

NASHORNRESTE AUS DEM QUARTÄR DEUTSCH-OSTAFRIKAS

VON

W. O. DIETRICH

BERLIN

MIT TAF. XIII—XIX UND 1 TEXTABBILDUNG

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	46
Übersicht über das System der Rhinoceroidea	46
Zur Systematik	50
Alte und neue Funde in Afrika	51
Messung	53
Terminologie	54
Vergleichsmaterial	55
Schädel und Gebiß	56
<i>Serengeticeros</i>	56
<i>Ceratotherium</i>	67
<i>Diceros</i>	72
Gliedmaßenskelett	74
<i>Serengeticeros</i>	74
<i>Diceros</i>	81
Schriftenverzeichnis	85

Einleitung.

Die Arbeit behandelt das von LUDWIG KOHL-LARSEN während seiner Expeditionen 1934 bis 1939 im nördlichen Deutsch-Ostafrika gesammelte Material. Sie ist wesentlich mit Unterstützung der Kolonialabteilung des Reichsforschungsrates ausgeführt worden und ergänzt die Abhandlung „Ältestquartäre Säugetiere aus der südlichen Serengeti, Deutsch-Ostafrika“ (Paläontographica Bd. 94 Abt. A, Stuttgart 1942) unter Hinzufügung der jungquartären Reste aus dem Njarasa-Graben. Die geologische Kartierung dieser Gebiete steht noch aus. Über den Njarasa- oder Eyasi-See finden sich neuere Angaben in SCHUMACHER und THAMM (1941).

Es ist mir eine angenehme Pflicht, für gewährte Unterstützung und Hilfe zu danken:

Dem Reichsforschungsrat, insbesondere der kolonialwissenschaftlichen Abteilung (Abteilungsleiter DR. G. WOLFF),
dem Direktor des Geol.-pal. Instituts und Museums der Universität Berlin, Prof. Dr. H. STILLE,
Prof. Dr. L. KOHL-LARSEN in Schlachters,
Prof. Dr. EDW. HENNIG in Tübingen,
Prof. Dr. H. POHLE (Vergleichsmaterial),
Fräulein EVA VON SCHLIEBEN (Zeichnungen),
Fräulein INGEBORG SCHMIDT (Photographien),
Oberpräparator E. SIEGERT (Präparation und Montierung).

Übersicht über das System der Rhinoceroidea.

Die Rhinoceroidea (Mamm., Ungulata, Perissodactyla) stehen zwischen den Tapiroidea einer- und den Equoidea andererseits. Ihre Einteilung in Familien, unter Beifügung des zeitlichen Auftretens und der Verbreitung, sieht gegenwärtig folgendermaßen aus († = erloschen):

Übersicht über die Familien der Rhinoceroidea Osborn 1898.

- | | |
|---|--|
| 1. † Fam. Hyrachyidae (OSBORN) H. E. WOOD 1934 | Unter-Obereocän. Nordamerika. |
| 2. † Fam. Hyracodontidae COPE 1879 | Eocän-Oligocän. Nordamerika, Europa, Asien. |
| 3. † Fam. Amarynodontidae SCOTT-OSBORN 1883 | Eocän-Oligocän. Nordamerika, Asien. |
| 4. † Fam. Cadurcotheriidae DIETRICH | Oligocän. Europa, Asien. |
| 5. Fam. Rhinocerotidae GRAY 1821 | Eocän?-Holocän. Europa, Asien, Afrika Nordamerika. |
| 6. † Fam. Baluchitheriidae (OSBORN 1923) DIETRICH | Obereocän (?)-Ober-Oligocän. Asien. |
| 7. † Fam. Elasmotheriidae RINGSTRÖM 1924 | Pliocän-Quartär. Asien. |

Die Wurzel der Überfamilie ist zunächst im Paläocän zu suchen. Im Eocän sind die Familien bereits klar getrennt. Im Oligocän spalten sich die Familien in Stammlinien (Unterfamilien) auf, so die Rhinocerotidae oder eigentlichen Nashörner. Diese werden gegenwärtig wie folgt zerlegt:

Übersicht über die Unterfamilien der Rhinocerotidae.

8. UF. † Engyodontinae STEHLIN emend. 1925	Oligocän. Europa.
9. UF. † Allaceropinae H. E. WOOD 1932	Oligocän. Europa.
10. UF. † Caenopinae BREUNING 1924	Unter-Oberoligocän. Nordamerika.
11. UF. † Aceratheriinae (OSBORN) BREUNING 1924	Oligocän-Pliocän. Europa. Asien.
12. UF. † Diceratheriinae OSBORN 1910	Oberoligocän-Miocän. Nordamerika, Asien.
13. UF. † Teleoceratinae HAY (Teleocerinae OSBORN 1910) (= Brachypodinae BREUNING 1924)	Miocän-Pliocän. Nordamerika. Europa, Asien.
14. UF. Rhinocerotinae (Rhinocerinae) OSBORN 1910	Pliocän-Holocän. Asien.
15. UF. Dicerorhininae (Dicerorhinae OSBORN 1910) = Ceratorhininae (Ceratorhinae) OSBORN	Oligocän-Holocän. Europa, Asien, Nord- afrika.
16. UF. Ceratotheriinae DIETR. 1942	Pliocän-Holocän. Afrika.
17. UF. Dicerotinae (Dicerinae aut.) DIETR.	Miocän-Holocän. Afrika.

Die Wurzelgruppe sind die Caenopinae. Die Abbildung 1 veranschaulicht die ungefähren Zusammenhänge und den Baustil (Leistung und Gestaltung) der ganzen Gruppe.

Das System zeigt, daß die Rhinocerotoidea stärker aufgespalten und verzweigt sind als die Equoidea und die Tapiroidea, überhaupt stärker divergent sind als alle anderen Perissodactylengruppen. Die Überfamilie hat mehr Umwelt als diese. Sie hat auch mehr Lehrgeld bezahlt, denn bei der Hereinnahme der Umgebung in ihre Umwelt haben die Rhinocerotoidea die meisten frühen Glieder verloren. Die Ausgliederung vom Hauptstamm umfaßt 6 Familien bei der Gesamtgruppe, 6 Unterfamilien von 10 bei den Rhinocerotidae. Die Entwicklungswucht ist weit größer als bei den Tapirartigen, aber geringer als bei den Pferdeartigen. Sie erscheint mehr begrenzt als bei diesen letzten, weil die Ausgangsgestalten, so wie sie zur Zeit in den Gesichtskreis treten, bereits wolfs- bis tapirgroß und idiotypisch schon so gefestigt sind, daß die geologische Laufbahn zwar viele und kräftige Spuren hinterläßt, das Erscheinungsbild stark beeinflußt, aber doch nicht ganz und gar umprägt. Das Gestaltproblem kann über den oligocänen *Caenopus* zu den kleinen rhinozerosähnlichen Perissodactylen des Untereocäns zurückgeschoben werden, darüber hinaus gibt die Dokumentation z. Z. keine weiteren Aufschlüsse. Gewaltsame Lösungen (wie sie z. B. STEINMANN seinerzeit versuchte), bringen nicht weiter. Es ist, als ob es der Natur nur darum zu tun war, ein wuchtiges, d. h. schweres und plumpe Muster zu schaffen, eines Pflanzenfressers, der den Kopf nahe dem Boden trägt und eine terminale Hautbewehrung zum Stoßen hat. Alle Versuche, leichte oder hochbeinige, d. h. schnelle Muster zu erzielen, werden ebenso ausgemerzt wie die Versuche, ins Wasser zu gehen.

Nur die paläohippidenartigen Hyrachiidae (WOOD 1934) zeigen an den oberen M noch die Entstehung der drei Wände (Lophe) aus dem primitiven Perissodactylen-Hügelplan; alle anderen Familien haben diese drei ± fest gefügten Wände und suchen sie für die P auf verschiedenen Wegen zu erwerben. Auf die Laufbahn und das phyletische Bewegungsbild einzutreten, würde zu viel Platz erfordern. Es genügt die Feststellung: Weder die Hyrachiidae — leichte Renner mit pferdeähnlicher Ausgestaltung —, noch die Amynodontidae, die nach Flußpferdart das Wasser erobern wollten, aber mit Gebiß und Schädel allzu stark experimentierten, noch die nahe verwandten Cadurcotheriidae, noch die Baluchitheriidae, die übermäßig groß wurden, noch schließlich die Elasmotheriidae, deren Gebiß über das Ziel hinausging — lebenslänglich wach-

sende prismodonte M (TERIAEV 1939) — waren erfolgreich; sie erloschen alle früher oder später. Der Versuch, in alle Räume — abgesehen von Hochgebirge, Wüste und dem Meer — hineinzukommen, mißlang in Nordamerika, Europa und dem nördlichen Asien; manche Biotope, wie das Süßwasser, die glaziale Steppe, die gemäßigten Zonen mußten aufgegeben werden. Übriggeblieben sind allein die Rhinocerotidae. Sie bewahr-

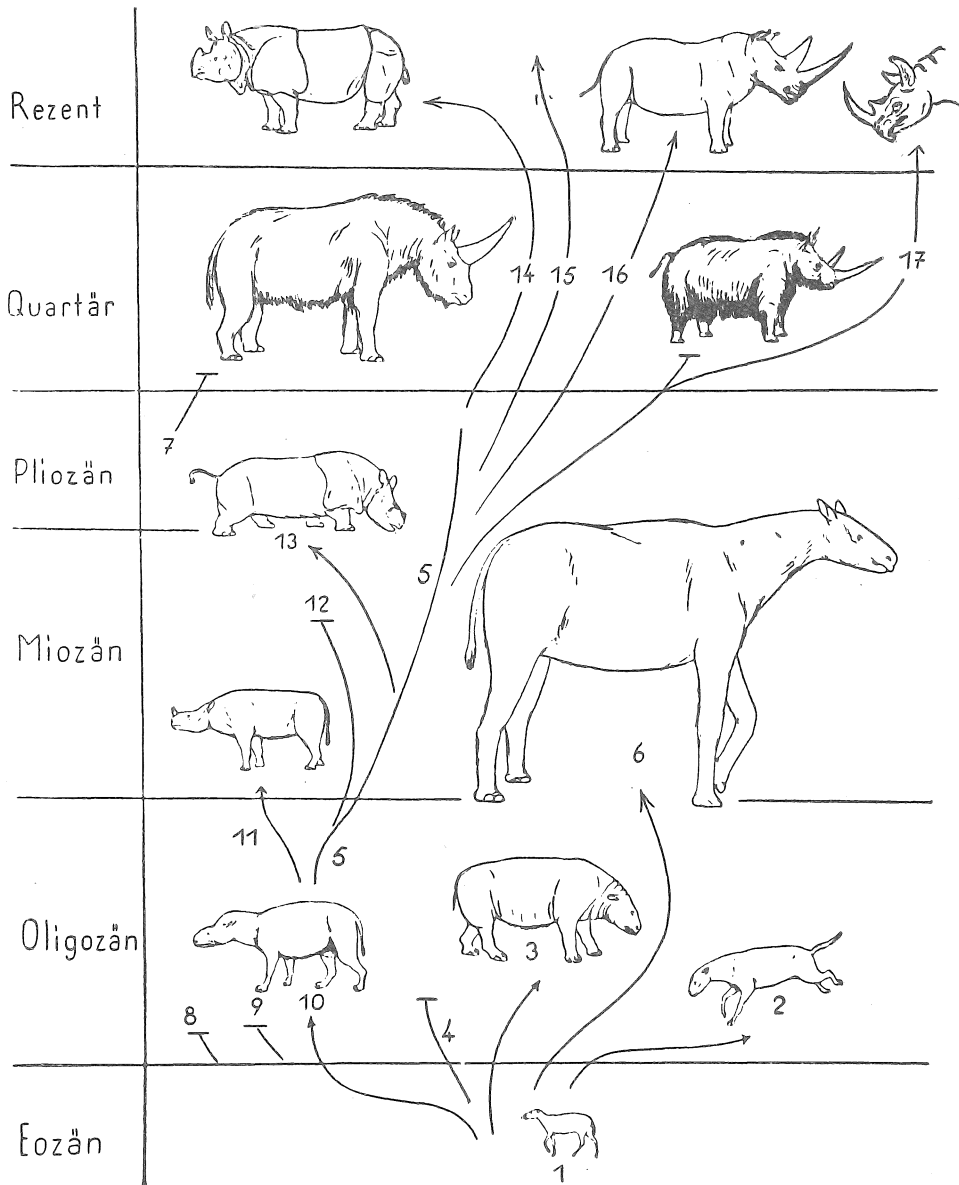


Abb. 1. Entwicklung der Rhinocerotidae. Nach OSBORN und BERRY abgeändert.

Die Zahlen beziehen sich auf die Reihenfolge der Stämme in der Übersicht. Teilweise bedeuten sie konkrete Vertreter dieser Stämme: 1. *Hyrachyus*. 2. *Hyracodon*. 3. *Aymynodon*. 6. *Baluchitherium*. 7. *Elasmotherium*. 10. *Caenopus*. 11. *Aceratherium*. 13. *Teleoceras*. 14. *Rhinoceros* s. str. 16. *Ceratotherium*. Links von der Zahl 17 *Coelodonta*. 17. *Diceros*.

ten sich vor krassen Einseitigkeiten und blieben auf bewährter Grundlage verhältnismäßig ursprünglich. Sie durchmaßen mit gebremster Entwicklungswucht ihre Laufbahn. Sie haben alle Auswüchse vermieden, im ganzen — kein Riesenwuchs z. B.; sie bringen bis 4 m lange, 2 m hohe Gestalten hervor — wie im einzelnen (keine hypertrophen Organe, keine Hypertelie, keine Exzesse im Skelett usw.) und sich z. T. sogar entzweigen (z. B. der Spezialeinrichtungen des Vordergebisses sich entledigt). Ihre phyletische Gehirnzunahme ist gering, aber deutlich. Die Gehirnentwicklung hat sich durch die Muskulatur (Kaumuskeln, Nackenmuskeln) nicht überwältigen lassen. Der Schädel ist plastisch innerhalb ziemlich enger Grenzen; er schwankt in seinen Proportionsänderungen um einen Normalschädel, bei dem der prä- und der postorbitale Teil ungefähr gleich lang sind, das Profil flach gewölbt ist und einen schwachen Scheitelkamm hat (es wird im Lauf der Entwicklung konkav). Der Hirnschädel verkürzt sich nicht; es gibt keine brachycranischen Nashörner, nur dolichocranische und brachyopische oder sekundär dolichopische. Das Gebiß ist ursprünglich vollständig, heterodont; die P und M niedrigkronig. Es bleibt brachyodont oder wird meso- bis hypsodont; es wird homodont und kompliziert sich durch innere Falten, vereinfacht sich aber auch durch Cingulumschwund. Das Vordergebiß wird verschieden spezialisiert ($J\frac{1}{2}$ Hauer, Messer), reduziert (im Oberkiefer zuerst) oder ganz unterdrückt, und zwar korrelat mit der Bewehrung auf den Nasen- und Stirnbeinen. In der Bewaffnung hielten die Rhinocerotidae Maß, im Gegensatz z. B. zu den Titanotherien. Die Hauthörner erforderten keinen allzu großen physiologischen Aufwand, zumal da das Haarkleid — bis auf den einen Fall des wollhaarigen Nashorns — spärlich blieb, wenigstens im Alter. Über Doppelhörner (hintereinander oder seitlich) ging er nicht hinaus. In der Fortbewegung kam es nicht zur Erzielung großer Geschwindigkeiten. Die Gliedmaßen sind 4- bis 3zehige Schreit- oder Laufbeine; der Strahlenausfall unterschreitet nicht die Tridactylie, weil die Körpergrößenzunahme und damit Plumpheit das Streben nach Monaxonie unterdrückte. (Die vierzehigen Füße der leichtgebauten alttertiären Formen sind stammesgeschichtlich, d. h. zeitlich bedingt.) Auf der Grundlage der Tridactylie werden die Gliedmaßen zu vollkommenen Laufbeinen ausgebaut. Hoch- und Kurzbeinigkeit kommt vor. Der Transport der Rumpflast verursachte niemals Schwierigkeiten, die erforderlichen Umkonstruktionen in Hand und Fuß waren leicht zu bewältigen, solange die Fortbewegung auf dem festen Boden geschah. *Teleoceras*, das dem Wasserleben sich zuwandte, ging an dem Mißverhältnis zwischen zu schwachen und kurzen Beinen und zu schwerem Rumpf zugrunde. Ob mehr lang- oder mehr kurzbeinig — es bleibt bei den großen schweren Nashorngestalten des Quartärs und der Gegenwart das Verhältnis zwischen Beinstärke und Rumpflast immer harmonisch. Die Rhinocerotidae sind also sehr anpassungsfähig; ihre Abwandlung zeigt Baustil-, keine Bauplanänderungen; sie sind konservativ im fortschrittlichen Sinn.

Sie wären heute in ihren Wohnräumen in Afrika, Indien und dem indischen Archipel nicht bedroht, wenn der Mensch nicht aufgetreten wäre. Sie hatten große Raumverluste, die zu der heutigen disjunkten Verbreitung führten, nur durch große klimatische Änderungen (hauptsächlich im Eiszeitalter). Sie haben sich aber z. T. seit dem Jungtertiär noch erfolgreich weiter entwickelt, z. B. den Hochwuchs der oberen P und M auf der Lingualseite — woran die Titanotherier scheiterten — durchgeführt bis zur zweckentsprechenden Hypsodontie. Man kann sie daher nur z. T. als fossile Relikte aus der Tertiärzeit bezeichnen. Sie besitzen auch heute noch an und für sich genügende Entsprechung gegenüber den natürlichen Gegebenheiten. Ihre frühere Verbreitung über ganz Asien, ganz Europa (mit Ausnahme Skandinaviens), über fast ganz Afrika und über große Teile Nordamerikas, Westkanadas und Alaskas, wo sie Bewohner der Hochsteppe, Tundra, des Urwalds, Waldes waren, zeigt allerdings ebenso wie die Verminderung von mindestens 12 jungtertiären und quartären Gattungen auf 4 in der Gegenwart, bedeutenden räumlichen und phyletischen Rückgang an.

Zur Systematik.

Alle kompetenten Bearbeiter unter den zahlreichen Rhinocerotiden-Taxinomisten (z. B. STEHLIN 1925, FORSTER COOPER 1934) meinen, daß zur wirklichen Kenntnis einer fossilen Nashornart möglichst viel von allen Teilen des Skeletts vorliegen müsse. Dies ist aber schon ein Idealfall; meist kann sich die Bestimmung nur auf Kieferreste und Teile des Gebisses stützen. Es ist ja noch nicht einmal von den lebenden afrikanischen Nashörnern die vollständige Osteologie bekannt. Die Folge ist, daß die Systematiker „von einem wahren Elend der Nomenklatur“ sprechen (SCHLOSSER) oder von „der trostlosen Monotonie des Gebisses“ (AIRAGHI). Wenn nur das Backzahngebiß vorliegt, erscheint die betreffende Form wie mit hundert Fäden mit allen anderen verknüpft, weil die P und M bei gleichem Idiotypus in der Größenzunahme, im Höherwachstum, Molarisierung der P, Mutabilität, korrelativer Umgestaltung der Lophe, numerischen Ausfallerscheinungen und qualitativer Reduktion, Zementbildung usw. sich ähnlich entwickeln (auch zu verschiedenen Zeiten), so daß zwar die Entwicklung fortschreitet, aber keine durchgreifenden Veränderungen des Gesamtbauplans zu bemerken sind: Der Idiotypus bleibt konstant. Da die zahllosen Merkmalskombinationen nicht auf eine Gattung sich beziehen lassen, entsteht die Vorstellung eines großen Parallelismus von Stammlinien, wie er bei anderen Ordnungen, z. B. den Rodentia, auch konstatiert ist. Verwechslung von Homoplasien (Konvergenz) mit Affinität ist daher sehr häufig (z. B. die angebliche enge Verwandtschaft von *Ceratotherium simum* mit *Coelodonta antiquitatis*).

Hauptsächlich OSBORN (1910 und später) hat die Vielstämmigkeit der eurasiatischen Nashörner seit dem Oligocän vertreten und aus den Schädelproportionen, der Stellung und Ausbildung der Hörner, der Brachy- und Hypsodontie, der Vordergebisspezialisierung, den Extremitätenproportionen und der Zehenstrahlreduktion zu begründen versucht. Bau und Form der P und M berücksichtigt er zu wenig. Er erkennt, daß die gleichen Bildungen bei verschiedenen, nicht verwandten Stammreihen auftreten können; seine Phylogenie beachte, sagt er, die Homoplasie. Die Aufstellung seines 5. Phylums zeigt aber, daß er doch ein Opfer dieser Homoplasie geworden ist, denn diese Atelodinae OSB. begreifen: *R. pachygnathus* WAGNER, *neumayri* OSB., *mercki* JAEG., *hemitoechus* FALC., *antiquitatis* BLUMENB., *simus* BURCH. und *bicornis* L. Nur die Atelodie (J spurenhaf bis fehlend) hält neben der Hornbildung diese Gesellschaft zusammen, die anderen Merkmale sind nicht einheitlich; die Gruppe ist künstlich, denn der Schwund des Vordergebisses ist kein Verwandtschaftsmerkmal. Auch ist der Gattungsname *Atelodus* POMEL nicht zu gebrauchen. (Siehe S. 66.) Schließlich ist OSBORN'S Meinung, die Atelodinae seien eine afrikanische Stammlinie, rein hypothetisch. Unter den neueren Einteilungsversuchen der Rhinocerotidae sind diejenigen von WÜST (1922), BREUNING (1924) und AIRAGHI (1926) zu erwähnen. Alle drei zeigen, daß die Systematik der Rh. noch nicht gefestigt ist; die Materialgrundlagen und der Beobachtungsschatz müssen weiter vermehrt werden. Mehr Fossilien bzw. bessere Kenntnis des in den Museen Vorhandenen!

Zur Systematik haben außer den Genannten beigetragen: COLBERT, COPE, FORSTER COOPER, FLOWER, MATTHEW, R. LYDEKKE, PAVLOW, POMEL, ROGER, ROMAN, SCHLOSSER, OLDFIELD THOMAS, F. TOULA, WURM, ZITTEL u. a.

Wenn man hier nicht den „roten Faden“ hat, kommt man taxinomisch nicht zustande, sondern verliert sich in ziemlich sinnloser morphologischer Beschreibung von Einzelheiten oder wird das Opfer illusorischer Merkmale. Er besteht darin: Die immanente, in der Säugetierklasse phylogenetisch gut erweisbare Leistungssteigerung verlangt vom Gebiß dauerndes Eingehen auf die Anforderungen der Umwelt, d. h. der klimatischen und damit Nahrungsbedingungen. Bei den Rhinocerotidae vermag der Organismus ihnen genügend zu entsprechen, ohne sich gleichsam zu verausgaben oder zu übersteigern. Das Rhinocerotiden-Gebiß hat so viele evolutive Möglichkeiten, phyletisch zu wachsen (Größenzunahme, Höhenwachstum, Vervollkommnung durch Falten-, Leisten-Zementbildung), ohne den Grundplan (eine Außenwand, zwei Querwände der oberen, Trigonidsichel und niedrige Talonidsichel der unteren Backenzähne) zu ändern. Auch wird die Gefahr, daß die Zähne zu groß werden, vermieden, wie die Reduktionen an M3 zeigen. Der Bauplan der Zähne im

Grundriß ist durchaus erbbedingt; er ist schon intrauterin in der Weichzahnanlage fertig vorhanden, der Einwirkung von außen her entzogen. Daher ist das Gebiß diagnostisch wichtiger als der Schädel, und es kommt darauf an, die phyletischen Veränderungen im Aufriß zu verfolgen und taxinomisch nutzbar zu machen.

Alte und neue Funde in Afrika.

Wenig ist über fossile afrikanische, besonders zentralafrikanische Nashörner bisher bekannt; das Material ist bis in die neueste Zeit dürftig geblieben. Oligozäne Reste hat man nicht gefunden. Aus dem Mitteltertiär (angeblich Untermiozän) sind bei Karungu am Viktoriasee geringe Reste, darunter M^2 , von ANDREWS (1914) bekannt gemacht worden (siehe S. 63). STROMER (1926) hat aus Lüderitzland (Südwestafrika) einige „mäßig hochkronige“ UK-Zähne von *Simus*-Größe als „Rhinocerine g. et sp. indet.“ beschrieben. Als *Aceratherium*? sp. machte ARAMBOURG (1933) miozäne Reste (unterer M, Mt) aus den Losodokbergen westlich vom Rudolfsee bekannt. Sie zeigen leider unbestimmbare Formen an. Eine breite Lücke trennt sie von den häufigeren quartären Funden, von denen die ältesten früher als pliozän angesprochen wurden, was nicht bewiesen ist (DIETRICH 1942).

Aus den ältestquartären Kaisoschichten im Albert-Eduardsee-Graben ist *Rhinoceros scotti* Hopwood (1926) in einem M^2 beschrieben; diese Form gehört dem *Simus*-Kreis an und ist wahrscheinlich mit unserem *Serengeticeros* ident. Aus jüngeren Ablagerungen des Küstenquartärs vom Zululand (in Natal) kennt man *Diceros bicornis* und wahrscheinlich *Ceratotherium simum* in 3 Molaren (siehe DIETRICH 1942, S. 122, Anm.). Nach dem Vorkommen eines primitiven *Elephas antiquus* ist dieses Vorkommen etwas jünger als die Serengeti-Stufe. Aus der Duwai-Schlucht (Oldoway) ist *Ceratotherium simum germanoaffricanum* HILZHEIMER beschrieben. Es handelt sich wahrscheinlich um ungleichaltrige Reste. Näheres darüber siehe Seite 67/68. In Nordafrika sind zwei fossile Arten schon lange bekannt, aber nur mäßig belegt: *Rhinoceros mauritanicus* und *inermis* POMEL, die erste, jetzt als *simus mauritanicus* (POM.) aufzufassen, kommt nach JOLEAUD (1932) während des ganzen Quartärs (Villafranchien-Neolithikum) von Marokko (Fez) durch Algerien bis Südtunisien und in der Sahara vor; sie wird nach oben immer seltener und nur noch in inselförmiger Verbreitung angetroffen. Die andere, als *mercki inermis* (POM.) charakterisierte Art hat beschränktere zeitliche, aber fast ebenso weite räumliche Verbreitung; sie reicht vom Moustier bis zum Oberpaläolithikum. Beides sind Formen der berberischen Grassteppen. *Bicornis*, die Savannen- und Plateauform, wird fossil aus Nordafrika nicht genannt. Einen jungfossilen *Bicornis*-Schädel von Kolmanskuppe bei Lüderitzbucht im ehemaligen Deutsch-Südwest erwähnt HEINZ (1933). Noch in historischer Zeit kam *bicornis* durch ganz Afrika südlich der Sahara vor (nur nicht im Regenwald und Hochgebirge), heute noch in Äquatorialafrika, in Ostafrika und Südafrika, Zulu- und Ovamboland und vielleicht in Südafrika. Hopwood (1939) unterschied 4—6 Rassen (geographische Unterarten) nach den Schädelproportionen und der Länge der oberen Zahnreihen: *D. b. bicornis* L., *D. b. holmwoodi* (SCLATER), *D. b. somaliensis* POTOCKI und 1—2 *D. b. subsp.* aus Westafrika.

Weniger diffus war die frühere Verbreitung von *Ceratotherium simum*, von dem heute noch eine nördliche (oder Nil-)Rasse und eine südliche Rasse in schwindender inselförmiger Verbreitung vorhanden sind. Die fossilen Vorkommnisse in der Berberei und Sahara vermitteln zu dem rezenten in Französisch-Äquatorialafrika, wo *simus cottoni* im Tschadgebiet und im Bahr-el-Ghazal ausgerottet ist, vielleicht im Osten des Ubangi noch vorkommt (MALBRANT 1936). Die Verbreitung geht bis zu den nordkongolesischen Galeriewäldern bzw. Nord-Uganda, im Osten bis zum oberen weißen Nil (Lado). SPEKE (1863) traf *simus* noch in

Karagwe. Zwischen dieser nördlichen oder Nilrasse und der südlichen Rasse (*simus simus*) in Südostafrika vermitteln jetzt die Funde aus der Serengeti. *Simus simus* kam früher im westlichen Mosambik (Sambesital), im Mashona-, Zulu- und Namaqua-Land bis Ngamiland und Südrhodesien vor. Es ging bis zur SO-Ecke von Angola, wo es jetzt auch ausgerottet ist. LAVAUDEN (1934) gab ein Kärtchen der Verbreitung.

Die Vermutung, daß in Nordafrika auch das quartäre eurasiatische *Coelodonta antiquitatis* BLUMENBACH vorkomme, dürfte irre gehen; man kann die *Simus*-Molaren von dort nicht so umdeuten. Im ganzen ist die Paläontologie der afrikanischen Nashörner ein schmales Kapitel geblieben, weil es an Stoff fehlte. Diesen haben erfreulicherweise jetzt die KOHL-LARSEN'schen Expeditionen 1934, 1936/37 und 1938—1939 aus dem nördlichen Deutsch-Ostafrika, den einstigen Massaihochländern, beigebracht. Statt zoogeographischen und anderen Spekulationen ist dadurch die Möglichkeit gegeben zu historischer Forschung mittels der Überlieferung und zur Erkenntnis der näheren Herkunft und Verwandtschaft der innerafrikanischen Großtierwelt, insbesondere der Nashörner. Untersucht wurden Schädel-, Gebiß- und Beinknochenreste aus folgenden Schichten bzw. Faunen:

1. Ältestquartäre Fauna der Serengetistufe: Funde aus dem grauen vulkanischen Tuff der südlichen Serengeti (Vogelflußgebiet), siehe DIETRICH 1942.
2. Jüngere Fauna des Vogelflußgebiets: Funde aus umgelagerten vulkanischen Tuffgebilden (Gehängeschutt, Breccien, z. B. am Gadjjengero-Oberlauf).
3. Jungquartäre Fauna im Njarasa-Balbal-Graben: Funde aus dem grünlichen Sandstein am Boden des Njarasa-Sees (Nordost- und Westbucht), siehe DIETRICH 1939.
4. Jüngstquartäre Fauna vom Lemagrut-Korongo: Funde aus dem braunen Staubboden.
5. Funde aus dem Staubboden der Höhlen an der Ostseite des Njarasa-Sees, siehe KOHL-LARSEN (1938, 1940).

Das Material ist zwar nur Stückwerk — die Schädel- und Kieferstücke gehören zumeist der jüngeren Fauna an, der Grad der Zerstückelung hängt vom geologischen Alter ab, zumal das Meiste Oberflächenfund ist —, aber da Dr. KOHL-LARSEN reichlich gesammelt hat, genügt diese bisher größte Aufsammlung fossiler innerafrikanischer Nashornreste wissenschaftlichen Ansprüchen vorderhand.

Paläontologisch ergaben sich folgende Bestimmungen:

- Aus 1: *Serengeticeros efficax n. g. n. sp.*
„ 2: *Ceratotherium simum subsp.*
„ 3: *Ceratotherium simum subsp.*
Diceros bicornis subsp.
„ 4: *Ceratotherium simum cottoni*
„ 5: *Diceros bicornis subsp.*
Ceratotherium simum subsp.

Mit dem KOHL-LARSEN'schen Material kann die Geschichte der afrikanischen Nashörner rund eine Million Jahre zurückverfolgt werden, oder anders ausgedrückt: dokumentarisch lassen sich einige Bewegungsphasen in ihrer phyletischen Laufbahn festhalten. Dies ist immerhin wichtig, da bisher so gut wie nichts Konkretes darüber bekannt war. Die Auffassung der Zoologen ging dahin, daß zwei ökologisch bedingte „Formen“, das Savannen- oder Buschsteppennashorn und das Grassteppennashorn vorliegen. Damit sollte ausgedrückt werden, daß zwischen Lebensweise, Schädelform, mittlerer Kopfhaltung, Gebißausbildung und

Körperwuchs gewisse gesetzmäßige Beziehungen bestehen, wobei die Verursachung hauptsächlich im Biotop und in der Nahrung erblickt wurde. Demgegenüber lehrt der paläontologische Befund, daß die Bindung an die jeweilige Umwelt und die Ausprägung der Körperform innere Gründe hat, daß der Phänotypus, die äußere Erscheinungsweise, ohne das geschichtliche Geschehen am Genotypus unverständlich bleibt. Das Verhältnis von Form und Funktion, das biologische Zentralproblem, kann nur vom Standpunkt der Evolution, des artbildenden Geschehens, verstanden werden; nicht umgekehrt. Zwar ist lebenszeitlich infolge des Wachstums und der Verrichtungen auch das Skelett immer in Bewegung, der Schädel z. B. gegenüber dem Gebiß in viel stärkerem Grad, d. h. das Gebiß hat eine festere Statik als der Schädel, der zeitlebens umgebaut wird. Die Zahnform ist schon fetal festgelegt, die erste Dentinanlage und erst recht die ganze Hartzahnanlage beim Neugeborenen läßt keine Bauplanänderungen mehr zu. Nur noch Wuchs- und Komplikationspotenzen verschaffen sich Geltung. Die Frage, warum im einen Fall die Zähne hochwachsen und sich komplizieren und im andren nicht, läßt sich nur zurückschieben. Die Entstehung der Hypsodontie der Huftiere ist bisher einseitig vom Standpunkt der Hypothese der direkten Bewirkung angeschaut worden (KOWALEVSKY), in Wirklichkeit ist sie noch völlig ungeklärt, wie die Entstehung der Zahnhöcker überhaupt. Die Leistungssteigerung des Gebisses ist eine der Stammesgeschichte innewohnende organismische Grundeigenschaft.

Jedenfalls ist die Zahnform systematisch wichtiger als die Schädelform, solange man nicht die Entwicklung des Gehirns, des Schädels und des Gebisses in ihrem Verhältnis zu einander betrachten kann. Man muß allerdings wenigstens das ganze Gebiß haben, denn so weit geht der systematisch-phyletische Wert der Backenzähne nicht, daß Einzelzähne zur Ermittlung der Art oder Gattung durchweg ausreichen würden. Bekanntlich ist ein großer Teil der fossilen Arten deswegen so unsicher, weil sie mit zu geringen Gebißmaterialien diagnostiziert wurden. Ich glaube, daß sorgfältig zusammengestellte Zahnreihen aus einem großen Zahngut wie dem vorliegenden doch für die Taxinomie zureichen, wenn Schädel fehlen, und halte daher die Erkennung vergangener Arten und ihrer Zusammenhänge aus dem Gebiß allein für möglich. In einer Mitteilung „Zur Entwicklungsmechanik des Gebisses der afrikanischen Nashörner“ (Zentralbl. f. Miner. usw. Abt. B, 1942) bin ich auf die mehr theoretische Seite kurz eingegangen, so daß hier nur noch die Belege ausführlicher zu bringen sind.

Messung.

Rhinozeros-Backenzähne, besonders fossile, sind keine Kristalle und lassen sich nicht genau messen. Genaue Messungen sind nur Schein und nicht wiederholbar, weil sich die Meßpunkte an gleich- und ungleichstelligen Zähnen selbst von ein und demselben Beobachter nicht genau übereinstimmend festlegen lassen. Wenn vollends die Erhaltung die Zähne rissig macht oder sonstwie beschädigt, z. B. in den Zementauflagen (die von schwankender Dicke sind), ist mit Fehlern von mehreren Millimetern zu rechnen. Um möglichst viele einigermaßen sichere Meßpunkte zu erhalten, erwies es sich als vorteilhaft, die Länge an der Außenwand 1 cm über dem tiefsten Punkt der Schmelzbasis zu nehmen, weil in diesem Bereich ihr cranialster und caudalster Punkt am ehesten und häufigsten zu ermitteln ist. Die Breite an der Vorderfläche ergibt sich dann in diesem Niveau als Abstand zwischen ihrem labialsten und lingualsten Punkt. Die Höhe messe ich an der Außenseite als senkrechten Abstand des tiefsten Punktes der Schmelzbasis von der Kaufläche. Diese Höhenangaben dienen nur zur Unterrichtung über den Usurgrad, haben sonst keinen Wert. Wertvoll ist allein die Ermittlung der Maximalhöhe, wozu frische Zähne vorliegen müssen. Die Maße nahm ich unter Ab- bzw. Aufrundung auf ganze Millimeter mit einer guten Schublehre, die 0,1 mm abzulesen erlaubt. Durch Wiederholung der Messung am selben Zahn bzw. an möglichst vielen Zähnen und ganzen Sätzen kann man zu

einigermaßen objektiven Grundwerten der Metrik einer Art kommen, darüber gibt z. B. WÜLFING's Häufungsmethode Auskunft (WÜLFING 1916). Bisher gibt es wohl nur subjektive Einzelmessungen, und zwar für die fossilen Arten mehr als für die rezenten. Ohne umfangreiche, durch systematisches und kritisches Verfahren gewonnene Messungen ist eine exakte quantitative Behandlung unmöglich. Der Odontometrik fehlt es, besonders bei so komplizierten Körpern wie den Nashornbackenzähnen, noch an mathematischer Methode. Infolgedessen können auch die Ausdrücke brachyodont, transbrachyodont, subhypsodont usw. nicht quantitativ definiert werden, um so weniger, als dabei außer der Zahnform auch der allgemeine Zustand des Gebisses, Zahnwachstum, Bewurzelung, Schiebung, Zement- und Schmelzbildung und das phyletische Wachstum eine Rolle spielen (siehe unten).

Über Messungen quartärer Nashorn-Backenzähne durch andere Forscher siehe SCHROEDER (1930, Tabelle 1), JACOBSHAGEN (1933, S. 276) und STAESCHE (1941); der letzte scheint wie SCHROEDER an der Schmelzbasis gemessen zu haben. Ihre Messungen sind zur Not mit den meinen vergleichbar, da die absoluten Unterschiede unerheblich sind und durch die Messungsfehler aufgehoben werden können. Nicht vergleichbar sind aber z. B. die Maße bei RINGSTRÖM (1924, S. 14), weil er die größte Länge des Ektophys mißt oder auch die Länge an der Kaufläche oder in der Mittellinie des Zahns. (Die Breite mißt er dagegen an der Basis der Krone.) FORSTER-COOPER (1934) mißt ohne Rücksicht auf die Usur die größte Länge und die größte Höhe. Auf das Messen geht er nicht weiter ein. Er berechnet das Verhältnis Gr.H. : Gr. L. an M^1 — M^3 für eine Reihe von Arten, um die Ausdrücke brachyodont und hypsodont schärfer zu fassen (siehe unten). STAESCHE operiert mit dem Verhältnis B : L (um *D. hemitoechus* von *mercki* zu trennen).

Zur quantitativen Terminologie der Backenzähne.

(Taf. XVII, Fig. 31, 33.)

Die Ausdrücke brachyodont und hypsodont müssen erläutert werden, da sie gerade bei den Rhinocerotiden, zumal bei den geologisch jüngeren, ihres zu allgemeinen Begriffsumfangs wegen willkürlich gebraucht werden. An und für sich besagen sie bei der Mannigfaltigkeit der Backenzähne der höheren Säugetiere überhaupt nicht mehr, als daß es niedrige (kurze) und hohe (lange) Zähne gibt. Zur Definition müssen also weitere Merkmale herangezogen werden, die Höhe der Zahnkrone allein genügt nicht. Gewöhnlich wird das zeitliche Verhalten der Wurzelbildung hinzugenommen, derart, daß frühes Ansetzen der Wurzeln, d. h. früher Abschluß des Höhenwachstums der Krone, also niedriger Zahnkörper (= Krone + Sockel) das brachyodonte Gebiß ergeben, und spätes Eintreten der Bewurzelung, d. h. länger dauerndes Höhenwachstum, also höherer Zahnkörper, das hypsodonte Gebiß. Genaue Untersuchungen hierüber liegen im allgemeinen aber nur von den Haustieren (Pferd, Esel, Rind, Schwein usw.) vor, so daß auch bei dieser Begriffsbestimmung Unklarheiten bestehen bleiben. Besser ist schon, wenn die Ausdrücke durch das Verhältnis H/B definiert werden, doch genügt auch dies nicht in allen Fällen. *Rh. bicornis* z. B. wird sowohl als brachyodont als auch hypsodont bezeichnet. (Vielleicht ist es im Begriff, hypsodont zu werden.) Nach der absoluten Höhe der Zahnkrone bzw. des Zahnkörpers kann natürlich nicht abgeteilt werden. Ein Zahn kann ja auch lingualseitig niedrig-, labialseitig hochkronig sein. Ferner können die Zähne eines Gebisses verschieden hoch sein. Die Ausdrücke bezeichnen die Extreme eines irreversiblen phyletischen Systems, das brachyodont → hypsodont verläuft. Einige Zwischenschaltungen sind nötig. MATTHEW (1932) hat aufgestellt: brachyodont → subbrachyodont (besser transbrachyodont) → subhypsodont → hypsodont. Er gibt nur Beispiele, keine Definitionen oder Zahlen. Brachyodont sind hauptsächlich die alttertiären Arten, transbrachyodont die miozänen und *Dicerorhinus sumatrensis*, subhypsodont die meisten pliozänen, einige quartäre und *Diceros bicornis*, *R. son-*

daicus und *unicornis* unter den lebenden, hypsodont z. B. *Teleoceras*, *Coelodonta* und *Ceratotherium*. (Für *Elasmotherium* wäre ein besonderer Fachausdruck nötig.) FORSTER COOPER (1934) hat demgegenüber eine quantitative Einteilung vorgeschlagen. Sie benützt das Verhältnis von größter Höhe zu größter Ektolophbreite, d. h. Länge, also $H:L$. Brachyodont heißt ein Zahn, wenn $H/L < 1$, Beispiele: *Paraceratherium*, *Rh. unicornis*; mesodont $H/L = 1$, z. B.: *Rh. sumatrensis*, *sondaicus*. Hypsodont $H/L > 1$, wobei 3 Klassen mit 1,1, 1,2 und 1,6 unterschieden werden; in die erste fällt *D. bicornis* und *Diceratherium*, in die zweite *Teleoceras* und in die dritte *C. simum*. Dieses System ist unpraktisch, weil die Messungen nur selten ausführbar und Maße daher sehr schwer oder gar nicht erhältlich sind, ferner ist einzuwenden, daß ein bestimmter Zahn verschiedener Individuen und die Zähne eines Gebisses in verschiedene Klassen kommen können. Die Arten lassen sich also danach nicht gruppieren. Eine brauchbare quantitative Terminologie gibt es nicht; sie erfordert die Durcharbeitung aller Gebißarten und läßt sich schwerlich einheitlich gestalten. Die Ausdrücke brachyodont und hypsodont sind also qualitativ zu nehmen, und zwar in dem Sinn, daß sich Brachyodontie und Hypsodontie in einer Reihe von Eigenschaften äußern, nicht bloß in der Höhe der Zahnkronen, sondern dazu tritt die frühere oder spätere Ausbildung der Zahnwurzeln, die Neigung der Zahnwände, die Ausbildung von Zement und Schmelz (basale Schmelzwülste), Pulparesorption, usw. Für die modernen Gebisse empfiehlt sich der Ausdruck Neobrachyodontie, da sie qualitativ von den alttertiären Gebissen verschieden sind; für die speziell hypsodonten Gebisse sind besondere Ausdrücke wie Kionodontie usw. erwünscht bzw. zu schaffen. Ich bezeichne daher ein Rhinocerosgebiß als neobrachyodont, wenn seine P und M zwar etwas höher als lang oder breit sein mögen, aber keine steilstehenden Außenwände und keine Zementauf- und Einlagerungen haben und die Wurzeln sich früh schließen. Hypsodont ist ein Rhinocerosgebiß mit hochkörperigen Zahnkronen, reichlich Zement, schwachen Schmelzcingula und spätem Wurzelschluß. Die Ausdrücke subhypsodont und transbrachyodont lassen sich nach dem bloßen Augenschein gut verwenden; quantitativ können sie nicht definiert werden.

Zur qualitativen Terminologie.

Die Bezeichnungsweise der die P und M aufbauenden morphologischen Elemente ist uneinheitlich, man kann fast sagen vielfältig und verworren. Neben den modernsprachlichen Fachausdrücken sind griechische und lateinische im Gebrauch (Zusammenstellung bei TOULA 1906, KAFKA 1913 oder HERMANN 1913). Ich bediene mich neben den deutschen Ausdrücken für den OK der Ausdrücke: Ecto-, Proto- und Metaloph für die Außenwand und die Querwände. Crista, Crochet, Antecrochet für die Binnenfalten im Tal. Styl und Rippe für die Falten und Längswülste an der Außenwand. Quertal oder Tal, Vorder-, Mittel- und Hintergrube für die Fossetten.

UK. Vorder- und Hintersichel für Trigonid und Talonid, da sie sichelförmige Joche sind. Die Höckerbezeichnung ist die allgemein übliche der COPE-OSBORN'schen Nomenklatur. Weitere Fachausdrücke zur Bezeichnung der Lage siehe Seite 57, Anmerkung.

Vergleichsmaterial.

Ein Schädel von *Ceratotherium simum cottoni*, ♂ jungadult, vom Orra-Sumpf (Lado-Enklave). Zool. Mus. Berlin. A. BERGER. A. 7309. Einige Schädel, Zahnreihen und Gliedmaßenknochen von *Diceros bicornis* L., *D. b. holmwoodi* (SCLATER) und *Coelodonta antiquitatis*. Dazu die Sammlungen im Berliner Museum für Naturkunde.

Schädel und Gebiß.

F. Rhinocerotidae. UF. Ceratotheriinae.
Mustergattung *Ceratotherium* GRAY.

Serengeticeros Dietrich 1942.

Musterart: *S. efficax* DIETR. 1942.

Ableitung: Nach der Serengeti, Steppe im nördlichen Deutsch-Ostafrika. *efficax* = (phylogenetisch) wirksam.
Stoff (Artmuster, Hypodigma): Das im Geol.-pal. Inst. und Mus. Univ. Berlin befindliche, von L. KOHL-LARSEN 1938/39 gesammelte Material, bestehend aus Einzelzähnen (112 des OK, 80 des UK), Gebißresten, zusammengestellten Zahnreihen, zusammengestellten Füßen und Gliedmaßenresten.

Namensmuster („Typus“): Taf. XIII, Fig. 1, 4, 6.

Ort: Vogelflußgebiet in der südlichen Serengeti.

Schicht: Grauer vulkanischer Tuff der Serengeti-Stufe.

Zeit: Ältestes Quartär.

Diagnose: Ein großes, fast modernes Nashorn mit den Eigenschaften einer aszendenten Mutation zu *Ceratotherium simum* (BURCHELL). Mäßig hypsodont. Obere P und M partiell plagiolophodont (mit Proto-loph-Umschlag und Querstellung des Metalophs).

Beschreibung.

Vordergebiß: Wie beim rezenten *Simus* sind die I und C verschwunden. Am Vorderoberrand der vorhandenen UK lassen sich keine Spuren der I nachweisen. Ob sie überhaupt noch angelegt werden, ist am *Simus*-fetus wohl nicht untersucht. Bei *Bicornis*-feten wird oben und unten noch je ein Zahn in jeder Kieferhälfte angelegt. Sowohl die ältest- wie die jungquartären Gebisse sind in bezug auf die Reduktion der I und C bereits im Zustand der lebenden *Simus*-Rassen. *Coelodonta antiquitatis* besitzt noch dI 1 und dI 2.

Obere P und M (Taf. XIII, XIV, XVIII, Fig. 1, 4, 6, 8, 36).

Material: Zwei M¹—M³-Reihen eines zerstörten Gaumenstückes, etwa 100 einzelne P und M, 9 dP, die meisten stark angekaut; frische und schwach abgenützte sind nur ganz wenige vorhanden. Es wurden 11 Zahnreihen in verschiedenem Usurstadium zusammengestellt; sie entsprechen nicht ganz der Natur, weil die einzelnen Stadien nicht so genau ausgewählt werden können, wie erwünscht wäre; aber ohne einige Toleranz läßt sich überhaupt keine vollständige Reihe zusammenpassen. Angenommen ist dabei die gleiche Zahn-schiebung wie beim rezenten *Simus*, d. h. Erbkonstanz. (Nach ZEUNER 1934 soll sich bei *Simus* der M³-Durchbruch mehr und mehr verzögern.) Im übrigen besteht hier nicht die Gefahr des Zusammenwerfens mehrerer Arten oder Gattungen¹⁾, das Material ist ersichtlich einheitlich, rührt von einer Form mit individuellen Größenschwankungen und geringer morphologischer Variabilität her. Einzelne in den Tuff geratene rezente *Bicornis*-Zähne waren leicht zu entfernen; dagegen machten Zähne aus vulkanischen Schuttbreccien des Vogelflußgebiets Schwierigkeiten. Wie das Schädelstück Gadjing. 2/39 lehrt, zeigen sie einigen phyletischen Fortschritt und sind daher mit *Simus* behandelt (S. 68). Die Bezahnung von *Serengeticeros* ist fast die einer modernen großen Nashorn-Art, aber diese Art hat ihre Besonderheiten.

¹⁾ Vgl. z. B. RINGSTRÖM (1924, S. 76) über SCHLOSSER's künstliche Reihen chinesischer Rhinocerotiden.

Die P sind mehr prismatische, die M mehr abgestutzt pyramidale Körper mit etwas gekrümmten Flächen. Bei den P ändert sich das L/B-Verhältnis von oben nach unten²⁾ nur wenig, die M dagegen sind oben länger als breit, unten ist es umgekehrt. Da die Höhe im allgemeinen größer als ihre größte Breite oder Länge ist, ist das Gebiß als hypsodont zu bezeichnen. Die hohen Zahnkörper, die geringe Sockelbildung (= Dentinzone zwischen gefaltetem Zahnkörper und Wurzelteil), die kurzen Wurzeln und die Zementhypertrophie sind für Rhinocerotiden-Zähne Merkmale hoher Spezialisierung. Durch die Hypsodontie ist der Baustil dieser Zähne gesteigert; ihr Bauplan (der Faltenwurf der Zahnpapille bzw. der primären Dentinanlage) ist einfach geblieben (im Gegensatz z. B. zu den Elasmotheriidae); sie zeigen normalerweise nur die Spornfalte (Crochet, Stelidion) und die Kammfalte (Crista, Parastelidion), die beide schon bei mäßiger Abkautung sich vereinigen und die Mittelgrube vom Quertal abschnüren. Beide Falten haben geschweifte freie Ränder, so daß die Mittelgrube unter Umständen bei der Abkautung wieder sich öffnen kann. Auch wechselt die Stärke dieser im ganzen ziemlich konstanten Falten. Der Boden der Mittelgrube liegt höher als der Talgrund; sie verschwindet daher früher als dieser. Phyletische Neuerwerbung, d. h. weitere Innenfaltenbildung ist selten und bedeutungslos. Aufspaltung der freien Ränder von Crista und Crochet kommt gelegentlich vor, ebenso ein schwaches Antecrochet (= Gegenspornfalte, Antestelidion). Unregelmäßig sind anscheinend die äußeren Schmelzwulstbildungen (Cingula); sie sind nur beobachtbar, wenn die Zementbeläge ab sind. Gut entwickelt ist das Schlußcingulum, das an der Hinterwand hoch sich heraufzieht und die Hintergrube fast immer abschließt. Ein Vorn-Innen-Cingulum ist an den P meist sehr kräftig, und auch an den M vorhanden; es kann eine kleine Cingulargrube entstehen. Infolge der Hypsodontie spielen diese Schmelzwülste und -knospen hier nicht die Rolle wie an den brachyodonten Gebissen tertiärer Rhinoceroten. Über die Hohlformen (Mittelgrube, Quertal, Hintergrube) ist nichts weiter zu bemerken.

Die Hauptmerkmale der *Serengeticeros*-Zähne sind: 1. Der Umschlag des Proto-lophs nach hinten. 2. Die Querstellung des Metalophs. 3. Die Individualisierung der Hauptinnenhöcker (Protocon und Hypocon) an den Lophen, trotz der Hypsodontie. Das 1. Merkmal zeigt sich darin, daß der Protocon sich kaudal ausgedehnt hat, und zwar anscheinend von M^1 nach M^3 in steigendem Maß. An den P und M^1 steht seine Kaudalwand senkrecht oder fast senkrecht, an M^2 und M^3 fällt sie \pm steil ein. Die Binnenwände von Protocon und Hypocon sind meist eben oder etwas konkav, selten konvex. Unangekaut hat das Tal daher einen weiten Ausgang, basad verengt er sich bis zur Abriegelung durch Zusammenstoßen von Protocon und Hypocon. (Bei den P bildet auch das Innencingulum einen Riegel.) Dies tritt in verschiedener Höhe ein und daher zeigt jedes Gebiß offene und geschlossene Täler. Meist sind sie an P^2 , P^3 und M^1 geschlossen und an P^1 , M^2 und M^3 noch offen. Wenn die Abkautung bis auf den Dentinsockel geht, verschwindet erst die Mittelgrube, dann die Hintergrube, so daß nur das Tal als geschlossene Wanne noch zu sehen ist. Die buccal-lingual konkave Auskautung erzeugt einige Unregelmäßigkeiten, um so mehr, als der Biß anscheinend zuweilen unregelmäßig ist. Solche Unregelmäßigkeiten sind diagnostisch bedeutungslos. Der Ectoloph ist dadurch stark spezialisiert, daß die Hauptelemente (Para- und Metacon) mit ihren Bestandteilen nur noch wenig individualisiert sind und eine glatte, fast ebene oder nur leicht wellige Außenfläche bilden, woran der Parastyl stark vorspringt. Seine Kante ist (wie die Hinterkante der Außenwand) häufig geperlt bzw. gekerbt. Parastylfalte und -rippe (Vorderrippe) sind höchstens ganz schwach vorhanden. Die mittlere Wölbung der Wand (über der Mittelgrube) ist

²⁾ Da Einzelzähne vorliegen, die man vor sich aufstellen kann, wähle ich diese Ausdrücke; es ist: Oben = apikal, distal, ventral. Unten = basal, proximal, dorsal, in bezug auf die Lage zum Ganzen. Weitere Ausdrücke sind: Außen = lippenseitig, buccal oder labial. Innen = zungenseitig, lingual. Vorn = cranial = mesial der zahnärztlichen Terminologie. Hinten = caudal, distal der Zahnärzte. Die Endigung ad (statt al) gibt die Richtung an.

schwächer als bei *Simus*. Eine Hinterrippe (Metaconrippe) fehlt; der kaudale Teil der Außenwand ist konvex oder konkav. Die Unterschiede von *Coelodonta antiquitatis*³⁾ und *Diceros bicornis*, wo die Rippen und Falten der Außenwand stets deutlich hervortreten, sind diagnostisch wichtig. Bei *Simus* sind die Merkmale von *Serengeticeros* ausgeprägter.

Erklärende Beschreibung der *Serengeticeros*-P- und M-form.

(Taf. XIII, Fig. 2 und 5.)

Von größter Bedeutung erscheint das neue Merkmal der kaudalen Protolophverlängerung oder des Protoloph-Umschlags, wie es kurz bezeichnet sei, bei unveränderter Metaloph-Stellung. Aus dem Statischen ins Dynamische, d. h. in die Ontogenie übertragen, ist der Umschlag bereits in der Weichzahnanlage auf sehr frühen (fetalen) Entwicklungsstufen vorhanden. Er realisiert eine von den sozusagen naheliegenden Entwicklungsmöglichkeiten⁴⁾ des Bauplans, welche im Zusammenhang mit der Baustiländerung steht. Dies rührt her von der Leistungssteigerung der Zahnleiste bzw. der Zahnpapillen, welche fähig sind, die Zahnanlage hoch aufzufalten: Der Zahnkörper wächst lange Zeit, die Falten verengen sich, werden steiler, Protocon und Hypocon wachsen wurzelwärts nicht breit kegelmantelförmig, sondern mehr zylindrisch, so daß der Zahnquerschnitt sich nicht wesentlich vergrößert. Die Wurzelbildung verzögert sich korrelativ, infolge von Hemmungen. Daß hier das Wachstum fördernde oder hemmende Wirkstoffe tätig sind, d. h. innere Kräfte, ist anzunehmen. Funktion und Anpassung sind so früh nicht wirksam. Jede Formulierung als „Angepaßtsein an die Nahrung“ als Folge der Gewöhnung an die schwer aufschließbare, den Zahn stark abnützende Gramineenkost usw., die Vorstellung einer „direkten Einwirkung der Lebensweise“ ist illusorisch. Die stärkere Auffaltung, das Höherwachstum ist ein orthoevolutiver Vorgang, der durch die Hypsodontie, ein in sehr vielen Säugetierstämmen eintretendes phylogenetisches Ereignis, erklärt wird. Sie wird erst nach langer Vorbereitung des Faltenmusters verwirklicht, denn bei den alttertiären Arten kommt sie nicht vor. Wenn Zufallsmutation sie geschaffen hätte, wäre sie bis zum Pliozän stets und überall ausgetilgt worden. Die Erklärungen durch direkte Bewirkung von außen (d. h. durch die Reize des Kaudrucks und der Nahrung), durch Zufallsmutation und Selektion sind umständlicher und unbeholfener als die Annahme gerichteter Mutation. Das zeitbedingte Auftreten einer solchen Genmutation wie des Umschlagens des Protolophs ist nur stammesgeschichtlich verständlich. Im Grunde ist das Problem metaphysischer Art, obwohl alles biomechanisch sich vollzieht. Der Zahn wächst eben in seine Aufgaben mehr und mehr hinein (HENNIG). Solange die Hypsodontie nicht experimentell (bei brachyodonten nahe verwandten Arten) erzeugt werden kann, läßt sich ihre Verursachung so wenig begründen wie der Mechanismus der primären Höckerbildung, eines der verwickeltesten und dunkelsten Probleme der Molarentwicklung (A. KEIL, Grundzüge der Zahnforschung, Berlin 1942, S. 89). Man kann die Hypsodontie als Selbstdifferenzierung des phyletischen Wachsens umschreiben; historisch erwiesen ist, daß sie erst nach säkularer Einwirkung zustande kommt. Vorbedingung dazu ist in unserem Fall, daß die Innenhöcker, die lingualen Endigungen der Querjochs, nicht kegelförmig wachsen, da sonst das Höhenwachstum infolge Platzmangels aufhören muß, der Zahn überhaupt zu groß werden würde. Wenn die Querjochfalten aber sich verengen, dehnen sie sich caudad aus. Daß bei *Serengeticeros* dies zunächst nur am Protoloph der Fall ist, am Metaloph geologisch erst viel später und dauernd eintritt, beweist, daß die Erscheinung unabhängig von jeder Funktion und auch Selektion entstanden ist.

³⁾ Siehe die guten Abbildungen bei JACOBSHAGEN (1933).

⁴⁾ Vgl. Notoungulata, z. B. *Toxodon* u. a.

Zahnhöhe (Taf. XIII, XIV, Fig. 2, 5, 8 und 9).

Entscheidend für das Höhenwachstum des Zahnkörpers ist der basale Verschuß der (mit Schmelz und auch Zement sich auskleidenden) primären Zahnbeinfalten, der Gruben und des Tales. Sobald der Verschuß der bisher offenen Gruben und des Tales (durch Zusammenwachsen der Schmelz-Dentinfalten) eintritt, ist das Höhenwachstum im wesentlichen beendet. Das den Zahnumriß bildende, proximal weiterwachsende Dentin verengt jetzt den großen (quadratisch-rechteckigen) Pulparaum durch Einfaltung mehr und mehr. Die Wurzeln bilden sich, verdicken sich und bleiben kurz. Große Massen von Sockelzement umkleiden sie und verschließen die Pulpakanäle ganz oder bis auf nadelfeine Öffnungen. Zement lagert sich interrädikulär ab und erhöht so den Zahnkörper um ein Geringes. Der Vorgang verläuft ähnlich wie er an der postembryonalen Entwicklung des Backzahnggebisses bei Pferd und Esel geschildert wird (siehe z. B. JOEST 1922); nur wissen wir nicht, zu welchen Zeitpunkten im Leben des Tieres bei jedem P und M der Wachstumsstillstand eintritt, d. h. das Alter des betr. Tieres kann nach dem Zustand der Zähne nicht wie bei Pferd und anderen Haustieren nach Jahren angegeben werden. Dazu sind Untersuchungen am Gebiß der lebenden Nashörner erforderlich. M^3 von *Serengeticeros* läßt sich nicht höher als 85 mm maximal, $M_{\bar{3}}$ nicht höher als 70 mm rekonstruieren, wie die wenig angekauften M^3 der Zahnreihe 10 (Vo 670) und des UK Vo 670 unter Berücksichtigung der Verhältnisse der M^3 bei *simus* dartun. Die M^3 der jüngeren Fauna messen 120 bis 130 mm. Vom rezenten *Simus* findet sich bei FORSTER COOPER (1934) die Angabe von 112 mm; sie stellt keinen Maximalwert dar, denn *Simus* hat von allen Rhinocerotiden den schmalsten und höchsten M^3 (und M^1). *Coelodonta* ist in M^3 niedriger: 70—80 mm. (JACOBSHAGEN gibt M^3 mit 73 mm, P^4 mit 72 mm Höhe an). *D. mercki* wird wohl ebenso hoch (P^4 71 mm), *hemitoechus* P^4 61, M^3 65 mm.

Caudales Umbiegen der Lophe findet sich außer bei *Serengeticeros*, wo es auf den Protoloph beschränkt ist, bei *Ceratotherium simum*, *Coelodonta antiquitatis* und den *Chilotherium*-Arten. Sie alle werden als Bewohner der pliozänen, quartären und rezenten Grassteppen im paläarktischen und tropischen Bereich angesehen. Es lag nahe, von adaptiver Konvergenz zu sprechen und die ähnliche Form ihrer Oberkieferbackenzähne als durch die Wirkung ähnlicher Umwelt verursacht zu betrachten, d. h. im wesentlichen als Anpassungen an harte, kieselsäurereiche Gramineenkost. *Serengeticeros* zeigt, daß weder die Umwelt, noch der Gebrauch (oder Funktionswechsel) direkt den Zahnbau veranlaßt oder geschaffen haben. Vielmehr erklärt sich die Konvergenz einfacher durch Genorthomutation, die formbegrenzt und -gebunden ist, was in den geringen Änderungsmöglichkeiten des verhältnismäßig einfachen Zahnbaus seinen Grund hat. Zeitlich gesehen ist diese Merkmalbildung iterativ (unterpliozän, ältestquartär, mittelquartär, rezent), evolutiv (vom Ältestquartär bis Jungquartär progressiv, Jungquartär bis Rezent stationär); klimatisch und räumlich ist sie unabhängig. Die Erscheinung besagt nur, daß die genannten, zudem stammesgeschichtlich gliedverhafteten Arten der Steppenumwelt entsprochen haben.

Die Kaufläche der oberen Zahnreihen ist aufs Ganze gesehen flach rinnenförmig, der Einzelzahn ist linguolabial konkav. Gelegentlich sind die P eben abgekaut. Im allgemeinen stehen die Schmelzränder kräftig empor, der Protoloph in seinem caudalen Teil oft stufenförmig. Tal, Mittel- und Hintergrube sind wie beim rezenten *Simus* mit Zement ausgekleidet oder ausgefüllt. (Bei der Fossilisation fallen die Beläge meist ab.)

Der Biß führte geringe seitliche Bewegungen aus, war mehr quetschend als mahlend, ungefähr so wie bei *D. bicornis*, wo nur geringes Mahlen zu beobachten ist. *C. simum* mit ebenen Kauflächen hat stärkere seitliche Kieferbewegung, d. h. der Biß ist mehr mahlend. Bei *Simus* nähert sich das Kauflächenverhältnis der oberen und unteren Zähne fast dem vom Pferd: die UK-Zähne sind sehr schmal und die oberen durch die