Schr. Naturwiss. Ver. Schlesw.-Holst.	Bd. 57	S. 91–108	Kiel, Jan. 1988

Auf Mittelmeer-Inseln während des Pleistozäns lebende Säuger und ihre morphologischen Abänderungen

Von EKKE W. GUENTHER, Ehrenkirchen

1. Die Zuwanderung von Mammaliern auf Inseln und die Änderungen ihrer Morphologie

Auf zahlreichen Inseln des Mittelmeers gab es während des Eiszeitalters Großsäuger wie Elefanten, Flußpferde und Hirsche, die zu kleinen und kleinsten Formen umgebildet waren. Nachgewiesen sind verzwergte Elefanten der Ägäis auf den Inseln Kreta, Tilos, Naxos, Delos, Seriphon, Milos, Rhodos und vielleicht Paros und Kitheros (DERMITZAKIS & SONDAAR 1979). Hinzu kommen Cypern und im westlichen Mittelmeer Sizilien, Malta und Gozo. Die Reste verzwergter Flußpferde fand man auf Cypern, Kreta, Malta-Gozo und Sizilien. Es zeigt sich also, daß diese bevorzugt auf den größeren Inseln lebten, während die Elefanten größere und kleinere Inseln besiedelten. Bei verzwergten Hirschen spricht SONDAAR (1985) von 9 Inseln, wobei wohl in Frage kommen: Kreta, Amargos, Kasos, Karpathos, Cypern, Malta und Sizilien.

Auf Sardinien sind Tiere vertreten, die auf anderen Inseln fehlen. Hier lebte ein diminutiver Makake mit abnorm großen Zähnen. Reste des Elefanten sind selten und sollen nach AMBROSETTI (1972) nicht vom Waldelefanten (*Palaeoloxodon antiquus*) abstammen, wie auf allen anderen Inseln, sondern von Mammuthus *armeniacus*. Das Flußpferd ist durch einen einzigen Fund belegt, Hirsche sind häufig und werden von *Praemegaceros verticornis* abgeleitet. Reste von Kleinsäugern sind keine Seltenheit (AZZAROLLI 1962, 1977, 1979, 1982; CALOI & MALATESTA 1974).

Die pleistozäne Fauna von Korsika ist ärmer. Sie enthält neben Hirschen Lagomorpha, Soriciden und Rodentier. Diese sind nicht völlig identisch mit den Funden von Sardinien, doch gibt es viele Ähnlichkeiten (BATE 1944, SIGOGNEAU 1960, AZZAROLI 1963, 1982).

Wie sind diese Säuger auf die Inseln gekommen? Standen ihnen Landbrücken zur Verfügung, sind sie hinübergeschwommen oder auf Flözen aus Treibholz verfrachtet worden?

Verbindungen zum Festland konnten durch tektonische Krustenbewegungen entstehen und wieder verschwinden. Hierdurch konnten auf Inseln lebende Tiere, die auf den Kontinenten längst ausgestorben waren, in einigen Fällen bis zur Gegenwart überdauern. Beispiele solcher endemischer Arten gibt es im Karibischen Meer auf den Inseln Kuba und Hispaniola (Haiti und Dominikanische Republik) mit Solenodon, einem besonders großen spitzmausartigen Insektenfresser

(Körperlänge ca. 32 cm) und mit Hutija, einer großen Baumratte (Körperlänge bis zu 50 cm), Tiere, die irgendwann im Tertiär diese Inseln erreicht haben. Ferner auf einigen Inseln Südost-Asiens, auf Magagaskar und Tasmanien. Auch auf Australien leben seit dem Tertiär Beuteltiere, die sich in die verschiedenen Lebensmöglichkeiten hineinentwickelt haben: in die der Raubtiere als Beutelwolf oder Beutelteufel, der Pflanzenfresser als Känguruh, der Nager als Beutelmaus und des Maulwurfs als Beutelmull. Es entwickeln sich also Tiere in Lebensmöglichkeiten, die noch nicht von anderen Arten besetzt sind, hinein, sofern nur genügend Zeit hierfür vorhanden ist.

Für das Mittemeer, wo die Besiedlung der heutigen Inseln vorwiegend in der geologisch kurzen Zeitphase des Pleistozäns stattfand, kommen tektonische Brükkenbildungen weit weniger in Frage als eustatische Meeresspiegelschwankungen. Während des Eiszeitalters waren die miteinander kommunizierenden Meere starken Spiegelschwankungen ausgesetzt. (Abb. 1). Einmal gab es ein bereits im Tertiär einsetzendes, mehr oder weniger kontinuierliches Absinken des Meeresspiegels vom Calabriano zum Siziliano, Milazzo, Thyrren und Monastir bis heute. Über die Ursachen desselben kann man nur Vermutungen anstellen. Vielleicht sind irgendwo weiträumig Meeresböden epirogenetisch abgesunken, vielleicht haben durch tektonische Bewegungen sich Meeresbecken auf Kosten der Kontinente erweitert.

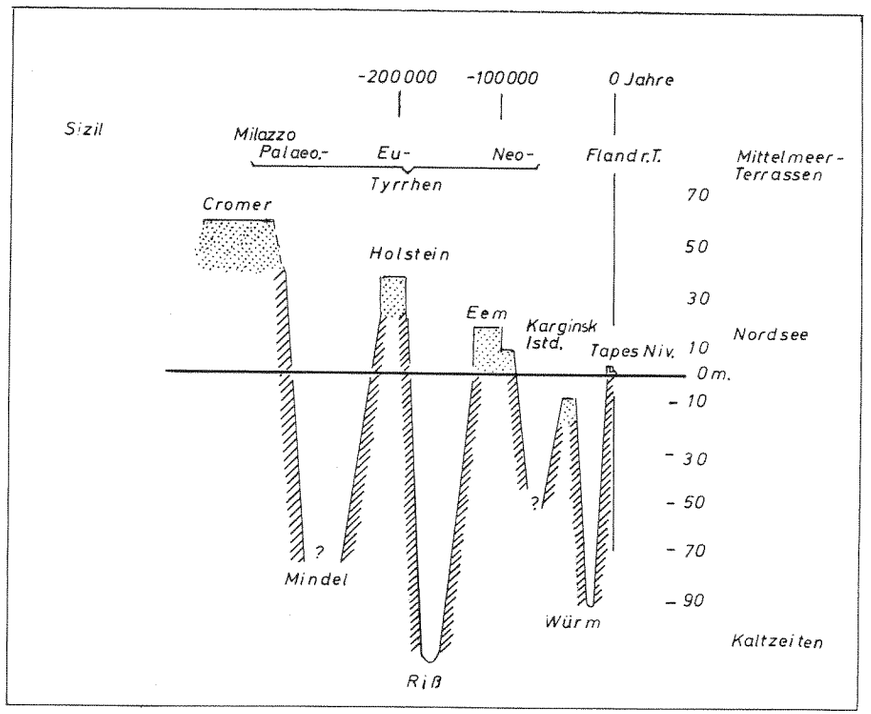

Abb. 1: Schwankungen des Meeresspiegels im zweiten Teil des Pleistozäns

In der Zeit des Tertiärs sind große Gebirgszüge entstanden, wobei gewaltige Gesteinspakete zusammengeschoben, gefaltet, zerbrochen und durch Blattverschiebungen verlagert wurden. In der Nachphase des Pleistozäns wurden hochsteigende Gebirge abgetragen und sinkende Tröge aufgefüllt, was alles sich auf Änderungen der Meeresspiegel auswirken konnte.

Das generelle Absinken der Meeresoberfläche wird überlagert durch weit kurzfristigere eustatische Schwankungen während des Eiszeitalters. In den Kaltzeiten bildeten sich über vielen Gebirgen und großen Gebieten Nordamerikas und Eurasiens, sowie wohl auch über Grönland und der Antarktis große Eismassen, wobei, als der großen Vorflut, dem Meere letzten Endes Wasser entzogen wurde, was zu einem Absinken des Meeresspiegels führte. Während der Weichsel-Würm-Wisconsin-Vereisung sank dieser um etwa 100 m, während der vorausgehenden noch intensiveren Elster- und Saale-Vereisung wohl noch um mehr als 100 m. In den – die Kaltzeiten trennenden – Interglazialzeiten stieg der Meeresspiegel wieder mehr oder weniger auf oder auch über das heutige Niveau.

Somit fielen während der Kaltzeiten viele heute vom Meer bedeckte Gebiete trocken. Auf der heutigen Doggerbank der Nordsee lebten Mammut, Wollnashorn, Ren und Moschusrinder, deren Überreste von englischen und niederländischen Fischern in ihren Netzen vom Meeresboden hochgebracht werden. Da Elefantenreste aus verschiedenen Kaltphasen des Eiszeitalters (*Archidiscodon, Parelephas* und *Mammuthus*) gedredscht werden, besteht der Nordseeboden aus Ablagerungen der Weichsel-Saale und Elster-Kaltzeit und den sie trennenden Warmzeiten.

Abb. 2 zeigt das Meeresgebiet zwischen den Inseln Malta und Sizilien. Hier gibt es eine untermeerische Brücke, die nicht tiefer liegt als 100 m unter Meeresoberfläche und die beiden Inseln verbindet. In den Kaltzeiten konnten auf dieser Landtiere im wesentlichen trockenen Fußes von Sizilien nach Malta wechseln.

Es fällt auf, daß die auf Inseln nachgewiesenen Großsäuger alle gute Schwimmer sind. ALTEVOGT & KURT (in Grzimeks Tierleben) stellen fest, daß Elefanten mitunter Ströme und Meeresarme von mehr als einer Meile Breite durchqueren würden und JOHNSON (1978) hat die Schwimmfähigkeit der heutigen Elefanten überprüft und dabei eine Geschwindigkeit von 0,96 – 2,70 km je Stunde ermittelt. Von Flußpferden sagt FRÄDRICH (in Grzimeks Tierleben), daß diese zwar meist im Binnenland lebten, doch auch Brackwasser und Seewasser keineswegs scheuten. Wiederholt erreichten sie zum Beispiel die der ostafrikanischen Küste vorgelagerten Inseln Sansibar und Mafia, wobei sie immerhin eine Strecke von rund 30 km durchschwommen hätten. Daß Hirsche gute Schwimmer sind, ist bekannt. Wenn also trotz der Absenkung des Meeresspiegels noch stellenweise wassergefüllte Senken zu überqueren waren, können wir es diesen Tieren wohl zutrauen, daß sie die Hindernisse schwimmend bewältigen.

Andere vor allem kleinere inselendemische Tiere, wie einige Rodentier, Insektivoren und auch Carnivoren sind jedoch schlechte Schwimmer und scheuen das Wasser. Man hat daran gedacht, daß diese eine Insel auch einmal auf Treibholz erreicht haben könnten. Wenn man die Situation während des Eiszeitalters verstehen will, darf man nicht von den Verhältnissen der heutigen Flüsse des Mittelmeers ausgehen. Auf denjenigen der Kaltzeiten wurde wohl während des jahreszeitlichen

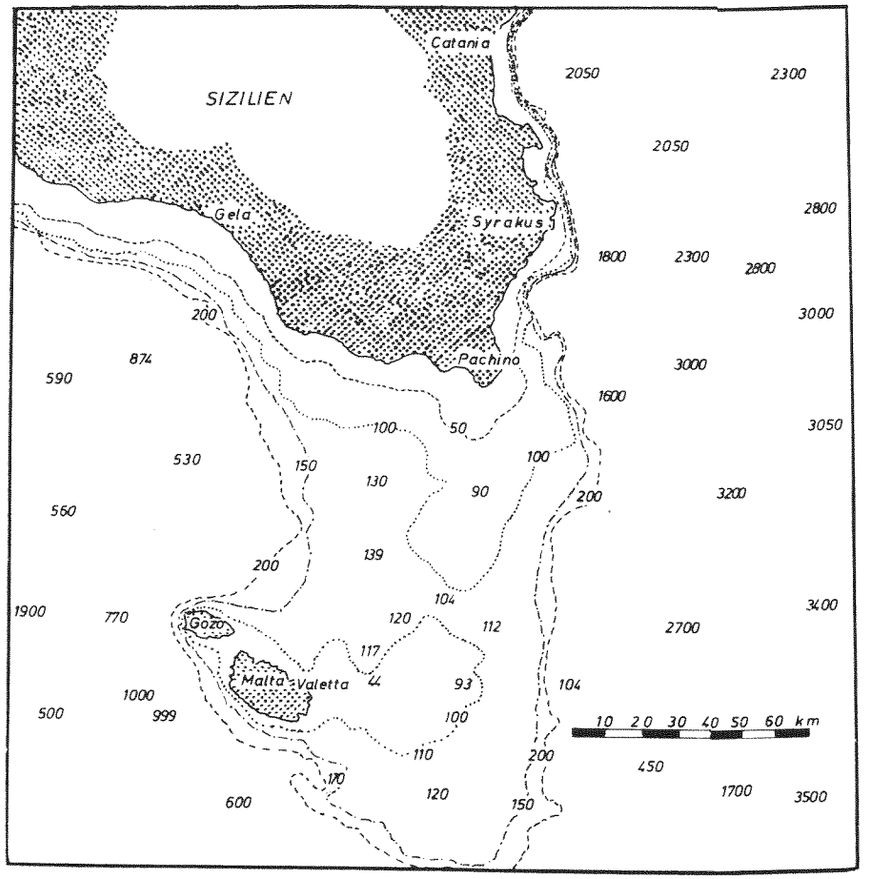

Abb. 2: Karte der Meerestiefen zwischen Sizilien und Malta

Hochwassers Treibholz ins Meer verfrachtet, und es gibt viele Beispiele, daß auch heute noch Tiere auf diesem transportiert werden.

Die Reste der pleistozänen Säuger wurden auf den Inseln in einigen Fällen im offenen Gelände im Schichtverband gefunden, häufiger jedoch in Spalten und Höhlen. Da die Gesteine zumeist reich an Kalk sind, ist die Erhaltung der Fossilien gut. Es mag sein, daß Tiere die Höhlen als Zufluchtsorte aufgesucht haben, wenn sie verletzt oder krank waren, oder den Tod herannahen fühlten. In einigen Fällen mögen auch Tierreste in Höhlen hineingespült worden sein. Auch bei einer größeren Anhäufung von fossilen Resten sollte man jedoch nicht ohne weiteres von einem Massensterben sprechen. Die Sedimentbildung in Höhlen geht zumeist nur langsam vor sich, so daß auch dicht gelagerte Reste sehr wohl aus einem längeren Zeitraum stammen können.

Einen interessanten Fall schildert SONDAAR (1985) von einer kleinen Grotte auf Kreta. Hier fand man die Reste von mehr als 100 Individuen des kleinen endemischen Hirsches *Cardioceras ropalophorus* und zwar vor allem von neugeborenen, einjährigen und sehr alten Tieren. Dies spricht dafür, daß vor allem die weniger widerstandsfähigen Altersklassen ihr Ende fanden, während die stabileren Tiere der Mittelklassen überlebten.

Inselendemische Tiere änderten häufig ihre Morphologie, wobei in einigen Fällen bereits geänderte Formen sich über mehrere Inseln ausbreiteten, in anderen, jeweils vom Festland zugewanderte Tiere sich mit den gleichen Tendenzen der Entwicklung umbildeten. Auf Inseln gibt es in der Regel weniger Tierarten als auf den nächstliegenden Festländern. Einzelne Merkmale haben dabei mitunter eine relativ große Variationsbreite (AZZAROLI 1982). Dies ist dann möglich, wenn die Umwelt oder besondere Gefährdungen, z.B. durch Raubtiere, keinen streng bestimmten Baustil verlangen.

Große Säuger, Elefanten, Flußpferde und Hirsche verkümmern zu diminutiven und verzwergten Formen, kleine Säuger, wie Nager und Insektenfresser werden weit größer, als ihre auf den Festländern lebenden Vorfahren. Ein Beispiel hierfür ist die auf Malta gefundene Siebenschläferart *Leithia*. Pathologische Änderungen treten vermehrt auf (AZZAROLI 1982). Die Umwandlungsprozesse verlaufen teilweise schnell, in anderen Fällen sehr langsam.

Eine geänderte Lebensweise auf der Insel erfordert mitunter eine neue Anpassung. Auf vielen Mittelmeerinseln fehlten große Flüsse und Seen, weswegen Flußpferde gezwungen waren von einer amphibischen zu einer terrestren Lebensweise überzugehen. Hierzu war eine Veränderung der Fortbewegungsorgane von Nutzen. Die bisher langen Phalangen des Schwielensohlengängers verkürzten sich, das Tier lief jetzt mehr auf den Zehen. Ein verzwergtes Flußpferd von Kreta bildet relativ lange Beine (BOEKSCHOTEN & SONDAAR 1966). Die laterale Beinbewegung wird eingeschränkt zu Gunsten einer cranio-caudalen Gelenkigkeit (Kreta und Cypern). Die relative Häufigkeit verschiedener Tarsusverwachsungen wurde von LENDERS & SONDAAR (1974) als Versteifung zur Hemmung einer Lateralbewegung der Hinterextremitäten gedeutet.

Auf Mallorca hat man von der Höhlenziege (*Myotragus balearicus*) eine ganze Entwicklungsreihe vom Pliozän bis zum Holozän gefunden. Zunächst ein Tier mit 3 Paar Incisiven mit Wurzeln im Unterkiefer. Die Oberkiefer-Incisiven fehlen. Dann verringert sich die Zahl der Incisiven und endet mit nur einem Paar mit Dauerwachstum (ANDREWS 1915, MOYÀ SOLÈ 1979). Die Größe der Tiere verringert sich und endet mit extrem kurzen Metapodien. Die Augenhöhlen verlagern sich nach vorne zu einer mehr frontalen Lage. Wegen des Fehlens von gefährlichen Raubtieren ist ein Angriff von der Seite nicht zu befürchten, dagegen ist ein stereoskopisches Sehen für die Fortbewegung auf dem schwierigen, felsigen Untergrund vorteilhaft.

Man kann davon ausgehen, daß die Besiedlung mit neuen Tierarten bei den einzelnen Inseln zu verschiedenen Zeiten stattfand. Die Proboscidier gehören – mit einer Ausnahme – alle zum Waldelefanten (*Palaeloxodon antiquus*), allerdings zu Tieren von einer sehr unterschiedlichen Größe. Der Waldelefant hat sich erst in der zweiten Hälfte des Eiszeitalters, in der Phase der großen Eisvorstöße herausgebildet, so daß seine Zuwanderung zu den Inseln erst nach der Günz-Kaltzeit denkbar

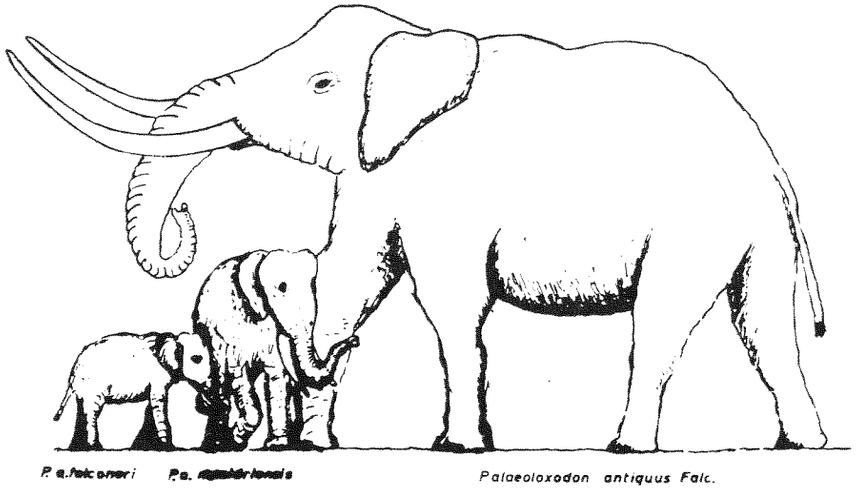

Abb. 3: Der Waldelefant (*Palaeoloxodon antiquus* FALC.) und die auf Mittelmeerinseln verzwergten Elefanten *Palaeoloxodon antiquus mnaidriensis* (LEITH-ADAMS) und *Palaeoloxodon antiquus falconeri* (BUSK).

ist. Nach Radiokarbondatierungen scheinen seine Kleinformen auf der Insel Thilos zu Beginn der Würm-Kaltzeit (ca. 72000 Jahre zurück) aufzutreten. Sie verschwinden dann erst im Holozän (etwa 7090 bis 4390 Jahre zurück). (BACHMAYER–SYMEONIDIS–ZAPFE 1984).

Damit wird das gleichzeitige Vorkommen von Menschen und Zwergelefanten sehr wahrscheinlich. Auch SONDAAR (1985) spricht sich dahin aus, daß zwar schon der paläolithische Mensch nach Sardinien gekommen sei, dann aber der Neolithiker das Leben auf den Inseln grundlegend geändert hätte. Ihm seien die furchtlosen, verzwergten Tiere, die keine Feinde kannten, als leichte Beute zum Opfer gefallen.

2. Malta, ein Fundort verzwergter Flußpferde und Elefanten

Eine Stellungnahme zu Fragen die sich bei der morphologischen Änderung von Elefanten und deren Aussterben ergeben, mag eine Untersuchung ihrer fossilen Reste fördern. Hierzu standen mir Knochen und vor allem Zähne zur Verfügung, die sich im Museum der Höhle Ghar Dalam auf Malta befinden, ferner Aufsammlungen aus Felsspalten und Höhlen Siziliens, die das Naturhistorische Museum in Basel besitzt. Weitere Stücke gab es in verschiedenen Sammlungen Deutschlands, Italiens und von Herrn MOL in den Niederlanden. Von besonderem Wert waren die vorzüglichen Abbildungen in der Veröffentlichung von LEITH-ADAMS (1874) und ferner die Arbeiten von AMBROSETTI (1968), sowie BONIFIGLIO und BERDAR (1979).

Die Reste verzwergter Elefanten, Flußpferde und Hirsche werden überwiegend in Erdspalten und Höhlen gefunden und so mag der palaeontologischen Untersuchung eine Diskussion der Höhle Ghar Dalam auf Malta vorangehen, die zur Zeit einen besonders guten Einblick in die fossile Überlieferung ermöglicht.

Die Höhle liegt etwa 20 m unterhalb der Straße, die von Taxien nach Birzebugga führt, in einem kurzen, ungefähr 2,5 km langen Tal, dessen Eintiefung sich im Meeresboden bis zu einer Wassertiefe von ungefähr 70 m fortsetzt, was darauf hindeutet, daß es in einer Kaltzeit entstand, in welcher der Meeresspiegel tief abgesunken war. Der obere Abschnitt des Tales liegt im Globigerinenkalk, der auf der Ostseite der Insel auf weiten Strecken zu Tage tritt. Er wechselt in seiner Mächtigkeit und erreicht Schichtdicken von mehr als 200 m. Es ist ein Kalksandstein von einer schönen goldgelben Farbe, der vor allem in bergfeuchtem Zustande leicht zu bearbeiten ist. Die meisten Häuser auf Malta, sowie die gewaltigen Befestigungen von La Valetta sind aus ihm erbaut. Er wird von dem unteren Korallenkalk unterlagert, einem schwach rostfarbenen, sehr viel härteren Gestein. Der Globigerinenkalk wird zumeist dem Miozän (Aquitan-Burdigal, vielleicht auch Torton) zugeordnet, der untere Korallenkalk dem oberen Oligozän (Chattium) (ZAMMIT-MAEMPEL 1977). Das Tal, in dem die Höhle liegt, schneidet in seinem tieferen Teil in den unteren Korallenkalk ein, in den höheren Abschnitten in den Globigerinenkalk. Die Grenze zwischen den beiden Schichten liegt oberhalb der Höhle.

Die Insel Malta wird von zahlreichen Klüften und Verwerfungen durchsetzt, die vorwiegend in WSW-ONO Richtung verlaufen, und auch Ghar Dalam verdankt ihre erste Anlage einer solchen Spalte. Die Höhle ist im vorderen Teil großräumig und verengt sich bergwärts. Ihre Länge liegt bei 80 m, die Höhe bei 3,50 – 5,40 m, und die Breite schwankt zwischen wenigen und 18 Metern. Sie mündet im Niveau einer Terrasse, die in einer Höhe von 25 – 35 m + NN in zahlreichen Reststücken zu erkennen ist. Wahrscheinlich entstand sie vor allem als Brandungshöhle, in einer Zeit als das Meer weit höher stand als heute. Hohlkehlen und Brandungshöhlen gibt es auf Malta in verschiedenen Niveaus bis zu beachtlichen Höhen.

Die Höhle Ghar Dalam wurde vor mehr als 100 Jahren zuerst von dem deutschen Professor ISSELS untersucht und seitdem hat man bei verschiedenen Grabungen zahlreiche weitere fossile Reste geborgen, die sich überwiegend in dem Museum befinden, das bei der Höhle liegt.

Die Höhle war vor den Grabungen zu mehr als der Hälfte mit Sediment gefüllt, dessen ursprüngliche Obergrenze sich noch an der Wand abzeichnet. Auch hat man zwei Sedimentpfeiler stehen lassen, an denen man die Schichtfolgen erkennen kann. Die Mächtigkeit der Höhlensedimente erreicht stellenweise 3,50 m.

Von unten nach oben ergab sich diese Schichtfolge:

1. Auf dem unteren Korallenkalk lag ein ca. 30 cm dicker, plastischer Ton von gelb-grauer Farbe.
2. Darüber folgte die ebenfalls ca. 30 cm mächtige Hauptfundschicht, ein rötlicher, tonreicher, meist lockerer Boden mit zahlreichen Kalkgeröllen. Er enthielt sehr viele, oft stark mineralisierte Knochen und Zähne des Zwergflußpferdes (*Hippopotamus pentlandi* MEYER) und viele Reste des Zwergelefanten (*Palaeloxodon antiquus mnaidriensis* LEITH–ADAMS). Sie waren vorwiegend dunkelbraun bis schwarz verfärbt und lagen kreuz und quer durcheinander. Die Elefantenzähne zeigten Spuren einer Abrollung. Meist fehlten die Wurzeln und häufig waren Zahnseiten bis auf das Dentin in den Lamellen abgeschliffen. Alle längeren Knochen waren zerbrochen und sebst Mittelfußknochen zeigten Spuren der

Abrollung. Die Schicht ist offenbar durch stark bewegtes Wasser beansprucht worden. Vielleicht floß ein kräftiger Bach durch die Höhle oder der Wellengang des Meeres war, bei einem interglazial hochstehenden Spiegelstand, wirksam.

Im Museum liegen zwischen den dunkel gefärbten, abgerollten Elefantenzähnen auch einige hellgelbe Zähne, die nicht abgerollt sind. In einigen Fällen sind noch Reste der Kiefer vorhanden, auch sind die Wurzeln erhalten. Sie mögen aus der höheren Schicht stammen oder auch von einer anderen Fundstelle.

3. Über der Hauptfundschicht folgten verschiedene Lagen einer rötlich gefärbten, tonigen Erde mit zahlreichen Geröllen. Hier fanden sich Vogelknochen und die Reste einer Schildkröte (*Testudo graeca*), ferner Geweihstücke, Knochen und Zähne einer Hirschart, sowie die Reste des Zwergflußpferdes. Die Zähne dieser Tiere haben vorwiegend eine helle Farbe und lediglich das Dentin ist dunkel getönt. Hier gab es auch die Reste von Raubtieren, eines kleinen Fuchses, eines Wolfs, einer Hyäne und eines Braunbären. Auch eine Antilope wird genannt. Vor allem jedoch überrascht die große Menge von Knochen und Zähnen des Flußpferdes. Bein- und Fußknochen, Wirbel, Scapulae, Beckenteile und auch die schlecht erhaltungsfähigen Rippen sind vertreten. Ganze Schädel fehlen, doch gibt es reichlich Zähne. Auch der Mensch sei in dieser Schicht belegt, zudem gäbe es im oberen Abschnitt Artefakte.
4. Darüber folgte eine bis 1,00 m dicke Schicht einer lockeren Erde, nun ohne Kalkgerölle. Einige Flint- und Obsidianstücke können wohl nur durch den Menschen von Sizilien, den Liparischen Inseln oder dem italienischen Festland hergebracht worden sein. Neben Landschnecken gab es auch Meeresmuscheln.
5. Zuoberst lag ein etwa 50 cm dicker, brauner Boden mit den Kieferstücken von Zwei Menschen – Kindern und Herdstellen –. Die Datierung ergab ein Alter von 5000 Jahren B. P.

3. Die Untersuchung der Backenzähne verzwergter Elefanten von Sizilien und Malta

3.1 Das Sterbealter

Die Gebisse der Elefanten geben Auskunft über das Sterbealter der Tiere und in begrenztem Umfange auch über den Gesundheitszustand der letzten Lebenszeit.

Von verschiedenen Autoren sind Überlegungen angestellt worden, was wohl die Ursache des Aussterbens der verzwergten Elefanten auf Mittelmeerinseln gewesen sein mag. Waren es Änderungen des Klimas, das zeitweise vielleicht derart arid-trocken war, daß die Tiere keine Vegetation, vielleicht sogar kein Trinkwasser mehr fanden? Oder sind durch Absinken des Landes oder Hebung des Meeresspiegels große ufernahe Weideflächen überschwemmt worden, was zu Nahrungsmangel geführt hat? Vielleicht auch hatten die Tiere bei zunächst günstigen Lebensbedingungen eine sehr hohe Vermehrungsrate, und bei späteren ungünstigeren Verhältnissen ist nicht mehr für alle ausreichend Nahrung vorhanden gewesen. Auch wurde daran gedacht, daß größere Raubtiere oder auch Menschen auf die Inseln gekommen seien und die verzwergten Tiere, die keine Feinde kannten, ausgerottet hätten.

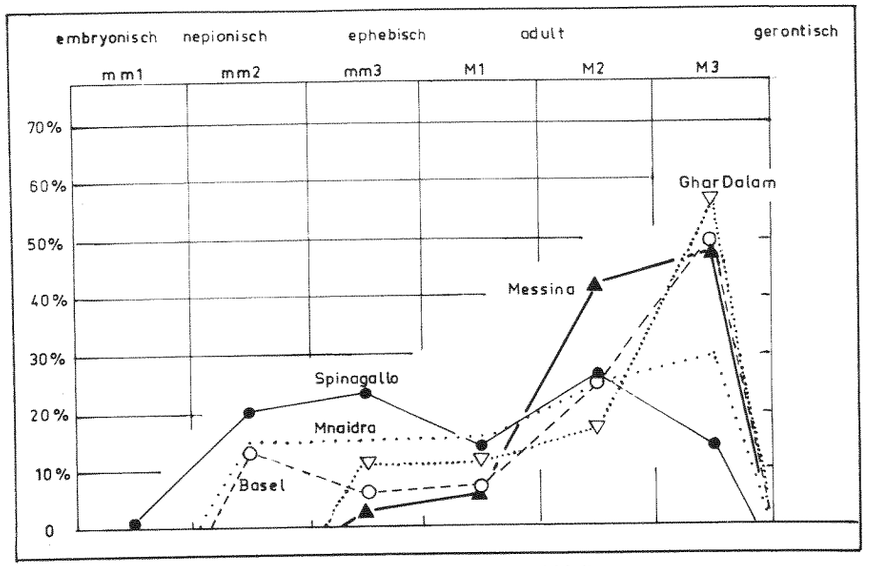

Abb. 4: Sterbealter verzwergter Elefanten von Sizilien und Malta

Wie weit erlaubt die Überprüfung des Sterbealters hierzu eine Stellungnahme? Dieses konnten bestimmt werden:
Von der Höhle Ghar Dalam bei 17 Tieren,
von der Spalte Mnaidra bei 16 Tieren,
von der Umgebung von Messina bei 70 Tieren,
von der Höhle Spinagallo bei 293 Tieren und
von der Basler Kollektion aus Sizilien bei 16 Tieren.

Die Ergebnisse der Altersuntersuchung zeigt Abb. 4. Die Kurven geben für die einzelnen Zähne der Dentitionsfolge jeweils die auf Prozente umgerechnete Anzahl der Backenzähne je Fundstelle an.

Die Altersverteilung einer Population ermöglicht häufig Hinweise auf die Ursachen, die zum Tode der Tiere geführt haben. Bei einer Todesgemeinschaft, die überwiegend durch den Alterstod bestimmt ist, überwiegen die Tiere mit dem, mehr oder weiger stark niedergekauten, dritten Molaren. Das ist bei Ghar Dalam, Messina und auch der Basler Sammlung der Fall. Sterben ganze Herden durch äußere Ereignisse, z.B. durch Naturkatastrophen, so entspricht die Alterstaffelung ungefähr der Zusammensetzung der Population, wobei allerdings mit der Möglichkeit zu rechnen ist, daß die widerstandsfähigen, adulten Tiere eher die Möglichkeit haben zu überleben. Dominieren jedoch die jungen Altersklassen, wie das bei Spinagolla der Fall ist, hat man mit besonderen Einwirkungen zu rechnen, z.B. dem Auftreten von Feinden, von Seuchen oder von besonders ungünstigen Lebensumständen, wie etwa Nahrungsmangel. Auch bei Mnaidra scheint keine natürliche Thanatozoenose vorzuliegen. Bei den Zähnen der Sammlung Basel dominieren die älteren Tiere. Die jungen Elefanten, mit dem zweiten Milchmolaren in Funktion, stammen

überwiegend ebenfalls aus Spinagolla. Das Fehlen der ersten Milchmolaren kann auch dadurch verursacht sein, daß diese recht kleinen Zähne bei den Grabungen vielfach übersehen wurden. Einschränkend ist zu bemerken, daß diese Überlegungen nur dann gültig sind, wenn man größere Umlagerungen der Fossilien ausschließen kann.

3.2 Hypoplasien und Fehlbildungen

An den Backenzähnen mitteleuropäischer Elefanten finden sich im Kronenzement häufig Rillen (Hypoplasien), die unweit der Kaufläche mehr oder weniger um den Zahn herumlaufen oder auf einer, vorzüglich der lingualen oder palatinalen Seite eingetieft sind. Sie entstehen ungefähr am äußeren Rand des Zahnfleisches. Häufig findet man mehrere Rillen übereinander, was auf einen bestimmten Rhythmus (vielleicht jahreszeitlich) schließen läßt. Ursachen zu ihrer Bildung sind falsche oder unzureichende Ernährung, Mangel an Vitaminen, besonders solchen, die beim Kalkstoffwechsel eine entscheidende Rolle spielen, also Störungen der inneren Sekretion.

Unzureichende Ernährung müßte bei den Insel-Zwergelefanten demnach zu einer deutlichen Bildung von Hypoplasien führen. Bei den Backenzähnen aus Sizilien und Malta, die ich untersuchen konnte, sind solche Rillen nur in wenigen Fällen und dann auch nur schwach ausgebildet zu erkennen, woraus zu entnehmen ist, daß die Tiere nicht unter periodischem Nahrungsmangel gelitten haben.

Bei vielen, vor allem Mammutzähnen, z.B. solchen, die vom Nordseeboden gefischt wurden, gibt es an den Gebissen Annomalien und Fehlbildungen, die z. T. dadurch entstanden sind, daß ein Zahn noch nicht genügend abgekaut und resorbiert war, wenn bereits der folgende nachgeschoben wurde.

Zahn- und Kiefergröße vererben sich getrennt und man könnte erwarten, daß bei den Inselpopulationen zu große Zähne in bereits stark verzwergten Kiefern stecken, was ebenfalls zu Tortuosität, Knickung der Zahnkrone und Deformation der Zahnlamellen führten mußte. Bei den untersuchten Zähnen fehlen solche Mißbildungen und auch die Impressionen an den proximalen und distalen Zahnenden sind nicht auffallend stark ausgebildet. Dies spricht dafür, daß der Zahnwechsel ohne Schwierigkeiten vonstatten ging. Vielleicht war die Abrasion der Zähne durch harte Nahrung, Sand und Staub in derselben, besonders stark, so daß die Zähne mehr als normal abgenützt wurden, weswegen auch bei zu großen Zähnen keine Deformationen auftraten.

3.3 Lamellenzahl und Zahnlänge

Die Anzahl der Lamellen, die einen Elefanten-Backenzahn zusammensetzt, nimmt im Verlaufe der Dentition von Zahn zu Zahn zu. Von dieser ist somit, innerhalb gewisser Grenzen, ein Schluß darauf möglich, um welchen Milchmolaren oder Molaren es sich handelt, woraus dann das Alter des Tieres geschätzt werden kann. Die Anzahl der Lamellen variiert jedoch bei den verschiedenen Zähnen selbst innerhalb einer Population oft nicht unerheblich und die Felder in denen die Zähne liegen (Abb. 5) überschneiden sich zum Teil. Die Abbildung läßt erkennen, daß dies bei den Inselelefanten vom 2. Milchmolaren bis zum 2. Molaren der Fall ist. Somit ist

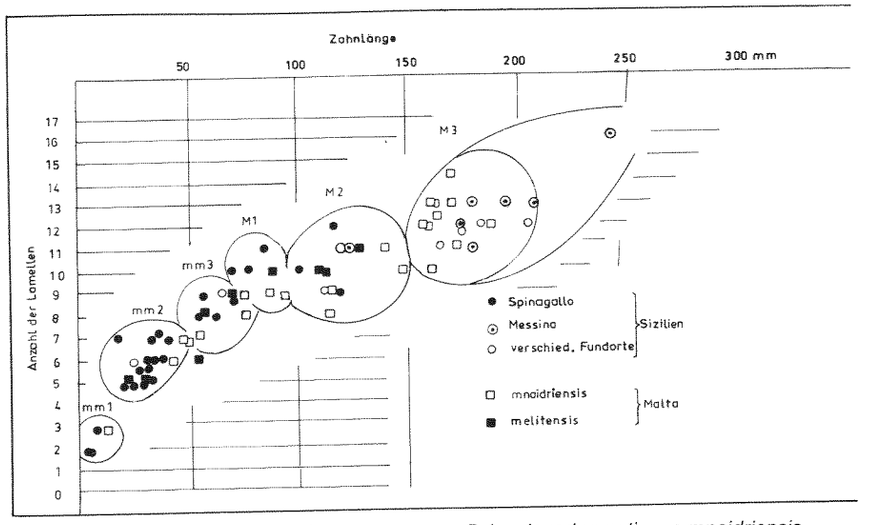

Abb. 5: Zahnlänge und Anzahl der Lamellen von *Palaeoloxodon antiquus mnaidriensis*

es bei einigen Zähnen, die im Grenzbereich liegen, nicht möglich, sie mit Sicherheit dem einen oder dem anderen in der Denition benachbarten Milchmolaren oder Molaren zuzuordnen.

Auch bei den Zähnen aus verschiedenen Zeiten und von verschiedenen Fundorten gibt es Unterschiede in der Lamellenzahl. So liegen die Werte der 3. Molaren:
der verzwergten Inselelefanten zwiwchen 10 und 14 Lamellen,
der Elefanten von Bilzingsleben (Holstein I. Glaz.) zwischen 10 und 15 Lamellen,
der Elefanten von Steinheim a. d. Murr (Holstein I. Glaz.) zwischen 13 und 19 Lamellen und
der Waldelefanten der thüringer Travertin-Fundplätze der Eemwarmzeit zwischen 12 1/2 und 19 Lamellen.

Die Werte von Steinheim a. d. Murr entnahm ich ADAM (1948). Seitdem sind in Steinheim zahlreiche weitere Funde geborgen worden, so daß die Schwankungsdifferenz vielleicht noch zu vergrößern wäre.

Es zeigt sich, daß die Anzahl der Lamellen der Tiere von Bilzingsleben und der Inselelefanten sich nicht wesentlich unterscheidet, jedoch diejenigen der Tiere von Steinheim a. d. Murr und den thüringer Fundplätzen im Durchschnitt höher liegt.

Auch die Längen der Backenzähne nehmen im Verlaufe der Dentition von Zahn zu Zahn zu, und bei diesem Maß ist die Variationsdifferenz besonders groß. Hier kommt der Geschlechtsdimorphismus zur Geltung, wobei die Elefantenbullen in der Regel größere Zähne haben als die weiblichen Tiere. Außerdem finden sich unter normalwüchsigen Populationen immer wieder Kümmerformen.

Die Zahnlängen der dritten Molaren des Ober- und Unterkiefers liegen:
bei den verzwergten Inselelefanten zwischen 155 und 210 mm,

bei den Waldelefanten von Bilzingsleben zwischen 210 und 290 mm,
bei den Tieren von Steinheim a. d. Murr zwischen 249 und 362 mm und
bei den thüringer Funden (Weimar, Taubach, Burgtonna) zwischen 221 (Diminutivform) und 320 mm.

Unter den Inselelefanten befindet sich ein 3. Molar aus dem Gebiet bei Messina (BONIFIGLIO 140 B) mit einer Länge von 242 mm und einer Lamellenformel von x 16 x. Es ist dies der Zahn eines normalwüchsigen oder nur wenig reduzierten Waldelefanten und nicht eines *Palaeoloxodon antiq. mnaidriensis*.

Abb. 6 zeigt zum Vergleich die Werte von Zahnlängen und Lamellenzahlen der Fundstelle Bilzingsleben in Thüringen, wobei auch die Felder, die sich bei den Mittelmeer-Elefanten ergeben, eingezeichnet sind.

Das Diagramm zeigt:

1. daß die Felder innerhalb derer die einzelnen Dentitionsstufen liegen, sich weit besser gegeneinander abgrenzen, als dies bei den Inselelefanten der Fall ist,
2. daß die Anzahl der Lamellen bei diesen beiden Fundgebieten sich nur unwesentlich unterscheidet,
3. daß die Zahnlängen der Inselelefanten gegenüber Bilzingsleben (und noch weit mehr gegenüber den Funden von Steinheim a. d. Murr und den thüringer Eem-Fundstellen) stark reduziert sind.

Wie weit diese Größenreduktion durch eine Verschmälerung der Lamellen oder aber des Zwischenzements bewirkt wird, soll später überprüft werden.

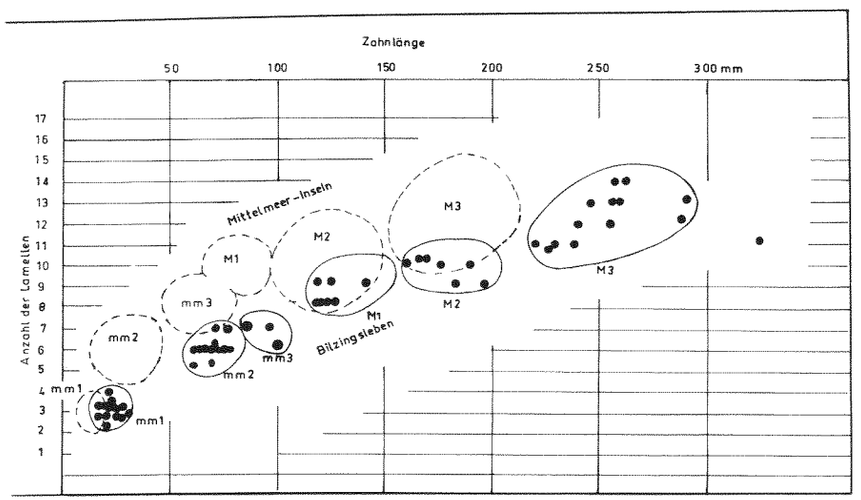

Abb. 6: Zahnlänge und Anzahl der Lamellen von *Palaeloxodon antiquus* FALC. der Fundstelle Bilzingsleben in Thüringen. Die Felder in denen die einzelnen Zahnarten der Mittelmeer-Elefanten liegen, sind gestrichelt eingezeichnet.

3.4 Die Zahnbreiten

Im Unterschied zu Länge und Höhe kann die Breite häufig auch an fragmentär erhaltenen Zähnen gemessen werden. Die maximale Breite wird oft erst nach einem Drittel der Abrasion und bei den dritten Molaren zumeist zwischen der II. und VI. Lamelle erreicht. Beeinflußt wird sie von der Dicke des auflagernden Deckzements.

In entsprechender Weise, wie die Zahnlängen, verringern sich bei der Verzwergung auch die Breiten, doch ist hier die Schwankungsdifferenz größer. Es gibt Zähne, die übernormal breit oder auch übernormal schmal sind.

Auf Abb. 7 sind Zähne der verzwergten Elefanten aus Sizilien und Malta nach ihren Breitenwerten und den Längen-Lamellen-Quotienten eingetragen, wobei versucht wurde, die einzelnen Dentitionsstufen gegeneinander abzugrenzen. Die Zuordung zu diesen wurde nach der Lamellenzahl getroffen, da diese hierfür meist ein besseres Merkmal ist, als die Zahngröße.

Der Längen-Lamellen Quotient, abgekürzt LLQ, errechnet sich aus

$$\frac{\text{Zahnlänge}}{\text{Anzahl der Lamellen}},$$

vermittelt also einen Einblick in die Lamellendichte. Aus dem Diagramm (Abb. 7) geht hervor, daß die Felder der einzelnen Dentitionsstufen in den Grenzbereichen

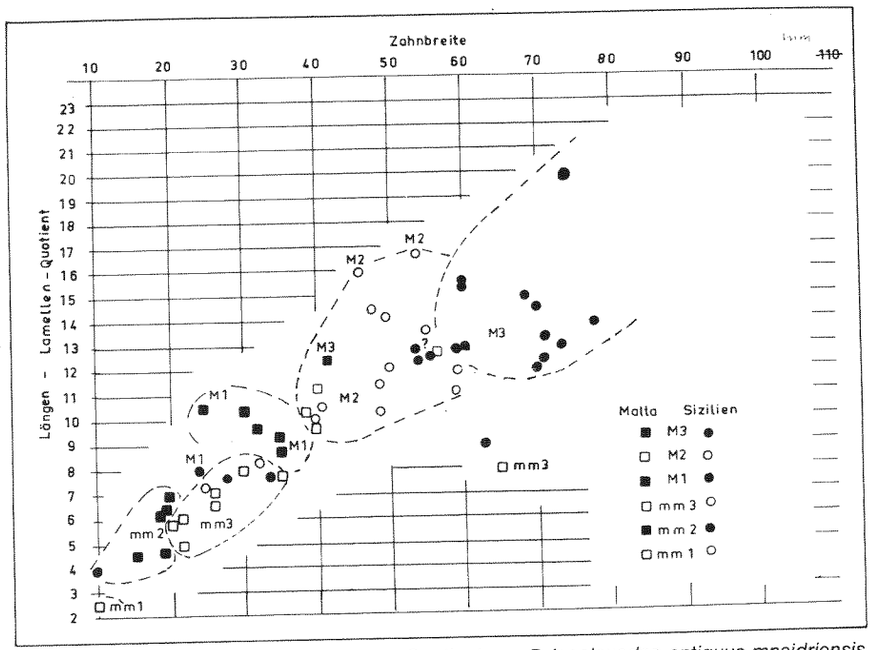

Abb. 7: Zahnbreite und Längen-Lamellen-Quotient von *Palaeoloxodon antiquus mnaidriensis* einiger Fundorte auf Sizilien und Malta.

mehrfach nicht zu trennen sind. Verschiedene Male gibt es Zähne, die nach Breite und LLQ in einem anderen Feld liegen, als in demjenigen, in welchem sie nach ihrer Lamellenzahl einzuordnen wären.

Bei der Verringerung der Zahngrößen der verzwergten Backenzähne von *Palaeoloxodon antiquus mnaidriensis* verhalten sich die Breiten besonders unregelmäßig.

Die Kaufläche eines stark niedergekauten, besonders breiten (73 mm) dritten Molaren mit hohem LLQ-Wert (ca. 20) wird bei BONFIGLIO u. BERDAR (1979) unter 36 A in einer Zeichnung gezeigt. Die Lamellen sind derart unregelmäßig, daß man daran denken möchte, daß der Zahn sich mit starkem Druck auf den vorausgehenden, noch nicht genügend abradierten und resorbierten zweiten Molaren preßte, so daß die Zahnkrone des M3 darunter gelitten hat.

3.5 Die Dicke von Lamellen und Zwischenzement

Die Länge eines Backenzahns wird nicht nur durch die Anzahl der Lamellen und deren Dicke bestimmt, sondern auch durch die Dicke des Zements, das sich zwischen den Lamellen bildet, des sogenannten Zwischenzements. Schmale Lamellen und breites Zwischenzement ergeben einen ebenso großen LLQ wie breite Lamellen und schmales Zwischenzement. Zur rechnerischen Erfassung dieser Beziehungen wurde ein Lamellen-Zwischenzement-Quotient, abgekürzt LZQ, aufgestellt (GUENTHER 1973), der sich errechnet aus:

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

Die Dickenwerte werden auf den Kauflächen gemessen. Errechnet sich ein LZQ von mehr als 1, so sind die Lamellen dicker, liegt der Wert unter 1, kommt dem Zwischenzement die größere Dicke zu.

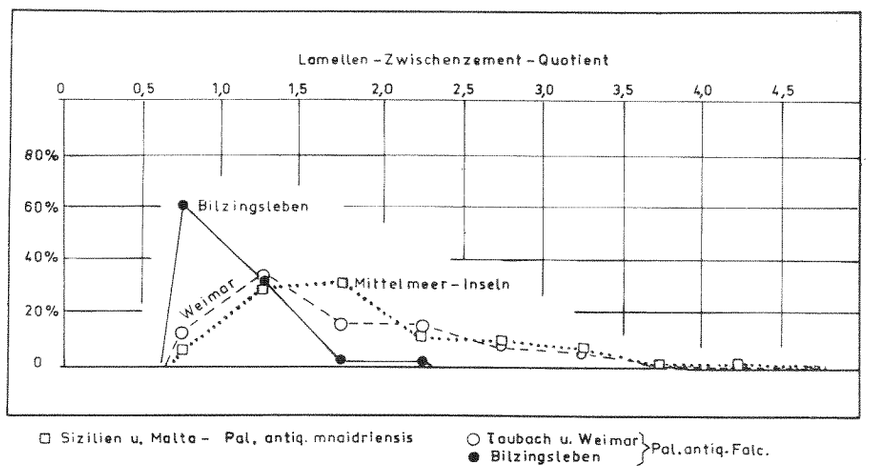

Abb. 8: Lamellen-Zwischenzement-Quotient der Waldelefanten von Bilzingsleben, Weimar und Taubach und von den verzwergten Elefanten von Sizilien und Malta.

Vergleichsuntersuchungen der Backenzähne von *Palaeoloxodon antiquus* FALC. von Bilzingsleben und Elefanten der Mammutreihe haben gezeigt, daß die Zähne von Bilzingsleben weit überwiegend ein breites Zwischenzement und schmale Lamellen haben, die Zähne der Mammute dagegen breite Schmelzlamellen und schmales Zwischenzement. Die Grenze zwischen den Zähnen der beiden Elefanten liegt bei einem LZQ von 1,2 bis 1,5. Es gibt jedoch keine scharfe Grenze, vielmehr überschneiden sich die Meßwerte.

Auf Abb. 8 wird in Kurven die prozentuale Verteilung des LZQ der Elefantenbackenzähne von Bilzingsleben, Weimar-Taubach und den verzwergten Inselelefanten gezeigt. Bei den Waldelefanten der Fundstellen Weimar-Taubach sind die Dickenwerte der Lamellen wesentlich größer als bei Bilzingsleben, besonders groß bei Weimar-Stadt und Weimar-Ehringsdorf, etwas geringer bei Taubach. Die würmzeitlichen Mammute von Salzgitter-Lebenstedt haben ähnliche Werte.

Die LZQ-Kurve des *Palaeoloxodon antiquus mnaidriensis* ist breit ausgezogen und ähnelt derjenigen der eemzeitlichen Waldelefanten von Weimar-Taubach, doch ist das Maximum der Kurve noch stärker in Richtung zu besonders breiten Lamellen verschoben. Der vorhergehende LZQ-Wert liegt zwischen 1,5 und 2,0, was bedeutet, daß den Lamellen auf Kosten des Zwischenzements ein besonders großer Dickenwert zukommt.

Die Längenreduktion der Backenzähne der Inselelefanten ist also, neben einer Verschmälerung der Lamellen, vor allem auch die Folge eines Aneinanderrückens derselben, auf Kosten des Zwischenzements. Die besonders harten Bauelemente der Kauflächen werden vergrößert, wodurch der Zahn langsamer abradiert wird. Es ist dies die Anpassung an einen die Zähne verstärkt beanspruchenden Kauprozeß.

4. Ergebnisse und Zusammenfassung

Während des Eiszeitalters bewohnten verschiedene Säugetierarten eine größere Anzahl von Mittelmeerinseln, wo sie ihre Morphologie änderten. Große Tiere, Elefanten, Flußpferde und Hirsche bildeten sich zu Diminutiv- und Zwergformen um, und einige kleine Nager und Insektenfresser vergrößerten sich. Während der Kaltzeiten sanken die Meeresspiegel ab, so daß zu verschiedenen Inseln Landbrücken entstanden, auf denen die Tiere die Inseln erreichen konnte, wie am Beispiel von Sizilien zu Malta gezeigt wird. Auf diesen Verbindungen gab es wohl auch mit Wasser gefüllte Senken, die für diese herbivoren Großsäuger, die alle gute Schwimmer sind, keine Hindernisse bildeten, jedoch für gefährliche Raubtiere eine Sperre waren. Später erreichten auch Raubtiere, wie Braunbär, Wolf, Fuchs und Hyäne und auch wohl der Vorzeitmensch die Inseln Sizilien und Malta und stießen dort auf die verzwergten Pflanzenfresser, die keine Feinde mehr kannten, und vieleicht wurden sie von den Carnivoren ausgerottet.

Es ist auch diskutiert worden, ob das Aussterben der herbivoren, auf den Inseln lebenden Tiere eine Folge von Nahrungsmangel, vieleicht bei einer Änderung des Klimas gewesen sei. Eine Untersuchung des Sterbealters von einigen Elefantenpopulationen zeigt jedoch, daß es sich bei den Tieren der Höhle Ghar Dalam auf Malta und denjenigen verschiedener Fundplätze aus der Umgebung von Messina um natürliche Sterbegemeinschaften handelt, bei denen die älteren und alten Tiere weit überwiegen. In der Höhle Spinagolla bei Syrakus auf Sizilien und in geringe-

rem Maße der Felsspalte Mnaidra auf Malta sind dagegen die Reste so vieler Jungtiere geborgen worden, daß man mit äußeren Einwirkungen, gefährlichen Feinden, Seuchen oder sehr stark verschlechterten Lebensbedingungen rechnen muß.

Elefanten sind bei hohem Nahrungsbedarf schlechte Futterverwerter und jede Unstimmigkeit der Gebisse ist für sie lebensbedrohend. Bei einem zu langsamen Abrieb eines vorausgehenden Backenzahns hat der von rückwärts sich nachschiebende Zahn nicht genügend Platz und reagiert mit Hemmungsmißbildungen. Verbogene Zähne, Knickungen der Zahnkrone, Deformation von Lamellen und Verschiebungen von Zähnen im Kiefer sind die Folge, was zu einem vorzeitigen Ende führen kann oder muß. Im Unterschied zu den Mammuten, vor allem des Ende der letzten Kaltzeit, sind bei den warmzeitlichen Waldelefanten derartige Mißbildungen selten und auch die Inselelefanten hatten hierbei kaum Schwierigkeiten. Ihre Zähne werden ausreichend abradiert, vielleicht sogar besonders stark, was auf eine harte Nahrung oder Staub und Sand in derselben schließen läßt. Leiden die Elefanten unter Nahrungs- vielleicht auch Vitaminmangel, so bilden sich im Deckzement feine Rillen, sogenannte Hypoplasien. Bei den mitteleuropäischen Waldelefanten und vor allem den Mammuten sind diese nicht selten, vielleicht durch einen jahreszeitlichen Nahrungsmangel bedingt, bei den Inselelefanten treten sie stark zurück, weswegen man davon ausgehen kann, daß die Tiere keinen saisonalen Futtermangel hatten.

Bei der Verkümmerung und Verzwergung soll sich nach einigen Autoren die Anzahl der Lamellen in der Zahnkrone verringern. Nach einem Vergleich mit den holsteinzeitlichen Waldelefanten von Steinheim a. d. Murr und den eemzeitlichen thüringer Faunen, von Weimar, Taubach und Burgtonna ist dies auch der Fall. Anders jedoch bei den holsteinzeitlichen Waldelefanten von Bilzingsleben, die nicht verkümmert sind, deren Lamellenzahl jedoch derjenigen der Inselelefanten im wesentlichen entspricht.

Die Zahnlängen des *Pal. antiq. mnaidriensis* von Sizilien und Malta sind dagegen wesentlich kürzer, als bei den nicht verkümmerten Waldelefanten. So entspricht die Länge der 3. Molaren der Inselelefanten derjenigen der 2. Molaren der Proboscidier von Bilzingsleben, der 2. Molaren von *Pal. antiq. mnaidriensis* derjenigen der 1. Molaren von Bilzingsleben, u. s. f. Zu den Tieren von Steinheim a. d. Murr und den eemzeitlichen thüringer Waldelefanten ist der Längenunterschied noch krasser.

Die Breitenmaße der Zähne der Inselelefanten variieren besonders stark. Mehrfach sind Zähne derart breit oder auch derart schmal, daß sie nach diesem Maß im Bereich einer anderen Dentitionsstufe liegen, als in demjenigen, in den sie nach ihrer Lamellenzahl gehören. Ein Gleiches trifft für die Längen-Lamellen-Quotienten zu.

Die Länge eines Zahnes wird nicht nur durch Anzahl und Dicke der Lamellen bestimmt, sondern auch durch die Dicke des Zwischenzements. Das Verhältnis der beiden Dickenwerte zueinander, gemessen auf der Kaufläche, zeigt für die Elefanten aus Bilzingsleben ein Dominieren der Flächen, die das Zwischenzement einnimmt. Bei den eemzeitlichen Tieren aus Thüringen und noch mehr den Inselelefanten kommt den Schmelzlamellen der weit größere Teil der Kauflächen zu. *Pal. antiq. mnaidriensis* hat im Verhältnis zur Größe der Zähne ganz besonders

dicke Lamellen und ein besonders schmales Zwischenzement. Der härteste Teil der Zahnkrone, der Schmelz, ist auf Kosten des wesentlich weicheren Zements vergrößert, wodurch den Zähnen ein verbesserter Kauwert zukommt. Wenn die Zähne der Inselelefanten, trotz der verstärkten Härte, nicht besonders langsam abradiert werden, bestätigt dies die Annahme, daß ihre Nahrung die Zähne besonders stark beanspruchte.

Die Tiere haben sich also den Lebensbedingungen der neuen Inselumwelt ausreichend angepaßt, und es ist nicht wahrscheinlich, daß hier ein Grund des Aussterbens von *Palaeoloxodon antiquus mnaidriensis* zu finden ist.

Für wertvolle Hinweise und die Zurverfügungsstellung von Untersuchungsmaterial schulde ich besonderen Dank den Herren Prof. Dr. Azzaroli und Dr. Mazzini in Florenz, Herrn Dr. Engesser in Basel, Herrn Ralph Kahlke in Weimar und Herrn Mol in s'Heerenberg in den Niederlanden.

5. Schriften

ADAM, K.D. 1948: Das Backenzahngebiß des *Elephas antiquus Falconer* von der unteren Murr (Württemberg). – Unveröffentlichte Dissertation: **72**, 3. Tab. 3 Abb., Stuttgart

AMBROSETTI, P. 1968: The Pleistocene Dwarf Elephants of Spinagallo (Siracusa, South-Eastern Sicily). – Geol. Rom. VII: 277–397, 54 Fig., 12 Tab., 15 Taf. Roma

AMBROSETTI, P. 1972: L'elefante fossile della Sardegna. – Boll. Soc. Geol. Ital. **91**: 127–131

ANDREWS, C.W. 1915: A description of the skull and skeleton of a peculiarly modofied Rupicaprine Antelope (*Myotragus balearicus*) with a notice as a new variety (*Myotragus volcaiens* var. *major*). – Philos. Trans. Roy. Soc. London (B) **206**: 281– 305. London

AZZAROLI, A. 1962: Il nanismo nei cervi insulari. – Palaeontograph. Italica **56:** 1–32, 25 Abb., 10 Taf., Pisa

AZZAROLI, A. 1963: Il nanismo nei cervi insulari quaternarie. – La Scienza. **30**: 84–93

AZZAROLI, A. 1977: Considerazioni sui mammiferi fossili delle isole Mediterranee. – Boll. Zool. **44**: 201–211. Padova

AZZAROLI, A. 1979: Critical remarks on some Giant Deer (genus *Megaceros* OWEN) from the Pleistocene of Europe. Palaeontogr. Italica **71**: 1–16. 6 Taf.

AZZAROLI, A. 1982: Insularity and its Effects on terrestrial Vertebrates: Evolutionary and Biogeographic Aspects. – Proc. of the First Internat. Meeting on Palaeont., Essential of Historical Geology – held in Venice. Fond. GIORGIO CINI 2–4 June 1981: 193–213. 3 Abb. Modena

BACHMAYER, F., SYMEONIDIS, N., ZAPFE, H. 1984: Die Ausgrabungen in der Zwergelefantenhöhle der Insel Tilos (Dodekanes, Griechenland) im Jahre 1983. – Sitzungsber. Österr. Akad. Wissensch. Math.-Naturw. Kl. I, **193** Bd. 6. – 10. H.: 321–328, Wien

BATE, D.M.A. 1944: Pleistocene Shrews from the larger western Mediterranean Islands. – Ann. Mag. Nat. Hist. **11**: 738–769 London

BOEKSCHOTEN, G.J. and SONDAAR, P.Y. 1966: The Pleistocene of the Katharo Basin (Crete) and its *Hippopotamus*. – Bijdragen tot de Dier **36**: 17–44. 7 Taf. Amsterdam

BOEKSCHOTEN, G.J. and SONDAAR, B.Y., 1966/67: Quaternary Mammals in the South Aegean Arc; with Notes on other fossil Mammals the coastal Regions of the Mediterranean I. – Konikl. Nederl. Akad. Wetensch. Proc. B. **70**: 556–564. 5 Taf. Amsterdam

BONIFIGLIO, L. und BERDAR, A. 1979: Gli elefanti delle ghiaie pleistoceniche di Messina. – Quaternaria XXI: 139–177. 11 Abb. Roma

CALOI L. and MALATESTA, A. 1974/75: Il cervo pleistocenico di Sardegna. – Mem. Ist. Ital. Paleont. Umana **2**: 162–247. 13 Taf. Roma

DERMITZAKIS, M.D. u. SONDAAR, P.Y. 1979: The Importance of Fossil Mammals in Reconstructing Paleogeography with special Reference to the Pleistocene Aegean Archipelago. – Annales géol. des pays helléniques **29**: 808–840. 1 Abb. Athen.

GUENTHER, E.W. 1973: Elefantenzähne aus dem Valsequillo südlich von Puebla (Mexiko). Das Mexiko-Projekt der Deutschen Forschungsgemeinschaft: 111–177. Wiesbaden

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

LEINDERS, J.J.M. u. SONDAAR, P.Y. 1974: On functional fusion in Footbones of Ungulata. – Z. Säugetierkde. **39**. 2: 109–115. Hamburg–Berlin

LEITH-ADAMS, A. 1874: In the Dentition and Osteology of the Maltese fossil Elephants, being a Description of Remains discovered by the Author in Malta between the Years 1860 and 1866. – Transactions of the Zoolog. Soc. IX.: **119**. 3 Abb., 9 Taf. London

MOYÀ-SOLÀ, S. 1979: Un caso de hiperodoncia en la serie incisiva en una mandibula de *Myotragus balearicus* BATE 1909. – Boll. Soc. Hist. Nat. de Baleares **23**: 79–85

SIGOGNEAU, D. 1960: Étude d'un cervidé pleistocène de Corse. – Ann. Paléont. **46**: 49–77. 3 Taf.

SONDAAR, P.Y. u. BOEKSCHOTEN, G.J. 1967: Quaternary Mamals in the South Aegean Islands Arc with Notes on the Aegean Islands Arc; with Notes on the other Fossil Mammals from the coastal Regions of the Mediterranean I. – Proc. Kon. Nederl. Akad. Wetensch. Proc. B. **70**: 556–564. 5 Taf. Amsterdam

SONDAAR, P.Y. 1985: Verdwenen Leven van de Middelandse – Zeeëilanden. – Cranium 2 jaarg. Nr. **2**: 44–55. 12 Abb. Dieren

ZAMMIT-MAEMPEL, G. 1977: An Outline of Malta Geology and Guide to the Geology Hall of the National Museum of Nat. Hist. Mdina, Malta: 1– 44. 8 Abb., 14 Taf., 1 Tab., Malta

ZAMMIT-MAEMPEL, G. und KUSS, S.E. 1977: On the Record of *Trilophodon olisiponenesis* ZBYSZEWSKI from the Maltese Islands. – Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. **67**: 147–151. 1 Abb. Freiburg

Anschrift des Verfassers:
Prof. Dr. Ekke W. Guenther
Lehenhof
7801 Ehrenkirchen 2 / b. Freiburg i. Br.