

Mammute und ihre Kümmerformen von Eurasien bis Mexiko

von Ekke W. Guenther, Ebrekirchen

1. Pleistozäne Proboscider sowie die Frage der Kümmerformen

Während der Zeiten des mittleren und des jüngeren Pleistozäns lebten in Mitteleuropa die Elefanten zweier Stammreihen, einmal während der Warmzeiten die Waldelefanten (*Palaeoloxodon antiquus* FALC.) und zum anderen, während der kalten Phasen, die Mammute, mit der Endform *Mammuthus primigenius* BLUMENB.

Die Waldelefanten änderten sich von der Cromer- zur Holstein- bis zur Eemwarmzeit nur wenig, was auf einigermaßen konstante Umweltbedingungen während dieser Interglazialzeiten schließen läßt, wohingegen die Mammute, zu denen auch der Steppenelefant (*Mammuthus trogontherii* POHL.) gehört, sich von Mindel bis Würm durch eine beschleunigte Evolution auszeichneten, indem sie sich immer mehr einer arktischen bis subarktischen Tundra- und vielleicht auch Taiga-Umwelt anpaßten.

Der Wert als „Leitfossilien“ wird bei den Elefanten dadurch vergrößert, daß diese die Möglichkeit einer schnellen Verbreitung über weite Gebiete haben. In kurzer Zeit können sie beachtliche Wegstrecken zurücklegen. So hat ein verletzter afrikanischer Elefant in einer Nacht etwa 100 km bewältigt. Die eiszeitlichen Elefanten hatten zudem zeitweise eine erhebliche Verbreitung, und ihre Überreste sind in bestimmten Schichten keine Seltenheit. In Süßenborn bei Weimar hat man mehr als 1 000 Backenzähne des Steppenelefanten gefunden und in Předmostí in der Tschechoslowakei ungefähr gleichviel Zähne des Mammuts. Günstig ist ferner, daß die Reste der Proboscider in den Aufschlüssen schon wegen ihrer Größe nicht leicht übersehen werden, natürlich mit Ausnahme von besonders kleinen Körperteilen, wie den ersten beiden Milchmolaren oder auch von Bruchstücken.

Die Systematik der eiszeitlichen Elefanten basiert vor allem auf dem Bau der Backenzähne, in erster Linie der Molaren. An den Stoßzähnen, den Defensen, gibt es nur wenige kennzeichnende Merkmale. Reste des weit weniger fossil erhaltungsfähigen Knochengerüsts finden meist geringe Berücksichtigung. Nur in einzelnen Fällen werden die Schädel und die wegen ihrer Härte meist noch am häufigsten überlieferten Unterkiefer zur Systematik zugezogen.

Die Ausbildung des Skeletts, wie auch der Zähne der Elefanten ist außerordentlich variabel. Kenner in Indien sollen in der Lage sein die Abkömmlinge eines bestimmten Bullen zu erkennen, das heißt, daß eine Bullenpraedominanz sich bei den Nachkommen äußerlich erkennbar ausprägt. Bei der Untersuchung der eiszeitlichen Elefantenfaunen ist es daher notwendig ein reichhaltiges Material auszuwerten, um eine variationsstatistische Abgrenzung bestimmter Merkmale zu ermöglichen. Die Aufstellung von neuen Arten erscheint dann fragwürdig, wenn die Möglichkeit besteht, daß ein Einzeltier sich durch besondere Eigentümlichkeiten auszeichnet.

Dank schulde ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft für Beihilfe zu den Forschungsaufenthalten in Amerika, sowie der Akademija Nauk von Leningrad für eine Einladung zu Arbeiten in der UdSSR.

Die Auswertung von Untersuchungen der Backenzähne gibt einmal Auskunft über das Lebensalter des betreffenden Tieres. Bei einem relativ großen Geschlechtsdimorphismus kann man ferner mit einiger – jedoch nicht absoluter – Wahrscheinlichkeit die Gebisse von männlichen und von weiblichen Tieren unterscheiden. Die Artbestimmung gibt Auskunft über das Klima, unter dem die Fundschicht entstand. Von den europäischen Waldelefanten, die bevorzugt in warmzeitlichen Waldgebieten lebten, kann man annehmen, daß die Blätter, Zweige und Rinden von Bäumen einen wesentlichen Teil ihrer Nahrung ausmachten. Beim Herannahen einer Kaltzeit verschwand die Art dann aus Mitteleuropa. Mammute lebten in kühlen bis kalten Klimabereichen und paßten sich diesen im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung immer mehr an. Bis auf wenige Ausnahmen fehlten sie in Mitteleuropa während der Warmzeiten, sie waren weiter nach Norden und Nordosten abgewandert und lebten vorwiegend von Tundravegetation, von Gesträuch, Halbsträuchern, Kräutern und Gräsern. Die Bestimmung der phylogenetischen Entwicklungshöhe erlaubt Schlüsse auf das stratigraphische Alter der Tiere und damit der Fundschicht.

In Europa gibt es also für zwei verschiedene Biotope auch zwei völlig verschiedene Stammreihen der eiszeitlichen Elefanten. Nach Amerika kamen nur die Tiere der Mammutlinie, allerdings aufgeteilt in verschiedene Spezies, die offenbar gleichzeitig nebeneinander im jüngeren Eiszeitalter gelebt haben.

In Europa gab es noch zu Beginn des Pleistozäns eine weitere Probosciderart, das *Mastodon*. Seine Reste sind in altpleistozänen Ablagerungen der Toscana, den Schottern und Sanden des Valdarno nachgewiesen, ferner in den Schichten des untersten Mosbach, jeweils zusammen mit dem Alt-Elefanten (*Archidiscodon meridionalis* NESTI), weiter in Rippersroda am Rande des Thüringer Waldes gemeinsam mit dem etruskischen Nashorn, in den altpleistozänen Tegelen-Schichten der Niederlande (Grube Maalbeck) und der Oosterschelde der Provinz Zeeland (Hoijer 1953, 1984) (nach Mitteilung von Herrn Dick Mol) und von verschiedenen weiteren Fundplätzen. Mit dem Ende der Villafranchiano-Zeit, also noch im Altpleistozän verschwindet die Art. In Amerika dagegen lebte *Mastodon* noch im jüngsten Pleistozän, in der Wisconsin-Kaltzeit. Man fand Reste der Tiere an vielen Stellen, z. B. in den Pits, den Gruben, der Rancho la Brea, sowie an verschiedenen Stellen von Mexiko.

Die vielhöckerigen Zähne der Mastodonten waren geeignet zum Zerquetschen der Pflanzennahrung. Bei den wirklichen Elefanten dagegen ist das Gebiß so ausgebildet, daß die Pflanzennahrung zerrissen und zermahlen und dadurch weit besser aufbereitet dem Magen und Darm zugeführt wird, als dies bei einem einfachen Zerpressen der Fall ist. Nach dem Gebiß muß man beim *Mastodon* an eine reichhaltige, saftreiche Nahrung denken, die in Amerika also auch den gleichzeitig lebenden jungpleistozänen Mammuten zur Verfügung stand. Die Stoßzähne der Mastodonten waren in der Regel weit weniger gebogen als die der Mammute und bildeten – bei einer beträchtlichen Länge von etwa 2 Metern – eine gefährliche Waffe.

Mastodonten gibt es in Europa seit dem Alt-Miozän, dem Burdigal. Sie entwickelten im Miozän nach Lehmann (1950) viele Arten und Unterarten, nach Osborn (1936) Gattungen und Unterfamilien. Die bei den Mastodonten bunodonten Backenzähne werden durch die Bildung von zusätzlichen Höckern weiterentwickelt.

Die Höckerpaare verschmelzen seitlich (rechts-links) und es entstehen Joche. Bei den eigentlichen Elefanten werden die Joche unter starker Vermehrung immer schmaler. Man spricht dann von Lamellen. Ihre Zahl steigt bei *Mammuthus primigenius* bis auf 27 an. Die Zwischenräume zwischen den Lamellen werden mit Zement ausgefüllt, dem sogenannten Zwischenzement, wodurch ein kompakter Zahn, mit durchgehender Kaufläche, entsteht. Die einzelnen Bauteile haben unterschiedliche Härten. Am härtesten ist der Schmelz, es folgt das Dentin und am wenigsten hart ist das Zement. Je nach ihrer Härte werden durch den Kauprozeß die Bauelemente verschieden stark abgenützt, wodurch eine durch Querrippen gegliederte Kaufläche entsteht, die wie eine Raspel wirkt. Durch eine vor-rückwärts und

rechts-links Schaukelbewegung des Unterkiefers wird die Nahrung zwischen den Raspeln des Ober- und Unterkiefers aufbereitet.

Eine bei den pleistozänen Elefanten ausgeprägte Eigenheit besteht darin, daß die Tiere auf Änderungen der Umwelt besonders stark reagieren. Dies ist bei dem großen Nahrungsbedarf der Tiere auch eine Notwendigkeit. So bilden sie unter besonderen Bedingungen zum Beispiel – durch eine Reduktion der Größe – vermehrt Kleinformen.

Im Mittelmeergebiet lebten die Waldelefanten auch während der Kaltzeiten des Pleistozäns. Bei dem Abwandern in einen wärmeren Süden erreichten sie verschiedene Inseln wie Sizilien, Malta, Kreta und Cypern und auf diesen verkümmerte die Art zu Zwergelefanten. Auch Flußpferde, die meist mit ihnen zusammen lebten, bildeten Zwergformen. Während *Palaeoloxodon antiquus* auf dem Festlande eine Schulterhöhe von ± 4 Metern erreichte, hatte die Zwergform *Palaeoloxodon antiquus melitensis* von Malta noch eine solche von 1,40 m und *Palaeoloxodon antiquus falconeri* nur noch von 0,85 m.

Auch die Mammute haben Kümmerformen gebildet. Reste derselben fand man auf zwei Inseln vor der kalifornischen Küste, Santa Rosa und San Miguel. Kümmerformen gab es jedoch nicht nur auf Inseln, sondern auch auf Kontinenten. In Europa, Sibirien und auch in Mexiko sind sie nachgewiesen. Sie treten zu ganz bestimmten Zeiten auf, wahrscheinlich dann, wenn sich vielleicht für sie ungünstige Änderungen der Umwelt vollzogen haben.

Während auf Inseln des Mittelmeers sich Großsäuger in Kleinformen umbildeten, zeichneten sich Kleinsäuger und einige Vogelarten durch ein besonderes Größenwachstum aus.

Eine Siebenschläferart *Leithia* aus dem Pleistozän von Malta und Sizilien hat vollständig erhaltene Skelette geliefert, die sich durch eine besondere Größe auszeichnen. (Richard 1951, Ambrosetti 1969). Große maus- und spitzmausartige Tiere kennt man von Sardinien, Korsika und den Balearen, sowie von einigen Inseln im östlichen Mittelmeer. Große Insektivoren leben auf Madagaskar und den Großen Antillen. *Solenodon* auf Haiti erreicht eine Körperlänge von etwa 40 cm. Einige Greifvogelarten und Eulen von besonderer Größe werden von Malta und Kreta beschrieben. (Mourer-Chauviré et al. 1980, Sondaar 1985).

In einer größeren Anzahl von Fällen sind auch ausreichend Knochen überliefert, die Auskunft über die Größenverhältnisse geben. Bei den Elefanten stützt man sich jedoch häufig allein auf die Maße der Backenzähne, wobei sich die Frage erhebt, ob man aus der Größe der Molaren auch immer auf die Größe der Tiere schließen kann. Herre (1951/1952) hat sich mit diesem Problem befaßt und seine Untersuchungen über Schweine daraufhin ausgewertet. Er kam zum Schluß, daß bei domestizierten Schweinen die Zähne oft groß bleiben, während die Schädelmaße abnehmen. So sei aus den Zahnmaßen ein Schluß auf die Länge der Wirbelsäule und des Körpergewichtes nicht möglich. Weder Geschlechts- noch Größenunterschiede seien aus den Zahnmaßen zu ermitteln und auch auf das Alter sei ein Schluß nicht möglich, da die Zähne nach ihrem Durchbruch keine Größenzunahme mehr erführen. Kiefer- und Zahngröße würden sich getrennt vererben. Auch die Wurzellänge und Stärke stünden in keinem Zusammenhang mit der Beanspruchung. Es sei keineswegs der Fall, daß die größten Zähne auch die längsten Wurzeln hätten.

Diese Beobachtungen an den Gebissen von Haustieren, bei denen eine möglichst schnelle Änderung auf gewünschte Größe und Fettansatz gezüchtet und erzwungen wird, bei Tieren, die unter völlig widernatürlichen Verhältnissen leben, sind nicht ohne weiteres auf die im wesentlichen unter natürlichen Bedingungen existierenden Elefanten und Flußpferde zu übertragen.

Zur Überprüfung der Situation bei den Elefanten ist es notwendig einen Blick auf deren Gebißentwicklung zu werfen. Das Zahnsystem der Elefanten unterscheidet sich von dem fast aller anderen Säuger. Die Bezahnung ist wesentlich reduziert. Die Zahnformel lautet:

$$I \frac{2}{3}, C \frac{0}{0}, mm \frac{3}{3}, M \frac{3}{3}.$$

Der zweite Inzisivus wird zum Stoßzahn umgebildet, ihm geht ein Milchzahn voraus. Die fehlenden Prämolaren werden durch Milchmolaren ersetzt. Der Zahnwechsel vollzieht sich horizontal, die Backenzähne folgen nacheinander. Der durch den Kauprozeß immer mehr abradierte Zahn wird zum distalen Kieferteil vorgeschoben und von proximal her rückt der nächste Zahn nach. Häufig ist – vor allem bei dem dritten Molaren – die Rückseite noch in Bildung begriffen, während die Vorderseite sich schon in Abrasion befindet. Bei einem Stadium in dem der bereits stark abgeschliffene vordere Zahn noch abradiert wird, hat der nachrückende Zahn bereits mit der Zermahlung der Nahrung begonnen. Bevor der distale Zahn ausgeworfen wird, können dann acht Zähne gleichzeitig in Funktion sein. Wenn das Tier nicht vorher eingeht, findet ein sechsmaliger Zahnwechsel statt.

Abrasion und Zahnwechsel müssen genau aufeinander abgestimmt sein. Ist der in Funktion befindliche Zahn bereits weitgehend abradiert, bevor der nächste Zahn nachgeschoben wird, kann der große Nahrungsbedarf nicht mehr ausreichend aufbereitet und gedeckt werden. Ein gleicher Fall tritt ein, wenn bei alten Tieren die Lamellen des letztem Molaren schon völlig abgekaut sind. Es bildet sich dann eine glatte Dentinplatte, der die Querrippen fehlen, sodaß die Nahrung nicht mehr ausreichend zerkleinert werden kann. Einem zu schnellen Abrieb der Zähne wird bei der phylogenetischen Weiterentwicklung durch eine Verlängerung der Lamellen und damit einer Zunahme der Zahnhöhe entgegengewirkt. Ist ein Zahn noch nicht genügend abradiert und auch der Wurzelteil noch nicht ausreichend resorbiert und der nächste ist bereits gebildet und wird von proximal her nachgeschoben, wird der vorausgehende Zahn entweder seitlich oder vertikal abgepreßt. Man findet Zähne, deren distale Vorderseite soweit gegen den Gegenzahn vorgeschoben wurde, daß diese als Kaufläche gedient hat, was das Tier allerdings kaum lange überlebt haben dürfte. Auch der nachrückende Zahn, der häufig noch nicht ausreichend verfestigt ist, kann in solchen Fällen starke Deformationen erfahren.

Das Ausmaß der Abrasion ist von der Art der Nahrung und damit von den Umweltbedingungen abhängig. Eine besonders starke Abnutzung trat dann ein, wenn eine Verblasung von Sand und Staub stattfand, was während der Bildung von Dünen, Sandlössen und Lössen der Fall war. Während solcher Phasen benötigten die Mammute besonders hochkronige Backenzähne. Verringerte sich bei einer Änderung des Klimas der Windtransport von klastischem Bodenmaterial, und während des Eiszeitalters fanden solche Wechsel immer wieder statt, wurden die Backenzähne nicht ausreichend abgenutzt, was – wie wir gesehen haben – zu Schädigungen der Gebisse führte, welche die Tiere nur in Ausnahmefällen überleben konnten. Gekrümmte, tortuose Backenzähne, Knickungen der Zahnkrone, Deformationen und Zerstörungen einzelner Zahnlamellen, anormale Ausbildungen der Kauflächen, geschwulstmäßige Fehlbildungen und horizontale sowie vertikale Verschiebungen der Zähne im Kiefer waren die Folgen (Guenther 1955).

Hier gibt es wesentliche Unterschiede zwischen den Waldelefanten und den Mammuten. *Palaeoloxodon antiquus* konnte bei klimabedingten Änderungen seines Lebensraumes, zu Beginn einer Kaltzeit, in südliche Gebiete, in denen das Tier geeigneter Lebensbedingungen vorfand, ausweichen, womit eine Anpassung an eine veränderte Umwelt entfiel. Anders bei den Mammuten, die sich zunehmend einem arktischen bis subarktischen Biotop anpaßten. Mammute verschwanden zwar während der Warmzeiten aus Mitteleuropa und suchten andere Gebiete auf, wo sie aber sicher nicht immer die gleichen Umweltbedingungen antrafen.

In Schleswig-Holstein fand man bei dem Ausbau des Nord-Ostsee-Kanals die dritten Molaren eines Mammuts, gemeinsam mit den Zähnen von *Dicerorhinus hemitoechus* FALCONER und solchen von *Palaeoloxodon antiquus* FALCONER. Die Funde stammen aus Ablagerungen des Eemmeeres. Das an den Ufern dieses Meeres äsende Mammut war eine Diminutivform. Auch von anderen Fundpunkten sind beim Kommen und Gehen einer Warmzeit Kümmerformen des Mammuts nachgewiesen worden.

Die größten Mammute, die vielleicht die günstigsten Lebensbedingungen hatten, vielleicht auch die meisten Mammutherden, gab es in den Interstadialzeiten. Der Gedanke ist daher nicht völlig abwegig,

daß die Überquerung der Beringstraße vorwiegend während dieser Phasen stattfand, in denen der Meeresspiegel noch stark abgesunken war, das Klima und der Pflanzenwuchs den Tieren in Nordsibirien und Alaska jedoch gute Lebensmöglichkeiten bot.

Bei den Elefanten mit ihrem großen Nahrungsbedarf und ihrer empfindlichen Gebißbildung, ist eine gute Übereinstimmung zwischen Kiefern und Zähnen eine absolute Notwendigkeit. Jede Diskrepanz führt zu lebensbedrohenden Anomalien und Fehlbildungen. Es ist daher nicht abwegig, wenn man davon ausgeht, daß sich Gebiß, Kiefer und das ganze Tier in ihrem Größenwachstum im wesentlichen kongruent verhalten haben.

2. Die untersuchten Faunen und ihre Altersdatierung

Der Weg der Mammute führte von Eurasien über die heutige Beringstraße nach Alaska und von da weiter nach dem Süden bis Kalifornien und Mexiko. In Südamerika fehlen Reste dieser Proboscider mit Ausnahme eines Zahnes, der jedoch nicht als gesicherter Nachweis anzusehen ist. Es sind ausschließlich Elefanten der Stammreihe *Archidiskodon meridionalis* NESTI – *Parelephas trogontherii* POHLIG – *Mammuthus primigenius* BLUMENBACH. *Mastodon* lebte in Amerika gleichzeitig mit den wirklichen Elefanten.

Die Überreste der Elefanten – vor allem ihre Backenzähne – konnten in verschiedenen Gebieten dieses Weges untersucht werden. Über die europäischen Mammute gibt es eine sehr große Anzahl von Publikationen, sodaß deren Ergebnisse im Folgenden nur in Einzelfällen angesprochen werden.

2.1 Elefantenfunde aus Sibirien

Im Paläontologischen Institut der Akademija Nauk der UdSSR und im Geologischen Institut der Universität von Moskau liegen zahlreiche Elefantenreste aus dem europäischen Rußland und aus Sibirien. Neben Skelettknochen gibt es Unterkiefer und einige Stoßzähne, vor allem aber Backenzähne. Weitere, besonders reiche Fundstücke befinden sich im Zoologischen Museum der Akademija Nauk in Leningrad. Hier gibt es auch mehrere montierte Mammutskelette, sowie zahlreiche Reste von Weichteilen und Pelzen, die in den sibirischen Dauerfrostböden zum Teil länger als 40 000 Jahre erhalten blieben.

Die Karte Abb. 1 zeigt Fundpunkte solcher Mammutleichen sowie von Skeletten und Knochen mit Resten von Weichteilen. Die Karte ist nach einer Publikation von Garutt (1964) verändert, umgezeichnet und ergänzt worden. Von den mit Nummern (1 – 7) versehenen Fundplätzen wurden von den Tieren absolute Altersdatierungen durchgeführt (A. E. Heintz u. W. E. Garutt 1965).

Es sind dies:

1. Ein 1799 im östlichen Lenadelta entdeckter Kadaver eines männlichen Mammut. Das Alter des Fundes liegt 34 000 bis 36 000 Jahre zurück.

2. Ein 1867 in einer Schlucht im Gebiet des oberen Gyda-Flusses gefundenes Tier. Es sind nur einige Hautfetzen und Haarteile erhalten, da das Tier mehr als 10 Tage offen lag, bevor die Reste geborgen wurden. Die Altersdatierung liegt vor 29 000 bis 35 000 Jahren.

3. Ein 1900 am linken Ufer der Beresowka, einem Nebenfluß der Kolyma, gefundenes Tier. Neben dem Mammutbaby aus dem Magadan-Gebiet ist dies der bekannteste Fund. Es gibt über ihn eine reiche Literatur. Eine Photographie der im Zoologischen Museum in Leningrad ausgestellten Dermoplastik befindet sich in Guenther (1964). Das Alter wird mit der Zeit zwischen 33 000 und 36 000 vor heute angegeben.

4. Im Jahre 1908 wurde in der Nähe des Flusses Sanga-Juriak in Jakutien der Leichnam eines weiblichen Mammut entdeckt. Sein Alter liegt zwischen 33 000 und 40 000 Jahre zurück.

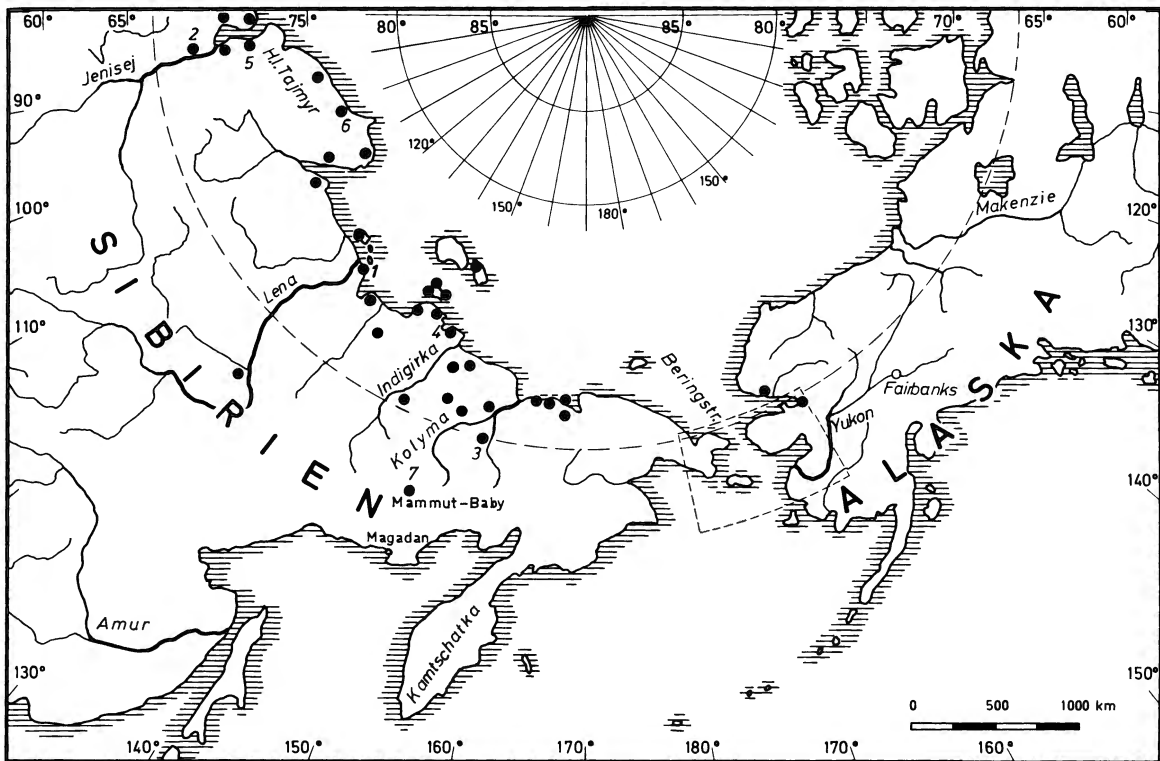


Abb. 1. Karte der Funde von Mammuteichen; Skeletten und Knochen mit Resten von Weichteilen. Die Zahlen bezeichnen die Funde, von denen absolute Altersdatierungen angeführt werden.

5. Im Tale des Flusses Mochowaja, im Bezirk Taimyr, im Jenisejgebiet wurden 1908 die Reste eines weiblichen Mammuts gefunden, dessen Altersdatierung 33 000 bis 40 000 Jahre zurückführt.

6. Ein 1948 auf der Taimyr-Halbinsel entdecktes Tier, am Ufer eines bis dahin unbenannten Flusses, dem man den Namen Mammutfluß gegeben hat. Er ist ein Nebenfluß des Schrennek. Die Datierung ergab ein sehr junges Alter von $11\,450 \pm 250$ Jahren zurück.

7. 1977 fand man im Bezirk Magadan ein recht gut erhaltenes 7–8 Monate altes Mammut-Baby, dessen Altersdatierung über 40 000 Jahre zurückführt. (Guenther 1979). Der Fund ist umfassend bearbeitet. Eine Publikation wurde von der Akademie der Wissenschaften in Leningrad herausgegeben.

Die Zeit zwischen 40 000 und 30 000 Jahren stellen die Autoren Heintz und Garutt in das Karginsk-Interstadial, während das Mammut von der Taimyr-Halbinsel ungefähr in die Zeit des Alleröd einzuordnen ist. Somit dürfte dieses Tier am Ende des Vorkommens der Mammute gelebt haben, da diese die jüngere Dryaszeit wohl nicht überlebt haben. Alle Gewebeproben bezeugen also ein Alter aus dem zweiten Abschnitt der Weichsel-Kaltzeit bis zu einer frühen Phase des Postglazials.

Bei den in Moskau und Leningrad untersuchten Zähnen sind auf den Etiketts meist zwar die Fundstellen genannt, doch fehlen Hinweise auf die Fundschichten. Wenn jedoch auch einige Zähne, vor allem solche mit einem hohen Längen-Lamellen-Quotienten, aus älteren Schichten stammen mögen, kann man doch annehmen, daß die überwiegende Zahl jungpleistozänen Alters ist.

Sowohl in Moskau wie in Leningrad befinden sich Molaren, die durch ihre geringe Größe und den niedrigen Längen-Lamellen-Quotienten auffallen. Man muß sie zu den Diminutivformen stellen. Heintz und Garutt (1965) weisen auf Änderungen der Längen der Vorderfüße der Mammute hin, deren absolute Altersdatierung bestimmt worden war. Dabei zeigte es sich, daß die Tiere vor 40 000 Jahren Beinlängen

von 155 – 175 cm hatten, die Elefanten zwischen 37 000 und 34 000 Jahren solche von mehr als 200 cm aufwiesen, während das in die Allerödzeit einzuordnende Tier mit ± 175 cm wieder kürzere Beine hatte. Die Tiere waren also zunächst kleiner, wurden dann größer und später wieder kleiner. Die Autoren nehmen an, daß die großen Elefanten während eines Interstadials besonders günstige Lebensbedingungen hatten.

In Moskau und Leningrad konnte ich insgesamt 124 Backenzähne aus Sibirien untersuchen.

2. 2 Mammutfunde aus Alaska

Der Weg von Sibirien nach Alaska über die heutige Beringstraße bot den Wanderungen der Säugetiere während der Kaltphasen des Eiszeitalters keine Schwierigkeit. Die Wassertiefen liegen hier bei 40 m, maximal wenig über 50 m (Abb. 2). Wenn also während der Glazialzeiten der Meeresspiegel um 100 m und zeitweise auch noch mehr, abgesunken war, gab es zwischen Asien und Amerika eine Landbrücke, die von Elefanten, Rentieren, Bisonten, Hirschen, Pferden, Bibern und vielen anderen Tieren benutzt

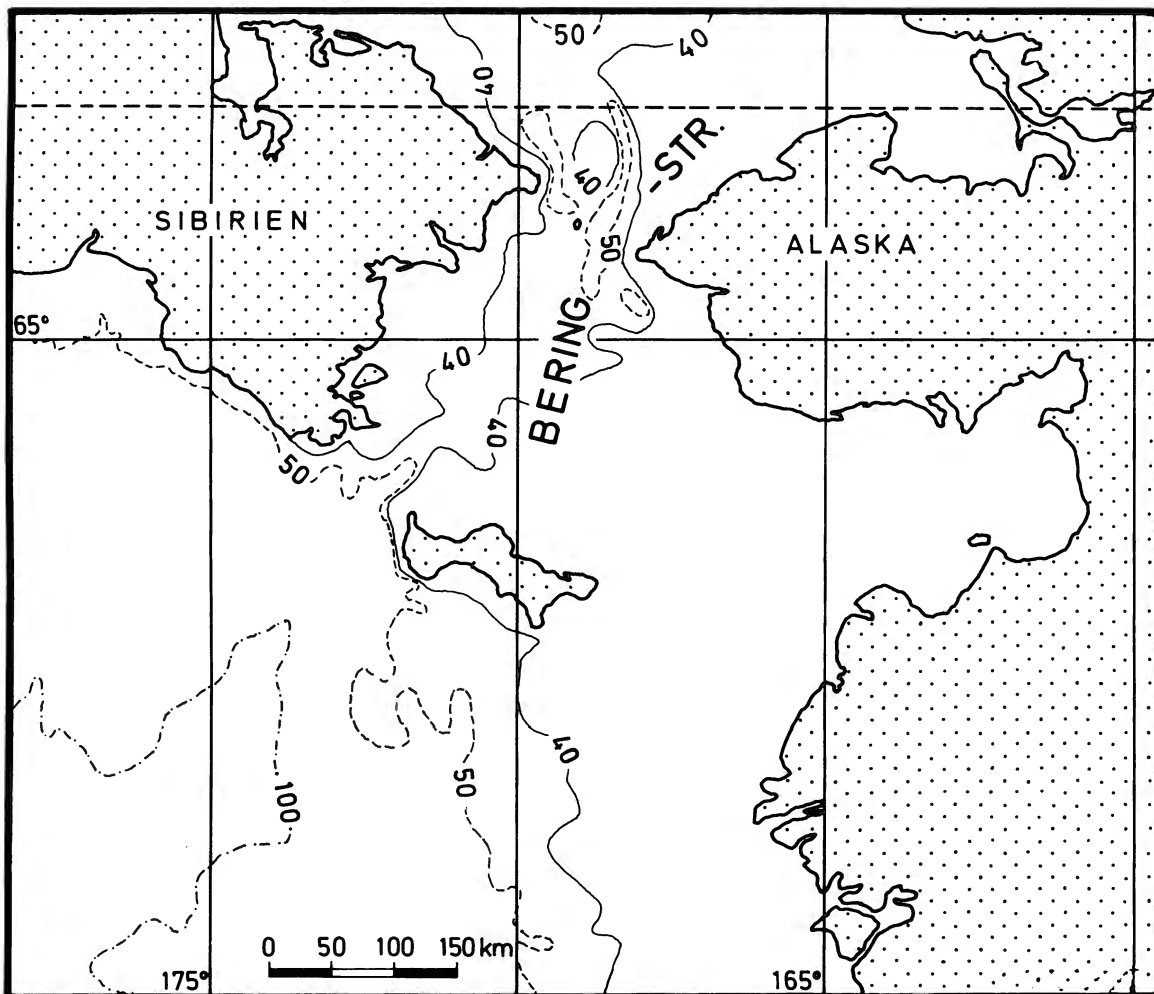


Abb. 2. Karte der Beringstraße mit Angaben der Meerestiefen.

wurde. Wie in Sibirien hat man auch in Alaska nicht nur Knochen und Zähne von Mammuten gefunden, sondern auch in Permafrostböden erhaltene Weichteile der Tiere (Abb. 1).

Die Elefantenüberreste von Alaska wurden durch meine frühere Mitarbeiterin Dr. H. Mai untersucht. Sie befanden sich in dem Museum der Universität Fairbanks, einige auch in Privatbesitz. Auch hier fehlten die Etiketts mit genaueren Angaben zu den Fundschichten, doch scheint ein wesentlicher Teil der Reste aus Uferböschungen von Flüssen ausgewaschen worden zu sein. Man kann annehmen, daß diese Fossilien nicht sehr tief unter der Erdoberfläche gelegen haben.

Die Erhaltung der Backenzähne ist verschieden. Einige Funde sind stark abgerollt und das Deckzement fehlt. Sie wurden wohl durch einen früheren Fluß umgelagert. Bei der Mehrzahl der Zähne ist jedoch das Deckzement erhalten, obschon es häufig sehr brüchig ist. Einige Stücke sind nicht präpariert, andere sehr stark gelackt. Zumeist sind nur Bruchstücke der Backenzähne überliefert, was die Vermessung und Bestimmung wesentlich erschwert. Neben ganz oder nur zum Teil überlieferten Einzelzähnen sind auch Schädelteile und vollständige Unterkiefer von verschiedenen alten Tieren gefunden worden.

Es erweckt den Anschein als seien die Elefantenzähne des *primigenius*-Typs etwas besser erhalten, das heißt weniger abgerollt als die Zähne der primitiveren Proboscider mit höheren Werten des Längen-Lamellen-Quotienten. Doch sollte man daraus keine weitreichenden Schlüsse ziehen, da Fundumstände und die geologische Situation der Fundstelle den Erhaltungszustand in erster Linie bedingen, sicher mehr als das stratigraphische Alter. Eine weitere Verwitterung scheint die Folge einer langjährigen Lagerung in einem Schuppen zu sein. Vor allem das Deckzement wird bei völliger Austrocknung, nachdem es vorher sehr lange Zeit in feuchtem Gestein gelegen hat, in nicht präpariertem Zustande meist bröckelig.

Die Mehrzahl der Backenzähne zeichnet sich durch eine besonders starke Abrasion aus und mehrfach sind an der distalen Seite 30 – 50 mm der Zähne völlig niedergekauft. Übrig geblieben ist dann nur ein Dentinplanum. Den extremsten Abrieb zeigen zwei dritte Unterkiefermolaren, die noch in der Mandibula stecken. Die Pulpen sind sowohl distal wie proximal mit Zement ausgefüllt und von der ursprünglichen Länge von vielleicht 300 mm sind nur noch 91 mm vorhanden, und von der früheren Breite von vielleicht 100 mm lediglich noch 54 mm. Die Lamellen sind weitgehend abradert und lediglich Reste des wurzelnahen Schmelzes sind noch zu erkennen. Befänden sich die Zahnstumpen nicht noch im Unterkiefer, würde man sie für ausgeworfene Reste halten. Entweder war das Tier bei optimaler Ernährung sehr alt geworden oder die Molaren wurden besonders schnell abgenützt, vielleicht durch reichlich Sand und Lößstaub im Futter. Mit solchen Zähnen konnte das Tier seinen Nahrungsbedarf nicht mehr ausreichend decken.

Löse gibt es in Alaska zum Teil reichlich. Sie erreichen Schichtmächtigkeiten bis 80 m; etwa 2 m überdecken große Flächen. Unter Waldbedeckung ist der Löß grau, ein nicht zu stark verbraunter, fleckiger Horizont. Dickere Lößschichten werden durch mehrere Bodenhorizonte, oft mit Pflanzenresten, unterteilt. Die rezente Bodenbildung, eine leichte Verbraunung, hat an Hanglagen eine Dicke von 40-50 cm, ist in Tallagen jedoch meist wesentlich dicker. Die Intensität der rezenten Bodenbildung ist nicht so groß, wie in humiden Klimabereichen. Der Niederschlag in Alaska schwankt um 250 mm je Jahr, was in niedrigeren Breiten bereits zur Bildung von Halbwüsten führt.

21 untersuchte Backenzähne verteilen sich auf folgende Dentitionsstufen:

M^3	= 8 Molaren;	M_3	= 2 Molaren;
M^2	= 4 Molaren;	M_2	= 1 Molar;
M^1	= 1 Molar;	M_1	= 1 Molar;
mm^3	= 2 Zähne;	mm_3	= 1 Zahn;
mm^2	= 1 Zahn;		

Diese Altersverteilung entspricht einer natürlichen Thanatocoenose, doch fällt das starke Vorherrschen der 2. und 3. Oberkiefermolaren auf. Hier hat offenbar eine Auslese stattgefunden; bei anderen entsprechenden Fundstellen treten die Unterkiefermolaren selten derart stark zurück.

Reste von Mastodonten sind in Alaska keine Seltenheit. Zähne dieser Tier finden sich immer wieder und sind allgemein bekannt.

2.3 Die Fossilagerstätte der Rancho la Brea

Eine überaus fossilreiche Fundstelle liegt in Kalifornien in der Stadt Los Angeles. Sie wird mit Rancho la Brea bezeichnet. Die erstaunliche Anreicherung von Skeletten pleistozäner Tiere kam dadurch zustande, daß hier Asphalt-Sümpfe entstanden waren, die als Tierfallen dienten und wo in petroleumhaltigem Gestein sich ihre Reste vorzüglich erhielten. Mehr als 200 verschiedene Tier- und Pflanzenarten ermöglichen eine Rekonstruktion des Lebensbildes aus der Zeit des jüngsten Pleistozäns, der Wisconsin-Kaltzeit.

Die obersten Gesteinsschichten des Fundgebietes bestehen aus pleistozänen, im ganzen horizontal liegenden, Mergeln und Sanden, die zu wesentlichen Teilen öldurchtränkt sind (Stock 1965). Süßwassermuscheln bezeugen, daß es sich um terrestre Ablagerungen handelt, die erst sekundär Erdöl aufgenommen hatten. In der Tiefe von einigen Metern folgt eine Diskordanz, unter welcher Sande und Mergel liegen. Auch diese Schichten gehören zunächst noch in die Zeit des Pleistozäns; die tektonische Phase, welche die Diskordanz verursachte, liegt also ebenfalls im Pleistozän. Unter den Ablagerungen dieser Zeit folgen vorwiegend marine, aber auch einige brakische und terrestre Mergel und Sande, stellenweise mit Geröllen. Sie werden verschieden alten Zeiten des Tertiärs zugegliedert. Einige dieser Lagen enthalten Erdöl, das an Spalten und durchlässigen Schichten aufgestiegen und zum Teil in die pleistozänen Schichten eingedrungen war oder auch sich an der Erdoberfläche in Senken gesammelt hatte. Es entstanden große und kleine Erdölsümpfe, mit Tiefen von 5 – 7 m, maximal etwa 10 m. Es mag sein, daß mitunter auch Gas- und Erdöl-Explosionen Röhren bildeten, die sich dann mit unterschiedlich weichem Asphaltmaterial füllten (Stock 1965).

Das Klima, das in der Zeit herrschte, als die Tiere in die Erdölsümpfe gerieten, war nicht ganz unähnlich dem heutigen, vielleicht etwas kontinentaler und wohl auch feuchter, wie sich aus der Flora schließen läßt. Ein üppiger Pflanzenwuchs stellte den herbivoren Säugern ausreichend Nahrung zur Verfügung.

Es ist nicht schwierig zu erklären, wie die große Ansammlung von Tierleichen zustande kam. Wenn ein Tier, vielleicht ein Pflanzenfresser, in einen der Sümpfe geriet und sich zu befreien suchte, wohl oft unter Klagerufen, glaubten fleischfressende Vögel und Raubtiere hier eine leicht zu erlangende Beute vorzufinden und gerieten nun auch in den Modder, aus dem es kaum ein Entrinnen gab. Die weit überwiegende Zahl von Tierresten stammt daher von Raubtieren, nach Stock (1965) etwa 90 %.

Das starke Überwiegen von Carnivoren ist für eine Fossilagerstätte eine große Seltenheit. Am häufigsten sind Caniden, mit etwa 57 %, ferner die katzenartigen mit etwa 40 %. Der Rest fällt auf Mustelliden und Bären.

Bei den Pflanzenfressern kommen die Boviden an erster Stelle, es folgen die Riesenfaultiere, dann die Kamele, die Antilocapriden, die Elefanten und Hirsche; zuletzt kommen die Peccaris und die Tapire. Kleine Rodentiere und Insektivoren sind selten, vielleicht hat die Asphaltoberfläche sie zumeist gerade noch getragen.

Von besonderem Interesse sind die Säbelzahn tiger (*Smilodon californicus* BOVARD), Tiere von der Größe der afrikanischen Löwen, jedoch mit kürzeren und schwächeren Hintergliedmaßen und besonders kräftigen Vorderfüßen. Die stärksten Unterschiede zwischen den beiden Katzenarten gibt es in der Bildung der Schädel und der Gebisse. Vor allem fallen die überlangen, dolchartigen Canini von *Smilodon* auf, die dem Tier einen wilden, gefährlichen Charakter verliehen. Sie sind so lang, daß sie bei geschlossenem Unterkiefer weit über diesen hinausragen. Die schwächeren Unterkiefer besitzen ein

Spezialgelenk, das eine besonders starke Öffnung des Maules ermöglichte, eine Notwendigkeit bei den überlangen Canini des Oberkiefers. Die Gesamtzahl der *Smilodon*-Individuen, die in den Asphalt Sümpfen nachgewiesen wurden, wird mit etwa 3 000 angegeben.

Unter den Proboscidiern ist auch *Mastodon* nachgewiesen (*Mastodon americanus* KORR.). Die Tiere fanden sich in Amerika von Alaska bis Mexiko und von Neu-England bis Kalifornien. Sie waren etwas kleiner als die wirklichen Elefanten und erreichten eine Schulterhöhe von knapp 2,00 m, dazu besaßen sie eine Reihe von primitiven Merkmalen. Ein im County-Museum von Los Angeles aufgestelltes Tier hat eine Schulterhöhe von 1,90 m. Die Defensen sind etwas abgebogen, aber nicht so stark geschwungen wie bei den gleichzeitig lebenden Elefanten der Mammutreihe. Bei diesen ist *Mammuthus columbi* weitaus am häufigsten vertreten, es fanden sich aber auch *Mammuthus imperator* LEIDY und *Mammuthus primigenius* BLUMENBACH.

Da in den Originalarbeiten bei der Zuordnung zu den einzelnen Elefantenarten zumeist eine ausreichende Beschreibung fehlt und oft auch die einzelnen Arten nicht genügend gegeneinander abgegrenzt sind und auch die Merkmale, auf Grund deren eine Art benannt wird, in ihren Variationsbreiten nicht erfaßt werden, herrscht bei der Zuordnung zu den einzelnen Arten häufig eine gewisse Willkür. Zwischen dem amerikanischen *Mammuthus imperator* und dem europäischen *Archidiskodon meridionalis* gibt es einige Ähnlichkeiten, vor allem in der Lamellenformel und dem Längen-Lamellen-Quotienten, daneben aber auch deutliche Unterschiede, vor allem in der Ausbildung der Lamellen. Eine sehr nahe Verwandtschaft zwischen den beiden Arten scheint nicht ohne weiteres gegeben.

Zwischen dem europäischen *Parelephas trogontherii* und dem amerikanischen *Mammuthus columbi* bestehen in der Ausbildung der Lamellen erhebliche Ähnlichkeiten. Die beiden Arten stimmen überein in der Schmelzstärke, der Fältelung des Schmelzes, der Zahnlänge und den wichtigen Merkmalen des Längen-Lamellen-Quotienten sowie der Anzahl der Lamellen, dies bei den 1. 2. und 3. Molaren, von denen mir zur Beurteilung ausreichend Material zur Verfügung stand. Unterschiede bestehen vor allem in der Zahnhöhe. Während *Mammuthus columbi* bei den 1. Molaren noch ähnliche Höhenmaße aufweist wie *Parelephas trogontherii*, sind bereits die 2. Molaren und vor allem die 3. Molaren bei *Mammuthus columbi* zumeist wesentlich höher als bei *Parelephas trogontherii*. Das Höherwerden der Molaren bedeutet, daß sich das Tier auf einen stärkeren Grad der Abkautung einstellte, was vielleicht notwendig war, wenn eine Nahrung zur Verfügung stand, welche die Abrasion besonders begünstigte.

Bereits bei einer Untersuchung der mexikanischen Elefanten (Guenther 1973) wurde versucht die einzelnen Elefantenarten vor allem durch variationsstatistische Vergleiche gegeneinander abzugrenzen. Hierauf wird später eingegangen werden.

2.4. Die Mammut-Kümmerformen von den Inseln Santa Rosa und San Miguel

Vor der kalifornischen Küste, etwa 120 km westlich von Los Angeles, und nicht zu weit entfernt von Santa Barbara liegen im Stillen Ozean mehrere Inseln, die als Santa Barbara Islands oder auch als Channel Islands zusammengefaßt werden. Auf zweien derselben, auf Santa Rosa und San Miguel, hat man die Reste von Elefanten gefunden und zwar einmal von einem normalwüchsigen Tier, das zu *Mammuthus columbi* zu stellen ist und zum anderen von Zwergformen, die als eigene Art, mit der Benennung *Mammuthus exilis* (STOCK und FURLONG) von *Mammuthus columbi* abgetrennt wurden, von dem sie zweifellos abstammen. (Lat. *exilis* heißt: kümmerlich, schwächlich).

Hier stellt sich zunächst die Frage, wie kamen die Tiere auf die Inseln? Sind sie hinübergeschwommen oder gab es einmal eine Landbrücke zum Festland? Die beiden Inseln mit den Elefantenresten liegen etwa 50 km vom Kontinent entfernt und das Meer im Santa Barbara Channel erreicht Tiefen von 500 bis

600 m (Abb. 3). Ostwärts von Santa Rosa liegt eine weitere noch etwas größere Insel, Santa Cruz. Die Meeresböden zwischen den drei Inseln erreichen Tiefen von 25–35 m, waren also zur Zeit der Wisconsin-Vereisung oder auch von früheren Kaltzeiten, als die Meeresspiegel um 100 m und mehr absanken, trocken gefallen, sodaß die drei Inseln zu einer einzigen großen Insel vereinigt waren. Da auch Teile der heutigen Meeresböden damals trocken lagen, war die Insel beträchtlich groß. Orr (1967) hat ihr den Namen „Santarosae“ gegeben. Die große Insel war während der Kaltzeiten nur noch durch einen schmalen, weniger als 10 km breiten (Johnson 1978 spricht von 6,5 km), Meeresarm vom Festland getrennt. Dieser hat heute Meerestiefen von 200–250 m, sodaß er auch während der Kaltzeiten nicht trocken fiel.

Bei einem tektonisch derart aktiven Gebiet, wie es dieser Teil der amerikanischen Westküste ist, läßt sich allerdings nicht völlig ausschließen, daß sich durch Hebung des Meeresbodens nicht doch einmal vorübergehend eine Landbrücke gebildet hat.

Kleinere Tiere konnten vielleicht auch einmal mit Treibholz den Meeresarm überqueren, für große Säuger kommt dies nicht in Frage. Es gibt also eine große Wahrscheinlichkeit, daß *Mammuthus columbi* den schmalen Meeresarm durchschwommen hat und seine Nachkommen auf den kleiner werdenden Inseln dann immer mehr verkümmerten.

Johnson (1978) sammelte Beobachtungen über die Schwimmfähigkeit der heutigen Proboscidier und stellte fest, daß sie ganz vorzügliche Schwimmer seien. Schwimmend benützten sie ihren Rüssel als eine Art von Schnorchel. Die Schwimgeschwindigkeit läge zwischen 0,96 und 2,70 km die Stunde.

Die Zeit, in der *Mammuthus columbi* die Inseln erreichte, ist nicht bekannt. Madden (1977) meint, dies könne in der Kansas-Zeit gewesen sein, die vielleicht der Elster-Kaltzeit Europas entspricht. Nach

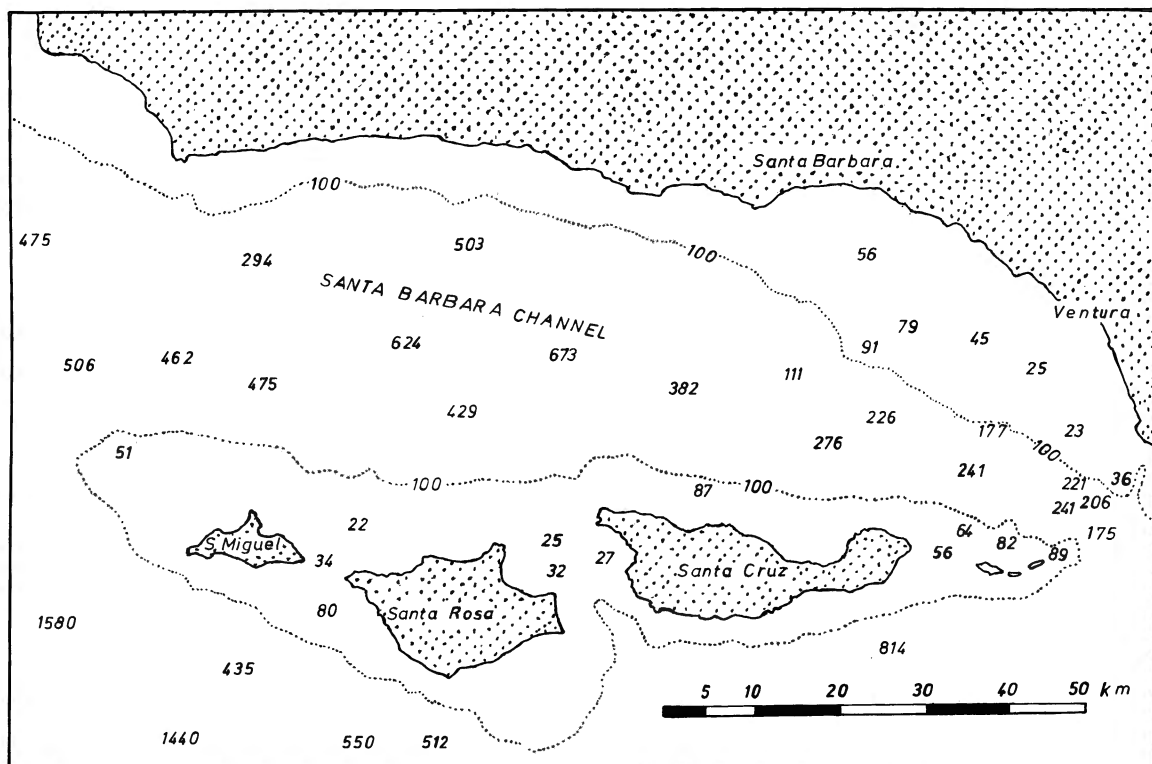


Abb. 3. Karte der Inselgruppe vor der kalifornischen Küste.

Orr (1956) geben Radio-Karbon-Datierungen für die Elefantenreste ein Alter zwischen 11 000 und 29 000 Jahren an. *Mammuthus exilis* lebte demnach in der Zeit der Rancho la Brea-Fauna, als deren untere Grenze man zumeist das Sangamon annimmt, das vielleicht der Eem-Warmzeit entspricht. Es ist also nicht ganz unwahrscheinlich, daß die Funde von *Mammuthus exilis* der Wisconsin-Kaltzeit zuzuordnen sind.

Johnson (1978) gibt eine Liste der heutigen und der fossilen Säuger der Channel Islands. Bei den ausgestorbenen Tieren nennt er *Mammuthus columbi*, sowie eine Riesenhirschmaus (*Peromyscus nesodytes*) und die Anacapa-Hirschmaus (*Peromyscus anyapahensis*). Es scheint also auch hier, wie auf Mittelmeerinseln, einen Nager gegeben zu haben, der sich durch Riesenwuchs auszeichnet hat.

2.5. Elefantenfunde aus Mexiko

Die jungpleistozänen Schichten des Hochlandes von Mexiko bestehen vielerorts aus vulkanischen Tuffen, die häufig sekundär umgelagert sind. Örtliche Einflüsse, wie vor allem die Aschen und Sande von in der Nähe liegenden kleinen Vulkanen, machen sich immer wieder geltend, sodaß bestimmte Schichten nur selten auf größere Strecken zu verfolgen sind. In einigen dieser Gebiete werden die Reste eiszeitlicher Säuger relativ häufig gefunden. Bei der Suche nach ihren Knochen und Zähnen wurden in den Jahren 1965 – 67 im Gebiet des Valsequillo-Sees, südlich der Stadt Puebla, Grabungen durchgeführt, die unter anderem auch eine gute Ausbeute an Elefantenzähnen erbrachten (Guenther 1973).

In den Sammlungen der Städte Mexiko und Puebla liegen zudem zahlreiche Reste pleistozäner Wirbeltiere, die jedoch meist nicht horizontal aufgesammelt worden sind oder es fehlen auf den Etiketts entsprechende Angaben.

Auch Reste des pleistozänen Menschen und zahlreiche menschliche Artefakte wurden gefunden, so im Valsequillo ein Werkzeug dicht neben einem Elefantenzahn. Ein menschliches Skelett stammt aus Schichten bei Tepexpan, die auch Skeletteile eines Mammut enthielten (Arellano 1946, de Terra 1946). Der Mensch lebte also gleichzeitig mit diesen Proboscidiern in Mexiko.

Die im Valsequillo ergrabene Fauna stimmt in den meisten Teilen mit der Tierwelt der Rancho la Brea überein, doch ist die Mengenverteilung der einzelnen Arten anders. In Mexiko dominieren die Pferde von denen sich sehr viele Backenzähne und auch Unterkiefer finden ließen. Diese Tiere müssen noch vor etwa 12 000 Jahren in Amerika eine große Verbreitung gehabt haben. Auch waren sie in mehrere Arten aufgespalten. Als die Spanier nach Amerika kamen, gab es auf dem Kontinent kein einziges Pferd mehr.

Ferner enthielt das Fundgut im Valsequillo die Reste von Gabelantilopen, Elefanten, Kamelen und Bisons. Oft nur mit einem einzigen Fund belegt sind verschiedene Carnivoren-Arten, Edentaten, Gravigrada und der Tapir.

Eine mittlere Fundschicht hatte das meiste fossile Material geliefert und so schien deren genaue Altersdatierungen von besonderer Bedeutung. Die in Kiel durchgeführte C 14-Datierung ergab ein Alter von $26\ 000 \pm 530$ Jahre a. Chr. n. Das Mammut von Tepexpan ist dagegen wesentlich jünger. Sein Alter führt 9 000 bis 11 000 Jahre zurück, liegt also in der Endphase der Wisconsin-Kaltzeit. Einige wenige Fundstücke aus anderen Gebieten Mexikos mögen auch älter sein.

Die Elefantenzähne aus dem Valsequillo lagen in der Regel als Einzelzähne vor. Sie waren der Verwitterung ausgesetzt gewesen, wodurch vor allem die Wurzeln verloren gingen. Vielfach waren sie verlagert worden, wobei ein Teil von ihnen zerbrach, sodaß dann lediglich Teilstücke überliefert sind. Die Umlagerung fand in weichem, tuffigem Sediment statt, sodaß die Zähne nicht abgerollt wurden. Bei einem Teil von ihnen waren durch die Abkautung bereits vordere Lammellen verloren gegangen. So sind lediglich 12 % in ihrer vollen Länge erhalten.

55 % der Tiere haben ein Alter von mehr als 35 Jahren erreicht, was den Schluß nahelegt, daß es sich um eine natürliche Sterbegemeinschaft handelt, ohne wesentliche Einwirkung von Naturkatastrophen oder durch menschliche Jagd, in welchen Fällen die jungen und ganz jungen Tiere zumeist überwiegen.

Im Museo Serdan in Puebla fanden sich mehrere Backenzähne von *Mastodon*, die zum Teil aus dem Valsequillo stammen mögen. Bei den Geländebegehungen und Grabungen in diesem Gebiet wurden jedoch keine Reste von *Mastodon* gefunden, was vielleicht damit zusammenhängen mag, daß Grabungen und Begehungen sich auf mittlere und jüngste Schichten bezogen, während die älteren Lagen nur wenig aufgeschlossen waren. Doch sprechen Funde von anderen Stellen dafür, daß *Mastodon* in Mexiko noch in der Wisconsin-Zeit gelebt hat.

Unter den wirklichen Elefanten ist *Mammuthus columbi* am häufigsten. Nur wenige Funde sind zu *Mammuthus imperator* und zu *Mammuthus primigenius* zu stellen. Eine Kümmerform, die für Mexiko neu ist, wurde bei Xilotepek durch zwei dritte Molaren belegt. Die Zähne sind derart tortuos, wie es einzigartig ist. Sie fanden im Kiefer nicht mehr ausreichend Platz, verstellten sich und deformierten so stark, daß sie zum Kauen kaum mehr zu verwenden waren. Die Mandibula war offenbar weit stärker verkleinert als die Zähne. Eine Abbildung der beiden Molaren findet sich bei Guenther (1973). Die Art wurde mit *Mammuthus primigenius* var. *mexicana* (GUENTHER) benannt.

Die Bestimmung der Backenzähne von *Mammuthus primigenius* ist zumeist nicht schwierig, da diese Art sich durch die große Anzahl von Lamellen deutlich von anderen Arten unterscheidet. Auch ist die Lamellendichte ganz wesentlich größer als bei *Mammuthus columbi* oder gar *Mammuthus imperator* und damit der Längen-Lamellen-Quotient ganz besonders klein. In den verschiedenen Werten gleichen die amerikanischen den europäischen Mammuten. Ein Unterschied besteht darin, daß sowohl in Mexiko, wie bei der Fundstelle Rancho la Brea, einige ganz besonders große dritte Molaren dieser Elefantenart gefunden wurden, wie sie in Europa ganz selten sind.

Schwieriger ist die Trennung der Molaren von *Mammuthus columbi* und *Mammuthus imperator*. Leidy begründet *Mammuthus imperator* auf einen fragmentären Zahn. Falconer hielt die Art für fraglich, Pohlig erkannte sie an. Mehrfach wurden stark niedergekaute Molaren – vor allem des Unterkiefers – zu *Mammuthus imperator* gestellt oder aber die Zähne von besonders großen Tieren, also wahrscheinlich von Elefantenbullen.

Folgende Merkmale sind für *Mammuthus imperator* typisch und ermöglichen eine Abtrennung von *Mammuthus columbi*:

1. Die Zahnkronen der 3. Molaren von *Mam. imperator* sind niedriger als diejenigen von *Mam. columbi*.
2. Die dritten Molaren von *Mam. imperator* sind besonders breit. Hierdurch ist der Längen-Breiten-Quotient gering.
3. Die Anzahl der Lamellen, welche die dritten Molaren von *Mam. imperator* zusammensetzen, ist geringer als bei *Mam. columbi*.
4. Die Lamellen sind bei *Mam. imperator* besonders dick, oft ist auch das Zwischenzement breiter ausgebildet als bei *Mam. columbi* und bei *Parelephas trogontherii*.
5. Hierdurch errechnet sich für *Mam. imperator* ein besonders hoher Wert des Längen-Lamellen-Quotienten. Dritte Molaren mit einem LLQ, der größer ist als 19 stellt man zu *Mam. imperator*. Ist der Wert kleiner als 18 nimmt man den Molaren zu *Mam. columbi*.
6. Der mittlere Wert des LLQ ist bei den dritten Molaren von *Mam. imperator* größer als bei den jüngsten *Archidiskodon meridionalis*-Zähnen.
7. Die Schmelzstärke ist bei *Mam. imperator* wesentlich größer als bei *Mam. columbi*.

Alle diese Merkmale sind bei den dritten Molaren am deutlichsten ausgebildet. Schon bei den zweiten Molaren sind sie wesentlich geringer und bei den ersten Molaren verschwindet ein Teil von ihnen. Bei

den früheren Dentitionsstufen wird man die Artbestimmung am besten mit Hilfe der Lamellenzahl, des Längen-Quotienten und der Schmelzstärke treffen.

Tabelle 1 zeigt mittlere Werte der zweiten und dritten Molaren von mexikanischen Elefanten für *Mam. imperator*, *Mam. columbi* und *Mam. primigenius*. Es ist jedoch zu berücksichtigen, daß die einzelnen Merkmale eine erhebliche Variationsbreite haben, so daß mittlere Werte lediglich eine nicht sehr exakte Orientierung ermöglichen.

Tabelle 1

Mittlere Werte der wichtigsten Zählungen, Messungen und Quotienten der Molaren von mexikanischen Elefanten

	<i>Mam. imperator</i>		<i>Mam. columbi</i>		<i>M. primig.</i> M3
	M3	M2	M3	M2	
Maximum d. Lamellenformeln zwischen	13 – 14	–	15 – 16	11 – 14	22 – 24
Länge	310	230	287	236	342
Breite	105	85	99	85	99
Höhe	171	140	192	148	250
LBQ	– 2,8	– 2,6	3,00	2,6	3,2
LLQ	20,7	17,9	15,5	14,2	12,8 – 13,1
Form	relativ niedrig		relativ hoch und nicht besonders lang		besonders hoch und lang
Schmelzstärke	3,1	2,2	2,6	2,0	2,4

Ferner werden in der Tabelle Ober- und Unterkieferzähne zusammengefaßt, obschon sich diese in einigen Werten nicht unwesentlich voneinander unterscheiden. Zudem sind die genannten Maße und Quotienten in ihrer Zuverlässigkeit abhängig von der Anzahl der jeweils zur Verfügung stehenden Molaren, die bei den einzelnen Zahnarten verschieden groß ist. Für die dritten Molaren stehen in der Regel weit mehr Zähne zur Verfügung als für die zweiten oder gar ersten Molaren. Milchmolaren sind Seltenheiten.

Das Diagramm Abb. 9 zeigt die Breitenwerte und die Längen-Lamellen-Quotienten einer Anzahl von mexikanischen Elefantenmolaren, die mit wenigen Ausnahmen im Valsequillo gefunden wurden. Hierbei wurde der Versuch gemacht, die drei Elefantenarten zu trennen. Das unterste Feld, das sich durch die höchsten LLQ-Werte auszeichnet, enthält Backenzähne von *Mammuthus imperator*. Die Breitenwerte liegen im Mittel auch etwas höher als bei *Mammuthus columbi*, doch überdecken sich die Schwankungsdifferenzen zu wesentlichen Teilen. *Mammuthus columbi* nimmt die beiden mittleren Felder ein. Die Aufteilung in zwei verschiedene Gruppen könnte vielleicht mit der Aufgliederung in männliche Tiere mit einem höheren LLQ und weibliche Tiere mit einem niedrigeren LLQ zusammenhängen. Das oberste Feld enthält einige Backenzähne von *Mammuthus primigenius*.

Auf der linken Seite der Abbildung ist die Trennung der europäischen Elefantenarten aus der Mammutreie nach den Längen-Lamellen-Quotienten eingezeichnet. Hier wird verständlich warum einige amerikanische Bearbeiter, z. B. Osborn, die verschiedenen Elefantenarten in folgender Weise zusammenstellen:

Mammuthus imperator = *Archidiskodon*

Mammuthus columbi = *Parelephas*

Mammuthus primigenius = *Mammuthus primigenius*

3. Die Untersuchung der Elefantenbackenzähne

Für die genaue Untersuchung eines fossilen Restes genügt die Beschreibung und Angabe einiger Meßwerte nicht, vielmehr sind die Merkmale statistisch abzugrenzen und mit entsprechenden, in gleicher Weise bearbeiteten Funden, zu vergleichen. Entscheidend ist in den meisten Fällen die Variationsbreite bestimmter Merkmale und die Errechnung eines mittleren Wertes von einer möglichst großen Anzahl von Vergleichsobjekten. Erst wenn in dieser Weise eine Abgrenzung ermöglicht werden kann, ist die Zugliederung zu einer bestimmten Art sinnvoll. In nur einem Teil von säugetierpaläontologischen Arbeiten kann so vorgegangen werden, da oft die notwendige Menge von Funden fehlt.

In europäischen und amerikanischen Sammlungen liegen große Mengen von Backenzähnen der eiszeitlichen Elefanten, von denen nur ein kleiner Teil nach den hier angesprochenen Methoden untersucht worden ist.

Bei den im Folgenden besprochenen Backenzähnen kamen Meßmethoden zur Anwendung, die bereits bei der Untersuchung von anderen Faunen verwendet wurden. (Guenther 1969, 1971, 1973, 1977, 1978, 1981, 1984). Bei den Bearbeitungen wurden weit mehr Messungen und Beobachtungen durchgeführt und überprüft, als im Folgenden genannt werden.

Zunächst war der Erhaltungszustand festzulegen, ob das Deckzement noch vorhanden war, ob Zahnteile durch Abbrechen verloren gegangen waren, wie weit ein Zahn abgekaut war und ob sich Spuren einer Abrollung erkennen ließen. Dann war festzustellen, wieviele Lamellen vorhanden waren und ob bei fehlenden Lamellen sich die volle Lamellenzahl noch abschätzen ließ. In vielen Fällen war es schon möglich, nach der Lamellenzahl einen Zahn seiner Dentitionsstufe zuzuordnen. Dann waren Länge, Breite und Höhe zu messen. Aus diesen Werten ergibt es sich, ob man es mit einer Kümmerform zu tun hat. Wenn der Gesamtlänge nur wenig fehlte, war es oft möglich, das volle Längenmaß abzuschätzen. Bei den Elefantenmolaren stehen zumeist 2 oder 3, selten mehr Lamellen auf der Vorderwurzel oder den Vorderwurzeln. Diese ist von den dahinter ausgebildeten Wurzeln auf der Wurzelseite durch einen deutlichen Einschnitt, eine Zäsur, abgetrennt. Schon bei einem verhältnismäßig frühen Abkautstadium bricht bei den dritten Molaren die Vorderwurzel, mit dem darauf stehenden Zahnrest, ab. In solchen Fällen ist es meist möglich die ursprüngliche Gesamtlänge abzuschätzen.

Die maximale Breite läßt sich oft auch an einem Bruchstück bestimmen, doch ist hierbei zu prüfen, ob das Deckzement, das auf beiden Seiten zusammen etwa 4 – 12 mm betragen mag, noch vorhanden ist. Deckzement wird auf einem Zahn noch abgelagert, wenn er schon in Kaufunktion ist, er wächst also noch während der Abrasion. Verschiedene Autoren messen die Zahnbreite an der Kaufläche, da sie so das Deckzement ausschließen können, doch entspricht die Breite der Kaufläche sehr oft nicht der Maximalbreite eines Zahnes, die in unterschiedlicher Entfernung vom Wurzelansatz liegt.

Die Bestimmung der maximalen Zahnhöhe ist nur in wenigen Fällen möglich, da sie bereits bei einer mittelstarken Abrasion nicht mehr erhalten ist. Das gleiche gilt für die Untersuchung der Zahnwurzeln, die nur in seltenen Fällen erhalten sind.

Zwischen den Lamellen wird Zement, das sogenannte Zwischenzement, abgelagert. Das Verhältnis von Lamellendicke zur Dicke des Zwischenzements läßt sich auf der Kaufläche ermitteln. Es verändert sich im Verlaufe der Abkautung. Um dieses Verhältnis zu erfassen wurde ein Lamellen-Zwischenzement-Quotient (LZQ) vorgeschlagen (Guenther 1973). Er errechnet sich aus:

$$\text{LZQ} = \frac{\text{mittlere Dicke der Schmelzlamellen}}{\text{mittlere Dicke des Zwischenzements}}$$

Zu seiner Festlegung wird zunächst auf der Kaufläche eine möglichst lange Strecke abgegriffen, so weit wie die Lamellen gut zu erkennen sind und nicht bis in die Nähe des Wurzelansatzes abradiert sind.

Auf dieser Strecke wird dann in der Mitte und auf beiden Seiten der Abschnitt, der jeweils auf Lamellen und auf Zwischenzement fällt, gemessen. In der Mitte sind die Lamellen häufig zu Ungunsten des Zwischenzements besonders dick. Ist der Zahn in der Längsrichtung gebogen, haben die beiden Seiten unterschiedliche Werte. Aus den drei Messungen ist ein mittlerer Wert zu bilden. Errechnet sich ein Quotient von 1 sind die Summe der Lamellenabschnitte und die Summe der Zwischenzementwerte gleich groß. Ist der Quotient größer als 1 nimmt der Lamellenteil einen größeren Abschnitt ein.

Der Schmelz der Lamellen bildet auf der Kaufläche die sogenannten Schmelzfiguren, die vor allem zur Unterscheidung von Waldelefant und Mammut wichtig sind. Bei *Palaeoloxodon antiquus* sind sie rhombisch und bei den Backenzähnen der Elefanten aus der Mammutreihe schmaler oder breiter bandförmig.

Die Stärke der Abkautung läßt sich bei einiger Kenntnis der Elefantenbackenzähne meist abschätzen. Sie ist wichtig für die Bestimmung des Lebensalters eines Tieres, wobei aus der Eingliederung des Zahnes in die Dentitionsreihe und dem Abrasionsgrad ein Schluß auf das individuelle Alter möglich ist.

Als Rechenwert hat der Längen-Lamellen-Quotient eine besondere Bedeutung. Er nimmt von *Archidiskodon meridionalis* über *Parelephas trogontherii* zu *Mammuthus primigenius* deutlich ab. Die Anzahl der Lamellen ist dabei das konstantere Merkmal, die Zahnlänge ist oft stärkeren Unterschieden unterworfen. Wenn bei einem großen Tier auch die Zahnlänge besonders groß ist, hat der LLQ einen höheren Wert als bei einem kleineren Zahn, mit derselben Lamellenanzahl. Dies hat zur Folge, daß die Zähne von großen Tieren, vielleicht von Elefantenbullen, primitiver erscheinen als die Zähne von kleineren Tieren, zumeist Kühen. Diminutive und vor allem Zwergelfanten haben in der Regel zumeist besonders niedere Werte des LLQ, sofern bei der Verzweigung nicht die Lamellenanzahl reduziert wurde.

3.1. Die Zahnlänge

Die maximale Länge eines Zahnes entspricht dem Abstand des proximalen vom distalen Ende und wird gemessen vom vorderen Ende des distalen zum hinteren Ende des proximalen Talons. Die Messung setzt voraus, daß sämtliche Lamellen, einschließlich der beiden Talone vorhanden sind. Es ist also darauf zu achten, daß auch der vordere Talon noch ganz erhalten ist und an der proximalen Zahnseite bereits alle Lamellen, einschließlich des Talons mit dem Zahn verbunden sind. In einem frühen Stadium des Zahnnachschubs sind – vor allem bei den 3. Molaren – häufig Lamellen mit dem übrigen Zahn noch nicht verkittet und fehlen dann.

Das Messen der Längen der Oberkieferzähne kann in der Regel senkrecht zu den Lamellen durchgeführt werden. Unterkieferzähne sind jedoch in vertikaler (von oben nach unten), wie rechts-links-Richtung gebogen. Ist die Krümmung nicht zu stark, kann man die Länge mit der Schieblehre abtasten. Stark gebogene Zahnkronen sind, nach einer von W. Garutt vorgeschlagenen Methode, besser mit einem Draht zu messen, der sich entsprechend der Kronenkrümmung biegen läßt. Er ist senkrecht zu den Lamellen anzulegen.

Bei Zähnen, die noch in der Alveole stecken, ist eine genaue Längenmessung erschwert oder auch unmöglich. Fehlen dem proximalen Zahnende Lamellen, wird dies durch eine horizontalen Strich (Minuszeichen) hinter dem Längenmaß angezeigt, fehlen dem distalen Zahnende Lamellen, wird das Zeichen vor die Zahl gesetzt (siehe Tabelle 7, 8, 9 u. 10). Auf den Tabellen (2, 3, 4, 5) sind die mittleren Werte von Länge, Breite, Höhe und Lamellenzahl, sowie des größten und des kleinsten gemessenen Wertes – der Schwankungsbreite – angeführt. Zu den Diagrammen wurden die Längenmaße der verschiedenen Fundstellen in Prozente umgerechnet. Es liegt auf der Hand, daß die jeweilige Kurve mit der Anzahl der verwendeten Werte an Zuverlässigkeit gewinnt (Abb. 4). Liegen von Fundstellen nur wenige Messungen vor, kommt den einzelnen mittleren Werten ein viel zu hoher Prozentsatz zu, was auch auf den Diagrammen deutlich wird.

Tabelle 2

Schwankungsdifferenzen und mittlere Werte der Zahn­längen der Elefantenmolaren von 5 Fundgebieten

	Sibirien		Alaska		Rancho la Brea		Santa Rosae		Mexiko	
	Schwankung	mittl.	Schwankung	mittl.	Schwankung	mittl.	Schwankung	mittl.	Schwankung	mittl.
M ³	217 – 334	235	265 – 350	297	320 – 340	328	237 – 240	238	237 – 370	294
M ₃	220 – 288	261	280 – 304	292	305 – 340	327	209 – 243	231	283 – 331	306
M ²	160 – 230	191	183 – 187	185	254 – 260	257	173 – 199	186	–	245
M ₂	187 – 223	201	–	–	220 – 295	257	–	–	190 – 303	234
M ¹	115 – 140	131	–	130	–	–	–	–	–	–
M ₁	113 – 140	128	–	–	200 – 300	235	–	–	185 – 186	185

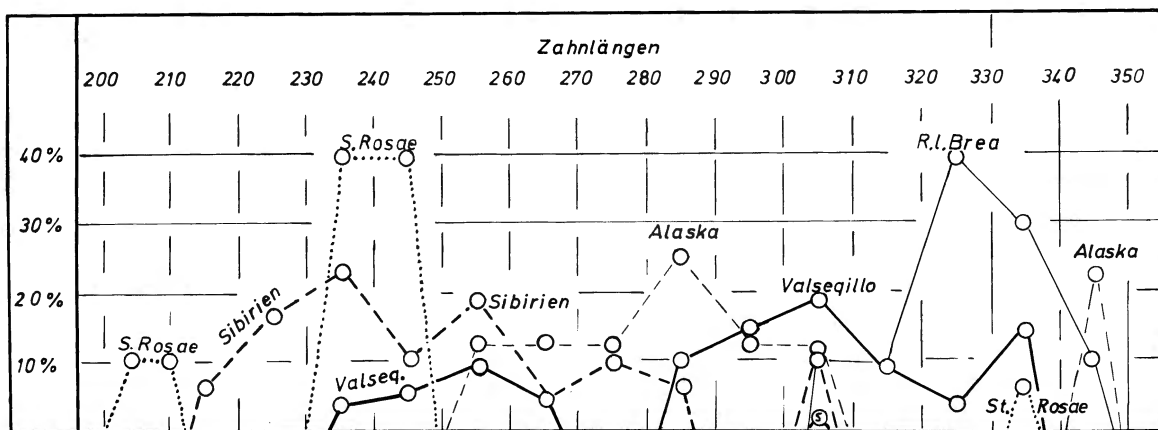


Abb. 4. Normalverteilungskurven der Zahn­längen der 3. Molaren, je Fundgebiet auf Prozente gerechnet.

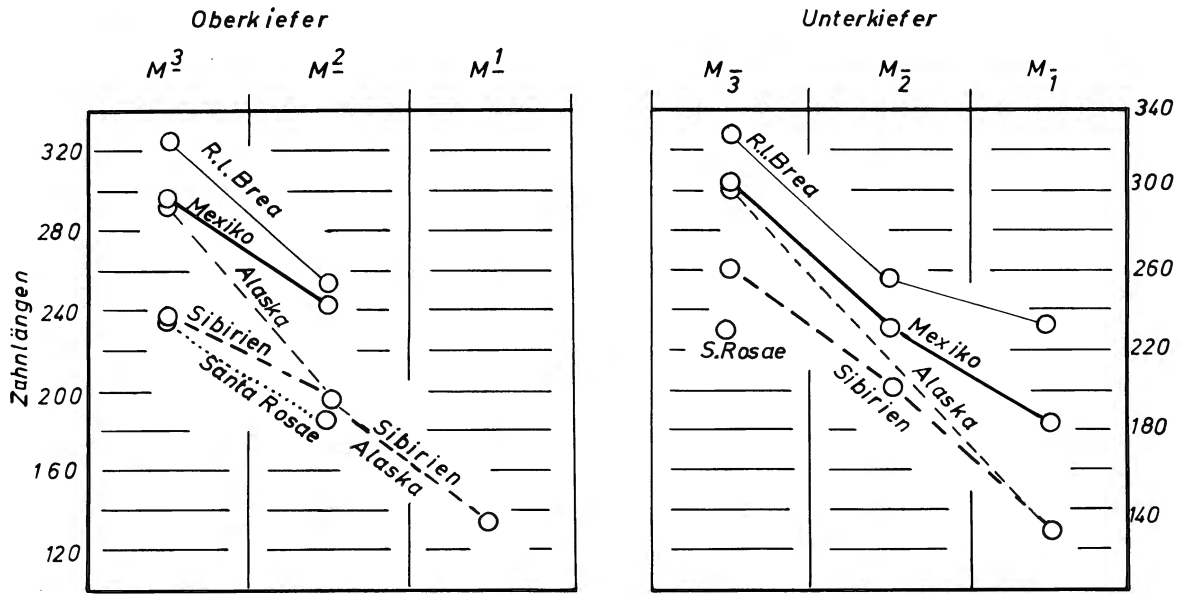


Abb. 5. Summenkurven der mittleren Werte der Zahnlängen.

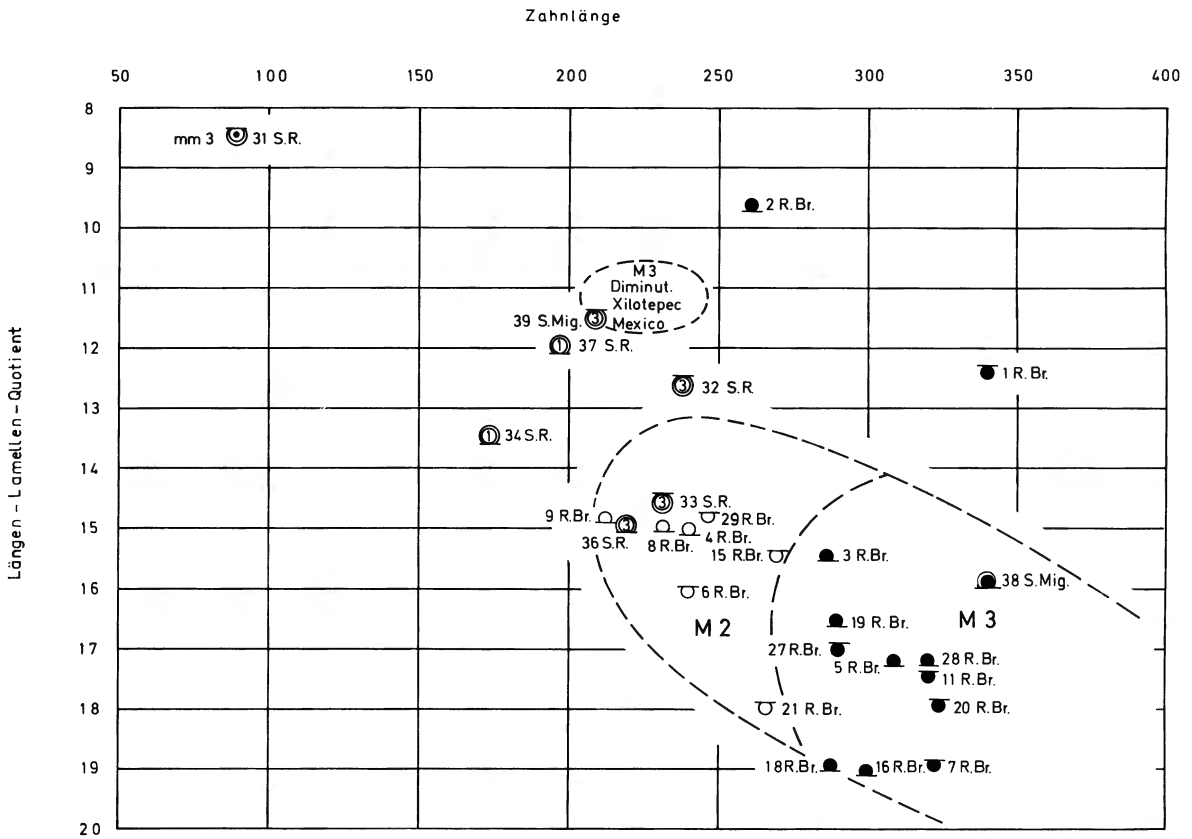


Abb. 6. Zahnlängen und Längen-Lamellen-Quotienten von Molaren der Fundgebiete Rancho la Brea und der Inselfaunen Santa Rosae. Eingezeichnet der Zwergelfant aus Xilotepec in Mexiko.

Die geringsten Längen weisen die Kümmerformen der Santa-Rosae-Inseln auf. Die Aufteilung in zwei getrennte Kurven mag die Folge eines zu geringen Materials sein. Der Zahn mit einer Länge von 325 mm von San Miguel, gehörte einem normalwüchsigen *Mammuthus columbi*. Die sibirischen Molaren zeigen eine recht breite Kurve vom kleinsten 212 bis zu einem mittelgroßen 288 mm langen Molaren. Zähne mit den geringeren Längen aus Sibirien sind ebenso klein oder auch kleiner als die Kümmerformen der Santa Rosae-Inseln. Die längsten Molaren stammen aus den Pits der Rancho la Brea und nur wenige Molaren aus Mexiko erreichen entsprechende Längen.

Das Diagramm Abb. 5 zeigt in Summenkurven die mittleren Längenwerte der ersten bis dritten Molaren, getrennt nach Ober- und Unterkiefer. Aus dem Diagramm geht hervor:

1. M^3 und M^2 der Mammute aus Sibirien und von den Santa Rosae-Inseln haben im Mittel nahezu gleiche Längenwerte. Es überraschte, daß die Inselfauna und die kontinentalen sibirischen Elefanten, sicher aus verschiedenen Ursachen, gleiche Kümmerformen enthalten.
2. Mit einem mittleren Längenmaß folgen die dritten Molaren von Alaska und Mexiko, während die Fundstelle Rancho la Brea die längsten Molaren aufweist.
3. Die ersten und zweiten Oberkiefermolaren und die zweiten Unterkiefermolaren von Sibirien und Alaska zeigen im Mittel nur geringe Unterschiede. Diese mögen auf zu geringe Materialmengen zurückzuführen zu sein.
4. Bei den Unterkieferzähnen sind die einzelnen Kurven weiter auseinandergezogen, doch zeigen sie dieselben Tendenzen wie die Oberkiefermolaren.

Da das Längenmaß für die Beurteilung von Kümmerformen von besonderer Bedeutung ist, wurden auf Abb. 6 die Zahnlangen und die Längen-Lamellen-Quotienten von den Santa Rosae- und den Rancho la Brea-Elefanten zueinander in Beziehung gesetzt. Die dritten Molaren sind durch ausgefüllte Kreise und die zweiten Molaren durch offene Kreise kenntlich gemacht. Oberkieferzähne haben einen Strich unter und Unterkieferzähne über den Kreisen. Die Inselformen sind durch doppelte Kreise gekennzeichnet. „S. R.“ bedeutet Santa Rosae, „S. Mig.“ San Miguel und „R. Br.“ Rancho la Brea.

Die Nummern entsprechen den Ordnungszahlen der Tabellen 7 bis 10. Der diminutive Zahn aus Mexiko-Xilotepec ist ebenfalls durch doppelte Kreise gekennzeichnet.

Aus der Abbildung geht hervor, daß:

1. Von zwei Ausnahmen abgesehen die zweiten und dritten Molaren der Rancho la Brea-Elefanten in gut umgrenzten Feldern liegen.
2. Von den zweiten zu den dritten Molaren Zahnlangen und Längen-Lamellen-Quotienten deutlich zunehmen. Die beiden abseits liegenden Molaren gehören nicht zu *Mammuthus columbi* sondern zu *Mammuthus primigenius*.
3. Die Inselelefanten nicht nur geringere Längen, sondern auch geringere Längen-Lamellen-Quotienten haben. Die dritten Molaren der Inselelefanten entsprechen in diesen Werten den zweiten Molaren von *Mammuthus columbi*. Zum Teil haben sie auch noch geringere Werte.
4. Die Molaren der Kümmerform von Mexiko-Xilotepec in diesen Werten sogar noch unter denjenigen der Inselelefanten liegen.

3.2 Die Zahnbreiten

Die Breite eines Zahnes läßt sich an Zähnen, die nur als Fragmente erhalten sind, häufig noch feststellen, weswegen für dieses Maß mehr auswertbare Daten zur Verfügung stehen als bei den Längen und Höhen. Von verschiedenen Autoren wird die Breite an der Kaufläche gemessen, da es so möglich ist, die Lamellenbreite ohne das Deckzement zu ermitteln. Im Verlaufe der Abkautung ändert sich jedoch der Breitenwert. Meist nimmt er zunächst zu und erreicht häufig nach dem ersten Drittel der Abrasion den

maximalen Wert. Weiter wurzelwärts wird das Maß dann oft geringer. Es ist also notwendig, den Grad der Abkautung zu berücksichtigen, sowie die stark wechselnde Dicke des Deckzements. Beträgt die Abkautung mehr als 50 %, ist in den meisten Fällen die maximale Breite überschritten. Die Breiten der Elefantenzähne nehmen im Verlaufe der Dentition vom ersten Milchmolaren zum letzten Molaren zu, doch überschreiten sich in den Grenzbereichen die Maße, sodaß es bei einem Teil des Fundgutes nicht möglich ist, allein nach diesem Wert die Stellung eines Zahnes in der Dentitionsreihe festzulegen.

Das Diagramm Abb. 7 zeigt in Normalverteilungskurven die Breitenwerte der dritten Molaren der verschiedenen hier berücksichtigten Fundgebiete. Für Sibirien standen 71, für Mexiko 32 Messungen zur Verfügung, für Rancho la Brea lediglich 13 Daten, sodaß hier den einzelnen Meßwerten ein zu hoher prozentualer Anteil zukommt. Für die Inselfauna und für Alaska lagen so wenig Maße vor, daß die Kurven nur Näherungswerte angeben.

Aus den Kurven läßt sich Folgendes entnehmen:

1. Die sibirischen Elefanten haben besonders schmale Zähne. Es folgen mit breiteren Werten die Molaren von Mexiko und von der Rancho la Brea.
2. Alaska hat eine Gruppe, die den Breitenwerten von Mexiko und der Rancho la Brea entspricht und eine andere Gruppe mit schmaleren Zähnen.

Tabelle 3

Schwankungsdifferenzen und mittlere Werte der Zahnbreiten von 5 Fundgebieten

	Sibirien		Alaska		Rancho la Brea		Santa Rosae		Mexiko	
	Schwankung	mittl. Wert	Schwankung	mittl. Wert	Schwankung	mittl. Wert	Schwankung	mittl. Wert	Schwankung	mittl. Wert
M ³	73 – 109	89	88 – 110	100	97 – 105	102	–	79	85 – 114	99
M ₃	71 – 102	85	–	105	92 – 107	98	61 – 80	76	83 – 106	96
M ²	79 – 84	82	73 – 108	93	80 – 87	85	64 – 70	67	79 – 97	87
M ₂	65 – 78	72	–	74	77 – 92	88	–	66	70 – 90	81
M ¹	58 – 78	64	–	71	–	–	–	–	–	65
M ₁	58 – 68	66	–	50	–	–	–	–	60 – 64	62
mm ³	46 – 52	50	–	44	–	–	–	38	–	58
mm ₃	44 – 55	49	–	–	–	–	–	–	–	53

3. Die Zähne der Inselelefanten von Santa Rosae entsprechen zum Teil denjenigen von Sibirien, daneben gibt es aber auch Zähne, die besonders schmal sind.

4. Auf San Miguel wurde ein Zahn geborgen, der mit einem Breitenwert von 95 mm in die Variationsbreite der Molaren aus Mexiko und von der Rancho la Brea fällt. Es ist ein normaler Zahn und keine Diminutivform. Dieser Molar ist auf dem Diagramm nicht berücksichtigt.

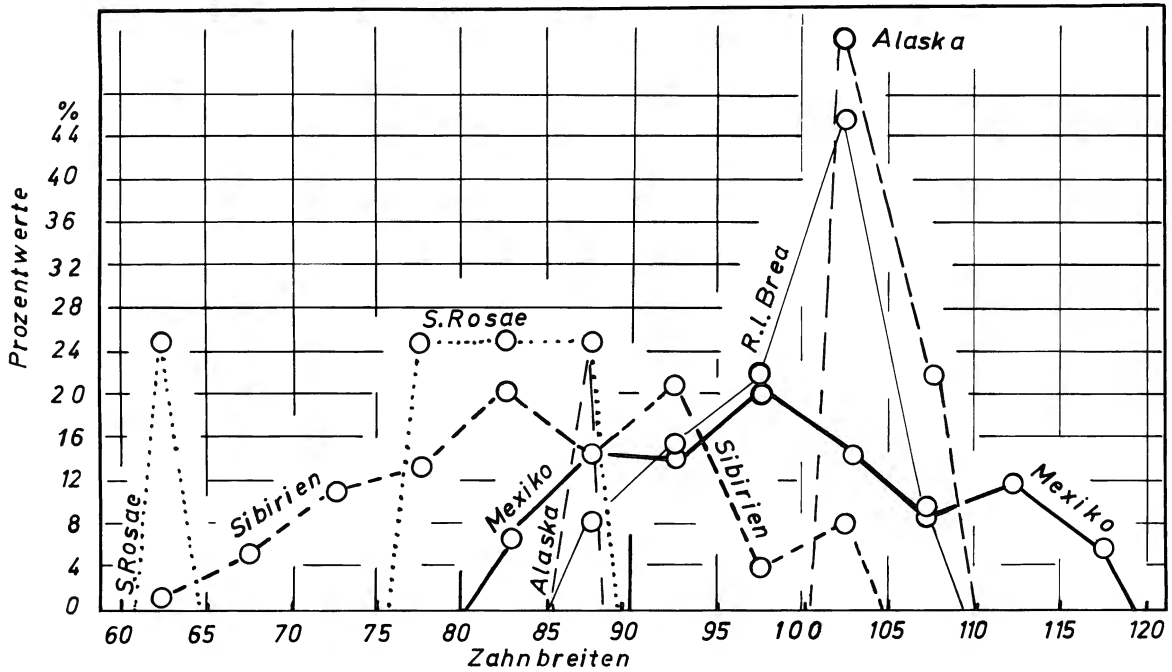


Abb. 7. Normalverteilungskurven der Zahnbreiten der 3. Molaren der verschiedenen Fundgebiete auf Prozente gerechnet.

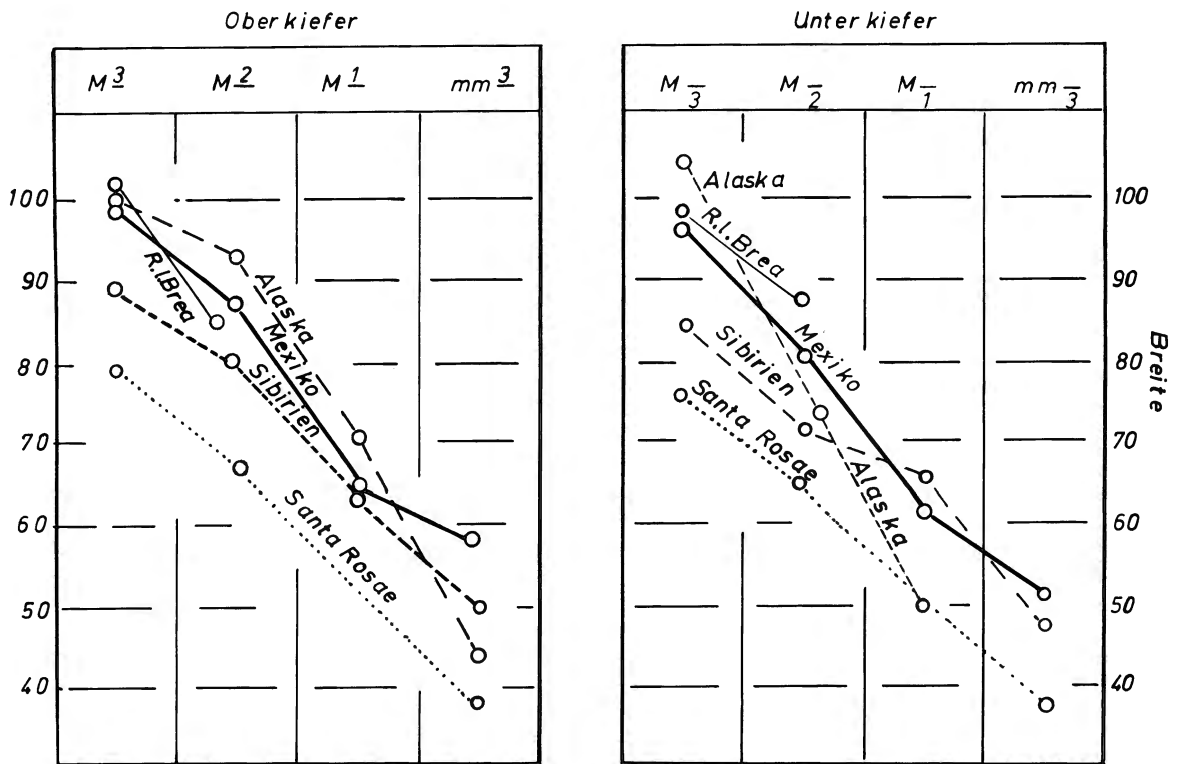


Abb. 8. Summenkurven der mittleren Werte der Zahnbreiten.

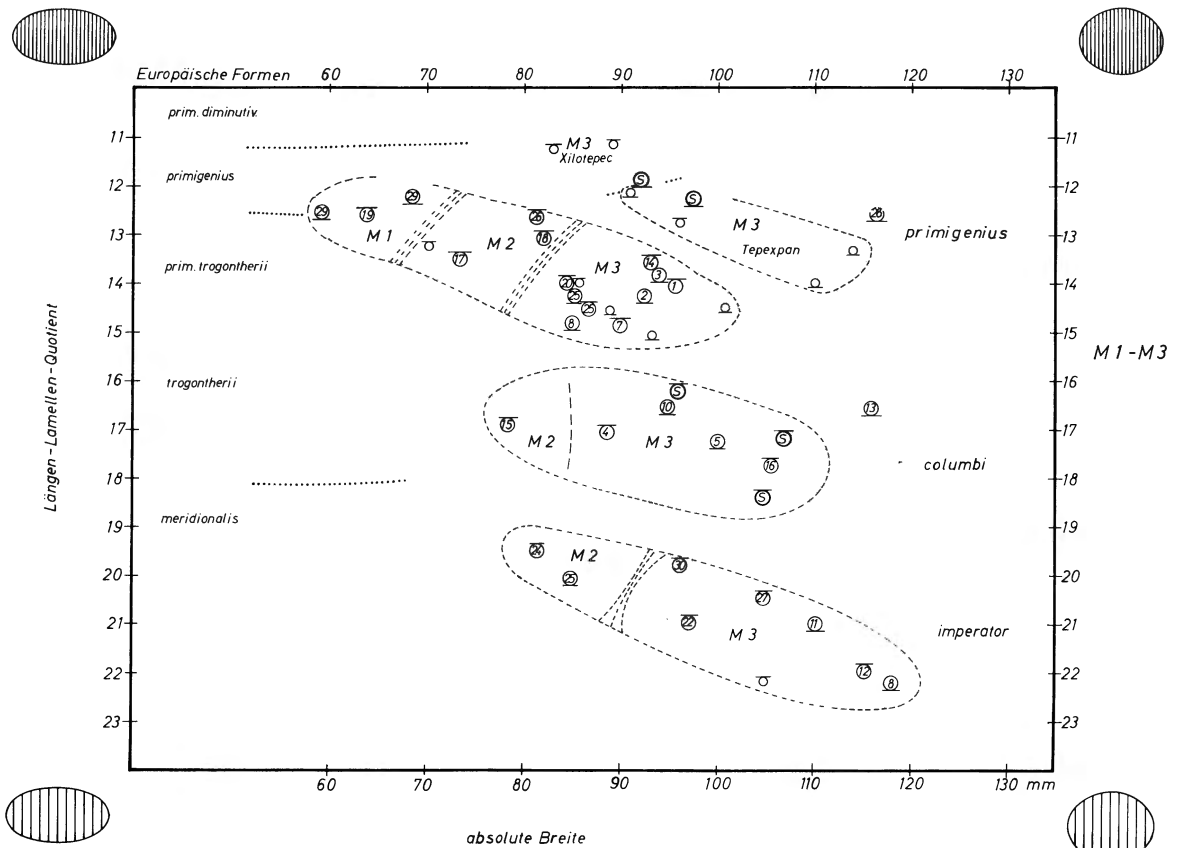


Abb. 9. Zahnbreiten und Längen-Lamellen-Quotienten der Zähne aus dem Valsequillo, mit Einzeichnung der Längen-Lamellen-Quotienten von europäischen Proboscidiern der Mammutreie.

Für die Kurven auf Abb. 7 sind die Zähne der Ober- und der Unterkiefer zusammengefaßt. Um zu überprüfen wie weit dies zulässig ist, wurde Tabelle 3 angefertigt, auf welcher die Bereiche, innerhalb derer die Meßwerte liegen, aufgezeigt werden und zwar getrennt nach Ober- und Unterkieferbackenzähnen. Ferner wird der errechnete mittlere Wert aufgezeigt. Dabei zeigt es sich, daß die Unterkieferzähne im mittleren Wert schmal sind als die Oberkieferbackenzähne. Das gegenteilige Verhalten der ersten Molaren aus Sibirien und der zweiten Molaren der Rancho la Brea ist wohl durch ein zu geringes Untersuchungsmaterial zu erklären.

Die Diagramme Abb. 8 zeigen in Summenkurven die mittleren Breitenwerte der dritten Milchmolaren und der Molaren, getrennt nach Ober- und Unterkieferbackenzähnen. In beiden Fällen sind die Zähne der Inselfauna besonders schmal. Mit breiteren Werten folgen die sibirischen Mammute, während die Backenzähne der Tiere aus Alaska, der Rancho la Brea und aus Mexiko, vor allem in der letzten Dentitionsstufe, besonders große Breiten erkennen lassen.

3.3 Die Zahnhöhen

Die Höhe der Zahnkrone wird nach Möglichkeit an einer noch nicht abradieren Lamelle gemessen und zwar in der Mitte der Krone, da hier die Lamellen zumeist am längsten sind. Hierbei wird lediglich

die Länge der Lamelle berücksichtigt, der Wurzelteil wird vernachlässigt. Ist der Zahn schon über die Mitte hinaus angekauft, wird die Länge der vordersten noch nicht abradierten Lamelle abgetastet, die je nach dem Fortschritt der Abrasion mehr oder weniger nach der Proximalseite verschoben ist. Die letzten Lamellen sind allerdings wenig geeignet, da sie wesentlich kürzer sind als die vorausgehenden. Am kürzesten ist zumeist der proximale Talon. Kann man lediglich die Länge einer bereits angekauften Lamelle messen, setzt man vor das Längenmaß ein Minuszeichen. Bei noch in der Alveole steckenden Zähnen ist die Bestimmung der Zahnhöhe nicht möglich.

Bei den in der Dentition früheren Zähnen schreitet die Abrasionsfläche schneller von distal nach proximal fort als bei den letzten Molaren. Die Lamellen der ersten Milchmolaren werden nahezu gleichzeitig angekauft. Anders ist es bei dem letzten Molaren. Während dieser distal schon völlig abradiert sein kann, wird der proximale Zahnteil oft gerade erst in den Abrasionsprozeß einbezogen. Es ist daher zweckmäßig, lediglich die Höhen derjenigen zweiten und dritten Molaren auszuwerten, die weniger als 40 % abradiert sind.

Die Oberkiefermolaren sind höher als diejenigen der Unterkiefer. Beide müssen jedoch nahezu gleichzeitig abgenützt werden, damit sich der Zahnwechsel ohne Störung vollzieht.

Die Abrasion ist weitgehend abhängig von der Art der Nahrung. Befindet sich in ihr viel Staub und Sand, wie es zum Beispiel während der Zeiten der Lößverblasung der Fall war, wird das Gebiß besonders stark abradiert. Die Zähne der Alaska-Elefanten z. B. zeigen zumeist einen besonders starken Abkautungsgrad. Hier gibt es Lößprofile bis zu einer Mächtigkeit von 80 m. Der äolische Staubtransport wird hier auch schon wegen des geringen Niederschlags – er liegt heute bei ungefähr 250 mm je Jahr – besonders begünstigt. Die dritten Oberkiefermolaren erreichen hier denn auch besondere Höhen. Mehrfach sind die Molaren oder wenigstens größere Abschnitte derselben so stark abradiert, daß über weite Teile der Kauflächen die Querrippung fehlt und nur ein glattes Dentinplanum vorhanden ist, das für eine ausreichende Aufbereitung der Nahrung wenig geeignet war.

Tabelle 4

Schwankungsdifferenzen und mittlere Werte der Zahnhöhen von 5 verschiedenen Fundgebieten

	Sibirien		Alaska		Rancho la Brea		Santa Rosae		Mexiko	
	Schwankung	mittl. Wert	Schwankung	mittl. Wert	Schwankung	mittl. Wert	Schwankung	mittl. Wert	Schwankung	mittl. Wert
M ³	138 – 205	149	187 – 223	202	158 – 207	182	–	123	158 – 254	204
M ₃	98 – 140	122	–	127	130 – 154	138	110 – 126	115	160 – 193	181
M ²	110 – 130	118	91 – 108	96	155 – 165	160	104 – 139	121	–	158
M ₂	91 – 105	100	–	126	77 – 142	110	–	87	110 – 145	136
M ¹	75 – 125	97	–	–	–	–	–	–	–	–
M ₁	55 – 75	65	–	–	–	–	–	–	–	103

Auf Tabelle 4 sind die niedrigsten und die höchsten gemessenen Werte, die Schwankungsdifferenz, sowie die mittleren Höhenwerte für die Molaren unserer Fundgebiete, getrennt nach Ober- und

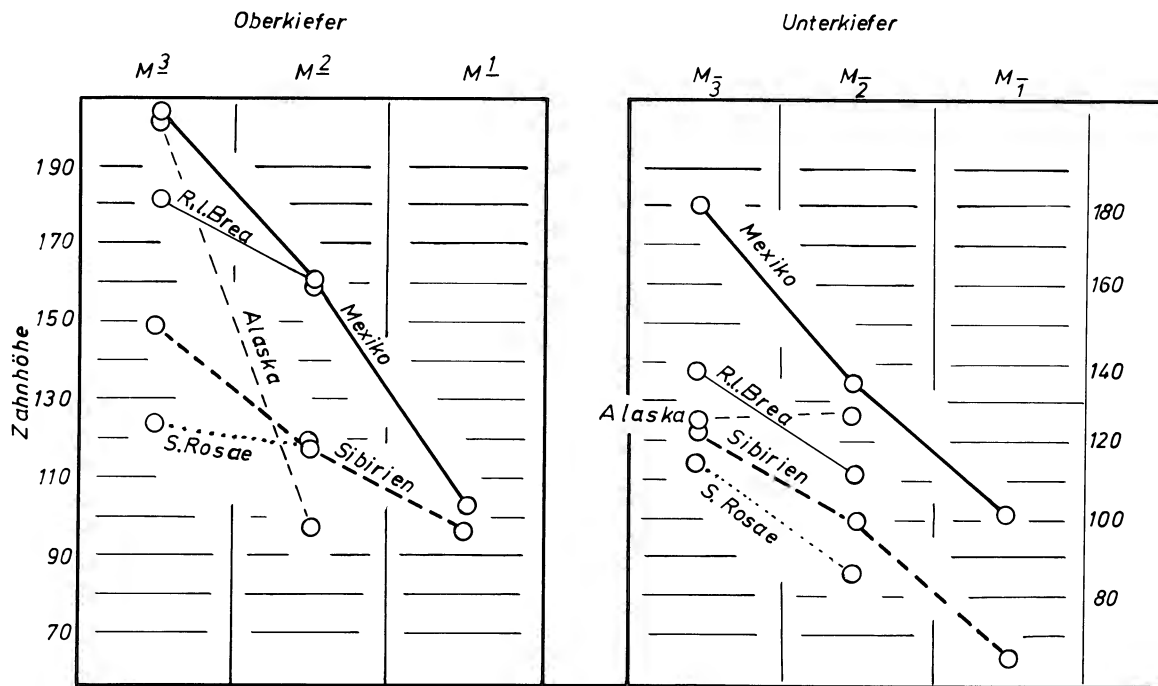


Abb. 10. Summenkurven der mittleren Werte der Zahnhöhen.

Unterkiefer zusammengestellt. Übersichtlicher zeigt das Diagramm Abb. 10 die mittleren Werte der Zahnhöhen. Bei den Ober- und Unterkieferzähnen haben diejenigen von Santa Rosae deutlich die niedrigsten Werte. Es folgen die Backenzähne von Sibirien, während die Elefanten aus den Pits der Rancho la Brea und diejenigen aus Mexiko sich durch ganz besonders hohe Molaren auszeichnen.

Da für diese Messungen von den Funden aus Santa Rosae, Alaska und der Rancho la Brea nur wenig Untersuchungsmaterial zur Verfügung stand, sind die Kurven für diese Backenzähne nicht ausreichend abgesichert. Die ersten Oberkiefermolaren aus Sibirien und von Mexiko erreichen nahezu gleiche Höhen. Bei den zweiten und vor allem den dritten Molaren werden die Unterschiede zunehmend stärker. Bei den ersten Unterkiefermolaren sind die Höhenunterschiede deutlicher ausgebildet.

3.4. Die Lamellenzahl

Die Anzahl der Lamellen, die einen Zahn zusammensetzen, ist ein besonders wichtiges Merkmal sowohl für die Dentitionsstufe wie auch für die phylogenetische Eingliederung eines Elefanten in der Mammutreihe. Vom ersten Milchmolaren bis zum letzten Molaren nimmt die Anzahl der Lamellen zu, und bereits mit Hilfe dieses Merkmals kann man zumeist sagen, um welchen Zahn in der Dentitionsreihe es sich handelt. Dies ist für die Bestimmung des Alters des Tieres von entscheidender Bedeutung. Lediglich die Trennung des dritten Milchmolaren vom ersten Molaren mit Hilfe dieses Merkmals bereitet zumeist Schwierigkeiten. Lassen sich zweiter und dritter Molar nicht immer trennen, was dann der Fall ist, wenn die Felder der beiden Zahnarten sich überschneiden, hat man häufig die Möglichkeit der Zuordnung mit Hilfe einer Impression an der proximalen Zahnseite, die nur der zweite Molar haben kann. Sie entsteht unter dem Druck des nachfolgenden Zahnes und da dem dritten Molaren kein weiterer Zahn folgt, kann sich auf seiner Rückseite auch keine Impression befinden. In vielen Fällen, vor

allein bei den dritten Molaren der Unterkiefer, sind die hintersten Lamellen zur Proximalseite hin abgespreizt. Die Anzahl der Lamellen nimmt auch im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung zu, weshalb dieses Merkmal zur Bestimmung der Spezies und damit der stratigraphischen Alterseingliederung Verwendung findet.

Tabelle 5

Anzahl der Lamellen: Schwankungsdifferenzen und mittlere Werte

	Sibirien		Alaska		Rancho la Brea		Santa Rosae		Mexiko	
	Schwankung	mittl. Wert	Schwankung	mittl. Wert	Schwankung	mittl. Wert	Schwankung	mittl. Wert	Schwankung	mittl. Wert
M ³	18 1/2 – 26	21,8	23 – 27	25,1	16 – 18	17,4	–	14	13 – 24	18,2
M ₃	18 – 23	19,5	–	25	14 – 21	17,5	–	16	14 – 25	18,5
M ²	13 1/2 – 18	15,6	–	20	–	14,5	–	12	–	12,0
M ₂	14 – 20	16,8	–	–	–	14,6	–	–	11 – 14	12,7
M ¹	10 1/2 – 14	12,1	–	–	–	–	–	–	–	–
M ₁	11 – 13	12,0	–	–	9 – 11	10,0	–	–	–	–
mm ³	–	12,0	–	12,0	–	–	–	9	–	9
mm ₃	10 – 12	11,2	–	9,0	–	–	–	–	–	–
mm ²	–	–	–	–	–	5,0	–	–	–	–
mm ₂	5 – 6	5	–	–	–	5,0	–	–	–	–
mm ₁	–	4	–	–	–	–	–	–	–	–

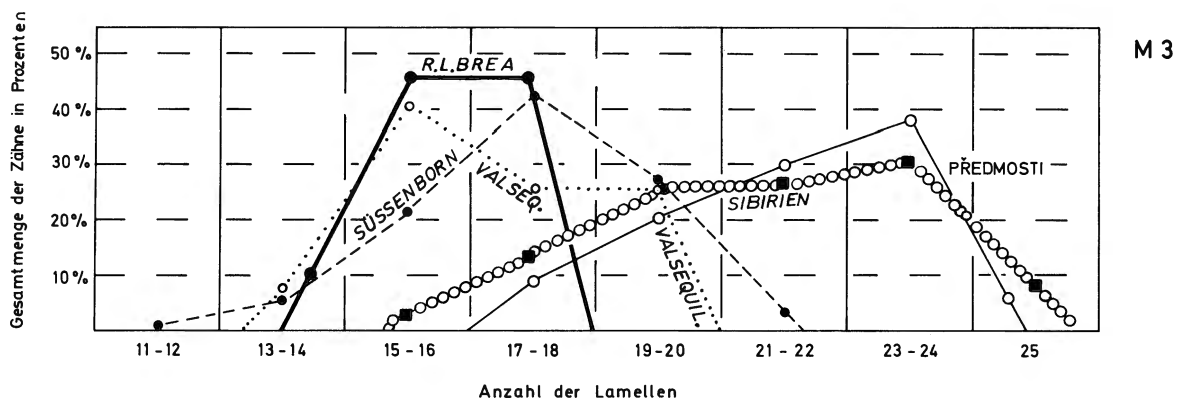


Abb. 11. Normalverteilungskurven der Lamellenzahlen von den 3. Molaren. Vergleiche von Süßenborn, PŘEDMOSTÍ, Sibirien, Rancho la Brea und Valsequillo.

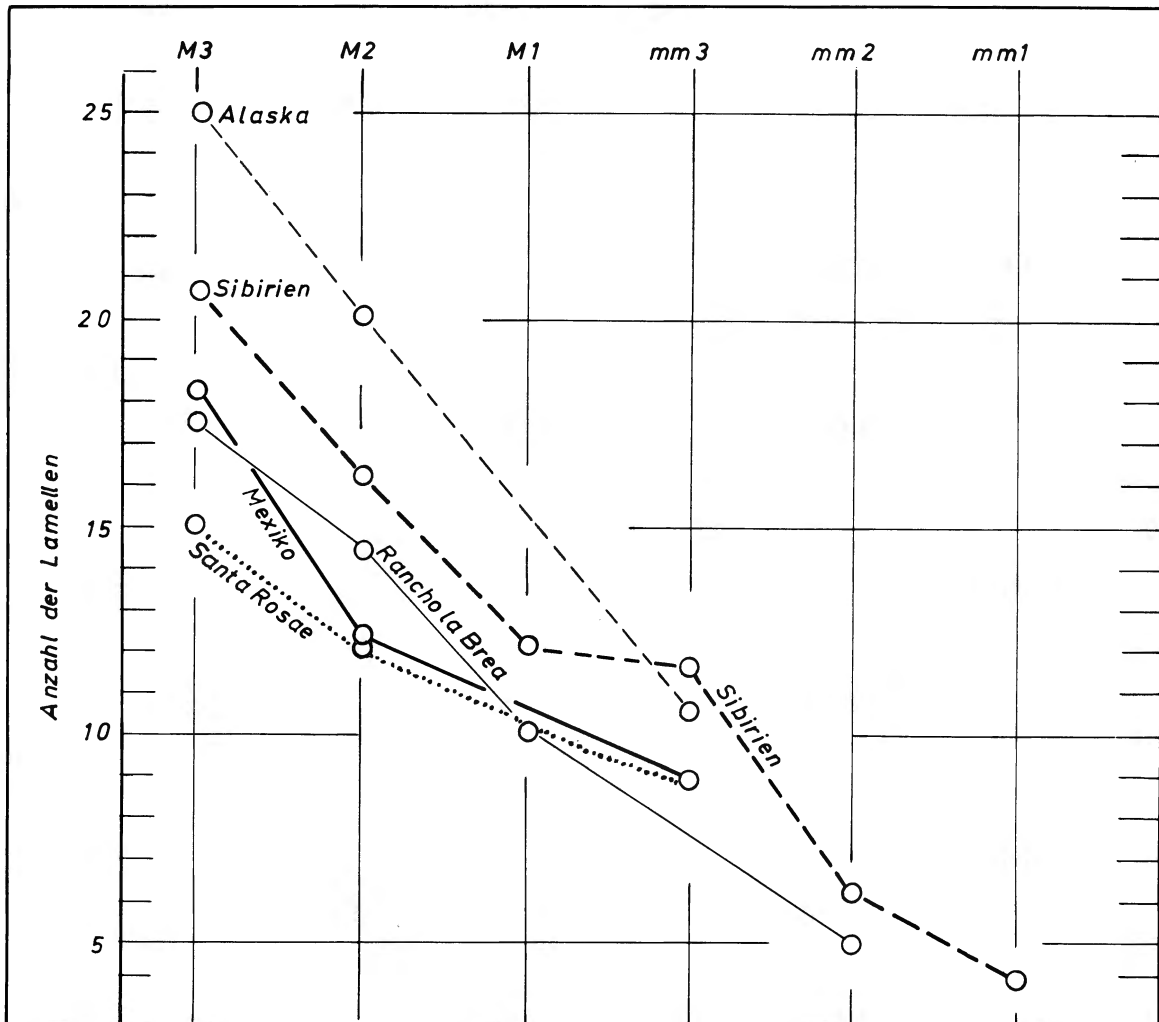


Abb. 12. Summenkurven der mittleren Werte der Lamellenzahlen der Elefantenbackenzähne aus den 5 Untersuchungsgebieten.

Beim Abzählen der Lamellen werden die vorderste und die hinterste Lamelle, oft auch Teillamelle, die als Talone bezeichnet werden, nicht mitgezählt. Sie werden auf den Tabellen durch „x“ gekennzeichnet. Diese Talone sind sehr unterschiedlich ausgebildet. Sie können so groß sein wie die vorausgehende Lamelle, doch sind sie in der Mehrzahl der Fälle wesentlich kleiner. Vielfach sind die Talone in zwei Halblamellen geteilt. In anderen Fällen bilden sie keine eigene, von der anschließenden völlig abgesetzten Lamelle, sondern sie sind mit dieser mehr oder weniger stark verschmolzen. Man kann dann von einem „suffixen“ Talon, einem angehefteten Talon, sprechen. Mitunter sind die Talone der proximalen Zahnseite unter einer dicken Schicht von Deckzement verborgen, die diesen Zahnteil völlig überkleidet.

Fehlen Lamellen durch Abbruch wird dies durch ein Minuszeichen (-) angezeigt, das vor oder hinter die Lamellenzahl gesetzt wird, je nachdem ob Lamellen der distalen oder der proximalen Zahnseite nicht mehr erhalten sind. Sind die Lamellen der distalen Seite völlig heruntergekaut, wird dies durch ein Unendlichkeitszeichen (∞) angezeigt. Kann man abschätzen wieviele Lamellen fehlen, schreibt man dies

über das Minus- oder das Unendlichkeitszeichen (z. B. $\times^2 12 \times$). Mitunter, besonders bei stark gebogenen Unterkieferzähnen, findet man auf der konvexen Zahnseite eine Halblamelle. Dies wird, im Gegensatz zu Forschern aus der UdSSR (wie Garutt und Dubrowo), angezeigt (z. B. $\times 3 \frac{1}{2} 10 \times$).

Die Anzahl der einen Zahn zusammensetzenden Lamellen variiert zumeist auch innerhalb von einer Population. Dies zeigt Tabelle 5, die erkennen läßt, daß z. B. die dritten Oberkiefermolaren aus Sibirien zwischen $18 \frac{1}{2}$ und 26 Lamellen und die dritten Molaren aus Mexiko zwischen 13 und 24 Lamellen variieren. Diese besonders starke Schwankung erklärt sich daraus, daß die Molaren von *Mammuthus imperator*, *Mammuthus columbi* und *Mammuthus primigenius* sehr unterschiedliche Lamellenmengen haben.

Mit fortschreitender Dentition werden die Unterschiede in der Anzahl der Lamellen immer größer. Dies läßt das Diagramm Abb. 12 erkennen, auf dem die mittleren Werte der Lamellenformeln von den verschiedenen Fundstellen gezeigt werden. Hierbei sind die Ober- und Unterkieferzähne zusammengefaßt, was ohne zu großen Fehler möglich ist, wie Tabelle 5 erkennen läßt. Kleinere Differenzen sind durch zu geringe Mengen von Untersuchungsmaterial zu erklären. Noch bei den ersten Molaren liegen die Lamellenzahlen einigermäßen dicht beisammen und erst bei den zweiten und am deutlichsten bei

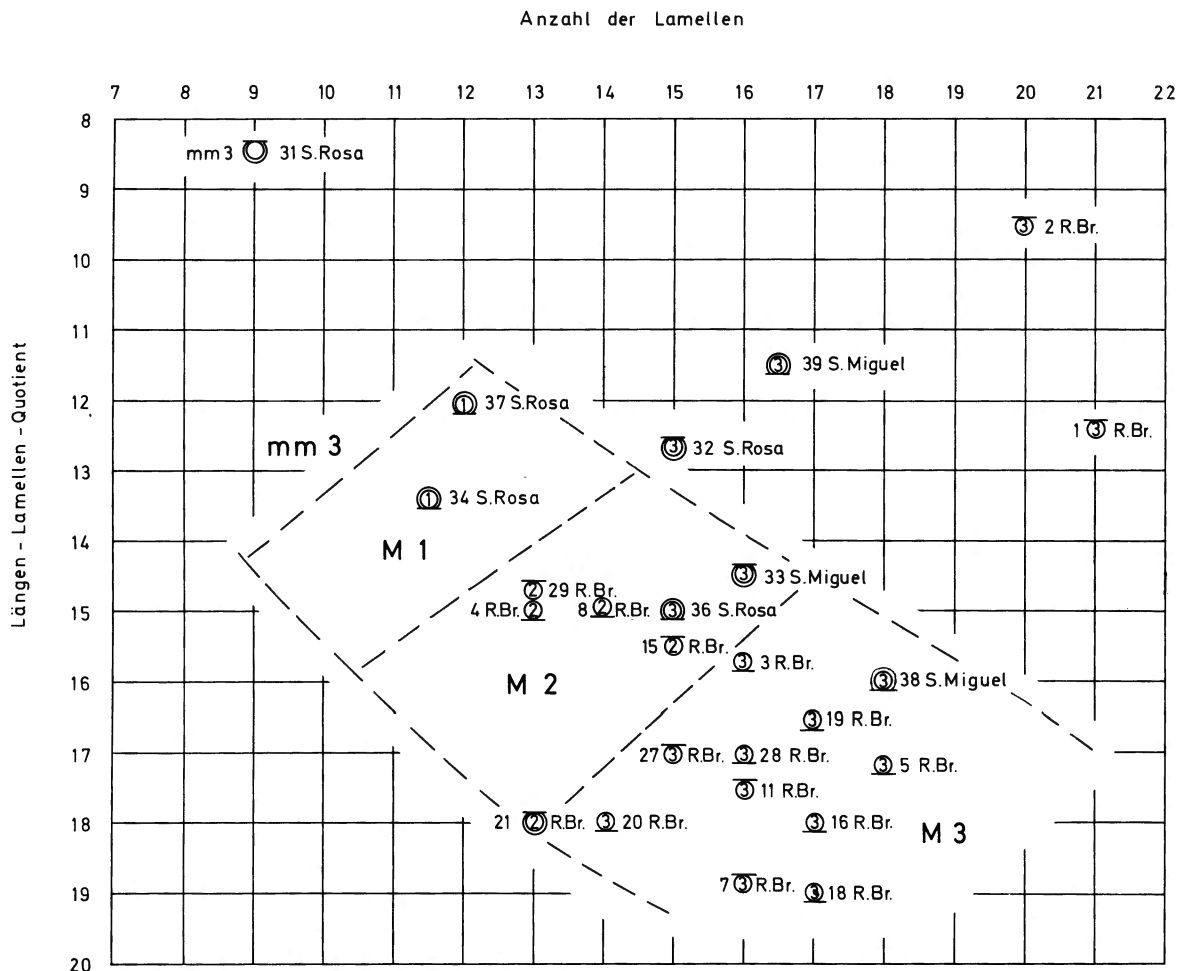


Abb. 13. Anzahl der Lamellen und Längen-Lamellen-Quotienten der Elefantenbackenzähne aus den Gebieten Rancho la Brea und der Inseln Santa Rosa und San Miguel.

den dritten Molaren streben sie auseinander. Vor allem die Alaskazähne zeichnen sich durch hohe Lamellenzahlen aus, die Folge eines stark primigenoiden Einflusses.

Es fällt besonders auf, daß bis zu den zweiten Molaren die Backenzähne der Inselfauna Santa Rosae den Zähnen der anderen Fundstellen gegenüber keine wesentlichen Verminderungen der Lamellen erkennen lassen und erst die dritten Molaren eine Reduktion zeigen, was wohl im Zusammenhang mit der Verkümmern steht. Auf eine Verminderung der Lamellen von Insel-Zwergformen des Mittelmeers wies bereits Azzaroli (1982) hin.

Abb. 13 zeigt das Verhältnis der Anzahl der Lamellen zum Längen-Lamellen-Quotienten der Backenzähne aus den Pits der Rancho la Brea und der Inseln San Miguel und Santa Rosa. Ober- und Unterkieferzähne sind in gleicher Weise wie auf Abb. 6 gekennzeichnet. Für die zweiten und dritten Molaren ergeben sich gut abgegrenzte Felder. Zahn 38 (Abb. 13, Tabelle 10) von der Insel San Miguel liegt wieder im Bereich der *Mammuthus columbi*-Zähne der Rancho la Brea. Die dritten Molaren 32, 33 und 36 von den Inseln befinden sich im Feld der zweiten Molaren der Rancho la Brea-fauna, haben also eine deutlich reduzierte Lamellenzahl. Je ein Zahn von San Miguel (39) und von Santa Rosa (32) zeichnet sich durch einen besonders niedrigen Längen-Lamellen-Quotienten aus, ein typisches Kennzeichen für Kümmerformen.

Es hat sich gezeigt, daß die Anzahl der Lamellen, die einen Backenzahn zusammensetzen, innerhalb gewisser Grenzen, ein relativ konstantes Merkmal ist, wesentlich beständiger als etwa die Größenmaße. Lamellenzahl und Zahngröße vererben sich unterschiedlich. Es erscheint daher interessant die Zähne der bisher berücksichtigten Gebiete mit bereits früher untersuchten europäischen Elefantenfaunen zu vergleichen. Dies geschieht auf Abb. 11. Hier wird die Anzahl der Lamellen der dritten Molaren der Ober- und Unterkiefer auf Prozente umgerechnet der Fundstellen Sibirien, Rancho la Brea und Valsequillo mit Molaren der europäischen Fundstellen Süßenborn und Předmostí verglichen. Alaska und Santa Rosae werden nicht berücksichtigt, da hier zu wenig Beobachtungsmaterial vorliegt.

In Süßenborn wurden viele Jahre lang Kiese und Sande abgebaut und hierbei zahlreiche Fossilien nachgewiesen; so unter vielen anderen der Breitstirnelch (*Alces latifrons*), *Bison schoetensacki*, das etruskische Nashorn und die Biberart *Trogotherium cuvieri*, also Tiere einer mittelpleistozänen Fauna. Der Hauptteil des Schotterkomplexes dürfte aus einer Anaphase der Mindelkaltzeit stammen (Guenther 1969).

Die andere Vergleichsfauna stammt aus Předmostí in der CSSR in Mähren, aus der Nähe von Prerau. Hier wurde aus jüngeren Lössen eine große Menge von eiszeitlichen Tierresten geborgen, unter anderen solche von Mammut, dem Wolf, dem Schneehasen, Eisfuchs und dem Ren. Zehntausende von Feuersteingeräten bezeugen die Gegenwart des Menschen. Die Hauptmasse von etwa 1 000 Elefantenbackenzähnen kommt nach Musil (1968) aus einer Schicht, die in das Gravettien zu stellen ist, in die Zeit zwischen Würm II und Würm III.

Die Kurven auf Abb. 11 – 12 sind je nach der Anzahl der dritten Molaren, deren Lamellenzahl sich festlegen ließ, von unterschiedlicher Aussagekraft. Die meisten Molaren standen von Süßenborn und Předmostí zur Verfügung, weniger aus Sibirien und Mexiko und die geringste Zahl von der Rancho la Brea. Trotz dieser Einschränkung vermittelt das Diagramm ein eindeutiges Bild. Die Kurven von Süßenborn und dem Valsequillo zeigen in ihrem Verlauf eine große Ähnlichkeit. Auch die Lamellenzahlen der Rancho la Brea-Mammute liegen in gleichen Bereichen. Hiernach könnte man auf eine Verwandtschaft des europäischen *Parelephas trogontherii* mit dem amerikanischen *Mammuthus columbi* schließen.

Die Mammute von Předmostí und aus Sibirien haben weit mehr Lamellen und ihre Kurven stimmen gut miteinander überein. Wenn die Kurven dieser beiden Fundgebiete besonders weit auseinandergezogen sind, läßt sich dies als Folge eines umfangreichen Materials erklären. Die gute Übereinstimmung überrascht, da die Předmostí-Mammute aus einem zeitlich eng umgrenzten Zeitraum stammen, während

unter den sibirischen Funden sich wohl auch einige Molaren aus weiter zurück liegenden Zeiten befinden.

3.5. Der Längen-Lamellen-Quotient

Der Längen-Lamellen-Quotient, abgekürzt mit LLQ bezeichnet, ist eines der wichtigsten Kriterien zur phylogenetischen Eingliederung von Elefantenbackenzähnen. Er errechnet sich aus der Zahnlänge dividiert durch die Anzahl der Lamellen. Die Zahnlänge setzt sich zusammen aus der Dicke der Lamellen und derjenigen des diese trennenden Zwischenraums, der mit Zement, dem sogenannten Zwischenzement, gefüllt ist. Das Verhältnis von Lamellen- zu Zwischenraumdicke ist verschieden und wurde von einigen Autoren als diagnostisches Merkmal benutzt, z. B. bei der Aufstellung eines *Elephas wuesti*.

Der LLQ wächst im Verlaufe der Dentition von Zahn zu Zahn, was bedeutet, daß die Lamellen und oft auch der Zwischenraum zwischen ihnen dicker werden. Vor allem bei den zweiten und dritten Molaren des Unterkiefers wächst der LLQ im Verlaufe der Abrasion. Dies erklärt sich dadurch, daß die Lamellen in Richtung zur Zahnwurzel divergieren, der Zahn also bei zunehmender Abkautung länger wird, die Anzahl der Lamellen jedoch gleich bleibt. Bei den Oberkieferzähnen stehen die Lamellen in der Regel parallel, der Zahn wird bei zunehmender Abkautung nicht länger und somit wächst der LLQ auch nicht.

Ferner ändert sich der LLQ im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung. Er wird von den altpleistozänen *meridionalis*-Zähnen, zu den mittelpleistozänen *trogotherii*-Zähnen, zu den jungpleistozänen *primigenius*-Zähnen immer kleiner, das heißt, daß die Zahl der Lamellen zunimmt, während die Länge der Zähne sich nicht in gleicher Weise ändert.

Tabelle 6

Längen-Lamellen-Quotienten: Schwankungsdifferenzen und mittlere Werte

	Sibirien		Alaska		Rancho la Brea		Channel Islands		Mexiko	
	Schwankung	mittl. Wert	Schwankung	mittl. Wert	Schwankung	mittl. Wert	Schwankung	mittl. Wert	Schwankung	mittl. Wert
M ³	8,1 – 18,2	11,7	9,8 – 15,2	12,3	16,4 – 19,0	17,7	–	12,0	12,5 – 20,5	15,8
M ₃	9,2 – 16,1	12,9	10,7 – 12,2	11,4	14,9 – 22,0	19,2	12,8 – 18,5	14,7	17,5 – 22,2	19,8
M ²	9,3 – 12,5	10,8	8,0 – 14,1	10,8	–	–	–	13,8	14,2 – 15,5	14,8
M ₂	10,2 – 14,4	12,2	–	10,5	12,0 – 20,5	17,1	–	–	12,5 – 16,1	15,3
M ¹	9,4 – 14,9	10,7	–	–	–	14,8	–	–	–	–
M ₁	8,8 – 11,6	10,5	–	–	14,4 – 16,5	15,4	–	–	12,6 – 12,8	12,7
mm ³	8,6 – 9,0	8,8	–	8,8	–	–	–	–	–	13,6
mm ₃	–	8,5	8,3 – 9,8	9,3	–	–	–	8,8	–	–

Innerhalb einer Population leben Elefanten von unterschiedlicher Größe und unterschiedlich großen Backenzähnen. In vielen Fällen gibt es Größenunterschiede als Folge von einem Geschlechtsdimorphismus. Bei einer im wesentlichen gleichbleibenden Lamellenzahl, jedoch unterschiedlicher Zahnlänge, haben die längeren Zähne, zumeist die von Elefantenbullen, einen höheren, die der kleineren Tiere, vor

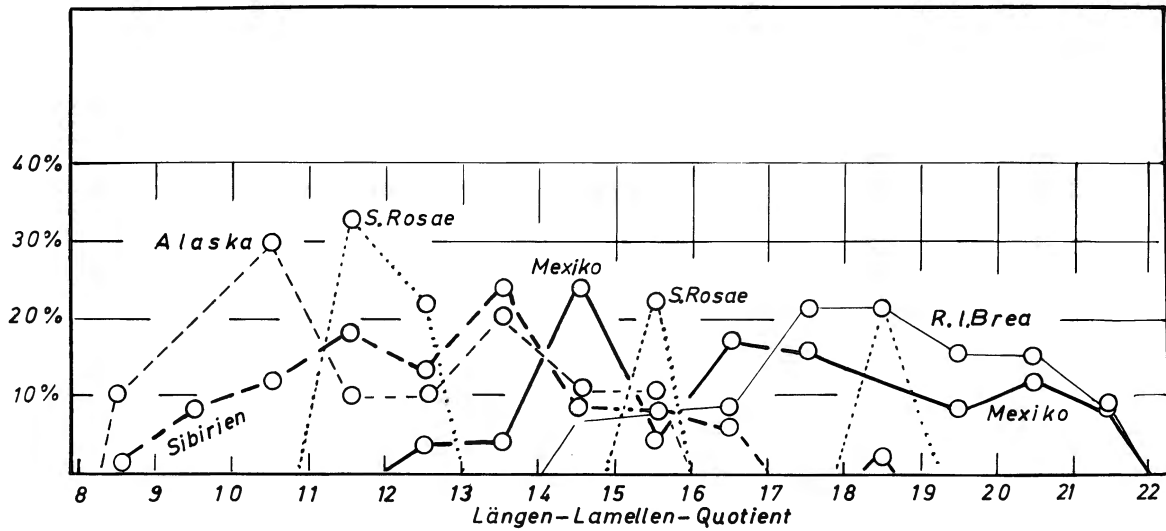


Abb. 14. Normalverteilungskurven der Längen-Lamellen-Quotienten der 3. Molaren aus den 5 Untersuchungsgebieten.

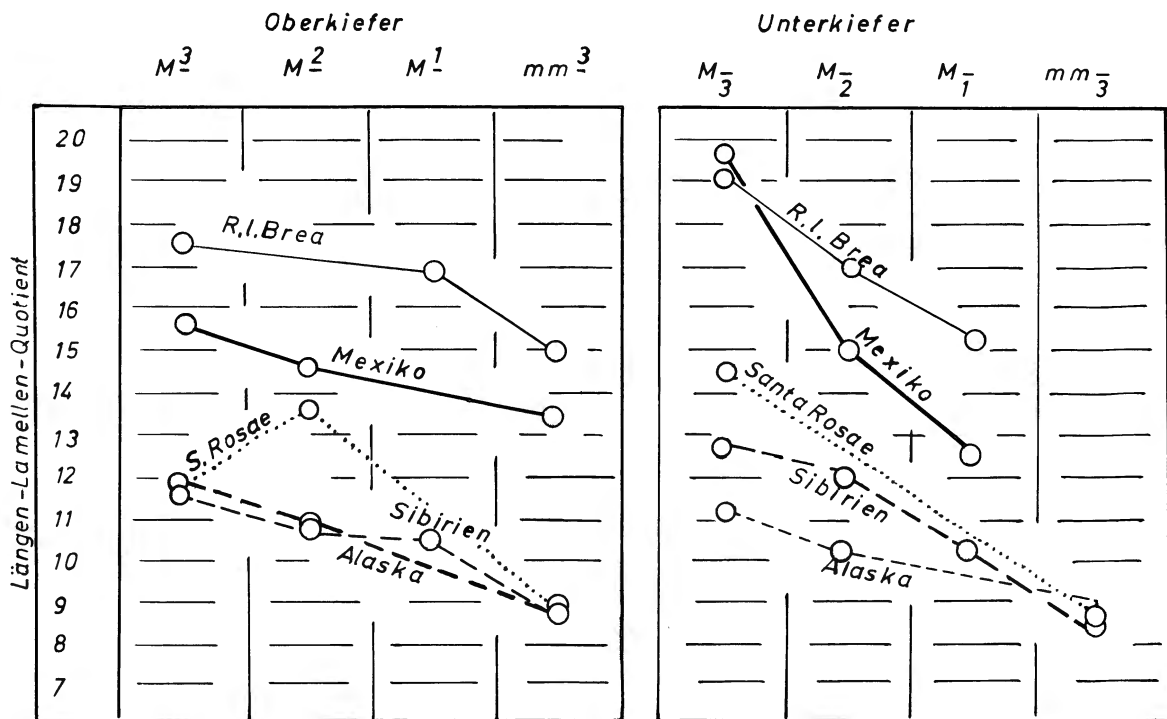


Abb. 15. Summenkurven der Längen-Lamellen-Quotienten von Elefantenbackenzähnen aus den 5 Untersuchungsgebieten.

allem also der Kühe, dagegen einen niedrigeren LLQ. Wenn man dann an Hand des LLQ die einzelnen Elefantenarten bestimmt, werden verschieden große Tiere auch zu verschiedenen Arten gestellt. Man findet dann z. B. die männlichen Tiere mit *Mammuthus primigenius-trogontherii* oder gar mit *Parelephas trogontherii* und die weiblichen Tiere mit *Mammuthus primigenius* bezeichnet. Dies ist ein grober Fehler, der von einer Anzahl von Autoren gemacht wird. Es ist dies zugleich auch die Erklärung, daß immer wieder unter einer reinen *primigenius*-Fauna auch einzelne *primigenius-trogontherii* oder sogar *trogontherii*-Elefanten genannt werden. Sind die Backenzähne besonders klein, wie z. B. bei den Kümmerformen, haben sie einen primigenoiden LLQ sofern die Lamellenzahl nicht vermindert ist. So befinden sich unter den mehr als 1 000 Backenzähnen von *trogontherii*-Elefanten der Fundstelle Süßenborn mehrfach Molaren mit einem primigenoiden LLQ. Nach einzelnen Zähnen sollte man daher nie seine Bestimmung treffen, da immer die Gefahr besteht, daß man es mit einem besonders großen der besonders kleinen Gebiß zu tun hat.

Tabelle 6 vermittelt einen Überblick über die mittleren Werte der Längen-Lamellen-Quotienten der verschiedenen Fundorte und die Schwankungsbreiten. Die Zahlen basieren wieder auf unterschiedlichen Mengen von Zähnen und variieren daher in ihrer Zuverlässigkeit. Bei der Sparte Sibirien standen z. B. folgende Zähne zur Verfügung:

Für $M^{\frac{1}{2}}$ = 27 Molaren, für $M^{\frac{2}{3}}$ = 24 Molaren, für $M^{\frac{2}{2}}$ = 6 Molare, für $M^{\frac{2}{2}}$ = 5 Molaren, für $M^{\frac{1}{1}}$ = 7 Molaren, für $M^{\frac{1}{1}}$ = 6 Molaren, für $mm^{\frac{1}{2}}$ 3 Milchmolaren und für $mm^{\frac{2}{3}}$ = nur ein Milchmolar.

Es zeigt sich, daß die Unterkieferzähne, stets einen etwas höheren LLQ haben als die Oberkieferzähne, sie also bei der gleichen Anzahl von Lamellen im mittleren Wert etwas länger sind. Ferner fällt auf, daß die sibirischen Zähne einen etwas kleineren LLQ-Wert besitzen, sogar als die Kümmerformen der Santa Rosae-Inseln.

Noch deutlicher zeigt dies das Diagramm Abb. 14, auf der die prozentuale Verteilung der Längen-Lamellen-Quotienten der dritten Molaren aufgezeigt wird. Um mehr Werte je Kurve zu erhalten, sind Ober- und Unterkieferzähne nicht getrennt. Der hierdurch entstandene Fehler wird in Kauf genommen. Aus den Kurven geht hervor:

1. Die dritten Molaren der sibirischen und der Alaskamammute haben im wesentlichen entsprechende LLQ-Werte.
2. Die dritten Molaren aus Mexiko und von der Fundstelle Rancho la Brea sind sich im LLQ ebenfalls ähnlich.
3. Die dritten Molaren aus Sibirien und Alaska weisen im Durchschnitt kleinere Werte auf, als die Zähne aus Mexiko und der Rancho la Brea.
4. Die wenigen Funde von den Inseln Santa Rosa und San Miguel liegen sowohl in der Sparte der hohen, wie der mittleren als auch der besonders niedrigen LLQ-Werte.
5. Die sibirischen und die Alaska-Funde haben einige Molaren mit einem niedrigeren LLQ als die kalifornischen Inselmammute.

Ein weiteres Diagramm (Abb. 15) zeigt in Summenkurven mittlere Werte des LLQ vom $mm^{\frac{2}{3}}$ bis zum letzten Molaren, getrennt nach Ober- und Unterkiefer. Aus dem Diagramm ist zu ersehen, daß die Längen-Lamellen-Quotienten im mittleren Wert bei allen gezeigten Dentitionsstufen von $mm^{\frac{2}{3}}$ bis zum dritten Molaren zunehmen. Diese Zunahme ist bei den Unterkieferzähnen größer als bei den Zähnen der Oberkiefer. Lediglich bei den Inselmammuten zeigt sich kein entsprechendes Verhalten, sicherlich die zufällige Folge eines zu geringen Materials.

4. Auf Inseln lebende Säuger und Änderungen der Morphologie

Inselendemische Säuger zeichnen sich durch verschiedene Eigentümlichkeiten aus (Azzaroli 1982).

a. Große Säuger, wie Hirsche, Flußpferde und Elefanten erfahren häufig eine Reduktion ihrer Körpergröße.

b. Kleine Mammalia, wie Insectivoren und Rodentier zeigen mitunter eine wesentliche Vergrößerung.

c. Die Tiere passen sich häufig einem vom Kontinent verschiedenen Biotop an.

d. Die individuelle Variation ist oft beträchtlich.

Gründe hierfür sind einmal die Verkleinerung des Lebensraumes, mit oft andersartigen Lebensbedingungen. So leben die Inseltiere mitunter auf einem harten, steinigen, zerrissenen Felsboden, der verlangt, daß sie beim Laufen und Springen auf ganz bestimmte Stellen treten, was ein stereoskopisches Sehen verlangt. Eine Höhlenziegenart (*Myotragus balearicus*) der Balearen verlagerte im Verlauf der phylogenetischen Entwicklung die Augen nach vorne, offenbar waren keine Angriffe von der Seite her zu befürchten, der Untergrund jedoch verlangte eine genaue Abschätzung von Entfernungen (Andrews 1915). Den Flußpferden auf Kreta fehlten Flüsse und Seen, sie mußten sich auf eine terrestre Lebensweise umstellen, wobei eine Verlängerung der Füße von Vorteil war. Hierzu gab mir freundlicherweise Dipl.-geol. Ralf D. Kahlke aus Weimar folgende Diskussionsbemerkung: „Die relative Häufigkeit von verschiedenen Tarsusverwachsungen bei spätpleistozänen Zwergflußpferden von Cypern werden von Leinders und Sondaar (1974) als eine Versteifung zur Hemmung einer Lateralbewegung gedeutet, wodurch die cranio-caudale Beweglichkeit wesentlich verbessert wird. Somit sind die Tiere besser in der Lage, größere Wegstrecken zurückzulegen, was notwendig war, wenn die Weideflächen von dem Wasserbiotop, soweit ein solcher vorhanden war, weit entfernt lagen“.

Die morphologischen Änderungen mögen zum Teil sehr langsam, zum Teil aber auch schnell vor sich gegangen sein. Azzaroli (1977, 1978) nennt einen Hirsch von Capri und Pianosa, der diese Inseln erst im Spätwürm erreichte und in wenig tausend Jahren verkümmerte. Von der schon genannten balearischen Höhlenziege wurde auf Mallorca eine ganze Entwicklungsserie gefunden, die im Pliozän beginnt und im Holozän endet. Die Größe der Tiere änderte sich progressiv. Sizilien hat Faunen verschiedenen Alters. Die reiche Tierwelt mit Zwergelfant, Flußpferd, Hirsch und *Leithia*, einer Siebenschläferart, wanderte in der Zeit der Nomentanan-Regression, vor etwa 700 000 Jahren oder der Ostian-Regression, vor etwa 230 000 Jahren ein und verschwand im Spätwürm. (Azzaroli 1971, 1977; Accordi 1980). Ein hoher Grad von Endemismus wurde danach in einer nicht zu langen Zeit erreicht.

Inzucht, sowie Übervölkerung und mit dieser in Zusammenhang ein zeitweiser Mangel an Nahrung mögen morphologische Änderungen begünstigt haben. Auf Malta wurden allein aus der Höhle Ghar Dalam neben sehr vielen Zwergflußpferdresten über 200 Backenzähne des verzweigten Waldelefanten gefunden, doch ist nicht zu ermitteln wie lange der Zeitabschnitt war, aus dem diese Tiere stammen.

Verkümmierungen gibt es auch bei den heute lebenden afrikanischen Elefanten. Von diesen lassen sich zwei Arten unterscheiden, einmal ein großohriger Steppenelefant (*Loxodonta africana oxyotis*) der östlichen Gebiete und ein kleinerer, rundohriger Waldelefant des westlichen Afrika (*Loxodonta africana cyclotis*). Der Waldelefant wird 2,20 bis 2,50 m hoch, der Steppenelefant 2,85 – 3,20 m. (Thenius u. Altevogt 1979). Das Elfenbein der dünneren und weniger gebogenen Defensen des Waldelefanten ist härter als dasjenige des Steppenelefanten.

Mitunter gibt es Kümmerformen. Im Zoo von New York lebte 9 Jahre lang ein Elefant, der lediglich eine Rückenhöhe von 2,00 m erreichte und auf einer Zählungsstation in Afrika gab es zwei Elefanten, die in 23 Jahren nur bis zu einer Höhe von 1,60 m heranwuchsen, mit Stoßzähnen von einer geringen Länge von 1 m. Bei diesen Zwergformen handelt es sich nicht um besondere Unterarten, sondern lediglich um verkümmerte Einzeltiere. Sie kommen nirgendwo in einzelnen Herden besonders zahlreich

vor, auch gibt es keine Gebiete, die ausschließlich von Zwergelafanten besiedelt wären. Genauso gibt es auch einzelne ungewöhnlich riesige Elefantenbullen. Nach der Größe von Einzeltieren sollte man auch in der Paläontologie, sofern es sich um Einzelexemplare handelt, keine neue Benennung einführen, wie dies z. B. bei *Mammuthus primigenius fraasi* geschehen ist.

Von den heutigen Flußpferden gibt es zwei Arten, die sich durch ihre Körpergröße und Gebißmerkmale unterscheiden. Einmal das große Flußpferd (*Hippopotamus amphibius*) mit einer Körperlänge von 400 – 450 cm, einer Höhe bis 165 cm, und einem Gewicht bis 3 200 kg und zum anderen das Zwergflußpferd (*Choeropsis liberiensis*) mit einer Länge von etwa 150 cm, einer Höhe von 77 – 83 cm und einem Gewicht von 180 – 260 kg (Lang 1977), das in einem kleinen Verbreitungsgebiet noch selten zu finden ist. Flußpferde leben nicht nur im Tiefland, sondern kommen auch in rund 2 000 m Höhe vor. Die niedrigen Nachttemperaturen scheinen ihnen wenig auszumachen.

Zwar leben die weitaus meisten Flußpferde im Binnenland, doch scheuen sie auch Brack- und Seewasser keineswegs. Wiederholt erreichten sie zum Beispiel die der ostafrikanischen Küste vorgelagerten Inseln Sansibar und Mafia, durchschwammen dabei im Meer also immerhin eine Strecke von nahezu 30 km (Lang u. Frädrieh 1977).

5. Ergebnis und Zusammenfassung

In Eurasien lebten während des Pleistozäns zwei Elefantenarten, einmal der einen warmen Klimabereich benötigende Waldelefant (*Palaeoloxodon antiquus* FALC.) und zum anderen die zunehmend einem glazialen Klima sich anpassende Stammreihe der Mammute mit *Parelephas trogontherii* POHL. und *Mammuthus primigenius* BLUMENB. In Amerika finden sich lediglich die Elefanten der Mammutlinie. Hinzu kommt eine weitere Probosciderart: das Mastodon. Dieses verschwindet in Europa bereits im Alt-Pleistozän, in Amerika dagegen erst im End-Pleistozän. Während die Mastodonten mit ihrem Gebiß die Pflanzennahrung lediglich zerquetschen konnten, haben die wirklichen Elefanten die Möglichkeit diese außerdem zu zerstückeln und zu zerfetzen und damit in einem weit besser aufbereiteten Zustande den Verdauungsorganen zuzuführen.

Die Bestimmung der Elefanten basiert im wesentlichen auf der Untersuchung der Backenzähne. Diese erlauben Schlüsse auf das Alter der Tiere, oft auf ihr Geschlecht, die phylogenetische Entwicklungshöhe, mitunter den Gesundheitszustand und auf das Größenwachstum. Neben den normalwüchsigen Elefanten gibt es diminutive Kümmerformen und verzweigte Tiere. Es erhebt sich die Frage, wie weit aus der Größe der Backenzähne Schlüsse auf die Größe der Tiere zulässig sind. Jede Disharmonie zwischen Zähnen und Kiefern führt zu Anomalien und Fehlbildungen, wie Hemmungsmißbildungen, Knickungen der Krone, Deformationen und Zerstörungen von Zahnlamellen. Somit kann man davon ausgehen, daß bei normal entwickelten Zähnen sich Kiefer und Backenzähne kongruent verhalten.

In ihrer Größe sehr stark reduzierte Waldelefanten lebten auf verschiedenen Mittelmeerinseln und Diminutivformen der Mammute auf den kalifornischen Inseln Santa Rosa und San Miguel. Auch auf dem eurasiatischen und dem amerikanischen Kontinent finden sich mitunter diminutive Mammut-Reste.

Um dem Problem der Kümmerformen nachzugehen wurden Mammutfaunen aus Sibirien, Alaska, in Kalifornien der Rancho la Brea und den Santa Barbara-Inseln, sowie aus Mexiko miteinander verglichen. Eine kurze Beschreibung dieser Fundgebiete wird vorangestellt. Sicher sind die Mammutfunde dieser weit auseinanderliegenden Gebiete nicht alle aus derselben Zeitphase des Pleistozäns. Die sibirischen Mammute stammen zum überwiegenden Teil aus einer Zeit zwischen 45 000 und 11 000 Jahren vor heute, wie absolute Altersdatierungen an mit Weichteilen erhaltenen Mammutleichen ergeben haben. Die Funde aus Alaska wurden, soweit bekannt ist, aus oberflächennahen Schichten geborgen, könnten also aus etwa demselben Zeitraum stammen. Die Fossilien aus den Asphalt Sümpfen der Rancho la Brea

werden in einen späten Abschnitt der Wisconsin-Kaltzeit zurückdatiert und für die kümmerformen der Santa Barbara-Inseln ergibt sich eine Zeit zwischen 30 000 und 10 000 Jahre vor heute. Von den mexikanischen Elefanten stammen sicher einige auch aus älteren Zeitabschnitten, die Hauptfundsicht des Valsequillo ist jedoch in die Zeit vor 30 000 bis 9 000 Jahren zu stellen. Mit Ausnahme eines kleineren Teils der Elefantenfunde gehören die untersuchten Faunen demnach in die Wisconsin-Kaltzeit und zwar in einen späteren Abschnitt derselben.

In Europa lebten damals hochentwickelte Mammute; in Amerika dagegen Tiere mit sehr unterschiedlichen Gebißmerkmalen, wie man sie in Europa aus dem Alt-, dem Mittel- und dem Jungpleistozän kennt. Man kann folgern, daß der amerikanische *Mammuthus columbi* mit dem europäischen *Parelephas trogontherii* nahe verwandt ist und in der Elster- eventuell auch der Saalekaltzeit in Amerika einwanderte. *Mammuthus primigenius* ist mit einiger Wahrscheinlichkeit erst in der Weichsel-Wisconsin-Kaltzeit nach Amerika gekommen. Für *Mammuthus imperator* steht die Frage offen, ob er im Altpleistozän bereits in Amerika einwanderte, um dann bis zum Ende des Pleistozäns mit nur wenig verändertem Gebiß weiter zu existieren, oder aber was Freudenberg (1922) diskutiert, ob aus fortgeschrittenen Formen im jüngeren Pleistozän sich wieder eine altertümliche Art zurückgebildet hat.

In Mexiko und der kalifornischen Fundstelle der Rancho la Brea konnten Backenzähne von *Mammuthus imperator*, *columbi* und *primigenius* untersucht werden, wobei der Versuch gemacht wurde, zur Trennung der Arten besonders kennzeichnende Merkmale herauszustellen. *Mammuthus primigenius* von Amerika entspricht weitgehend dem europäischen Mammut der mittleren Weichselzeit. Einige dritte Molaren erreichen jedoch eine Größe, vor allem auch Höhe der Zahnkronen, wie man sie bei den europäischen Mammuten des obersten Pleistozäns nur selten findet. An Hand der Lamellenzahl und des Längen-Lamellen-Quotienten kann man *Mammuthus primigenius* von den anderen beiden Elefantenarten Amerikas trennen. *Mammuthus columbi* fällt mit den Merkmalen der Zahnkrone in die Variationsbreite des europäischen *Parelephas trogontherii* der ältestzeitlichen Fundstelle Süßenborn bei Weimar (Guenther 1969).

Folgende Merkmale ermöglichen eine Unterscheidung von *Mammuthus columbi* und *Mammuthus imperator*: Die Zahnkronen von *Mammuthus imperator* sind in der Regel niedriger. Seine dritten Molaren, von diesen lag mir das meiste Untersuchungsmaterial vor, sind besonders breit. Lamellen und häufig auch des Zwischenzement, damit auch der Schmelz von *Mammuthus imperator* sind besonders dick. Die Anzahl der Lamellen ist jedoch geringer, sodaß *Mammuthus imperator* bei gleicher Zahnlänge und dickeren Lamellen einen weit höheren Längen-Lamellen-Quotienten besitzt. Diese Merkmale sind zumeist bei den ersten und zweiten Molaren bereits vorhanden, bei den dritten Molaren jedoch am deutlichsten ausgebildet.

Die Verkümmerng der Elefanten von den Channel Islands läßt sich an Hand der Zahngrößen überprüfen, wobei lediglich von der Zahnlänge und -breite ausreichende Messungen zur Verfügung stehen, während auf die Einbeziehung der Zahnhöhen, wegen des Mangels an Material, verzichtet werden muß.

Die Zahnängen der dritten Molaren der verzweigten Inselelefanten liegen zwischen 209 und 243 mm und entsprechen damit den Längen der zweiten Molaren von *Mammuthus columbi*, sind also deutlich reduziert. Überraschenderweise hat ein wesentlicher Teil der sibirischen Elefanten mit Längen zwischen 217 bis 288 der dritten Molaren ähnlich kleine Längenwerte. Da die normalwüchsigen *columbi*-Elefanten mit Längenwerten von 265 bis 340 mm zwischen Sibirien und den Channel Islands lebten, liegt auf der Hand, daß sibirische und Insel-Elefanten nicht in direktem Zusammenhang miteinander stehen. Zudem wurde auf der Insel San Miguel ein dritter Oberkiefermolar mit einer Zahnlänge von 325 mm gefunden, also dem Zahn eines normalwüchsigen *Mammuthus columbi*. Man könnte daraus folgern, daß die Elefanten als *columbi*-Mammute zur Insel kamen und dort verkümmerten.

Tabelle 7

Dritte Oberkiefermolaren der Fundstelle Rancho la Brea

 M_3

Rancho la Brea

Eig. Nr.	Fundangaben und Inv. Nr.	Art	Zahn	Lamellenformel	Länge	Breite	Höhe	Ver-schmelzg.	Abkau-ung um	L.L.Q. 50%-Wert	L.B.Q.	Hypoplas.		Bemerkungen
2	Rancho la Brea	primig.	M_3^d	$\infty 19 x$	-230	84	103 XVI	med. an.	50 %	9,5	29	sehr deutl. 11:3=36		beide Zähne im Unterkiefer
28	3.803-3L 9,13 on I 13 Schauk.	col.	M_3^s	$x 16 x$	320	95-100	207 (x 7)	med. lam.	20 %	17,1	3,4	keine	3,5	
18	3.803-3R Pit 9 1+13 11"	imp.	M_3^s	$-15 x$ (x 17 x)	-264	102 IV	196 X	gleich	25 %	19,0	-	keine	2,6	m. Dz.
16	3.803-5R Pit 9 91+13 12 1/2"			$x 2-3$ $-15 x$ (x 17 x)	-268	105 V	175 IX	gleich	30 %	18,0	-	vorhanden	2,5	m. Dz.
19	3.802-3R Pit 9 1+13 11"	col.	M_3^d	$x 15 x$ (x 17 x)	-261-	102 IV	190 XIV	med. lam. bis gleich	30 %	16,5	-	keine	2-3	m. Dz. Wurzeln im Knochen
5	Nr. 282 3.802-1-R Pit 9 7-15 16"	col.	M_3^d	$x 3$ $\infty 14 x$	-265-	104 V	167 VIII	med. lam.	40 %	17,2	-	keine		m. Dz. Kaufl.:Wurzelebene 60% sehr groß
3	3.802-7-R Pit 9 K Komp.15 14"	col.	M_3^d	$x 13 -$	218-	87 V	160 VIII	-	0	15,5	-	keine		Dz. nur vorne ausgebildet hintere Lamellen fehlen, da noch nicht verbunden

Tabelle 8

Dritte Unterkiefermolaren der Fundstelle Rancho la Brea

 M_3

Rancho la Brea

Eig.	Fundangaben und Inv. Nr.	Art	Zahn	Lamellenformel	Länge	Breite	Höhe	Verschmelzung	Abkau-ung um	L.L.Q. 50%-	L.B.Q.	Hypoplas.	Schm-stärke	Bemerkungen
1	Rancho la Brea	prim.	M_3^s	$x 21 x$	340	95,5	132 XVII	med. lam. bis gleich	35 %	12,4	3,6	3 Rillen extern deutl. vorhanden 18:3=6	2	
27	3.801-11-R Pit 9 11 25 Schauk.	col.	M_3^d	$x 15 x$	290	90	-	gleich	40 %	17,0	3,2	keine	2,5	
20	3.806-4-L Pit 9 H 12 on I 14,5"	col.	M_3^s	$x 14 x$	324	101	92 IV	med. lam.	30 %	18,0	3,4		4	
11	3.805-15-L Pit 9 13 10 1/2"	col.	M_3^s	$-14 x$	-270	107 VI	154 XIII	med. lam.	50 %	17,5		keine	3	
14	3.805-6-L Pit 9 (6-12) 17"	col.	M_3^s	$-6 -$	-142-	98 I o. Dz.	160 I		? 35 %	17,5		keine		
17	Keine Nr. Rancho la Brea	col.	M_3^d	$-5 1/2 x$	-110	92 I o. Dz.	? 190 I		? 40 %	17,5		keine		Knochenrest vorhanden
22	Rancho la Brea	imp.	M_3^d	$-5 -$	-108-	103 III			50 %	23,0 ?			2,5	m. Dz.
10	3.805-5-L 9. H. -13, 10	imp. ?	M_3^s	$-11 -$	-244-	90 IV m. Dz.	136 VIII	gleich	45 %	18,9			2,5	m. Dz.
7	535 3.804-5-R 9 t RK 14,15,17			$x 1$ $\infty 12$	-255	91 VI m. Dz.	142 VIII	med. lam.	50 %	18,8		deutl. 1,6:2	31	m. Dz.

Tabelle 9

Zweite Molaren der Ober- und Unterkiefer von Proboscidiern der Fundstelle Rancho la Brea

 M_2

Rancho la Brea

Eig.	Fundangaben und Inv. Nr.	Art	Zahn	Lamellenformel	Länge	Breite	Höhe	Ver-schmelzung	Abkau-ung um	LLQ 50% - Wert	L.B.Q.	Hypoplas.		Bemerkungen
4	Rancho la Brea	col.	M_2^s	$\infty 10 x$	-200	87 V	-134 X (150)	med. lam.	65 % -70 %	15,0	~ 2,9	keine	3,0	m. Dz. auf der Rückseite Pressuren
8	3.802 - 2 - R 9,9 19, 10, 9	col.	M_2^d	- 12 x	-203	80 II o.Dz.	161 VII	med. lam.	35 %	15,0		deutlich 16:2	2,2	sehr breites Zwischen-zement, Schmelzfig. schwach rhomb. gebogen
M_2														
15	3.304 Pit 9 11,9"	col.	M_2^d	$x 14^{(1x)}$ (x 15 x)	255 -	88 V	119 XIV	med. lam.	20 %	15,5	~ 3,0	vorhanden aber schwach	2,5	Zahn im Kiefer
21	3.891 - 2 - 1 Pit 9 Gr. 14 11"	col.	M_2^s	$x 12^{(1x)}$ 12 x	-247	77 II	122 XII	gleich bis med. an.	25 %	18,0		keine	2,2	m. Dz. im Kiefer Hohlraum für M_3
29	3.804 - 9 - R Pit 9 7 - 13 20 1/2"	col.	M_2^d	$\infty 12 x$	-210	~ 85		gleich bis med. an.	55 %	14,8		keine	2,2	
12	3.805 - 13 L	col.	M_2^s	$\infty 6 x$	-230	90 III			85 %	17,5			2,6	
13	Pit 9 1 - 13 11"		M_2^d	$\infty 7 x$	-198	91,5 IV			80 %	18,0			3,0	
6	3.304 - 22 9, I 13 12	col.	M_2^d	$\infty 8 x$	-182	83 VII m. Dz.		med. lam.	70 %	16,0		sehr schwach	3,5	Schmelzfiguren leicht rhombisch Zahn im Kiefer
9	398	col.	M_2^s	x 9 -	147 -	89 VI	140 II		0	14,7		keine		Dz. noch nicht ausgebildet
30	3.805 - 10 - L 9L 15,13 Schauk.	col.	M_2^s	$\infty 6 -$	168	90		gleich	90 %	?17,0		schwach vorhanden		m. Dz.

Tabelle 10

Backenzähne von Proboscidiern gefunden auf den Inseln Santa Barbara und San Miguel

Eig. Nr.	Fundangaben und Inv. Nr.	Art	Zahn	Lamellenformel	Länge	Breite	Höhe	Ver-schmelzg.	Abkau-ung um	L.L.Q. 50% - Wert	L.B.Q.	Hypoplas.		Bemerkungen
38	Insel San Miguel 168	Col. norm.	M_3^d	$x 17 x$	325	96 IV m. Dz.	162 XI	—	50%	15,9	3,4	keine	3,0	normaler columbi
39	Insel San Miguel (keine Inv. Nr.)	sehr stark dim.	M_3^d	x 16 1/2 x	209	61 IV	87 X	med. lam.	40%	11,5	3,4	keine	2,6	Zwergform bezeichnet als
35	Insel Santa Rosa 1688/659	Col. norm.	M_3^d	- 6 -	-123-	87 I o. Dz.	126 IV	med. lam.	30%	17,0	—	keine	2,0	normaler columbi
33	Insel Santa Rosa 106/907	schwach dim.	M_3^d	$x 2 \infty 14 x$	-211	80V m. etw. Dz.	110 I	med. lam.	40%	14,5	—	keine	2,2	
36	Insel Santa Rosa 106/179	schwach dim.	M_3^d	$x 3 - 12 x$	-186	79 IV wenig Dz.	123 IX	gleich	45%	15,0	—	keine	2,3	
32	Insel Santa Rosa	stark dim.	M_3^s	x 15 x	237	66 o. Dz.	110 IX	med. lam.	20%	12,6	3,6	keine	2,0	
34	Insel Santa Rosa 106/177	gerade noch normal	M_1^s	$\infty x 11 1/2 x$	173	70 III m. etw. Dz.	104 VII	—	35%	13,4	2,8 ?	keine	2,9	
37	Insel Santa Rosa (keine Inv. Nr.)	schwach dim.	M_1^d	x 12 x	199	64	139 I	—	0%	12,0	3,1	keine	-	
31	Insel Santa Rosa 106/217	dim.	mm_3^d	x 9 x	88	38 VII	—	med. lam.	45%	8,4	2,05	keine	1,5	

Auch die Zahnbreiten der verkümmerten Insel-Elefanten weichen nur wenig von den entsprechenden Maßen der sibirischen Tiere ab. Die Reduktion der Zahnbreiten entspricht derjenigen der Zahnängen. Der normalwüchsige dritte Oberkiefermolar von San Miguel hat dagegen eine Breite von 96 mm und entspricht damit dem Maß des *Mammuthus columbi*. Im mittleren Wert sind die Molaren der Inselelefanten etwas schmaler als die entsprechenden Zähne der sibirischen Mammute, doch überschneiden sich die Kurven.

Die Lamellenzahl ist ein besonders wichtiges Kriterium, da sie weit weniger variabel ist als die Zahngröße. Der mittlere Wert der Anzahl der Lamellen entspricht bei den ersten und zweiten Molaren der Inselelefanten noch demjenigen des normalen *Mammuthus columbi* und erst bei den dritten Molaren tritt bei den Inselmammuten eine Reduktion ein. Die Backenzähne der sibirischen Tiere dagegen zeigen auch bei den zweiten und dritten Molaren keine Verminderung der Lamellenzahlen gegenüber den normalwüchsigen Mammuten. Hier zeigt sich ein deutlicher Unterschied zwischen Inselfauna und diminutiven Tieren der Kontinente.

Der mittlere Werte des Längen-Lamellen-Quotienten zeigt bei den Zähnen der Channel-Island-Elefanten, sowie denjenigen aus Sibirien und Alaska keine Unterschiede. Dagegen haben die Oberkieferzähne von *Mammuthus columbi* aus Mexiko und der Rancho la Brea weit größere Längen-Lamellen-Quotienten. Bei den Unterkieferzähnen weichen die Längen-Lamellen-Quotienten auseinander. Die Zähne von Alaska und Sibirien haben nun sogar geringere Werte als diejenigen der Inselfauna.

Als Ergebnis ist festzustellen: In der Größe sind die dritten Molaren der verkümmerten Elefanten der Channel Islands besonders klein und entsprechen etwa den zweiten Molaren der normalwüchsigen *Mammuthus columbi*-Zähne. Die Lamellenzahl der Inselfauna ist bei den ersten und zweiten Molaren noch nicht reduziert, eine Verminderung tritt erst bei den dritten Molaren ein. (Biogenetisches Grundprinzip). Die Längen-Lamellen-Quotienten der Molaren aus Sibirien, Alaska und von den Channel Islands sind ungefähr gleich groß, dagegen haben die *Mammuthus columbi*-Elefanten der Rancho la Brea und der mexikanischen Fauna bei den Oberkiefermolaren höhere Werte. Bei den Unterkieferbackenzähnen dagegen haben die Mammute aus Sibirien und Alaska noch geringere Quotienten als die entsprechenden Zähne der Inselfauna, was zu erheblichen Teilen eine Folge der Reduktion der Lamellenzahl ist.

Damit läßt sich unterscheiden zwischen den verkümmerten Gebissen ohne Änderung der Bauelemente der kontinentalen Mammute und den verzweigten Inseltieren mit einer verringerten Anzahl der Lamellen des dritten Molaren.

Abschließend werden noch einige morphologische Änderungen von auf Mittelmeer-Inseln lebenden Säugetieren genannt, sowie auf Verkümmierungen von rezenten afrikanischen Elefanten hingewiesen.

6. Angeführte Schriften

- ACCORDI, B., 1980: Le faune insulari nane e giganti durante il Quaternario medio e superiore. Acad. Naz. Lincei, Contrib. Centro Lineo Interdisciplinare, N. 57: 45 – 70, Tav. I.
- AMBROSETTI, P., 1968: The Pleistocene dwarf elephants of Spinagallo (Siracusa, South-Eastern Sicily). Geol. Romana 7: 277 – 398.
- , 1969: Rappresentanti del genere *Leithia* nel Pleistocene della Sicilia. Scritti in onore di Angelo Pasa. Museo civico di Storia Naturale di Verona. Mem. fuori serie N 3: 78 – 80.
- ARELLANO, A. R. V., 1951: Some new Aspects of the Tepexpan Man Case. Bull. of Texas Archeol. and Paleontol. Society: 217 – 224.

- AZZAROLI, A., 1971: Il significato delle faune insulari quaternarie. *Le Scienze* 30: 84 – 93.
- , 1977: Considerazioni sui mammiferi fossili delle isole mediterranee. *Boll. di Zoologia* 44: 201 – 211.
- , 1978: Fossil Mammals from the island Pianosa in the northern Thyrrenian sea. *Bol. Soc. Paleont. Ital.* 17: 15 – 27.
- , 1982: Insularity and its effects on terrestrial Vertebrates: Evolutionary and Biogeographic Aspects. Proceedings of the first International Meeting on Paleontology, Essential of Historical Geology, held in Venice. Fondazione Giorgio Cini: 193 – 213. Modena.
- , 1983: Quaternary Mammals and the „End-Villafranchian“ Dispersal Event. A Turning Point in the History of Euroasia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 44: 117 – 139.
- FREUDENBERG, W., 1922: Die Säugetierfauna des Pliozäns und Postpliozäns von Mexiko. II. Mastodonten und Elefanten. *Geol. Pal. Abhdlg. NF.* 14, 3:1 – 76.
- GARUTT, W. E., 1964: Das Mammut. *Mammuthus primigenius* (Blumenbach). – Die Neue Brehmbücherei 331: 1 – 140. Wittenberg-Lutherstadt.
- , 1976: Untersuchung von Elefantenbackenzähnen. Methodische Anleitung. *Akademia Nauk CCCR*: 1 – 36. (Russisch).
- HEINTZ, A. E. u. GARUTT, W. E. 1965: Determination of the absolut age of the fossil Remains of Mammoth and Woolly Rhinoceros from the Permafrost in Siberia by the help of Radio-Carbon (C 14). *Norsk. geol. Tidskr.* 45. 1: 73 – 79.
- GUENTHER, E. W., 1954: Die diluvialen Elefantenzähne aus dem Nord-Ostsee-Kanal. *Meyniana* 2: 34 – 69. Kiel.
- , 1955: Mißbildungen an den Backenzähnen diluvialer Elefanten. *Meyniana* 4: 12 – 36. Kiel.
- , 1964: W. E. Garutt: Das Mammut. *Schr. Naturw. Ver. Schleswig-Holstein.* 35: 114 – 115. Kiel.
- , 1969: Die Elefantenmolaren aus den Kiesen von Süßenborn bei Weimar. *Paläont. Abh. A, Palaeozoologie.* III. 3/4: 711 – 734. Berlin.
- , 1973: Elefantenbackenzähne aus dem Valsequillo südlich von Puebla (Mexico). *Geol. u. Pal. Untersuchungen im Valsequillo bei Puebla (Mexiko)*: 111 – 117. Das Mexiko-Projekt der Deutschen Forschungsgemeinschaft, Wiesbaden.
- , 1974: Die Backenzähne der Elefanten von Ehringsdorf bei Weimar. *Abh. Zentral. Geol. Inst. Pal. Abh.* 23. Das Pleistozän von Weimar-Ehringsdorf II: 399 – 442. Berlin.
- , 1977: Die Backenzähne der Elefanten von Taubach bei Weimar. *Quartärpaläontologie* 2: 265 – 304. Berlin.
- , 1978: Die Elefantenmolaren aus den Travertinen von Burgtonna in Thüringen. *Quartärpaläontologie* 3: 139 – 150. Berlin.
- , 1979: Ein Mammut-Baby aus Ost-Sibirien. *Schr. Naturw. Ver. Schleswig-Holstein* 49: 47 – 50. Kiel.
- , 1981: Die Backenzähne der Mammute von Salzgitter-Lebenstedt. *Quartärpaläontologie* 4: 27 – 41. Berlin.
- HERRE, W. 1951/52: Kritische Bemerkungen zum Gigantenproblem der Summoprimaten auf Grund vergleichender Domestikationsstudien. *Anatom. Anzeiger* 98. 1/2: 49 – 65.
- HOOIJER, D. A., 1953: On dredged specimens of *Anancus*, *Archidiskodon* and *Equus* from the Scheldt Estuary, Netherlands. *Geol. Med.* 17: 185 – 202.
- , 1976: Observations on the Pigmy Mammoths of Channel Islands, California. *Athlon Festschr. Lovis Russel. Royal Ontario Museum*: 220 – 225.
- , 1984 *Mammuthus meridionalis* (NESTI) and *M. armeniacus* (FALCONER) from the North Sea. *Proc. Kon. Ned. Akad. v. wet.*, Series B, 87, 3: 335 – 359.
- JOHNSON, D. L., 1978: The Origin of Island Mammoths and the Quaternary Land Bridge History of the Northern Channel Islands, California. *Quaternary Research* 10: 204 – 225.
- LANG, E. M. und FRÄDRICH, H., 1979: Flußpferde. *Grzimeks Tierleben. Enzyklopädie des Tierreichs.* 13. Zürich.
- MADDEN, C. T. 1977 u. 1979: Abstract: Elephants of North America. *Geol. Society of America.*
- MOURER-CHAUVIRÉ, C. ALCOVER, J. A., MOYÀ S. and PONS, J. 1980: Une nouvelle forme insulaire d'effraie géant, *Tyto balearica* n. sp. (*Aves strigiformes*) du Plio-Pléistocène des Baléares. *Geobios* 13: 803 – 811, 1 pl.
- MUSIL, R. 1968: Die Mammutmolaren von Předmostí (CSSR). *Paläont. Abh. Abt. A. Paläozoologie* 3: 1 – 198. Berlin.
- ORR, P. C. 1956: Dwarf Mammoths and Man on Santa Rosa Island. *Univ. Utah Anthropological Papers.* 26: 74 – 81.
- , 1956: Radiocarbon dates from Santa Rosa Island I. *Santa Barbara. Mus. Nat. Hist. Dep. Anthropology. Bull.* 2 1 – 9, Bull. 3: 1 – 5.
- , 1967: Geochronology of Santa Rosa Island, California. *Proc. of the Symposium on the Biology of the California Islands.* (R. N. Philbrick Ed.). Santa Barbara Botanic Garden: 317 – 325. Santa Barbara, Calif.
- , 1968: Prehistory of Santa Rosa Island. – Santa Barbara Museum of Nat. Hist. Santa Barbara, Calif.
- OSBORN, H. F., 1942: *Proboscidea*. Vol. 2. *Stegodontoidea, Elephantoida*. The American Mus. Press. XXVI: 805 – 1 675. New York.
- RICHARD, C. 1951: Il ghiro gigante del Pleistocene di Sicilia (*Leithia melitensis* LEITH ADAMS). *Palaeontogr. Italica* 44. Mem 3: 1 – 52.
- SONDAAR, P. Y. 1985: Verdwenen Leven van de Middellandse-Zeeëilanden. *Cranium* 2,2: 44 – 55. Arnhem.

- STOCK, C. 1936: Ice Age Elephants of the Channel Islands. *Westways*, June 1936: 14 – 15.
- , 1943: Foxes and Elephants of the Channel Islands. *New Discoveries on the Channel Islands*. County Museum, Los Angeles, Quart 3.: 6 – 8.
- , 1965: Rancho la Brea, a Record of Pleistocene Life in California. Los Angeles County Museum, Science Series 20, Pal. 11; 1 – 83.
- STOCK, C. and FURLONG, E. L., 1928: The Pleistocene Elephants of Santa Rosa Island, California. *Science* 68: 140 – 141. Washington.
- TERRA, H. de 1946: New evidence for the antiquity of early man in Mexico. *Rev. Mex. Estud. Antrop.* 8: 69 – 87. Mexico.
- , 1954: *Urmensch und Mammut*. 194 Seiten, Wiesbaden.
- THENIUS, E. und ALTEVOGT, R., 1979: Die Rüsseltiere. *Grzimeks Tierleben. Enzyklopädie des Tierreichs*. 12: 479 – 514. Zürich.
- WERESCHTSCHAGIN, N. K., 1981: Das Mammutbaby aus Magadan. *Mammuthus primigenius* (BLUMENBACH). Umfassendes Buch mit den Beiträgen zahlreicher Autoren. Herausg. Akademija Nauk CCCR: 294 Seiten. (Russisch).