

Sitzung der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse
vom 25. Jänner 1979

Sonderabdruck aus dem Anzeiger der math.-naturw. Klasse der
Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Jahrgang 1979, Nr. 1

(Seite 1 bis 8)

Das korr. Mitglied Erich Thenius hat zwei von ihm selbst verfaßte Arbeiten für die Aufnahme in den Anzeiger übersandt:

1. „Das Genus *Xenochoerus* Zdarsky, 1909, ein aber-
ranter Tayassuide (Artiodactyla, Mammalia) aus dem
Miozän Europas.“ (The genus *Xenochoerus* Zdarsky, 1909,
an aberrant Tayassuid [Artiodactyla, Mammalia] from the
Miocene of Europe.) Institut für Paläontologie der Universität
Wien.

Zusammenfassung: Revision von *Xenochoerus leobensis*
Zdarsky aus dem Mittelmiozän von Leoben (Steiermark)
in taxonomischer und phylogenetischer Hinsicht. Die meist
als Angehörige der Suidae klassifizierte Gattung *Xenochoerus*
wird auf Grund neuer Untersuchungen als aberranter Vertreter
(Unterfamilie Xenochoerinae) der Tayassuidae klassifiziert, wobei
eine familienmäßige Abtrennung diskutabel erscheint. *Xenochoerus*
kann von *Doliochoerus* aus dem Oligozän abgeleitet werden.
Eine Zuordnung zu den Hypertraguliden, wie sie Pickford
annimmt, ist nicht zu begründen. Sie beruht auf falschen Vor-
aussetzungen bzw. primitiven Merkmalen. *Xenochoerus* ist weder
mit *Sanitherium* H. v. Meyer aus dem Miozän von Asien und
Afrika, noch mit *Diamantohyus* aus dem Miozän Afrikas identisch.
Mit *Xenochoerus masticus* (Paraskevaidis) aus dem Mittel-
miozän von Chios und mit (?) *Xenochoerus jeffreysi* (Forster
Cooper) aus dem Miozän Südasiens sind weitere Arten nach-
gewiesen.

Die Hyosuinae (*Hyosus* [= *Sivahyus*] und *Hippoehyus*) sind
als Angehörige der Suidae nicht näher mit den Xenochoerinae
verwandt.

Xenochoerus leobensis ist nicht nur durch die Molarisierung der Prämolaren, sondern auch durch die Abkauung und damit durch die Art der Kieferbewegungen von den meisten übrigen Schweineartigen verschieden.

Summary: Revision of the taxonomic and phylogenetic position of *Xenochoerus leobensis* from the Middle Miocene of Leoben (Styria). After new investigations *Xenochoerus* is not identical with *Sanitherium* (Asia and Africa) or *Diamantohyus* (Africa). *Xenochoerus* is an aberrant member of the Tayassuidae (Subfamily: Xenochoerinae). A separation as peculiar family is under discussion. Other species of the genus are *Xenochoerus masticus* from the Middle Miocene of Chios and (?) *X. jeffreysi* from the Early Miocene of Southern Asia.

The molarisation of the premolars, the wear of the postcanine teeth and the movement of the jaws are very different from the most Suidae.

The genera *Hyosus* (= *Sivahyus*) and *Hippohyus* are members of the Suidae. They are not related to *Xenochoerus*.

Danksagung: Für die Überlassung des Originalmaterials von *Xenochoerus leobensis* bin ich Herrn Doz. Dr. W. Gräf, Landesmuseum Joanneum in Graz, Abteilung für Geologie, Paläontologie & Bergbau, für Diskussionsbemerkungen und schriftliche Hinweise auf *Sanitherium africanum* Herrn Dr. M. Pickford, London, zu Dank verpflichtet.

Einleitung und Problemstellung: *Xenochoerus leobensis* wurde von Zdarsky (1909) auf Grund von Gebiß- und Kieferresten erstmalig aus dem Mittelmiozän von Leoben (Steiermark) beschrieben. Zdarsky klassifizierte *Xenochoerus* als Angehörigen der Suidae. Auch die späteren Autoren, die sich mit *Xenochoerus* befaßten, wie Pilgrim (1926), Colbert (1935), Paraskevaidis (1940), Simpson (1945), Thenius (1956) und Wilkinson (1976) schlossen sich dieser Auffassung an, nicht ohne jedoch auf die eigenartige und von den übrigen Suiden abweichende Ausbildung des Gebisses hingewiesen zu haben. Thenius (1970: 326) schreibt: „So ist für *Sanitherium* („*Xenochoerus*“) . . die Zugehörigkeit zu den Tayassuiden auf Grund des Molarisierungsgrades der Prämolaren und des Unterkieferbaues nicht auszuschließen“. Die Gebißausbildung war auch der Grund für Pickford (1977), *Xenochoerus* (nach ihm, wie von den meisten Autoren, als Synonym von *Sanitherium* bewertet) als Ruminantia anzusehen und diese Gattung als Angehörigen der Hypertraguliden zu klassifizieren.

Dieses zweifellos überraschende Ergebnis und neues, von Wilkinson (1976) aus Afrika beschriebenes Fossilmaterial waren Anlaß zu dieser Notiz.

Abgesehen von der taxonomischen Zuordnung von *Xenochoerus* sind noch etliche andere Probleme mit dieser Gattung verknüpft. Sie betreffen nicht nur die mit *Xenochoerus* wiederholt als synonym angesehenen Gattungen *Sanitherium* und *Diamantohyus*, sondern auch die *Hyosus-Hippohyus*-Gruppe und deren verwandtschaftliche Zuordnung. Nicht zuletzt war in Zusammenhang mit der taxonomischen Beurteilung auch die Frage nach der stammesgeschichtlichen Herkunft zu beantworten.

Vergleich: *Xenochoerus leobensis* beruht — wie schon erwähnt — auf Gebiß- und Kieferresten. Besonders charakteristisch und für Suiden ungewöhnlich ist die Molarisierung der Prämolaren, die bei den P $\frac{4}{4}$ zu einer weitgehenden Angleichung an die Molaren geführt hat. Auffällig sind weiters starke Basalbänder an den Backenzähnen, eine starke Schmelzfältelung an den Molaren und die Art der Abkauung, die auf seitliche Kieferbewegungen, wie sie in ähnlicher Weise von Wiederkäuern bekannt sind, hindeuten.

Etwas vollständigere Reste dieser Gattung hat Paraskevaidis (1940) unter dem Namen *Sanitherium masticum* aus dem Mittelmiozän von Chios (Thymianá) beschrieben. Sie umfassen den Gesichtsschädel mit dem Gaumendach und Teile des Unterkiefers.

Bereits Paraskevaidis (1940: 375) weist auf das gänzliche Abweichen der Prämolaren von den Suiden und Dicotyriden (= Tayassuiden) hin, trotz deren Molarisierung. Die Molarisierung der Prämolaren ist ein für die Nabelschweine (Tayassuiden) charakteristischer Trend, der den Suiden fehlt. Allerdings erfolgt die Molarisierung der Prämolaren bei den jungtertiären und quartären Tayassuiden auf einem etwas anderen Weg. Paraskevaidis kommt daher wie Zdarsky (1909) zu dem Ergebnis, *Xenochoerus* bzw. *Sanitherium* als aberrante Suiden zu klassifizieren, die in die Nähe oligozäner Gattungen, wie *Doliochoerus* und *Propalaeochoerus* zu stellen sind. Auch Wilkinson (1976), der sich mit Formen aus dem afrikanischen Miozän befaßt, betrachtet *Xenochoerus* als Suiden und zwar als Angehörigen einer eigenen Unterfamilie (Sanitheriinae Simpson 1945). Zu dieser Unterfamilie stellt Wilkinson neben *Xenochoerus* (einschließlich *Diamantohyus*) und *Sanitherium* auch die Genera *Hyosus*, *Sivahyus* und *Hippohyus*, nachdem bereits Pilgrim (1926)

Xenochoerus und *Sanitherium* als Seitenzweige der zu *Hippohyus* führenden Linie angesehen hatte. Wilkinson (1976, Fig. 14) betrachtet *Xenochoerus* (*africanus*, *leobensis* und *jeffreysi*) als Bindeglied zwischen *Propalaeochoerus* und *Hippohyus* und deutet *Sanitherium* (*schlagintweiti* und *nadirum*) als Seitenzweig. *Hyosus* (= *Sivahyus*) wird als Nebenlinie von *Hippohyus* bewertet.

Dazu einige Bemerkungen über die Synonymie bzw. Selbständigkeit von *Sanitherium* und *Diamantohyus*. *Diamantohyus africanus* (Stromer 1926) aus Afrika weicht — wie Wilkinson, dem das Originalmaterial von *Xenochoerus* nicht zum Vergleich vorlag, gezeigt hat — im Bau der Molaren und der Prämolaren von *Xenochoerus* ab. *Diamantohyus* ist daher kein Synonym von *Xenochoerus*. Das gleiche gilt für *Sanitherium*. *Sanitherium* H. v. Meyer (1865) beruht auf Kiefer- und Zahnresten (siehe Pilgrim 1926, Colbert 1935) aus Südasien. Die Prämolaren dieser Gattung sind unbekannt. Von *Sanitherium cingulatum* ist angeblich der P₁ bekannt (siehe Colbert 1935, Fig. 114). Dieser Zahn entspricht m. E. dem Pd₁. Er ist groß und zweiwurzelig. Ein Argument, das Wilkinson (1976) für die Trennung von *Xenochoerus* und *Sanitherium* benützt, Pickford (1977) hingegen als Hinweis für die Zugehörigkeit von *Sanitherium* zu den Hypertraguliden ansieht. Da von *Sanitherium* bisher keine Prämolaren vorliegen und auch die Molaren nur unvollständig bekannt sind, ist die generische Identität von *Sanitherium* und *Xenochoerus* nicht erwiesen. *Sanitherium* und *Xenochoerus* müssen daher als eigene Gattungen klassifiziert werden.

Zur Gattung *Xenochoerus* kann lediglich „*Sanitherium*“ *masticum* aus Chios und wahrscheinlich auch „*Hyotherium*“ *jeffreysi* aus Südasien gestellt werden. Die Zugehörigkeit von „*H.*“ *jeffreysi* (Forster Copper 1913) aus den Bugti beds (Alt-Miozän) haben bereits Stehlin und Pilgrim (1926) angenommen.

Die von Falconer & Cautley (1847) bzw. Pilgrim (1926) als *Hippohyus* und *Hyosus* (= *Sivahyus*) beschriebenen Gattungen aus dem Jungtertiär Südasiens zeigen wohl Anklänge im Gebiß an *Xenochoerus*, im Detail jedoch wesentliche Unterschiede, die gegen nähere verwandtschaftliche Beziehungen sprechen.

Ergebnis: Das Ergebnis der vergleichenden Untersuchungen ist folgendes. *Xenochoerus* ist weder mit *Sanitherium* noch mit *Diamantohyus* identisch. *Xenochoerus* steht unter den Suidae isoliert, ist jedoch kein Angehöriger der Suidae, wie bisher

angenommen wurde, sondern ein aberranter Vertreter der Tayassuidae. Die Zugehörigkeit zu den Tayassuiden wird gestützt durch den Nachweis von Ginsburg (1974), daß *Palaeochoerus* und *Doliochoerus* aus dem Oligozän keine primitiven Suiden, sondern Angehörige der Tayassuiden sind, nachdem bereits Pearson (1927: 458) darauf verwiesen hatte, daß *Doliochoerus* Affinitäten zu den Pekaris (Tayassuidae) aufweist und *Perchoerus* aus dem Oligozän Nordamerikas sehr nahesteht.

Freilich läßt sich wegen der hochgradigen Gebißspezialisierung über eine taxonomische Abtrennung von *Xenochoerus* als eigene Familie diskutieren. Die Zuordnung zu einer eigenen Gruppe innerhalb der Tayassuiden wird jedoch m. E. den Gegebenheiten eher gerecht.

Xenochoerus läßt sich morphologisch von Formen aus der Verwandtschaft von *Doliochoerus* herleiten. Bei *Doliochoerus* sind die Molaren bunio-lyphodont gebaut (Außenhöcker bunodont, Innenhöcker lophodont), wobei der hintere Innenhöcker eine leichte Tendenz zur Selenodontie erkennen läßt. Die Molarisierung der Prämolaren ist ein seither eingetretener Prozeß, doch läßt der P_4 von *Doliochoerus* (siehe Ginsburg 1974) zwanglos eine Ableitung zu. Dies gilt in ähnlicher Weise auch für den P_4 von *Palaeochoerus* (siehe Schmidt-Kittler 1971). Von *Palaeochoerus* werden bekanntlich die Suiden abgeleitet, bei denen allerdings der Trend zur Vereinfachung des Prämolarengebisses besteht, indem der P_4 die Tendenz zur Schneidenbildung zeigt. Dieser gegensätzliche Trend trifft auch für die Molaren und für die Caninen zu. Der von Pickford (1977) als für Suoidea ungewöhnlich angesehene große und zweiwurzelige P_1 (= Pd_1) bei *Sanitherium*, ist lediglich als primitives Merkmal zu bewerten, wie es nicht nur von *Doliochoerus*, sondern auch von *Perchoerus* (siehe Pearson 1923) und „*Taucanamo*“ (= *Albanohyus*; siehe Ginsburg 1974) bekannt ist. Sogar von *Hyotherium* sind große P_1 mit angedeuteter Zweiteilung der Zahnwurzel bekannt (Hünemann 1963).

Die Zugehörigkeit von *Xenochoerus* zu den Tayassuiden wird nicht nur durch die Übereinstimmung im Gebiß, sondern auch durch den — soweit bekannten — Bau von Schädel (kurze Schnauze, konvexer hinterer Gaumen, schwache Rüsselmuskulaturansatzstellen, spaltenförmiges Foramen infraorbitale, Ansatz der Jochbogen) und Unterkiefer („keilförmiger“ Ramus horizontalis, Angularpartie und Processus coronoideus) bestätigt. Allerdings macht der Trend im Bau des Gebisses eine Abtrennung als eigene Unterfamilie (*Xenochoerinae* nov. subfam.) notwendig.

Der von Simpson (1945: 145) eingeführte Name *Sanitheriinae* kann für *Xenochoerus* solange nicht verwendet werden, als die Zugehörigkeit von *Sanitherium* zur Unterfamilie *Xenochoerinae* nicht erwiesen ist. Eine endgültige Klärung dieser Frage kann erst durch vollständigeres Material von *Sanitherium* erfolgen. Die von Wilkinson (1976) als *Xenochoerus africanus* bezeichnete Art (auch *Propalaeochoerus* sp. Stromer 1926: 114, Taf. 40, Fig. 21 ist zu *Diamantohyus africanus* zu stellen) gehört zu *Diamantohyus*, eine Gattung, die nicht identisch ist mit *Xenochoerus*. Dies wird nicht nur durch die etwas bunio-selenodonten Molaren, sondern auch durch die kaum molarisierten Prämolaren bestätigt. Für *Sanitherium nadirum*, das auf einem M_2 beruht (siehe Wilkinson 1976), ist die Zugehörigkeit zu *Sanitherium* nicht erwiesen.

Wie Pickford (1978) erst kürzlich gezeigt hat, haben die Tayassuiden im Jungtertiär mit *Schizochoerus* eine weitere, im Backengebiß allerdings lophodont spezialisierte Seitenlinie hervorgebracht, die als ökologische Nischenbewohner nicht nur den Suiden Konkurrenz gemacht hat. Doliochoerinae, Schizochoerinae und Xenochoerinae widerspiegeln die evolutive Plastizität der Tayassuiden im Tertiär der Alten Welt, die im Pliozän bis nach Südafrika verbreitet waren (Hendey 1976).

Die hochgradige Molarisierung der Prämolaren und die Schmelzfältelung der Molaren von *Xenochoerus* ist nicht nur ein Hinweis auf die von den meisten übrigen Suoidea abweichende Ernährung, sondern auch auf den Lebensraum. Wie bereits vor Jahren (Thenius 1956) festgestellt, weicht die Fauna von Leoben von den übrigen Säugetierfaunen aus dem Miozän der Steiermark ab. Der Lebensraum der Fauna von Leoben ist die mehr offene Landschaft, wie sie etwa für Thymianá (Chios) in noch verstärktem Maß zutrifft. Für derartige Faunen hat der Verfasser den Begriff Faunen vom „Chios-Typ“ eingeführt (Circ & Thenius 1959).

Mit der Molarisierung der Prämolaren ist jedoch auch die Umstellung der Keiferbewegung von der orthalen Bewegung zur lateralen erfolgt. Die Art der Abkautung der Backenzähne erinnert dadurch an jene der Wiederkäuer, zweifellos auch ein Argument von Pickford für die Zuordnung von *Xenochoerus* zu den Hypertraguliden als Angehörigen der Ruminantia.

Xenochoerus leobensis kann als eine Art Grasfresser unter den miozänen Tayassuiden angesehen werden.

Über die Herkunft von *Xenochoerus* in Europa lassen sich bisher nur Vermutungen äußern. Der Nachweis der etwas primitiveren Art *X. jeffreysi* im älteren Miozän Südasiens läßt den

asiatischen Ursprung annehmen. Die Stammformen von *Xenchoerus* dürften im Oligozän Asiens gelebt haben. Wie zuletzt Brunet (1977) betont hat, erscheinen die Tayassuiden im älteren Stampien in (West-)Europa als Einwanderer aus Asien. *Xenchoerus* ist ein Immigrant im Mittelmiozän Europas.

Literatur

Brunet, M. 1977: Les mammifères et le problème de la limite Eocène-Oligocène en Europe. — *Géobios, Mém. spéc. 1*, 11—27, Lyon.

Ciric, A. & E. Thenius 1959: Über das Vorkommen von Giraffokeryx (Giraffidae) im europäischen Miozän. — *Anz. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. 1959 (9)*, 153—162, Wien.

Colbert, E. H. 1935: Siwalik mammals in the American Museum of Natural History. — *Trans. Amer. Philos. Soc. n. s. 26*, X+401 S., Philadelphia

Falconer, H. & P. T. Cautley 1847: *Fauna Antiqua Sivalensis. Part VIII.* — Calcutta.

Forster Cooper, C. 1913: New anthracotheres and allied forms from Baluchistan — preliminary notice. — *Ann. Magaz. Natur. Hist. (8) 12*, 514—522, London

Ginsburg, L. 1974: Les tayassuidés des phosphorites du Quercy. — *Palaeovertebrata 6*, 55—85, Montpellier.

Hendey, Q. B. 1976: Fossil peccary from the Pliocene of South Africa. — *Science 192*, 787—789, Washington.

Hünemann, K. A. 1962: Die Hyotheriinae (Artiodactyla, Mammalia) aus dem Unterpliozän Rhein Hessens. — *Senckenberg. leth. 44*, 341—355, Frankfurt/M.

Meyer, H. von 1865: Über die fossilen Reste von Wirbelthieren, welche die Herren von Schlagintweit von ihren Reisen in Indien und Hoch-Asien mitgebracht haben. — *Palaeontographica 15*, 1—40, Cassel.

Paraskevaidis, I. 1940: Eine obermiocäne Fauna von Chios. — *N. Jb. Miner. etc., Beil. Bd. 83 (B)*, 363—442, Stuttgart.

Pearson, H. S. 1923: Some skulls of Perchoerus (Thinohyus) from the White River and John Day formations. — *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 48 (3)*, 61—96, New York.

Pearson, H. S. 1927: On the skull of early Tertiary suidae, together with an account of the otic region in some other primitive Artiodactyla. — *Philos. Trans. Roy. Soc. London (B) 215*, 389—460, London.

Pickford, M. 1977: „Sanitherium is not a suid, but is possibly a ruminant“. — Letter from 6. January 1977, London.

Pickford, M. 1978: The taxonomic status and distribution of Schizochocerus (Mammalia, Tayassuidae). — *Tertiary Res. 2 (1)*, 29—38, London.

Pilgrim, G. E. 1926: The fossil suidae of India. — *Palaeontologia Indica n. s. 8 (4)*, 1—65, Calcutta.

Schmidt-Kittler, N. 1971: Die obermiozäne Fossilagerstätte Sandelzhäusen 3. Suidae (Artiodactyla, Mammalia). — *Mitt. Bayer. Staatssmlg. Paläont. histor. Geol. 11*, 129—170, München.

Simpson, G. G. 1945: The principles of classification and a classification of mammals. — *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 85*, 1—350, New York.

Stromer, E. 1926: Reste land- und süßwasserbewohnender Wirbeltiere aus den Diamantfeldern Deutsch-Südwestafrikas. — In: Kaiser, E.: Die Diamantwüste Südwestafrikas 2, 107—153, Berlin (Reimer).

Thenius, E. 1956: Die Suiden und Tayassuiden des steirischen Tertiärs. — Sitz. Ber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. I, 165, 337—382, Wien.

Thenius, E. 1970: Zur Evolution und Verbreitungsgeschichte der Suidae (Artiodactyla, Mammalia). — Z. Säugetierkde. 35, 321—342, Hamburg.

Wilkinson, A. F. 1976: The lower Miocene Suidae of Africa. — Fossil Vertebrates of Africa 4, 173—282, London (Acad. Press).

Zdarsky, A. 1909: Die miocäne Säugetierfauna von Leoben. — Jb. geol. R.-Anst. 59, 245—288, Wien.
