

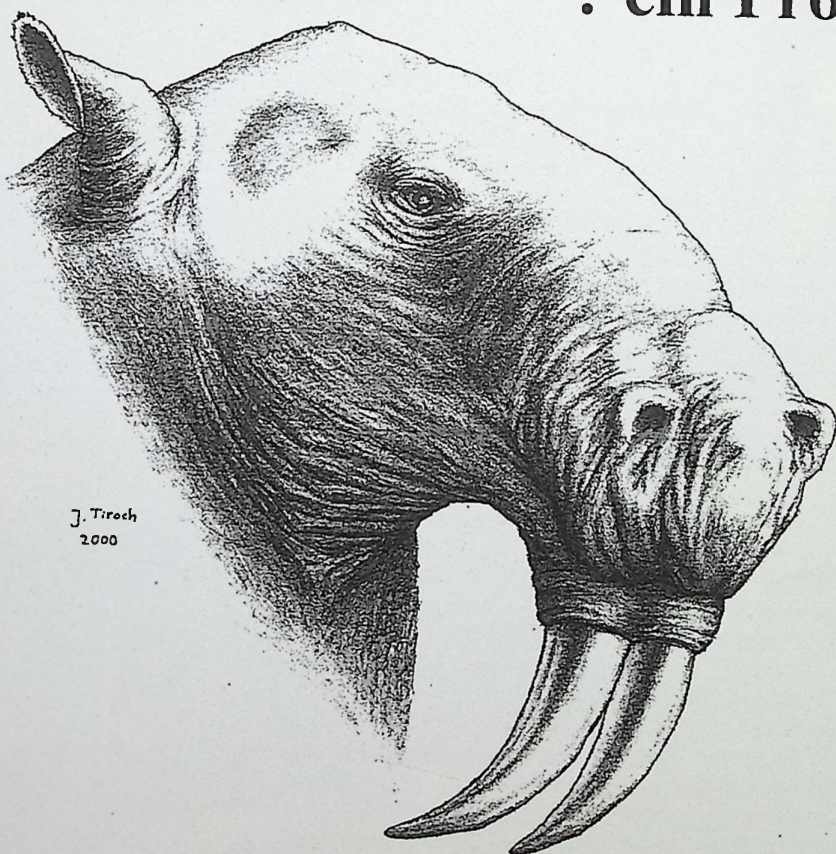
documenta

naturae | no. 130

München 2000

Deinotherium

? ein Proboscider ?



In memoriam Prof. Dr. Richard Dehm

DOCUMENTA NATURAE

Nr. 130

2000

ISSN 0723-8428

Herausgeber der Zeitschrift *Documenta naturae* im
Verlag (Publishing House) *Documenta naturae* - München (Munich)

Dr. Hans-Joachim Gregor, Daxerstr. 21, D-82140 Olching
Dr. Heinz J. Unger, Nußbaumstraße 13, D-85435 Altenerding
Dr. D.H. Storch, Sägematte 2, D-79183 Waldkirch

Die Zeitschrift erscheint in zwangloser Folge mit Themen aus den Gebieten Geologie – Paläontologie (Lagerstättenkunde, Paläophytologie, Stratigraphie usw.), Botanik, Anthropologie, Domestikationsforschung, Vor- und Frühgeschichte u.a.

Die Zeitschrift ist Mitteilungsorgan der Paläobotanisch-Biostratigraphischen Arbeitsgruppe (PBA) im Heimatmuseum Günzburg und im Naturmuseum, Im Thäle 3, D-86152 Augsburg

Die Sonderbände behandeln unterschiedliche Themen aus den Gebieten Kunst, Antike Nahrungsmittel, Natur-Reiseführer oder sind Neuauflagen alter wissenschaftlicher Werke oder spezielle paläontologische Bestimmungsbände für regionale Besonderheiten.

Für die einzelnen Beiträge zeichnen die Autoren verantwortlich,
für die Gesamtgestaltung die Herausgeber.

Überweisung des Heftpreises erbeten auf das Konto 1548460 bei der
Sparkasse Fürstenfeldbruck (BLZ 700 530 70) - Inh. H.-J. Gregor.

Bestellungen: bei Buchhandlungen und den Herausgebern (s.o.)

Copyright: beim Verlag und den Verlagsleitern.

Gestaltung: Juliane Gregor und Hans-Joachim Gregor

Umschlagbild von J. Tiroch, Neumünster, eine neue Rekonstruktion des
Deinotheriums betreffend

München 2000

in memoriam

Prof. Dr. Richard Dehm

6. 7. 1907 – 20. 3. 1996

Prof. Dehm war mein Lehrer – nicht nur bezüglich der Paläontologie und historischen Geologie, sondern auch hinsichtlich der inneren Einstellung zur Naturwissenschaft und persönlicher Verhaltensweisen.

Als er in den fünfziger Jahren in der Deutschen Illustrierten eine Serie über die Entwicklung des Lebens auf der Erde gestaltet und ich sie gelesen hatte, war schnell klar geworden, daß dieses Fach das meine werden würde. Ich erwarb mein Diplom bei meinem verehrten Lehrer Dehm, und seit dieser Zeit hat mich das Fach begeistert.

Ich verdanke Prof. Dehm eine sehr interessante Diplomarbeit, nämlich die Kartierung um die von ihm gefundene Fundstelle Sandelzhausen herum, und lernte bei ihm die Grundlagen der Molasseforschung kennen. Dabei bekam ich den ersten Eindruck von den fossilen Faunen in Süddeutschland, mit denen ich mich lange beschäftigte. Später versuchte ich, eine Verbindung sowohl ökologisch-soziologischer, als auch stratigraphischer, aber vor allem funktionsmorphologischer Art mit der Paläophytologie herzustellen.

Diese Ideen wurden mir von Herrn Dehm vermittelt. Der nachfolgende Versuch einer anatomisch-funktionsmorphologischen Einordnung eines „unbekannten“ Molassetieres, des *Deinotheriums*, soll ein Dank sein für das, was ich mitbekommen habe: offenes Denken, sauberes Faktensammeln, vorsichtige Interpretation und ebensolche Hypothesenbildung.

Prof. Dehm sagte mir einmal, daß man keiner Konfrontation aus dem Weg gehen, sie aber auf korrekte Weise weiterführen solle – was ich hier mit Kollegen zusammen versucht habe. Ich hoffe, daß eine anschließende Diskussion produktiv und klärend auf das Endergebnis einwirken kann.

Mein Dank an meinen verehrten Lehrer, Herrn Prof. Richard Dehm, der mir einst dringend geraten hatte, mich selbständig zu machen und eigene Wege zu gehen. Ich bin diesem Rat gefolgt und weiß, daß er richtig war.

In dankbarer Erinnerung

Haus-Joachim Greger

Es erübrigt sich, wie meist üblich bei Nachrufen, Lebensdaten oder Publikationen des Genannten zu bringen, da dies bereits ausführlich durch V. Fahlbusch 1996 (Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 36: 3-10, 1 Foto, München) geschah.

Gedanken zur taxonomisch-systematischen Stellung von *Deinotherium* auf Grund anatomisch-morphologischer Gegebenheiten

H.-J. GREGOR, R. KUHN & D. H. STORCH

Zusammenfassung:

Die „Langrüsseligkeit“ von *Deinotherium* und damit die Zugehörigkeit zu den Proboscidiern wird in Frage gestellt. Neue Rekonstruktionsmodelle sollen im Vergleich mit Tapir, *Rhinoceros*, *Baluchitherium*, Sirenen, Pyrotherien, Barytherien u. a. Anregung geben, die anatomischen Besonderheiten von Deinotherien und deren systematische Stellung neu zu überdenken. Es wird vorgeschlagen, sie als eigene Gruppe der Tethytherien zu sehen, die sich von den Sirenen bereits im oder vor dem Eozän abspalteten. Phylogenetisch wären die Deinotherien eine isolierte Gruppe bzw., zusammen mit den nahe verwandten Barytherien, sehr weite Verwandte der Sirenen, nicht der Proboscidier.

Summary:

The "elefant-like" *Deinotherium* with a long proboscis is a doubtful proboscidian taxon. New reconstructions try to show the anatomical specialities of Deinotheres in comparisons to *Rhinoceros*, *Tapirus*, *Baluchitherium*, Sirenia, Pyrotheria, Barytheria, etc. The systematic position should be revised or changed. Phylogenetically, the Deinotheres, perhaps together with the Barytheria (?) seem to be large relatives to the Sirenia, by no means of the proboscidians. A proboscis was surely missing, the angled mandible and other significant data allow to separate the Deinotheres from the Proboscidia. Our proposal is, to understand the Deinotheres as a single group of the Tethytheria, standing very close to the Sirenia, from which they have probably separated earlier than the Eocene.

Schlüsselwörter: *Deinotherium*, Proboscidea, Sirenia, Tethytheria, Osteologie, Zahnbau, Neogen, Phylogenie

Key words: *Deinotherium*, proboscideans, Sirenia, Tethytheria, osteology, teeth, Neogene, phylogeny

Adressen der Autoren:

Dr. Hans-Joachim GREGOR, Naturmuseum, Im Thäle 3, D-86152 Augsburg,

E-Mail: H.-J.Gregor@t-online.de;

Dipl.-Ing. Reinhard KUHN, Xaver-Bayer-Str. 4, D-89312 Günzburg;

Priv.-Doz. Dr. Diethard H. STORCH, Landesamt für Geologie, Rohstoffe und Bergbau Baden-Württemberg, D-Albertstr. 5, D-79104 Freiburg i. Br., E-Mail: storch@lgrb.uni-freiburg.de

Alle Autoren sind Mitglieder der Paläobotanisch-biostratigraphischen Arbeitsgruppe PBA in Günzburg und Augsburg.

Inhalt	Seite
1 Einleitung	3
2 Bisherige Daten	3
2.1 Überblick	3
2.2 Befunde bei ausgewählten Autoren	4
2.2.1 ABEL (1922)	4
2.2.2 GRÄF (1954, 1957)	5
2.2.3 GRÄF (1956)	5
2.2.4 MÜLLER (1970, 1989)	5
2.2.5 THENIUS (1989)	5
2.2.6 CARROLL (1993)	5
2.2.7 STARCK (1995)	5
2.2.8 HEIZMANN et al. (1996)	6
2.3 Berühmte Skelette und Skelett-Teile	6
3 Morphologisch-anatomische Besonderheiten	7
3.1 Schädel	7
3.1.1 Allgemeine Vergleiche	7
3.1.2 Nasenöffnung	7
3.1.3 Schädelhaltung	8
3.1.4 Unterkiefer und Wehren	9
3.1.5 Backenzähne	11
3.2 Postcraniales Skelett	13
3.2.1 Halswirbel	13
3.2.2 Allgemeiner Körperbau	14
3.2.3 Extremitätenverhältnisse	14
4 Auswertung	14
4.1 Nahrungsverwertung	14
4.1.1 Allgemeine Notizen	14
4.1.2 Weideverhalten	16
4.2 Stratigraphisches und geographisches Vorkommen	17
4.3 Allgemeine Morphologie	18
4.4 Überlegungen zur Statik	18
4.5 Rekonstruktionen	18
4.6 Ökologisch-paläobotanische Überlegungen	21
4.7 Phylogenetische Überlegungen	22
Danksagung	27
Literatur	27
Nachtrag	31
Abbildungen und Tafeln	32

1 Einleitung

Das in Tertiär-Schichten, vor allem in Süddeutschland, bekannte „Wappentier“, das „Bayerische Schreckenstier“ *Deinotherium bavaricum*, gilt, zusammen mit weiteren Arten der Gattung, als Verwandter der Rüsseltiere, der Elefanten, bzw. als ein ausgestorbener Vorläufer einer Seitenlinie davon.

Die bisherigen Rekonstruktionen besaßen immer einen relativ langen Rüssel, wie er eben für Elefanten üblich ist (Abb. 1–3), in neuerer Zeit aber auch verkürzte Rüssel (HEIZMANN et al. 1996). In der letzten Zeit tauchten bei den Autoren Zweifel an der Art dieses Rüssels auf, gestützt z. B. durch die eigentümliche, für Elefantenvorläufer untypische Zahnausbildung mit Querjochen, die Kopfhaltung und die statischen Eigenheiten des Skeletts.

Bedingt durch das Ausstellungskonzept im Naturmuseum Augsburg, die Molasse betreffend, wurden einige Rekonstruktionen an Tieren und Pflanzen vorgenommen. Unter diesen gehörte das *Deinotherium* zu den problematischen Arten, da zwar der Körperbau klar war, der Schädel bzw. Kopf und die Rüsselhaltung nicht. Rekonstruktionen liegen schon lange vor, so z. B. von AUGUSTA & BURIAN (1960: Taf. 47), in denen das *Deinotherium* einen langen Rüssel hat (Abb. 1b, Taf. 5, Fig. 2). Gleiches gilt für die Abbildungen in GRZIMEK (1979b: 481). Auch museale Rekonstruktionen, wie zum Beispiel in dem Museum für Naturkunde Karlsruhe, zeigen deutlich einen Rüssel, die Rekonstruktion im Naturmuseum Augsburg ist dementsprechend gestaltet, da damals noch keine anderen Vorschläge vorlagen – was hiermit nachgeholt werden soll.

Wir stellen hier einige Ergänzungen und Daten sowie Ideen zum Habitat und zur Umwelt des Tieres zusammen und legen schließlich eine neue Rekonstruktion bzw. mehrere Modelle dazu vor.

Die Idee für die Arbeit beruht auf dem Gedankengut, das der Erstautor von seinem verehrten Lehrer Prof. Dr. R. DEHM gelernt hat: kritisch zu sehen, logisch zu denken und vorsichtig zu interpretieren, wobei keineswegs immer von einer eindeutigen Beweisführung ausgegangen werden kann.

Selbst wenn HEIZMANN et al. (1996: 21) sagen, daß, nach einer von „allen kompetenten Bearbeitern erzielten Übereinstimmung, das *Deinotherium* ein Rüsseltier sei“, wird von den Autoren, die natürlich keinesfalls als kompetent bezüglich *Deinotherium* anzusehen sind, die These vertreten, daß das *Deinotherium* kein Rüsseltier, also kein Proboscidiier im engen Sinne sei. Die besseren Argumente mögen zählen.

2 Bisherige Daten

2.1 Überblick

Schon früher haben Autoren morphologisch-systematische Fragen zu diesem Tier gestellt und auch „kurze Rüssel“ erwähnt, z. B. OSBORN (1936: Fig. 66), ohne aber näher darauf einzugehen oder sogar mit dem Vermerk "probably erroneous", vgl. Abb. 7c. Im Folgenden sollen die wichtigsten Befürworter des Rüssels beim *Deinotherium* zu Worte kommen (Kap. 2.2.1 bis 2.2.8).

HEIZMANN et al. (1996: 21) gehen kurz auf die Geschichte von *Deinotherium* ein und zitieren die Vorstellungen KAUPS, der das *Deinotherium* erst als „Zwischending zwischen Tapir und Nilpferd“ und dann wegen des Zahnbaus (ganz richtig !) als Verwandten der Rundschwanzkühe identifizieren wollte. Das gleiche glaubte DE BLAINVILLE – leider ging die Idee der Verwandtschaft von *Deinotherium* mit den Sirenen unter und wurde 1840 von der Theorie der Zugehörigkeit dieses Tieres zu den Proboscidiern abgelöst.

Daß das *Deinotherium* seit mehr als 150 Jahren in der Literatur Probleme bereitet, zeigen die systematischen Zuordnungen verschiedener Autoren, vgl. die gute Zusammenfassung in HEIZMANN et al. (1996: 21/22):

CUVIER: gigantischer Tapir

KAUP: Zwischending zwischen Tapir und *Hippopotamus*, Faultier, Seekuh

BUCKLAND: aquatischer Tapir

v. MAYER: Rhinocerotide

DE BLAINVILLE: Sirenia

KOCH-FALCONER-GERVAIS: Proboscidi
SOLARO: Beuteltier.

Ergänzend seien die wichtigsten Arten von *Deinotherium* mitgeteilt, wie sie heute wohl vertretbar sind:

Deinotherium bavaricum v. MEYER aus dem Untermiozän Mitteleuropas, Belutschistans und des tropischen Afrikas (inkl. *ProDeinotherium hungaricum*!)

Deinotherium cuvieri KAUP

Deinotherium levius (laevius) JOURDAN

Deinotherium giganteum KAUP

Deinotherium gigantissimum STEFANESCU.

Mit dieser Aufzählung soll keinesfalls zu differentialdiagnostischen Fragen und zur Artabgrenzung Stellung bezogen werden. Sie erfolgt lediglich aus pragmatischen Gründen, wegen gelegentlicher Literaturverweise.

Allgemeine und spezielle Notizen zur Anatomie und Morphologie von *Deinotherium* vergleiche man in PIVETEAU (1958: 247-251) und vor allem in OSBORN (1936: 81-117) unter "The Deinotheres (Deinotherioidea) of Western Eurasia and of Africa".

GRÄF (1957: 136-140, 140-145) hat das Gebiß von *Deinotherium* näher bearbeitet und schlägt (ibid.: 132) das „nomen conservandum“ *Dinothereum* anstelle des früheren *Deinotherium* vor. Dieser Idee wird hier nicht gefolgt, da die Gründe dafür – Gewöhnung an den Begriff *Dinothereum* – den Autoren nicht einsichtig genug sind.

Zur Phylogenie der Proboscidea seien vor allem THENIUS & HOFER (1960: 261) genannt; man vergleiche dort auch die hier besprochenen Gruppen der Pyrotherien, Barytherien, Astrapotherien u. a. Zu verschiedenen anderen Aspekten bezüglich *Deinotherium* sei auf SAHNI & TRIPATHI (1957), SICKENBERG (1971) und HARRIS (1976) verwiesen.

Zum Problem neuerer Bestimmungen möchten wir folgendes erwähnen: Nach neueren Angaben (u. a. von GÖHLICH) wird das *Deinotherium bavaricum* nun als *Prodeinotherium bavaricum* (v. MEYER 1931) [non ÉHIK, freundl. mündl. Mitt. GÖHLICH] bezeichnet, das spezielle Skelett von Langenau noch dazu als *Prodeinotherium cf. bavaricum*. Um im Text flüssiger schreiben zu können, meinen wir mit *Deinotherium* sowohl das kleine *Prodeinotherium* als auch das große echte *Deinotherium*, vgl. GÖHLICH (1999: 160, 166, Abb. 13-3, Tab. 13-1). Es werden hier keine taxonomisch-systematischen Untersuchungen über die beiden Gattungen vorgestellt, daher die Vereinfachung mit *Deinotherium*. Zusätzlich sei erwähnt, daß HEIZMANN et al. (1996: 19) für die Aufgliederung in zwei Genera „nur wenige differentialdiagnostische Merkmale finden“, das *Prodeinotherium* also durchaus *Deinotherium* bleiben könnte. [Ähnliches gilt für die Gattungsnamen *Trichechus* und *Manatus*, wo wir einheitlich den ersteren verwenden, und für *Mastodon*, den wir hier noch weiter benutzen, trotz des älteren Namens *Mammut*.]

2.2 Befunde bei ausgewählten Autoren

2.2.1 ABEL (1922)

ABEL (1922: 248, Fig. 82) weist deutlich darauf hin, daß das *Deinotherium bavaricum* von Franzensbad (Abb. 5a) zum größten Teil „rekonstruiert“ ist und das ungenau (Naturhist. Museum Wien). Interessant ist seine Bemerkung (ibid.: 91): „Wir wissen nicht, ob *Deinotherium* einen langen oder kurzen Rüssel besessen hat, aber das letztere scheint wahrscheinlich zu sein.“ Er erwähnt ferner, daß die Nahrungsweise ähnlich wie beim Tapir gewesen sein soll. Interessanterweise hat auch ABEL (1925) das *Deinotherium* als „Seekuh“ gezeichnet (HEIZMANN et al. 1996: 22).

2.2.2 GRÄF (1954, 1957)

Diese Autorin publizierte folgendes:

Evolutionäre Entwicklung (von kleinen älteren bis zu größeren jüngeren Typen):

Deinotherium gigantissimum (noch im Mittelplozän Rumäniens und im oberen Unterpliozän Serbiens nachgewiesen)

D. giganteum (Obermiozän)

D. levius (Mittelmiozän)

D. bavaricum (Unter- bis Mittelmiozän)

„Die aktive Kaubewegung war orthal, verbunden mit passivem geringem Vor-, Rück- und Seitwärtsgleiten der Zähne, was durch den Kaudruck und die Zahnmorphologie verursacht wurde“.

2.2.3 GRÄF (1956)

Sie schreibt über die Kaubewegung von *Deinotherium*: „... trotz morphologischer Ähnlichkeiten der Prämolaren und der Molaren [liegen] einige Unterschiede gegenüber dem Tapir vor.“

– Zahnformel *Tapirus* $\frac{3 \ 1 \ 4 \ (4 \text{ o. } 3) \ 3}{3 \ 1 \ 4 \ (3 \text{ o. } 3) \ 3}$

– Zahnformel *Deinotherium* $\frac{0 \ 0 \ 2 \ 3}{1 \ 0 \ 2 \ 3}$

– Gegenüber dem Tapir besitzt *D.* lediglich bei den Prämolaren Längsjoche.

– Die oberen und unteren M1 sind beim *Deinotherium*. dreijochig, beim Tapir zweijochig.

– Die unteren Schneidezähne von *Deinotherium* stecken in der abwärts gekrümmten Unterkiefersymphyse und sind ebenfalls nach unten und hinten gebogen [Incisivi oder Canini?, selbst das ist ungeklärt!].

2.2.4 MÜLLER (1970, 1989)

In seinem Lehrbuch der Paläozoologie findet man zu *Deinotherium* folgendes:

Schädel niedrig, Schwerpunkt ziemlich weit hinten, Nasenöffnungen ungewöhnlich groß, was auf einen mächtigen Rüssel schließen läßt. Hinterhauptswand sehr schräg nach vorn geneigt, auffallend hoch, Hinterrand der Orbitae über den hinteren Prämolaren, Praemaxillaria gerade, nach vorn gerichtet. Molaren ähneln riesigen Tapirzähnen; die Zähne waren alle gleichzeitig in Funktion, Zahl der Querjoche 2 bzw. beim M 1 (oberer u. unterer) 3, bei dem oberen Molaren nach hinten etwas konkav, bei den unteren leicht konvex gebogen, Extremitäten hoch, säulenförmig. – In der 2. Auflage verwendet MÜLLER den Namen *Dinotherium*.

2.2.5 THENIUS (1989)

THENIUS hat mehrfach in Publikationen auf die Zähne der isoliert dastehenden Deinotherien hingewiesen und hat „riesigen Tapirzähnen vergleichbar“ geschrieben (THENIUS & HOFER 1960: 261). Hier sei noch eine sehr interessante Bemerkung von THENIUS (1989: 427) zu der Seekuh *Prorastomus sirenoides* (Mitteloazän, Jamaica) zitiert: „die vierwurzeligen M sup. sind bilophodont und erinnern ... eher an kleine *Deinotherium*-Zähne als an Sirenenmolaren“. Leider hat THENIUS diesen Gedankengang nicht weiter verfolgt, denn diese Bemerkung hat sich wohl als richtig herausgestellt und ist gerade ein deutlicher Hinweis auf die Phylogenie der Deinotherien.

2.2.6 CARROLL (1993)

Hier ist die Beobachtung wichtig, daß die Schädelform sich von den übrigen Proboscidiern durch das ventral verlängerte Occipitale unterscheidet (ibid.: 540).

2.2.7 STARCK (1995)

Der Autor beschreibt die flachschädeligen, bilophodonten Deinotherien mit weit orbitalwärts

liegender Nasenöffnung und erwähnt „wahrscheinlich war ein Rüssel ausgebildet“. Er betrachtet (ibid.: 895) die Deinotherien als früh abgespaltene Seitenlinie der Proboscider.

2.2.8 HEIZMANN et al. (1996)

HEIZMANN et al. (1996: 17) haben in einem Bändchen über fossile Großsäugetiere die „Hauerelefanten“ besprochen und sie eindeutig zu den Proboscidea gestellt, ebenso wie RÖSSNER & HEISSIG (1999) bzw. GÖHLICH (1999) vor kurzem, wenn auch die Verwandtschaft zu den Proboscidiern als „sehr entfernt“ bezeichnet wird.

Warum HEIZMANN et al. (1996: 22) meinen, daß *Deinotherium* „auf jeden Fall ein Rüsseltier“ gewesen sei, bleibt uns unklar, denn die Nasenöffnungen und die anderen anatomischen Gegebenheiten beweisen dies ganz und gar nicht. Diese ihre Meinung soll hier nachfolgend in Frage gestellt werden. Dabei wollen wir unseren Kollegen, mit denen wir oft und heftig diskutiert haben, keineswegs irgendwie zu nahe treten, sondern auf ein Problem aufmerksam machen, das unserer Meinung nach offensichtlich ist.

Ganz deutlich haben HEIZMANN et al. (1996: 22) auf ein anatomisches Problem hingewiesen: die Mundöffnung des Tieres betreffend. Im Gegensatz zur Meinung dieser Autoren läßt eine Rekonstruktion ohne Rüssel durchaus die Schließung der Lücke zwischen Vorbackenzähnen und Stoßzähnen (und damit eine Verhinderung des Freiliegens der Mundschleimhaut, siehe obige Autoren) zu.

Allerdings kann die Rekonstruktion des *Deinotheriums* vom Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart (HEIZMANN et al. 1996: Farbbild 1) nach unserer Meinung so nicht stimmen – was HEIZMANN et al. (1996: 22) bereits erkannt, aber nicht umgesetzt haben –, denn der Lippenschluß wäre so nicht bzw. kaum möglich. Dieses Problem ließe sich durch andere Vorderschnauze und Lippenregion wie bei Sirenen leicht beheben. Andererseits ist die Rekonstruktion durchaus als gelungen zu betrachten, was den stark verkürzten Rüssel angeht – aber es ist bei den Stuttgarter Kollegen eben immer noch ein Proboscis-Tier (ibid.: Farbbild 1).

2.3 Berühmte Skelette und Skelett-Teile

Es gibt in europäischen Sammlungen einige bemerkenswerte Skelette von Deinotherien, die kurz dargestellt werden sollen, da wir darauf immer wieder Bezug nehmen werden.

Das Franzensbader *Deinotherium bavaricum* (Abb. 5a) ist im Naturhistorischen Museum in Wien – aus diversen, auch fremden Einzelteilen – montiert. Daß es z. T. wohl falsch aufgestellt wurde und zu kompaktiert erscheint, rührt von der früheren Sichtweise her. Das 1884 im Unter-Miozän von Oberndorf bei Franzensbad gefundene Fossil war das erste vollständige Skelett eines Exemplars dieser Gattung, s. FEJFAR & STEININGER (1999).

Das Eppelsheimer Exemplar, ein *Deinotherium giganteum* (der Genotypus!), bestand aus einem Oberschädel und einem Unterkiefer, die beide getrennt aufbewahrt werden (in London und Darmstadt, Abb. 6).

Das Langenauer Skelett von *Deinotherium bavaricum* (Abb. 4a, Taf. 1, Fig. 1, Taf. 2, Taf. 3, Fig. 1), das beim Autobahnbau der Strecke Ulm–Heidenheim gefunden wurde, steht voll präpariert im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart und dürfte das besterhaltene Exemplar sein (Abb. 4a). Gerade hier zeigt sich nach besserer Kenntnis des Tieres seine Grazilität und Mobilität, die auch bei der Aufstellung voll zum Vorschein kommt. Im Gegensatz dazu steht z. B. das Skelett von *Mammuthus primigenius* von Ahlen/Westfalen (Abb. 4b) mit starker Elefantenähnlichkeit und starrer Ausführung (Halswirbelsäule usw.). Auch das *Gomphotherium*-Skelett von Sansan (Abb. 5b) ist zwar falsch gezeichnet (zu großer Kopf), gibt aber einen anderen Eindruck als das Skelett von *Deinotherium bavaricum* (Abb. 4a).

3 Morphologisch-anatomische Besonderheiten

3.1 Schädel

3.1.1 Allgemeine Vergleiche

Der Schädel fällt durch eine ganze Reihe von Besonderheiten auf, so durch die Haltung am Körper (Abb. 4a), durch die Nasenöffnung, den großen Nasenvorsprung, das jochzähne Gebiß und vor allem die nach unten hinten gekrümmten Wehren bzw. Hauer (der Begriff „Stoßzähne“ scheint hier unangebracht, weil damit nicht nach außen gestoßen werden kann!) – man vergleiche dazu die Abb. 6a, b, im Vergleich dazu den Schädel von einem *Gomphotherium* (Abb. 6c).

Das Cranium von Seekühen (Abb. 10e, 28c, d) hat einige interessante Aspekte im Vergleich zu *Deinotherium* aufzuweisen, so speziell eine weit vorausladende Oberkieferspitze mit hochliegender Nasenöffnung, z. B. bei dem rezenten Manati (= *Trichechus*) (Abb. 26c) oder bei *Felsinotherium* (noch mit Schneidezähnen, Abb. 10e). Gerade bei dem Manati zeigt sich auch ein deutlich breiter Unterkieferast und eine lange Jochbeinregion; Augenhöhle und Schädelform sind verblüffend ähnlich zu *Deinotherium* (Abb. 26a, c).

Bei *Desmostylus* (Abb. 10b) fällt ebenfalls die *Deinotherium* ähnliche Morphologie des Unterkiefers auf. Extrem erscheint die „kleine“ Aufhängung des Unterkiefers am Condylus mit starkem Processus coronoideus und rechtem Winkel zwischen Ramus mandibulae und Corpus mandibulae, was auf teilweise Vertikalbewegung der Kiefer, aber fast fehlende seitliche Bewegung hinweist.

Die Unterschiede im Schädel von *Elephas* und *Deinotherium* werden hier kurz herausgearbeitet (Abb. 13 a–g, Tab. 1):

Tab. 1: Vergleich *Deinotherium*/*Elephas* an Schädelmerkmalen, s. Abb. 13

Taxon	Schädelwölbung	Occipitalcondylen	Nasenlage
<i>Deinotherium</i>	flach, 13b, d, e	hochliegend, 13b, d, e	maxillenwärts verschoben, 13g
<i>Elephas</i>	hoch, 13a, c	tiefliegend, 13a, c	stirnwärts verschoben, 13f

3.1.2 Nasenöffnung

Bei den Elefanten liegt die Nasenöffnung vorn unter der Stirn, mit Öffnungsrand an vertikaler Linie liegend (Abb. 11c, d), während beim *Deinotherium* die Nasenöffnung nach oben fast horizontal abschließt (Abb. 6a1, 6b2, 11e). Wenn man nun einen Rüssel rekonstruieren wollte, müßte er ebenfalls waagrecht abgehen, was „gewichtstechnisch-statisch“ erhebliche Schwierigkeiten bereitet. Ein kleines Rüsselchen wäre natürlich zu vertreten (Abb. 7c, 29a), vor allem eventuell ein breiter, gut beweglicher Nasengreifer; dies könnte die breiten Leisten direkt um die horizontale Nasenöffnung herum erklären, vgl. Taf. 6, Fig. 3, 4.

Einige Bilder sollen die Möglichkeit einer anderen und befriedigenden Lösung aufzeigen. Eine große Nasenöffnung und einen schönen „aufgeblasenen“ Kurzrüssel hat das *Astrapotherium* (Abb. 38b) aus dem Oligo-Miozän Südamerikas, ein gutes „Rekonstruktions-Modell“ für unser *Deinotherium*. Eine große Nasenöffnung, aber nicht so riesig wie bei *Deinotherium*, findet sich z. B. ferner bei *Taxodon*, einem argentinischen pleistozänen Vertreter einer anderen systematischen Gruppe.

Brachycrus (Abb. 38c, d) aus dem Obermiozän hat einen Nasenhöcker mit Rüsselchen in der Rekonstruktion, nur einen anderen Zahnbau. Relativ große Nasenöffnungen finden wir beim Tapir mit einem kleinen Rüsselchen, wobei die Nasenöffnung am Schädel extrem lange Nasalia aufweist (Abb. 11b, Gegensatz zu *Deinotherium*). Auch *Protapirus* (Abb. 11a) hat bereits eine verlängerte Nase, aber in der Rekonstruktion eindeutig noch keinen Rüssel irgendwelcher Art. *Phiomia*, der

„Promastodont“, hat ebenfalls eine große Nasenöffnung, aber weit vorspringende Stoßzähne im Oberkiefer (Abb. 19a), ebenso *Palaeomastodon* (Abb. 24b, c). *Deinotherium* hat im Gegensatz zu allen echten Rüsselträgern eine sehr weite Nasenöffnung mit kaum angedeuteten Muskelansätzen (Abb. 6a3, b1). Ein bewegliches Rüsselchen ist somit kaum zu erwarten.

Spezielle weit offene Nasenöffnungen gibt es ferner bei australischen fossilen Säugetieren, z. B. bei *Diprotodon*, *Euryzygoma* u. a. Eine große Nasenöffnung sowie einen rekonstruierbaren Rüssel finden wir bei den Pyrotherien (Abb. 38e, f), einer Ungulaten-Gruppe. Deren Zahnbau ist ebenfalls *Deinotherium*-ähnlich.

Die äußere fleischige Nasenregion von Seekühen kann übrigens sehr seltsam aussehen und sogenannte „Gesichter“ bilden (Abb. 27a-f), was vielleicht auch für *Deinotherium* bei der Nasenrekonstruktion in Betracht zu ziehen ist (Abb. 27g).

Wenn man diese „Gesichter“, sprich „Nasenanatomie“, der Seekühe studiert, fällt es nicht schwer, *Deinotherium* mit einem ähnlichen Gesicht, also einer speziellen Nasenregion, zu versehen und die Mundpartie mit der langen Symphysenregion im Unterkiefer in eine Gesamtrekonstruktion mit einzubeziehen (Rekonstruktion z. B. Abb. 28a, b).

Zur Frage des Rüssels bzw. des Rüsselchens noch einige anatomische Feststellungen: Hat der *Protapirus* (Abb. 11a) noch keinen „Rüssel“, rutschen die Nasalia beim Tapir als „Stütze“ nach oben (Abb. 11b) und geben eine große Nasenöffnung frei, die den Rüssel belegt. Ähnliches gilt für *Astrapotherium* und *Brachycrus* (Abb. 38a-d), zwei mit Rüsselchen ausgestatteten Vertretern einer anderen Gruppe.

Beim *Deinotherium* fehlt ein Nasale-Fortsatz (Abb. 6b2), was wieder auf besondere „Nüstern“ hinweisen würde. Die Nasenöffnungen der Seekühe zeigen einen deutlichen „Ringwall“, sind groß und von robusten Knochen umgeben (Abb. 10e, 26c, d). Ein Nasale bzw. ein dornförmiger Fortsatz wie bei Elefanten oder ein dreieckiges Schild wie bei Tapiren fehlt praktisch.

Eine riesige längliche Öffnung hat *Trichechus senegalensis*, eine kleinere *T. inunguis* oder *T. manatus*. Die Maxillen sind nur relativ kurz ausgezogen. *Hydrodamalis gigas* (Abb. 9a) hat eine rundliche Öffnung mit lang ausgezogenen Maxillenteilen.

Die seltsam weite Nasenregion (Abb. 6a3, b1) hat vielleicht auch große Nüstern zur Folge gehabt und vielleicht sogar ein Organ ähnlich der Klappmütze (*Cystophora cristata*), das sich bei Erregung aufblasen konnte (der Phantasie sind hier ja keine Grenzen gesetzt). Ein Besuch in der Zoologischen Staatssammlung in München ergab jedoch, daß *Cystophora* einen Ringwall aus Knochen um die Nasenregion besitzt, der keine Ähnlichkeit mit der Schnauze der Deinotherien hat. Allerdings konnte zusätzlich ein Schädel von *Alces alces* untersucht werden. Bekanntlich hat der Elch eine sehr aufgetriebene und breite Nüsternregion, was sich durch die weit zurückliegenden Nasalia und die weit vorgezogenen Maxillen manifestiert – hier eventuell eine Anregung zur Überlegung, ob die Schnauze von *Deinotherium* ähnlich breit, aufgeblasen und gerundet wie beim Elch war.

Zuletzt sei noch ein Vergleich mit den Walen – rein funktionsmorphologisch – vorgebracht (THENIUS & HOFER 1960: Abb. 37a-e). Bei ihnen sind große und weit hintangesetzte Nasenöffnungen zu bemerken, die keinen Rüssel bedingen, wohl aber z. T. eine besonders dicklich ausgebildete Schnauzen- bzw. Nüsternregion, partiell sogar mit nach oben „sehenden“ Nasenlöchern. Auch solches wäre unseres Erachtens für die Deinotherien einmal zu überlegen bzw. in Rekonstruktionsmöglichkeiten mit einzubeziehen.

3.1.3 Schädelhaltung

Der Schädel von *Deinotherium* hat einen völlig anderen Ansatz am Körper (Abb. 4a) als der von Elefanten, Gomphotherien oder Mastodonten (Abb. 4b, 5b). Im Gegensatz zu letzteren steht der

Schädel horizontal in der Kieferlinie (Corpus mandibulae), die Wehren senkrecht nach unten, und das bedingt ja völlig andere Muskelansätze, als es beim senkrecht hängenden Rüssel der Fall ist.

Untypisch für Elefanten ist die obere Linie im Umriss beim Schädel von *Deinotherium* mit einem deutlichen kleinen Schädelknick über der Jochregion (Abb. 6); dies ist bei *Mastodon* und *Rhinoceros* bzw. *Baluchitherium* anders (senkrechte Hinterhauptsregion und gerade Schädellinie), nur bei den Sirenia ist es z. T. *Deinotherium*-ähnlich. Die Elefantenschädel sind in der Gesamtform von vorn und hinten „gequetscht“ (Abb. 10d), während der Schädel von *Deinotherium* ausgesprochen „elongiert“ erscheint (Abb. 7b). Auch *Palaeoparadoxia* und *Desmostylus*, zwei früher als „Sirenia“ angesehene Desmostyliier, haben im Schädelbau Ähnlichkeit mit Deinotherien (Abb. 10a, b). Die Schädelhaltung (Abb. 24a) ist bei *Deinotherium* waagrecht vom Hals weg (elongiert), ebenso wie bei Baluchitherien und nicht wie bei Elefanten angesetzt verkürzt oder halb geneigt, wie beim *Mastodon*.

Bei den Seekühen gibt es zwar ziemliche Unterschiede, was Schädeldecke und Hinterhaupt angeht (Abb. 26c, d), gemeinsam ist allen aber ein niedrig liegendes Dach mit fast senkrecht liegendem Occipitale, nur einem kleinen apikalen Randwulst und insgesamt eckig abgeknickter Linie Parietale–Occipitale. Dies entspricht sehr gut dem von *Deinotherium*, aber überhaupt nicht dem des anatomischen Verhaltens der Hinterhauptsregion bei den Elefanten, vgl. PILLERI (1987, 1988) und PILLERI et al. (1989).

3.1.4 Unterkiefer und Wehren

Eine ausführliche Beschreibung des Unterkiefers und des Zahnbaus findet man bei THENIUS (1989: 421), der auf das große Diastema zwischen Hauern und Backenzähnen hinweist. Die senkrecht nach unten stehenden Wehren stecken im geknickten Vorderteil des Unterkiefers. Im Gegensatz zu allen anderen Proboscidiern liegen hier keinerlei Oberkieferstoßzähne vor, und auch die waagrecht stehenden Unterkieferzähne bei *Gomphotherium*, *Platybelodon* usw. können zum Vergleich nicht herangezogen werden, da keine umfassende Knickung des Unterkiefers vorliegt (Abb. 12b–f).

Bei *Moeritherium*, genau wie bei den Baluchitherien, sind große, fast horizontale Schneidezähne ausgebildet, die als Grundmodell für *Deinotherium* gelten könnten.

Bei den Mastodonten sind untere, meist gerade laufende Stoßzähne sehr häufig anzutreffen, so bei *Phiomia*, *Gomphotherium*, *Platylophodon*, *Amebelodon* usw. (Abb. 12). Bei einer Art, *Primelephas gomphotherioides*, liegt dagegen (Abb. 12b) eindeutig ein leicht geknickter Unterkiefer vor, mit Stoßzähnen, die im kleinen Winkel nach unten weisen, aber auch im Oberkiefer gibt es mächtige Stoßzähne. Das *Stegotetrabelodon orbus* (MAGLIO 1973: Pl. II, Fig. 2) zeigt ebenfalls diese leichte Knickung, ebenso *St. libycus* (Abb. 12e), zwei *Rhynchotherium*-Arten (Abb. 12d) und *Mastodon* (*Bunolophodon*) *dinotherioides* (Abb. 12f).

Wie muß man sich nun die Abknickung der unteren Wehren vorstellen, wie waren die Vorfahren beschaffen? ABEL (1922: 92) hat den Vorfahren von *Deinotherium* als dem *Mastodon* (*Bun.*) *dinotherioides* (Abb. 12f) aus dem Pliozän von Kansas (USA) ähnlich angesehen, dies auf Grund der Abknickung des Unterkiefers mit den Stoßzähnen darin, *M. (B.) d.* ist aber zu jung! Ähnliches gilt für *Primelephas gomphotherioides* (Abb. 12b). Bei *Mastodon americanus* stecken zwei kleine Stoßzähne noch horizontal im Unterkiefer, eine Umbiegung erscheint also im Laufe der Zeit prinzipiell möglich (ibid.: 185), aber wenig wahrscheinlich, auf jeden Fall eine solche rechtwinklige wie bei *Deinotherium*. Im Prinzip bleiben die Wehren der Mastodonten nämlich gerade und zeigen keine Umbiegung (Abb. 6c).

Interessanterweise bleibt der Knickwinkel bei *Trichechus*, dem Manati, bei ca. 25° und geht nur bei *Dugong* bis 60–70°, welches letzteres für unser *Deinotherium* von Interesse ist (50–70°, Abb. 26a, c, d). Allerdings müßte man hier neue Kriterien für gute Meßpunkte finden – insofern sind diese Daten als vorläufig zu betrachten.

Es gibt nun einige Großsäuger, bei denen die Unterkieferknickung obligatorisch ist: Das sind die Seekühe (Sirenia). Hier sind zwar nicht immer „Stoßzähne“ vorhanden, aber wenigstens Ansätze dazu sind z. T. zu sehen (Taf. 3, Fig. 2). Schon bei *Protosiren* ist diese Knickung angelegt und bei *Dugong* durch einen (zahntragenden) verlängerten Teil des Oberschädels ergänzt (Abb. 26d). Die Nasenöffnung liegt auch hier weit oben, ebenso bei *Felsinotherium* aus dem Pliozän des Appennins (Abb. 10e). Der Backenzahnbau eines Teils der Sirenia (Dugongidae) ist natürlich von dem bei *Deinotherium* völlig verschieden (Abb. 16–18), aber die morphologische Knickung des Unterkiefers ist eben erwähnenswert.

Der Vollständigkeit halber sei noch erwähnt: Große Wehren haben die Schweine (*Babyrousa*, *Phacochoerus*), allerdings im Unterkiefer meist aufrecht gerichtet, während sie bei *Listriodon* langsam fast horizontal ausgebildet sind. Eine Abknickung nach unten wäre denkbar und somit eine morphologische „Potenz“ der Schweinegruppe im Vergleich mit Deinotherien, dies aber keineswegs hier bedenkenswert.

Auch *Hippopotamus* hat zwei riesige Incisiven, die zwar leicht nach oben sehen (Abb. 26g), sich wohl aber ebenso nach unten hätten umbilden können – jedenfalls bei theoretischen Vorläufern (nur der Zahnbau ist völlig verschieden von dem bei *Deinotherium*).

Schließlich ist noch eine Form zu nennen, die ebenfalls untere „Stoßzähne“ hat, aber waagrecht. Das größte Landsäugetier, das je gelebt hat, das *Baluchitherium* (*Indricotherium*) aus Asien hat im Vergleich zu *Deinotherium* zwar andere Backenzähne, aber durch die Anlage von unteren Wehren bei diesen „Nashornverwandten“ zeigt sich ebenfalls schön die Problematik der Zugehörigkeiten. Auch *Behemotops* aus dem Oligozän von Oregon hat mächtige Caninen, die allerdings waagrecht stehen, aber Zahnbau, Unterkieferform und Rami lassen gewisse Ähnlichkeiten zu *Deinotherium* erahnen (wobei im Moment unklar ist, welche Zähne für die beiden Hauer bei letzterem eigentlich in Frage kommen).

Können nun an der Vorderseite abgeschliffene *Deinotherium*-Hauer als Abnutzungsspuren beim Rindenschälen gedeutet werden (sensu HEISSIG) (vielleicht durch horizontales Wetzen?). Der „Stoßzahn“ aus der ehemaligen TRAUTWEIN-Sammlung (jetzt Coll. Flavio, Italien) ist abgeplattet (Taf. 4, Fig. 2–4) und wohl nicht abgewetzt. Möglicherweise liegt ein pathologischer oder traumatischer Grund vor (Zahnanomalie). Schräg laufende Benutzungsspuren nennt bereits STROMER (1938: 25) an den hinteren Unterenden der Stoßzähne von *Deinotherium* aus dem Flinz vom Roggenstein bei Fürstenfeldbruck, ohne auf die Frage der genauen Verwendung einzugehen.

Eine Gruppe von Säugetieren muß hier im Zusammenhang noch erwähnt werden, die Walrosse (Odobenidae), die riesige Stoßzähne im Oberkiefer haben. Ihre unregelmäßig wachsenden Eckzähne sind wurzellos und entweder gerade oder leicht nach innen eingekrümmt. Man sollte auch hier die Abschleißspuren näher untersuchen. Die Walrosse leben nämlich von Mollusken, die sie mit diesen Zähnen von Untergrund abschaben.

Die Wehren, ein altes Problem der „Funktionsweise“ dieser Organe, könnten ähnlich den riesigen Oberkieferhauern bei Walrossen eben zum Ausgraben bzw. Lösen von Weichtieren dienlich gewesen sein – was natürlich im Hinblick auf terrestrisch-fluviatiles Vorkommen von Deinotherien nicht so ganz paßt.

Hochinteressant ist im Vergleich zum *Deinotherium* die Symphysenregion bei der Stellerschen Seekuh mit einer ca. 1/3 der Kieferlänge messenden Länge der Symphyse, die relativ glatt und in einem Winkel von ca. 45° gebogen erscheint (Abb. 31b). Die Nahtlinien sind überall deutlich zu sehen.

Die Unterkiefer-Symphysen bei Arten von *Trichechus* sind rauh ausgebildet (Abb. 31a), relativ kurz und zahnlos. Beim *Dugong* ist die Symphyse breiter, deutlicher und durch die Knickung bedingt

mächtiger. Die Ähnlichkeit mit der von *Deinotherium* (Abb. 31c) ist natürlich nur bedingt und durch lange evolutionäre Zeiträume verwischt – aber dennoch ansehenswert. Kein Proboscider hat eine solche Symphysenregion.

Abschließend noch ein Wort zu den unteren Incisiven: Es ist ja die Frage, welche Schneidezähne hier betroffen sind, die I1, I2 oder I3. Beim *Deinotherium* ist bekanntlich nicht klar, welche Schneidezähne eigentlich in die Hauer umgebildet wurden. Da bei vielen Kiefern diverser Taxa die Oberkieferincisiven gespreizt werden und die unteren eng stehen (z. B. bei *Hippopotamus* und *Barytherium*, vgl. Abb. 10c), ist beim *Deinotherium* also zu vermuten, daß es sich bei den Stoßzähnen im Unterkiefer um die I1 handelt.

Ein „Problemikum!“ scheint das Exemplar eines *Dugong* im Národní muzeum in Prag zu sein – hier zeigt sich deutlich ein nach unten stehender Zahn (Incisivus) am rechten Unterkiefer (Taf. 3, Fig. 2), ein Überbleibsel wohl der normalerweise fehlenden Vorderbezahnung bei Sirenen oder aber ein Relikt aus alter Zeit? Leider war im Röntgen-Atlas von KAISER (1974) keinerlei ähnliche Erscheinung zu finden. Kollege DOMNING bestätigte allerdings, daß diese Anomalie wohl einmalig sei, da beim Vorliegen von unteren Incisiven bei rezenten und fossilen Sirenen diese immer aufwärts und vorwärts stehen oder die Oberfläche des Knochens nicht durchstoßen.

Daß sich die Knickung des Unterkiefers im Laufe der Zeit verändert hat, belegen die fossilen Funde von *D. cuvieri* bis *D. gigantissimum* (Abb. 7a1–3). Die Mandibeln erscheinen im Laufe der Evolution eine „Verdünnung“ des horizontalen Mandibelkörpers und eine „Verrundung“ der proximalen Hauerregion mitgemacht zu haben, vgl. Taf. 5, Fig. 1, und Taf. 6, Fig. 2. Man müßte nun auch mal das *D. bavaricum* mit einbauen und die Vorfahren des *D. cuvieri* berechnen, indem die Hauerregion verkürzt wird – einige Aspekte für Paläozoologen für die Zukunft. Ebenso wäre die frontocaudale Verbreiterung des Unterkiefergelenkastes zu untersuchen, da diese ähnlich wie bei Sirenen zu sein scheint (Abb. 26c, d, 39c) und nicht wie bei Elefanten (Abb. 10d) oder Mastodonten (Abb. 24b, c, g, h).

3.1.5 Backenzähne

Werfen wir einen Blick auf Zähne, Zahnbau und Zahnformel, so bemerken wir interessante Unterschiede bei den verschiedenen Genera (Tab. 2). Am besten passen im Vergleich noch die Gebisse der Seekühe, speziell von *Trichechus* und *Dugong*. Die Mastodonten zeichnen sich alle durch obere Stoßzähne und klar reduzierte Molarenanzahl aus, was beim Elefanten dann in die horizontal angelegten „Schiebezähne“ übergeht. Der Tapir hat zwar morphologisch ähnliche Zähne, aber insgesamt paßt die ganze Anlage nicht.

Des weiteren lassen sich die Zahntypen der verschiedenen Taxa folgendermaßen wiedergeben (s. Tab. 3). Es fällt auf, daß nur die Sirenia mit den Deinotherien vergleichbare Zähne haben, also vor allem die brachy- und oligolophodonten Typen.

Das *Deinotherium* fällt von der Entwicklung her aus der bunodonten und zygodonten Linie der Mastodonten heraus, und es besteht somit unseres Erachtens kein Grund, die Proboscidea als Verwandte von *Deinotherium* weiter zu bemühen.

Die zweijochigen hinteren Backenzähne von *Deinotherium* haben auch Ähnlichkeit mit denen von *Lophiodon*, einem Vertreter der Fauna aus Spaltenfüllungen der Alb. THENIUS & HOFER (1960: 203) stellen die Lophiodontiden andererseits zu den Mesaxonia und den „Vor-Tapiren“, und somit scheiden die Formen dieser Gruppe für einen Vergleich mit *Deinotherium* wohl aus.

Im Gegensatz zum Reibegebiß der Elefanten (Abb. 14a) und Mastodonten (Abb. 14b, d) hat *Deinotherium* ein „Knackgebiß“ (Abb. 14c, e), d. h., die Zahnjoche knacken die Äste, Blätter, Rinde usw. in der Mitte durch. Eine seitliche Kaubewegung ist auf Grund der fehlenden Schrammen auf

Tab. 2: Zahnformeln diverser Taxa im Vergleich mit *Deinotherium*

Taxon	Zahnformel
<i>Deinotherium</i>	$\frac{0\ 0\ 2\ 3}{?1\ ?0\ 2\ 3}$
<i>Elephas-Loxodonta</i>	$\frac{1\ 0\ 0\ 2-6}{0\ 0\ 0\ 2-6}$
<i>Mastodon</i>	$\frac{1\ 0\ 2\ 1}{1\ 0\ 2\ 1}$
<i>Palaeomastodon</i>	$\frac{1\ 0\ 3\ 3}{1\ 0\ 2\ 3}$
<i>Moeritherium</i>	$\frac{3\ 1\ 3\ 3}{2\ 0\ 3\ 3}$
<i>Trichechus</i>	$\frac{0\ 0\ 0\ (5-6)}{0\ 0\ 0\ (5-6)}$
<i>Dugong</i>	$\frac{2\ 0\ 0\ (2-3)}{0\ 0\ 0\ (2-3)}$
<i>Sirenia</i>	$\frac{3\ 1\ 4(5)\ 3}{3\ 1\ 4(5)\ 3}$
<i>Tapirus</i>	$\frac{3\ 1\ 4\ (4\ o.\ 3)\ 3}{3\ 1\ 4\ (3\ o.\ 3)\ 3}$

den schrägen Kauflächen der *Deinotherium*-Backenzähne nicht zu vermuten – was wieder auf Verschlingen der Nahrung im relativ unzerkauften Zustand hindeutet. Die z. T. recht ähnlichen Zähne vom Manati (Taf. 5, Fig. 3) werden bei den Seekühen allerdings für harte Seegrasnahrung verwendet.

Tab. 3: Gebißtypen diverser Taxa im Vergleich mit *Deinotherium*

Backenzähne Taxa	bunodont	zygodont	brachyodont	bilophodont	oligolophodont	Lamellen hochkronig
<i>Elephas</i>						+++++++
<i>Mastodon</i>	+++++++	+++++++				
<i>Moeritherium</i>	+++++++					
<i>Deinotherium</i>			+++++++	+++++++	+++++++	
<i>Sirenia</i>	(++++++)		+++++++		+++++++	

Es gibt nun eine Reihe von Großsäugern mit Backenzähnen ähnlich denen von *Deinotherium* mit zwei Jochen (bilophodont), nämlich die Pyrotheria aus dem Tertiär Südamerikas (Abb. 8-4) und ebenso die Barytherien (Abb. 14F, G). Auch sie wurden z. T. als Proboscider geführt, bis PATTERSON (1977) sie mit Notoungulaten in Beziehung setzte, vgl. alles in THENIUS (1989: 312).

Ein Vergleich der Backenzähne von *Deinotherium*, *Protosiren*, *Trichechus* und *Halitherium* zeigt deutlich die Ähnlichkeit der ersteren drei Typen, wobei der beigelegte Mastodontenmolar das Gegenteil ahnen läßt (Abb. 16, 17). Im Gebißvergleich sind *Numidotherium* und *Protosiren* mit dem von *Deinotherium* ähnlicher als die von *Behemotops*, *Trichechus* oder *Halitherium* (Abb. 15, 16).

Tapire haben schon komplizierter gebaute Zähne. Der Zahnbau des Tapirs ist zwar nicht eindeutig bilophodont, aber bunolophodont, und seine Nahrung dürfte mit Zweigen, Blättern, Rinden und Früchten ähnlich wie bei *Deinotherium* gewesen sein.

Auch Beuteltiere wie *Euryzygoma* sind bilophodont, und das verwandte *Diprotodon* hat sogar Stoßzähne im Unterkiefer. Teilweise bilophodont sind ferner die Backenzähne von *Listriodon*, einem Allesfresser aus dem Miozän von Wien und der Molasse, wie dies bei allen Schweineverwandten zu vermuten ist.

Die Prämolaren sind bei den Deinotherien nicht bilophodont, sondern oligolophodont (Abb. 15c, d).

Wirft man einen Blick auf die Bezahnung von *Moeritherium* (Abb. 17b, Eozän, Fayum), dem Elefantenvorläufer, sieht man deutlich mehrhöckrige Backenzähne, aber keine Joche. Dieser Bau ist also untypisch für Deinotherien, aber typisch für Mastodonten usw. (Abb. 14b).

Obwohl Seekühe seltsame stiftförmige Kegelzähne haben, sind bei *Protosiren* noch bunolophodont aussehende Molaren zu finden (Abb. 17f, 18a, e).

THENIUS geht in GRZIMEK (1979c: 18) auf die Lophiodontiden des europäischen Alttertiärs ein, die gemeinsame Stammform von Tapir und Nashornverwandten (inkl. Helaetidae, *Heptodon* in N-Amerika). Diese fossile Gruppe fällt also aus der Stammlinie zu *Deinotherium* völlig heraus, auch wenn gewisse Ähnlichkeiten im Zahnbau nicht zu übersehen sind.

Der Zahnwechsel von *Deinotherium* ist unähnlich dem der Elefanten (von hinten nach vorne), nämlich von unten nach oben, wie es ebenso Mastodonten, Tapire, Nashörner usw. haben – auch wenn eine Anlage zum horizontalen Zahnwechsel nicht zu übersehen ist (Abb. 25c).

Wenn HEIZMANN et al. (1996: 17) den horizontalen Zahnwechsel der Elefanten und den sich andeutenden horizontalen bei *Deinotherium* ansprechen – und daraus verwandtschaftliche Rückschlüsse ziehen –, so ist das nur bedingt richtig. Denn auch bei Sirenen kommt es zu einer Verlagerung des vertikalen in Richtung horizontalen Zahnwechsels (ROTHAUSEN 1994: 105), was die Verwandtschaft der Proboscider und Sirenen und damit natürlich auch der Deinotherien (mit Sirenen) durchaus unterstreicht. Daß dies gerade bei den Trichechiden und ihrer plesiomorph oligolophodonten Backenzahnausbildung der Fall ist, könnte also die nahe Verwandtschaft mit den Deinotherien gut stützen, vgl. Taf. 5, Fig. 3.

Wirft man einen Blick auf die Oberkieferreihen diverser Taxa, immer im selben Schnitt, so lassen sich einige Merkmale herausfiltern:

- *Deinotherium* mit lang ausgezogenen geteilten Maxillen und gebogenen Zahnreihen; Jochbogenansätze mittig (Abb. 8a).
- *Elephas* mit kurzen, praktisch geschlossenen Maxillen und geraden, leicht nach vorne konvergierenden Zahnreihen; Jochbogenansätze proximal versetzt (Abb. 8b, c).
- *Pyrotherium* mit „kurzen“, geschlossenen Maxillen und dicht stehenden, geraden, nach vorn leicht konvergierenden Zahnreihen; Jochbogenansätze mittig (Abb. 8d).

3.2 Postcraniales Skelett

3.2.1 Halswirbel

Vergleicht man die Halswirbel von Elefant, *Mastodon* und *Deinotherium* (Abb. 4, 5), fällt auf, daß Elefanten eine verkürzte und z. T. verkümmerte Ausbildung mit „kompaktierten“ Wirbelkörpern (Abb. 4b) zeigen. Die Halswirbel von *Deinotherium* sind viel kompakter als die verkleinerten und verkümmerten der Elefanten und zeigen somit eine andere Beweglichkeit (Abb. 4a). Das *Mastodon* hat ähnlich *Deinotherium* eine lange und normale Halswirbelsäule mit normal breiten Wirbelkörpern. Die Sirenen dagegen haben sechs Halswirbel, somit sind also zwei zu einem verschmolzen (Abb. 9a, b). Daß gerade bei der Stellerschen Seekuh auch sieben Halswirbel vorkommen (HEPTNER & NAUMOV 1974: 24), zeigt wiederum die „Abstammung“ dieser Tiere von ganz normalen Vorfahren.

3.2.2 Allgemeiner Körperbau

Das postcraniale Skelett des *Deinotheriums* von Franzensbad (Abb. 5a) ist zwar, wie schon erwähnt, z. T. falsch rekonstruiert, aber im Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart befindet sich ein neu montiertes Skelett, bei dem man die gesamte Statik gut studieren kann (Abb. 4a).

Der allgemeine Bau von *Deinotherium* ist elefantenähnlich (Abb. 4a), hat aber einen kleineren Brustraum, was durch die Rippenanordnung schön gezeigt wird. Der Hals ist länger ausgebildet als beim Elefant, beweglicher, und die Beine sind länger bzw. haben andere Proportionen. Auch die Stellung des Mittelfußes zeigt eine leichtere Mobilität als beim Sohlengänger „Elefant“. Brustkorb, Becken und Proportionen sind beim *Deinotherium* anders als beim Elefanten, auch die Beine stehen anders bzw. haben andere Indizes, siehe Kap. 3.2.3 (Abb. 20). Der relativ lange Hals und der niedrige Schädel (siehe hierzu das Stuttgarter Skelett bzw. die Skelettmontage des Langenauer Exemplars!) sowie der „grazile“ hochbeinige Skelettbau lassen ein gedrungenes Aussehen – wie bei den Proboscidiern – ziemlich unwahrscheinlich werden.

3.2.3 Extremitätenverhältnisse

Wenn man die Extremitäten von Elefanten und Deinotherien vergleicht und vor allem deren Länge in Indizes setzt, sieht man folgende Verhältnisse (Tab. 4): Verbindet man die proximalen Punkte der Oberarme und Oberschenkel sowie die distalen Punkte der genannten, so ergeben sich zwei Linien, die einen bestimmten Winkel ergeben. Je nach Verschiedenheit des Körperbaues, z. B. der Fußhöhen usw., lassen sich diese Winkel vergleichen: Sie liegen bei Elefanten und Mastodonten bei etwa 5–10° (Abb. 20a–e) und beim *Deinotherium* etwa bei 15–20° (Abb. 20f–h). Dies ist jedoch nur mit Vorbehalt berechnet und sollte sauber überprüft werden, bei neueren und besseren Rekonstruktionen. Fehler können nämlich bei falscher Fußstellung auftreten (vgl. Abb. 20f, g).

Weiterhin werfen wir einen Blick auf die absoluten Beinlängen und deren Indizes und vergleichen miteinander – die Daten sprechen eine deutliche Sprache: Das *Deinotherium* ist besonders im vorderen Bereich zum Elefanten sehr unterschiedlich (vgl. Tab. 4). Damit ist das „Beinverhalten“ der schwerfälligen Elefanten und der leichtfüßigen Deinotherien gut belegt bzw. unterschieden.

Tab. 4: Beinlängen diverser Taxa im Vergleich mit den Indizes

Meßwerte Taxa	Vordere Ober- Extremität	Vordere Unter- Extremität	Hintere Ober- Extremität	Hintere Unter- Extremität	Vorder- bein- Index	Hintere- bein-Index
<i>Baluchitherium</i>	2,5- 2,2	2,0- 2,7	3,4- 3,3	1,9- 1,2	0,8 0,8	0,56 0,66
<i>Deinotherium</i>	2,9	3,6	4,5	2,7	0,8	0,6
<i>Elephas</i>	3,2	3,1	4,7	2,8	1,0	0,6
	L1	L2	L3	L4	Index 1	Index 2

4 Auswertung

4.1 Nahrungsverwertung

4.1.1 Allgemeine Notizen

Im folgenden sollen kurz die einzelnen Ergebnisse interpretiert werden, um die Stellung von *Deinotherium* bei den Proboscidiern, den Rüsselvergleich betreffend, zu klären.

Wie schon beim Zahnbau erwähnt, dürfte *Deinotherium* Zweige und eventuell Rinde geknackt haben, was natürlich auch ein spezielles Verdauungssystem bedingt. Wie bei Känguruhs, die vom Zahnbau her ähnliche Jochzähne haben, ist bei *Deinotherium* eine spezielle Magen- und Darmflora

und -fauna zu vermuten und eventuell sogar ein gewisses Wiederkäuen, wie es bei Känguruhs beobachtet wurde (GRZIMEK 1979a: 140).

Wenn die Marken an den Wehren von *Deinotherium* (Taf. 4, Fig. 2–4) wirklich für das Abfetzen der Rinde an alten Baumstämmen gedient haben sollten (freundl. mündl. Mitt. K. HEISSIG), würde dieses Rindenknacken gut zum oben Erwähnten passen.

Elefanten dagegen sind pflanzliche Allesfresser, die Gräser, Bambus, Wurzeln, Rinde, Holz, Früchte und vor allem Blätter (GRZIMEK 1979b: 491) bevorzugen – bis zu einigen hundert kg pro Tag! Schliefer hingegen, mit den Rüsseltieren verwandt, haben ein Darmsystem mit Blindsäcken, die Zellulose verarbeiten – speziell in Trockenzeiten fressen die Tiere Baumrinde (vgl. GRZIMEK 1979b: 517, 523) – , also eine mögliche „ökologische“ Verwandtschaft.

Die Nahrung des Tapirs (vgl. GRZIMEK 1979c: 17–30) besteht meist aus Blättern, frischen Trieben und kleinen Zweigen, ferner aus Früchten, Gras, Sumpf-/Wasserpflanzen und Knospen, wobei verschiedenste Biotope durch spezielle Arten besiedelt sind (Flachland, Gebirge, Urwald). Auch Rinde wird nicht verschmäht (ibid.: 33).

Noch ein Wort zum Freßverhalten. Hier sollten vielleicht zusätzliche Vergleiche mit anderen Tiergruppen erfolgen, aber nach eigener Anschauung besteht ein Unterschied im Freßverhalten z. B. zwischen Rind und Tapir. Rinder umfassen gern mit ihrer langen Zunge einen Zweig und streifen dann die Blätter beim Zurückziehen derselben in das Maul hinein ab – Rinder haben keine Incisiven im Oberkiefer und drücken vielmehr mit ihrer harten Knochenleiste die Blätter vom Zweig mit ab. Tapire ziehen (Zoo München!) Zweige gern horizontal (90°) zur Bißebene verschoben durch die Zahnreihen, und sie haben Incisiven im Oberkiefer, da sie auch zusätzlich abbeißen.

Gerade im Hinblick auf die harte Knochenleiste könnte man für *Deinotherium* eine Rekonstruktion in dieser Richtung vorlegen (Abb. 29f), die solches berücksichtigt. Speziell der Blick auf die Maxillenregion läßt solches vermuten (Abb. 8a).

Deinotherium hat nun keine oberen Incisiven, und wir vermuten, daß eine lange Zunge (hypothetisch!) beim Abreißen der Blätter behilflich war und daß dabei der kurze, tapirhafte Rüssel bzw. eine kräftige Oberlippe geholfen hat.

Die Deinotherien waren im Gegensatz zu den als "grinding browsers" zu bezeichnenden Moeritherien und Mastodonten "shearing browsers", erwähnt THENIUS (1989: 422), was also die ersteren als „Mahlende“ und letztere als „Zerteilende“ klassifiziert.

Bei den Mastodonten spricht auch KLÄHN (1922: 117–122) deutlich von zwei Typen, die die Nahrung „zerkauen und zerreiben“. Es sind also kauende und mahlende Vorgänge, im Gegensatz zur orthalen und damit eingeschränkten Kaubewegung bei Deinotherien (vgl. GRÄF 1956: 89, 90), die wohl weiche Nahrung bevorzugt haben. In diesem Zusammenhang bleiben Fragen offen, die die Rekonstruktion der Kaumuskeln betrifft, z. B. den Musculus temporalis oder den Masseter, die sich wohl von denen der Elefanten oder Mastodonten unterschieden.

Zahnbau, Abnutzungsspuren, Kaumuskulatur und Kiefergelenkung sowie die anderen obigen Punkte lassen also den Schluß zu, daß die aktive Kaubewegung von *Deinotherium* durchaus orthal war, mit geringem Vor- oder Rück- und Seitwärtsgleiten der Unterkieferzähne beim Schließen des Mauls. Die Kieferbewegung diente lediglich dazu, die Nahrung zu zerquetschen, wie dies auch beim Tapir heute geschieht. Folglich hat sich *Deinotherium*, das wohl wasserreiche und sumpfige Gegenden bevorzugte, von **relativ weichen** Pflanzen und Pflanzenteilen ernährt! Was hier die oft gehörte Meinung: „das läßt vermuten, daß Gramineen als Nahrungsquelle erst im jüngeren Miozän eine größere Rolle gespielt haben“, bedeuten soll, ist unklar, da weder Gramineen vorhanden waren (wohl Cyperaceen) noch das Gebiß im Plio/Pleistozän Änderungen (höchstens ansatzweise) aufgewiesen hat (Gramineen sind nur als Pollenkörner, nicht als Makroreste im Neogen vorhanden).

Nach GRÄF (1957) hatte das Backengebiß zwei verschiedene Funktionen: „die vorderen Zähne (P) als quetschender, die hinteren (M) als schneidender Apparat“.

Trifft es zu, daß *Deinotherium* wasserreiche und sumpfige Gegenden bevorzugte bzw. dort lebte? Wenn ja, würde dieses die „hohen“ Extremitäten sowie den leichteren Körperbau erklären; möglicherweise könnte dieses auch auf eine fünfzehige Fußausbildung bei der „Lebend-rekonstruktion“ (kein „Sohlengänger“ wie der Elefant) schließen lassen!

Dies steht etwas im Widerspruch zu den Vorkommen von Deinotherien in den Serien der Oberen Süßwassermolasse und des Mainzer Beckens, wobei als Lebensstandorte immer Auwaldbereiche, Flußufer und niedrigliegende Gebiete angenommen werden können – wenn man nicht ein Verhalten wie bei rezenten Tapiren annimmt, die ja von den Bergen bzw. Anhöhen ganze Straßen zu den Auen bzw. Flüssen anlegen, also wandern.

Ein Problem bleibt bei der Nahrungszerkleinerung das jochige Gebiß vom Manati (Abb. 17d), der Seekuh, das eigentlich auf härtere Nahrung als Seegräser schließen läßt; man muß aber Kieselsäuregehalte von Sumpf- oder Wasserpflanzen in die Rechnung mit einbeziehen. Dugongs ernähren sich von vier Arten von Seegräsern der Gattung *Cymodocea*, inklusive der Wurzeln, die oft im sandigen, lehmigen Boden verankert sind (vgl. GRZIMEK 1979b: 530).

Übertragen auf das *Deinotherium*, ergibt sich hier also noch ein kleiner Unsicherheitsfaktor. Möglicherweise fraß *Deinotherium* auch Wasserpflanzen, Sauergräser usw., welche nicht unbedingt „geknickt“ werden mußten, wie Zweige z. B.

4.1.2 Weideverhalten

Zum Weideverhalten sei kurz erwähnt, daß sich die Frage der Funktion des Vordergebisses stellt. Bei Rindern, Giraffen usw. sind Zähne im Unterkiefer, keine im Oberkiefer. Dies ermöglicht ein Fassen von Zweigen und Blättern mit der langen Zunge und ein „Abstreifen“ der Blätter vom Zweig. Tapire dagegen, wie schon erwähnt, nehmen gerne einen Zweig quer ins Maul und ziehen ihn durch das Gebiß, was ebenfalls zu einem „Abstreifen“ der Blätter führt.

Nun hat *Deinotherium* einen zahnlosen Vorderoberkiefer, der sich kaum zum „Abstreifen“ eignen würde, da der Gegenpol im Unterkiefer fehlt; bei Vorliegen einer dicklichen, aufgeplusterten Nasen- und Lippenregion, wie es auch bei Seekühen der Fall ist, könnte es aber durchaus sein, daß hier wieder ein „Rupfen“ von Pflanzenteilen ins Spiel kommt (Abb. 29c–f). Dies müßte aber gestützt sein durch eine deutliche Korrelation der Unterkieferlippe, wie sie bei Seekühen der Fall ist, wobei ein „Vorstehen“ der Unterlippe dementsprechend auf die Oberlippe einwirkt (Abb. 29d). Wirft man einen Blick auf die Symphysenregion des Unterkiefers bei *Deinotherium*, fallen einem zwei deutliche stumpfe Längsleisten parallel der Rinne auf, die möglicherweise spezielle Muskelansätze für die Lippe sein könnten (Abb. 31c). Möglicherweise waren die Lippen auch verhornt, wie dies bei Flußpferden heute der Fall ist.

Wenn man den Zahnbau bei Deinotherien, Manatis und Tapiren mit doch relativ ähnlichen Backenzähnen ansieht, fragt man sich als Paläobotaniker unwillkürlich, was diese Tiere fressen bzw. wie ähnlich ihr Kauverhalten ist. Nun schreiben HEIZMANN et al. (1996: 17), daß auf Grund der niedrigkronigen, mit zwei oder drei Querjochen ausgestatteten Zähne der Deinotherien diese sich „hauptsächlich von weichen Pflanzenteilen, also in erster Linie von Blättern“ ernährten. Diese Bemerkung soll im Folgenden kurz in Zweifel gezogen werden.

Seekühe weiden gerne „hartes“ Seegras. Tapire ziehen ganze Zweige quer durchs Maul und knacken diese, wobei natürlich die Blätter abgestreift werden. Zweige sind wohl nicht als „weich“ im eigentlichen Sinne aufzufassen, wenn auch hier natürlich ein gewisser Spielraum bleibt. Die Querjoch der Deinotherienzähne wurden leider wohl noch nicht auf irgendwelche Kauspuren untersucht, würden aber unseres Erachtens nach deutliche Kratzer von härterer Nahrung aufweisen

– ganz zu schweigen von möglichen Gravuren von Oxalaten oder Kieselsäureresten (Opalphytolithe). Hier sollte man auch mit Seekühen und Tapiren vergleichen – doch das wäre Sache der Paläozoologen.

THENIUS (1989: 422) hat die Deinotherien als "shearing browsers" bezeichnet – im Gegensatz zu den "grinding browsers", den Mastodonten. Die Deinotherien haben wohl mit den Hauern die Nahrung beschafft.

Weitere interessante Überlegungen zur "shearing phase" und der "shearing ability" vergleiche man bei MAGLIO (1973: 93), wobei der aus dem Weideverhalten sich ergebende Index folgendermaßen berechnet wird:

$$\frac{2LF^3 \times 2LF_3 \times W}{1000}$$

Wir haben einige dieser Werte aus OSBORN (1936: 93) entnommen und mit *Deinotherium* verglichen (Tab. 5):

Tab. 5: Einige Shearing-Indizes bei Proboscidiern und dem *Deinotherium*

Taxon	Shearing-Index
<i>Stegotetrabelodon orbus</i>	3,18
<i>Loxodonta africana</i>	5,19
<i>Elephas maximus</i>	14,9
<i>Mammuthus primigenius</i>	26,81
<i>Deinotherium</i>	etwa 0,5

Wieder ist kaum ein Vergleich möglich, was die „Nichtelefantidität“ von *Deinotherium* unterstreicht.

Ein Wort noch zur "principal feeding zone", bei der im Vergleich von ursprünglichen Proboscidiern bis zum afrikanischen Elefanten eine Veränderung der Zone im Hinblick auf die Höhe sichtbar wird (Abb. 19). Übertragen auf das *Deinotherium* zeigt sich eine extrem höhere Linie (Abb. 19a) im Gegensatz zu Elefant oder Mastodont (Abb. 19d, f), d. h., das Areal der Freßzone ist vom Grund aus nach oben verlängert und verschmälert, anders als bei den übrigen Proboscidiern.

Wie schwierig eine Rekonstruktion der Freßweise sein kann, zeigt die Nahrung des Zwergflußpferds und des „Nilpferds“. Ersteres frißt Wasserpflanzen, Buschlaub, kurzes Gras, letzteres (fast) nur Gras (in Uganda!), sonst Wasserpflanzen und Schilf (GRZIMEK 1979c: 110, 115).

4.2 Stratigraphisches und geographisches Vorkommen

In der Molasse Süddeutschlands erscheint *Deinotherium* mit *D. bavaricum* vor etwa 18 Mill. J. (Phytozone OSM-1) und reicht bis ins Obermiozän/Unterpliozän hinein (Phytozone OSM-5), vgl. zu beiden Zonen GREGOR (1982, 1989). Später fehlen Ablagerungen aus dieser Zeit hier bei uns in der Molasse. Im rheinischen Revier findet man im Mio-Pliozän-Übergangsbereich das größere *D. giganteum* bis ins Pliozän, das dann im Oberpliozän ausstirbt, während in Afrika eine noch größere Form bis ins Pleistozän weiterlebt. Vor- oder Nachfahren von *Deinotherium* sind nicht bekannt.

Paläobiogeographisch wäre noch kurz anzufügen, daß die Deinotherien nur im Miozän und Pliozän Eurasiens anzutreffen sind, Amerika „wird nicht erreicht“ (STARCK 1995: 895). Gerade in der miozänen Molasse Süddeutschlands, im Pliozän Rheinhessens und in Asien finden wir diese Formen, in Afrika bis zuletzt im frühen Pleistozän. Die Verbreitung und die Reliktformen von

Deinotherien (Abb. 21b) zeigen ein völlig anderes Bild als das der Mastodonten, vgl. Abb. 21a. OSBORN (1936: 114, 115, Fig. 56) hat eine geographische Verbreitungskarte von *Deinotherium* vorgelegt, die 26 Fundorte umfaßt und von Mitteleuropa (Franzensbad, Eppelsheim, Süddeutsche Molasse) über Rumänien bis Rußland und zum Ural reicht (vgl. aber Kritik bei STROMER 1938) und von Indien bis zur Olduvai-Region. Heute könnte man Ungarn und Thailand noch mit hinzufügen; ein grobes Raster des Vorkommens zeigt Abb. 21b mit dem Reliktareal E-Afrika.

Zur Frage der nördlichen Verbreitung sei auf das fragliche Vorkommen von *Deinotherium* im Ural verwiesen, dessen Fund aber von STROMER (1938: 24) als Mastodont interpretiert wird. Bemerkungen zur räumlichen und zeitlichen Verbreitung der Gattung *Deinotherium* findet man ibid.: 22. Über das spezielle Vorkommen von Deinotherien in Europas Neogen bzw. im S- und SE-asiatischen Neogen findet man mehr bei THENIUS (1959: 58-106 und 131-145), aber auch bei FORSTER COOPER (1922), COLBERT (1938), v. KOENIGSWALD (1959), BERGOUNIOUX & CROUZEL (1962), DEHM (1963), COPPENS et al. (1978) und GÖHLICH (1998).

4.3 Allgemeine Morphologie

Insgesamt läßt sich nun die Frage stellen, inwieweit *Deinotherium* zu den Proboscidiern gehört oder in deren Vorfahrenreihe zu stellen ist. Das *Prodeinotherium* ist nach Meinung diverser Kollegen auch nur ein gewöhnliches *Deinotherium* und kein Vorfahre desselben. Wir stellen folgende „morphologische“ Ähnlichkeiten fest (Tab. 6):

Tab. 6: Morphologische Ähnlichkeiten von *Deinotherium* mit anderen Taxa

<i>Deinotherium</i>	Ähnlichkeit mit anderen Großsäugern bzw. Gruppen
Unterkieferkrümmung bzw. -knickung	Sirenia
Unterkieferwehren (p. p.)	<i>Baluchitherium</i> , <i>Mastodon</i> , Sirenia
Jochzähne	Tapir, Sirenia
Nasenöffnung	(Tapir), Sirenia
Postcranialer Skelettbau, Wirbel	(Elefant), <i>Mastodon</i> , <i>Baluchitherium</i>
Bein-Indizes	nicht wie bei Elefanten, isoliert
Langer Jochbogen und rechter Winkel Corpus ramus-mandibulae	<i>Desmostylus</i> , <i>Palaeoparadoxia</i> , (Sirenia)
Gesamtgröße	Elefant, <i>Mastodon</i> , Stellersche Seekuh

Es zeigt sich sehr deutlich, daß Elefanten (und auch Mastodonten) im Vergleich mit *Deinotherium* praktisch wegfallen, die Seekühe sensu lato aber als Gruppe sehr interessante Ausbildungen haben, die mit denen von *Deinotherium* zu vergleichen sind.

Zur Größe sei noch erwähnt, daß sowohl die Seekuh *Dusisiren* im Miozän als auch die rezent ausgestorbene *Hydrodamalis* 4 m Körperlänge erreicht haben (Abb. 9a, b), letztere sogar bis 7 m (HEPTNER & NAUMOV 1974: 31), was konform mit der Elefantengröße von *Deinotherium* (Abb. 9c) gehen würde. Sonst sind die Seekühe meist etwas kleiner, nämlich so um die 2 m lang.

4.4 Überlegungen zur Statik

Nachfolgende Überlegungen basieren auf der modernen und somit zeitgemäßen Skelettreakonstruktion des Langenauer *Deinotheriums* im Stuttgarter Museum für Naturkunde. Das leicht gebaute Skelett ist keineswegs so „plump“ wie das des Elefanten und zeugt von einer anderen Mobilität (Abb. 22). Wie bereits vorher erwähnt, liegt bei *Deinotherium* auch eine völlig andere Ansetzung des Schädels am Halsabschnitt der Wirbelsäule – gegenüber den echten Proboscidiern – vor. Dieses

bewirkt, daß der Schädel einschließlich der Mandibeln vermutlich nur leicht gegen die Horizontale geneigt getragen wurde.

Versucht man, sehr vereinfacht, das innere Kräftespiel des Tieres nachzuempfinden, so kann Nachfolgendes festgestellt werden (Abb. 22, 23) [Zu erwähnen ist, daß es sich um rein statische und nicht um statisch-dynamische Überlegungen handelt. Diese sollten bei endgültiger Lösung der Problemstellung interdisziplinär mit Wirbeltierpaläontologen, Biologen und Biomechanikern erfolgen!].

Faßt man das Eigengewicht des Schädels mit einer fiktiv angenommenen Fleischhülle zu einer Resultierenden Q zusammen, so entsteht mit dem Hebelarm des Halses a bis zu den Vorderextremitäten das Moment Qxa . Dieses Moment kann in ein Kräftepaar (Zug- und Druckkraft) mit dem Hebelarm l zerlegt werden. Je nach Rekonstruktion und den schräg laufenden Kräften empfiehlt sich der Einsatz eines Kräftedreiecks! Die Zug- und Druckkräfte müssen vereinfacht von der Rücken- bzw. Halsmuskulatur aufgenommen und übertragen werden. Ermittelt man (ohne Berücksichtigung des Körpergewichts!) den Anteil der Kopflast auf die Vorder- bzw. Hinterextremitäten, so ergeben sich die Ansätze:

a) für die Vorderextremitäten:

$$P_I = Q + Qxa / l \quad (\text{Druck})$$

(l = Abstand zwischen den Vorder- und Hinterextremitäten)

b) für die Hinterextremitäten:

$$P_{II} = -Qxa / l \quad (\text{Zug}).$$

Das bedeutet, je größer das Eigengewicht des Kopfes (unter Voraussetzung der gleichen Parameter a und l) wird, um so mehr nimmt die Druckkraft der Vorderextremitäten bzw. die Abhebekraft (bei starrem System) der Hinterextremitäten proportional zu. Ein langer und somit schwerer Rüssel würde unter der vorgegebenen Kopfhaltung des Tieres (Langenauer Exemplar) zu weit höheren körperlichen Beanspruchungen führen. Diese würden mit hoher Wahrscheinlichkeit von der Natur negiert, da kein Vorteil des Tieres dadurch abgeleitet werden kann. Hierfür spricht auch das lange und vorstehende Nasale, das eher auf einen kurzen Rüssel oder eine verlängerte Oberlippe (ähnlich der des Breitmaulnashorns *Diceros bicornis*) schließen läßt. Zu vermerken ist, daß vorgenannte Überlegungen auch für die „echten“ Proboscidier gelten.

Hierbei werden jedoch die Beanspruchungen des Körpers, resultierend aus dem schwereren Schädel mit „großem Rüssel“ und den Stoßzähnen durch den kürzeren Hals ausgeglichen.

4.5 Rekonstruktionen

Auf ältere Darstellungen von *Deinotherium* wurde schon früher eingegangen, vgl. Kap. 2 u. Abb. 1 bis 3. Um nun zu einer möglichen neuartigen Rekonstruktion von *Deinotherium* zu kommen, möge hier folgendes zur „Proboscidierhaftigkeit“ von *Deinotherium* zusammenfassend erwähnt werden:

1. Vorläufer von *Deinotherium* unbekannt (non *Moeritherium* auf Grund des Zahnbaues!), evtl. *Minchenella* (Abb. 37a)
2. Erstes Auftreten in Süddeutschland in der Brackwassermolasse (Eggingen-Mittelhart, Langenau), letztes im Pleistozän Afrikas
3. Merkmale: Zahnwechsel normal vertikal, nicht wie bei den eigentlichen rezenten Proboscidea horizontal, aber doch schon angedeutet, wie auch bei Sirenen horizontal (Abb. 25a)
4. Körperbau elefantenhaft, aber grazil mit anderer Halshaltung
5. Schädel, Schädelhaltung und Stoßzähne nicht elefantenhaft, mehr seekuhartig bzw. -ähnlich.

Damit läßt sich möglicherweise eine neue „Rüsseltheorie“ für das *Deinotherium* begründen, die von einem kurzen Organ bzw. Nüstern ausgeht und eine bessere Rekonstruktion (speziell auch für Museen) erlaubt (Abb. 4, 5, 29, 30).

Die Kopfrekonstruktionen (Abb. 29, 30) ergeben nun folgende Möglichkeiten:

- a) Kopfform in Anlehnung an die der Elefanten, jedoch mit kürzerem bzw. sehr kurzem oder fehlendem Rüssel. Die Problematik dabei ist: Das weit vorstehende Nasenbein (Praemaxillaria) schafft bei der Rekonstruktion erhebliche Probleme und hätte die Rüsselbewegung stark eingeschränkt, zumal die Symphyse (Zungenführung – Rille im Unterkiefer) zumindest teilweise durch den Rüssel überdeckt werden muß (Abb. 29a).
- b) Kopfform in Anlehnung an die der Seekühe (Abb. 29d). Da der Schädel des *Dugong* (Abb. 28a) mit deutlichem Knick eine spezifische Vorderschnauze und Lippenregion bedingt, könnte diese Idee auch auf das *Deinotherium* übertragen werden, wobei die Knickung durch spezielle Lippenveränderung aufgefangen würde (Abb. 28b). Das Manati ist nur bedingt hier zu erwähnen, da die Knickung und andere morphologische Gegebenheiten weniger ausgeprägt sind (vgl. Taf. 5, Fig. 4).
- c) Warum eigentlich überhaupt ein Rüssel wie bei Elefanten oder Schnauze wie bei Seekühen, wenn anatomische und zahnmorphologische Aspekte dagegen sprechen? Warum nicht eine stark verlängerte Oberlippe (am Ende spitz zulaufend!) und Nasenausbildung wie bei den Ungulaten-Gruppen?, vgl. Abb. 29b-f.

Vier Schädelformen mögen ein klares Bild der Verhältnisse zeichnen (Abb. 39a-e): Die echten Elefantenvorläufer *Phiomia* und *Moeritherium* (Abb. 39a, b) sind eindeutig nahe verwandt, haben keinerlei Unterkieferknickung und weisen zu den Mastodonten hin. Die mit Unterkieferknickung versehenen Formen dagegen, eine Sirene (*Eotheroides*) und das *Deinotherium*, haben auch ein ähnliches Schädeldach (Abb. 39c, d), zeigen also gewisse Übereinstimmungen.

Ausbildung der Ohren (Abb. 29):

- a) Wenn Proboscidea-Form, dann Ohren ähnlich wie bei den Elefanten, jedoch klein, da die Elefanten, insbesondere die Afrikanischen Elefanten, die Ohren zur Wärmeabgabe nutzen. Nach Erkenntnissen über das neogene Klima und den vermuteten Habitus der Auwälder damals dürften nur kleine Ohren in Frage kommen (Abb. 29c, d), da genügend Schatten und Feuchte zur Verfügung standen.
- b) Sofern *D.* als Elefantenvorläufer in Frage gestellt würde, könnte man sich auch kurze, aufgestellte bzw. gering seitlich abgespreizte Ohren – wie z. B. bei den Perissodactyla – vorstellen (Abb. 29e).

Es gilt nun, einige neue Modelle zum Aussehen der Deinotherien zu diskutieren und das alte Modell mit langem Rüssel zu eliminieren, eventuell auch das mit kurzem (Abb. 29a):

- a) Nasenöffnungen frontal auf Nasenloch, aber ohne Schluß der Lippen!
- b) Nasenöffnungen am Ende eines kleinen Rüsselchens, aber ebenfalls ohne Lippenschluß.

Beide Modelle erklären nicht die kräftige Symphysenrinne in der Mandibel, vgl. Taf. 6, Fig. 1. Erst durch Lippenschluß und somit Rinnenverschluß gewinnt die Darstellung an Wahrhaftigkeit und läßt sich folgendermaßen zeigen:

- a) Nasenöffnung frontal mit kleiner Oberlippe, nach unten spitz verlaufend und zum Greifen geeignet (Abb. 29b)
- b) Nasenöffnung am Ende eines Rüsselchens am Unterkiefer entlang, eventuell mit Greiffinger (Abb. 29a)
- c) Nasenöffnung apikal auf Polster und nur zungenförmige Oberlippe, praktisch ohne Greiffunktion (Abb. 29c)
- d) Nasenöffnung gepolstert wie bei Sirenen, sehr variabel und muskelreich (Abb. 29d, 28b)
- e) Nasenöffnung als Nüstern riesig, ähnlich Kamel, Giraffe, mit Oberkiefer-Vorderleiste (Abb. 29e)
- f) Nasenöffnung auf stumpfer Schnauze mit dicker Unterlippe und Oberkiefer-Knochenleiste zum „Streifen“ geeignet (Abb. 29f)
- f) Nasenöffnung wie bei *Glyptodon* (Abb. 30a, b) mit stumpfer Nase

Ob der Rinnenverschluß eventuell auf bestimmte Verhaltensweisen im Wasser hindeutet, möge hier offenbleiben.

Zwei weitere Abbildungen zeigen neuere Rekonstruktionen von *Deinotherium*, im alten Sinne als Elefant (Abb. 41) und im neuen Sinne als Land-Seekuh-Verwandter (Abb. 42). Auch eine neue Rekonstruktion des Kopfes von *Deinotherium bavaricum*, mit rüsselloser Schnauze, wird vorgelegt (Abb. 43).

4.6 Ökologisch-paläobotanische Überlegungen

Wirft man einen Blick auf die Regionen, wo Deinotherien vorkommen, speziell in Bayern und Baden-Württemberg, sieht man sofort, daß dies ehemalige Tieflandsregionen mit dichten mesophytischen Wäldern sind, die alle durch reiche Funde von Blättern, Früchten, Samen, Pollenkörnern und Holz belegt sind.

Ab dem Untermiozän (Karpatum) sind Auwälder (Hartholz- und Weichholzaue), Niederungswälder sowie Lorbeer-, Nadel- und subtropische Regenwälder in ganz Europa belegt (GREGOR 1978, 1980, 1982, MAI 1995). Natürlich waren auch Sümpfe und Sumpfwälder, Oxbow lakes, Teiche, Alluvionen bei "braided river systems" und brackische Flächen ehemals mariner Küsten vorhanden. Wir haben also ein reiches Angebot an Pflanzen, und Pflanzenfresser wie Elefanten sind ja Feinschmecker, die ganze Bäume knicken, um einige saftige Blättchen zu genießen. Die Zusammensetzung der Vegetation in den Regionen in Deutschland, in denen Deinotherien gefunden wurden, ist in Tab. 7 aufgeführt.

Auffällig ist, daß der Sumpfwald bei den Biotopen praktisch kaum vertreten ist, was den Lebensraum von *Deinotherium* in den Auwald oder mesophytischen Bereich zu verweisen scheint. Sicherlich hat das Tier sich auch im Wasser vergnügt, wie viele Tiere (Elefanten usw.), aber wohl in fließenden Gewässern oder Seen und nicht in sumpfigen Gebieten. Ausnahmen sind das Langenauer *Deinotherium* und das *ProDeinotherium* (*Deinotherium*?) *hungaricum* von Kotyhaza und Kivald nahe Salgotarjan, wo die fossilführenden Kohleflöze *Calamus* (Rotangpalme) und *Cinnamomum* lieferten, beides zwar keine Sumpfwaldbewohner, aber sicher nahe vernäßer Stellen wachsend (OSBORN 1936: 116).

Vielleicht muß man noch ein Wort zum „Schwimmverhalten“ verlieren. Ebenso wie Flußpferde sehr bewegliche Dickhäuter sind und nicht schwimmen, sondern unter Wasser „gehen“, könnte man vielleicht für *Deinotherium* eine gewisse Anpassung an Wasser erwarten, mit einer morphologischen Ausbildung, die wie bei *Palaeomastodon* „mit niedrigem Schädel, stirnwärts verschobener Nasenöffnung und Verlagerung des Hinterhauptgelenks nach vorn unten auf einen kurzen Rüssel schließen läßt (Abb. 24c-e) und mit einem Schädel mit hochliegenden Nasen-, Augen- und Ohröffnungen in fast 1 Ebene“ auf eine bestimmte wasserliebende Lebensweise eben ähnlich des Flußpferds deutet (Abb. 26g), vgl. zu allem GRZIMEK (1979b: 481, 482).

Daß die Vegetation auf der verkarsteten Alb wesentlich lockerer war als im Voralpenland mit seinen ausgedehnten Auwäldern (HEIZMANN et al. 1996: 17) ist ganz einfach falsch. Alle Befunde im Steinheimer Becken, im Ries, aus den Spalten der Alb und aus Äquivalenten (Randecker Maar usw.) zeigen einen dichten mesophytischen Wald mit ähnlicher Zusammensetzung wie in den Molasseniederungen. Auch heute noch sind die Buchenwälder der Alb ausgesprochen dicht, sofern sie nicht seit dem Mittelalter in Trockenrasen und Wacholderweide umgewandelt wurden. Es gibt also im Moment keine logische Erklärung für das Fehlen von Deinotherien im Steinheimer Becken.

Tab. 7: Verteilung von Pflanzen- bzw. Vegetationseinheiten bei verschiedenen regionalen Deinotherien-Arten

1 – Obermiozän, Deinotherien-Sande, PZK (sensu WEBENAU) OSM-4/5; 2 – Obere Meeresmolasse, Brackwassermolasse, Ottmangium-Karpatium, PZK 1–2; 3 – Obere Süßwassermolasse, PZK 3a–5

Vegetation Fundgebiete	Mesophyti- scher Wald	Ried & Röhricht	Wasser- pflanzen	Sumpfwald	Auwald
Rheinhessen Sprendlingen MELLER 1989, WEBENAU 1995 (1)	<i>Sequoia</i> <i>Pinus</i> <i>Juglans</i> <i>Fagus</i> <i>Quercus</i> <i>Acer</i>	Cyperaceae	<i>Trapa</i>	<i>Taxodium</i>	<i>Platanus</i> <i>Salix</i> <i>Alnus</i> <i>Populus</i> <i>Gleditsia</i> <i>Ulmus</i> <i>Liquidambar</i> <i>Eucommia</i>
Baden-Württ. Langenau Eggingen GREGOR 1982, 1984 HEIZMANN 1984 (2)	<i>Magnolia</i> Palmae <i>Quercus</i> <i>Pinus</i>		<i>Potamogeton</i> <i>Ruppia</i> Nymphaea- ceae	<i>Myrica</i> Pterido- phyta	<i>Cinnamomum</i> <i>Laurus</i>
Bayern DEHM 1949, 1951, 1955 GREGOR 1982 WEBENAU 1995 (3)	<i>Carpinus</i> Lauraceae <i>Cornus</i> <i>Quercus</i>	Cyperaceae	<i>Potamogeton</i> <i>Trapa</i>	<i>Glyptostro- bus</i>	<i>Quercus</i> <i>Ulmus</i> <i>Eucommia</i> <i>Populus</i> <i>Salix</i> <i>Alnus</i> <i>Platanus</i> Leguminosae

4.7 Phylogenetische Überlegungen

Bisher wurde das *Deinotherium* folgendermaßen eingestuft:

Ordnung: Proboscidea ILLIGER, 1811
Unterordnung: Deinotherioidea OSBORN, 1921
Familie: Deinotheriidae BONAPARTE, 1850
Gattung: *Deinotherium* KAUP, 1829 vel *Dinotherium* KAUP, 1832
Prodeinotherium ÉHIK, 1931

THENIUS in GRZIMEK (1979b: 527) stellt bereits fest: „Wurzelnähe Beziehungen der Sirenen, Rüsseltiere und Schliefer“ (vgl. Abb. 35). Schon im Oligozän haben sich auch Gabelschwanz- und Rundschwanz-Sirenen getrennt – wann die Deinotherien von anderen Proboscidiern (Abb. 35)? CARROLL (1993: 539, 540) geht auf die kontroversen Meinungen diverser Autoren ein – u. a. MAGLIO (1973) und MAHBOUBI et al. (1984) – und postuliert eine Verwandtschaft mit den Barytherien aus dem Eozän Nordafrikas, vgl. auch STARCK (1995: 895). Seine Klassifikation der Ordnung der Proboscidea umfaßt nur noch die Gomphotheriidae und die Elephantidae sowie die Mammutidae und die Stegodontidae (CARROLL 1993: 537). Dieser Autor behandelt auch die Anthracobunidae mit Formen wie *Minchenella* als mögliche Vorfahren von Proboscidiern, die dann schon im Paläozän eine Abspaltung gezeigt hätten (Abb. 37a).

Da wir über die Vorformen der Deinotherien keinerlei Daten haben, außer der Notiz, daß sie im Untermiozän kleiner waren als im Obermiozän/Pliozän, können alle Überlegungen zum Thema nur theoretischen Ursprungs sein. Wir müssen wohl im Oligozän mit kleinzahnigen Formen rechnen, die im Eo-Oligozän möglicherweise Beziehungen zu den Vorformen von Rhinocerotiden, Proboscidiern und Sirenen haben. Eine frühe Abspaltung der Seitenlinie der Proboscidier verlangt auch STARCK (1995: Abb. 474) in seinem Stammbaum ganz richtig, s. Abb. 37b.

Prinzipiell wird eine Ableitung vom „Ur-Proboscidier“ *Moeritherium* (Abb. 32) in Frage gestellt und die *Deinotherium*-Linie wie die der Desmostylia bzw. oft auch die Moeritheria als isoliert angesehen, wobei völlig offen ist, wann die Abtrennungen passiert sind (Abb. 33). Danach wären also Hyracoidea, Proboscidea, Sirenia und „Deinotheria“ verwandt – *Deinotherium* wäre aber kein echter Proboscidier (Abb. 35), ebenso wenig wie die Sirenia!

Über die Problematik der Stammesgeschichte von Huftieren hat THENIUS (in GRZIMEK 1979b: 472–473) referiert und stellt fest: Pyrotherien (Abb. 38e, f) wurden wegen ihres „Rüssels“ und der stoßzahnartig vergrößerten Schneidezähne als Proboscidier angesehen, was heute aber als „Parallelentwicklung“ gedeutet wird. Sie waren ebenfalls „mastodongroß“ und hatten vermutlich nur einen kleinen Rüssel auf ihrer stirnwärts verschobenen Nasenöffnung bzw. eine rüsselförmige Oberlippe. Konvergenz mit dem Leben der Seekühe zeigen die vierfüßigen Desmostylia mit Stoßzähnen und vielhöckrigen Backenzähnen. Auch das *Arsinoitherium* (Embrithopoden) hat ja eine Eigenstellung nahe Proboscidiern, Dinoceraten und Pyrotherien mit hochkronigen Backenzähnen. Eine systematische Neuordnung der Gruppe der Deinotherien und die „Herausnahme“ aus der Gruppe der Proboscidier wird von den Autoren empfohlen, wobei die endgültige Fassung und die zoologisch abgesicherte Untersuchung aber den Paläozoologen überlassen werden soll.

ROTHAUSEN hat (1994: 104, 105) über Sirenia spekuliert und deren aquatische Paläökosysteme behandelt. Er stellte Überlegungen über die Vorfahren der Seekühe an, die nach neueren Forschungen von Subungulaten, speziell Anthracobunidae (als primitiven Proboscidea) abstammen sollen, obwohl die bei eozänen Formen auftretenden fünf Prämolaren gewisse Probleme ergeben.

Die Protosirenidae werden als Ausgangsgruppe für Dugongidae (für uns nicht so interessant) und Trichechidae angesehen, zeigen noch keine extreme Anpassung und waren wohl noch „Mischfresser“ (Seetang, Seegräser). Da bereits im Untereozän drei Familien (Prorastomidae, Protosirenidae und Dugongidae) bekannt sind, läßt sich eine sehr frühe Differenzierung in Richtung Deinotherien vermuten (Abb. 40a). Zuletzt erwähnt ROTHAUSEN (ibid.: 105) „zahlreiche fossile Sonderformen“, als welche nach unserem Dafürhalten wohl auch *Deinotherium* als früh abgespaltene Form zählen könnte.

SAVAGE & LONG (1986: 91) haben den Stammbaum der Sirenen gezeigt, der hier im Hinblick auf die Deinotherien verändert gebracht wird (Abb. 34). DOMNING (1982) geht spezieller auf die Entwicklung der Manatis ein, was in unserem Zusammenhang aber nicht so wichtig ist.

Die als eigene Ordnung geführten Desmostylia zeigen ja ebenfalls eine spezielle geringe Anpassung an aquatische Bedingungen mit bunodonter Bezaahnung und können wohl ebenfalls aus einer Stammgruppe um die Sirenia herum hergeleitet werden (Abb. 37a). Bei dem Stammbaum aus dem Naturhistorischen Museum in Mainz (vgl. Abb. 40b) sind die Deinotheriidae und Sirenia ganz richtig nahe beieinander und von den Mastodonten durch „unbekannte Vorfahren“ getrennt. Das gleiche gilt für Barytherien und Moeritherien. Würde man die Trennungslinie nun durch diesen Punkt ziehen, wäre das unseres Erachtens nach all dem vorher Ausgeführten die beste Lösung für die Mastodonten, Deinotherioidea, Sirenen und Moeritherien.

Da die Proboscidea und die Sirenia als Gruppe der Tethytheria bezeichnet werden (vgl. THENIUS 1989: 406 und CARROLL 1997: 153) und auch die Desmostylia dazu gehören, ließe sich unschwer eine weitere Gruppe hier unterbringen, die Deinotherien, welche letztere dann ebenfalls als isolierte Gruppe äquivalent zu den anderen zu sehen wären (Abb. 36b, 37b).

Über den Ursprung der Deinotherien wissen wir – im Gegensatz zu den Mastodonten – also erstaunlicherweise nichts. HEIZMANN et al. (1996: 19) schließen das *Numidotherium* aus dem Untereozän Nordafrikas und die Barytherien aus dem Obereozän Nordafrikas aus und meinen: „so daß unter den gegenwärtig bekannten alttertiären Rüsseltieren keine Form auszumachen ist, die als direkter Vorfahre der Deinotherien in Betracht käme“. Hier wäre dann das Auftreten der Deinotherien noch problematischer, weil absolut keine Verwandten mehr in Frage kämen.

Im Hinblick auf unseren Verdacht der Zugehörigkeit der Deinotherien zu einer isolierten Gruppe, die nahe den Sirenen steht, ist die obige Bemerkung logisch und richtig, d. h., es gibt bisher keinen direkten Vorfahren.

Man fragt sich natürlich, wo man suchen müßte, um die Verfahren der Deinotherien zu finden – in marinen Schichten, in Kohlelagen, in fluviatilen Ablagerungen, auf der Alb oder in der älteren Molasse, in Afrika oder in Indien – oder haben wir ihn schon und wissen es nur nicht???

Da wir davon ausgehen, daß *Deinotherium* und Sirenen sich bereits vor dem Eozän getrennt hatten (Proboscidiern und Sirenen sicher auch schon prä-eozän), kommen stratigraphisch nur Paläozän oder sogar schon die Obere Kreide in Frage, vgl. CARROLL (1997: Abb. 7.3). Hier würden sich z. B. Frankreich, Spanien oder die Gosau anbieten, um dort nach Funden Ausschau zu halten (Abb. 39e). Erwarten könnte man ein anthracobunoides Tier, relativ klein mit lophodontem Gebiß und erster Unterkieferknickung, eventuell mit Bevorzugung der unteren Incisiven. Im Miozän (Abb. 39f) sind wir schon so sicher bei unseren Befunden, daß das Fundgebiet der Deinotheriiden klar umrissen werden kann.

Hier sei noch ein Vorschlag von MCKENNA (1975) zur Systematik der Deinotherien unter der Annahme der „Nichtzugehörigkeit“ zu den Proboscidiern zitiert, vgl. STARCK (1995: Abb. 493, hier verändert Abb. 36b):

Tethytheria MCKENNA, 1975 (vel Paenungulata)

Deinotherioidea OSBORN, 1921

Deinotheriidae BONAPARTE, 1850

***Deinotherium* KAUP, 1829**

Es muß ferner erwähnt werden, daß keineswegs Übereinstimmung herrscht, was die phylogenetischen Vorstellungen diverser Autoren angeht. So werden z. B. die Moeritherien nicht immer als Proboscidea angesehen, der Begriff der Subungulata ist sehr verschwommen, und die Gruppe der Anthracobuniden ist ebenfalls noch etwas unklar, vgl. zu allem THENIUS (1989: 406) und LAMBERT & SHOSHANI (1999). Die Proboscidea bleiben aber meist bestehen, mit den Unterordnungen Moeritherioidea (vgl. aber auch Stellung bei Sirenia sensu TOBIEN 1978), Anthracobuniden (auch als

eigene Gruppe gesehen sensu WELLS & GINGERICH 1983) und Euelephantoidea (mit Mastodontoidea), vgl. THENIUS (1989: 406), sowie den Mammutoidea, vgl. CARROLL (1993: 633). Die bis dato mit dabei erwähnten Deinotherioidea und Barytherioidea könnten vielleicht besser als völlig isolierte Gruppe oder Ordnung der **Megarhina** (Vorschlag der Autoren: Großnasen) als gleichberechtigt mit den Proboscidiern angesehen werden. Dies würde die Vergesellschaftung bei den Mammalia erweitern: Artiodactyla, Cetacea, Litopterna, Dinocerata, Perissodactyla, Proboscidea, Sirenia, Notoungulata und – eben die Megarhina, vgl. dazu THENIUS (1981: 63–72). Andererseits könnte man die Deinotherien auch zu den Notoungulaten stellen, bei denen schon die Pyrotherien zu finden sind (ibid.), wobei aber CARROLL (1993: 632–634) die Astrapotherien und Pyrotherien als eigene Ordnungen neben die Notoungulaten stellt. Vielleicht ist die morphologische Ähnlichkeit zu den Pyrotherien nicht zufällig, sondern im Hinblick auf die afrikanischen Barytherien gezielt zu überprüfen – wir haben vielleicht einen afrikanisch-südamerikanischen "ancient stock" vorzuliegen. CHALINE (2000: Abb. 7.15) hat im Stammbaum der Proboscidea *Moeritherium* und *Barytherium* inkl. Deinotheriidae bei den Rüsseltieren untergebracht, was in dieser nahen Verbindung zu den Elephantoidea von den Autoren nicht akzeptiert werden kann. Hier wäre ein völliges Umstellen der Gruppen vonnöten.

Wir sehen also die Deinotherioidea mit den Barytherioidea zusammen als eigene Gruppierung innerhalb der Tethytheria, auch wenn die Ordnung (Megarhina, Deinotheriformes, Deinotheridea?) zu der schon bestehenden Unterordnung der Deinotherioidea fehlt, taxonomisch ein Problem, das es noch zu lösen gälte.

Der Stammbaum der Proboscidiern nach CHALINE (2000: Abb. 7.15) soll hier nochmals kurz gestreift werden (vgl. Abb. 34b, verändert nach diesem Autor), weil er ganz richtig die Verbindung zwischen *Barytherium* und *Deinotherium* angedeutet läßt, aber alle Formen inkl. *Moeritherium* in die Gruppe der Proboscidiern neben die der Sirenen stellt. – Unser Vorschlag geht jedoch davon aus, die Deinotheriidae als eigene Gruppe vom "ancient stock" abzweigen zu lassen und wie die Sirenen neben die Proboscidiern zu stellen.

Eine sehr gewagte Hypothese betreffs der südamerikanischen Pyrotherien und der afrikanischen Barytherien sei hier auch noch vorgebracht: Haben beide zusammen im Hinblick auf die Deinotherien doch eine gemeinsame Entwicklungstendenz seit dem Paläogen? Natürlich müßte man hierzu bessere Fundstücke haben, um diese heikle Angelegenheit möglicherweise ohne Fragezeichen beantworten zu können (freundliche Diskussion mit Kollegen K. HEISSIG).

Zuguterletzt soll – vielleicht etwas übertrieben – die Möglichkeit der Zuordnung der Deinotherien zu den Beuteltieren diskutiert werden, auch wenn vermutlich keine dementsprechenden Hinweise vorliegen, falls man nicht auf SOLARO zurückgreifen will, s. Kap. 2.1. Außer der vergleichbaren Größe bei *Diprotodon* und dem Zahnbau, der durchaus dem nicht widersprechen würde, kann man hier nichts ins Feld führen, was eine solche Zuordnung erlauben würde.

Gerade deren Zähne werden aber von THENIUS (1989: 69) als „ausgesprochen bilophodont wie bei *Deinotherium*“ erklärt. Die seltsamen Nasenregionen, speziell bei *Diprotodon*, *Zygomaturus* und *Palorchestes* sind allerdings anders als bei *Deinotherium* mit großer Nasenscheidewand und vorstehenden Nasalia. Die Incisiven sind ebenfalls wurzellos, und der schaukelförmig gekrümmte Mandibelast sowie die hohe Lage des Condylus ähneln den Bedingungen bei *Deinotherium*. Hier wäre die Einfügung der Unterordnung Deinotherioidea mit den Diprotodonta zusammen bei den Marsupialia keinerlei Problem.

Nicht umsonst haben wir eine deutliche Radiation der Beutler seit der Oberkreide auch in Afrika (vgl. CHALINE 2000: Abb. 7.10), und *Peratherium* z. B. blieb in der Molasse bis weit ins Neogen hinein vorhanden.

Einige Modelle und Fakten zur systematischen Stellung der Deinotherien seien hier aufgelistet:

- 1) Als Unterordnung Deinotherioidea können diese nicht ohne Probleme bei der Überordnung Tethytheria stehen.
- 2) Als Unterordnung Deinotherioidea könnten sie bei der Ordnung Marsupialia stehen (unwahrscheinlich).
- 3) Als Unterordnung Deinotherioidea könnten sie bei der Ordnung Notoungulata stehen (dito).
- 4) Als Unterordnung Deinotherioidea könnten sie bei der eventuell neu aufzustellenden Ordnung Megarhina bzw. Deinotheriformes stehen (hypothetisches Modell). Die Deinotherioidea zusammen mit den Barytherioidea könnten also als isolierte Gruppe analog den Notoungulata, Proboscidea usw. bestehen bleiben, müßten dann aber eben als eine neue Ordnung bezeichnet werden.
- 5) Die Megarhina bzw. Deinotheriformes könnten dann bei den Tethytheria untergebracht werden, wenn dies systematisch zu vertreten wäre.

Es sollen hier keine Anstrengungen unternommen werden, etwas in dieser Richtung zu verändern, – unsere Ausführungen dienen nur dem Zweck, die Proboscidea als zugehörige Ordnung zu den Deinotherien zu „eliminieren“ und wie bei *Arsinoitherium* eine neue Gruppe, bei letzteren z. B. die Embrithopoda, zu forcieren. Alle weiteren Überlegungen sollen den zuständigen Fachkollegen überlassen werden.

Abschließend sei es nochmals festgehalten: Wir betrachten die Deinotherioidea mit den Barytherioidea und eventuell mit *Numidotherium* zusammen als eigene Gruppierung innerhalb der Tethytheria (vgl. Abb. 36b) – was in Zukunft zu überprüfen ist.

Auf modernen Kladogrammen basierende systematische Einteilungen findet man u. a. bei GÖHLICH (1999: 158, Abb.13-1), wobei dort die Deinotheriidae, Barytheriidae, Numidotheriidae, Moeritheriidae und *Anthracobune* (-idae?) als Proboscidiere geführt werden.

GHEERBRANT et al. (1998: 251–257, Abb. 2–5) diskutieren das *Phosphatherium escuillieri* als ältesten Vertreter (Tethytheria, Barytherioidea, Numidotheriidae) der Proboscidiere und vergleichen mit *Moeritherium*. Sie legen diverse Kladogramme vor, in denen verschiedene der oben genannten Arten zusammen mit Deinotherien in bezug zu Elephantiformes gesehen werden. In allen Fällen werden Deinotherien „nächst den Elephantiformes“ gesehen (ibid.: Abb. 9-11). In Abb. 12 (ibid.) sind Anthracobuniden und Sirenen äquivalent zu Numidotherien als Verwandte zu sehen – *Deinotherium* wieder dicht neben Elephantiformes. Wir möchten uns aber ihrer Bemerkung anschließen: "several of the features require further examination" und zweifeln die von ihnen aufgestellten Charaktermerkmale für die oben genannte Analyse an (diverse spezielle Ausbildungen der Zähne z. B. sind als ungenügend zu betrachten).

Viele Punkte wie untere Stoßzähne, hochliegende Hinterhauptscondylen usw. sind nämlich gar nicht in die Überlegungen mit eingeflossen. Weitere osteologische Charaktermerkmale wie Ohrinnenbau usw. fehlen bisher bei den Darstellungen völlig und sollten erst einmal untersucht werden, wie das z. B. für *Arsinoitherium* von COURT (1992) geschehen ist.

Einen wichtigen Diskussionsbeitrag lieferten SHOSHANI & MCKENNA (1998: Tab. 4) zur Systematik der Mammalia. Dabei bestätigten sie die Tethytherien mit Proboscidiern und Sirenen.

Bei zwei Stammbäumen gibt es interessante Aspekte, die vielleicht „verbessert“ werden könnten, wobei die Gruppe der Deinotherioidea dann den ihnen gebührenden Platz einnehmen könnte (Abb. 40): Die phylogenetische Ableitung der Deinotheriidae im Zusammenhang mit *Barytherium*, *Numidotherium* und *Phosphatherium* bei der Abbildung in GHEERBRANT et al. (1996) könnte folgendermaßen verändert werden (vgl. hier Abb. 40a): *Deinotherium*, *Barytherium* und *Numido-*

therium bilden eine neue, eventuell heterogene Gruppe, *Phosphatherium* bleibt als „Vorform“ der „Deinotheres“. Moeritherien und Elephantiformes haben eine eigene Ableitung nach der der „Deinotheriformes“, und die Ableitung bei Sirenia bleibt, kurz vor oder zusammen mit der der „Megarhina“ oder „Deinotheriformes“. Die letzteren Begriffe werden hier als Arbeitshypothese verwendet.

Danksagung: Wir danken den Herren Prof. Dr. KURT HEISSIG (Institut für Paläontologie und historische Geologie München) und Dr. E. P. J. HEIZMANN (Staatl. Museum für Naturkunde Stuttgart) ganz herzlich für kritische Anregungen und Diskussionen zum Thema, auch wenn wir unterschiedlicher Meinung waren. Weiter sind bei Diskussionen die Herren Dr. M. ACHELIG und Dipl.-Geol. M. RUMMEL vom Naturmuseum Augsburg hilfreich gewesen. Für Literaturbeschaffung danken wir Frau Dr. B. HERZOG und Frau Dr. SPITZENBERGER (Naturhistorisches Museum Wien, Zool. Abt.). Dank dem freundlichen Entgegenkommen von Herrn Dr. R. KRAFT von der Zoologischen Staatssammlung in München konnten diverse Seekuhreste untersucht sowie neuere Literatur eingesehen werden. Kollege Dr. J. KVAČEK vom Národní muzeum in Prag war freundlicherweise bei Studien von Sirenen-Skeletten behilflich. Kollege J. DOMNING (Laboratory of Paleobiology, Dept. of Anatomy, College of Medicine, Howard University, Washington, D.C.) war so freundlich, sein Wissen um die Incisiven von Seekühen zur Verfügung zu stellen. Für kritisches Lesen des Manuskripts danken wir Frau S. und Herrn H. SCHMITT (Dietramszell-Schöneck).

Es ist geplant, eine neue Rekonstruktion eines jugendlichen *Deinotherium bavaricum* ohne Rüssel zu erstellen. Dazu bedanken wir uns bereits jetzt bei Tierpräparator A. WEINDL aus Burgau für Diskussionen zum Thema sowie die in Kürze beginnende Arbeit. Frau Dr. H. THIELE-PFEIFFER (München) danken wir ganz herzlich für die erste Skizze zu einer neuen Rekonstruktion des Tieres, fußend auf dem Bild von AUGUSTA & BURIAN und den Angaben zur Morphologie und Anatomie des Tieres vom Erstautor. Herrn J. TIROCH (Neumünster) sagen wir Dank für die drei Skizzen einer neuen Rekonstruktion des Kopfes von *Deinotherium bavaricum*, mit rüsselloser Schnauze. Dem Zoologischen Präparator Herrn D. EMMERICH und der Fotografin Frau M. RÖDEL, beide vom Naturmuseum Augsburg, danken wir für die Präparation und die Photos des Elefantenschädels. Frau Dr. B. MELLER (Inst. f. Paläontologie, Univ. Wien) danken wir für Vermittlung von Literaturdaten.

Literatur

- ABEL, O. (1922): Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. – VIII, 643 S., 507 Abb., (Fischer) Jena.
- (1925): Geschichte und Rekonstruktion vorzeitlicher Wirbeltiere. – 327 S., 225 Abb., (Fischer) Jena.
- ANDREWS, CH. W. (1906): A descriptive catalogue of the Tertiary vertebrates of the Fayum, Egypt. – Brit. Mus. (Nat. Hist.), 319 S., 26 Taf., London.
- AUGUSTA, J. & BURIAN, Z. (1960): Tiere der Urzeit. – 48 S., 60 Taf., (Artia) Prag.
- BENTON, M. (1991): Tiere der Vorzeit von A–Z. – 176 S., viele Abb., (ars edition) München.
- BERGOUNIOUX, F. M. & CROUZEL, F. (1962): Les Déinothéridés d'Europe. – Ann. Paléont., 48: 11–56, 14 Abb., Paris.
- CARROLL, R. L. (1993): Paläontologie und Evolution der Wirbeltiere. – 684 S., 710 Abb., (Thieme) Stuttgart.
- (1997): Patterns and processes of vertebrate evolution. – XVI, 448 S., 177 Abb., 14 Tab., (Univ. Press) Cambridge.
- CHALINE, J. (2000): Paläontologie der Wirbeltiere. – XIV, 185 S., viele Abb., (Enke) Stuttgart.
- COLBERT, E. H. (1938): Fossil mammals from Burma in the American Museum of Natural History. – Bull. amer. Mus. nat. Hist., 74: 255–436, 64 Abb., New York.

- COPPENS, Y., MAGLIO, V. J., MADDEN, C. T. & BEDEN, M. (1978): Proboscidea. – In MAGLIO, V. J. & COOKE, H. B. S. [Hrsg.]: Evolution of African mammals: 336–337, (Harvard Univ.) Cambridge.
- COURT, N. (1992): The skull of *Arsinoitherium* (Mammalia, Embrithopoda) and the higher order interrelationship of Ungulates. – *Palaeovertebrata*, 22 (1): 1–45. 4 Abb., 7 Taf., Montpellier.
- COX, B., GARDINER, B., SAVAGE, R. J. G. & DIXON, D. (1990): Dinosauri e animali preistorici. – 311 S., viele farb. Abb., (Giorgio Mondadori) Verona.
- DEHM, R. (1949): Das jüngere Tertiär in Südbayern als Lagerstätte von Säugetieren, besonders Dinotherien. – *N. Jb. Miner. etc.*, 90, B: 1–30, 2 Taf., 3 Abb., Stuttgart.
- (1951): Zur Gliederung der jungtertiären Molasse in Süddeutschland nach Säugetieren. – *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.*, 1951 (5): 140–152, 2 Abb., Stuttgart.
- (1955): Die Säugetier-Faunen in der Oberen Süßwassermolasse und ihre Bedeutung für die Gliederung. – In: Erläuterungen zur Geologischen Übersichtskarte der Süddeutschen Molasse 1 : 300 000, 81–88, München.
- (1963), unter Mitwirkung von OETTINGEN-SPIELBERG, TH. v. & VIDAL, H.: Palaeontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan. 3. *Deinotherium* in der Chinji-Stufe der Unteren Siwalik-Schichten. – *Abh. bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., N.F.*, 114: 1–34, 2 Taf., München.
- ÉHİK, J. (1930): *ProDeinotherium hungaricum* n.g. n.sp., with an appendix by SZALAY, T.: On the geological occurrence of *ProDeinotherium hungaricum* ÉHİK. – *Geol. hungar., Ser. Palaeont.*, 6, : 1–24, 4 Taf., Budapest.
- DOMNING, D.P. (1982): Evolution of Manatees: a speculative history. – *J. Palaeont.*, 56 (3): 599–619, Lawrence.
- FEJFAR, O. & STEININGER, F. F. (1999): Johann Wolfgang von Goethe: „Brunnengast, Geolog und Spaziergänger“ – erdwissenschaftliche Beobachtungen in Böhmen. – In: HOPPE, A. & STEININGER, F. F. [Hrsg.]: Exkursionen zu Geotopen in Hessen und Rheinland-Pfalz sowie zu naturwissenschaftlichen Beobachtungspunkten Johann Wolfgang von Goethes in Böhmen. – *Schr.-R. dt. geol. Ges. 8/Kleine Senckenberg-R.*, 31: 254 S., 189 Abb., 14 Tab., Hannover/Frankfurt a. Main.
- FORSTER COOPER, C. (1922): Miocene Proboscidea from Baluchistan. – *Proc. zool. Soc. London*, 1922: 609–626, 12 Fig., 1 Taf., London.
- GHEERBRANT, E., SUDRE, J. & CAPETTA, H. (1996): A Palaeocene proboscidean from Morocco. – *Nature*, 383 (6595): 68–71, 2 Abb.; London.
- , –, – & BIGNOT, G. (1998): *Phosphatherium escuillieri* du Thanet du bassin des Ouled Abdoun (Maroc), plus anciens proboscidiens (mammalia) d'Afrique. – *Géobios*, 30 (2): 247–269, 12 Abb., Villeurbanne.
- GÖHLICH, U. B. (1998): Elephantoida (Proboscidea, Mammalia) aus dem Mittel- und Obermiozän der Oberen Süßwassermolasse Süddeutschlands: Odontologie und Osteologie. – *Münchner geowiss. Abh., (A)*, 36: 1–245, 162 Abb., 73 Tab., 18 Taf., 6 Anl., München
- (1999): Order Proboscidea. – In: RÖSSNER, G. E. & HEISSIG, K. (Hrsg.): The Miocene land mammals of Europe: 157–168, 7 Abb., 1 Tab., (Pfeil) München.
- GRÄF, I. E. (1954): Über die mitteleuropäischen *Deinotherium*-Arten unter Berücksichtigung der unterpliozänen Funde von Frohnstetten. – *Diss. Univ. Tübingen*: 165 S., 8 Taf., Tübingen.
- (1956): Die Kaubewegung von *Dinotherium*. – *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, 103 (1/2): 80–90, 6

Abb., Stuttgart.

- GRÄF, I. E. (1957): Die Prinzipien der Artbestimmung bei *Dinotherium*. – *Palaeontographica*, A 108 (5/6): 131–185, Abb., 1 Taf., zahlreiche Tab., Stuttgart.
- GREGOR, H.-J. (1978): Die miozänen Frucht- und Samen-Floren der Oberpfälzer Braunkohle. I. Funde aus den sandigen Zwischenmitteln. – *Palaeontographica*, B 167 (1–3): 8–103, 30 Abb., 4 Tab., 15 Taf.; Stuttgart.
- (1980): Die miozänen Frucht- und Samen-Floren der Oberpfälzer Braunkohle. II. Funde aus den Kohlen und tonigen Zwischenmitteln. – *Palaeontographica*, B 174 (1–3): 7–94, 7 Abb., 3 Tab., 15 Taf.; Stuttgart.
- (1982): Die jungtertiären Floren Süddeutschlands – Paläokarpologie, Phyt stratigraphie, Paläoökologie, Paläoklimatologie. – 278 S., 34 Abb., 16 Taf., Anhang, (Enke) Stuttgart.
- GRZIMEKS Tierleben (1979a): Enzyklopädie des Tierreichs, 10. Bd., Säugetiere 1. – 614 S., viele Abb. (dtv.), München.
- GRZIMEKS Tierleben (1979b): Enzyklopädie des Tierreichs, 12. Bd., Säugetiere 3. – 660 S., viele Abb., (dtv.) München.
- GRZIMEKS Tierleben (1979c): Enzyklopädie des Tierreichs, 13. Bd., Säugetiere 4. – 552 S., viele Abb. (dtv.) München.
- HARRIS, J. M. (1976): Evolution of feeding mechanism in the family Deinotheriidae (Mammalia: Proboscidea). – *Zool. J. Linnean Soc.*, 56: 331–362, London.
- HEIZMANN, E. P. J. (1984): *Deinotherium* im Unter-Miozän von Langenau und seine Bedeutung für die Untergliederung der Molasse. – *Molasseforschung '84*, AUGUST-WETZLER-Gedenkband, Heimatl. Schr.-R. Lkrs. Günzburg, 2: 36–39, 4 Abb., 1 Tab., Günzburg.
- , DURANTHON, F. & TASSY, P. (1996): Miozäne Großsäugetiere. – *Stuttg. Beitr. Naturkde.*, C 39: 60 S., 29 Farbbild., 35 Abb., Stuttgart.
- HEPTNER, V. G. & NAUMOV, N. P. (1974): Die Säugetiere der Sowjetunion, Bd. II: Seekühe und Raubtiere. – 1006 S., 181 Abb., (Fischer) Jena.
- KAISER, H. E. (1974): Morphology of the Sirenia. – A macroscopic and X-ray atlas of the osteology of Recent species. – 76 S., 197 Abb., 64 Taf., (Karger) Basel.
- KINGDON, J. (1984): East African mammals – An atlas of evolution in Africa, vol. I. – 446 S., viele Abb., (Univ. of Chicago) Chicago.
- (1989): East African mammals – An atlas of evolution in Africa, vol. IIIB (large mammals). – 436 S., viele Abb., (Univ. Press) Chicago.
- KLÄHN, I. E. (1922): Die badischen Mastodonten und ihre süddeutschen Verwandten. – XII, 134 S., 31 Abb., 1 Tab., (Borntraeger) Stuttgart.
- (1931): Die Mastodonten des Sarmatikum von Steinheim a. Albuch. – *Palaeontographica*, Suppl. VIII, Teil XII: 36 S., 19 Abb., 4 Taf., Stuttgart.
- KOENIGSWALD, G. H. R. VON (1959): A Mastodont and other fossil mammals from Thailand. – *R. Dep. Mines, Thailand, Rep. Investigat.*, 2: 25–28, 2 Taf., Bangkok.
- LAMBERT, W. D. & SHOSHANI, J. (1999): Proboscidea. – *Malacologia*, 41 (1): 606–621; Ann Arbor.
- MAGLIO, V. J. (1973): Origin and evolution of the Elephantidae. – *Trans. amer. phil. Soc.*, N. S., 63: 1–149, 50 Abb., 18 Taf., Philadelphia.
- MAHBOUBI, M., AMEUR, R., CROCHET, J.-Y. & JAEGER, J.-J. (1984): Earliest known proboscidean

- from early Eocene of northwest Africa. – *Nature*, **308** (5949): 543–544, London.
- MAI, D. H. (1995): Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas Methoden und Ergebnisse. – 691 S., 257 Abb., 14 Taf., 23 Tab., (Fischer) Jena.
- MALARODA, R. (1966): Vertebrati. – In: PIAZZA, G. DAL & MALARODA, R.: *Paleontologia* 2: 317 S., 521 Fig., (Cedam) Padova.
- MELLER, B. (1989): Eine Blatt-Flora aus den obermiozänen Dinotheriensanden (Vallesium) von Sprendlingen (Rheinhessen). – *Doc. nat.*, **54**: 1–109, 8 Abb., 2 Tab., 26 Taf., München.
- MÜLLER, A. H. (1970): Lehrbuch der Paläozoologie, Bd. III Vertebraten, Teil 3 Mammalia. – 855 S., 820 Abb., (Fischer) Jena. – [2., überarb. Aufl. 1989: 809 S., 826 Abb.]
- OSBORN, H. F. (1936): Proboscidea – A monograph of the discovery, evolution, migration and extinction of the Mastodonts and Elephants of the World, Vol. I. Moeritheroidea, Deinotheroidea, Mastodontoidea. – *Amer. Mus. Nat. Hist.*, **40** (1): XL, 802 S., 680 Abb., New York.
- PILLERI, G. (1987): The Sirenia of the Swiss Molasse. – 114 S., 44 Abb., 55 Taf., (Brain Anatomy Inst.) Ostermüdingen (Bern).
- (1988): Recent Sirenia in Swiss collections. – 61 S., 18 Abb., 26 Taf., (Brain Anatomy Inst.) Ostermüdingen (Bern).
- , BIOSCA, J. & VIA, L. (1989): The Tertiary Sirenia of Catalonia. – 98 S., 44 Abb., 40 Taf., (Brain Anatomy Inst.) Ostermüdingen (Bern).
- PIVETEAU, J. (1958): *Traité de Paléontologie*, Tome VI, Mammifères Evolution, 2 Vol. – 962 S., 1040 Abb., (Masson) Paris.
- RÖSSNER, G. E. HEISSIG, K. [Hrsg.] (1999): The Miocene land mammals of Europe. – 515 S., viele Abb. u. Tab., (Pfeil) München.
- ROTHAUSEN, K. (1994): Die Schritte der Tetrapoden in die Meere des frühen Känozoikums. – *Berliner geowiss. Abh.*, **E 13** (B. KREBS-Festschr.): 99–112, Berlin.
- SAHNI, M. R. & TRIPATHI, C. (1957): A new classification of the Indian Deinotheres and description of *D. orlovi* sp. nov. – *Palaeont. indica*, N.S., **33**: 1–33, 3 Taf., Calcutta.
- SAVAGE, R. J. G. & LONG, M. R. (1986): Mammal evolution, an illustrated guide. – 258 S., viele Abb., *Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, London.
- SHOSHANI, J. & MCKENNA, M. C. (1998): Higher taxonomic relationships among extant mammals based on morphology, with selected comparisons of results from molecular data. – *Mol. Phylogenet. Evol.*, **9** (3): 572–584, 1 Abb., 4 Taf., San Diego, CA.
- SICKENBERG, O. (1971): *Deinotherium* im Tertiär Nordthailands. – *Geol. Jb.*, **89**: 461–471, 2 Abb., 1 Taf., Hannover.
- STARCK, D. [Hrsg.] (1995): Wirbeltiere, 5. Teil: Säugetiere. – In: KAESTNER, A.: *Lehrbuch der Speziellen Zoologie*: 695–1241, 564 Abb., 62 Tab., (Fischer) Jena.
- STROMER, E. (1938): Huftierreste aus dem unterstpliozänen Flinzsande Münchens. – *Abh. bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., N. F.*, **44**: 1–39, 3 Taf., München.
- THENIUS, E. (1959): Wirbeltierfaunen. – In: PAPP, A. & THENIUS, E.: *Tertiär II*: 328 S., 32 Tab., 12 Abb., 10 Taf., (Enke) Stuttgart.
- (1978): Einführung in die Paläozoologie – Skriptum zur Vorlesung. – 113 S., viele Abb., Wien.
- (1981): Systematische Paläozoologie II, Wirbeltiere – Skriptum zur Vorlesung. – 80 S., viele Abb.,

Wien.

- THENIUS, E. (1989): Zähne und Gebiß der Säugetiere. – In: Handbuch der Zoologie, VIII Mammalia, Teilband 56: 513 S., 830 Abb., (de Gruyter) Berlin.
- & HOFER, H. (1960): Stammesgeschichte der Säugetiere. – 322 S., 53 Abb., 2 Tab., (Springer) Berlin.
- TOBIEN, H. (1978): On the evolution of Mastodonts (Proboscidea, Mammalia), Part 2: The bunodont tetralophodont groups. – Geol. Jb. Hessen, 106: 159–208, 13 Abb., 2 Tab., 12 Taf., Wiesbaden.
- WEBENAU, B. v. (1995): Die jungtertiären Blattfloren der westlichen Oberen Süßwassermolasse Süddeutschlands. – Doc. nat., 98: 1–147, 15 Abb., 16 Tab., 49 Taf., München.
- WELLS, N. A. & GINGERICH, P. D. (1983): Review of Eocene Anthracobunidae (Mammalia, Proboscidea) with a new genus and species, *Jozaria palustris*, from the Kuldana Formation of Kohat (Pakistan). – Univ. Michigan, Contr. Mus. Paleont., 26 (7): 117–139, Ann Arbor.

Nachtrag

Nach Vollendung der Arbeit konnte noch ein für unsere Problem interessanter Artikel eingesehen werden. In der Zeitschrift GEO 1999 (7): 149 fand sich ein Artikel von Dr. A. GAETH (Melbourne) über die embryonale Anatomie von Elefanten, die auf aquatische Verhaltensweisen schließen läßt. Damit ist wieder die nahe Verwandtschaft von Elefant und Seekuh angedeutet, wobei die ursprüngliche Anpassung an Wasser sicher zu einigen verschiedenen Typen und Gruppen geführt hat, darunter das hier besprochene *Deinotherium*.

Eine neue Promotionsarbeit liegt von der Universität Wien vor (i. Auftr. von Dr. G. HOECK), die uns freundlicherweise Frau Kollegin Dr. B. MELLER genannt hat:

HUTTUNEN, K. (2000): Deinotheriidae (Proboscidea, Mammalia) of the Miocene of Lower Austria, Burgenland, and Franzensbad, Czech Republik: systematics, odontology, and osteology. – Diss.: Univ. Wien: 98 S., 19 Taf., viele Abb. u. Tab. im Text, Wien. – [unveröff.]

In dieser Arbeit werden auf Grund von Differenzen im postcranialen Skelett zwei Taxa unterschieden: *Prodeinotherium* und *Deinotherium*. Das Freßverhalten wird besonders mit dem des Tapirs verglichen. Eine Notiz erscheint interessant im Hinblick auf die Nahrung der Tiere: Sie haben C3-Pflanzen gefressen, also „weiche“ Nahrung, wohl aus dichten Wäldern – was unsere Untersuchungen in der Molasse durchaus stützt. Abschließend bleibt mit der Kollegin Kati HUTTUNEN nur festzustellen: „.....zeigen, daß eine künftige taxonomische Revision nötig sein wird“.