstände voneinander getrennt, da die medianen Zwischenhöcker relativ niedrig ausgebildet sind bzw. durch die Abkautung niedrig gehalten werden. Sie bilden eine Art (niedriges) Längsjoch, das die Höckerpaare untereinander verbindet. Die linguo-buccale Einschnürung ist an den M^3 am deutlichsten ausgeprägt. Bei den im Keimzustand befindlichen Zähnen sieht man, daß diese Einschnürung durch das pfeilerartige Wachstum der Höcker bedingt ist. Die Talon(id) „höcker“ sind im Querschnitt rundlich bis oval, die Haupt„höcker“ variieren etwas und zeigen meist Einschnürungen, die besonders bei der buccalen Zahnhälfte entfernt an ein Kleeblattmuster erinnern. Der Schmelz selbst ist dünner als bei *Potamochoerus*.

Demnach unterscheiden sich die Molaren von *Hylochoerus* deutlich von jenen sämtlicher übriger rezenter Suiden. Bemerkenswert ist auch die kräftige Ausbildung von Talon und Talonid an den M^2 und M^3 . An den M^3 erreichen Talon und Talonid die halbe Kronenlänge. Am M^3 sind zumindest zwei Paar Talonhöcker ausgebildet, die durch die Abkautung als zusätzliche Joche wirken.

Wie EWER (1958, 1970) ausführt, sind bei *Hylochoerus* nur hackende und nicht kauende Kieferbewegungen möglich. Sie dokumentieren die tiefgreifenden Unterschiede gegenüber *Phacochoerus*, die nicht nur im Bau der Molaren, sondern auch im Unterkiefer und im Kiefergelenk zum Ausdruck kommen. Der Ramus ascendens ist bei *Hylochoerus* niedrig und wie bei *Potamochoerus* gebaut, im Gegensatz zum hohen bei *Phacochoerus*.

Nach der Ernährungsweise bietet sich ein Vergleich mit Mastodonten unter den Proboscidiern an (z. B. *Gomphotherium angustidens*), doch sind bemerkenswerte Unterschiede vorhanden, welche die Sonderstellung von *Hylochoerus* und damit auch ihre stammesgeschichtliche Entwicklung unterstreichen.

Analysiert man das Backengebiß von *Hylochoerus meinertzhageni*, so scheint ein gewisser Widerspruch zwischen der Ausbildung der Zähne und ihrer Funktion vorzuliegen. Bei herbivoren Formen ist die Tendenz zu einer Vergrößerung der Kaufläche festzustellen, die oft mit einer Molarisierung der Prämolaren verbunden ist. Letzteres ist allerdings bei den Suiden – im Gegensatz zu den Tayassuiden –, wenn man vom P^4 absieht, nicht der Fall. Bei den Suiden werden vor allem die M^3 verlängert und die Höcker können zu richtigen Säulen umgestaltet werden, wie es bei *Phacochoerus* der Fall ist. Dabei werden nicht nur die Prämolaren mehr und mehr reduziert, sondern auch die vorderen Molaren abgenützt, so daß bei dieser Gattung nur mehr die M^3 funktionell sind. Mit der zunehmenden Hypsodontie der einzelnen Zahnhöcker wird auch die Zementablagerung verstärkt, so daß im Zusammenhang mit der Umstellung von einem Quetsch- zu einem Kaugebiß durch die Abkautung eine richtige Kauebene an den Molaren entsteht. Eine Evolution, die mit einer Verlagerung des Kiefergelenkes Hand in Hand geht.

Eine derartige Entwicklung ist bei *Hylochoerus* zweifellos angebahnt. Sie ist umso erstaunlicher, wenn man bedenkt, daß es sich um Weichpflanzenfresser handelt und um Schweine mit vertikalen und nicht auch seitlichen Kieferbewegungen. Zur Ausbildung des Backengebisses kommt noch die Reduktion der Incisiven, die jener von *Phacochoerus* ähnlich ist. Eine Deutung dieser Widersprüchlichkeiten wird in Verbindung mit fossilen Formen zu geben versucht.

Einstige Verbreitung von *Hylochoerus* und vermutliche fossile Vorfahren

Die Fossildokumentation von *Hylochoerus meinertzhageni* ist außerordentlich dürftig. Lediglich aus dem Jung-Pleistozän von Ostafrika (Kenya) sind einige spärliche Reste bekannt geworden (HARRIS und WHITE 1979). Die ältesten Reste von *Hylochoerus* stammen aus dem mittleren Pleistozän von Kenya (Kanjera und Kagua). Sie sind von LEAKEY (1958) als *Hylochoerus antiquus* beschrieben worden, doch erlauben die spärlichen Reste des Holotypus von Kanyera (Mandibelfragment mit M_{2-3}) kaum eine Abtrennung von *Hylochoerus meinertzhageni*. Der Rest von Kagua (Mandibel) ist unpräpariert und gehört nach HARRIS und WHITE (1979) möglicherweise zu *Mesochoerus*, zeigt jedoch hylochoerine Züge. *Hylochoerus euilus* Hopwood (1926) aus dem Pliozän der Kairo-Formation (Uganda) und *H. grabhami* Hopwood (1929) aus dem Pleistozän vom Weißen Nil (Sudan) sind hingegen keine Angehörigen der Gattung *Hylochoerus*, sondern zu *Notochoerus* bzw. *Mesochoerus limnetes* zu stellen (vgl. HARRIS und WHITE 1979). Beide „*Hylochoerus*“-Arten beruhen auf isolierten letzten Mandibularmolaren, die nicht nur stark variabel, sondern auch durch den Grad der Abkautung starken morphologischen Änderungen unterworfen sind.

Die Seltenheit fossiler Reste von *Hylochoerus* steht zweifellos mit dem Vorkommen der rezenten Art in Zusammenhang. Reste waldbewohnender Arten werden wesentlich seltener fossil als Bewohner der offenen Landschaft bzw. aquatische Formen.

Aus dem Plio-Pleistozän Afrikas sind jedoch zahlreiche, heute meist ausgestorbene Suiden beschrieben worden, die auf verschiedene Gattungen bezogen werden (EWER 1958; LEAKEY 1958, 1965; COOKE 1978; HARRIS und WHITE 1979). Allerdings sind zahlreiche „Gattungen“ nicht berechtigt, da sie entweder auf unzulänglichen Resten begründet oder durch sexuelle Differenzen vorgetäuscht wurden bzw. auf verschiedenen Resten beruhen, deren artliche Zusammengehörigkeit nicht erkannt wurde (z. B. *Promesochoerus*, *Ectopotamochoerus*, *Orthostonyx*; vgl. THENIUS 1969; HARRIS und WHITE 1979). Auch über die Berechtigung bzw. Synonymie verschiedener weiterer Genera (*Kolpochoerus*, *Potamochoeroides*, *Stylochoerus*) wird diskutiert. Dies hängt einerseits mit der Variabilität der betreffenden Formen zusammen, andererseits – soweit es sich um Formen handelt, die auf Backenzähnen beruhen – um lediglich durch die Abkautung vorgetäuschte Unterschiede im Molarenmuster.

Die intensive Grabungstätigkeit in den plio-pleistozänen Ablagerungen Ostafrikas (Olduvai, Omo-Becken, Turkana-Region, Baringo- und Kairo-Gebiet) in den letzten Jahren hat unsere Kenntnis von der damaligen Fauna und damit auch der Suiden bedeutend erweitert.

Wenn man von *Potamochoerus* und *Phacochoerus* absieht, so ist es einerseits die *Nyanza-choerus-Notochoerus*-Gruppe, andererseits sind es *Metridiochoerus*, *Stylochoerus* und *Potamochoeroides* als Angehörige der *Phacochoerus*-Gruppe und schließlich die *Mesochoerus*-Gruppe. Die erstgenannte Gruppe verschwindet mit hochspezialisierten *Notochoerus*-Arten (*N. capensis*, *N. euilus*, *N. scotti*) noch während des Pleistozäns wieder, wobei die jüngsten Arten als evoluierteste Angehörige nicht nur im Bau des Schädels etwas an *Phacochoerus* erinnern, sondern auch im Vorder- und Backengebiss durch die Reduktion einzelner Zähne bzw. durch die Hypsodontie der Molaren als Savannenbewohner ausgewiesen sind. Die etwas divergierenden Spezialisierungen im Schädel und Gebiss zeigen jedoch, daß es sich um eine eigene Linie handelt, die nicht mit *Phacochoerus* in Verbindung gebracht werden kann (vgl. COOKE und WILKINSON 1978). Auch die Differenzierung des Massetermuskels spricht nach HERRING (1980) für eine eigene, auf ein *Sus* ähnliches Muster zurückgehende Entwicklung.

Damit ist bereits angedeutet, daß der Nachweis mehr oder weniger vollständiger Schädel wesentlich zur Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der plio-pleistozänen Suiden beigetragen hat. Ursprünglich beruhten die Auffassungen über die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge der fossilen afrikanischen Suiden praktisch nur auf Gebißresten. Diese neigen jedoch sehr zu Parallel- und Konvergenzerscheinungen, so daß der Bau

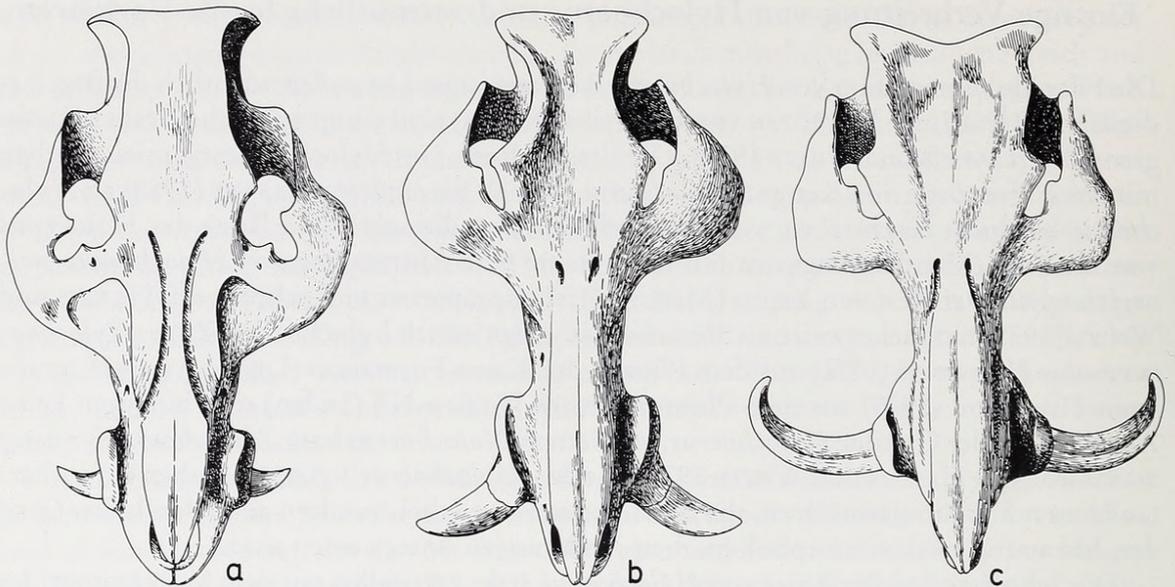


Abb. 2. Schädel (Dorsalansicht) von *Microstonyx antiquus* aus dem Jung-Miozän (Pannon) des Wiener Beckens (a), *Meschoerus* (= *Kolpochoerus*) *limnetes* aus dem Jung-Pliozän Afrikas (b) und *Hylochoerus meinertzhageni*, rezent (c). Auf gleiche Länge gebracht. Beachte Ausbildung von Jochbögen und der Stirn

der Schädel mit zahlreichen zusätzlichen Merkmalen und „trends“ eine etwas fundiertere Basis liefert.

Allerdings neigt auch der Bau des Schädels zu Parallelerscheinungen, die zweifellos mit einer ähnlichen Funktion in Zusammenhang stehen. So kommt es innerhalb verschiedener Linien zur Verbreiterung der Jochbögen, zur Verlagerung der Orbitae in Richtung Hinterhaupt und zur flächigen Ausbildung der Stirn (s. Abb. 2–4). Lediglich Unterschiede im Detail bzw. die abweichenden Merkmalskombinationen und Evolutionstendenzen ermöglichen konkrete Aussagen über die vermutlichen verwandtschaftlichen Zusammenhänge. Interessant ist, daß eine ähnliche Stirnverbreiterung und Ausladung der Jochbögen auch bei *Microstonyx*-Arten im Jung-Miozän zu beobachten ist, zu der noch die Verlagerung der Orbitae kommt (Abb. 4 a, b). Bei *Microstonyx antiquus* aus dem älteren Jung-Miozän (Pannon) ist der Fazialschädel gegenüber dem Hirnschädel relativ kurz, die Stirn eher schmal (Abb. 2 a), bei *M. major* (= „*erymanthius*“) aus dem jüngeren Jung-Miozän (Pont) ist der Fazialschädel verlängert, die Stirn breit und die Orbitae sind ähnlich *Phacochoerus* nach hinten oben verlagert (Abb. 3 a und 4 b). *Microstonyx antiquus* ist nach dem Vorkommen und der Begleitfauna ein Waldbewohner, *M. major* hingegen eine Savannenform. Die Backenzähne sind brachyodont, die C sup. jedoch trotz gut entwickelter Alveolarkämme (Cristae alveolares) stark reduziert (s. THENIUS 1972). Dadurch, durch die Lage der Orbitae und durch die gut ausgebildete Incisura infraorbitalis ist *Microstonyx* deutlich höher evoluiert als *Hylochoerus*. Letztere spricht für stark entwickelte Präorbitaldrüsen. Es sind jedoch reine Parallelerscheinungen zu den genannten plio-pleistozänen Suiden.

Bei *Nyanzachoerus* aus dem Mio-Pliozän Afrikas ist das Backengebiß brachyodont, das Molarenmuster potamochoerid, doch kommt es bei den P_3^3 und P_4^4 zu einer Vergrößerung ähnlich *Conohyus* bzw. *Tetraconodon*. Damit ist ein Evolutionstrend aufgezeigt, der von dem bei *Hylochoerus* völlig abweicht. Die Jochbögen hingegen zeigen bei den ♂♂ Individuen eine starke Verbreiterung ähnlich *Hylochoerus*, wie auch die Stirnfläche breit entwickelt ist. Bei *Nyanzachoerus jaegeri* aus dem Pliozän kommt es zu einer beginnenden Hypsodontie im Molarenbereich, doch bleibt das Kiefergelenk in potamochoerider Position.

Notochoerus (Abb. 3b, 4e) des Plio-Pleistozäns, das von *Nyanzachoerus* abgeleitet wird, ist durch eine Reduktion der I sup. und der Prämolaren, durch die Verlagerung der Orbitae

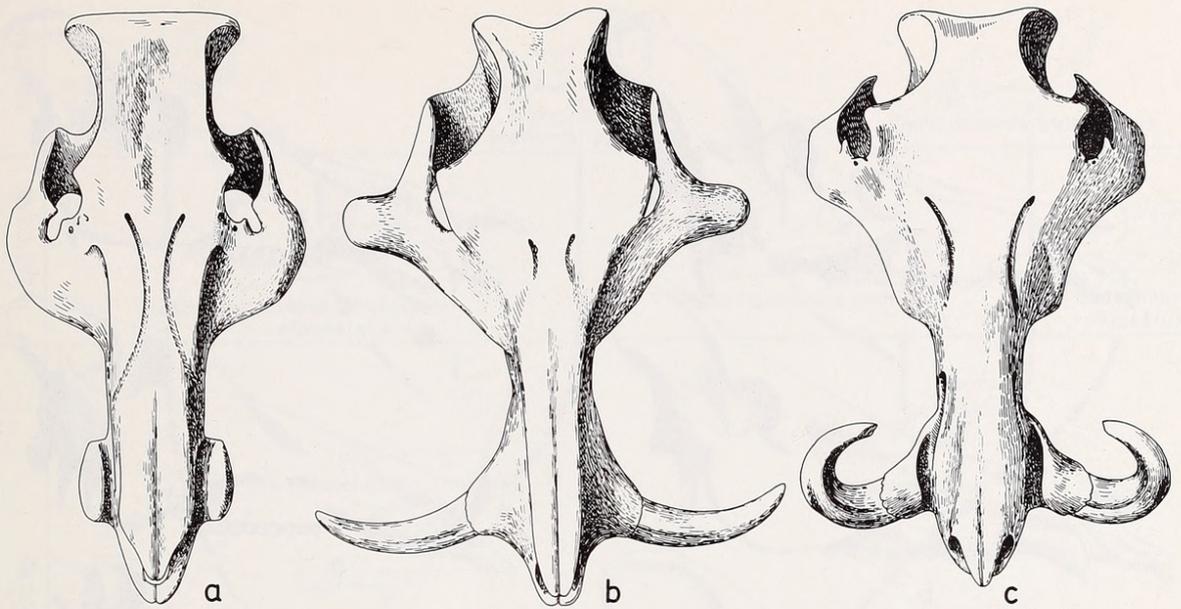


Abb. 3. Schädel (Dorsalansicht) von *Notochoerus eulius* aus dem Jung-Pliozän Afrikas (b), *Microstonyx major* aus dem Jung-Miozän (Pont) Europas (a) und *Phacochoerus aethiopicus*, rezent (c). Auf gleiche Länge gebracht. Beachte Ausbildung von Jochbögen und Stirn

nach hinten oben und durch die Verlängerung und die stärkere Hypsodontie der Molaren (vor allem der M_3^3) sowie die stärkere Einschnürung der Molaren, „höcker“ deutlich höher evoluiert, zeigt jedoch in der Ausbildung der Jochbögen eine eigene Evolutionstendenz (Abb. 3). Die Lage des Kiefergelenkes scheint gegenüber jener bei *Nyanzachoerus* kaum verändert. Immerhin ist eine phyletische Ableitung von primitiveren *Nyanzachoerus*-Arten (z. B. *N. jaegeri*), wie sie von COOKE und WILKINSON (1978) und HARRIS und WHITE (1979) angenommen wird, möglich.

Die erwähnte Spezialisierung der Prämolaren (bei *Nyanzachoerus*) bzw. des Schädels (bei *Notochoerus*) schließen direkte stammesgeschichtliche Beziehungen zu *Hylochoerus* aus.

Bei *Metridiochoerus* aus dem Plio-Pleistozän, dessen Typus-Art *M. andrewsi* auf einem M^2 beruht, kommt es zu einer fortschreitenden Reduktion der Prämolaren und der I_{sup} bei gleichzeitiger Hypsodontie der Molaren. Allerdings ist eine linguo-buccale Einschnürung der Molaren kaum oder nur schwach entwickelt; dies gilt besonders für die Arten mit stärker hypsodonten Molaren (z. B. *M. andrewsi*, *M. compactus* und „*M. modestus*). Charakteristisch ist weiters die Fusion der zu Säulen umgeformten Kronenelemente kurz nach dem Beginn der Abkautung und die verzögerte Wurzelbildung. Bei *Metridiochoerus andrewsi* sind auch deutliche phacochoerine Züge im Bau des Schädels (z. B. Verlagerung der Orbitae und des Kiefergelenkes) und Unterkiefer (z. B. kurze, breite Symphyse) vorhanden, doch erinnert die breite Stirnfläche an *Hylochoerus*. *Metridiochoerus* ist vor allem durch die Ausbildung der Molaren und des Kiefergelenkes zu spezialisiert, um als Stammform von *Hylochoerus* in Betracht zu kommen. Demgegenüber läßt sich *Phacochoerus* von *Metridiochoerus* ableiten, was auch die wechselnde Zuordnung der Art *modestus* zu *Metridiochoerus* bzw. *Phacochoerus* verständlich macht. Mit „*Potamochoeroides*“ und *Stylochoerus* sind weitere plio-pleistozäne Genera dieser Gruppe genannt, die gleichfalls auf Grund ihrer Merkmalskombination als Ahnenformen von *Hylochoerus* auszuschließen sind. Nach HARRIS und WHITE (1979) sind es Synonyma von *Metridiochoerus*.

Von *Mesochoerus* aus dem Plio-Pleistozän (mit *M. limnetes* als Typusart, Abb. 2b, 4c) sind verschiedene Arten beschrieben worden. *M. limnetes*, die Typusart, beruht auf einem M^2 aus der pliozänen Kairo-Formation von Uganda. Wie COOKE (1978) feststellt, ist *Mesochoerus* SHAW und COOKE (1941) als jüngeres Synonym von *Kolpochoerus* VAN HOEPEN und

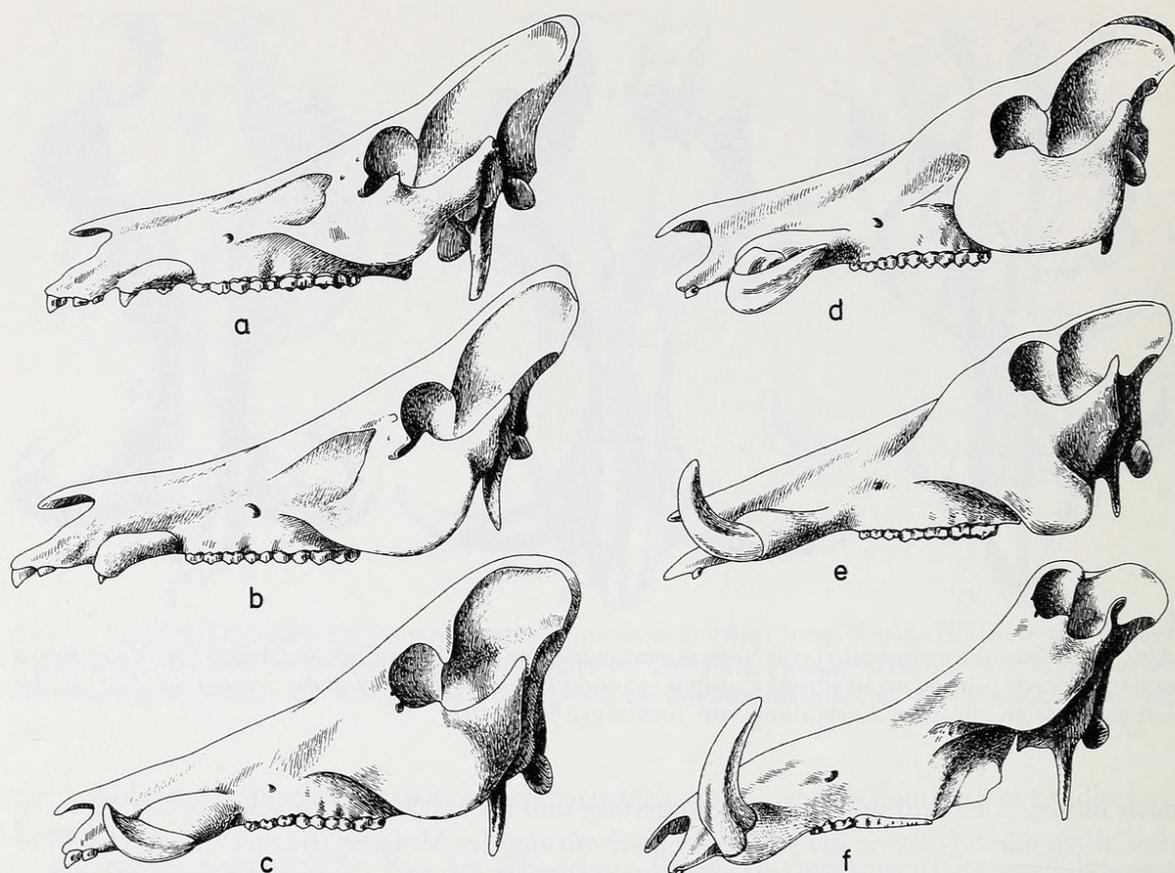


Abb. 4. Schädel (Lateralansicht) von *Microstonyx antiquus* (a), *M. major* (b), *Mesochoerus* (= *Kolpochoerus*) *limnetes* (c), *Hylochoerus meinertzhageni* (d), *Notochoerus euilus* (e) und *Phacochoerus aethiopicus* (f). Auf gleiche Länge gebracht. Beachte gleichsinnige Verschiebung der Orbitae bei *Microstonyx*, *Notochoerus* und *Phacochoerus*

VAN HOEPEN (1932) eigentlich nicht valid. Da jedoch die Gattung *Kolpochoerus* in einer Publikation in Afrikaans veröffentlicht wurde, wäre dies nach HARRIS und WHITE (1979; S. 36) ein klarer Fall zur Aufhebung der nomenklatorischen Regeln. Hier wird der Name *Kolpochoerus Mesochoerus* vorgezogen. *Kolpochoerus* zeigt im Bau des Schädels durch die breiten und ausladenden Jochbögen, die breite Stirnregion, die relativ langen und spitzen Nasalia sowie die breite und flache Symphyse bemerkenswerte Übereinstimmung mit *Hylochoerus* (vgl. Abb. 2b, 4c). Auch die Position des Kiefergelenkes entspricht jener von *Hylochoerus*. Das Gebiß von *Kolpochoerus* ist – soweit bekannt – mit der Zahnformel $\frac{3}{3} \frac{1}{1} \frac{3}{3} - \frac{4}{3} \frac{3}{3}$ vollständiger als bei *Hylochoerus*. $P\frac{3}{3}$ und $P\frac{4}{4}$ sind gut entwickelt, die Molaren sind brachyodont bis subhypsodont ausgebildet. Bei *Kolpochoerus afarensis* aus dem mittleren Pliozän sind die Molaren zwar brachyodont und seitlich eingeschnürt, doch fehlt ihnen die für *Hylochoerus* typische Verlängerung und die Hypsodontie der $M\frac{3}{3}$. Bei *Kolpochoerus limnetes* des Jung-Pliozäns ist zwar die beginnende Hypsodontie und eine starke Verlängerung der $M\frac{3}{3}$ festzustellen, doch fehlt sowohl die Verlängerung der vorderen Molaren als auch ihre seitliche Einschnürung. Da außerdem die Prämolaren bei dieser Art eher kräftiger entwickelt sind als bei *Kolpochoerus afarensis*, liegt eine von *Hylochoerus* etwas abweichende Evolutionstendenz vor, die auch für die pleistozänen *Kolpochoerus*-Arten (*K. olduvaiensis*, *K. paiceae* = *sinuosus*) zutrifft. In Anbetracht der Merkmalskombination scheint mit COOKE (1976) eine stammesgeschichtliche Herkunft der Gattung *Hylochoerus* von *Kolpochoerus* sehr wahrscheinlich, allerdings dürfte diese nicht, wie HARRIS und WHITE (1979) annehmen, aus weniger progressiven *K. limnetes*-Formen im Altquartär erfolgt sein, sondern praktisch vor Entstehung dieser Art und damit im Pliozän (Abb. 5).

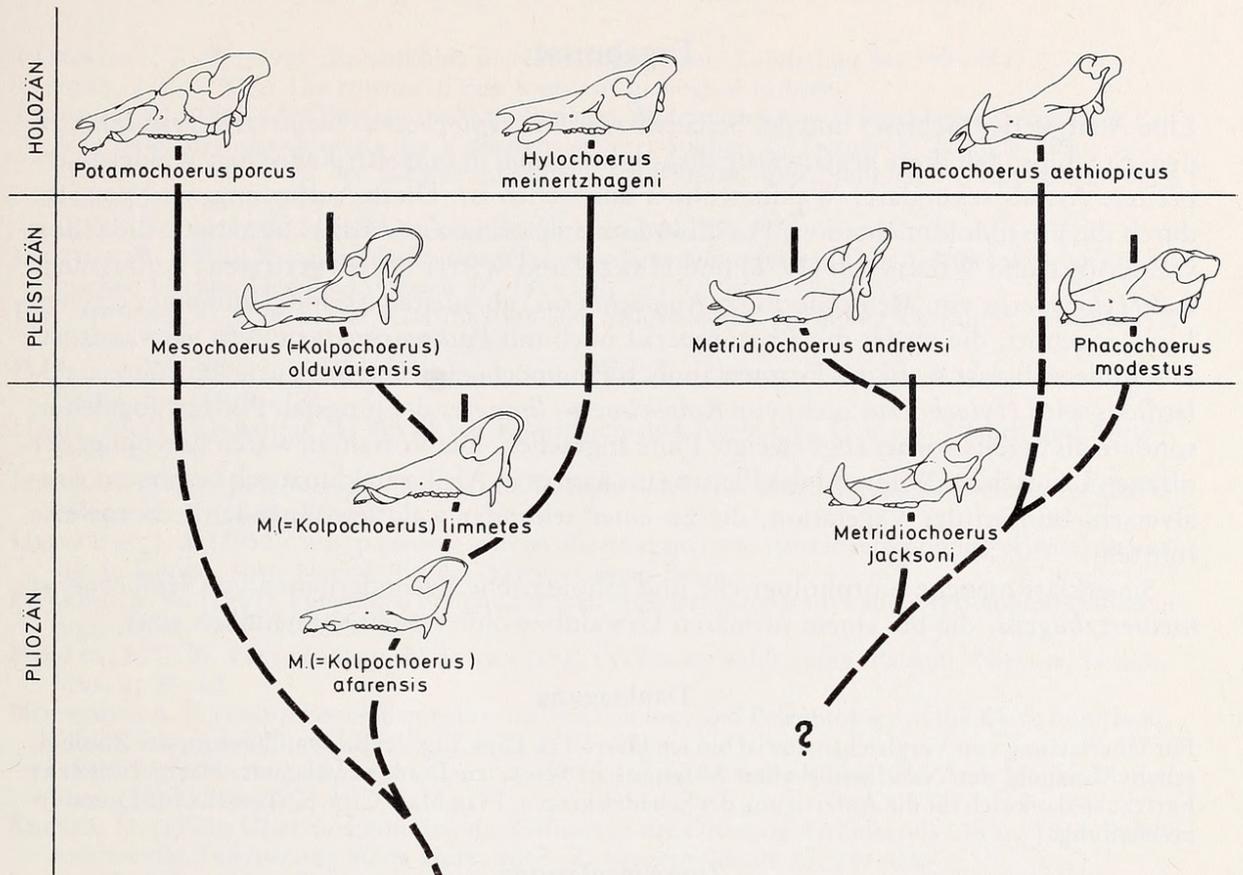


Abb. 5. Vermutliche stammesgeschichtliche Zusammenhänge der Gattungen *Potamochoerus*, *Hylochoerus* und *Phacochoerus*. In Anlehnung an COOKE und WILKINSON (1978) verändert umgezeichnet

Wie das Vorkommen und die Begleitfauna von *Kolpochoerus afarensis* und von *K. limnetes* vermuten lassen, waren beide Arten Bewohner der offenen Landschaft. *K. limnetes* war über ganz Afrika verbreitet (Marokko, Sudan, Nordost-, Ost- und Südafrika), was gleichfalls eher für einen Savannen-, als Waldbewohner spricht.

Unter Berücksichtigung obiger Befunde werden nunmehr vor allem jene morphologischen, ethologischen und physiologischen Besonderheiten des rezenten Waldschweines verständlich, die bei Annahme einer ständig urwaldbewohnenden Lebensweise nicht zu erklären sind. Geht man von der Annahme aus, daß die Vorfahren von *Hylochoerus meinertzhageni* Savannenbewohner gewesen sind, so läßt sich nicht nur die Hypsodontie der M_3^3 und die seitliche Einschnürung und Verlängerung der Molaren als Hinweis auf die beginnende Säulenzähigkeit deuten, die sekundär wieder etwas abgeschwächt wurde, sondern auch das phacochoeroide Vordergebiss (Incisivenreduktion) und die mit dem (evoluierten) Frontalkampf in Zusammenhang stehende breite Stirnfläche des Schädels. Weiters wird auch die tagaktive Lebensweise – ähnlich *Phacochoerus aethiopicus* – verständlich. Schließlich findet damit auch der geringe Reifegrad der Neugeborenen, die in richtigen Gebüsch „kesseln“ zur Welt kommen, seine einleuchtende Erklärung. Für die einstigen Vorfahren als Freilandbewohner kann angenommen werden, daß die Wurfplätze in Höhlen lagen und die Neugeborenen daher keine richtigen „Nestflüchter“ waren. Auch der bei Flucht senkrecht aufgerichtete Schwanz kann als einstige Anpassung an das Leben in einer offenen Landschaft aufgefaßt werden.

Ergebnisse

Eine Analyse des Gebisses und des Schädelbaues von *Hylochoerus meinertzhageni* führt zu dem Ergebnis, daß diese gegenwärtig diskontinuierlich in mittelafrikanischen Wäldern verbreitete Art als sekundärer Waldbewohner anzusehen ist. Diese Auffassung wird gestützt durch die Fossildokumentation. Fossilfunde aus dem Pliozän Afrikas bestätigen die schon von COOKE und WILKINSON (1978) und HARRIS und WHITE (1979) vertretene Auffassung, daß *Hylochoerus* von *Mesochoerus* (= *Kolpochoerus*) abzuleiten ist und damit einer eigenen Linie angehört, die weder mit *Phacochoerus* noch mit *Potamochoerus* direkt verwandt ist. Die Linie selbst ist wohl auf Formen ähnlich *Potamochoerus* und *Sus* zurückzuführen. Allerdings wird *Hylochoerus* nicht von *Kolpochoerus limnetes* des jüngsten Pliozän abgeleitet, sondern als bereits vorher abgezweigte Linie angesehen. Die Vorfahren waren Bewohner der offenen Landschaft. Während des Pleistozäns kam es in Afrika zu klimatisch bedingten Arealverschiebungen der Vegetation, die zu einer sekundär waldbewohnenden Lebensweise führten.

Sie erklärt manche morphologische und ethologische Besonderheiten von *Hylochoerus meinertzhageni*, die bei einem primären Urwaldbewohner nicht verständlich sind.

Danksagung

Für Überlassung von Vergleichsmaterial bin ich Herrn Dr. Dipl. Ing. K. BAUER, Direktor der Zoologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums in Wien, zu Dank verpflichtet. Herrn NORBERT FROTZLER danke ich für die Anfertigung der Schädelzeichnungen, Frau Mag. CHR. SCHWEIFER für Literaturbeschaffung.

Zusammenfassung

Hylochoerus meinertzhageni ist von der *Mesochoerus*- (= *Kolpochoerus*-)Gruppe des afrikanischen Plio-Pleistozäns abzuleiten. *Hylochoerus* ist demnach Angehöriger einer eigenen, im Plio-Pleistozän von *Potamochoerus* und *Phacochoerus* getrennten Linie, die bisher nur aus Afrika bekannt geworden ist. Gegenüber der von COOKE und WILKINSON (1978) und HARRIS und WHITE (1979) vertretenen Auffassung, wonach *Hylochoerus* erst im Altpleistozän aus *M. limnetes* hervorgegangen sei, erscheint eine bereits im jüngsten Pliozän erfolgte Abtrennung wahrscheinlicher.

Da die Stammformen Bewohner der offenen Landschaft waren, ist *Hylochoerus* als sekundärer Urwaldbewohner zu bezeichnen. Dies erklärt auch verschiedene morphologische Besonderheiten bzw. das Evolutionsniveau im Gebiß, Schädel, Gehirn und im Verhalten sowie die tagaktive Lebensweise.

Als Ursache für das sekundäre Waldleben können die starken Vegetationsverschiebungen während des Pleistozäns angesehen werden, die auch den tropischen Regenwald betrafen. Es liegt hier eine ähnliche Situation wie bei *Okapia* vor.

Literatur

- BALDUCCI, E. (1909): Di una nuova species de *Hylochoerus*. Firenze Publ. R. Ist. Stud. super. 1–17.
- BOOTH, A. H. (1954): The Dahomey Gap and the mammalian fauna of the West African forests. Rev. Zool. Bot. Afr. 50, 305–314.
- BOUET, G.; NEUVILLE, H. (1931): Recherches sur le genre „*Hylochoerus*“. Arch. Mus. Nation. Hist. natur. (6) 5, 215–303.
- COOKE, H. B. S. (1976): Suidae from the Plio-Pleistocene strata of the Rudolf Basin. In: Earliest Man and environment at the Lake Rudolf Basin. Ed. by COPPENS, Y. et al. 251–263.
- (1978): Pliocene-Pleistocene suidae from Hadar, Ethiopia. Kirtlandia 29, 1–63.
- COOKE, H. B. S.; WILKINSON, A. F. (1978): Suidae and Tayassuidae. In: Evolution of African mammals. Ed. by MAGLIO, V. J.; COOKE, H. B. S. 435–482.
- d'HUART, J. P. (1978): Ecologie de l'hylochère (*Hylochoerus meinertzhageni* Thomas) au Parc National des Virunga. Explor. Parc. Nation. Virunga (2) 25, 1–156.
- DÖNHOF, C. (1942): Zur Kenntnis des afrikanischen Waldschweins *Hylochoerus meinertzhageni* Thomas. Der Zool. Garten n. F. 14, 192–200.
- EISENTRAUT, M. (1973): Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. Bonner Zool. Monogr. 3, 1–428.
- EWER, R. F. (1958): Adaptive features in the skulls of African suidae. Proc. zool. Soc. London 131, 135–155.
- (1970): The head of the Forest Hog *Hylochoerus meinertzhageni*. East Afric. Wildlife J. 8, 43–52.

- FAIRBRIDGE, R. W. (1965): Eiszeitklima in Nordafrika. Geol. Rundschau **54**, 399–414.
- FLENLEY, J. R. (1979): The equatorial rain forest: A geological history.
- FRÄDRICH, H. (1965): Zur Biologie und Ethologie des Warzenschweines (*Phacochoerus aethiopicus* Pallas), unter Berücksichtigung des Verhaltens anderer Suiden. Z. Tierpsych. **22**, 328–393.
- (1967): Das Verhalten der Schweine (Suidae, Tayassuidae) und Flußpferde (Hippopotamidae). Hdb. Zool. **8**, **10** (26), 1–44.
- (1968): Schweine und Pekaris. Grzimeks Tierleben **13**, 82–116.
- GRZIMEK, B. (1963): Riesenwaldschweine (*Hylochoerus meinertzhageni* Thos.) im Frankfurter Zoologischen Garten. Der Zool. Garten **27**, 181–187.
- HALTENORTH, T. (1963): Die Klassifikation der Säugetiere 18. Ordnung Paarhufer, Artiodactyla Owen, 1948, Hdb. Zool. **8** (1), 1–167.
- HARRIS, J. M.; WHITE, T. D. (1979): Evolution of the Plio-Pleistocene African suidae. Trans. Amer. Philos. Soc. **69**, 1–128.
- HAXEL, O. (1976): Beitrag der Physik zur Klimageschichte. Verh. Ges. Deutsch. Naturf. und Ärzte f. 1974, 40–46.
- HEINE, K. (1978): Jungquartäre Pluviale und Interpluviale in der Kalahari (südliches Afrika). Palaeogeology of Africa **10**, 31–39.
- HEINZELIN, J. de (1952): Sols, paléosols et désertification ancienne dans le secteur nord-oriental du bassin du Congo. Inst. Nation. Etudes Agron. Congo Belge.
- HERRING, S. W. (1980): Functional design of cranial muscles: comparative and physiological studies in pigs. Amer. Zool. **20**, 283–289.
- HOEPEN, E. C. N. VAN; HOEPEN, H. E. VAN (1932): Vrystate wilde varke. Paleont. Newors. Nasion. Mus. **2**, 39–62.
- HOPWOOD, A. T. (1926): Fossil mammalia. In: The Geology and Paleontology of the Kairo Bone beds. Occas. Pap. geol. Surv. Uganda Protect. **2**, 13–26.
- (1929): *Hylochoerus grabhami*, a new species of fossil pig from the White Nile. Ann. Magaz. Natur. Hist. (10) **4**, 289–290.
- 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.
- LEAKEY, L. S. B. (1931): East African lakes. The Geogr. J. **77**, 497–514.
- (1948 [1950]): The lower limit of the Pleistocene in Africa. 18th Internat. geol. Congr. Proc., Pt. **9**, 62–65.
- (1958): Some East African fossil suidae. Fossil Mammals of Africa **14**. 1–133.
- (1965): Olduvai gorge 1951–1961. I. Fauna and background. XIV + 118.
- LIVINGSTONE, D. A. (1980): History of the tropical rain forest. Paleobiology **6** (3), 243–244.
- LÖNNBERG, E. (1929): The development and distribution of the African fauna in connection with and depending upon climatic changes. Arkiv for Zool. **21** (A), 1–33.
- LYDEKKER, R. (1915): Catalogue of the Ungulate mammals in the British Museum (Natural History). Vol. **4**: Artiodactyla. 1–438.
- MATSCHIE, R. (1906): Le sanglier noir de l'Ituri „*Hylochoerus ituriensis*“. Ann. Mus. Congo, Zool. (5) **1**, 1–22.
- MOHR, E. (1942): Das Riesenwaldschwein, *Hylochoerus meinertzhageni* Thos. Der Zool. Garten n. F. **14**, 177–191.
- (1960): Wilde Schweine. Die Neue Brehm-Bücherei **247**, 1–156.
- MOREAU, R. E. (1933): Pleistocene climatic changes and the distribution of life in East Africa. J. Ecology **21**, 415–435.
- (1963): Vicissitudes of the African Biomes in the late Pleistocene. Proc. Zool. Soc. London **141**, 395–421.
- (1966): The bird faunas of Africa and its islands. IX – 424.
- ROGNON, P.; WILLIAMS, M. A. J. (1977): Late Quaternary climatic changes in Australia and North Africa: A preliminary interpretation. Palaeogeogr., Palaeoclimat. and Palaeoecol. **21**, 285–327.
- SARNTHEIM, M. (1977): Die Sandwüsten der Erde. Heute, im Hochglazial (18 000 v. h.) und im Klimaoptimum (6 000 v. h.). Vortrag Österr. Geol. Ges. 28.10.77.
- SCHWARZBACH, M. (1974): Das Klima der Vorzeit. Eine Einführung in die Paläoklimatologie. 3. Aufl. Stuttgart: Ferdinand Enke.
- SHAW, J. C. M.; COOKE, H. B. S. (1941): New fossil pig remains from the Vaal River gravels. Trans. Roy. Soc. South Afr. **28**, 239–299.
- STREET, F. A.; GROOVE, A. T. (1976): Environmental and climatic implications of Late Quaternary lake-level fluctuations in Africa. Nature **261**, 385–390.
- THENIUS, E. (1969): Stammesgeschichte der Säugetiere. Handb. Zool. **8** (2), 1–722. Berlin: de Gruyter.
- (1970): Zur Evolution und Verbreitungsgeschichte der Suidae (Artiodactyla, Mammalia). Z. Säugetierkunde **35**, 321–342.
- (1972): *Microstonyx antiquus* aus dem Alt-Pliozän Mitteleuropas. Ann. Naturhist. Mus. Wien **76**, 539–586.
- (1979): Die Evolution der Säugetiere. Uni-Taschenbücher **865**. Stuttgart: G. Fischer.

- THOMAS, O. (1904): On *Hylochoerus*, the forest-pig of Central Africa. Proc. Zool. Soc. London II, 193–199.
- (1906): On a new Forest-Pig (*Hylochoerus rimator*). Proc. Zool. Soc. London.
- WAYLAND, E. J. (1930): Pleistocene pluvial periods in Uganda. J. R. Anthropol. Inst. 60, 467–475.
- ZINDEREN BAKKER, E. M. VAN (1976): The evolution of Late-Quaternary Palaeoclimates of Southern Africa. Palaeoecology of Africa 9, 160–202.
- MALEY, J. (1979): Late Quaternary palaeoenvironments of the Sahara region. Palaeoecology of Africa 11, 83–104.
- ZUKOWSKI, L. (1921): Mitteilungen über eine anscheinend neue Form von *Hylochoerus* aus dem Winterhochland, vom Mutjek-Gebirge und vom Meru-Berge. Arch. Naturgesch. (A) 87 (1), 179–191.
- Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. ERICH THENIUS, Institut für Paläontologie der Universität, Universitätsstraße 7/II, A-1010 Wien

WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNGEN

Sumpfspitzmaus in Gewöllen aus Bütow/Pommern, 1975

VON B. VON BÜLOW

Eingang des Ms. 17. 11. 1980

Am 11. August 1975 wurden Gewölle der Schleiereule (*Tyto alba*) auf dem Turm der Kirche am Marktplatz von Bütow (jetzt Bytów) in Hinterpommern (54°10'N, 17°30'E) von mir gesammelt. Die Auswertung ergab folgende Zusammensetzung: Es handelte sich um 329 Gewöllballen mit 1390 Säugetieren, 15 Vögeln und 1 Frosch sowie Schädeln oder Schädelteilen von 52 Säugetieren, die keinem Ballen zugeordnet werden konnten. Weiterhin wurde die Zusammensetzung jedes einzelnen Gewöllballens festgehalten. Pro Gewölle wurden bis zu 10 Wirbeltiere festgestellt: 1 × 10, 3 × 9, 13 × 8, 26 × 7, 31 × 6, 53 × 5, 90 × 4, 61 × 3, 38 × 2 und 13 × 1. Die Auswertung ergab folgende Zusammensetzung:

Art	Anzahl	%	
<i>Sorex minutus</i>	Zwergspitzmaus	29	2,0
<i>Sorex araneus</i>	Waldspitzmaus	558	38,3
<i>Neomys fodians</i>	Wasserspitzmaus	12	0,8
<i>Neomys anomalus</i>	Sumpfspitzmaus	9	0,6
<i>Talpa europea</i>	Maulwurf	2	0,14
<i>Clethrionomys glareolus</i>	Rötelmaus	6	0,4
<i>Arvicola terrestris</i>	Schermaus	3	0,2
<i>Microtus arvalis</i>	Feldmaus	416	28,5
<i>Microtus agrestis</i>	Erdmaus	5	0,3
<i>Microtus oeconomus</i>	Nordische Wühlmaus	54	3,7
<i>Microtus spec.</i>	(nicht bestimmbar)	2	0,14
<i>Apodemus agrarius</i>	Brandmaus	69	4,7
<i>Micromys minutus</i>	Zwergmaus	6	0,4
<i>Apodemus flavicollis</i>	Gelbhalsmaus	7	0,5
<i>Apodemus sylvaticus</i>	Waldmaus	23	1,6
<i>Apodemus spec.</i>	(nicht bestimmbar)	2	0,14
<i>Rattus norvegicus</i>	Wanderratte	2	0,14
<i>Mus musculus</i>	Hausmaus	237	16,3
Mammalia	Säugetiere	1442	98,9



Thenius, Erich. 1980. "Zur stammesgeschichtlichen Herkunft von *Hylochoerus meinertzhageni* Thomas (Suidae, Mammalia)." *Zeitschrift für Säugetierkunde : im Auftrage der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e.V* 46, 108–122.

View This Item Online: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/164993>

Permalink: <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/191526>

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>.