

Ich komme daher zu dem Schlußse, daß die Gruppe der *Atelodinae* in keinem direkten Zusammenhange mit *Coelodonta* steht und von dieser Gattung scharf abgetrennt werden muß.

4. Die engen Beziehungen zwischen *Coelodonta* und *Ceratorhinus*.

Die Ableitung des Genus *Coelodonta* von *Ceratorhinus* hingegen halte ich für unbedingt erwiesen. Die zwischen beiden Gruppen bestehenden Unterschiede sind, wenn auch bisher durch keine Übergangsformen überbrückt, doch alle mehr oder weniger gradueller Natur und keiner ist so durchgreifend, daß eine Ableitung der einen Gattung von der anderen nicht denkbar wäre. *Ceratorhinus schleiermacheri*, *megarhinus*, *Coelodonta etruscus*, *mercki*, *antiquitatis* bilden, wenn auch keine erwiesene Ahnenreihe, so doch eine regelmäßige Reihe von Entwicklungsstufen, die durch eine große Zahl wichtiger Merkmale miteinander verbunden sind. Daß das Vorhandensein eines knöchernen Nasenseptums kein tiefgreifendes systematisches Kennzeichen ist, infolge seiner variablen Entwicklung, ist von allen Autoren übereinstimmend betont worden und wird ja auch bestätigt durch die Beobachtung Toulas, daß ein solches im orimentären Zustande auch bei dem rezenten *Ceratorhinus sumatrensis* auftritt. Auch die Reduktion der Inzisiven kann nicht als Unterscheidungsmerkmal herangezogen werden, denn sie beginnt bereits bei *megarhinus* Christol, einer unzweifelhaft der Gattung *Ceratorhinus* angehörigen Form, ist also nicht für *Coelodonta* eigentümlich. Auch die Verlängerung der Occipitalregion des Schädels nach rückwärts, welche bei *Coelodonta mercki* und *antiquitatis* allen *Ceratorhinus*-Arten gegenüber wohl sehr ausgesprochen ist, ist bloß als Folgeerscheinung einer veränderten Kopfhaltung aufzufassen, wie ich später noch ausführen werde, und bedingt keine tiefer gehende systematische Scheidung. In allen übrigen Merkmalen besteht solche Übereinstimmung, daß die Annahme wohl begründet ist, *Coelodonta* von *Ceratorhinus* abzuleiten. Immerhin ist kein Grund vorhanden, den Gattungsnamen *Coelodonta* aufzulassen, und ist es wohl am besten, die genannten beiden Gattungen in dem vierten Phylum Osborns „*Ceratorhinae*“ unterzubringen.

5. Charakterisierung der Unterfamilie.

Die hervorstechendsten Spezialisationen, die innerhalb der *Ceratorhinae* eintreten, sind also folgende: Ausbildung zweier starker hintereinander gelegener Hörner, eines auf den Nasalia, das andere auf

den Frontalia; Bildung eines knöchernen Nasenseptums zur Stütze der weitvorrägenden Nasalia, bei zunehmender Horngröße; Reduktion des Inzisivenabschnittes mit daraus folgender Umbildung der Profillinie des Unterkiefers. *Ceratorhinus sumatrensis* stellt natürlich eine ganz altertümliche Stufe innerhalb dieser Gruppe dar, wodurch übrigens erwiesen ist, daß auch die miozänen Rhinocerontiden keinen wesentlich anderen äußeren Habitus zeigten als die heute lebenden Formen.

6. Diagnosen.

Unterfamilie: *Ceratorhinae*.

Schädel dolichocephal mit einem Nasal- und einem Frontalhorn. Nasalia lang, eher flach, leicht gewölbt, am Ende mehr weniger zugespitzt, bei den jüngeren Formen von einer knöchernen Nasenscheidewand gestützt. Inzisiven vorhanden, bei jüngeren Formen reduziert. Prämaxillaria stets gut ausgebildet. Extremitäten eher schlank.

Erste Gattung: *Ceratorhinus* Gray:

Nasalia lang, an der Spitze meist niedergebogen; ohne knöchernes Nasenseptum, Prämolare molarisiert, meist mit Crochet, Crista und Antecrochet. Ein oberer und ein unterer mäßig großer Inzisiv, daneben meist noch ein zweiter oberer vorhanden. Bei jüngeren Formen Inzisiven in Reduktion. Angulus des Unterkiefers gut ausgebildet.

- Arten: a) *tagicus* Roman, Oberoligozän, Untermiozän.
 b) *simorrensis* Lartet, Obermiozän.
 c) *sansiensis* Lartet, Obermiozän.
 d) *schleiermacheri* Kaup, Unterpliozän.
 e) *megarhinus* Christol, Mittelpliozän.
 f) *platyrhinus* Lydekker, Pliozän.
 g) *sumatrensis* Cuvier, rezent.

Zweite Gattung: *Coelodonta* Bronn.

Schädel dolichocephal, Nasalia lang, durch eine knöcherne Scheidewand gestützt. Occiput oft nach rückwärts verlängert. Inzisiven reduziert, Angulus des Unterkiefers rückgebildet.

- Arten: a) *etruscus* Falconer, Oberpliozän, unterstes Plistozän.
 b) *mercki* Jäger, Plistozän.
 c) *antiquitatis* Blumenbach, Plistozän.

F. Die Unterfamilie der *Atelodinae*.

1. Abgrenzung der hieher gehörigen Formen.

Die *Atelodinae* bilden sowie auch die *Rhinocerotinae* eine, wie bereits erwähnt, abseitsstehende und an keine andere Gruppe der *Rhinocerotidae* anzuschließende Gruppe, die von ihrem ersten Auftreten im Unterpliozän an fertig dasteht und innerhalb deren seither keine besonderen Umformungen mehr stattgefunden haben. Sie umfaßt zwei Gattungen:

1. *Atelodus* mit drei Arten: *pachygnathus* Wagner, *neumayri* Osborn und *bicornis* Lin.
2. *Ceratotherium* mit der einzigen Art: *simum* Busch.

2. Unterschiede zwischen *Atelodus* und *Ceratotherium*.

Diese beiden Gattungen sind jedoch nicht durch tiefgreifende Unterschiede voneinander gesondert, vielmehr lassen sich diese alle auf die verschiedene Lebensweise der beiderseitigen Formen zurückführen. Von Wichtigkeit ist hiebei die ausgesprochene Rückwärtsverlagerung des Occipitalkammes in Bezug auf die Condylen bei *Ceratotherium*, da eine solche in genau gleicher Weise auch bei den Formen der Gattung *Coelodonta* auftritt. Zieht man nämlich eine Linie von dem Hinterrande der Condylen zum Hinterhauptskamm, so schließt dieselbe mit der Horizontalachse des Schädelns — wenn man unter letzterem die Linie versteht, welche die Spitze der Prämaxillaria mit dem Unterrande des Foramen magnum verbindet — bei dem von mir untersuchten Schädel von *Ceratotherium simum* des Wiener Staatsmuseums einen Winkel von 130° ein. Bei drei von mir untersuchten Schädeln von *Atelodus bicornis* einen solchen von 80° . (Siehe Figur 25 und 26.) *Atelodus pachygnathus* und *A. neumayri* schließen sich hierin ganz an *Adelodus bicornis* an. Diese Rückwärtsverlagerung des Occipitalkammes nun resultiert aber ganz einfach aus der gesenkten Kopfhaltung bei *Ceratotherium simum*, welches Verhalten diese Art vor allen anderen lebenden Rhinoceronten auszeichnet. Das Nasenhorn steht hiebei weit über den Schädel hinaus nach vorne vor und schleift sogar, wie Brehm bemerkte, beim Äsen regelmäßig auf dem Boden, so daß seine Spitze immer etwas abgerieben ist. Sehr gut ist diese Kopfhaltung an den schönen Lebendphotographien bei Roosevelt (Afrikan. game trail) zu ersehen. (Siehe auch Figur 22.) Dieselbe bedingt aber andere Muskelverhältnisse,

wie aus dem beifolgenden Schema ersichtlich ist, in welchem die Masse für *Ceratotherium simum* in der normalen Kopfhaltung eingetragen sind.

Das statische Moment der Kraft p , welche durch die Nackenmuskulatur ausgeübt wird, im Falle von *Ceratotherium simum*: $M = P \cdot r$; das statische Moment der gleichen Kraft p im Falle von *Atelodus bicornis* $M' = P \cdot r'$; $r > r'$; M daher größer als M' . Ferner ist der $\nexists \varphi = \emptyset$, so befindet sich das System in einer Totlage, d. h. keine noch so große Kraft vermag eine Bewegung hervorzubringen. Je mehr sich der $\nexists \varphi$ dem Werte von 90° , der sein Optimum darstellt, nähert, desto günstiger liegen die Verhältnisse. $\nexists \varphi$ ist größer als $\nexists \varphi'$, φ nähert sich also mehr dem Optimum als φ' . (Siehe Fig. 36.)

Die Verlagerung des Occipitalkammes nach rückwärts und oben erfolgt also ganz mechanisch aus dem Grunde, um den in Betracht kommenden Muskeln einen günstigeren Ansatzpunkt zu verschaffen, bei welchem sie unter gleicher Kraftaufwendung eine bedeutend größere Wirkung hervorrufen können. Eine weitere Folge dieser gesenkten Kopfhaltung ist auch die Rotation der Condylen im Zusammenhang mit der Verschiebung des Foramen magnum auf die Unterseite des Schädels. Die Längsachse der Condylen verlief bei den von mir untersuchten Schädeln stets parallel zu der Linie Condylen-Occipitalkamm, schloß mithin mit der Horizontalachse bei *bicornis* wiederum einen Winkel von 80° , bei *simum* einen solchen von 130° ein. Denkt man sich bei *simum* durch das wie eine kurze zylindrische Röhre geformte Foramen magnum eine Achse gelegt, so trifft dieselbe den Oberrand des Schädels an der Stelle seiner tiefsten Einsenkung zwischen Frontalia und Parietalia, schließt also mit der oben erwähnten Horizontalachse einen Winkel von 40° ein; bei *bicornis* ist die Fixierung einer solchen Achse schwieriger, da von der oben erwähnten Röhre bloß die untere Fläche vorhanden ist. Denkt man sich aber parallel dieser unteren Fläche eine Achse gezogen, so bildet dieselbe eine Tangente in bezug auf den Oberrand der Nasalia; der Winkel mit der Horizontalachse beträgt hiebei 20° . (Siehe Figur 25 und 26.) Einen zahlenmäßigen Ausdruck gewinnt man von diesen Verhältnissen auch bei Messung der Abstände von der Spitze der Prämaxillaria einmal zum Unterrand, das andere Mal zum Oberrand des Foramen magnum, wie aus nachfolgender Tabelle ersichtlich, in der unter Gesamtlänge des Schädels das Maß von der Spitze der Prämaxillaria zum Unterrand des Foramen magnum betrachtet wird. Wie ersichtlich, stehen sich also in dieser Beziehung die vier *bicornis*-Schädel sehr

nahe; bei ihnen treffen wir das primitive Verhalten, wie es bei allen Formen mit wagrechter Kopfhaltung, so auch bei *Ceratorhinus sumatrensis*, sich wiederfindet, während *simum* in dieser Beziehung ganz

Arten	Abstand vom pm. zum Unterrand des For. m.	Abstand vom pm. zum Oberrand des For. m.	Der Unterschied beträgt also	In % der Gesamtlänge umgerechnet
<i>simum</i>	681 mm	720 mm	39 mm	5.72 %
<i>bicornis</i> , I. Schädel, • Museum	508 mm	514 mm	6 mm	1.18 %
<i>bicornis</i> , II. Schädel, Museum	493 mm	502 mm	9 mm	1.82 %
<i>bicornis</i> , III. Schädel, Museum	488 mm	500 mm	12 mm	2.46 %
<i>bicornis</i> , IV. Schädel, Universität	462 mm	470 mm	8 mm	1.73 %
<i>sumatrensis</i>	516 mm	521 mm	5 mm	0.97 %

abseits steht, d. h. obwohl der Schädel bei *simum* viel stärker gegen die Wirbelsäule abgeknickt ist, behalten die Condylen in bezug auf die Wirbelsäule so ziemlich die gleiche Lage bei. Ob dieses Verhalten ein Konstantes ist, wage ich mangels dazu nötigen Vergleichsmateriales nicht zu entscheiden, an den von mir untersuchten Schädeln jedoch war dieser Unterschied so kraß, daß er unbedingt hervorgehoben zu werden verdient.

3. Gleichsinnige Anpassungen bei *Coelodonta mercki* und *antiquitatis*.

Bei *Coelodonta antiquitatis* war an den von mir untersuchten Schädeln die Lage der Condylen eine normale wie bei den *Atelodus*-Arten; trotzdem müssen wir für diese Form infolge des charakteristisch nach rückwärts ausgezogenen Schädels ebenfalls eine gesenkten Kopfhaltung annehmen. Diese Annahme wird ja auch bestätigt durch die Darstellungen der diluvialen Menschen, auf welchen dieses charakteristische Profil mit der scharfen Abknickung des Schädels dem Rumpfe gegenüber stets deutlich zur Darstellung gebracht wurde. (Siehe Figur 23.) Alle Rekonstruktionen, die dem nicht Rechnung tragen, sind von vornherein als verfehlt zu betrachten. Auch die breite, quere, nicht prehensile Oberlippe hatte ja *antiquitatis* mit *simum* gemein. All das hier Erwähnte gilt natürlich auch für die langschädelige Form von *Coelodonta mercki*. Es dürften sich diese Anpassungen

wohl in beiden Fällen, sowohl bei *Ceratotherium* wie auch bei *Coelodonta*, infolge eines Wechsels in der Lebensweise, nämlich Aufnahme der Nahrung vom Boden entwickelt haben, um so mehr, als ja genau parallel mit der Verlängerung des Schädels auch die Ausbildung eines hypsodonten Gebisses erfolgte.

4. Ursachen der Divergenz zwischen *Ceratotherium* und *Atelodus*.

Die verschiedene Lebensweise also, auf die Verhältnisse bei *Ceratotherium* *Atelodus* gegenüber zurückkommend, bedingte bei *Ceratotherium* die gesenkten Kopfhaltung, welche ihrerseits Veränderungen in der Hinterhauptsregion (Lage des Occipitalkammes und der Condylen) herbeiführte; weiters auch die Ausbildung einer breiten, stumpfqueren, nicht mehr prehensilen Oberlippe. Auch die Hypsodontie und Komplikation der Schmelzfaltenbildung (regelmäßige Bildung von Schmelzinseln) bei *simum* (wie auch bei *antiquitatis*) ist eine direkte Folge der harten Grasnahrung. Die Unterschiede zwischen *Ceratotherium* und *Atelodus* ergeben sich mithin alle als Folgeerscheinungen des Aufenthaltes in getrennten Vegetationsgebieten, sind aber immerhin so weitgehend, daß sie eine Aufstellung zweier Gattungen rechtfertigen, soferne dieselben in einer Unterfamilie vereinigt werden, so daß ihre nähere Zusammengehörigkeit hiedurch auf den ersten Blick ersichtlich ist.

5. Diagnosen.

Unterfamilie: *Atelodinae*.

Schädel dolichocephal; Hinterhaupt mehr weniger nach rückwärts geneigt, zwei Hörner, eines auf den Nasalia, das zweite auf den Frontalia. Ersteres bis zur Spitze der Nasalia reichend. Diese kurz, breit und massiv; Nasalinzisur nicht weiter als bis zum p 3 zurückreichend. Inzisiven rudimentär oder fehlend. Prämaxillaria stark rudimentär, Unterkiefer mit rückgebildetem Angulus.

Erste Gattung: *Atelodus* Pomel.

Occiput mäßig nach rückwärts geneigt, Zähne brachydont, Oberlippe spitz zulaufend, prehensil. Laubfresser.

- Arten: a) *pachygnathus* Wagner, Unterpliozän.
b) *neumayri* Osborn, Unterpliozän.
c) *bicornis* Lin., rezent.

Zweite Gattung: *Ceratotherium* Gray.

Occiput stark nach rückwärts ausgezogen, Zähne hypsodont mit starker Zementlage. Crochet und Crista regelmäßig verbunden. Oberlippe quer, breit abgestumpft.

Arten: a) *simum* Busch, rezent.

G. Die Unterfamilie der *Elasmotheriinae*.

1. Bau der Nasalia und Prämaxillaria.

Schließlich möchte ich einige Bemerkungen über *Elasmotherium* hinzufügen, welche Gattung ja von allen Autoren als eine zu den *Rhinocerotidae* gehörige Form betrachtet wird. Von welcher Gruppe der letzteren es abzuleiten wäre, ist allerdings mangels irgendwelcher Übergangsglieder nicht entschieden, und zwar herrschen da zwei Ansichten vor. Osborn (23) leitet es von den Aceratherien ab, worin ihn das Vorhandensein eines orientären Hornes auf den Frontalia bei einem Schädel von *Aceratherium incisivum* bestärkte. Brandt (24) und mit ihm alle anderen Autoren stellen *Elasmotherium* in die Nähe von *Coelodonta antiquitatis*. Ich schließe mich hierin ganz der Ansicht Osborns an, und zwar sind für mich in erster Linie die Verhältnisse im vorderen Schädelabschnitte bestimmend. Die Nasalia sind an ihrer Oberfläche ganz glatt, verlaufen ganz gerade nach vorne, ohne irgendeine Aufwölbung, aber auch ohne eine Abwärtskrümmung ihrer Spitze. Sie sind auch viel kürzer als die Zwischenkiefer, wie dies besonders deutlich an dem von Gaudry (25) beschriebenen Schädel zu ersehen ist, von dem je ein Abguß im Wiener Naturhistorischen Staatsmuseum und im Paläontologischen Institute der Wiener Universität aufgestellt ist und an dem die Zwischenkiefer vollständig erhalten sind. Letztere sind nämlich auffallend stark ausgebildet und ragen ziemlich weit über die Nasalia hinaus, was um so mehr zu verwundern ist, als sie ja keine größeren in Funktion stehenden Inzisiven mehr getragen haben, wie dies mit Sicherheit schon aus dem Fehlen solcher im Unterkiefer und dessen kurzer Symphyse hervorgeht. Es ist dies eine Folge davon, daß die Zwischenkiefer eine andere Funktion übernommen haben, nämlich die der Stütze der Nasalia und der knöchernen Nasenscheidewand ähnlich, aber in noch stärkerem Maße als bei *Coelodonta*. Sie sind in auffallender Weise von der Ebene der Kaufläche emporgekrümmt und vereinigen sich oben mit der Spitze der Nasalia, bilden also zusammen

mit der knöchernen Scheidewand ein Widerlager gegen den von dem Frontalhorn her ausgeübten Druck. (Siehe Figur 24.) Betrachtet man also *Elasmotherium* als einen Abkömmling von *Coelodonta*, so müßte man annehmen, die Nasalia hätten sich sekundär verkürzt und verschmälert, die Zwischenkiefer aber sekundär verstärkt, was direkt im Widerspruche stehen würde mit Dollos Gesetz von der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung. Vielmehr deuten diese Umstände auf eine Abstammung von Formen ohne Nasenhorn mit reduzierten Nasalia und wohlentwickelten Zwischenkiefern. Ob man da allerdings mehr an die europäischen Aceratherien denken sollte als an deren asiatische Vetter (Gruppe des *Aceratherium persiae*), ist heute noch ganz unentschieden.

2. Form des Unterkiefers.

Daß die Reduktion der Unterkiefersymphyse mit damit zusammenhängender Umbildung der Profillinie des Unterkiefers, welche ja *Elasmotherium* mit *Coelodonta antiquitatis* gemein hat, bloß als Parallelentwicklung aufgefaßt werden kann, habe ich schon oben hervorgehoben.

3. Occipitalregion.

Auch in der Hinterhauptsregion bestehen in Hinsicht auf die Rückverlagerung des Occipitalkammes über die Condylen hinaus, gegenüber *Coelodonta antiquitatis* und der langschädeligen Varietät von *Coelodonta mercki* primitivere Verhältnisse. Trotz der infolge der besonders starken Nackenmuskulatur ausgeprägten Modellierung der Hinterhauptsregion ragt der Occipitalkamm kaum über die Condylen nach rückwärts hinaus. Es ist dies eine Folge der rückwärtigen Lage des Hornes und Fehlens eines Nasenhornes und beweist auch, daß der Schädel horizontal getragen wurde und nicht gesenkt wie bei *Coelodonta antiquitatis*. Jedenfalls war also *Elasmotherium* ein Laubfresser, wie dies auch aus der feinen sekundären Schmelzkräuselung der Zähne ersichtlich ist, welche, wie Antonius (27) betont, auch innerhalb des Equidenstammes sich als Anpassung an Laubnahrung entwickelte. Ob es sich da um eine besondere Gruppe von Pflanzen handelt, worauf man ja aus dem immerhin vereinzelten Auftreten dieser Spezialisierung schließen möchte, ist nicht zu ermitteln.

4. Frontalregion.

Was die Stirnbeule anbelangt, so sagt hierüber Gaudry (25): „*Cette énorme protubérance, rugueuse ridée, provient simplement du*

grand développement des sinus des os frontaux. Les pariétaux n'y ont aucune part et se trouvent de la sorte repoussés en arrière et très réduits.“ Und in einer dazugehörigen Anmerkung sagt er: „Henry Milne Edwards, qui n'a eu à sa disposition que l'arrière-crâne de Gall, s'est basé sur la compacité et l'épaisseur des os pour établir une différence avec la tête des rhinoceros où tous les os crâniens sont creusés de grandes cellules. Si cet illustre zoologiste avait pu étudier la bosse frontale, il eût été probablement le premier à ne voir dans cette disposition que l'effet d'une sorte de balancement organique, qui rendait la tête moins lourde en amenant le centre de gravité plus près des condyles.“ Auch diese Rückverlagerung des Schwerpunktes spricht eher für eine Abstammung von hornlosen Formen, die für eine stärkere Vorderbelastung des Schädels nicht eingerichtet waren. Allerdings ließe sich auf Grund dieses Merkmals auch ein Einwand gegen die Ableitung von *Aceratherium* darin finden, daß man die Reduktion der Nasalia sowie die der Parietalia als eine Folge der Hypertrophie der Frontalia ansähe. Ich halte einen solchen Schluß für zu hypothetisch und gewagt und außerdem auch den Bau der Nasalia für zu ähnlich mit dem der Aceratherien, um ihn auf solche Weise entstanden zu denken.

5. Schlußfolgerung.

Die übrigen für *Elasmotherium* charakteristischen Merkmale — Bau der Zähne, des Jochbogens etc. — sind den Aceratherien sowohl wie *Coelodonta* gegenüber durch keine Zwischenformen überbrückt und lassen sich also weder zur Bekräftigung der einen, noch der anderen Ansicht heranziehen. Aus all dem hier Gesagten neige ich mich zu der Anschauung, daß *Elasmotherium* von hornlosen Formen, also von Aceratherien abstammt und daß die mit *Coelodonta* bestehenden Ähnlichkeiten auf Konvergenzanpassungen zurückzuführen sind. Bis jedoch keine verbindenden Übergangsglieder gefunden werden, halte ich es für das Zweckmäßigste, für diese Gattung eine eigene Unterfamilie, die der *Elasmotheriinae* aufzustellen.

6. Diagnosen.

Unterfamilie: *Elasmotheriinae*.

Schädel dolichocephal; ein Horn auf den Frontalia; Nasalia schmal nach vorne sich verjüngend, oben ganz glatt. Frontalia mit

großer halbkugeliger Protuberanz; Prämaxillaria gut ausgebildet; Unterkiefer mit ganz rückgebildetem Angulus. Inzisiven fehlend. Backenzähne prismatisch, wurzellos; Schmelz stark gekräuselt. Vorder- und Hinterfuß dreizehig.

Einige Gattung: *Elasmotherium*.

Mit den Merkmalen der Unterfamilie.

Arten: *sibiricum* Fischer, Plistozän.

H. Diagnosen der Unterfamilien.

1. 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 regelmäßig verschmelzenden Querjochen. Molarisierung noch nicht eingetreten oder vom 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.

2. 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 gut ausgebildet; vierte Zehe im Vorderfuß lang persistierend.

3. 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 ausgesprochenem Crochet; Nasalinzisur niemals weiter zurückreichend als bis über den p 2, Angulus des Unterkiefers stets gut entwickelt.

4. Diceratheriinae.

Schädel dolichocephal mit einem Paar Hörnern auf den Nasalia; Inzisiven wohl entwickelt. Extremitäten schlank.

5. *Brachypodinae*.

Schädel brachycephal, kurz und breit. Horn, wenn vorhanden, an der Spitze der Nasalia. Zähne brachydont subhypodont. Angulus des Unterkiefers gut ausgebildet, Extremitäten kurz und plump; Körper niedrig über den Boden getragen.

6. *Ceratorhinae*.

Schädel dolichocephal, mit einem Nasal- und einem Frontalhorn. Nasalia lang, nur leicht gewölbt, am Ende mehr weniger zugespitzt und niedergebogen, bei den jüngeren Formen von einer knöchernen Nasescheidewand gestützt. Inzisiven bei jüngeren Formen reduziert. Praemaxillaria stets gut ausgebildet. Extremitäten schlank.

7. *Atelodinae*.

Schädel dolichocephal; Hinterhaupt mehr weniger nach rückwärts geneigt, zwei Hörner, eines auf den Nasalia, das zweite auf den Frontalia; erstere bis zur Spitze der Nasalia reichend; diese kurz, breit und massiv. Nasalinzisur nicht weiter als bis zum p 3 zurückreichend. Inzisiven rudimentär oder fehlend. Prämaxillaria stark rudimentär. Unterkiefer mit rückgebildetem Angulus.

8. *Rhinocerotinae*.

Schädel brachycephal; Hinterhaupt mehr weniger stark vorwärts geneigt. Nur ein Horn auf der Mitte der Nasalia; diese zugespitzt und an ihrer Spitze meist glatt. Angulus des Unterkiefers gut ausgebildet. Obere und untere Inzisiven erhalten.

9. *Elasmotheriinae*.

Schädel dolichocephal; ein Horn auf den Frontalia. Nasalia schmal, nach vorne sich verjüngend, oben ganz glatt. Frontalia mit großer halbkugeliger Protuberanz. Prämaxillaria gut ausgebildet; Unterkiefer mit ganz rückgebildetem Angulus. Inzisiven fehlend. Backenzähne prismatisch, wurzellos; Schmelz stark gekräuselt. Vorder- und Hinterfuß dreizehig.

J. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die Ergebnisse, zu welchen ich in vorstehender Arbeit gelange, sind demnach folgende: Die Familie der *Rhinocerotidae* lässt sich nach unseren bisherigen Kenntnissen auf Grund der verschiedenen Spezialisierungen in neun Unterfamilien teilen. Diese Zahl ist wohl keine

endgültige, denn einerseits wird sich bei genauerer Kenntnis, resp. Auffindung geeigneter Übergangsglieder eine oder die andere Unterfamilie einziehen lassen, anderseits verbleiben eine Anzahl Formen incertae sedis; zu diesen gehören in erster Linie außer den auf Grund unzureichender Fundstücke beschriebenen Arten die Formen der Gattung *Aphelops* und *Peraceras* sowie die asiatischen hornlosen Formen, wie „*Aceratherium*“ *blanfordi*, *persiae* etc. Immerhin aber erreichen wir durch die Aufstellung dieser Unterfamilien ein viel klareres Bild der phylogenetischen Entwicklung und Zusammenhänge innerhalb der Familie als durch ein bloßes Nebeneinanderreihen einer Anzahl Gattungen.

Die erste dieser Unterfamilien, die *Eggysodontinae*, umfaßt eine Gruppe kleiner primitiver Formen, die auf das Eozän und Oligozän Europas beschränkt sind; bisher sind fast nur Gebißreste bekannt geworden, auf Grund deren vier Gattungen unterschieden werden, nämlich *Eggysodon*, *Meninatherium*, *Prohyracodon* und *Praeaceratherium*, wobei weitere Funde wohl noch bedeutende Erweiterungen bringen werden. Die Gattung *Eggysodon*, welche als synonym zu *Praeaceratherium* wieder eingezogen worden war, bleibt aufrecht und umfaßt eine Reihe von Arten, deren Prämolaren noch gar nicht molarisiert sind. Zu diesen gehört auch *cadibonense* Roger, das bisher zur Gattung *Protaceratherium* gestellt worden war. Bei der Unterfamilie der *Aceratheriinae* verbleiben bloß die europäischen Formen der Gattungen *Protaceratherium* und *Aceratherium*. Wichtig für diese Gruppe sind die Spezialisierungen im Gebiete der Naseninzisur und der Inzisiven. Die amerikanischen hornlosen Rhinoceronten werden von den europäischen *Aceratheriinae* scharf abgetrennt und ihnen als *Caenopinae* gegenübergestellt. Für die systematische Gruppierung der *Caenopinae* ist besonders der Bau und Molarisierungsgrad der oberen Prämolaren sowie die Stellung der Naseninzisur maßgebend. *Paracaenopus filholi* Osborn kann auf Grund seines Zahnbaues nicht mit *Praeaceratherium minus* vereint bleiben; für diese Art wird eine neue Gattung aufgestellt, in welche noch die von Pilgrim als *Diceratherium shabazi* und *Aceratherium bugtiense* beschriebenen Arten eingereiht werden und welche ihrer Beziehung zu amerikanischen Formen wegen zu der Unterfamilie der *Caenopinae* gestellt wird. Die Unterfamilie der *Ceratorhininae*, welche trotz vielfacher Parallelanpassungen in der Occipitalregion, im Unterkiefer, wie auch im Gebiß gegen die der *Atelodinae* scharf abgegrenzt wird, umfaßt zwei Gattungen, *Ceratotherium* und *Coelodonta*, welche in nahem phylogenetischen Zusammen-

hange zueinander stehen und nur durch Anpassungen sekundärer Natur geschieden sind. Die *Atelodinae* bilden eine ganz selbständige, gutabgegrenzte Gruppe, über deren Entstehung noch gar nichts bekannt ist. Sie umfaßt zwei Genera, *Atelodus* und *Ceratotherium*, welche sich leicht auseinander ableiten lassen. Die Verlagerung des Occipitalkammes bei *Ceratotherium*, welche auch in der Gattung *Coelodonta* in genau gleicher Weise auftritt, ist rein mechanisch aus der veränderten — gesenkten — Kopfhaltung zu erklären. Die Gattung *Elasmotherium*, welche auf Grund ihrer durch keine Zwischenformen überbrückten weitgehenden Anpassungen als eine eigene Unterfamilie den übrigen Gruppen der *Rhinocerotidae* gegenübergestellt zu werden verdient, wird auf Grund des Schädelbaues in näheren Zusammenhang mit den Aceratherien gebracht.

Literaturnachweis.

1. H. F. Osborn: „Phyl. of Rhin. of Europe“; Bull. Am. Mus. Nat. Hist., XIII, 1900
2. M. Duvernoy: „Nouv. Etud. s. l. Rhin. foss.“; Paris, Arch. Mus. d'hist. nat., VII.
3. O. Abel: „Abh. d. geol. Reichsanstalt“, Wien, XX, 3.
4. M. F. Roman: „Les Rhinocérides de l'oligocène d'Europe“; Lyon 1911.
5. M. F. Roman: „Sur un Acerath. de Grenoble . . .“; Annales de l'université de Grenoble, XXIV, 2, 1912.
6. M. Pavlow: „Études sur l'histoire palaeont. des Ongulés VI“; Bull. soc. imp. des Nat. de Mosc. 1892, 1.
7. M. Duvernoy: l. c., Pl. VIII, Fig. 6—9.
8. B. Gastaldi: „Cenni Vert. foss. Piemonte“; Mem. R. Akad. Sc. Torino, Ser. II, XIX, 1858.
9. M. Schlosser: „Beitr. zur Kenntnis der Wirbeltierfauna d. böhm. Braunkohlenformation“, Nachtr. II, 1901, S. 79.
10. O. Roger: „Wirbeltierreste aus d. Dinothereiensande d. bayr.-schw. Hochebene“; 33. Ber. des naturw. Ver. für Schwaben und Neuburg in Augsburg, 1898.
11. A. Koch: „Rhin. Reste aus d. mittelol. Schichten der Gegend von Koloszvár“; Ann. Mus. Nat. Hung., IX, 1911, S. 371.
12. E. Pilgrim: „The vertebral Fauna of the Gay series“; Mem. of geol. Survey of India, New Series, IV, 2.
13. W. Teppner: „Ein Beitrag zur näheren Kenntnis von *Men. telleri* Abel“, Carniola 1914.
14. E. Mermier: „Etud. compl. sur l'Aceratherium platyodon“; Ann. soc. Linn. de Lyon, 1896, XLIII.
15. H. F. Osborn: „Extinct Rhinoc.“; Mem. Am. Mus. Nat. Hist., 1898.
16. Cook: „New Rhin. from lower Mioc. of Nebraska“; Amer. Naturalist, 1908, XLII, S. 543.
17. Depéret et Douxami: „Vertebr. oligoc.“; Mem. soc. pal. Suisse, XXIX, 1902.

18. H. Schroeder: „Die Wirbeltierfauna des Mosbacher Sandes, I. Gattung;
Rhinoceros“; Abh. d. kön. preuß. geol. Landesanst., Neue Folge, XVIII,
Tafel I, Fig. 1.
 19. A. Gaudry: „Enchaînements du monde animal“.
 20. A. Gaudry: „Anim. foss. et Géol. de l'Attique“; 1862/1867.
 21. M. F. Roman: „Neog. cont. d. l. basse vall. du Tage“; Com. serv. geol. Por-
tugal, Lissabon 1907.
 22. F. Toulou: „Das Nashorn von Hundsheim“; Abh. geol. Reichsanst., XIX, 1,
1902.
 23. H. F. Osborn: „Frontal Horn of *Ac. incisivum*“; Sience IX, 1899.
 24. J. F. Brandt: „Observ. de Elasm. reliquiis“; Mem. Ac. imp. sc. St. Petersburg.
VII, Ser. VIII, 1865.
 25. A. Gaudry: „Mater. pour l'histoire des temps quatern.“; 1876.
 26. J. de Christol: „Recherches sur les caractères des gr. espèces de Rhin.
foss.“; 1834.
 27. O. Antonius: „Untersuchungen über den phyl. Zusammenhang zwischen
Hipparium und *Equus*“; 1919.
 28. Engel: „Der Einfluß der Zahnbildung auf das Kiefergerüste“; Zeitschr. d.
k. k. Gesellsch. d. Ärzte, Wien, V. Jahrg., I, 1849.
-



Fig. 1. Obere p2—m3 von *Praeaceratherium minus* Filhol
nach Deninger; $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

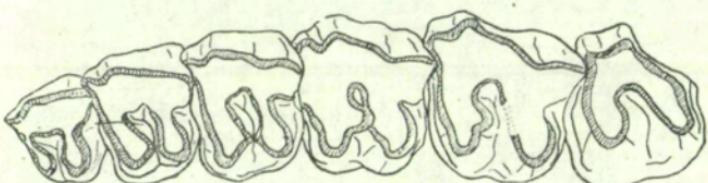


Fig. 2. Obere p2—m3 von *Protaceratherium minutum* Cuvier
nach Roman; $\frac{1}{2}$ nat. Gr.



Fig. 3. Oberer p2 von
Protaceratherium
ex. aff. *minutum* Cuv.
nach Abel;
 $\frac{1}{2}$ nat. Gr.



Fig. 4. Obere p1—p3
von *Protaceratherium*
cadibonense Roger
nach Schlosser;
 $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

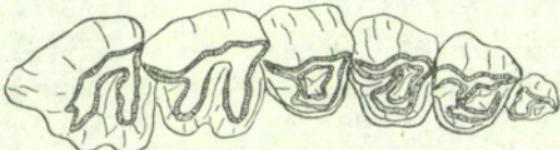


Fig. 5. Obere p1—m2 von *Eggysodon pomeli* Roman
nach Roman; $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

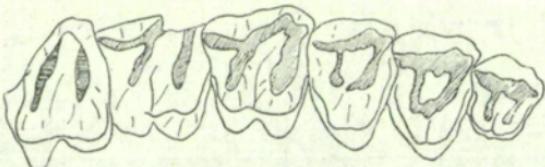


Fig. 6. Obere p2—m3 von *Paracaenopus filholi* Osborn
nach Koch; $\frac{3}{8}$ nat. Gr.

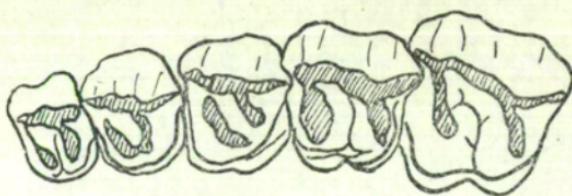


Fig. 7. Obere p2—m2 von *Paracaenopus filholi* Osborn nach Osborn; $\frac{3}{8}$ nat. Gr.

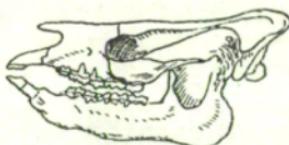


Fig. 8. Schädel von *Caenopus platycephalum* nach Osborn.

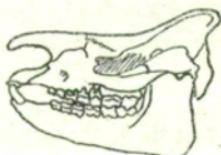


Fig. 9. Schädel von *Caenopus tridactylum* nach Osborn.

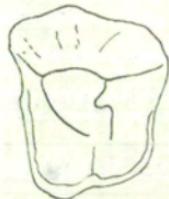


Fig. 10. Oberer p3 von *Paracaenopus gajense* nach Pilgrim; $\frac{3}{8}$ nat. Gr.

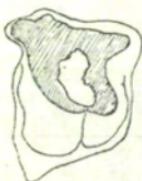


Fig. 11. Oberer p4 von *Paracaenopus shabazi* nach Pilgrim; $\frac{3}{8}$ nat. Gr.

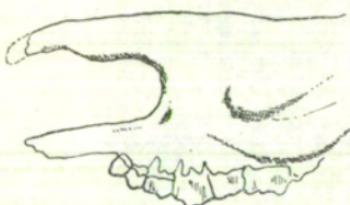


Fig. 12. Schädel von *Aceratherium lemanense* nach Mermier.



Fig. 13. Schädel von *Aceratherium platyodon* nach Mermier.

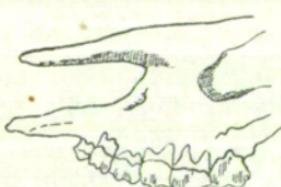


Fig. 14. Schädel von *Aceratherium tetradactylum* nach Mermier.

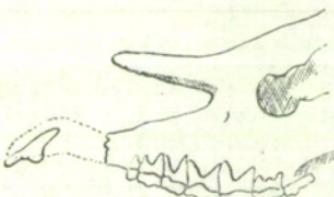


Fig. 15. Schädel von *Aceratherium incisivum* nach Mermier.

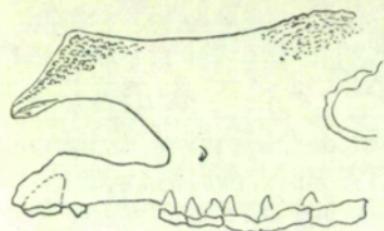


Fig. 16. Schädel
von *Ceratorhinus schleiermacheri*
nach Kaup.

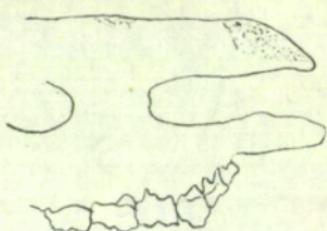


Fig. 17. Schädel
von *Ceratorhinus megarhinus*
nach Gervais; ca. $\frac{1}{10}$ nat. Gr.



Fig. 18. Schädel von
Atelodus pachygnathus Wagner
nach Gaudry; $\frac{1}{14}$ nat. Gr.

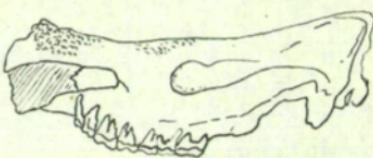


Fig. 19. Schädel von
Coelodonta etruscus Falkner
nach Gaudry; $\frac{1}{14}$ nat. Gr.

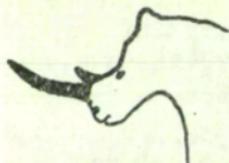


Fig. 22. Schädel von
Ceratotherium simum
nach Roosevelt;
Photographie
des lebenden Tieres.



Fig. 20. Unterkietersymphyse
von *Ceratorhinus schleiermacheri*
nach Gaudry;
 $\frac{1}{6}$ nat. Gr.

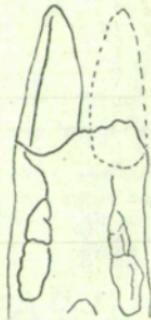


Fig. 21. Unterkiefer-
sympyse von
Aceratherium sp.
nach Gaudry;
 $\frac{1}{6}$ nat. Gr.

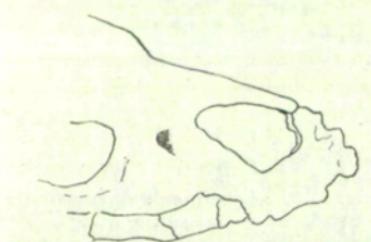


Fig. 24. Vorderteil des Schädels
von *Elasmotherium sibiricum*
nach Gaudry; ca. $\frac{1}{15}$ nat. Gr.

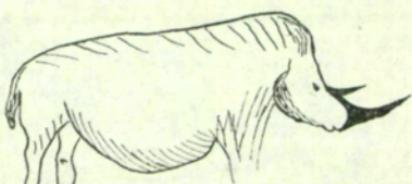


Fig. 23. *Coelodonta antiquitatis*;
diluviale Höhlenzeichnung von Font
de Gaume, nach Niezabitowski.

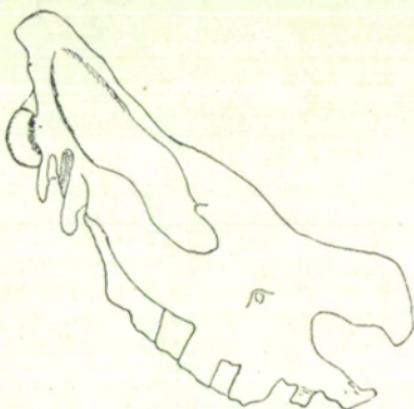


Fig. 25.

Schädel von *Ceratotherium simum*
in normaler Kopfhaltung in bezug
auf die Horizontale.

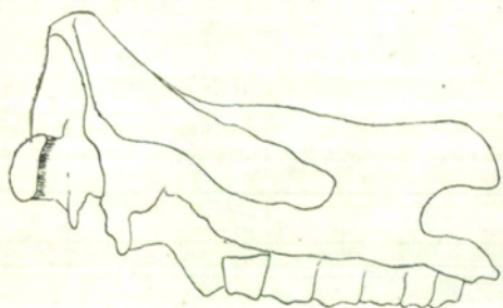


Fig. 26.

Schädel von *Atelodus bicornis*
in normaler Kopfhaltung in
bezug auf die Horizontale.

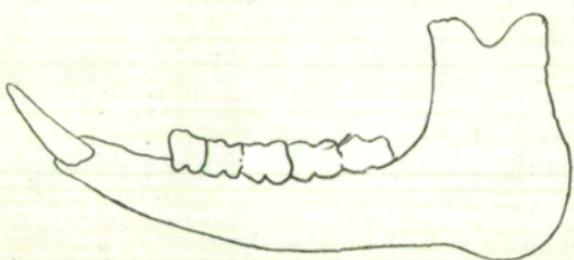


Fig. 27.

Unterkiefer von *Brachypotherium aurelianense*
nach Mayet; $\frac{1}{8}$ nat. Gr.

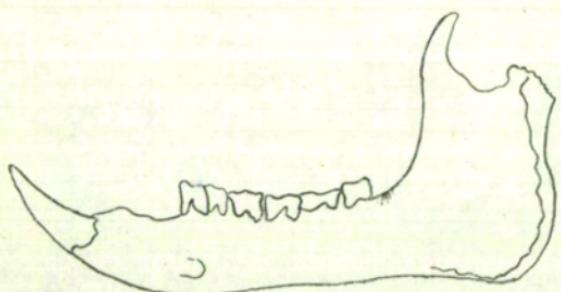


Fig. 28.

Unterkiefer von
Aceratherium incisivum
nach Kaup.

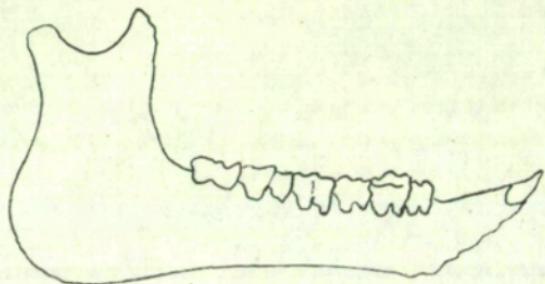


Fig. 29. Unterkiefer von *Ceratorhinus schleiermacheri* nach Kaup.



Fig. 30. Unterkiefer
von *Ceratorhinus megarhinus* Christol
nach Gervais; ca. $\frac{1}{10}$ nat. Gr.

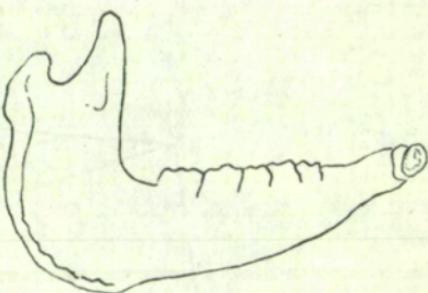


Fig. 31. Unterkiefer von
Rhinoceros unicornis nach Blainville.

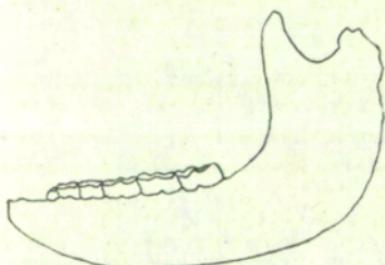


Fig. 32. Unterkiefer von *Atelodus
pachygnathus* nach Gaudry;
ca. $\frac{1}{10}$ nat. Gr.

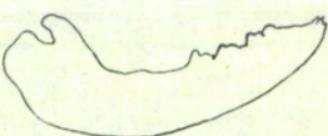


Fig. 33. Unterkiefer von
Atelodus bicornis; ganz junges
Individuum, nach Blainville.

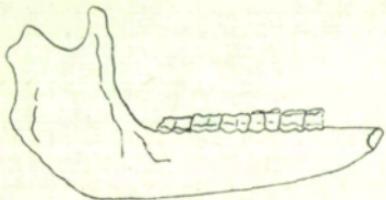


Fig. 34. Unterkiefer von *Coelostonta etruscus* nach Schroeder; ca. $\frac{1}{10}$ nat. Gr.

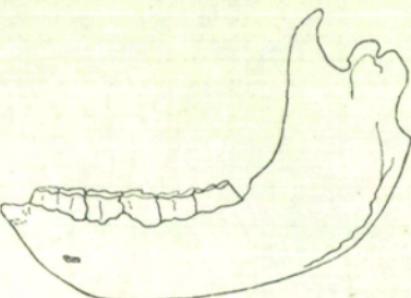


Fig. 35. Unterkiefer von *Ceratotherium simum* nach Duvernoy; ca. $\frac{1}{10}$ nat. Gr.

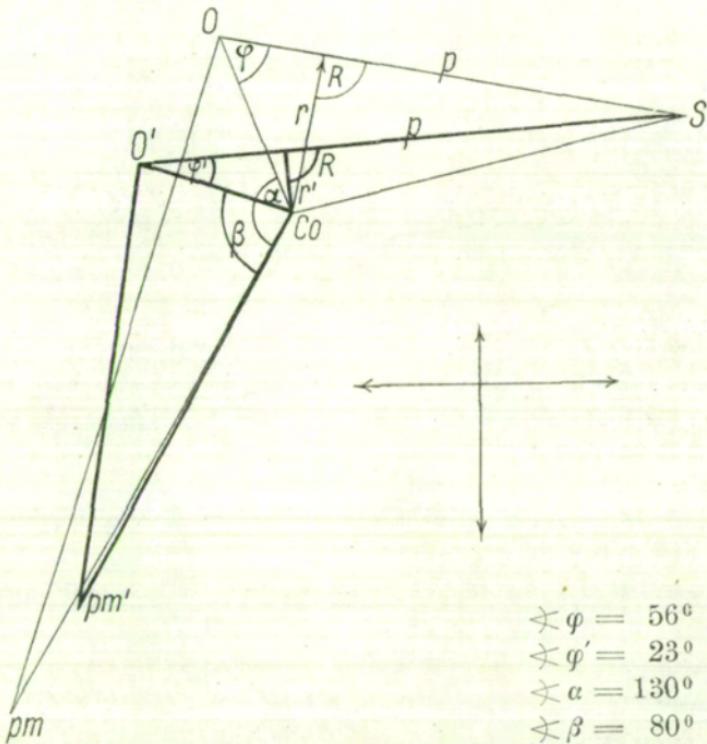


Fig. 36. Schematische Darstellung der Schädel von *Cer. simum* und *Atel. bicornis*. $\frac{1}{10}$ nat. Gr. (Die feinen Linien bezeichnen die für *simum*, die fetten die für *bicornis* maßgebenden Verhältnisse.)

pm (pm') = Spitze der Prämmaxillaria. co = Condylus. O (O') = Occipitalkamm. S = Summe der Ansatzpunkte der Nackenmuskulatur. p = die Kraft, die von der Nackenmuskulatur ausgeübt wird. $pm - co = 700$ mm. $pm' - co = 520$ mm. $pm - O = 850$ mm. $pm' - O = 520$ mm. $co - O = 230$ mm. $co - O' = 200$ mm. $co - S = \text{ca. } 500$ mm.