



Vortrag des Herrn Dr. O. ABEL (Wien) über:

Die phylogenetische Entwicklung des Cetaceengebisses und die systematische Stellung der Physeteriden.

Während noch vor elf Jahren W. DAMES¹ die Ahnen der Odontoceten in panzertragenden Landsäugetieren der Kreideformation suchte, sind wir nunmehr über die Wurzeln des Odontocetenstammes durch glückliche Funde aus dem Mitteleocän Ägyptens genau unterrichtet. Am Mokattam bei Kairo wurde ein prachtvoll erhaltener Schädel eines primitiven Odontoceten entdeckt, welchen E. FRAAS² als *Protocetus atavus* beschrieb und welcher eine so ausgezeichnete Übergangsform zwischen den Zahnwalen und Creodontiern darstellt, daß er von FRAAS unmittelbar den Creodontiern angeschlossen wird.

Das Gebiß von *Protocetus atavus* E. FRAAS ist durchaus nach dem Typus des Creodontiergebisses gebaut und unterscheidet sich von *Zeuglodon* durch das vollständige Fehlen der für die Backenzähne der jüngeren Archäoceten so bezeichnenden Zacken am Vorder- und Hinterrande der Krone.

¹ DAMES, W., Über Zeuglodonten aus Ägypten und die Beziehungen der Archäoceten zu den übrigen Zahnwalen. Geolog. u. paläont. Abh. von DAMES u. KAYSER. Jena. Bd. V. 1894. S. 221.

² FRAAS, E., Neue Zeuglodonten aus dem unteren Mitteleocän vom Mokattam bei Kairo. *ibid.* Bd. X. 1904. S. 199—220, mit 3 Tafeln.

Von größtem Interesse sind die relativen Größenverhältnisse der Oberkieferzähne und deren Abstände im Kiefer. Der Eckzahn und die drei vorderen Prämolaren sind durch weite Zwischenräume getrennt und der P_3 ist der größte Zahn des Oberkiefers. An den letzteren schließt sich der viel kleinere P_4 dicht an und auf denselben folgen, rasch an Größe abnehmend, die drei Molaren, von welchen der letzte sich ohne Zweifel in einem schon weit vorgerückten Reduktionsstadium befindet. Die Zahnformel für den Zwischen- und Oberkiefer lautet 3. 1. 4. 3.

Die Gattung *Ecetus* E. FRAAS³ leitet hinüber zu dem typischen, schon seit langer Zeit bekannten *Zeuglodon*. Hier sind die Vorder- und Hinterränder der Prämolaren und die Hinterränder der Molaren tief ausgezackt. Vergleichen wir den fast vollständig erhaltenen Schädel des *Zeuglodon Osiris* DAMES⁴ mit *Protocetus atavus*, so sehen wir, daß die vorderen Zähne einschließlich des P_2 im Oberkiefer durch weite Zwischenräume getrennt sind, während vom P_2 angefangen die hinteren Zähne dicht gedrängt stehen. Im Unterkiefer ist P_2 von P_3 noch durch einen Zwischenraum getrennt, aber die hinteren Zähne legen sich so dicht aneinander, daß sie sich an ihren Rändern schuppenartig überdecken; auch im Oberkiefer führt die gedrängte Stellung der hinteren Backenzähne zu einer Überschiebung des hinteren Zahnrandes über den nach innen verrückten vorderen Rand des folgenden Zahnes (STROMER, l. c., Taf. IX Fig. 2). Der letzte Molar ist bei *Zeuglodon Osiris* bereits verloren gegangen, so daß die Zahnformel $\frac{3. 1. 4. 2}{3. 1. 4. 3}$ lautet.

Wir sehen also, daß schon bei *Protocetus* die Reduktion der drei Molaren des Oberkiefers deutlich ausgesprochen ist und daß die fortschreitende Reduktion des Gebisses bei der höchstspezialisierten Type der Archäoceten, *Zeuglodon*, zum gänzlichen Schwunde des letzten Molaren geführt hat.

Von *Zeuglodon* führen keine Übergangsformen zu den jüngeren Odontoceten. Im Oligocän von Bünde erscheint ein relativ kleiner Odontocete, der von MÜNSTER⁵ als *Phoca ambigua* beschrieben wurde, aber ohne Zweifel zu der durch *Squalodon* gekennzeichneten Familie

³ *Ecetus* nov. nom. für *Mesocetus* E. FRAAS nom. praeocc. E. FRAAS, Autoref. im Geol. Centralblatt. Leipzig. Bd. V. 1904. Nr. 1048.

⁴ STROMER, E. v., *Zeuglodonreste* aus dem oberen Mitteleocän des Fajüm. Beiträge zur Paläontologie u. Geologie Österr.-Ung. u. d. Orients. Bd. XV. Heft 2 u. 3. Wien 1903. S. 65—99, mit 4 Tafeln.

⁵ MÜNSTER, G. Graf zu, Beiträge zur Petrefaktenkunde. Heft III. Bayreuth 1840. S. 1—11. Taf. VII.

der Squalodontiden gehört. Dieser kleine Zahnwal kann ebenso wenig wie der vor kurzem von G. DAL PIAZ⁶ beschriebene *Neosqualodon Assenzæ* FORS. MAJ. als ein Nachkomme von *Zeuglodon* angesehen werden, sondern ist auf sehr kleine Archäoceten zurückzuführen.

Eine Type, die aller Wahrscheinlichkeit nach als der Ausgangspunkt für die Squalodontiden betrachtet werden muß, ist *Microzeuglodon caucasicus* LYD.⁷

Während bei *Protocetus* und *Zeuglodon* die vier hinteren Oberkieferzähne und bei *Zeuglodon* die fünf hinteren Unterkieferzähne dicht aneinandergerückt sind, stehen bei der kleinen Archäocetentype aus dem Eocän des Kaukasus die hintersten vier Unterkieferzähne weit auseinander, sind ziemlich gleich lang und auch vorn deutlich gezackt⁸. Dadurch erweist sich *Microzeuglodon* als eine Gattung, welche nicht in die Reihe *Protocetus* → *Eocetus* → *Zeuglodon* gehört, sondern ganz abseits steht, denn es ist hier keine Reduktion der hinteren Zähne zu beobachten und die Kronen sind nach anderm Typus als bei *Zeuglodon* gebaut.

Nun erscheint im Mittelmioocän von Scicli bei Modica (Sizilien) ein sehr kleiner Squalodontide, welchen DAL PIAZ als *Neosqualodon Assenzæ* beschrieb. Neben der geringen Größe liegt das auffallendste Merkmal dieser Form in dem Vorhandensein von mindestens zehn zweiwurzeligen, dichtstehenden Zähnen im Unterkiefer; wahrscheinlich waren im Oberkiefer ebensoviele zweiwurzelige Backenzähne vorhanden.

Das Auftreten von zehn zweiwurzeligen Zähnen bei diesem polyodont gewordenen Odontoceten führt uns zu der Frage, ob wir diese Zähne als Molaren oder als Molaren und Prämolaren aufzufassen haben.

Für *Squalodon* wird die Zahnformel in der Regel folgendermaßen angegeben: $\frac{3.1.4-5.7}{3.1.4.6-7}$. Das Kriterium der Unterscheidung von Prämolaren und Molaren besteht nach der Meinung P. J. VAN BENEDENS⁹

⁶ DAL PIAZ, G., *Neosqualodon*, nuovo genere della famiglia degli Squalodontidi. Mémoires de la Soc. Paléont. Suisse. Vol. XXXI (1904). S. 1—19, mit 1 Tafel.

⁷ LYDEKKER, R., On Zeuglodont and other Cetacean Remains from the Tertiary of the Caucasus. Proceed. Zool. Soc. 1892. p. 559. pl. XXXVI. fig. 1—3. — STROMER, E. v., Zeuglodonreste aus dem oberen Mitteleocän des Fajûm. l. c. S. 99.

⁸ STROMER, E. v., ibid. S. 91.

⁹ BENEDENS, P. J. VAN, Recherches sur les ossements provenant du Crag d'Anvers. Les Squalodons. Mém. Acad. Roy. Belg. Bruxelles. T. XXXV. 1865. p. 30—43. Der »dent antérieure de Squalodon«, Textfig. S. 28, ist ein Zahn von *Scaldicetus*.

darin, daß die zweiwurzeligen Backenzähne Molaren, die einwurzeligen Prämolaren darstellen. Da man in den meisten Fällen vier Prämolaren annimmt, so führt diese Auffassung zu dem Schlusse, daß bei *Squalodon* eine Vermehrung des Gebisses am Hinterende der Kiefer eingetreten ist, so daß statt der primitiven drei Molaren bis sieben erscheinen. Konsequenterweise müßten dann für *Neosqualodon Assenzae* zehn Molaren angenommen werden.

Diese Deutung des Gebisses ist vollständig unrichtig. Der Vortragende hatte Gelegenheit, die *Squalodon*-Reste aus dem oberen Miocän von Antwerpen im Museum zu Brüssel eingehend zu studieren und ist dabei zu folgenden Ergebnissen gelangt.

Die Zahnwurzeln in den Kieferresten des *Squalodon antwerpiensis* VAN BEN. sind im vorderen Abschnitte des Oberkiefers und im Zwischenkiefer unter sehr schrägem Winkel nach vorn gerichtet. Die Wurzeln der hintersten Zähne sind klein und verlaufen in entgegengesetzter Richtung als die Wurzeln des vorderen Kieferabschnittes, also schief nach hinten. Dieselbe Richtung zeigen bereits die Zahnwurzeln der letzten Unterkieferzähne von *Neosqualodon Assenzae*.

Es geht schon daraus hervor, daß die Zahnvermehrung weder am Vorderende noch am Hinterende des Kiefers vor sich gegangen sein kann. Der Zwischenkiefer trägt die normale Zahl von drei Incisiven, hier ist also keine Vermehrung eingetreten, und am Hinterende der Alveolenreihe sind die Zähne schräg nach hinten gerichtet, was gegen die Annahme spricht, daß die Zahnvermehrung an dieser Stelle vor sich gegangen ist.

Dazu kommt, daß bei *Squalodon antwerpiensis* die drei oder vier letzten Zähne ganz den Charakter von rudimentären Zähnen tragen und in ihrer relativen Größe an die letzten Zähne von *Protocetus atavus* erinnern. Bei andern *Squalodon*-Arten, wie z. B. bei *Squalodon atlanticus*¹⁰ oder *Squalodon Grateloupi*¹¹ ist eine Überschiebung der hintersten Zähne in derselben Weise zu beobachten wie bei *Zeuglodon Osiris*. Auch dies spricht gegen die Annahme, daß am Hinterende der Alveolenreihe die Neubildung von Zähnen erfolgt sei; sie werden im Gegenteil von vorn nach hinten aus dem Kiefer hinausgedrängt, wobei sie sich dicht aneinanderlegen, an den Rändern überschieben und rudimentär werden.

Daraus geht hervor, daß die Neuanlage von Zähnen, also die Vermehrung des Gebisses, nur im mittleren Abschnitt der Kiefer

¹⁰ CASE, E. C., Mammalia. Maryland Geological Survey. Miocene. Baltimore 1904. Pl. X fig. 1.

¹¹ GERVAIS, P., Zoologie et Paléontologie françaises. 2^{me} édit. 1859. pl. 41. fig. 5.

erfolgen konnte. Dieser mittlere Kieferteil der Antorbitalregion ist ja auch derjenige Abschnitt des Rostrums, welcher sich bei den Squalodontiden verlängerte, während der vordere Abschnitt ebenso wenig wie der hintere eine Längenzunahme erfuhr.

Es ergibt sich daraus weiter, daß zwischen zweiwurzeligen und einwurzeligen Backenzähnen bei den Squalodontiden kein durchgreifender Unterschied besteht. Wie werden aber die Zähne angelegt? Zweiwurzelig oder einwurzelig? Vollzieht sich der Übergang der zweiwurzeligen zu den einwurzeligen Zähnen durch Teilung des zweiwurzeligen Zahnes in zwei einwurzelige oder verschmelzen beide Wurzeln?

Auch auf diese Frage läßt sich eine bestimmte Antwort geben. Vergleichen wir die zweiwurzeligen Zähne von *Squalodon* untereinander, so sehen wir, daß sich die im hinteren Alveolenabschnitt tief gespaltenen und deutlich divergierenden Wurzeln nach vorn allmählich in der Weise verändern, daß die Gabelungsstelle sich immer weiter von der Kronenbasis entfernt und die beiden Wurzeln sich immer enger aneinanderschließen. Endlich ist von der ursprünglichen Wurzelspaltung nichts mehr wahrzunehmen als eine Längsfurche, welche an der Innen- und Außenseite der Wurzel gegen die Spitze derselben herabläuft¹².

Würden sich die zweiwurzeligen Zähne von *Squalodon* in zwei Einzelzähne teilen, wie dies W. KÜENTHAL angenommen hat¹³, so müßten die Wurzelspitzen bei den weiter vorn im Kiefer gelegenen Zähnen immer mehr divergieren, die Spaltung immer tiefer werden und die Gabelungsstelle schließlich bis an die Kronenbasis heraufrücken. Da das Gegenteil der Fall ist, so müssen wir zu dem Schlusse gelangen, daß die einwurzeligen Backenzähne der Squalodontiden nicht durch Spaltung von zweiwurzeligen Zähnen hervorgegangen sind, sondern durch Verschmelzung der beiden Wurzelenden zu einwurzeligen Zähnen wurden.

Da die hintersten Zähne rudimentär werden, weil die im mittleren Kieferabschnitt neuangelegten Zähne die hinteren Zähne nach hinten, die vorderen nach vorn schieben, so müssen wir die drei letzten Zähne von *Squalodon* als die vom Creodontiergebiß über-

¹² PAQUIER, V., Étude sur quelques Cétacés du Miocène. Mém. Soc. Géol. de France. Paléontologie Mém. No. 12. Paris 1894. Tom. IV. Fasc. 4. Pl. XVIII Fig. 3—4.

¹³ KÜENTHAL, W., Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren. Denkschriften der med.-naturw. Ges. zu Jena. Bd. III. Theil II. Jena 1893. S. 421.

nommenen drei Molaren betrachten. Die Zahnformel von *Squalodon* muß also geschrieben werden:

$$I \frac{3}{3} \quad C \frac{1}{1} \quad P \frac{8-9}{9} \quad M \frac{3}{2} . \text{---}$$

Ein Seitenstück zu der Vermehrung der Prämolaren bei den Squalodontiden bilden die im unteren Mitteleocän des Mokattam bei Kairo vor kurzem entdeckten sehr primitiven Sirenen. Die Zahnformel der einen Type, die vorläufig als *Eotherium aegyptiacum* Ow. bestimmt wurde¹⁴, lautet für den Oberkiefer: $I_3 C_1 P_8 M_3$. Bei den jüngeren Typen findet eine Reduktion der Prämolaren statt; *Pro-rastomus sirenoides* Ow. hat nur noch 5 P, die jüngeren Formen wieder 4 P, später 3 P, endlich werden die letzten 2 P bei *Halicore tabernaculi* und *Felsinotherium Forestii* zu Molaren umgeformt, das heißt sie lassen sich in ihrer Form von den hinteren drei Molaren nicht mehr unterscheiden.

Im oberen Miocän läßt sich die weitere Umformung des Squalodontidengebisses in ausgezeichneter Weise verfolgen. Die reichen Schätze fossiler Cetaceen aus dem Bolderien von Antwerpen¹⁵ enthalten fast alle Zwischenglieder, welche von den Squalodontiden zu den jüngeren Zahnwalen führen und wir können nunmehr mit Sicherheit feststellen, daß aus den Squalodontiden unmittelbar die Physeteriden hervorgegangen sind.

Die Art der Umformung des Gebisses ist bei dieser Gruppe von großem Interesse. Zuerst verschwindet der für die Backenzähne von *Squalodon* charakteristische Zackenkamm am Vorder- und Hinterrand der Krone und verwandelt sich in eine zuerst perlschnurartige, dann scharfe, kammartige Leiste; die Krone erhält immer mehr und mehr eine rein konische Form; die Krone wird kürzer, die Wurzel nimmt außerordentlich an Länge und Dicke zu; die Zementschicht der Wurzel wird dicker und der Osteodentinkegel der Wurzel stärker; die Zweiteilung der Wurzel verschwindet und die ursprüngliche Gabelung ist nur durch mehr oder weniger deutliche Längsfurchen an der Innen- und Außenseite zu erkennen, welche zuletzt ganz ver-

¹⁴ ABEL, O., Die Sirenen der mediterranen Tertiärbildungen Österreichs. Abhandlungen der k. k. geolog. Reichsanstalt. Bd. XIX. Wien 1904. S. 159.

¹⁵ Über die Odontoceten des oberen Miocäns von Antwerpen erscheint in kurzem eine zusammenfassende Darstellung in den Mémoires du Musée d'Hist. nat. de Belgique in Brüssel; monographische Darstellungen der einzelnen Gruppen, die als Fortsetzung der Monographie der Eurhinodelphiden gedacht sind, sind in Vorbereitung. Bezüglich der Abbildungen verweise ich auf diese demnächst erscheinende Publikation.

schwinden und nur im embryonalen Zustande (bei *Physeter*)¹⁶ noch zu verfolgen sind; die ursprünglich geschlossenen Wurzeln werden hypsodont; die Zähne des Ober- und Unterkiefers greifen rechenartig ineinander und bilden einen sehr vorteilhaft adaptierten Fangapparat.

Dieses Übergangsstadium wird durch mehrere Arten der Gattung *Scaldicetus* DU BUS repräsentiert; die Gattungsnamen *Pulaeodelphis*, *Physodon*, *Eucetus*, *Dinoxiphius*, *Hoplocetus*, *Balaenodon* sind einzuziehen, weil sie zum Teil nur auf Zähne von *Scaldicetus* in verschiedenen Abkautstadien basiert sind. Das eigentümliche, rechenartige Ineinandergreifen der oberen und unteren Zähne führt zu einer Abschleifung der weit aus dem Kiefer hervorstehenden Wurzel unterhalb der Krone, so daß die letztere halsartig abgeschnürt erscheint (*Hoplocetus* GERV.), bei fortschreitender Abkautung geht die Krone ganz verloren (*Eucetus* DU BUS, *Dinoxiphius* VAN BEN.), endlich bleibt bei fortschreitender Abkautung und späterer Abrollung in den Strandsedimenten nur ein kurzer, dicker Stummel von der Wurzel übrig (*Balaenodon* OW.).

Die *Scaldicetus*-Arten erreichen sehr bedeutende Größe; einige Zähne von *Scaldicetus* *Carretti* werden 26 cm lang, so daß diese Art die Größe von *Physeter macrocephalus* erreicht haben dürfte. Andre Arten, wie *Scaldicetus Mortseleensis* und *Scaldicetus patagonicus*¹⁷ übertreffen nur wenig die größeren Squalodontiden.

Der gänzliche Verlust des Schmelzbelages der Krone führt zu der miocänen Gattung *Physeterula*; eine Art, *Physeterula Dubusii* VAN BEN., ist aus dem Miocän von Baltringen¹⁸ und dem oberen Miocän von Antwerpen nachgewiesen.

Noch im Miocän führt die außerordentlich rasche phylogenetische Entwicklung dieser Gruppe zu Formen, welche sich auf das engste an die lebenden *Physeteriden* anschließen. Bei *Prophyseter Dolloi* aus dem Miocän von Antwerpen sind die Zwischenkiefer bereits zahnlos geworden und die Zähne des Oberkiefers scheinen schon frühzeitig ausgefallen zu sein; bei *Placoziphius Duboisii* VAN BEN., einer bisher zu den *Ziphiiden* gestellten Type, sind die Oberkiefer

¹⁶ KÜENTHAL, W., Denkschriften d. med.-nat. Ges. zu Jena. Bd. III. 1893. S. 420. Fig. 102.

¹⁷ LYDEKKER, R., Cetacean Skulls from Patagonia. Paleontologia Argentina II. Anales del Museo de La Plata 1893. Pl. II (*Physodon patagonicus* Lyd.).

¹⁸ Diese Art wurde unter verschiedenen Namen beschrieben und von verschiedenen Autoren als *Beluga*, *Orca*, *Delphinus* und *Orcopsis* bezeichnet. Sie ist identisch mit *Physeterula Dubusii* aus dem Bolderien von Antwerpen. Von HERM. v. MEYER erhielt sie den Namen *Delphinus acutidens*.

völlig zahnlos geworden und diese Form aus dem belgischen Miocän zeigt im wesentlichen die Charaktere, welche wir bei der lebenden Gattung *Kogia* antreffen.

Die Entwicklung der Physeteriden aus den Squalodontiden beginnt im mittleren Miocän und ist im oberen Miocän bereits abgeschlossen.

Aus den Squalodontiden ist ein zweiter Stamm hervorgegangen, der Stamm der Ziphiiden. Dieser Zweig der Odontoceten wurde bisher nach dem Vorgange W. H. FLOWERS¹⁹ als Unterfamilie der Physeteriden den Physeterinae gleichwertig an die Seite gestellt; es wird jedoch die phylogenetische Entwicklung dieser Reihe besser zum Ausdruck gebracht, wenn wir die Ziphiiden als selbständige Familie von den Physeteriden abtrennen.

Die Umformung des Gebisses von den Squalodontiden zu den Ziphiiden vollzieht sich in einer von der Entwicklung des Physeteridengebisses ganz verschiedenen Weise. Gemeinsam ist nur die Reduktion der Bezahnung infolge der Annahme der teutophagen Nahrung, die Art der Entwicklung und Reduktion ist aber außerordentlich abweichend.

Im Miocän von Antwerpen wurde schon vor längerer Zeit ein Unterkiefer entdeckt, welcher von du BUS als *Champsodelphis scaldensis* beschrieben wurde. Die Symphyse ist lang und trägt rechts 13, links 12 Alveolen von einwurzeligen Zähnen; die Umwandlung des polyodonten heterodonten Gebisses in das polyodonte homodonte ist also bereits vollzogen.

Vergleicht man die Alveolen ihrer Größe nach untereinander, so zeigt sich, daß die vordersten Alveolen vergrößert sind. Dann folgt beiderseits eine sehr kleine Alveole, dann nehmen die Alveolen bis zur siebenten wieder an Größe zu; die sechste Alveole links ist verwachsen. Dann folgen wieder kleinere Alveolen (die achte rechts ist nur halb so groß als die siebente rechts) und von der neunten an nehmen sie gegen hinten allmählich an Größe ab.

Da der Durchmesser der Alveolen ohne Zweifel dem Durchmesser der Zahnwurzel genau entspricht, so ergibt sich aus dieser Darstellung, daß die Zähne von *Palaeoziphius*, wie ich diese Gattung nennen will, sehr verschiedene Größe besitzen und daß das erste und siebente Zahnpaar das größte des Unterkiefers ist. Es ist also aus dem polyodonten homodonten Gebiß wieder ein

¹⁹ FLOWER, W. H., Description of the Skeleton of *Inia geoffrensis* and of the Skull of *Pontoporia blainvillii*, with Remarks on the Systematic Position of these Animals in the Order Cetacea. Transactions Zool. Soc. Vol. VI. Part III. 1866. p. 113—114.

heterodontes geworden. Da aber dieses sekundär heterodonte Gebiß nicht mit einem primär heterodonten verglichen werden kann, so ist das Gebiß von *Palaeoxiphius Scaldensis* als polyodont und pseudo-heterodont²⁰ zu bezeichnen.

Diese Type aus dem Miocän von Antwerpen ist offenbar der Ausgangspunkt für die noch stärker pseudoheterodont gewordenen jüngeren Ziphiiden. In welcher Weise die Umformung des Gebisses in dieser Familie vor sich gegangen ist, lehren folgende Typen.

Aus den Phosphatlagern von Savannah (Georgia) beschrieb E. D. COPE im Jahre 1869²¹ einen Unterkiefer als *Anoplouassa forcipata*, den er 1890²² als Unterkiefer einer Sirene auffaßte. Es ist jedoch kein Zweifel daran möglich, daß dieser Kieferrest in die Familie der Ziphiiden gehört, mit welchen er zuletzt auch von O. P. HAY²³ vereinigt worden ist.

Der Kieferrest von *Anoplouassa forcipata* COPE stellt ein Entwicklungsstadium des Gebisses dar, welches einen höheren Specialisationsgrad als *Palaeoxiphius* einnimmt. Die vordersten Alveolen sind bedeutend vergrößert, das weiter hinten gelegene Paar großer Alveolen ist etwas weiter nach vorn gerückt als bei *Palaeoxiphius*; alle dazwischengelegenen Zähne waren bereits rudimentär, wie aus der Kleinheit und Beschaffenheit der Alveolen hervorgeht.

Noch höher spezialisiert ist eine Type, welche sich im oberen Miocän von Antwerpen in großer Zahl vorgefunden hat (es lagen mir ungefähr 50 Schädelreste zur Untersuchung vor). Das vorderste Alveolenpaar ist hier noch größer geworden, das etwas kleinere hintere Paar ist noch weiter nach vorn gerückt als bei *Anoplouassa*.

²⁰ Ich ergreife hier die Gelegenheit, um einen Irrtum in zwei Arbeiten zu berichtigen, welche in letzter Zeit über Zahnwale veröffentlicht worden sind. G. DAL PIAZ (Sugli avanzi di *Cyrtodelphis sulcatus* dell' arenaria di Belluno. Palaeontographia Italica. Vol. IX. Pisa 1903. p. 219) und K. PAPP (*Heterodelphis leiodontus* nova forma aus den miocänen Schichten des Comitatus Sopron in Ungarn. Mitteil. a. d. Jahrb. d. kgl. ung. geol. Anst. Bd. XIV. 1905. S. 60) verstehen unter Pseudoheterodontie etwas andres, als ich im Jahre 1901 Les Dauphins longirostres du Boldérien (Miocène supérieur, des environs d'Anvers, Bruxelles 1901. S. 39) bei Aufstellung dieses Terminus gemeint habe. Ich habe hier ausdrücklich die Ziphiiden als pseudoheterodont bezeichnet. Die Gattungen *Cyrtodelphis* und *Acrodelphis* sind nicht pseudoheterodont, sondern echt heterodont, wie aus den letzten schönen Arbeiten von G. DAL PIAZ hervorgeht.

²¹ COPE, E. D., On two extinct Marine Mammalia from the United States. Proceed. Am. Phil. Soc. Vol. XI. 1869. No. 82. p. 188. Pl. V. Fig. 5. 5a.

²² COPE, E. D., The Extinct Sirenia. American Naturalist. Vol. XXIV. 1890. p. 700.

²³ HAY, O. P., Bibliography and Catalogue of the Fossil Vertebrates of North America. Bull. of the U. S. Geol. Survey. No. 179. Washington 1902. p. 597.

Sehr eigentümlich ist folgende Erscheinung. In die beiden großen Alveolenpaare ist vom Kiefer aus ein Knochenpfropfen dem Zahne nachgewachsen, der auf der Oberseite schüsselförmig ausgehöhlt ist; im Centrum dieser Vertiefung steht ein schräg nach vorn und oben gerichteter Knochenzapfen, der offenbar zur Befestigung des wahrscheinlich lateral komprimierten konischen Zahnes diente, der von ähnlicher Beschaffenheit wie bei *Berardius Arnouxi* gewesen sein dürfte. Zwischen dem vorderen und hinteren großen Alveolenpaar ist die Alveolarrinne tief und offen, hinter dem zweiten großen Zahnpaar gleichfalls offen, aber nur auf eine kurze Strecke: dann folgen die rudimentären Alveolen für die wahrscheinlich im Zahnfleisch verborgen gewesenen sehr reduzierten Zähne (nach Analogie von *Hyperoodon*, *Ziphius*, *Mesoplodon*). Die Symphyse ist noch kürzer als bei *Anoploussa* und die Beschaffenheit des hinteren Symphysenendes weist mit Bestimmtheit darauf hin, daß die von *Palaeoziphius* über *Anoploussa* gegen *Mioziphius* fortschreitende Symphysenverkürzung hier noch nicht ihr Ende erreicht hat.

Von *Mioziphius belgicus* ist nur noch ein kleiner Schritt bis zum *Berardius*-Stadium des Ziphiidengebisses. Es liegt also hier eine vollkommen geschlossene Entwicklungsreihe vor, die von den Squalodontiden über *Palaeoziphius*, *Anoploussa* und *Mioziphius* zu *Berardius* führt.

Die Umformung des Ziphiidengebisses hat daher folgende Stadien durchlaufen:

I. Oligodont heterodont.	Stadium: <i>Microzeuglodon</i> .
II. Polyodont heterodont.	› <i>Neosqualodon</i> .
III. Polyodont pseudoheterodont.	› <i>Palaeoziphius</i> .
IV. Oligodont pseudoheterodont.	› <i>Anoploussa</i> .
V. Oligodont pseudoheterodont.	› <i>Mioziphius</i> .
VI. Oligodont pseudoheterodont.	› <i>Berardius</i> .

Unter den übrigen Ziphiiden des oberen Miocäns von Antwerpen sind namentlich die Gattungen *Chonexiphius* und *Mesoplodon* zu nennen. Bei *Chonexiphius* sind noch rudimentäre Alveolen im Oberkiefer zu beobachten, aber sie sind niemals so zahlreich wie bei *Mioziphius belgicus*, bei welchem bis 48 sehr seichte Alveolen im Oberkiefer vorhanden sind.

Von allgemein descendenztheoretischem Interesse ist wohl die Tatsache, daß die Entwicklung der Ziphiiden aus den Squalodontiden wahrscheinlich im mittleren Miocän beginnt und im oberen Miocän im wesentlichen abgeschlossen ist, da wir Formen des *Berardius*-Typus und die Gattung *Mesoplodon* selbst bereits im Bolderien von Antwerpen nachweisen können.

Eine dritte Reihe von Zahnwalen ist gleichfalls auf die Squalo-

dontiden zurückzuführen, die Familie der *Eurhinodelphidae*. In dieser sind *Cyrtodelphis*²⁴, *Argyroctetus*²⁵ (Subfam. *Argyrocetinae*) und *Eurhinodelphis*²⁶ (Subfam. *Eurhinodelphinae*) zu vereinigen, beide ausgezeichnet durch eine enorme Verlängerung des Rostrums, welches bei *Eurhinodelphis longirostris* fast $\frac{9}{11}$ der Schädellänge erreicht. Bei allen Typen dieser Gruppe ist der zahnlose Zwischenkiefer enorm verlängert, auch bei *Cyrtodelphis sulcatus* (Rostrumfragment aus dem Miocän von Antwerpen).

Eine vierte Reihe, die mit den Squalodontiden beginnt, sind die Acrodelphidae. Diese Gruppe beginnt mit kleinen Squalodontiden (*Microsqualodon*, n. g. für *Squalodon Gastaldii* BRANDT²⁷ aus dem Miocän Oberitaliens) und führt rasch zu *Acrodelphis Ombonii* (LONGHI)²⁸ und den übrigen Arten dieser Gattung.

Die Umformung des Gebisses geht in dieser Gruppe wieder in ganz anderer Weise vor sich. Die Krone wird kürzer, stumpfer, die Zackenkämme des Vorder- und Hinterrandes werden reduziert und aus der Sagittalebene irregulär verdreht, zahlreiche accessorische Schmelzfalten und Höcker treten an der Kronenbasis auf, die bifiden Wurzeln verschmelzen (Beispiel: *Delphinodon mento* COPE²⁹, Miocän, Charles County, Maryland, U. S. A.); endlich wird die Krone glatt, konisch, mit zurückgebogener Spitze, aber die Zähne bleiben klein und erreichen niemals so gigantische Dimensionen, wie bei den Physteriden.

Unsicher bleibt vorläufig die Stammesgeschichte von *Platanista*, welche allein in der FLOWERSchen Familie der Platanistidae zurückbleibt und die Stellung der Saurodelphidae. *Saurodelphis argentinus* BURM. aus dem Pliocän (Paranien) Argentiniens ist die einzige Odontocetentype, bei welcher sich eine Vermehrung der Zähne durch Teilung nachweisen läßt³⁰.

²⁴ ABEL, O., Untersuchungen über die fossilen Platanistiden des Wiener Beckens. Denkschriften d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien. Bd. LXVIII. 1899. S. 849.

²⁵ LYDEKKER, R., Cetacean Skulls from Patagonia. l. c. Pl. V. p. 10.

²⁶ ABEL, O., Les Dauphins longirostres du Boldérien Miocène supérieur, des environs d'Anvers. Mém. du Musée royal d'Hist. nat. de Belgique. T. I. Bruxelles 1901. T. II. Bruxelles 1902.

²⁷ BRANDT, S. F., Untersuchungen über die fossilen und subfossilen Cetaceen Europas. Mém. de l'Acad. Imp. d. Scienc. d. St. Pétersbourg. VII^e sér. T. XX. 1873. p. 326. Taf. XXXII Fig. 1—23.

²⁸ LONGHI, P., Sopra i resti di un cranio di *Champsodelphis* fossile scoperto nella molassa miocenica di Bellunese. Atti della Soc. Veneto-Trentina di Sc. Nat. Ser. II. Vol. III. Fasc. II. Padova 1898.

²⁹ CASE, E. C., Mammalia. Maryland Geolog. Survey. Miocene. Baltimore 1904. p. 28. Pl. XVII Fig. 1, 2.

³⁰ ABEL, O., Les Dauphins longirostres du Boldérien d'Anvers. l. c. p. 10—12. Fig. 1—3.

Ganz abseits aber stehen die Delphiniden. Sie können weder von den Squalodontiden noch von den Archäoceten, noch von den übrigen bis jetzt besprochenen Gruppen der Odontoceten abgeleitet werden.

Im Miocän der Halbinsel Taman im Schwarzen Meere hat N. ANDRUSSOW den Schädel eines sehr kleinen Zahnwales entdeckt, welcher sich so eng an die lebende Gattung *Phocaena* anschließt, daß er ohne Frage als die Stammtypen dieser Gattung anzusehen ist. Die Unterschiede zwischen *Palaeophocaena Andrussovi*³¹ und *Phocaena* sind außerordentlich gering; im Bau der Prämaxillaren ist *Palaeophocaena* primitiver. Die Typen sind außerordentlich klein, das ganze Tier dürfte kaum einen Meter lang gewesen sein.

Dies ist die älteste Form, bis zu welcher wir den Stamm der Delphiniden bis jetzt verfolgen können. Verschiedene Anzeichen, deren Erörterung an anderer Stelle erfolgt, sprechen dafür, daß diese Gruppe von sehr kleinen Landsäugetieren und zwar höchstwahrscheinlich von Creodontiern abstammt.

Wir kommen also zu dem Ergebnis, daß die Odontoceten ein polyphyletischer Stamm sind. Bis jetzt wurden sie als geschlossenes Phylum den Mystacoceten gegenübergestellt. Über die Wurzeln dieses Stammes können wir heute noch zu keinem abschließenden Urteil gelangen; soviel steht fest, daß die Bartenwale einmal das Stadium eines polyodonten Zahnwals durchlaufen haben müssen. Sicher ist bis jetzt ferner, daß die Delphiniden einen völlig separierten Zweig darstellen, welcher nicht auf die Squalodontiden und Archäoceten zurückverfolgt werden kann.

Die Entstehung der Archäoceten fällt, wie der Fund von *Protocetus atavus* beweist, in das untere Mitteleocän. Zur selben Zeit zweigten sich von den Condylarthren die Sirenen ab. Die Entwicklung beider Gruppen geht mit großer Raschheit vor sich; im oberen Mitteleocän sehen wir Sirenen mit den typischen Merkmalen der holocänen Formen entstehen, während im unteren Mitteleocän noch beide Extremitätenpaare bei den Sirenen funktionell waren³². Verfolgen wir bei den Sirenen die Entwicklungsreihe *Halitherium* — *Metaxytherium* — *Felsinotherium* weiter, so sehen wir die Entwicklung sich sehr langsam und schrittweise vollziehen, im Gegensatz zur explosiven Formenbildung im unteren und oberen Mitteleocän.

Auch die Cetaceen bilden ein treffliches Beispiel für die Discontinuität der Entwicklung. Im mittleren und oberen Miocän sehen

³¹ ABEL, O., Eine Stammtypen der Delphiniden aus dem Miocän der Halbinsel Taman. Jahrb. d. k. k. geol. Reichsanstalt Wien. Bd. 55. 1905. S. 375.

³² ABEL, O., Die Sirenen der mediterranen Tertiärbildungen Österreichs. Abh. d. k. k. geol. Reichsanstalt Wien. Bd. XIX. 1904. S. 201.

wir an der Hand einer großen Zahl von Übergangsgliedern die Physteriden entstehen, ebenso die Ziphiiden und Acrodelphiden; vom Miocän ab sind in diesen Gruppen keine nennenswerten Veränderungen zu verzeichnen. Also auch hier wieder zuerst explosive Formenbildung¹, dann eine langsame, allmähliche Weiterentwicklung.

Diskussion:

Herr KÜKENTHAL:

Die Ausführungen des Herrn Vorredners über die Entstehung des vielzahnigen homodonten Zahnwalgebisses waren für mich überzeugend. Auch ich habe die Ansicht vertreten, daß dieses Gebiß aus einem heterodonten Säugergebiß hervorgegangen ist, nur glaubte ich einen etwas andern Weg der Umformung annehmen zu müssen. Schließlich möchte ich noch meiner Freude Ausdruck geben über die außergewöhnliche Berücksichtigung, welche die Ergebnisse der vergleichend-anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Forschung von seiten des Herrn Vortragenden erfahren haben.

¹ O. JAEKEL hat vor kurzem auch bei den Placodermen aus dem Oberdevon von Wildungen (Waldeck) eine explosive Entwicklung beobachtet. (O. JAEKEL. Neue Wirbeltierfunde im Oberdevon von Wildungen. Zeitschr. [Sept.-Prot.] der Deutsch. Geol. Ges., Berlin, 56. Bd., 1904, S. 164.)