

# Beiträge zur Stammesgeschichte der *Rhinocerotidae*.

Von

**Dr. Stephan Breuning.**

(Eingelaufen am 11. November 1920.)

## **A. Systematik der europäischen oligozänen Formen auf Grund der Spezialisierungen der Prämolaren.**

### **1. Allgemeine Übersicht.**

Osborn hat in seiner grundlegenden Arbeit „Phylogeny of the Rhinoceroses of Europe“ (1) zum ersten Male eine durchgreifende Einteilung der ganzen Familie gegeben. Für die Unterscheidung seiner sechs Unterfamilien hält er sich in erster Linie an die Entwicklung und verschiedene Ausbildung von Hörnern und das Fehlen oder Vorhandensein von Inzisiven. Letzteres Merkmal bezieht sich nur auf die jüngeren Spezies, da nur bei diesen eine Reduktion des vorderen Kieferabschnittes stattfindet. Nun gibt es aber im Oligozän Europas eine große Anzahl von Formen, die meist nur durch eine mehr oder minder vollständige Zahnreihe bekannt sind und bei denen daher eine Einreihung in die Osbornschen Unterfamilien stets zweifelhaft bleibt, mangels der Möglichkeit, die von ihm angeführten Unterscheidungsmerkmale an ihnen nachzuprüfen. Osborn stellt alle diese primitiven Formen zu seiner Unterfamilie der „*Diceratheriinae*“, welche sich durch das Vorhandensein zweier Hörner auf den Nasalia nebeneinander auszeichnen sollen. Gestützt ist diese Annahme einzig und allein nur durch den von Duvernoy als *Rhinoceros pleuroceros* beschriebenen Schädel (2), der ja tatsächlich zwei Knochenprotuberanzen auf den Nasalia trägt. Die Zugehörigkeit aller der verschiedenen Formen zu diesem Schädel ist aber in keiner Weise erwiesen, vielmehr durch neuere Arbeiten direkt widerlegt. Abel hat nun in seinen „Kritischen Untersuchungen über die paläogenen Rhinocerotiden Europas“ (3) gerade diese Lücke ausgefüllt, indem er in erster Linie von den Bauverhältnissen der

Prämolaren, als besser zu untersuchenden Unterscheidungsmerkmalen, ausging. Tatsächlich bildet der Bau der oberen Prämolaren das einzige und verlässlichste Merkmal zu einer systematischen Gliederung dieser oligozänen Formen, das auch den großen Vorteil bietet, an dem vorhandenen Materiale leicht nachgeprüft werden zu können. Allerdings gilt das nur für diejenigen Spezies, bei denen die Prämolaren noch nach einem von den zugehörigen Molaren abweichenden Typus gebaut sind, d. h. solange sie noch nicht molarisiert sind.

#### Ursprüngliche Form der Prämolaren bei den *Rhinocerotidae*.

Die primitive Form der Prämolaren bei den europäischen Formen ist gerundet viereckig, bis — infolge schwächerer Entwicklung des Metalophs — stumpf dreieckig mit einem Außenjoch und zwei konvergierenden transversalen Jochen, welche oft unregelmäßig gestaltet, nicht immer mit dem Außenjoch direkt verbunden sind, an der Innenseite des Zahnes aber schon bei ganz geringer Abkauung zusammenfließen und so das mittlere Quertal gegen innen zu vollständig abschließen. Bei den amerikanischen oligozänen Arten sind die Prämolaren ursprünglich stets ausgesprochen dreieckig infolge bedeutend schwächerer und unregelmäßiger Ausbildung des Metalophs, welches mit dem Protoloph ebenfalls stark konvergiert.

#### Molarisierung der Prämolaren.

Im Laufe der phylogenetischen Entwicklung kommt es nun zu einer Molarisierung der Prämolaren in der Weise, daß die beiden Transversaljoche eine gleichgroße, regelmäßige Gestalt annehmen, sich zueinander parallel stellen und, da sie nun vom Außenjoch in einem rechten Winkel abstehen, die nunmehr stets viereckige Kronenform der Prämolaren bedingen. Eine Abschließung des mittleren Quertales erfolgt nun, da die Innenenden der Querjoche weiter voneinander abstehen, entweder gar nicht oder erst bei sehr tiefer Abkauung. Dieser Prozeß geht im Laufe des Oligozäns vor sich und führt sowohl bei den europäischen wie bei den amerikanischen Formen zu dem gleichen Endresultat, erfolgt aber, wie Abel (3) gezeigt hat, auf zweierlei, voneinander grundverschiedene Art. Die Molarisierung schreitet nämlich einmal von vorn nach rückwärts vor, beginnt also mit dem p 2, d. h. es kann der p 2 bereits molarisiert sein, bei einer Form, bei der p 3 und p 4 noch nach einem primitiveren Typus gebaut sind; das ist der Fall bei allen amerikanischen Formen der Unterfamilie der *Caenopinae*. Das andere Mal beginnt die Molarisierung mit dem p 4 und schreitet von rückwärts aus gegen den p 2 zu vor;

nach diesem Typus verhalten sich alle primitiven europäischen Formen, mit Ausnahme von *Epiaceratherium bolcense* Abel und, wie ich später zeigen werde, von *Paracaenopus filholi* Osborn.

## 2. Umgrenzung der Gattung *Eggysodon* Roman.

### a) Abgrenzung von *Eggysodon* Roman und *Praeaceratherium* Abel.

Die primitivsten aller europäischen Rhinoceroten sind die von Roman (4) als *Eggysodon osborni* Schlosser und *Eggysodon pomeli* Roman beschriebenen Spezies. Roman hat dann in einer späteren Arbeit (5) den Gattungsnamen *Eggysodon* als Synonym zu *Praeaceratherium* Abel wieder eingezogen und speziell *Eggysodon osborni* Schlosser mit *Praeaceratherium minus* Filhol identifiziert. Ich halte dies für ganz unberechtigt. Der Irrtum dürfte so entstanden sein, daß Roman seine Reste mit dem von Schlosser als *Ronzotherium osborni* beschriebenen Molar identifizierte und nach ihm benannte, welchen anderseits Abel in seiner gleichzeitigen Arbeit (3) als zu *Praeaceratherium minus* Filhol gehörig erkannte. Die Molaren dieser primitiven Formen sind eben infolge ihrer durchaus gleichförmigen Ausbildung für eine systematische Klassifikation sehr wenig geeignet und erst die Kenntnis der Prämolaren läßt uns über die phylogenetische Verwandtschaft ein genaueres Urteil fällen. Bei *Praeaceratherium minus* Filhol ist die Molarisierung der Prämolaren schon ziemlich weit vorgeschritten. Die Transversaljoche stehen bereits parallel und sind gleich stark ausgebildet; besonders der p 4 ist schon ganz ausgesprochen molariform. (Siehe Figur 1.)

Abel erwähnt als wichtigste Kennzeichen der p von *Praeaceratherium minus* unter anderem folgende: „P 4 ist ausgesprochen molariform; Protoloph und Metaloph verlaufen parallel, so daß das Quertal breit und an der Innenwand offen ist; die Joche sind jedoch schmaler, zarter und kürzer als auf den m 1. Der Querschnitt des p 4 ist nicht abgerundet dreieckig, sondern trapezoid, infolge stärkerer Ausbildung des Metalops gegenüber primitiveren Formen (z. B. bei *Epiaceratherium bolcense*). Der hintere Innenhöcker (Tetartocon) fehlt am p 4 bereits vollständig, da die Molarisierung dieses Zahnes sehr weit vorgeschritten ist. . . .“ Wir haben es hier also mit einer relativ spezialisierten Form zu tun, bei der die Molarisierung des Prämolarenabschnittes schon weit gediehen ist, und zwar im Sinne der europäischen Aceratherien, was ja auch für Abel ein Grund war, sie als direkte

Vorfahren von *Protaceratherium* zu betrachten. Im Gegensatze dazu fällt bei *Eggysodon osborni* Roman und *pomeli* Roman sofort der viel primitivere Bau der Prämolaren auf. (Siehe Figur 5.) Die Joche sind ziemlich unregelmäßig gestaltet, fließen stets an der Innenseite zusammen und schließen so das Quertal nach innen zu ab; von einer Molarisierung der p 4 ist noch keine Rede. Alle Prämolaren sind noch gänzlich verschieden und viel primitiver gebaut als die Molaren. Mit *Praeaceratherium minus* Filhol lassen sich diese beiden Spezies demnach nicht vereinigen und ich schlage daher vor, den Gattungsnamen *Eggysodon* für sie aufrecht zu erhalten.

b) Übersicht der weiterhin in die Gattung *Eggysodon* einzureihenden Formen.

In diese Gattung wären dann weiterhin eine Anzahl Reste einzureihen, die durch ihren primitiven Bau der Prämolaren, bei denen die beiden Querjoche an der Innenseite der Zähne regelmäßig zusammenfließen, ihre nähere Verwandtschaft mit letzteren beiden Spezies dokumentieren. Hierzu rechne ich erstens die von M. Pavlow (6) als *Aceratherium* cf. *occidentale* beschriebenen und auf Tafel V, Figur 1—4 abgebildeten Prämolaren. Diese Zähne zeigen eine auffallende Übereinstimmung mit den von Roman zu *Eggysodon osborni* gestellten Stücken, weshalb ich sie auch mit dieser Spezies identifizieren möchte. Zweitens die von Osborn (1) Figur 4b abgebildeten drei Zähne aus den Phosphoriten. Mit welcher Art dieselben zu identifizieren wären, läßt sich wohl aus der verkleinerten Abbildung allein nicht ersehen. Dasselbe gilt von dem von Duvernoy (7) als *Rhinoceros minutus* Cuvier abgebildeten Zähnen. Auch *Ronzotherium gaudryi* Rames, von dem allerdings nur ein Unterkiefer bekannt ist, könnte nach dem Vorschlage Romans auf Grund der auf die Unterkieferachse fast senkrechten Einstellung der großen Inzisiven, welches Merkmal als sehr primitiv zu betrachten ist, provisorisch hier eingereiht werden. Schließlich gehört in diese Gruppe noch *Eggysodon cadibonense* Roger. Abel vereinigte diese Art in einer Gattung mit seinem *Protaceratherium minutum* Cuvier. Seither ist die ganze Zahnreihe von *Protaceratherium minutum* durch Roman bekannt geworden und somit ein Vergleich der beiderseitigen Prämolaren möglich, welcher auf den ersten Blick zeigt, daß eine Vereinigung dieser beiden Formen in einer Gattung ausgeschlossen ist. Bei *Protaceratherium minutum* Cuvier sind p 2, p 3 und p 4 schon fast ganz molariform. Beide Querjoche sind gleich stark ausgebildet, parallel

und erst bei sehr starker Abkautung an der Innenseite der Zähne einander berührend. (Siehe Figur 2.) Der einzige wichtigere Unterschied gegenüber den Molaren besteht, abgesehen von den Größenverhältnissen, in dem Mangel eines ausgesprochenen Antecrochets. Letzteres bildet auch den einzigen wichtigen Unterschied den älteren Vertretern der Gattung *Aceratherium* gegenüber. Bei *Eggysodon cadibonense* Roger dagegen sind die Prämolaren, wie sich aus den Abbildungen bei Gastaldi (8) und Schlosser (9) ergibt, noch ganz primitiv gebaut. Die Querjoche konvergieren stark gegeneinander und verschmelzen auch an der Innenseite bei dem von Schlosser abgebildeten p 3 und dem von Abel (3) als *Protaceratherium ex. aff. minutum* bezeichneten p 2. (Siehe Figur 3, 4.) Ferner ist das Cingulum noch viel stärker ausgebildet als bei *minutum*. Auch der von Gastaldi und Abel abgebildete m 1 zeigt, wie Abel schon hervorhob, primitive Merkmale, so die stärkere Neigung des Ektolophs und die bedeutend stärkere Ausbildung des Cingulum. Auch Roger betonte den primitiven Bau der Zähne von Cadibona (10). Er sagt wörtlich: „Hier sei vorderhand nur in aller Kürze bemerkt, daß Gastaldis *Rhinoceros minutus* aus dem Oligozän von Cadibona mit der von Cuvier auf drei einzelne obere und drei vereinigte untere Backzähne aus dem unteren Miozän von Moissac begründeten Art nichts zu tun hat und einen wesentlich altertümlicheren Typus darstellen dürfte, der an amerikanische Typen (*Acer. mite*) erinnert und von europäischen Formen noch am ehesten mit den Zähnen aus den Phosphoriten von Quercy zu vergleichen sein dürfte, welche M. Pavlow (Bull. Soc. imp. Moscou, 1892, Pl. V) mit der Bezeichnung *Ac. cf. occidentale* abbildete.“ Meine Ansicht geht daher dahin, diese Form von *Protaceratherium* zum mindesten provisorisch, bis nicht weitere Funde eine andere Zuteilung — etwa zu den primitiveren *Caenopinae*, mit denen sie auch Ähnlichkeiten besitzt — nötig erscheinen lassen, zur Gattung *Eggysodon* zu stellen.

### 3. Umgrenzung der Unterfamilie der *Eggysodontinae*.

Neben den Formen der Gattung *Eggysodon* kennen wir aus dem Oligozän Europas noch einige kleine primitiv gebaute Arten, die uns auch bloß aus Zahnresten bekannt sind, jedoch auf Grund dieser in einem näheren Zusammenhang mit *Eggysodon* sich bringen lassen. Es ist dies *Prohyracodon orientale* Koch, *Meninatherium telleri* Abel und die von Teppner (13) als *Meninatherium telleri* Abel beschriebene, jedoch mit dieser Art nicht zu identifizierende, sondern zumindest

eine neue Spezies repräsentierende Zahnreihe. Auch *Praeaceratherium minus* Filhol läßt sich, wenn auch schon etwas höher spezialisiert, zwanglos in diese Gruppe einteilen, welche ich den übrigen Unterfamilien der *Rhinocerotidae* als die der *Eggysodontinae* gegenüberstelle.

Wir haben es also bei dieser Unterfamilie mit einer Gruppe kleiner, ziemlich divergent entwickelter primitiver Formen zu tun, deren bezeichnendes Merkmal in dem primitiven Bau der oberen Prämolaren liegt. Dieselben sind entweder noch gar nicht molarisiert, oder die Molarisierung beginnt mit dem p 4, ohne aber zu einem Abschluß gelangt zu sein. Die Form der p ist abgerundet viereckig. Die Querjoch verschmelzen schon bei geringer Abkautung an der Innenseite der Zähne. Das Cingulum ist sehr kräftig und umgibt die p in einem kontinuierlichen Bogen. Die Molaren zeigen eine starke Neigung des Ektolophs nach innen; Crochet und Antecrochet fehlen ganz oder sind bloß schwach angedeutet, das mittlere Quertal gegen innen weit offen. Die unteren großen Inzisiven sind in steilem Winkel zur Unterkieferachse eingesetzt. Sie sind, so weit wir es beurteilen können, auf das Oligozän Europas beschränkt und waren am Ende dieser Periode bereits wieder ausgestorben, jedoch bildet, soweit wir dies aus dem Zahnbaue allein schließen können, die Gattung *Praeaceratherium*, wie Abel es zu begründen suchte, die Brücke zu den echten europäischen Aceratherien. Alle diese Formen, wie auch *Protaceratherium minutum* Cuvier, mit Osborn zu den *Diceratheriinae* zu stellen, entbehrt demnach jeder Grundlage. Ob das *Rhinoceros pleuroceros* Duvernoy mit den amerikanischen Diceratherien zu vereinigen wäre, oder ob es sich bei dessen Knochenprotuberanzen nicht nur um eine individuelle Ausbildung bei einem alten Bullen handelt, wäre an Hand der Originale zu untersuchen.

#### 4. Diagnosen.

Unterfamilie: *Eggysodontinae*.

Schädel unbekannt; Gebiß heterodont. Obere Molaren ohne oder mit nur schwach angedeuteten sekundären Schmelzfalten und starker Neigung des Ektolophs nach innen. Obere Prämolaren abgerundet viereckig bis stumpf dreieckig, mit an der Innenseite bei sehr geringer Abkautung regelmäßig verschmelzenden Querjochen. Molarisierung noch nicht eingetreten oder von p 4 aus beginnend. Cingulum an den p sehr kräftig, nicht unterbrochen. Ein oberer und ein unterer kräftiger Inzisiv festgestellt. Letzterer im steilen Winkel auf die Kieferachse eingesetzt.

### Erste Gattung: *Eggysodon* Roman.

Molaren ohne oder mit schwach angedeutetem Crochet und Antecrochet. Prämolaren nicht molarisiert, Querjoch an der Innenseite regelmäßig zusammenfließend. Mitteloligozän.

- Arten: a) *osborni* Schlosser, mittleres Stampien.  
b) *pomeli* Roman, oberes Stampien.  
c) *cadibonense* Roger, mittleres Stampien.  
d) *gaudryi* Rames, unteres Stampien.

### Zweite Gattung: *Prohyracodon* Koch.

Molaren ohne Crochet und Antecrochet. Prämolaren mit Crista, Querjoch an p 4 und p 3 konvergierend, p 2 unbekannt. M 3 subquadratisch mit isoliertem Schmelzzapfen an der Hinterwand. Extremitäten lang und schlank.

- Arten: a) *orientale* Koch, mittleres Eozän.

### Dritte Gattung: *Meninatherium* Abel.

Schädel mit langer Sagittalcrista. Vom Gebiß der obere p 4 bis m 3 bekannt. P 4 viereckig, beide Joche gleich groß, parallel, an der Innenseite zusammenfließend. Molaren ohne Schmelzfalten, m 3 trapezförmig; Parastyl an allen Molaren kräftig. Alle Zähne sehr niedrig.

- Arten: *telleri* Abel, Oberoligozän.

### Vierte Gattung: *Praeaceratherium* Abel.

Molaren ohne Crochet und Antecrochet; mit Cingulum an der Vorder- und Hinterwand, m 3 trapezförmig. Die Prämolaren mit parallelen Querjochen, p 4 ausgesprochen molariform. An p 3 und p 2 Tetartocon noch stark ausgebildet. Cingulum sehr stark und nicht unterbrochen.

- Arten: *minus* Filhol, Oligozän.

## B. Die Unterfamilie der *Aceratheriinae*.

### 1. Bisherige Umgrenzung der Gattung *Aceratherium*.

Die Gattung *Protaceratherium*, in der nach Abtrennung von *cadibonense* Roger nur mehr zwei einander sehr nahestehende Formen vereinigt bleiben, nämlich *minutum* Cuvier und *albigense* Roman, bildet wie Abel (3) es gezeigt hat, den direkten Übergang zur Gattung *Aceratherium* die sich aus ersterer entwickelt haben dürfte. Der Gattungsname *Aceratherium* wurde bisher vielfach in einem sehr

weiten Sinne gebraucht und ganz unbegründeterweise fast auf alle Formen angewendet, welche kein Horn tragen, sowohl die amerikanischen wie die europäischen. Ich beschränke jedoch den Gattungsnamen *Aceratherium* auf die europäischen Arten und stelle bloß *Protacera-therium* Abel und *Aceratherium* Kaup zu der Unterfamilie der *Aceratheriinae*, während ich die amerikanischen hornlosen Formen ihnen als eigene Unterfamilie der *Caenopinae* gegenüberstelle, da sie, wie aus dem Schädelbau mit Gewißheit hervorgeht, einer getrennten Entwicklungsreihe angehören. Ob die Entwicklung innerhalb dieser eingeschränkten Gattung *Aceratherium* auch so einfach war, wie meist dargestellt wird, d. h. ob tatsächlich die einzelnen mit Namen versehenen Stufen wie *lemanense* Pomel, *platyodon* Mermier, *tetradactylum* Lartet und *incisivum* Kaup eine direkte Ahnenreihe bilden, ist wohl sehr fraglich. Immerhin aber lassen sich einige markante Spezialisierungen nachweisen, die sich von den älteren zu den jüngeren Formen hin schrittweise steigern.

## 2. Die Rückverlagerung der Nasalapertur.

### a) Bei *Aceratheriinae*.

Zu diesen Spezialisierungen gehört in erster Linie das Zurückweichen der Nasalapertur, auf welche bereits Mermier (14) hingewiesen hat. Zieht man eine Lotrechte durch den rückwärtigsten Punkt dieser Apertur, so kommt diese bei allen *Caenopinae*, auch den spezialisierten Typen, wie aus den schönen Abbildungen bei Osborn (15) hervorgeht, nie weiter nach rückwärts zu liegen als durch den p 1; selbst bei dem untermiozänen *Metacaenopus egregius* Cook (16), das sich im Zahnbau bereits sehr spezialisiert erweist, reicht diese Inzisur nicht weiter als bis zur Mitte des p 1. (Siehe Figur 8 und 9.) Es ist das jedenfalls ein primitives Verhalten. Bei den Arten der Gattung *Aceratherium* Kaup rückt der Hinterrand der Inzisur im Laufe der phylogenetischen Entwicklung immer mehr nach rückwärts, wie aus folgender Tabelle ersichtlich. (Siehe Figur 12—15.) Natürlich unterliegt dieses Verhalten, wie jedes andere Merkmal, zahlreichen individuellen Schwankungen, welche noch verstärkt werden durch die Variationen in der Größe des Winkels, welche die Zahnreihe mit den Nasalia bildet. Immerhin aber ist diese Entwicklungsrichtung vom Oligozän an klar zu verfolgen, bis sie bei den unterpliozänen Vertretern (*incisivum* Kaup) den gleichzeitigen Vertretern anderer Gruppen gegenüber sehr stark in die Augen fällt. Eine Folge dieser Spezialisierung war, daß die Nasalia weithin ganz



Arten	Der Hinterrand der Inzisur liegt über der
<i>Ac. lemanense</i> Pomel, Oberoligozän	Mitte des p 3.
<i>Ac. platyodon</i> Mermier, Untermiozän	Mitte des p 4.
<i>Ac. tetradactylum</i> Lartet, Mittelmiozän	Mitte des p 4.
<i>Ac. incisivum</i> Kaup, Unterpliozän	Grenze zwischen p 4 und m 1.

frei, d. h. ohne untere Stütze vom Schädel abstanden und somit zur Entwicklung von Hörnern, wie sie in orimentärer Form, nach Rugositäten zu schließen, auch in dieser Gruppe auftraten, so unter anderem bei dem von Depéret (17) als *Aceratherium asphaltense* beschriebenen Schädel, nicht mehr geeignet waren. Daher beobachtet man auch bei den phylogenetisch jüngeren Formen eine Verkürzung der Nasalia, welche dann bei *incisivum* Kaup auch sekundär emporgekrümmt waren und von den Zwischenkiefern weit überragt werden, ein Verhalten, welches im Zusammenhang mit der erwähnten starken Rückverlagerung der Naseninzisur bei weiterer Steigerung dem Schädel eine gewisse Tapirähnlichkeit verschafft hätte. Ich möchte daher auch diese Spezialisierung dahin deuten, daß es bei dieser Gruppe im Laufe der Entwicklung zur Bildung eines orimentären Rüssels oder zum mindesten einer besonders prehensilen Oberlippe gekommen sei.

#### b) Bei *Ceratorrhinae*.

Unabhängig von den Aceratherien läßt sich noch ein zweites Mal im Laufe der Stammesgeschichte der *Rhinocerotidae* ein solches Zurückweichen der Naseninzisur nachweisen, diesmal aber innerhalb der horntragenden Gruppe der *Cerathorhinae*. Während deren miozäne und unterpliozäne Vertreter in diesem Merkmale sich noch primitiv verhalten — bei *Cer. sansaniensis*, *schleiermacheri* und dem rezenten *sumatrensis* reicht der Hinterrand der Inzisur nicht über den p 2 zurück, siehe Figur 16 — rückt er bei den spezialisierten Formen dieser Gruppe ganz auffallend weit nach rückwärts, wie aus folgender Tabelle ersichtlich. (Siehe Figur 17.)

Sieht man von den wie ersichtlich recht bedeutenden individuellen Schwankungen ab, so springt auch innerhalb dieses Formenkreises die Rückverlagerung der Naseninzisur deutlich in die Augen. Doch besteht insofern den Aceratherien gegenüber ein großer Unterschied, als hier die Nasalia dazu bestimmt sind, ein Nasenhorn zu tragen.

Arten	Abgebildet von	Der Hinterrand der Naseninzisur reicht bis
<i>Cer. megarhinus</i> Christol	Christol Recherches	zur Mitte des p 3.
<i>Cer. megarhinus</i> Christol	Gervais Pal. Franz. XXX	zur Mitte des m 1.
<i>Coel. etruscus</i> Falconer	Original Falconer	zur Grenze zwischen p 3 und p 4.
<i>Coel. etruscus</i> Falconer	Schroeder Mosbach	zur Mitte des m 1.
<i>Rh. leptorhinus</i> Owen = <i>Coel. mercki</i>	Owen	zur Mitte des m 1.
<i>Coel. antiquitatis</i> Blumenbach	Schädel Hofmuseum Wien	zum Vorderrand des p 4.
<i>Coel. antiquitatis</i> Blumenbach	2. Schädel Hofmuseum Wien	zur Mitte des p 4.

Infolgedessen kommt es auch nicht zu einer Reduktion derselben, sondern sie bleiben in ihrer ganzen Länge erhalten, werden aber daher, da sie ja weithin frei über die Inzisur vorragen, bei zunehmender Größe des Nasenhornes durch eine knöcherne Nasenscheidewand gestützt. Welcher Umstand allerdings den Anstoß zur Verlagerung der Inzisur gegeben hat, ist heute noch gänzlich unaufgeklärt.

### 3. Die Spezialisierungen im Gebiete der Unterkiefersymphyse bei der Gattung *Aceratherium*.

Noch eine zweite Spezialisierung tritt im Laufe der Entwicklung der Gattung *Aceratherium* auf und ist auf sie allein beschränkt: das ist die Größenzunahme der unteren großen Inzisiven, wie sie auch von Mermier (14) bereits konstatiert wurde. Es handelt sich dabei nicht nur um eine absolute Größenzunahme dieser Zähne, sondern sie sind auch, wie schon Kaup bemerkt, fester im Unterkiefer verankert, dessen Symphyse im Zusammenhange damit auch viel massiver ist als bei den horntragenden Formen. Auch der Raum zwischen ihnen wird durch ihre Größenzunahme und Einstellung in die Längsachse des Unterkiefers immer enger, wie Gaudry nachgewiesen und durch Beispiele belegt hat, so daß schließlich bei dem von Pikermi als *Aceratherium* sp. von Gaudry (20) beschriebenen Unterkiefer die beiden Hauer fast aneinander stoßen und keinen Platz zwischen sich für, wenn auch rudimentäre, innere Inzisiven lassen. (Siehe Figur 21.) Allerdings sind hiebei auch Sexualunterschiede von Bedeutung, indem die Hauer bei den Weibchen stets kleiner sind und etwas stärker zu divergieren scheinen. Die Vertreter anderer

Gattungen der *Rhinocerotidae* wie *Ceratorhinus* oder *Rhinoceros* verhalten sich hierin viel primitiver; so finden sich beispielsweise an einem Schädel des rezenten *Rhinoceros javanicus* des zoologischen Institutes der Wiener Universität noch drei kleine rudimentäre Inzisiven — links zwei, rechts einer — zwischen den großen Hauern. (Siehe auch Fig. 20.) Es handelt sich bei diesen Spezialisierungen im Unterkiefer offenbar um Ausbildung einer Schaufel, mit der diese Formen Wurzeln und Pflanzen ausgruben und welche ihnen, zusammen mit der oben besprochenen Ausbildung eines Rüssels, jedenfalls einen Ersatz schaffen sollten für den Mangel an Hornbildung, durch welchen sie, wie ja die Tatsachen sprechen, im Kampf ums Dasein schlechter gestellt waren als ihre horntragenden Vettern.

#### 4. Das Mahlgebiß.

Das Mahlgebiß blieb innerhalb der Gruppe der Aceratherien stets auf einer eher primitiven, sozusagen „miozänen“ Stufe stehen; es lassen sich keine tiefer greifenden Unterschiede von den ältesten bis zu den jüngsten Formen feststellen. Charakteristisch ist das regelmäßige Vorhandensein eines Cingulums oder von Resten desselben auch an den Molaren, welches im Unterpliozän bei anderen Gruppen höchstens als seltene Ausnahme auftritt. Zu einer Hypsodontie kommt es gar nicht, ebensowenig zu einer stärkeren Schmelzfaltenbildung, wie sie in anderen Gruppen verschiedentlich auftreten (z. B. bei *Ceratagicus*, *schleiermacheri* etc.).

#### 5. Geschichte der Arten der Gattung *Aceratherium*.

Das Entstehungszentrum der Aceratherien fällt gewiß ins westliche oder südwestliche Europa, hiefür sprechen alle Funde; sie haben sich aber nachweislich weit nach Osten verbreitet; so gehört sicher *Aceratherium samium* Weber aus Samos und *Ac. zernowi* Borissiak von Sebastopol in nähere Verwandtschaft von *Ac. incisivum*. Auch das miozäne *Ac. blanfordi* var. *minus* Lydekker, von Pilgrim *Diceratherium naricum* genannt, gehört, soweit sich aus dem Gebiß allein schließen läßt, in diese Gruppe. *Aceratherium blanfordi* var. *majus* Lydekker, *Ac. persiae* Pohlig und *Ac. schlosseri* Weber bilden wohl einen selbständigen Nebenast mit ganz eigenartigen Spezialisierungen, dessen phylogenetische Stellung noch nicht klargestellt ist.

#### 6. Bemerkungen zur Lebensweise der hierhergehörigen Formen.

Jedenfalls waren die Aceratherien Bewohner waldiger oder sumpfiger Gegenden — hiefür spricht außer dem primitiven Mahlgebiß

auch das lange Erhalten der vierten Zehe im Vorderfuß —, welche eine weiche Nahrung bevorzugten, die sie mit Hilfe ihrer Oberlippe ergriffen, teilweise auch mit ihren langen Hauern aus der Erde ausgruben, welche aber mit dem Auftreten eines trockeneren Klimas im Pliozän Europas sich nicht mehr den geänderten Lebensbedingungen anpassen konnten.

## 7. Diagnosen.

### Unterfamilie: *Aceratheriinae*.

Schädel dolichocephal; Nasalia lang und schmal ohne Horn, bei jüngeren Formen verkürzt, ein paar große Inzisiven im Zwischen- und Unterkiefer, die anderen unterdrückt, Nasalinzisur weit nach rückwärts reichend, Angulus des Unterkiefers stets wohl entwickelt, vierte Zehe im Vorderfuß lang persistierend.

Erste Gattung: *Protaceratherium* Abel.

Molaren mit kräftigem Antecrochet und kaum angedeuteten Crochet und Crista. Prämolaren noch nicht ganz — p 4 am weitesten — molarisiert, Querjoch an ihnen schwach konvergent, ohne Spur von sekundären Schmelzfalten. Basalband stark und wenig unterbrochen.

Arten: a) *minutum* Cuvier, Oberoligozän.

b) *albigense* Roman, Oberoligozän.

Zweite Gattung: *Aceratherium* Kaup.

Obere p und m mit deutlichem Antecrochet und meist auch kräftigem Crochet, Cingulum meist, wenn auch unterbrochen, erhalten. Nasalia weit über den Hinterrand der Nasalinzisur vorspringend oder sekundär verkürzt; Vorderfuß bei den älteren vierzehig.

Arten: a) *lemanense* Pomel, Oberoligozän.

b) *platyodon* Mermier, Untermiozän.

c) *naricum* Pilgrim, Untermiozän.

d) *tetradactylum* Lartet, Mittelmiozän.

e) *incisivum* Kaup, Unterpliozän.

f) *zernowi* Borissiak, Unterpliozän.

g) *samium* Weber, Unterpliozän.

## C. Die Unterfamilie der *Caenopinae*.

### 1. Abgrenzung der hieher gehörigen Gattungen.

Die amerikanischen hornlosen Formen der Gattungen *Trigonias*, *Leptaceratherium* und *Caenopus*, die eine in gerader Richtung sich entwickelnde Stufenreihe darstellen, haben wohl mit den europäischen

Aceratherien, wie sowohl aus dem Baue des Prämolarenabschnittes wie auch aus der Lage der Nasenapertur hervorgeht, nichts zu tun, weshalb ich vorschlage, sie in einer eigenen Unterfamilie, den *Caenopinae*, zu vereinigen. In diese Unterfamilie sind dann auch noch die Gattungen *Epiaceratherium* Abel und, wie ich weiter unten begründen werde, *Paracaenopus* einzureihen. Betreffs der Stellung der Gattung *Metacaenopus* Cook wage ich mangels der dazu nötigen Literatur keine Stellungnahme. Die Frage, ob die *Caenopinae* dann in weiterer Hinsicht nicht doch von gleichen Ahnen wie die Aceratherien sich ableiten, ist bisher noch nicht zu entscheiden, doch ist dies immerhin wahrscheinlich; dasselbe gilt von der Frage, ob die *Diceratheriinae*, die bisher auch bloß aus Nordamerika bekannt geworden sind, sich aus den *Caenopinae* entwickelt haben.

## 2. Charakterisierung der Unterfamilie der *Caenopinae*.

Die charakteristischen Merkmale dieser Gruppe, durch welche sie von den *Aceratheriinae* scharf geschieden sind, sind also: Die oberen Prämolaren, wenn noch nicht molarisiert, von dreieckigem Umriss, mit konvergierenden Querjochen. Die Molarisierung beginnt mit dem p 2 und schreitet von da gegen den p 4 vor. An den Molaren gelangt ein Crochet nur sehr selten zur Entwicklung. M 3 häufig mit Schmelztalon am Hinterrand. Die Naseninzisur reicht niemals weiter als bis zum p 2.

## 3. Umgrenzung der Gattung *Paracaenopus* n. gen.

### a) *Paracaenopus filholi* Osborn als Grundlage der Gattung.

Abel vereinigt innerhalb des Genus *Praeaceratherium* zwei Arten: *minus* Filhol und *filholi* Osborn. Letztere Form, die seither durch die Arbeiten von Roman (4, 5) und Koch (11) — von letzterem als *Praeacantharium minus* beschrieben — genauer bekannt wurde, gehört aber, wie aus dem Baue der Prämolaren mit voller Gewißheit hervorgeht, einem ganz anderen Stamme an. Betrachtet man die Prämolaren des Klausenburger Kieferbruchstückes, von dem ein Abguß im Paläobiologischen Institute der Wiener Universität vorliegt (siehe Figur 6), so fällt sofort die primitive dreieckige Form des p 4 auf; das Nachjoch ist noch viel schwächer entwickelt als das Vorjoch und würde bei etwas stärkerer Abkauung infolge der Konvergenz der Querjoch an der Innenseite des Zahnes mit dem Vorjoch verschmelzen, so wie das an p 3 tatsächlich bereits eingetreten ist. Letzterer ist

auch noch dreieckig gestaltet, das Nachjoch aber schon etwas stärker ausgebildet. P 2 ist abgerundet, viereckig, beide Joche annähernd gleich stark und schon fast parallel gestellt; p 2 ist also von den drei beschriebenen Zähnen bereits am weitesten molarisiert. Auch Abel (3) konstatierte eine Anzahl Spezialisationskreuzungen gegenüber *minus* sowie den primitiven Bau besonders des p 4. Er sagt wörtlich: „Vor allem fällt bei einem Vergleiche dieser Form mit *Aceratherium lemanense* der weit primitivere Bau der Prämolaren auf.“ . . . „Während der p 4 aller europäischen *Aceratherien* im höheren Grade molarisiert ist, ist dies bei *P. filholi* nicht der Fall.“ . . . „Der allgemeine Umriss der Prämolaren ist sehr ähnlich, nur ist der Metaloph mit p 4 von *Praeaceratherium minus* etwas länger, so daß der Querschnitt dieses Zahnes sich etwas mehr der Trapezform nähert als bei *filholi*. Ferner verlaufen die Querjoche am p 4 von *minus* bereits parallel, bei *filholi* noch nicht ganz parallel; die Molarisierung des p 4 ist also bei *filholi* noch nicht so weit vorgeschritten als bei *minus*. . . .“ Sehr deutlich ist der primitive Bau von p 3 und p 4 auch an der Originalabbildung Osborns (1900, Figur 8a) zu sehen. (Siehe Figur 7.) Roman (5) stellte *filholi* in die Gattung *Aceratherium*, da er Ähnlichkeiten mit *Aceratherium incisivum* zu erkennen glaubte, ein Vorgang, welcher nach dem oben Gesagten schon gar nicht zulässig ist. Es handelt sich offenbar hier um eine Spezies, bei der die Molarisierung mit dem p 2 beginnt, die daher gar nicht in nähere Verwandtschaft mit den übrigen gleichzeitigen europäischen *Rhinocerotidae* gebracht werden kann und die sich in diesem wichtigen Merkmale so wie auch *Epiaceratherium bolcense* Abel mehr den *Caenopinae* nähert. Auch die dreieckige Form von p 3 und p 4 weist auf eine nähere Verwandtschaft mit den amerikanischen Arten der Gattung *Caenopus*, desgleichen das Vorhandensein eines Höckers am Hinterende des m 3, welcher als Rudiment des Ektolophs gedeutet wird und der dem Zahne eine mehr trapezförmige Gestalt verleiht. Ferner erwähnt auch Roman (5) die frappante Ähnlichkeit der hinteren Schädelpartie mit der von *Caenopus occidentale* Leidy. Gegen eine Einreihung in die Gattung *Caenopus* spricht aber schon die weit geographische Trennung, denn bisher ließ sich im Stamme der *Rhinocerotidae* noch keine für beide Kontinente gemeinsame Gattung feststellen. Ich komme daher zu dem Schlusse, *filholi* aus der Vereinigung mit *Praeaceratherium minus* auszuschneiden und für diese Art eine neue Gattung *Paracaenopus* aufzustellen, welche ich der Unterfamilie der *Caenopinae* einreihe.

#### b) Die ostindischen Arten der Gattung *Paracaenopus*.

Pilgrim (12) hat verschiedene primitive Gebißreste unter den Namen *Diceratherium shabazi* und *Aceratherium bugtiense* beschrieben und abgebildet, die im Baue der Prämolaren ganz das gleiche Verhalten zeigen wie *Praeaceratherium filholi*. Leider sind alle die von Pilgrim beschriebenen Reste sehr dürftig und es liegt keine einzige vollständige Zahnreihe vor. Von *Diceratherium shabazi* sagt Pilgrim bei Beschreibung der oberen Prämolaren: „Quadrate; very unlike the molars and in a backward stage of development; crests uniting at a very early stage of wear; p m 2 most advanced, then p m 3 and last of all p m 4.“ . . . Auch bei dieser Form finden wir also, und dasselbe gilt auch für *Aceratherium bugtiense*, die bedeutendsten Merkmale von *Paracaenopus*, nämlich Beginn der Molarisierung mit dem p 2, Zusammenfließen der Querjoche an der Innenseite der Zähne bei geringer Abkautung; dreieckiger Umriss von p 3 und p 4; Molaren groß ohne stärkere Schmelzfalten. Bei *shabazi* sind allerdings die Molaren bereits höher spezialisiert mit einem Crochet und Antecrochet, doch bestehen im Baue der Prämolaren so weitgehende Übereinstimmungen mit *filholi*, daß eine Vereinigung auch dieser Art mit *filholi* in einer Gattung zulässig erscheint. Ich stelle daher diese beiden Arten, solange nicht bessere Funde ein anderes Urteil gestatten, in die Gattung *Paracaenopus*. Ob auch *Aceratherium gajense* in diese Gruppe zu stellen wäre, müßte erst an den Originalen nachgeprüft werden. *Paracaenopus filholi* erweist sich durch Auffindung dieser verwandten Formen mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit als ein asiatischer Einwanderer.

#### 4. Diagnosen.

Gattung: *Paracaenopus* n. gen.

Molaren brachyodont mit nach innen weit offenem Quertal, Krone sehr niedrig; Neigung des Ektolophs stark. Ein Antecrochet vorhanden, Crochet meist fehlend. M 3 trapezoid mit Schmelzzapfen am Hinterrand. Von den Prämolaren der p 2 am weitesten molarisiert, mit annähernd parallelen Querjochen; dieselben an p 3 und p 4 bei geringer Abkautung an der Innenseite der Zähne zusammenfließend. Cingulum an den p sehr stark, auch an den m vorhanden, zuweilen am Innenrande unterbrochen. Ein großer oberer und unterer Inzisiv vorhanden.

- Arten: a) *filholi* Osborn als Type der Gattung. Stampien. Obere p groß, einfach, nicht molarisiert, mit unregelmäßig geformten, konvergierenden Querjochen. Obere m mit innerem Cingulum, starker Falte am Protocon, schwachem Antecrochet, ohne Crochet. M 3 mit Schmelzhöcker am Hinterrand des Metalophs.
- b) *shabazi* Pilgrim. Obere p primitiv. Querjoch zusammenfließend. P 2 weiter molarisiert als p 4, Cingulum den ganzen Zahn umgebend. M länger als breit mit Antecrochet und Crochet und Falte am Protocon; Cingulum an der Innenseite unterbrochen. Untermiozän.
- c) *bugtiense* Pilgrim. Zähne sehr groß, obere p primitiv, Querjoch zusammenfließend, Molaren mit starkem Cingulum und Antecrochet, Crochet fehlend. Untermiozän.

Ich gebe hier die Abbildungen zweier guterhaltener Prämolaren der Pilgrimschen Formen. (Siehe Figur 10 und 11.)

## 5. Diagnosen.

### Unterfamilie: *Caenopinae*.

Schädel dolichocephal, hornlos; Inzisiven stark entwickelt, bei älteren Formen die Caninen noch erhalten; Prämolaren, wenn noch nicht molarisiert, dreieckig mit nach innen konvergierenden Querjochen; Molarisierung mit dem p 2 beginnend, Molaren meist ohne ausgesprochenen Crochet; Nasalinzisur niemals weiter zurückreichend als bis über den p 2.

### Erste Gattung: *Trigonias* Lucas.

Zahnformel  $\frac{3.1.4_{13}}{3.0.4_{13}}$ ; obere Zahnreihe noch vollständig erhalten; obere Prämolaren noch gar nicht molarisiert; Nasalia und Prämaxillaria lang; Vorderfuß vierzehig.

Arten: *osborni* Lucas. White River beds.

### Zweite Gattung: *Leptaceratherium* Osborn.

Zahnformel  $\frac{2.1.4_{13}}{2.0.3_{13}}$ ; Vorderfuß dreizehig.

Arten: *Trigonodum* Osborn & Wortmann. White River beds.



Dritte Gattung: *Caenopus* Cope.

Obere Caninen erhalten, bei jüngeren Formen fehlend. Molarisierung beginnt vom p 2 aus.

- |                                 |                     |
|---------------------------------|---------------------|
| a) <i>mite</i> Cope.            | } White River beds. |
| b) <i>platycephalum</i> O. & W. |                     |
| c) <i>copei</i> Osborn          |                     |
| d) <i>occidentale</i> Leidy     |                     |
| e) <i>tridactylum</i> Osborn    |                     |

Vierte Gattung: *Paracaenopus*. Siehe Abschnitt C, 3c.

Fünfte Gattung: *Epiaceratherium* Abel.

Molaren mit kaum angedeuteten sekundären Schmelzfalten; Ekto-  
loph stark geneigt. P 4 mit stark konvergierenden Querjochen; p 2  
am weitesten molarisiert.

Arten: *bolcense* Abel, Oligozän.

## D. Bemerkungen zur Unterfamilie der *Brachypodinae*.

Eine weitere ganz selbständige Gruppe bildet die Unterfamilie der *Brachypodinae* mit den Gattungen *Brachypotherium* und *Teleoceras*,  
welch erstere die europäischen, letztere die amerikanischen Arten  
umfaßt. Ob die Gattung *Aphelops* auch in diese Gruppe gehört, ist  
noch fraglich. Zu der Gattung *Brachypotherium* dürfte auch *Ac.*  
*perimense* Falconer aus den Sivalikschichten mit größter Wahr-  
scheinlichkeit zu stellen sein. Charakteristisch für diese Gattung sind in  
erster Linie die abnorm kurzen, plumpen Extremitäten. Das Mahl-  
gebiß ist primitiv; die Zähne, ausgesprochen brachyodont, weisen  
keine Komplikation der Schmelzleisten auf. Ein Cingulum ist stets  
auch an den Molaren mehr weniger stark erhalten; die Parastylfalte  
meist stark ausgeprägt. Im ganzen sind die Zähne groß, quadratisch,  
besonders die Prämolaren breiter als lang, wodurch die Kaufläche  
bedeutend vergrößert wird. Alles das spricht dafür, daß wir es bei  
dieser Gruppe mit Bewohnern von Sumpfwäldern zu tun haben, die  
sich von weicher Pflanzenkost nährten und an ein Klima gebunden  
waren, wie wir es heutzutage vielleicht noch im indomalaiischen Ar-  
chipel antreffen. Mit dem Wechsel des Klimas im unteren Pliozän  
Europas sterben auch sie, ohne Nachkommen zu hinterlassen, aus.

Die Formen der Gattung *Teleoceras* unterscheiden sich bloß durch das etwas mehr hypsodonte Gebiß und stärkere Schmelzfaltenbildung, Anpassungen, die wohl auf eine andere Ernährungsart hindeuten.

## E. Die Unterfamilie der *Ceratorhinae*.

### 1. Die Gruppe *Cer. tagicus*, *simorreensis*.

Diejenige Gruppe unter den Rhinocerotiden, die seit dem Pliozän die Hauptrolle spielte, ist die Gruppe der *Ceratorhinae*. Der älteste Vertreter dieser Unterfamilie ist nach Roman *Ceratorhinus tagicus* Roman (21). Ihm nahe steht *Cer. simorreensis* Lartet. Beide sind ausgezeichnet durch schlanke Extremitäten, an denen besonders die Metapodien verlängert sind; außerdem ist eine auffallende Komplizierung der Schmelzfalten zu beobachten. Diese äußert sich in der Ausbildung eines starken Antecrochet und eines besonders kräftigen Crochet, wie sie bei den anderen gleichzeitigen Formen niemals auftreten und erst wieder bei dem unterpliozänen *Cer. schleiermachersi* beobachtet werden. Es dürfte sich bei diesen beiden Arten wohl um agile Bewohner des trockeneren Hochlandes handeln, die sich von härterer Pflanzenkost nährten. Ihr erstes Auftreten fällt ins obere Oligozän von Südwesteuropa, von wo aus sie dann nach Mitteleuropa einwandern. An welche Formen sie phylogenetisch anzuschließen sind, ist ebensowenig sicher als die Ableitung der jüngeren Vertreter der Gattung *Ceratorhinus* direkt von ihnen.

### 2. Die bisher zu den *Ceratorhinae* gestellten, phylogenetisch jüngeren Arten.

Bei den jüngeren Formen dieser Gruppe lassen sich wieder gewisse, stufenweise sich steigernde Spezialisierungen nachweisen, welche sie den anderen Gruppen gegenüber auszeichnen. Allerdings muß ich hierzu erst auseinandersetzen, wie ich diese Gruppe abgrenze und welche Formen ich in ihr vereinige, da gerade in diesem Punkte die Ansichten der verschiedenen Autoren stark variieren. Toulou hat am Schlusse seiner Arbeit über *Rhinoceros hundsheimensis* (22) eine vergleichende Darstellung der Systematik der hierher gehörigen Formen bei verschiedenen Autoren gegeben, welche ich hier unter Berücksichtigung der neuen Bearbeitung der „Grundzüge“ von Zittel (1911) durch M. Schlosser wiedergebe.

Die Osbornsche Einteilung erscheint hierbei als den natürlichen Verhältnissen am meisten entsprechend, mit der einen Einschränkung,

daß die Gattung *Coelodonta* mit den drei „guten“ Arten *antiquitatis*, *mercki* und *etruscus* unbedingt aufrecht erhalten werden muß und nicht mit *Atelodus* vereinigt werden kann, wie ich unten noch begründen werde.

Autoren:	<i>Ceratorhinus</i> Gray	<i>Atelodus</i> Pomel	<i>Coelodonta</i> Bronn
Zittel 1891—1893	<i>sumatrensis</i>	<i>megarhinus</i> Christ. ( <i>leptorhinus</i> Cuv.) <i>pachygnathus</i> <i>simus</i> <i>bicornis</i>	<i>etruscus</i> <i>mercki</i> <i>antiquitatis</i>
Trouessart 1898	<i>pachygnathus</i> <i>simus</i> <i>bicornis</i> <i>sumatrensis</i> <i>schleiermacheri</i>	<i>megarhinus</i> Christ. ( <i>leptorhinus</i> Cuv.) <i>etruscus</i> <i>mercki</i> <i>antiquitatis</i>	—
Osborn 1900	<i>leptorhinus</i> <i>etruscus</i> <i>schleiermacheri</i> <i>sumatrensis</i>	<i>pachygnathus</i> <i>mercki</i> <i>antiquitatis</i> <i>simus</i> <i>bicornis</i>	—
Schlosser 1911	<i>schleiermacheri</i> <i>hundsheimensis</i> <i>sumatrensis</i>	<i>bicornis</i> <i>pachygnathus</i> <i>leptorhinus</i> Cuv. ( <i>megarhinus</i> Christ.)	<i>etruscus</i> <i>mercki</i> <i>antiquitatis</i>

### 3. Unterschiede der *Ceratorhinae* von den *Atelodinae*.

#### a) Bau der Nasalia und Prämaxillaria.

Von den drei in obiger Tabelle genannten Gattungen steht *Atelodus* am meisten abseits, als eine Gruppe, die von ihrem ersten Erscheinen im unteren Pliozän an schon fertig ausgebildet ist und innerhalb deren es seither außer phylogenetisch unbedeutenderen sekundären Anpassungen zu keinen Veränderungen mehr gekommen ist. Daß sie mit *Ceratorhinus* nichts zu tun hat, ist klar, da man sonst *sumatrensis* mit *simus* in nähere Verwandtschaft bringen müßte, was nach den Arbeiten Osborns gar nicht mehr diskutabel ist. Dafür vereinigte aber Osborn *Rhinoceros mercki* und *antiquitatis*, also die Vertreter der Bronnschen Untergattung *Coelodonta* mit *Atelodus* unter der Begründung, daß bei diesen Formen das vordere Horn an

der Spitze der Nasalia stünde und nicht mitten auf den Nasalia wie bei *Ceratorhinus*. Ich halte diese Einteilung für ganz unbegründet; gerade im Baue der Nasalia bestehen zwischen *Coelodonta* und *Atelodus* weitgehende Unterschiede. Dieselben sind bei *Atelodus* von Anfang an gleichsam von vorn nach hinten gestaut, d. h. sie reichen nicht sehr weit über den hintersten Punkt der Naseninzisur hinaus, sind also relativ von vorne her verkürzt, dabei aber nicht etwa reduziert, denn diese geringere Längenausdehnung wird aufgewogen durch ihre massive Auswölbung, durch die es ihnen ermöglicht wird, ein sehr schweres Horn zu tragen, ohne einer knöchernen Scheidewand als Stütze zu bedürfen. Bei *Coelodonta etruscus*, *mercki* und *antiquitatis* dagegen haben sie ihre normale, von ihren Vorfahren ererbte Länge bewahrt. Auf das Vorhandensein eines ebenso schweren Nasenhornes wie bei *Atelodus*, wie es ja durch Funde festgestellt wurde, läßt sich weniger aus der Aufwölbung der Nasalia als aus der auffallend starken Ausbildung von Rugositäten schließen. Die Naseninzisur springt viel weiter zurück als bei *Atelodus*, wie bereits oben auseinandergesetzt wurde, so daß eben die Nasalia zum Tragen des Hornes einer knöchernen Stütze bedurften. (Siehe Figur 18, 19.) Der Abstand zwischen der Spitze der Nasalia und dem rückwärtigsten Punkt der Naseninzisur ist bei *Coelodonta* eineinhalb bis zweimal so groß wie bei *Atelodus*; und zwar resultiert dieser Unterschied nur zum kleineren Teil aus der Rückverlagerung der Inzisur, zum größeren Teile daraus, daß bei *Coelodonta* die Nasalia eben vorne nicht verkürzt oder zurückgestaut sind. Hiemit steht auch im Zusammenhang, daß die Zwischenkiefer und damit auch wieder die Unterkiefersymphyse niemals so stark reduziert werden konnten, als dies bereits beim unterpliozänen *Atelodus pachygnathus* der Fall war, da sie ja als Unterlage für die knöcherne Nasenscheidewand fungierten. Wären bei *Atelodus* die Zwischenkiefer in gleicher Stärke erhalten wie z. B. noch bei *Coelodonta antiquitatis*, so würden sie weit vor die Nasalia vorragen.

#### b) Reduktion der Inzisiven.

Es lassen sich wohl auch eine Reihe auffallend übereinstimmender Merkmale in beiden Gruppen konstatieren; ich möchte diese jedoch als unabhängig voneinander entstandene Parallelanpassungen ansprechen, wie solche ja besonders im Stamme der *Rhinocerotidae* so ungemein verbreitet sind. Hieher gehört in erster Linie die Reduktion der Inzisiven. Diese gibt ja bereits Osborn für die jüngeren Vertreter seines Phylums *Cerathorinae* zu, zu denen er ja außer *Rhinoceros*

*leptorhinus* Cuvier (= *megarhinus* Christol) auch noch *Rhinoceros etruscus* stellt. Diese Reduktion ist auch bei allen Formen des Genus *Atelodus* von Anfang an viel stärker ausgesprochen als bei *Ceratorhinus-Coelodonta* und könnte also höchstens auf eine Abstammung von gleichen Ahnen her zu deuten sein. Als Beweis einer näheren Zusammengehörigkeit der Gattungen *Coelodonta* und *Atelodus* kann dieses Merkmal nicht angesehen werden.

### c) Umformung des Unterkiefers.

Eine Folge dieser erwähnten Reduktion der Inzisiven ist aber weiterhin die Rückbildung des Angulus des Unterkiefers mit daraus reduzierender Veränderung der Profillinie des Unterrandes desselben. Während der Unterkiefer bei allen älteren wie auch rezenten inzisiventragenden *Rhinocerotidae* stark ausgeprägt ist — bei *Hyrachyus* z. B. springt er sogar weit nach hinten über die Lotrechte des Gelenkkopfes vor —, so daß die Hinterränder des Unterkiefers mit dessen unteren Rändern annähernd einen rechten Winkel bilden (siehe Figur 27—31) und der Unterkiefer also mechanisch ausgedrückt die Form eines Winkelhebels darstellt, sehen wir bei *Atelodus* diesen Angulus ganz rückgebildet. Unter- und Hinterrand des Unterkiefers bilden eine mehr oder weniger gleichmäßige Kurve. (Siehe Figur 32 und 35.) Am typischsten findet sich diese Erscheinung ausgeprägt — und auch am konstantesten — bei *At. pachygnathus*, etwas weniger auffällig und variabler bei *bicornis*. Immerhin ist aber auf Grund dieses Verhaltens ein *Atelodus*-Unterkiefer auf den ersten Blick von den einer inzisiventragenden Form zu unterscheiden. Das gleiche Verhalten ist nun auch für alle Vertreter der Gattung *Coelodonta* charakteristisch, wenn auch hier die Verhältnisse etwas variabler sind, indem einzelne Individuen den Angulus, allerdings recht schwach angedeutet, aufweisen. Es hängt dies wohl mit der noch etwas geringeren Reduktion der vorderen Kieferabschnitte zusammen. Bei *Ceratorhinus megarhinus* ist der Angulus noch ziemlich gut ausgebildet; die Reduktion des Inzisivenabschnittes setzt eben erst ein. (Siehe Figur 30.) Bei *Rhinoceros hundsheimensis* ist derselbe, wie aus der Abbildung bei Toulou (22) zu ersehen, bereits stark reduziert, wodurch die Richtigkeit der Zuteilung dieser Form als Unterrasse zu *Coelodonta etruscus* nur noch bestätigt wird. Dasselbe gilt dann, wie gesagt, für die Unterkiefer von *Coelodonta etruscus mercki* und *antiquitatis*. (Siehe Figur 34.) Es hängt das ganz offenbar mit den geänderten Muskelverhältnissen infolge Reduktion des Vordergebisses

zusammen und erinnert einigermaßen an die bekannten senilen Deformationen im Unterkiefer des Menschen, obwohl es sich bei diesen in erster Linie um Rückbildung des ganzen Alveolarteiles handelt. Ich möchte es am ehesten für ein Verharren auf jugendlichem Stadium infolge schwächerer Inanspruchnahme gewisser Muskelportionen, speziell des Masseter, ansprechen. An Schädeln ganz junger Individuen ist der Angulus des Unterkiefers nämlich noch viel weniger ausgebildet. (Siehe Figur 33.) Dies ist ein Verhalten, welches ja in der Literatur öfters erwähnt wird; so sagt Engel (28): „Bei einer flüchtigen Beobachtung mußte es auffallen, daß der Winkel des Unterkiefers in dem Maße mehr einem rechten sich nähert, als das Gebiß ausgebildeter, vollständiger und kräftiger ist, daß hingegen bei Neugeborenen, bei allen zahnlosen Personen, bei schwacher und unvollständiger Zahnbildung der Unterkieferwinkel sich von einem rechten entfernt und zuweilen zu der bedeutenden Größe von 135—145° steigt.“

Am weitesten vorgeschritten finden wir die gleiche Anpassung bei *Elasmotherium*; hier bildet der rückwärtige und untere Rand des Unterkiefers fast eine halbkreisförmige Kurve. Nachdem, wie ich am Schlusse meiner Arbeit noch begründen möchte, *Elasmotherium* weder mit *Atelodus*, noch mit *Coelodonta* in direkter genetischer Verbindung steht, so sehen wir also genau die gleiche Anpassung innerhalb des Stammes der *Rhinocerotidae* dreimal unabhängig voneinander infolge der Reduktion des Inzisivenabschnittes entstehen: einmal bei der Gruppe der *Atelodinae*, das zweite Mal bei der *Ceratorhinae* und das dritte Mal bei *Elasmotherium*.

#### d) Bau und Form der Backenzähne.

Auch die Ähnlichkeiten im Zahnbau zwischen *Coelodonta antiquitatis* und *Ceratotherium simum* — ausgesprochene Hypsodontie und starke Schmelzfaltenbildung, welche regelmäßig zur Abschnürung mehrerer Schmelzinseln führt — sind Anpassungen ganz sekundärer Natur, die sich in beiden Stämmen unabhängig voneinander infolge ähnlicher Lebensweise — beide sind Steppenbewohner und ausgesprochene Grasfresser — ausgebildet haben.

#### e) Occipitalregion.

Dasselbe gilt von der Rückwärtsverlängerung der Occipitalregion, welche sowohl bei *Coelodonta mercki* und *antiquitatis*, als auch bei *Ceratotherium simum* auftritt und auf welche ich später noch zurückkommen werde.