

MITTEILUNGEN

DER

GEOLOGISCHEN GESELLSCHAFT

IN WIEN.

IX. Jahrgang 1916.

Heft 3 und 4.

Über die Veränderungen in den Größenverhältnissen der Landsäugetiere im Laufe der Erdgeschichte.

Von Dr. C. Diener.

Jede Tierart repräsentiert uns eine Einheit von zahlreichen anatomischen, morphologischen, physiologischen, psychologischen und anderen Merkmalen. Auch die Zahl der Individuen, deren Größe und geographische Verbreitung sind nicht zufällige, sondern für die Art wesentliche Eigenschaften. Innerhalb der höheren systematischen Kategorien, der Gattung, Familie, Ordnung usw. spielen wieder die Größenverhältnisse der Arten eine nicht unwichtige Rolle. Die Erfahrung hat uns gelehrt, daß in dieser Beziehung innerhalb der einzelnen Familien und Ordnungen einer Klasse ganz bestimmte Regeln zu herrschen pflegen. Wir wissen, daß in unserer rezenten Säugetierfauna dem Elefanten der Rang des größten Landsäugers unbestritten zukommt, daß dagegen unter den Nagetieren trotz ihres außerordentlichen Formenreichtums — ein Drittel aller bekannten Säugetiere gehört dieser Ordnung an — nur kleine und sehr wenige mittelgroße Vertreter sich finden. Die Entdeckung eines fossilen Proboszidiars von Riesengröße, wie eines *Dinotherium*, *Mastodon* oder *Elephas imperator* und *Elephas meridionalis*, kann uns daher kaum überraschen, während jene eines nashorngroßen Meerschweinchens (*Megamys*) im höchsten Maße auffällt.

Arten, die dem Durchschnittsmaß gegenüber zu groß oder zu klein erscheinen, wirken in gewissem Grade anormal. Es ist daher keineswegs ohne Interesse, die erloschenen Faunen der Landsäugetiere in dieser Hinsicht zu prüfen und festzustellen, inwieweit, an der heutigen Säugetierfauna gemessen, Veränderungen nach der einen oder anderen Richtung eingetreten sind. Neumayr hat in seiner „Erdgeschichte“ (II., 1887, S. 474) zuerst diese Frage gestreift. Auch A. Gaudry ist ihr in seiner

„Paléontologie philosophique“ (1896, Kap. IV) näher getreten. Das fossile Material ist seither so mächtig angewachsen und die Zahl der allenthalben auf der Erde entdeckten Einzelfaunen hat sich so beträchtlich vermehrt, daß eine Wiederholung jener beiden Versuche heute ungleich aussichtsreicher erscheint.

In unserer rezenten Säugetierfauna sind einige Ordnungen fast ausnahmslos durch kleine Formen vertreten, so die Insektenfresser, die Fledermäuse, wohl auch die Nagetiere, unter denen nur *Hydrochoerus capybara* Mittelgröße erreicht (Körperlänge 1.2 bis 1.5 m). Klein bis höchstens mittelgroß sind ferner alle *Edentata nomarthra* (*Manis gigantea*: 1 bis 1.5 m) und *Edentata xenarthra*. *Priodon*, das größte Amadill und *Myrmecophaga jubata* erreichen eine Körperlänge von 1 m, die Länge des Schwanzes nicht eingerechnet. Auch die größten Beutetiere Australiens sind nur mittelgroße Formen. Dabei stehen sich die Raubbeutler und die pflanzenfressenden Marsupialia in ihren Dimensionen sehr nahe. *Thylacinus cynocephalus*, der größte Raubbeutler des notogaeischen Reiches, kommt mit 1.5 m Länge dem größten Känguruh (*Macropus rufus*, 1.7 m) fast gleich. Unter den Carnivoren sind heute die eigentlichen Großformen auf die beiden Familien der Katzen und Bären beschränkt. Hunde und Hyänen sind in der Regel mittelgroß, Marder, *Viverridae* und *Procyonidae* meist klein. Unter den Primaten sind die Halbaffen und die neuweltlichen Platyrrhinen im Durchschnitt klein, nur ausnahmsweise mittelgroß, während unter den altweltlichen Catarrhinen und den anthropomorphen Affen sich auch einige Großformen befinden. Die Mehrzahl großer Säugetierformen des Festlandes treffen wir bekanntlich unter den Huftieren. Sehr große Vertreter besitzen in der Abteilung der Unpaarhufer (*Perissodactylia*) die Familien der *Equidae* und *Rhinocerotidae*, während die *Tapiridae* nur noch Mittelgröße aufweisen, unter den Paarhufern (*Artiodactylia*) die *Tylopoda* (Kamele), *Cervidae*, *Giraffidae* und *Bovidae*. Klein bleiben unter den Wiederkäuern alle *Traguloidea*. Unter den *Suoidea* erreicht *Hippopotamus* bei einer Körperlänge von 4.3 m in Verbindung mit einer alle anderen Landsäugetiere übertreffenden Plumpheit Riesengröße. Dagegen sind die eigentlichen *Suidae* zumeist nur mittelgroße Tiere, obwohl Exemplare des europäischen Ebers und des afrikanischen *Phacochoerus* über Mittelgröße erheblich

hinausgehen. Unter den *Subungulata* finden sich in der Unterordnung der Rüsseltiere (*Proboscidea*) die größten lebenden Landtiere, während die *Hyracoidea* nur durch Kleinformen repräsentiert sind.

Auch die Säugetierfaunen der einzelnen zoogeographischen Reiche sind durch bestimmte Größenverhältnisse charakterisiert. So besteht die Säugetierfauna des notogaeischen Reiches nur aus kleinen bis mittelgroßen Formen. Auch das neogaeische Reich steht in bezug auf die Dimensionen seiner Säugetiere hinter jeder der einzelnen Regionen des holarktischen Reiches zurück. Innerhalb des letzteren selbst findet sich die überwiegende Fülle von Großformen in der aethiopischen Region, dann folgen die orientalische, die palaearktische und zuletzt die nearktische Region, die jedoch der endemischen Fauna Südamerikas in dieser Hinsicht noch immer vorangeht.

Bei der Untersuchung über die Größenverhältnisse der fossilen Säugetierfaunen scheint es mir zweckmäßig, auch diese nach den einzelnen Reichen gesondert zu besprechen. Insbesondere erweist sich dies für die Faunen der Neogaea als notwendig, da Südamerika mindestens vom Mitteleozän ab bis ins Pliozän ein selbständiges faunistisches Entwicklungszentrum gebildet hat. Für die erloschenen Faunen der Notogaea kommt erst das jüngste Pliozän beziehungsweise das Pleistozän in Betracht.¹⁾

Von Literaturzitatien glaubte ich in dieser Hinsicht einen möglichst geringen Gebrauch machen zu dürfen, da die Literatur über fossile Säugetiere als hinreichend bekannt vorausgesetzt werden darf. Die meisten der auf nordamerikanische Tertiärfaunen bezüglichen Angaben sind dem schönen Werke H. F. Osborns „The age of Mammals“ entnommen. In der chronologischen Reihung der Säugetierfaunen bin ich teils W. D. Matthew, teils der Tabelle in O. Abels Buch „Die vorzeitlichen Säugetiere“ (Fischer, Jena, 1914) gefolgt.

Mesozoische Säugetiere sind aus den Vereinigten Staaten von Nordamerika, aus Südafrika, West- und Mitteleuropa seit

¹⁾ Die Ausführungen von G. Sergi (Le origini umane, Torino, 1913), daß die nur scheinbar übereinstimmenden Gattungen angehörigen Säugetierformen in den Tertiärbildungen Europas und Nordamerikas sich in diesen beiden tiergeographischen Regionen von einander unabhängig aus verschiedenen Stammformen entwinkelt haben, bedürfen wohl kaum einer ernsten Widerlegung.

der oberen Trias bekannt. Die spärlichen, fast nur aus Kieferfragmenten und einzelnen Zähnen bestehenden Reste lassen sich nicht mit Sicherheit in das System der lebenden Säugetiere einreihen. Von dem in seiner systematischen Stellung einigermaßen zweifelhaften, hasengroßen *Tritylodon* abgesehen,²⁾ handelt es sich durchwegs um sehr kleine Formen, die in ihrer Größe von einer Spitzmaus bis zu einer Ratte geschwankt haben mögen.

Erst im Basaleozän (Palaeozän) treten uns zwei reiche und besser bekannte Säugetierfaunen entgegen, eine ältere mit *Polymastodon* im Puerco bed und eine jüngere mit *Pantolambda* im Torrejon bed von Neu-Mexiko. Beide Faunen enthalten zahlreiche Kleinformen aus verschiedenen Ordnungen der Landsäuger, aber nur sehr wenige Typen von mittlerer Größe und keine einzige Großform. Die größten Formen des Puerco bed sind einige Huftiere aus der Stammgruppe der *Protungulata* (*Condylarthra*), teils Angehörige der Familie der *Mioclaenidae*, zwischen den Dimensionen eines Eichhörnchens und denen eines kleinen Bären an Größe schwankend, teils der *Periptychidae*, von der Größe eines Nabelschweines, ferner der bibergroße *Polymastodon* aus der vermutlich beuteltierähnlichen Familie der *Plagiaulacidae*. Im Torrejon bed erreichten unter den *Protungulata* *Meniscotherium* und *Euprotogonia* eine Körperlänge von 50, beziehungsweise 70 cm (ohne Einrechnung des Schwanzes). Die Stammform der in jüngeren Eozänbildungen zu Kolossalformen sich entwickelnden *Amblypoda*, *Pantolambda*, kam einem großen Schaf in seinen Dimensionen gleich. Die wahrscheinlich als Vorfahren der südamerikanischen *Edentata xenarthra* zu betrachtenden *Ganodontia* besitzen im Torrejon bed einen Vertreter von Tapirgröße, *Psittacotherium*. Die alten Huftiere des europäischen Basaleozäns von Cernays bei Rheims bleiben hinter jenen des Puerco und Torrejon bed zurück. Nur die primitiven Raubtiere aus der Abteilung der *Creodontia*, die in Nordamerika ausnahmslos durch kleine Formen repräsentiert werden,

²⁾ Vgl. R. Broom: On *Tritylodon* and on the relationship of the *Multituberculata*. Proceed. Zoolog. Soc. London for 1910, Vol. XI., p. 760. — W. Branca: Einige Betrachtungen über die ältesten Säuger der Trias- und Liaszeit. Abhandl. Kgl. preuß. Akad. d. Wissensch., Berlin, 1915, Phys. math. Kl., Nr. 5, S. 21.

weisen in den fluviomarinen Sanden von Cernays in *Arctocyon* ein Tier von Mittelgröße auf. Sein 20 bis 35 cm langer Schädel läßt vermuten, daß dieses Raubtier den größten Pflanzenfressern des Basaleozäns an Größe gleichkam.

Der schon heute bekannte Artenreichtum und die Formenmannigfaltigkeit in der Säugetierfauna des Basaleozäns berechtigt uns zu dem Urteil, daß die Fauna eine ausgesprochene Kleinf fauna darstellt, die in der Durchschnittsgröße ihrer Elemente noch hinter jener des heutigen notogaeischen Reiches zurücksteht. Fast hat es den Anschein, als ob große Landtiere in dieser Periode der Erdgeschichte überhaupt fehlen würden. Auch von Reptilien ist nur ein mäßig großer Lepidosaurier, *Champsosaurus*, von 1.5 m Länge bekannt geworden. Diese Tatsache ist um so auffallender, als noch die oberste Kreide des nordamerikanischen Westens (Lance beds), soweit es sich um deren lakustre Ausbildung handelt, eine nicht unerhebliche Anzahl ausgestorbener Riesenformen aufweist, und als die Vegetation an der Grenze zwischen Kreide und Tertiär keinerlei Veränderungen erfahren hat, wie die Flora des Ft. Union bed beweist.

Schon im Untereozän erfährt die Säugerfauna der nearktischen Region eine beträchtliche Größenzunahme. Diese Fauna liegt in den einander zeitlich nahestehenden Schichtgruppen der Wahsatch und Windriver beds begraben. Die wichtigsten mittelgroßen und über mittelgroßen Säuger entfallen auf die Ordnung der Huftiere. Von solchen Huftieren sind vertreten in den Wahsatch beds aus der Unterordnung der *Protungulata*: der tapirgroße *Phenacodus*, aus jener der Unpaarhufer: der fuchsgröße Vorfahre der Tapire, *Systemodon*, der tapirgroße *Lophiodon* und der etwas kleinere *Heptodon*, aus jener der *Amblypoda*: mehrere Arten von *Coryphodon* von der Größe eines kleinen Rindes bis zu der eines kleinen Nashorns. Die *Ganodontia* haben ihre Dimensionen bewahrt. *Calamodon* kommt dem *Psittacotherium* des Basaleozäns, beziehungsweise einem Tapir in dieser Hinsicht gleich. Einige der größten Typen der Wahsatch beds gehören in die Ordnung der Raubtiere. Die mit einem gewaltigen Schädel ausgestattete *Pachyaena* war mit einer Körperlänge von 2 m der größte Creodontier des Untereozäns. *Palaeonictis* von der Größe eines Puma blieb erheblich hinter ihm zurück, während *Sinopa* nur die Dimen-

sionen einer Zibethkatze erreichte. Die den Übergang von den primitiven Creodontiern zu den modernen Raubtieren bildenden *Eucreodi* weisen in der Familie der *Miacidae* nur Mardergröße auf.

In den Windriver beds gesellt sich zu *Pachyaena* noch ein zweiter gewaltiger Creodontier, *Patriofelis*, von der Größe eines Jaguars. Die ältesten *Titanotheriidae* dieses Niveaus (*Lambdaotherium*, *Eotitanops*) erreichen kaum die Dimensionen eines Tapirs. Auch die untereozänen Vorfahren unserer Pferde, *Hyracotherium* in Europa, *Eohippus* in Nordamerika, waren sehr klein, nur von der Größe eines Fuchses.

Im europäischen Untereozän (Sparnaciën, Yprésien) treffen wir ebenfalls einige mittelgroße Pflanzenfresser der Gattungen *Coryphodon* und *Lophiodon* neben überwiegend kleinen Formen von Insektenfressern, Raubtieren und Nagern. Die nearktische Säugerwelt erweist sich in dieser Epoche der palaearktischen entschieden überlegen.

Eine auffällige, mit den heutigen Verhältnissen kontrastierende Erscheinung ist die überragende Größe der Raubtiere im Untereozän. Unter den Pflanzenfressern übertrifft nur *Coryphodon* in seinen Dimensionen die Creodontier *Pachyaena* und *Patriofelis*, während alle übrigen den letzteren an Größe nachstehen.

Im mittleren und oberen Eozän verschiebt sich die Superiorität der nordamerikanischen über die europäische Säugetierfauna in noch höherem Maße als im Untereozän. Das Obereozän ist in beiden Kontinenten durch eine reiche Säugetierfauna vertreten. Beide Faunen sind jedoch stark differenziert und die nearktische Region enthält eine erheblichere Anzahl von großen Tieren als die Fauna der Gipse von Montmartre und der Phosphorite des Queroy. Allerdings findet sich im französischen Bartonien eine Großform unter den Verwandten der rezenten Tapire, *Lophiodon lautricensis*, die dem größten lebenden Rhinoceros in ihren Dimensionen gleichgekommen zu sein scheint. Auch in den gleichaltrigen Schichten des Fayum in Unterägypten tritt uns ein Riesentier entgegen, das unter allen obereozänen Huftieren der alten Welt nur dem eben genannten *Lophiodon* an Größe wich, *Barytherium*, dessen systematische Stellung mit Rücksicht auf die Dürftigkeit der bisher zugänglichen Reste allerdings noch ganz zweifelhaft ist,

das aber in seiner Körpermasse vielleicht einem mäßig großen *Hippopotamus* gleichwertig gewesen sein mag. Das zweite Landsäugetier aus der obereozänen oberen Mokattam-Stufe Ägyptens, *Moeritherium*, der älteste Proboscidier, erreichte nur ungefähr die Dimensionen eines Tapirs.

Schon im Untereozän Nordamerikas herrschen unter den pflanzenfressenden Huftieren die *Amblypoda* durch ihre Körpergröße vor. Dieses Verhältnis verschärft sich im mittleren Eozän (Bridger und Lower Uinta beds) und noch mehr im oberen Eozän (Upper Washakie und Upper Uinta beds). Die Riesen unter den *Dinoceratidae*, der jüngsten Familie der *Amblypoda*, wie *Uintatherium*, *Eobasileus*, *Dinoceras*, müssen eine Länge von über 4 m bei einer Schulterhöhe von 2 m erreicht haben und in der Plumpheit ihrer Körpermasse den modernen Flußpferden geglichen haben. Die unpaarhufigen *Titanotheriidae* dieser Epoche blieben hinter ihnen an Größe sehr erheblich zurück, desgleichen die ältesten Rhinocerotiden aus den Familien der schlankbeinigen *Hyracodontidae* und der plumpen, amphibischen *Amyndodontidae*. Parallel der Größenzunahme bei den *Amblypoda* geht auch die Größe der *Creodontia* über das von *Pachyaena* erreichte Maß noch hinaus, so bei *Mesonyx*, dessen Schädel jenem des braunen Bären von Alaska an Größe gleichkommt, und bei einigen obereozänen Arten des schon in den Bridger beds vertretenen Genus *Limnocyon*.

So fehlt es in der Epoche des Obereozän mindestens in drei tiergeographischen Regionen der nördlichen Halbkugel nicht an Großformen, aber diese beschränken sich unter den Raubtieren sowohl, wie unter den pflanzenfressenden Huftieren auf je eine einzige Gruppe (*Amblypoda* in Nordamerika, *Perissodactylia* in Europa, *Barytheria* in Nordafrika), der gegenüber alle Repräsentanten der übrigen Säugetierordnungen vollständig in den Hintergrund treten.

Das europäische Obereozän enthält, von *Lophiodon lautricensis* abgesehen, fast nur kleine und mittelgroße Landsäugetiere. Diese schon von Cuvier in seinen Studien über die Fauna der Gipse des Montmartre festgestellte Tatsache ist durch spätere Erfahrungen nicht umgestoßen worden. Mit Ausnahme einer einzigen Palaeotheriumspezies (*Palaeotherium magnum*), welche einem mäßig großen Nashorn gleichkam, schwanken

alle übrigen Huftiere von der Größe eines Hasen (*Dichobune*) bis zu jener eines Tapirs (*Palaeotherium*, *Anoplotherium*, *Diplobune*). Die schnellfüßigen Paarhufer aus der Familie der *Xiphodontidae* gestatten den Vergleich mit einem Reh (*Xiphodon magnus*) oder einer Gazelle (*Prodremotherium*). Auch die Raubtiere sind kleiner als jene des nordamerikanischen Mittel- und Obereozäns. *Cynodictis*, das häufigste — einer der Vorfahren unserer Hunde — war kaum größer als ein Fuchs. Die Creodontier *Pterodon* und *Hyaenodon* schwankten zwischen Wolfs- und Fuchsgröße.

An Körperfülle kam den nordamerikanischen *Dinoceratidae* kein europäisches oder afrikanisches Huftier gleich. Auch steht in dieser Familie eine ganze Anzahl gewaltiger Riesen je einer einzigen Großform aus den Gattungen *Lophiodon* und *Palaeotherium*, beziehungsweise *Barytherium*, gegenüber.

Auch während der Oligozänzeit behauptete die nordamerikanische Säugetierwelt ihre Superiorität gegenüber der europäischen in uneingeschränktem Maße. In den tieferen Stufen dieser Epoche (Sannoisien, Stampien) erscheinen in Europa Tapire, *Elotheriidae*, Nashörner und *Anthracotheriidae* zunächst mit relativ kleinen Formen, weisen jedoch bereits im Aquitanien einzelne Arten von beachtenswerter Größe auf. So erreicht das „Kohlentier“ *Anthracotherium magnum* die Dimensionen eines Rhinoceros, *Elotherium magnum* aus der Verwandtschaft der Schweine jene eines großen Ebers. Dagegen bleiben die Raubtiere des Oligozäns hinter jenen des amerikanischen Obereozäns an Größe zurück. Unter den Creodontiern ist nur noch *Hyaenodon* durch große Arten vertreten. Die hundeähnlichen Typen, wie *Amphicynodon* oder *Cephalogale*, kamen einem Wolf oder Jagdhund der Gegenwart an Größe wenn auch nicht an Schnelligkeit nahe.

Das Unteroligozän des Fayum in Ägypten hat außer einigen großen Creodontiern — *Pterodon africanus* muß, nach seinen Kieferfragmenten zu urteilen, ungefähr die Größe eines Tigers gehabt haben — ein riesiges Huftier geliefert, den einzigen Vertreter der Unterordnung *Embrithopoda*, *Arsenotherium Zittelii*, dessen Skelett eine Länge von 3.2 m bei einer Höhe von 2 m aufweist, ferner die größten Repräsentanten der heute nur durch Kleinformen vertretenen Unterordnung der *Hyracoidea*. *Megalohyrax* und *Sagatherium*

mögen die Größe eines Schafes erreicht haben. Dagegen erscheint der Proboszidier *Palaeomastodon* gewissermaßen nur wie eine Zwergform neben seinen jüngeren Verwandten *Dinotherium* und *Mastodon* aus dem Miozän. Er besaß nach den Untersuchungen von Andrews bei einer Schädellänge von 70 cm kaum die Dimensionen eines halb erwachsenen indischen Elefanten.

Die Superiorität der nordamerikanischen Säugerfauna des Oligozäns gegenüber der europäischen ist, was die Großformen anbetrifft, vor allem in dem Aufblühen der *Titanotheriidae* begründet, die die Rolle der im Obereozän aussterbenden *Amblypoda* einnehmen, ohne freilich mit ihnen in einem näheren stammesverwandtschaftlichen Verhältnis zu stehen. Osborn hat vier Stammlinien dieser Riesentiere nachgewiesen. Die Abmessungen ergaben bei den größten Arten eine Körperlänge von mehr als 4 m, entsprechend einer Höhe von 2.8 m, so daß sie in der letzteren Dimension die Dinoceraten des Obereozäns noch erheblich übertrafen. Ihr Hauptlager befindet sich in der White river group, die sonst noch an Huftieren kleine Pferde, mittelgroße *Rhinocerotidae* (*Amyrnodon*, *Hyracodon*, *Coenopus*), kleine Kamele, kleine Wiederkäuer und aus der Abteilung der *Suoidea* riesige *Elotheriidae* (*Entelodon ingens*) enthält. Die bestbekannte Spezies des nordamerikanischen Oligozäns, *Elotherium crassum*, besaß eine Körperlänge von 2 m, bei einer Schulterhöhe von 1 m. Auch die *Creodontia* sind noch durch einen gewaltigen Hyaenodontiden, *Pterodon grandis*, von der Größe eines Tigers vertreten.

Im mittleren und oberen Oligozän Nordamerikas (John day group) sind die schafsgroßen *Oreodontidae* die häufigsten Wiederkäuer. Unter den Paarhufern sind die einzigen Großformen die Riesenschweine *Entelodon* und *Dinohyus*. Dagegen bleiben die amerikanischen *Anthracotheriidae* im Vergleich zu den europäischen Riesen dieser Familie verhältnismäßig klein. Unter den Unpaarhufern übertrifft der tapirähnliche *Colodon* die gleichzeitig lebenden Pferde erheblich an Größe. Auch das Sumpfrhinozeros *Metamynodon* weist einige Vertreter auf, die den Nashörnern Ostindiens in dieser Richtung kaum wesentlich nachstehen. Unter den Raubtieren erreicht die Familie der Hunde in *Daphaenodon* ihren gewaltigsten Reprä-

sentanten. Unter den Katzen besaß *Dinictis*, ein Vorfahre der Säbelzahniger (*Machairodontidae*), Panthergröße.

Im Miozän nimmt die Zahl der Großformen unter den Pflanzenfressern erheblich zu, aber in Eurasien stärker als in Nordamerika. Gegenüber dem Oligozän kehrt sich nunmehr das Verhältnis zwischen beiden tiergeographischen Regionen um. Der Unterschied macht sich insbesondere im Untermiozän bemerkbar, ehe die großen altweltlichen Proboszidier den Weg aus ihrer palaearktischen Heimat in die nearktische Region gefunden hatten.

Im Untermiozän Eurasiens erlöschen die *Anthrotheriidae* mit Riesenformen, *Brachyodus onoideus* in Europa, *Brachyodus bugtiensis* in Ostindien, die einem großen Rhinoceros an Körpermasse gleichkamen. Die übrigen Paarhufer des unteren und oberen Miozäns der östlichen Halbkugel sind kleine bis mittelgroße Formen (Antilopen, *Tragulidae*, Hirsche). Die Schweine (*Listriodon*, *Hyotherium*) sind den erloschenen Elotheriiden nicht mehr ebenbürtig. Unter den Unpaarhufern erreichten das sehr plumpe *Macrotherium* mit einer Länge von fast 3 m und einige Nashörner bedeutende Dimensionen, während die miozänen Pferde (*Anchitherium*) noch immer die Größe eines Schafes kaum überschreiten. An der Spitze der Riesentiere des Festlandes aber stehen von nun an die Proboszidier, zunächst mit den beiden Gattungen *Dinotherium* und *Mastodon*, von denen in dieser Stufe allerdings noch keine Spezies die Dimensionen des afrikanischen Elefanten erreicht hat. Die Proboszidier des Untermiozäns (*Mastodon pygmaeus* in Algier, *Dinotherium Hopleyi* in Äquatorialafrika) waren von mäßiger Größe. Erst im Obermiozän treten Riesenformen von *Mastodon* und *Dinotherium* auf, um im Pliozän ihre Kulmination erreichen. Die gewaltigsten Landtiere des altweltlichen Obermiozäns waren *Mastodon augustidens* und *Dinotherium bavaricum*. Die Körperlänge des im Museum des Jardin des plantes in Paris aufgestellten, ergänzten Skeletts von *Mastodon augustidens* beträgt 3.5 m, beziehungsweise mit Einschluß der Stoßzähne 4.16 m, die Höhe 2.5 m. Ein beinahe vollständiges Skelett des *Dinotherium bavaricum* aus dem Cypriskalk von Franzensbad im k. k. Naturhistorischen Hof-Museum in Wien weist bei einer Körperlänge von 3.45 m eine Höhe von 2.65 m auf. Bei den Raubtieren ist keine Größen-

zunahme zu verzeichnen. Das größte ist *Amphicyon giganteus*, dessen Schädel zwischen jenem eines Tigers und eines mächtig großen Bären die Mitte hält. Das Katzengeschlecht *Pseudaelurus* hatte die Dimensionen eines Panthers, der älteste Vertreter der Familie der echten Bären, *Ursavus*, nur jene eines Wolfes. Die Menschenaffen sind durch *Dryopithecus* von der Größe eines mittelgroßen Schimpansen repräsentiert.

Das nordamerikanische Untermiozän ist reich an mittelgroßen Paarhufern, insbesondere Oreodontiden (*Merycopotamus*), kurzbeinigen, primitiven Cameliden und Hypertraguliden (*Blastomeryx*), aber sehr arm an Großformen. *Moropus*, ein amerikanischer Verwandter des *Macrotherium* aus der an eine grabende Lebensweise angepaßten Familie der unpaarhufigen *Chalicotheriidae*, dürfte vielleicht obenan stehen. Erst in den obermiozänen Deep river beds erscheinen zusammen mit der autochthonen Ticholeptusfauna mehrere aus Eurasien eingewanderte Großformen, so der Proboszidier *Mastodon*, kurzbeinige, plumpe *Rhinocerotidae* (*Teleoceras*) und der gewaltige Räuber *Amphicyon*. Unter den autochthonen Typen der nearktischen Region mag das Giraffenkamel *Alticamelus*, aus der Familie der *Camelidae*, mit einer Halslänge von 1-6 m einer Giraffe an Höhe wenig nachgegeben haben.

Die Säugetierfauna des untersten Pliozäns,³⁾ die in Eurasien durch die pontische Fauna von Pikermi, Samos und der älteren Siwalikbildungen Indiens repräsentiert wird, weiteifert bereits, was die Zahl der Großformen betrifft, mit der rezenten Landfauna Afrikas. Zu den kolossalen Rüsseltieren (*Dinotherium giganteum*, *Mastodon longirostris*) treten das plumpe *Chalicotherium*, große Nashörner, Rudel von Pferden (*Hipparion*, *Hippotherium*) und Antilopen (*Palaeoryx*, *Criotheerium*), echte Giraffen (*Camelopardalis*, *Helladotherium*, *Samotherium*), dazu eigenartige große Huftiere aus der Verwandtschaft der Giraffen, wie *Brahmathereum* und *Hydaspietherium*, riesige Wildschweine der Gattung *Sus*, von Raubtieren der tigergroße *Machairodus* und die Bärenattung *Hyaenarctos* hinzu.

³⁾ Vgl. M. Schlosser: Über Säugetiere und Süßwassergastropoden aus Pliozänablagerungen Spaniens und über die natürliche Grenze von Miozän und Pliozän. Neues Jahrb. f. Min. etc., 1907, Bd. II., S. 38, 40.

A. Gaudry hat die Fauna von Pikermi als eine Vergesellschaftung von so gewaltigen Tieren bezeichnet, wie man sie heute in keinem Lande der Erde wiederfindet.⁴⁾ Möglicherweise lautet dieses Urteil für die rezente Landfauna Zentralafrikas zu ungünstig. Mag auch *Dinotherium giganteum*⁵⁾ den afrikanischen Elefanten an Größe ein wenig übertroffen haben, so darf man doch nicht vergessen, daß in der Pikermifauna von modernen Großformen die Gattungen *Camelus* und *Hippopotamus*, einige der größten Antilopen, die großen Hirsche, Rinder (*Bos*, *Bubalus*) und die größten Menschenaffen (Gorilla) noch immer fehlen. Allerdings ist auf der anderen Seite ein Hinweis auf die größere Formenmannigfaltigkeit der Proboszidier berechtigt. Der einzigen lebenden Art des Subgenus *Loxodon* stehen in der Fauna von Pikermi vier Spezies von Rüsseltieren gegenüber, die sich gleichmäßig auf die beiden Genera *Mastodon* und *Dinotherium* verteilen.

Die Säugerfauna des nordamerikanischen untersten Pliozäns (Loup fork beds) hat keinen annähernd ähnlichen Reichtum an Großformen aufzuweisen wie die europäische. Die Mastodonten (*Trilophodon productus*, Schulterhöhe 1.75 m) bleiben hinter ihren altweltlichen Gattungsgenossen beträcht-

⁴⁾ «Il y eut a Pikermi un rassemblement de puissants animaux comme on n'en voit plus dans aucun pays de la terre.» (Gaudry: Paléontologie philosophique, p. 63.)

⁵⁾ A. Gaudry hat für *Dinotherium giganteum*, das er für das größte Landsäugetier erklärt, eine Körperlänge von 6.5 m entsprechend einer Höhe von 5 m berechnet. Diese Schätzung scheint mir stark übertrieben. Mit Zugrundelegung der Maßverhältnisse an dem Wiener Skelett des *Dinotherium bavarium* aus dem Miozän von Franzensbad gelange ich zu einer Länge von 5 m bei einer Höhe von 4 m bei *Dinotherium giganteum*. Wahrscheinlich sind aber auch diese Maße noch zu hoch gegriffen, da G. Stefanescu für *Dinotherium gigantissimum* nur eine Länge von 5 m entsprechend einer Höhe von 4.25 m ermittelt hat. *Dinotherium gigantissimum* hat *Dinotherium giganteum* in seinen Dimensionen unzweifelhaft übertroffen, wie schon aus dem Verhältnis der Länge des letzten oberen Backenzahnes (117 mm zu 97 mm bei *Dinotherium giganteum*) hervorgeht. W. O. Dietrich (Elephas antiquus Recki aus dem Diluvium Deutsch-Ostafrikas etc. Wissenschaftl. Ergebnisse der Oldoway-Expedition, 1913. Archiv für Biontologie, IV/1, Berlin 1916, S. 76) schätzt die Schulterhöhe des *Dinotherium giganteum* von Pikermi auf 4.5 m. *Dinotherium gigantissimum* Stef. hält er für keine selbständige Spezies. Die Maßverhältnisse bei den größten afrikanischen Elefanten sind 4.3 m zu 3.7 m (nur 3.45 m nach Osborn, beziehungsweise 3.4 m nach Dietrich).

lich zurück. An Großformen sind zu nennen: unter den eurasischen Einwanderern *Mastodon* und *Hippotherium*, an autochthonen Typen der kurzhalsige *Procamelus*. Obwohl der säbelzählige Tiger *Machairodus* bereits in dieser Fauna erscheint, war doch das mächtigste Raubtier derselben noch immer der furchtbare *Amphicyon*, dessen größte Art nicht hinter den größten lebenden Bären zurückstand.

Es ist bisher ausschließlich von den Säugetierfaunen des holarktischen Reiches die Rede gewesen. Es muß nunmehr auch des neogaeischen Reiches gedacht werden, das während der Zeit vom Untereozän bis ins untere Pliozän die Rolle eines selbständigen Entwicklungszentrums einer durchaus eigenartigen Landfauna gespielt hat. Während dieses ganzen, außerordentlich langen Zeitraumes standen sich die neogaeischen und holarktischen Säugetierfaunen fast ebenso fremd gegenüber, wie die letztere in der Gegenwart der heutigen Fauna Australiens.

Die ältesten Säugetiere des patagonischen Tertiärs liegen in den *Notostylops*-Schichten der Stufe von Casamayor. Sie enthalten fast nur primitive Huftiere, die auf der Entwicklungshöhe jener des Basaleozäns oder Untereozäns von Nordamerika stehen. Die meisten derselben sind klein. Nur *Albertogaudrya* und *Carolozittelia* erreichen Tapirgröße. Immerhin sind auch einige fragmentäre Reste von größeren Tieren gefunden worden, so ein Kiefer von der Dimension eines sehr großen Tapirkiefers, und ein Metacarpale, das in seiner Größe an den entsprechenden Mittelhandknochen eines Rhinoceros erinnert.

Die nächst jüngere Deseado-Stufe ist zweifellos durch eine bedeutende stratigraphische Lücke von der Stufe von Casamayor getrennt. Sie zerfällt wieder in zwei Abteilungen, in die *Astraponotus*-Schichten mit *Propyrotherium* und in einen jüngeren Horizont mit der *Pyrotherium*-Fauna. Die letztere Fauna ist reich an einer nicht unerheblichen Zahl eigentümlicher Huftiertypen, die man unter dem Gesamtnamen der *Notoungulata* zusammenfaßt. Unter diesen sehr formenmannigfaltigen Huftieren finden sich viele Großformen, von denen jedoch bisher leider nur Bruchstücke beschrieben worden sind, zumeist Zähne und einzelne Extremitätenknochen, mitunter auch einige vollständiger erhaltene Schädelreste. Eine Rekonstruktion dieser merkwürdigen Geschöpfe hat noch niemand

versucht. Man weiß nur, daß es sich bei den Großformen um außerordentlich plumpe Tiere mit säulenförmigen Extremitäten und rektigradem Gang handelt, die vielleicht eine äußere Ähnlichkeit — bei Ausschluß aller näheren verwandtschaftlichen Beziehungen — mit den nordamerikanischen Dinoceraten geboten haben mögen. An Plumpheit scheint *Pyrotherium* alle anderen *Notoungulata* überboten zu haben. Weniger massiv gebaut, aber noch höher war *Astrapotherium*. *Homalodontotherium Osborni* soll nach Ameghino⁶⁾ geradezu eines der größten Landsäugetiere gewesen sein. *Pyrotherium*, *Astrapotherium* und *Homalodontotherium* erreichten mindestens Rhinocerosgröße. Auch *Nesodon* und *Colpodon* waren Tiere von ansehnlichen Dimensionen. Die letztere Gattung mag einem starken Bären gleichgekommen sein. Mit ihren Resten zusammen fanden sich solche eines riesigen Edentaten, *Palaeopeltis*, dessen Zähne und Astragalus auf ein Tier von der Größe eines *Megalonyx* hinweisen, ferner der Schädel eines großen fleischfressenden Gürteltieres *Peltephilus* neben kleinen Nagern, pflanzenfressenden Beuteltieren (*Epanorthidae*) und Raubbeutlern.⁷⁾

Das europäische und nordamerikanische Eozän und Oligozän dürfte kaum irgendwo eine der patagonischen Deseado-Stufe in bezug auf Mannigfaltigkeit und Zahl der Großformen gleichwertige Tierversgesellschaftung aufweisen. Unter den alttertiären Säugerfaunen könnte wohl in dieser Hinsicht die südamerikanische den Vorrang behaupten.

Auch in der nächst jüngeren Säugetierfauna jener Landbildungen, die der marinen patagonischen Stufe gleichwertig sind, herrschen noch große Formen des an die grabenden *Chalicotheriidae* der nördlichen Halbkugel erinnernden Genus *Colpodon* vor, die allerdings den Arten der Deseado-Stufe an Körpermasse nicht mehr ebenbürtig sind.

Die reichste mitteltertiäre Landfauna Patagoniens haben die vulkanischen Aschen der Santa Cruz-Formation geliefert. Die Artenfülle ist viel größer als in den *Pyrotherium*-Schichten, aber die Formen sind durchwegs kleiner. *Pyrotherium* und

⁶⁾ Première contribution à la connaissance des couches à *Pyrotherium*. 1895, p. 44.

⁷⁾ Vgl. insbesondere A. Gaudry: Etudes sur une portion du monde antarctique. Fossiles de Patagonie. Annales de Paléontologie, I. 1906, p. 26.

Colpodon sind erloschen, aber *Homalodontotherium*, *Astrapotherium* und *Nesodon* persistieren noch in der Santa Cruz-Fauna, allerdings mit Arten, die jenen der vorangehenden Deseado-Stufe an Größe erheblich nachstehen. Auch unter den *Edentata xenarthra* erreicht keine Spezies mehr die Größe von *Palaeopeltis*. Die *Litopterna*, Parallelfornien zu den Unpaarhufern des holarktischen Reiches, die schon in den *Pyrotherium*-Schichten durch den mittelgroßen *Protheosodon* vertreten waren, ferner die Nager und Raubbeutler nehmen an Artenzahl und Größe zu, haben jedoch keine Großformen geliefert. Am auffallendsten ist das Mißverhältnis in den Dimensionen der Pflanzenfresser und Raubtiere. Die größten Raubbeutler, *Borhyaena* und *Prothylacinus*, erreichten ohne Einrechnung des etwa 60 cm langen Schwanzes nur eine Körperlänge von 80 cm.⁸⁾ Auch scheinen sie mehr Aasfresser als Räuber von lebenden Tieren gewesen zu sein. Wenn man bedenkt, daß im europäischen und nordamerikanischen Basal- und Untereozän einer zumeist aus kleinen bis höchstens mittelgroßen Pflanzenfressern — nur *Coryphodon* macht eine Ausnahme — bestehenden Vergesellschaftung so gewaltige Raubtiere, wie *Arctocyon* und *Pachyaena*, gegenüberstanden, so tritt hier auf den ersten Blick eine so auffällige Verschiebung des Gleichgewichtes in den Größenverhältnissen zugunsten der Pflanzenfresser hervor, wie wir sie in keiner zweiten Säugetierfauna der Erdgeschichte wieder beobachten.

Die Parallelisierung der Santa Cruz-Formation mit einer der Abteilungen des europäischen oder nordamerikanischen Tertiärs steht infolge des Mangels aller gemeinsamen Faunenelemente auf durchaus unsicherer Basis. Manche Anhaltspunkte sprechen für ein oligozänes, andere für ein miozänes Alter. Jedenfalls bezeichnet die marine Stufe von Tehuelche, die bei Kap Fairweather die Santa Cruz-Formation deutlich überlagert und ihrerseits ebenso deutlich von der Pampasformation bei Punta Nava überdeckt wird, eine zeitlich nicht unerhebliche Lücke in der Aufeinanderfolge der patagonischen Landfaunen. Sicherem Boden betreten wir erst mit der Pampasformation, die wohl einen großen Teil des Pliozäns und das Pleistozän umfaßt, weil in dieser Zeit das bedeutendste Er-

⁸⁾ W. J. Sinclair: Marsupialia of the Santa Cruz beds. Report Princeton Univers. Expedition to Patagonia. Vol. IV. Pt. 3, 1906.

eignis in der Geschichte der südamerikanischen Tierwelt, zunächst eine kurzlebige, dann aber eine dauernde Landverbindung mit Nordamerika und infolgedessen ein Faunenaustausch zwischen den beiden, so lange Perioden hindurch voneinander unabhängig gebliebenen tiergeographischen Reichen sich vollzieht.

Oberes Pliozän und Pleistozän haben in allen Ländern der Erde den weitaus größten Reichtum an Riesenformen aufzuweisen. In dieser Epoche sehen wir allenthalben ein Maximum der Körperentwicklung bei den Landsäugetieren eintreten. Aber auch unter den Vögeln und Reptilien erscheinen Kolossalformen, ja die Krokodilier erreichen in *Rhamphisuchus crassidens* aus den oberen Siwalik-Schichten Ostindiens eine Körperlänge, wie sie seit der Unterkreide kein Reptil aufzuweisen hatte.

Zunächst mögen die Landsäugerfaunen des jüngeren Pliozäns und Pleistozäns in Eurasien und Afrika kurz besprochen werden.

Die größte Zahl von Kolossaltieren liefert hier die Ordnung der Proboscidier, deren Arten sich auf die drei Gattungen *Mastodon*, *Stegodon* und *Elephas* verteilen. *Dinotherium* geht über das ältere Pliozän nicht hinaus.⁹⁾ Auch *Mastodon* erlischt am Ende des Pliozäns mit sehr großen Typen.¹⁰⁾ *Mastodon Borsoni* dürfte an Größe hinter *Dinotherium giganteum* und *Dinotherium gigantissimum* kaum zurückbleiben. Nicht an Plumpheit, wohl aber an Größe werden die Mastodonten noch übertroffen von der Gattung *Elephas*, die sie im Diluvium ablöst. Schon im jüngsten Pliozän erscheint *Elephas meridionalis*. A. Gaudry gibt die Maßverhältnisse eines vollständigen Skelettes des Südelefanten im Museum im Jardin des Plantes in Paris mit 5.45 m (beziehungsweise mit Einrechnung der Stoßzähne 6.8 m) Länge und 4.15 m Höhe an. Abel¹¹⁾ bezeichnet *Elephas meridionalis*

⁹⁾ Nach Andrews hat *Dinotherium* vielleicht in Äquatorialafrika — aus der Umgebung des Victoria Nyanza ist eine mit dem miozänen *Dinotherium Cuvieri* verwandte Spezies bekannt geworden — eine etwas längere Lebensdauer gehabt als in Europa.

¹⁰⁾ In Nordafrika reicht eine Spezies von *Mastodon* nach Pomel noch bis ins Altquartär hinauf.

¹¹⁾ O. Abel: Die vorzeitlichen Säugetiere. I. c. S. 203.

als das größte Landsäugetier, das jemals gelebt hat, während K. v. Zittel¹²⁾ diese Ehre dem etwas jüngeren *Elephas antiquus* zuerkennt.

Der häufigste und am besten bekannte Elefant des Diluviums ist das Mammut, *Elephas primigenius*. Seine Größe wird gewöhnlich überschätzt. Dietrich nimmt an, daß beim sibirischen Mammut die Durchschnittshöhe der Männchen 3 m, der Weibchen 2·7 m betragen habe. Das prächtige Exemplar des von Adams entdeckten Skelettes im St. Petersburger Museum bleibt mit einer Länge von etwas über 4 m und einer Höhe von 3·42 m (Gaudry)¹³⁾ ein wenig hinter den größten Exemplaren des modernen afrikanischen Elefanten zurück. Dagegen läßt das Skelett des im Jahre 1910 bei Steinheim aufgefundenen und durch E. Fraas im Jahre 1911 im königlichen Naturalienkabinett in Stuttgart aufgestellten *Elephas primigenius Fraasi* nach Dietrich¹⁴⁾ alle bisher bekannten

¹²⁾ K. v. Zittel: Handbuch der Palaeontologie, IV. S. 470. Die Höhe des *Elephas antiquus* ist von Pohlitz mit 5 m nach der Meinung Osborns beträchtlich überschätzt worden. Die Schulterhöhe des *Elephas meridionalis* gibt Osborn mit nur 3·83 m, dagegen jene des amerikanischen *Elephas imperator*, dessen Skelett jedoch nicht vollständig vorliegt, mit 4·5 m an, während W. O. Dietrich (l. c. S. 76) die Schulterhöhe des europäischen diluvialen Waldelefanten *Elephas antiquus* auf mehr als 4 m, jene der ostafrikanischen Recki-Rasse auf 4·03 m veranschlagt. Die Länge des Femur an dem Pariser Skelett des *Elephas meridionalis* wird mit 136 cm, an dem Florentiner Exemplar mit 138 cm, dagegen für *Elephas antiquus* von Torralba mit 140 cm (Harlé), von *Elephas primigenius* aus dem Alföld (Nationalmuseum in Budapest) gar mit 143 cm angegeben. Pohlitz Angabe der Femurlänge für *Elephas antiquus* mit 1·6 m, desgleichen jene für *Elephas namadicus* aus der Narbuddafauna mit 1·6 m oder gar 1·75 m (Pilgrim) weist Dietrich zurück. Als das wichtigste Ergebnis seiner Untersuchung der Größenverhältnisse fossiler und rezenter Proboszidier bezeichnet der letztere Forscher die Tatsache, daß die größte Höhe aller fossilen Rüsseltiere um 4 m herum liegt, daß es keine 5 m hohen Elefanten gegeben hat, daß nicht einmal *Dinotherium* eine solche Höhe erreicht hat und daß auch die stärksten Elefanten der Gegenwart hinter jenen der Vergangenheit an Masse und Körpergewicht zurückstehen.

Die Entscheidung der Frage, welches das größte Landsäugetier war, ist keineswegs so einfach, als der Laie vermuten möchte. Auch *Dinotherium giganteum* (beziehungsweise *gigantissimum*) und *Mastodon Borsoni* kommen zugleich mit *Elephas antiquus* und *Elephas meridionalis* in Betracht.

¹³⁾ Dietrich (l. c. S. 77) hält diese Angabe für übertrieben.

¹⁴⁾ W. O. Dietrich: *Elephas primigenius Fraasi*, eine schwäbische Mammutrasse. Jahresber. Ver. f. vaterländ. Naturkunde, Württemberg, LXVIII. 1912, S. 64 (Separatdruck).

Mammutskelette hinter sich. Seine Höhe beträgt vom Scheitel bis zur Sohle mindestens 4 m, über dem Schulterblatt 3.7 m, die Rumpflänge 2.7 m, die Körperlänge von den Stoßzahnspitzen bis zum ersten Schwanzwirbel 5.1 m, vom Rüsselende bis zur Schwanzspitze über 8 m.

Von Unpaarhufern sind die Nashörner im jüngeren Pliozän und im Pleistozän Eurasiens durch eine Reihe von Großformen repräsentiert. Einige schließen sich an die modernen Nashörner Ostindiens, andere an jene Afrikas näher an, einige, wie das hochbeinige *Rhinoceros Merckii*, nehmen eine von ihren heutigen Gattungsgenossen abgesonderte Stellung ein. Zu ihnen gesellt sich im Pleistozän der am höchsten spezialisierte Typus der *Rhinocerotidae*, das seltene Genus *Elasmotherium*. Sein fast einen Meter langer Schädel weist auf ein Riesentier hin, das selbst das größte afrikanische Nashorn, *Rhinoceros simus*, an Körperfülle noch übertroffen haben muß. Die größten Männchen der letzteren, heute fast ausgerotteten Spezies erreichen nach F. C. Selous eine Schulterhöhe von 2 m, bei einer Länge von mehr als 4 m. Die Hipparionen des Unterpliozäns werden im jüngeren Pliozän durch die noch größere Gattung *Equus* abgelöst. Die Pferde der Interglazialzeit waren größer als irgendeine der lebenden Rassen unseres Pferdes. Eine große Form des Tapirs (*Tapirus sinensis*) lebte im Pleistozän Südchinas.

Von Paarhufern stellt sich *Hippopotamus* zuerst in den oberen Siwalikbildungen Ostindiens ein und verbreitet sich später im Diluvium auch über Süd- und Westeuropa. Mindestens eine Art, *Hippopotamus major*, übertraf den rezenten *Hippopotamus amphibius* an Größe. Im Oberpliozän Ostindiens findet sich auch das gewaltige *Sivatherium giganteum*, ein Wiederkäuer aus der Verwandtschaft der Giraffen, aber in seiner äußeren Erscheinung am ähnlichsten einem Elentier. Seine Länge betrug ungefähr 3.5 m, seine Schulterhöhe 2.5 m. Die Maßverhältnisse seines Schädels waren 50 zu 40 cm. Aus Nordafrika hat Pomel einen anderen großen giraffenähnlichen Wiederkäuer, *Libytherium*, beschrieben. Erst im Diluvium erscheinen die größten Vertreter der Gattungen *Bos* und *Bubalus*, desgleichen der heute auf Grönland beschränkte Moschusochse *Ovibos*, ferner der Riesenhirsch *Megaceros*, dessen Geweihspitzen einen Abstand von 3 m einhalten, und

der größte Damhirsch, *Dama verticornis*. Die Großformen der Gattung *Camelus* verbreiten sich im Pliozän von Ostindien aus über Asien und Nordafrika.

Unter den Nagetieren fehlen zwar auch im Pleistozän eigentliche Großformen, immerhin tritt im Diluvium Mitteleuropas ein die lebenden Repräsentanten der *Rodentia simplicidentata* an Größe übertreffendes Nagetier aus der Verwandtschaft des Bibers, *Trogontherium*, auf. Auch unter den Raubtieren ist im Pleistozän Eurasiens eine beträchtlichere Fülle von Großformen vorhanden als in irgendeiner anderen Periode der Erdgeschichte. Zwar ist *Machairodus* im unteren Diluvium schon außerordentlich selten geworden, dafür nimmt seine Stelle der Höhlenlöwe, *Felis spealaea*, die gewaltigste unter den altweltlichen Katzen, ein. Es sind viel weniger die geringfügigen Abweichungen im Skelettbau als Unterschiede in den Dimensionen, die den Höhlenlöwen, den Höhlenbären, den Höhlenwolf und die Höhlenhyäne von ihren modernen Verwandten unterscheiden. Die letzteren sind durchwegs um ein geringes kleiner als die genannten Raubtiere des Diluviums. Die sonst nur durch kleine bis mittelgroße Spezies repräsentierten *Lemuroidea* haben in Madagaskar während der Pleistozänzeit in *Megaladapis* eine Großform hervorgebracht, die die Dimensionen eines Schimpansen erreicht haben mag.

Bemerkt zu werden verdient, daß insbesondere die orientalische Region sich während der jüngeren Pliozän- und Pleistozänzeit zu einem Entwicklungszentrum ersten Ranges für Großformen gestaltet hat. Die Flußpferde, Kamele, Sivatherien, die modernen Nashörner, die Gattung *Equus*, viele Antilopen, die großen Menschenaffen und vor allem die Proboszidiengattungen *Stegodon* und *Elephas* haben von hier ihren Ausgang genommen.

Über die pliozäne Säugetierfauna Nordamerikas (*Protohippus*-, *Peraceras*- und *Glyptotherium*-Zonen) sind wir nur sehr ungenügend unterrichtet. Großformen finden sich insbesondere unter den Mastodonten, den Nashörnern, die aber im jüngeren Pliozän erlöschen, den Cameliden (*Alticamelus*, *Pliauchenia*), den Raubtieren (*Borophagus*, aus der Verwandtschaft von *Amphicyon*), ferner unter den ersten südamerikanischen Einwanderern aus der Abteilung der *Gravigrada* und *Glyptodontia* (*Glyptotherium*). Im übrigen muß

auf Osborns Angabe hingewiesen werden, daß die ärmliche Fauna und die noch ungenügend geklärte Stratigraphie des nordamerikanischen Pliozäns nur sehr wenige Verallgemeinerungen gestattet und daß die Zahl der Lücken in unserem Wissen und der ungelösten Probleme für diese Epoche größer ist als für irgendeine andere des nordamerikanischen Känozoikums.

Desto besser ist es mit unserer Kenntnis der pleistozänen Säugerfauna Nordamerikas bestellt. Wieder ist, wie in Eurasien, die mächtige Entfaltung der Großformen das am meisten in die Augen fallende Merkmal. Ja, dieses Merkmal macht sich bei einem Vergleich der heutigen Fauna der nearktischen Region mit der diluvialen in noch viel höherem Maße als in Eurasien geltend, da die erstere an Großformen unverhältnismäßig ärmer ist als die rezenten Säugetierfaunen der alten Welt.

„Das früh- und mittelpleistozäne Tierleben in Nordamerika“ — sagt Osborn (l. c., S. 434) — „stellt die großartigste und mannigfaltigste Vergesellschaftung von Säugern auf unserem Kontinent während der känozoischen Ära dar. Wohl fehlen die Nashörner, dafür aber besitzt die nordamerikanische Pleistozänfauna Mastodonten und eine Vereinigung von Elefanten, die mannigfaltiger und ebenso majestätisch waren als jene der alten Welt. Gewaltige Herden von Lamas und Kamelen mischten sich mit ungeheuren Rudeln von Pferden. Tapire bevölkerten die Wälder. Echte Rinder fehlen, dafür waren verschiedene imposante Arten von Bisons weit verbreitet. Ein Element, dessen Europa entbehrt, sind die verschiedenen Typen von Riesenfaultieren und von großen gepanzerten Glyptodontiern. Allen diesen Tieren stellten nicht nur säbelzählige Tiger nach, sondern auch echte Katzen, die in ihren Dimensionen mit den rezenten Tigern und Löwen wetteiferten.“

Osborns Schilderung ist wohl ein wenig zu enthusiastisch ausgefallen. Mit der diluvialen Säugerfauna Eurasiens und Afrikas kann jene des nordamerikanischen Pleistozäns trotz der Vermehrung durch die aus dem neogaeischen Reich eingewanderten *Edentata xenarthra* weder in bezug auf den Reichtum noch auf die Mannigfaltigkeit der Großformen rivalisieren. Das gilt auch von den Proboszidiern. *Mastodon* ist

nur durch eine einzige Art, *Mastodon americanus*, das Ohio-tier, vertreten, das allerdings im Gegensatz zu der außerordentlichen Seltenheit des Genus *Mastodon* in den Diluvialbildungen der alten Welt sehr häufig gewesen zu sein scheint, wie der Reichtum an Individuen in der berühmten Knochenablagerung des Big bone lick in Kentucky beweist.¹⁵⁾ In seinen Dimensionen mag *Mastodon americanus* den pliozänen *Mastodon arvernensis* der alten Welt ein wenig übertroffen haben, blieb aber hinter dem riesigen *Mastodon Borsoni* sicherlich zurück. Osborn gibt seine Schulterhöhe mit 2.85 m an. Diese Höhe würde einer Körperlänge von ungefähr 4.5 m entsprechen. Obwohl an Höhe den Elefanten nachstehend, war dieser *Mastodon* jedenfalls von noch plumperem und schwererem Körperbau.

Die nordamerikanischen Elefanten waren ausschließlich auf die Gruppe des Mammut beschränkt. Weder die Gruppe des indischen Elefanten (*Euelephas*), noch jene des afrikanischen (*Loxodon*), noch endlich jene des erloschenen *Loxodiscodon Dietr.* (Typus *Elephas antiquus*) haben in Amerika einen Vertreter. Von den drei Mammutarten Nordamerikas, *Elephas imperator*, *Elephas Columbi* und *Elephas primigenius*, war die zuerst genannte die größte. Osborn schätzt die Schulterhöhe des Kaiserelefanten auf 4.05 m. Seine Körperlänge würde sich dieser Schätzung entsprechend auf 5 m bis 5.5 m stellen.¹⁶⁾ Bei einer Körperlänge von 5.4 m besitzt das kolumbische Mammut nur 3.3 m Schulterhöhe. Die amerikanischen Exemplare des gemeinen Mammut (*Elephas primigenius*)¹⁷⁾ scheinen durchwegs noch niedriger gewesen zu sein.¹⁸⁾

¹⁵⁾ Vgl. O. P. Hay: The recognition of pleistocene faunas. Smithson. miscell. coll. Vol. LIX., Nr. 20, 1912.

¹⁶⁾ Die Entscheidung der Frage, ob der Ruhm, der größte Repräsentant des Mammutgeschlechtes zu sein, dem amerikanischen Kaiserelefanten oder dem Steinheimer Mammut im kgl. Naturalienkabinett in Stuttgart gebühre, ist gegenwärtig nicht möglich, da ein vollständiges Skelett der ersteren Art nicht bekannt ist. Ein Femur derselben mißt 1.41 m gegen 1.42 m bei *Elephas primigenius Fraasi*.

¹⁷⁾ Nach Soergel (Die Stammesgeschichte der Elefanten, Zentralbl. f. Min. 1915, S. 282) könnte der amerikanische *Elephas primigenius* auch eine autochthone Form darstellen, die sich aus der *Imperator-Columbi*-Reihe direkt entwickelt hat.

¹⁸⁾ Über die Größenverhältnisse der drei amerikanischen Elefantenarten, vgl. auch F. A. Lucas: The size of the Mammoth. Nature, Vol. 78, No. 2028. London, 1908, p. 443.

Unter den Paarhufern kommen die diluvialen Pektaris Nordamerikas den Riesenwildschweinen der östlichen Halbkugel nicht gleich. Auch fehlen dem nordamerikanischen Pleistozän so große Hirsche wie der über einen ansehnlichen Teil Europas und Nordasiens verbreitete *Megaceros*. Dagegen übertreffen die diluvialen Bisonten Nordamerikas ihre europäischen Gattungsgenossen an Größe ebenso sehr als den modernen Bison der nearktischen Region. Unter den sieben ausgestorbenen Spezies dieser Gattung waren mindestens drei dem letzteren in dieser Hinsicht entschieden überlegen. Obenan stand wohl *Bison latifrons*, dessen Hörner entlang der Krümmung gemessen eine Länge von 2.55 m und einen Spitzenabstand von 1.83 m aufweisen. Zusammen mit den echten Moschusochsen finden sich noch die beiden erloschenen Genera *Euceratherium* und *Teleopternus*. Unter den Perissodaktyliern war *Tapirus Haysii* erheblich größer als der lebende Tapir Zentral- und Südamerikas. Unter den zehn Spezies diluvialer Pferde ragte *Equus giganteus* durch seine Größe hervor. Seine Backenzähne sind um fast ein Drittel länger als jene eines starken modernen Zugpferdes. Einem solchen kommt noch *Equus pacificus* nahe, doch war sein Schädel verhältnismäßig stärker gebaut. Unter den Nagetieren fallen durch ihre Größe zwei Gattungen auf, der einem mittelgroßen Bären nahe kommende Riesenbiber *Castoroides*, und die biberähnliche, aber durch abweichende Bezahnung ausgezeichnete *Amblyrhiza* von der Antilleninsel Antigua. Unter den säbelzahnigen Tigern kamen *Smilodon* und *Smilodontopsis* dem Jaguar, unter den echten Katzen *Felis atrox* und *Felis imperator* dem Löwen an Größe gleich. Neben Wölfen und Coyotes von ungewöhnlicher Größe sind mehrere Arten von Riesenbären aus der Verwandtschaft des heutigen südamerikanischen Bären *Arctotherium* (*Arctotherium californicum* aus dem Asphaltsumpf Rancho la Brea, und *Arctotherium yukonense* aus Alaska) bekannt geworden, die in ihren Dimensionen den Grizzlybären übertroffen haben dürften.

Die aus Südamerika während der Pliozänzeit eingewanderten *Edentata xenarthra* sind durch *Megalonyx*, *Mylodon*, *Paramylodon* und *Megatherium* aus der Abteilung der *Gravigrada*, ferner durch *Glyptodon* und *Glyptotherium* aus der Abteilung der *Glyptodontia* repräsentiert. *Megalonyx*, ein Riesen-

faultier, das die Größe eines ausgewachsenen Rindes erreichte, und *Glyptotherium* sind auf Nordamerika beschränkte Typen, die sich erst in der nearktischen Region aus neogaeischen Vorfahren entwickelt haben. Von den übrigen hier genannten Gattungen wird in der Beschreibung der Pampasfauna Südamerikas noch die Rede sein.

Weit schärfer noch als in Nordamerika tritt im neogaeischen Reich der Unterschied zwischen der rezenten Fauna und jener des Pleistozäns sowohl in der Zahl der Gattungen als der Großformen hervor. Nach keiner dieser beiden Richtungen bestand in der Quartärzeit die heutige Inferiorität der südamerikanischen Säugetierwelt gegenüber der holarktischen. In den Pampastonen Argentiniens und Patagoniens liegen Großformen der endemischen Fauna des neogaeischen Reiches zusammen mit solchen begraben, die erst während der Pliozänzeit aus Nordamerika eingedrungen sind. Das Hauptkontingent unter den ersteren stellen die *Edentata xenarthra* mit den drei Abteilungen der *Gravigrada*, *Glyptodontia* und *Dasypoda*, von denen nur die letztere bis in die Gegenwart hineinragt. Diese Abteilung hat in der Gattung *Chlamydotherium* ein den Glyptodontiern an Größe nur wenig nachstehendes Riesengürteltier geliefert. Unter den *Glyptodontia* erreicht die größte Gattung *Doedicurus*, mit Einschluß des morgensternartig verdickten Schwanzes, eine Länge von 4 m bei einer Höhe des Panzergewölbes von 1.5 m. Einige andere Genera, wie *Glyptodon*, *Panochthus*, *Hoplophorus*, standen ihm nur wenig nach. Unter den gravigraden Erdfaultieren besaß *Megatherium* fast Elefantengröße. Es war zwar minder hochbeinig, aber weitaus plumper. Seine Körperlänge betrug, den Schwanz nicht eingerechnet, 4.3 m, seine Höhe 2.45 m, der Umfang des Schwanzansatzes in der Beckenregion 1.5 bis 1.8 m. *Mylodon* hatte bei ähnlichem Körperbau eine Länge von 3.4 m. *Scelidotherium* und *Grypotherium* waren etwas kleiner.

Erst während der Pliozän- und Pleistozänzeit haben es die *Gravigrada* und *Glyptodontia*, die heute vollständig erloschen sind, zur Entwicklung von Riesenformen gebracht. Ihre Vorfahren in der Santa Cruz-Formation des patagonischen Tertiärs sind durchwegs von nur mäßiger Größe.

Ein zweites Element der endemischen Großfauna des südamerikanischen Pleistozäns sind die eigentümlichen Huf-

tiertypen der *Notoungulata*, von denen bereits früher die Rede gewesen ist. Freilich sind die meisten Großformen der Deseado-Stufe, die zum Teil noch in die Stufe von Santa Cruz hinaufreichen, ohne Nachkommen erloschen, so *Astrapotherium*, *Homalodontotherium*, *Colpodon*. Nur die *Toxodontia*, die in den eben genannten Schichtgruppen durch *Nesodon* repräsentiert werden, besitzen in dem Genus *Toxodon* noch einen pleistozänen Vertreter von beachtenswerter Größe. Das vollständige Skelett eines ausgewachsenen Exemplars im Museum von Buenos Aires zeigt eine Körperlänge von 2-8 m bei einer Höhe von 1-45 m. Das Tier, dessen Extremitäten nicht nur zum Schreiten, sondern nach Gaudry auch zum Greifen geeignet gewesen zu sein scheinen, muß einen sehr plumpen und schwerfälligen Eindruck gemacht haben. Von anderen Huftieren sind die als Parallelförmigen zu den holarktischen Unpaarhufern anzusehenden *Litopterna* zu nennen, die in den älteren patagonischen Tertiärablagerungen noch nicht über Mittelgröße hinausgehen, in den Pampastonen jedoch eine Großform, *Macrauchenia*, aufweisen, die in ihren Dimensionen einem Kamel gleichkam.

Ein drittes endemisches Element von Großformen stellen die sonst niemals über Mittelgröße hinausgehenden Nager dar. *Hydrochoerus giganteus* war gerade doppelt so groß als das heute in Argentina lebende Wasserschwein. Der meerschweinchenähnliche Nager *Megamys*, dessen Reste in brasilianischen Knochenhöhlen gefunden worden sind, erreichte gar die Größe eines Rhinoceros.

Unter den Einwanderern aus Nordamerika stehen an erster Stelle die Proboszidier. Das Genus *Mastodon* ist in Südamerika durch vier Großformen vertreten, während die echten Elefanten den Weg über den Isthmus von Panama nicht mehr gefunden haben. Von großen Unpaarhufern erscheinen *Hippidium* und *Equus*, von Paarhufern mehrere Gattungen nearktischer *Tylopoda*. Unter den Raubtieren wetteiferte *Smilodon neogaeus* mit einem Tiger an Größe. Der Schädel dieser furchtbarsten unter den säbelzahnigen Katzen steht mit einer Länge von 35 cm hinter jener des Höhlenlöwen (38 cm) kaum zurück.

Während die autochthonen Faunenelemente des neogaeischen Reiches sich bis ins Eozän zurück verfolgen lassen,

reicht unsere Kenntnis der Vorfahren der rezenten notogaeischen Säugerfauna Australiens kaum über das Pleistozän hinaus. Die als diluvial, höchstens als oberpliozän anzusprechende Säugerfauna Australiens, die der heutigen unmittelbar voranging, ist im Gegensatz zu der letzteren durch das Auftreten einer allerdings nicht erheblichen Zahl von Großformen ausgezeichnet. Mit den diluvialen Säugetierfaunen der übrigen tiergeographischen Reiche der Erde konnte sie sich in dieser Richtung freilich nicht messen. Am wenigsten auffällig sind die Veränderungen in den Größenverhältnissen der Raubbeutler, wofür man nicht den panthergroßen *Thylacoleo* von ganz unsicherer systematischer Stellung diesen Tieren zurechnen will. *Thylacinus spelaeus* und *Sarcophilus laniasius* waren nur wenig größer als ihre rezenten Verwandten auf der Insel Tasmania, nach der sie vermutlich durch die Einwanderung des Dingo vom Festland verdrängt wurden. Dagegen finden sich unter den diprotodonten Beuteltieren einige wirkliche Großformen, so ein Känguruh, *Palorchestes*, das fast doppelt so groß war, als die heute lebenden Vertreter der Gattung *Macropus*, ein Riesenwombat, *Phascolomys giganteus*, von mindestens Tapirgröße, und vor allem die beiden Gattungen *Diprotodon* und *Nototherium*, von denen freilich nur die erstere in wünschenswerter Vollständigkeit bekannt ist. Die von Stirling aus dem Salzboden des Callabonna-Sees ausgegrabenen Skelettreste des *Diprotodon australis* weisen auf einen Kolob von außerordentlicher Schwerfälligkeit der Bewegungen hin, dessen Körperlänge 4 m bei einer Höhe von über 2 m betrug. Kein anderes Beuteltier Australiens konnte sich mit ihm an Größe und Plumpheit messen.

Es ist vor allem der Rückgang solcher Riesenformen, der in allen tiergeographischen Reichen der Erde die rezente Säugerfauna von der diluvialen unterscheidet. Vom Obermiozän durch das ganze Pliozän bis ins Diluvium nimmt im allgemeinen die Größe der Säugetiere überall auf der Erde zu, nach dem Diluvium folgt allenthalben ein ebenso entschiedener Rückgang. Schon Rüttimeyer hat als einen der auffallendsten Züge in der Geschichte der Säugetiere die Abnahme der Körpergröße in relativ junger Vergangenheit bezeichnet. „Für eine große Anzahl von Säugetiergruppen“ — meint er — „kann die Diluvialzeit als Riesenperiode bezeichnet werden. Am allge-

meinsten tritt dies an den Tag in den Gruppen der Beuteltiere, Edentata und Huftiere, also vorwiegend bei den terrestrischen Pflanzenfressern, allerdings derjenigen Kategorie, welche noch gegenwärtig in ihrer großen Mehrzahl im Vergleich zu anderen Tieren das größte Volumen erreicht. Nur zwei Gruppen von Säugetieren, die Waltiere und die überaus zusammengeschmolzenen Rüsselträger, scheinen erst gegenwärtig in ihre Riesenperiode eingetreten zu sein oder sie wenigstens noch nicht hinter sich zu haben.“¹⁹⁾

Es muß jedoch ausdrücklich betont werden, daß man von einer Inferiorität der modernen Landsäugerfauna nur im Vergleich mit jener des Diluviums und vielleicht noch des Pliozäns sprechen kann, daß aber ein ähnliches Verhältnis zu den älteren Faunen der känozoischen Aera keineswegs besteht. Es hat im Gegenteil vor dem Obermiozän keine einzige Landfauna des Känozoikums gegeben, die an Zahl und Mannigfaltigkeit der Großformen mit den rezenten Säugetierfaunen der äthiopischen oder orientalischen Region in eine Konkurrenz hätte eintreten können. Was die letzteren von der Tierwelt des Oberpliozäns und Diluviums ererbt haben, reicht noch immer vollständig aus, um alle Faunen des Eozäns, Oligozäns und Untermiozäns in den Schatten zu stellen.

An der Spitze der Großformen stehen seit jeher die Huftiere. Im Eozän waren es in Nordamerika die *Amblypoda*, in Europa am Schlusse dieser Periode die unpaarhufigen, den rezenten Tapiren nahestehenden *Lophiodontidae*, in Nordafrika die *Barytheria*, aus denen einzelne Großformen hervorgingen. Während der Oligozänzeit werden im nearktischen Faunengebiet die *Amblypoda* durch die unpaarhufigen *Titanotheriidae*, im aethiopischen die *Barytheria* durch die *Embrithopoda* abgelöst. Ein neuer Typus von Großformen macht sich unter den Huftieren des neogaeischen Reiches in verschiedenen Abteilungen der *Notoungulata* geltend. Im Untermiozän Eurasiens sehen wir die paarhufigen *Anthracotheriidae* an der Spitze. Seit dem Obermiozän nehmen die Proboscidier den ersten Rang ein. Aber neben und zusammen mit ihnen entfaltet sich ein unvergleichlich reicheres Leben von Großformen als in irgendeinem vorangehenden Abschnitt der Tertiärzeit. Denn es

¹⁹⁾ L. Rüttimeyer: Über die Art des Fortschrittes in den organischen Geschöpfen (1876). Gesammelte kleine Schriften, Basel, 1898, S. 391.

ist von nun ab nicht mehr bloß eine einzige Kategorie von Pflanzenfressern, die ein Kontingent an Großformen stellt. In der Mannigfaltigkeit der Elemente, die Großformen hervorbringen, erweist sich noch unsere rezente Säugerfauna jenen des älteren und mittleren Tertiärs so außerordentlich überlegen, daß man bis in die pontische Stufe des Unterpliozäns zurückgehen muß, um eine der heutigen aethiopischen in dieser Richtung gleichwertige Säugetierfauna anzutreffen.

Auffallend ist der Wechsel in den relativen Größenverhältnissen der Fleisch- und Pflanzenfresser in den verschiedenen Perioden des Känozoikums sowohl, als in den einzelnen tiergeographischen Reichen. In der Gegenwart besteht insofern ein konstantes Verhältnis, als die Pflanzenfresser die Fleischfresser allgemein erheblich an Größe übertreffen, als ferner in jenen Faunengebieten, die die größten Pflanzenfresser besitzen, auch die größten Raubtiere auftreten. Im neogaeischen Reich mit seiner Inferiorität an Großformen stehen auch der Jaguar und der chilenische Bär den holarktischen Raubtieren an Größe nach. Den mittelgroßen Pflanzenfressern des notogaeischen Reiches entsprechen auch Raubbeutler von höchstens mittelgroßen Dimensionen.

Aehnliche Verhältnisse pflegt man auch für ältere Perioden der Erdgeschichte als gültig vorauszusetzen. Wieland zum Beispiel hält das zeitliche Zusammenvorkommen der größten gepanzerten herbivoren Dinosaurier mit den furchtbarsten Raubsauriern der mesozoischen Ära keineswegs für einen chronologischen Zufall, sondern für den Ausdruck eines gesetzmäßigen Vorganges.²⁰⁾ Eine derartige Voraussetzung wird indessen durch ein Studium der Geschichte und der Verbreitung der Säugetiere nicht bestätigt. Die Raubtiere des europäischen und nordamerikanischen Untereozäns sind im Vergleich zu den Pflanzenfressern von außergewöhnlicher Größe, wenn wir den Maßstab der heutigen Größenverhältnisse anlegen. Während des ganzen Eozäns und Oligozäns bleiben die Dimensionen der großen Raubtiere fast unverändert, während jene der Huftiere in sehr erheblichem Maße zunehmen. Dagegen fehlen im unteren und mittleren Tertiär Südamerikas große Fleischfresser gänzlich. Plazentale Raubtiere erscheinen

²⁰⁾ G. R. Wieland: Notes on armoured Dinosauria. Amer. Journ. of science, 4. ser. Vol. XXXI. 1911, p. 112—124.

neben den endemischen Raubbeutlern hier seit dem Pliozän als Einwanderer aus Nordamerika. Die Zunahme der Pflanzenfresser erfuhr also im neogaeischen Reich, ganz im Gegensatz zum holarktischen Faunengebiet, so gut wie gar keine Beschränkung durch karnivore Säugetiere. Erst im Pliozän wurde dieser Tierfrieden durch die Invasion nearktischer Typen gestört. Während der Diluvialzeit nehmen auch unter den Raubtieren wie in allen Säugerordnungen die Großformen noch an Größe zu, aber in weitaus geringerem Maße als die Pflanzenfresser, am stärksten wieder im holarktischen, am geringsten im notogaeischen Faunenreich.

Die relative Seltenheit der Großformen und ihre Beschränkung auf einige wenige Säugetiergruppen in den älteren Abschnitten der känozoischen Ära läßt sich mit der insbesondere von Gaudry und Depéret festgestellten Regel der Größenzunahme in den Stammesreihen in Einklang bringen. Riesenformen stehen niemals am Anfang von Stammesreihen. Die letzteren pflegen vielmehr mit kleinen Formen anzuheben. In vielen Stammesreihen bleiben die Formen dauernd klein oder mittelgroß. In manchen Reihen aber wächst die Körpergröße wie irgendein anderes Specialisationsmerkmal von Art zu Art an. Solche Reihen pflegen dann mit Großformen zu erlöschen. Indem dieser Vorgang sich immer von neuem wiederholt, nimmt allmählich eine immer größere Zahl von Stammlinien an der Entwicklung von Großformen teil. Die Geschichte der Säugetiere zur Diluvialzeit läßt uns diese Erscheinung besonders deutlich vor Augen treten. Die Zahl der Stammesreihen, die Großformen hervorbringen, ist in dieser Erdperiode viel größer als in irgendeiner anderen und erstreckt sich auf sehr verschiedene Ordnungen der Säugetiere.

Es ist nicht möglich, eine befriedigende Erklärung für das Auftreten der zahlreichen Großformen der jüngeren Pliozän- und Pleistozänzeit zu finden, zumal, da sich solche Großformen auch in Abteilungen der Säugetiere einstellen, deren Dimensionen früher niemals über das Mittelmaß hinausgingen und auch heute nicht mehr hinausgehen. Klimatische Verhältnisse, an die zu denken der Eintritt der diluvialen Eiszeit Veranlassung bieten könnte, scheinen ohne Einfluß geblieben zu sein, denn wir finden die Riesenformen ebensogut im tropischen Gebiet wie in der Polarregion. Mammut, *Elasmotherium*, *Rhinoceros*

antiquitatis, die Riesenbisonen und Riesenbären von Alaska waren Tiere eines kalten Klimas. Auch der Mangel an Nachstellungen von seiten anderer Tiere führt keineswegs zu einer Entfaltung von Riesenformen in den durch jenen Mangel begünstigten Gruppen. Die sehr alte Ordnung der Nager hat sich in Südamerika lange Zeit hindurch unbeschränkt durch eine Konkurrenz von Raubtieren entwickelt, ohne Großformen hervorzubringen. Die Entstehung von solchen fällt erst in das Pleistozän und ist durch die vorausgegangene Einwanderung der nearktischen Raubtiere nicht verhindert worden.

Welcher Art mögen — darf man anderseits fragen — die Hemmungen gewesen sein, die von der Trias bis zum Beginn der Eozänzeit, also einen viel längeren Zeitraum als den Abstand vom Palaeozän bis zur Gegenwart, jeden Aufschwung der Säugetiere und unter den *Pantotheria* und *Allotheria* während der ganzen Jura- und Kreideperiode die Entstehung selbst nur mittelgroßer Formen verhinderten? Durch einen Zeitraum, dessen Dauer gewiß jene der ganzen känozoischen Ära übertraf, hat die Entwicklung der Säugetiere — wenigstens so weit wir das nach den dürftigen Resten beurteilen können — so gut wie keine Fortschritte gemacht. Erst mit der Anastrophe dieser Tierklasse im Basaleozän beginnt gleichzeitig mit der Differenzierung in neue selbständige Ordnungen auch das Aufblühen von Stammesreihen, die den Keim von Großformen bergen.

An anderer Stelle habe ich im Widerspruch mit G. Steinmann zu zeigen versucht, daß der Anteil des urgeschichtlichen Menschen an der Verarmung der pleistozänen Landfaunen nur ein bescheidener gewesen sein kann und daß für eine ausreichende Erklärung dieser Verarmung andere Ursachen in Betracht gezogen werden müssen.²¹⁾ Die Tatsache, daß während des jüngeren Pleistozäns bis ins Holozän überwiegend große Tierformen vom Schauplatz abgetreten sind, veranlaßte mich, Analogien zwischen den Ursachen für eine Entwicklung von Riesenformen und für deren Erlöschen zu suchen und drängte zu der Vermutung, daß eine Kenntnis der Bedingungen für die im Pliozän so mächtig einsetzende Herausbildung von Riesenformen uns auch einen Einblick in jene Vorgänge gewähren

²¹⁾ C. Diener: Der Anteil des prähistorischen Menschen an der Verarmung der pleistozänen Tierwelt. Mitt. Geol. Ges. Wien, V. 1912. S. 201.

würde, die infolge des Aufhörens jener Bedingungen zum Aussterben vieler Großformen geführt haben.

Diese Vermutung ist gewiß naheliegend und berechtigt. Leider bin ich jedoch nicht in der Lage, eine bestimmte Ansicht über die Ursachen auszusprechen, welche das eine Maß zu der Herausbildung, das andere Maß zu dem Aufhören des Riesenwachstums bei einer so überraschend großen Zahl von Säugetiergruppen geführt haben. Fast möchte es scheinen, als ob auch hier Orthogenesis im Spiel wäre, als ob die Neigung zu der Entstehung von Großformen in einer Disposition des Organismus begründet, von dem Einfluß äußerer Faktoren frei bleiben könnte. Eine solche in der Konstitution des Organismus liegende Disposition fehlte den primitiven Säugetieren des Mesozoikums, d. h. während der beiden ersten Drittel der Lebensdauer dieser Tierklasse. Bei den alttertiären Säugetieren war sie nur in wenigen Stammlinien vorhanden. Sie steigerte sich allmählich im Mitteltertiär. Aber erst vom Pliozän ab vollzieht sich die Entwicklung von Großformen in einer rapid zunehmenden Zahl von Stammesreihen und mit immer schneller folgenden Schritten, bis sie gegen das Ende der Pleistozänzeit, im Holozän, einen jähen Abbruch erfährt.

Gegenüber dem Pliozän und Pleistozän hat sich im Holozän die Zahl der Großformen in allen Erdteilen wesentlich vermindert. Keine einzige neue ist mehr im Holozän entstanden. Heute ist die Zeit für das Aufblühen neuer Kolossalformen wohl endgültig vorüber. Die Herrschaft des Menschen über die bewohnbaren Teile der Erdoberfläche würde sie, wenigstens auf dem Festlande, nicht mehr aufkommen lassen.
