

# Die Beziehungen zwischen Schädelform und Lebensweise bei den rezenten und fossilen Nashörnern.<sup>1)</sup>

Von

**Friedrich Zeuner**, Freiburg i. Br.

## Inhalt.

	Seite
Vorbemerkungen	
Einleitung	22
Definition der gemessenen Winkel	23
Darstellung der Variation	26
Systematische Tabelle	28
Rezente Nashörner	
Lebensweise, Kopfhaltung und Schädelproportionen der rezenten Arten	29
Allgemeine Gesetze für die Beziehungen zwischen Form und Funktion an den Schädeln der Nashörner	36
Zusammenfassung der bisherigen Ergebnisse	42
Die ontogenetische Entwicklung von <i>Diceros bicornis</i>	44
Funktionell beeinflußte und funktionell nicht beeinflußte Form	44
Zusammenfassung	47
Fossile Nashörner	
Die diluvialen Nashörner	47
Die <i>etruscus-merckii</i> -Gruppe	48
<i>Tichorhinus antiquitatis</i>	52
<i>Dicerorhinus sumatrensis</i> und die tertiären Nashörner. Bemerkungen zur Stammesgeschichte	59
<i>D'us sumatrensis</i> und die Stammesentwicklung der <i>Dicerhorinae</i>	59
Die <i>Dicerinae</i> .	61
Vorfahren der rezenten <i>Rhinocerotes</i>	63
Teleocerinae	63
„ <i>Aceratherium</i> “	64
<i>Diceratherium</i> und <i>Subhyracodon</i> .	65
Zusammenfassung	66
Verschiedene Beobachtungen	
Verknöcherung der Nasenscheidewand.	67
Hornstuhlbreite bei <i>etruscus</i> und <i>merckii</i>	68
Abnormes Auftreten eines Foramen parietale	69
Der M3 als Weisheitszahn	69
Die ersten Halswirbel	70
Zusammenfassungen	42, 47, 52, 59, 66
Schriftenverzeichnis	71

<sup>1)</sup> „Über die Beziehungen der Form der Organe zu ihrer Funktion III“ (vgl. Schriftenverzeichnis).

## Einleitung.

Die rezenten Nashörner führen eine recht verschiedenartige Lebensweise: während die drei asiatischen Arten (*unicornis*, *sondaicus*, *sumatrensis*) mehr oder weniger Urwaldtiere sind, bewohnt das afrikanische *bicornis* die Buschsteppe, das ebenfalls afrikanische *simum* sogar mit Vorliebe die reine Grassteppe. Nichts liegt näher als die Annahme, daß auch die fossilen Arten unterschiedliche Aufenthaltsorte bevorzugten und sich dementsprechend in der Nahrung wie in der Art der Nahrungsaufnahme unterschieden.

Von manchen der fossilen Arten wissen wir schon einiges; z. B. wird dem amerikanischen *Teleoceras fossiger* mit guten Gründen eine Lebensweise zugeschrieben, die der der Flußpferde ähnlich war. Weiter ist bekannt, daß unser diluviales wollhaariges Nashorn im kalten Klima der Eiszeiten lebte. Im ersten Falle konnte die Lebensweise aus dem Bau des Skelettes abgeleitet werden, im zweiten stützt sich unsere Kenntnis auf Begleitfauna und -flora. Es wäre nun von großem Interesse, auch Lebensweise und Umwelt der anderen diluvialen Formen (*etruscus*, *merckii*, *hemitoechus*), weiterhin auch der übrigen fossilen Nashörner zu kennen.

Gelegentlich einer Besichtigung des neuen Starunia-Nashorns in der Polnischen Akademie der Wissenschaften in Krakau legte ich mir die Frage vor, ob eine Beziehung zwischen der Schädelform und der Kopfhaltung der Nashörner besteht und ob die Kopfhaltung vielleicht von der gewöhnlichen Art der Nahrungsaufnahme abhängig ist. Ich untersuchte daraufhin die rezenten Arten und fand die Vermutungen bestätigt. Auf Grund dieses Befundes war es möglich, Rückschlüsse auf die Lebensweise mehrerer fossiler Arten zu machen und an ihren Schädeln die Abhängigkeit der Form von der Funktion zu studieren. In diesem Sinne ist die Arbeit die dritte Studie des Verfassers über die Beziehungen der Form der Organe zu ihrer Funktion (vgl. ZEUNER 1933 a, 1933 b).

Die im folgenden dargestellte Untersuchung beruht auf Winkelmessungen in der Medianebene von über 200 großenteils vollständigen Schädeln. Die Einzelwerte wurden variationsstatistisch nach der Quartilmethode ausgewertet, welche sich als brauchbarer als die übliche Berechnung der Standardabweichung erwies.

Der Freiburger Wissenschaftlichen Gesellschaft spreche ich meinen Dank dafür aus, daß sie meine Arbeit in entgegenkommender Weise unterstützte.

Ich besuchte die Museen von Berlin (Zoologisches Museum, Geologisch-paläontologisches Institut, Geologische Landesanstalt, Anatomische Sammlung der Universität, Märkisches Museum), Stuttgart (Württ. Naturaliensammlung), Tübingen (Geologisch-paläontologisches Institut), Freiburg i. B. (Anatomische Sammlung, Städtische Sammlung), Frankfurt a. M. (Senckenberg-Museum), Mainz (Naturhistorisches Museum), Heidelberg (Geologisch-paläontologisches Institut), Darmstadt (Hessisches Landesmuseum), Mannheim (Zeughausmuseum), Karlsruhe (Badische Landessammlung), Basel (Naturhistorisches Museum) und München (Paläontologisches Institut, Zoologische Sammlung). Überall fand ich das weitgehendste Entgegenkommen und oft auch tatkräftige Hilfe, wofür ich vor allem den folgenden Herren meinen verbindlichsten Dank ausspreche: AUERBACH (Karlsruhe), BERCKHEMER (Stuttgart), BROILI (München), DEHM (München), DIETRICH (Berlin), Frl. EDINGER (Frankfurt), ELSNER (Freiburg), FRENTZEN (Karlsruhe), HAUPT (Darmstadt), HENNIG (Tübingen), von HUENE (Tübingen), JANENSCH (Berlin), KOTHE (Berlin), KRIEG (München), LEISEWITZ (München), R. MAIR (Berlin), MERTENS (Frankfurt), von MÖLLENDORF (Freiburg), NAUCK (Freiburg), POHLE (Berlin), R. RICHTER (Frankfurt), SALOMON-CALVI (Heidelberg), SCHMIDTGEN (Mainz), STAESCHE (Berlin), STEHLIN (Basel), STRÜBING (Mannheim), Frl. VOELCKER (Heidelberg), WEISSERMEL (Berlin).

Die Herren Direktoren der Zoologischen Gärten von Berlin (L. HECK) und Frankfurt (K. PRIEMEL) gestatteten mir bereitwilligst Studien am lebenden Tier. Die Firma HAGENBECK (Stellingen) stellte mir in freundlicher Weise Bilder ihres indischen Nashorns zur Verfügung, und ebenso gestattete mir der Verlag der Münchener Illustrierten Presse die Reproduktion eines von ihr veröffentlichten Bildes des weißen Nashorns. Endlich, aber nicht am wenigsten, habe ich meiner Frau zu danken, die einen großen Teil der Quartilberechnungen ausgeführt hat.

### **Definition der gemessenen Winkel.**

Es ist selbstverständlich, daß zu den Messungen alles erreichbare Material herangezogen wurde. Für die Mittelwertsberechnungen fanden aber nur ausgewachsene Exemplare Verwendung. Um von den Größenunterschieden der Arten und Individuen unabhängig zu sein, verzichtete ich auf die Abnahme von Längenmaßen (außer der Schädellänge, vgl. u.) und bestimmte (bzw. berechnete) eine Reihe von Winkeln, die alle in der Symmetriebene des Schädels liegen und sich bei Proportionsverschiebungen im Schädel in charakteristischer Weise ändern (Abb. 1 und 2). Am wichtigsten sind die Winkel  $\alpha$  und  $\gamma$ .

Winkel o (Occiput-Scheitelwinkel DÜERSTS, nicht OSBORNs). Dieser Winkel umfaßt den Occipitalquerkamm. Je mehr der Kamm nach hinten entwickelt ist, um so kleiner wird o. Sein Scheitel liegt in der Luft etwas über dem Occipitalkamm; sein einer Schenkel ist angelegt an den höchsten Punkt des Foramen occipitale (Opisthion, vgl. DÜERST) und den hintersten Punkt des Kammes (Opisthokranion), den anderen Schenkel bildet die Fläche der Parietalia (Abb. 1 und 2). Gelegentlich liegt in der Mediane der Parietalia eine längliche Aufwölbung, die „Parietalbeule“, die durch Annahme eines mittleren Wertes leicht ausgeschaltet werden kann.

Sehr häufig ist der Querkamm in der Mitte eingebuchtet, bzw. seine Seiten sind flügelartig nach hinten gezogen. Die Tiefe dieser „Excavatio occipitalis“ des Occipitalquerkamms (Linea nuchae superior) wird in cm angegeben.

Winkel i. Dieser Winkel stimmt mit o überein, nur wird der hintere Schenkel nicht an das Opisthion, sondern an die Vorwölbung der Occipitalia angelegt, falls eine solche vorhanden ist. Meist fehlt sie, und dann stimmen o und i überein. Winkel i dient als Ersatz für o, wenn letzterer wegen Verletzung des Foramen occipitale nicht meßbar ist.

Winkel po. Der hintere Schenkel berührt Opisthokranion und Opisthion, der vordere ist die nach hinten verlängerte Gaumenebene. Dieser Winkel stellt somit eine Beziehung zwischen dem Hirnschädel (dargestellt durch Hinterhaupt) und dem Gesichtsschädel (dargestellt durch Gaumenebene) her. Er ist um so größer, je stärker der Occipitalkamm entwickelt ist, ist aber zugleich auch von der Stellung des Gau mens abhängig.

Die folgenden drei Winkel beziehen sich auf die „steile Achse“ des Foramen occipitale, dargestellt durch die Linie Opisthion-Basion, die Verbindung des obersten und untersten Punktes des Foramens zwischen den Kondylen, bzw. die Verlängerung dieser Linie. Diese Achse hat sich als recht wichtig erwiesen, so daß sie in gewissem Sinne als Bezugs linie für den Schädel dienen darf. Wir sind um so mehr berechtigt, ihr diese Vorzugsstellung einzuräumen, als WEIDENREICH (1924) und später DABELOW, von einer BOLKSchen Untersuchung ausgehend, das Foramen magnum und die Hinterhauptskondylen zu den mehr fixierten Punkten der Schädelkapsel rechnen.

Winkel m ist der Winkel zwischen der steilen Foramenachse und der Parietalfläche.

Winkel y liegt zwischen der Foramenachse und der Verlängerung der Gaumenebene. Er ist besonders wichtig, weil er uns eine verläß-

## DIE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN SCHÄDELFORM UND LEBENSWEISE USW. 25

lichere Beziehung zwischen Hirnschädel und Gesichtsschädel gibt als po, welche von der Entwicklung des Occipitalkammes unabhängig ist. Er ist um so größer, je mehr die Gaumenebene gegen die steile Foramenachse nach unten geneigt ist. (Für diese Erscheinung wird weiterhin öfter der Ausdruck gebraucht: der Gaumen „hängt“ oder er ist „gesunken“ Letzteres ist im phylogenetischen Sinne zu verstehen.)

Winkel x ist gleich m-o, wird also nicht direkt gemessen. Er ist meist negativ, indem m kleiner als o ist. Dies bedeutet, daß die Fläche der Occipitalia gegen die Foramenachse nach vorn geneigt ist (Abb. 1). Ist aber m größer als o, x also positiv, so ist der Kamm besonders mächtig entwickelt, und die Hinterhauptswand ist gegen die steile Foramenachse nach hinten geneigt (Abb. 2).

Winkel n wird gebildet von der Ebene der Parietalia und der Tangente an die Hornbasen. Er ist daher nur bei den zweihörnigen Arten genau meßbar. Bei den einhörnigen wurde der Übergang des Sattels in die gerade Parietalfläche als Scheitel des Winkels angenommen. Der durch die Unsicherheit der Lage des Scheitels hervorgerufene Fehler ist sehr gering, wenn man ihn nicht merklich auf die Parietalia verschiebt. Eine Verschiebung nach dem Sattel macht kaum etwas aus, da hier in Annäherung der mathematische Satz vom Sehnenswinkel gilt.

Winkel p gibt die Höhe des Opisthions über dem hinteren Endpunkt des Gaumens (Staphylion) an. Er wird aus den meßbaren Strecken a und b (Abb. 1 und 2) berechnet. Winkel p variiert ziemlich wenig, ist aber sehr von Schädelverdrückung abhängig.

Winkel np bezeichnet die Neigung der Hornbasentangente gegen die Gaumenfläche und wird als Differenz n — (m + y) berechnet. Er ist positiv, wenn die Hornbasentangente nach hinten gegenüber der Gaumenebene ansteigt.

Schädellänge. Das einzige Längenmaß, welches — soweit möglich — genommen wurde, ist die Entfernung Rhinion (Nasenspitze)—Basion (unterer Punkt des Foramen occipitale zwischen den Condylen) „l“ Da die Untersuchung sich besonders mit der Variation des Occipitalquerkammes befaßt, durfte dieser nicht das Längenmaß beeinflussen. Es war deshalb ein Maß durch den unteren Teil des Schädelns einem über den Scheitel genommenen vorzuziehen.

Die Maße und Winkel, die von anderen Autoren an Schädeln genommen wurden und die DUERST in übersichtlicher Weise zusammengestellt hat, erwiesen sich leider als für die Zwecke der vorliegenden Studie nicht geeignet. Die Proportionen der Schädel wechseln in den verschiedenen Säugetiergruppen zu sehr, als daß ein generell anwend-

bares Maßsystem aufgestellt werden könnte. Auch die Kraniometrie der mit den Nashörnern verwandten Pferde, die OSBORN (1912) behandelt hat, konnte ich nicht auf sie übertragen. So ließ es sich nicht vermeiden, für die Nashörner das eben skizzierte besondere System aufzustellen.

Die Elemente oder Merkmale, welche so in Zahlen gefaßt werden, sind z. T. schon von älteren Autoren als variabel erkannt und beschrieben worden. So spricht z. B. OSBORN (1900) von „forward“ bzw. „backward inclination“ des Hinterhaupts, was durch unseren Winkel o zahlenmäßig ausgedrückt wird. Ferner weist HILZHEIMER (1924) auf die Kammwicklung und ihre Beziehung zur Kopfhaltung hin.

Die einzige Arbeit, die auf die hier behandelten Fragen genauer eingeht und dabei die Variation metrisch zu erfassen sucht, ist die von WÜST (1922). Er ging von dem Maßsystem TOULAS aus und bildete Relationen von Längenmaßen, um das Vorrägen des Occipitalkamms nach hinten und das des Schnauzenteils nach vorn zu erfassen. Seine Ergebnisse bezüglich des Kamms sind grundsätzlich die gleichen wie die meinen. Auf das Vorrägen der Nasalia und der Intermaxillaria bin ich aber nicht unmittelbar eingegangen. Die Wüstschen Ergebnisse bilden hier eine wertvolle Ergänzung für die im folgenden dargestellten Überlegungen. Eine Auswertung nach der biologischen Seite haben dagegen die Schädel der Nashörner bislang noch nicht erfahren.

### Darstellung der Variation.

Die Variationsstatistik hat in den letzten Jahren allgemeinen Eingang in die Paläontologie gefunden. Gewöhnlich wird die Berechnung der Standardabweichung empfohlen (vgl. JOHANNSEN), die aus der Biologie übernommen wurde. Ihr Nachteil ist der, daß sie praktisch nur an großem Material anwendbar ist, daß sie aber bei kleinen Reihen (10—20 Stück z. B.) keinen Sinn mehr hat. Dennoch geben auch solche kleinen Reihen schon ein gewisses und oft ausreichendes Bild von der Variation. Besser eignet sich dann die Quartilmethode GALTONS, die ebenfalls ausführlich von JOHANNSEN beschrieben wurde und die der Verfasser bereits in einem Falle mit Nutzen anwenden konnte (ZEUNER 1932). Allerdings empfiehlt es sich, für unsere Zwecke die Klassenbildung ganz zu unterlassen und als mittleren Wert die ursprüngliche GALTONSche „Mediane“ zu verwenden, nicht aber das von JOHANNSEN empfohlene arithmetische Mittel. Auch auf die Berechnung des eigentlichen „Quartils“ kann man verzichten. Auf die Gründe hierfür gehe ich sogleich ein. Vorher sei erst das Verfahren selbst kurz behandelt.

## DIE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN SCHÄDELFORM UND LEBENSWEISE USW. 27

Sämtliche erhaltenen Werte werden in einer Reihe nach der Größe geordnet und jeder mehrfach auftretende Wert entsprechend oft vermerkt. Dann wird durch Abzählung der stellenmäßige Mittelwert, sowie die Grenze zwischen dem ersten und zweiten, bzw. dem dritten und vierten Viertel der Reihe festgestellt. Die Grenzen liegen entweder auf einer Zahl der Reihe, oder zwischen zweien; in letzterem Falle wird der arithmetische Mittelwert zwischen beiden genommen. Entsprechend der Quartilmethode nennen wir die Viertelgrenzen  $q_1$  und  $q_3$ , den stellenmäßigen Mittelwert „Mediane“ (med). Die Extreme werden mit min und max bezeichnet. Durch diese fünf Werte ist die Variationsreihe gut gekennzeichnet:

$$\text{min} — q_1 — \text{med} — q_3 — \text{max}$$

Ein einfaches Beispiel möge das Verfahren verdeutlichen: *Rhinoceros sondaicus*, Winkel o, gemessen:

$$\begin{aligned} & 78, 85, 88, / 92, 92, 94, \mathbf{94}, 96, 96, 97, / 98, 100, \mathbf{103} \quad (13 \text{ Indiv.}) \\ & \text{min } 78 — q_1 90 — \text{med } \mathbf{94} — q_3 97,5 — \text{max } 103^o \end{aligned}$$

Die Anführung von fünf Zahlen statt eines Mittelwertes mit Abweichungsindex könnte als unnötige Belastung empfunden werden. Sie hat aber den großen Vorteil, uns das bei unseren kleinen Reihen sehr wichtige Bild der Verteilung der Einzelwerte zu vermitteln.

Das Verfahren hat weiter den Nutzen, im „Hälftespielraum“ zwischen  $q_1$  und  $q_3$  die sich um die Mediane gruppierende Hälfte aller Varianten zusammenzufassen und mit dieser Spanne zugleich ein Maß für die Schwankungsbreite zu bieten. Die extremeren Abweicher, die nicht selten pathologisch bedingt sind, können den Hälftespielraum nur ganz unwesentlich beeinflussen, nämlich nur durch leichte Verschiebung der Viertelgrenze; nicht aber können sie, wie oft das arithmetische Mittel, den Zahlenwert beträchtlich verändern. Nehmen wir etwa das folgende Beispiel: *Rhinoceros sondaicus*, po:

$$\begin{aligned} & 40, 41, 44, 44, 45, 45, 45, 46, 48, 49, 52, 70 \quad (12 \text{ Indiv.}) \\ & \text{so heißt unsere Reihe: } 40 — 44 — \mathbf{45} — 48,5 — 70 \end{aligned}$$

Als arithmetisches Mittel ergibt sich 47, welcher Wert um  $2^o$  von der Mediane abweicht. Die Ursache hierfür ist der abnorme Maximalwert 70, denn ohne ihn berechnet sich als arithmetisches Mittel 45, nunmehr in Übereinstimmung mit der Mediane. Da die Berechnung der Standardabweichung bei so kleinen Reihen (bis 46 Individuen) zwecklos ist, ist also die Darstellung der Variation in der hier beschriebenen Weise unbedingt vorzuziehen. Das arithmetische Mittel (A. M.) ist dennoch für alle Reihen angegeben. Es weicht in keinem Falle erheblich von der Mediane ab.

Sind nur ganz wenige Werte vorhanden, z. B. vier, so scheint mir erst recht die Mediane ein besserer Mittelwert zu sein, als das arithmetische Mittel, da dann der eben erwähnte Einfluß etwaiger Extremabweicher relativ viel größer ist.

Selbstverständlich bleibt die Berücksichtigung von vier Werten nur ein Notbehelf. Es ist aber vielleicht nicht überflüssig, hier kurz auf die Verlässlichkeit kleiner Variationsreihen einzugehen.

Um eine Vorstellung von den Schwankungen kleiner Reihen zu bekommen, teilte ich einige meiner größeren Reihen nach einem System, das die Wahl der Einzelwerte ganz dem Zufall überläßt, in Reihen von etwa 10 Werten. So ergab sich z. B. bei *Diceros bicornis* für y:

	q1	med	q3
1. 11 Werte	88	93	96
2. 11 Werte	85	90	93
3. 10 Werte	86	89,5	93
4. 10 Werte	83	87,5	94
Für alle 42 Werte	85	90	94

Die größte Abweichung der q1 und q3 der kleinen Reihen von der aller Messungen beträgt nur 3°, ein zweifellos sehr kleiner Betrag, wenn man bedenkt, daß der Meßfehler bei den großen Nashornschädeln 1—2° beträgt. Außerdem liegen die Medianen der verschiedenen Arten in allen wichtigen Fällen so weit auseinander, daß diese 3° gar keine Rolle spielen würden. Es bestehen also in unserem Falle keine Bedenken, auch die kleinen Variationsreihen mit der nötigen Vorsicht auszuwerten.

Die graphische Darstellung der fünf Kennwerte der Variationsreihen erfolgte in der Weise, daß auf der in Winkelwerte geteilten Abszisse min und max, in der Höhe einer Einheit der Ordinate q1 und q3, in der Höhe zwei Einheiten med abgetragen wurde (Abb. 12—15). Die Wertpunkte wurden mit geraden Linien verbunden. Die so erhaltenen „Kurven“ veranschaulichen gut die Variation. Deckt man die Kurven bis zur Höhe der Viertelgrenzen ab, so lassen sich unmittelbar die Hälftespielräume vergleichen.

### Systematische Tabelle der Nashörner.

(In Anlehnung an WÜST (1922) und SICKENBERG (in WEBER 1928).)  
Fam. Rhinocerotidae

Subfam. Caenopinae

Genus *Diceratherium* MARSH (Miozän), u. a.

Subfam. Aceratheriinae

*Aceratherium* KAUP (Miozän-Pliozän), u. a.

DIE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN SCHÄDELFORM UND LEBENSWEISE USW. 29

Subfam. Teleocerinae

*Teleoceras* HATSCHER (Ob. Miozän-U. Pliozän)

*Chilotherium* RINGSTR. (Ob. Miozän-Pliozän), u. a.

Subfam. Dicerorhinae

*Dicerorhinus* GLOGER

u. a. *schleiermacheri* KAUP (U. Pliozän)

*megarhinus* DE CHRIST. (Pliozän)

*sumatrensis* F. CUV. (rezent, Sumatrashorn)

*etruscus* FALC. (Pliozän-Altdiluvium)

*hemitoechus* FALC. (Diluvium)

*merckii* JÄG. (Diluvium)

*Tichorhinus* BRANDT

*platyrhinus* FALC. (M.-Ob.-Pliozän)

*antiquitatis* BLUM. (Diluvium, wollhaariges Nashorn)

Subfam. Dicerinae

*Diceros* GRAY

u. a. *pachygnathus* WAGN. (Pliozän)

*bicornis* L. (rezent, afrik. Schwarzes oder Spitznashorn)

*Ceratotherium* GRAY

*simum* BURCH. (rezent, afrikan. Weißes oder Stumpfnashorn)

Subfam. Rhinocerinae

*Rhinoceros* L.

u. a. *sivalensis* FALC. & CAUTL. (M.-Ob. Pliozän)

*sivasondaicus* DUB. (Pithecanthropus-Schichten)

*sondaicus* DESM. (rezent, Java-Nashorn)

*palaeindicus* FALC. & CAUTL. (M.-Ob. Pliozän)

*unicornis* L. (rezent, Indisches Nashorn).

## Rezente Nashörner.

### Lebensweise, Kopfhaltung und Schädelproportionen der rezenten Arten.

Daß die Schädelform der rezenten Nashörner in weiten Grenzen schwankt, ist bekannt und mehrfach schon zur Charakterisierung der Gattungen herangezogen worden. Als Extreme stehen sich das kurzsädelige *Rhinoceros unicornis* aus Indien mit nach vorn geneigtem Occiput und das langssädelige *Ceratotherium simum* aus Afrika mit nach hinten geneigtem Occiput gegenüber. Doch nicht nur die Schädelform, sondern auch die Haltung des Kopfes ist bei den Arten sehr verschieden, indem die kurzsädeligen ihn mehr geradeaus, die langssädeligen mehr schräg nach vorn unten tragen. Hierbei kann es sich selbstverständlich nur um einen ungefähren Mittelwert der Kopfhaltung

handeln, denn das Tier ist zu allen möglichen Bewegungen befähigt. Trotzdem ergibt sich für jede der besser bekannten Arten (*unicornis*, *bicornis*, *simum*) eine „mittlere Kopfhaltung“, die die Tiere stets einnehmen, wenn sie frei geradeaus schreiten oder teilnahmslos stehen (Abb. 3—8).

Die Beziehung zwischen dieser mittleren Kopfhaltung und der Schädelform läßt sich am einfachsten mit Hilfe der Schädelwinkel darstellen.

*Rhinoceros unicornis*. Über die Lebensweise dieser Art besitzen wir ein wertvolles Dokument in einem Buche von BENGT BERG. *Unicornis* kommt heute noch in beschränkter Zahl im bengalischen Dschungel sowie in den Urwäldern des Himalaja und denen von Assam vor. In Bengalen, wo BERG die Tiere aufsuchte, bewohnen sie ein Gebiet, welches er folgendermaßen beschreibt: „Die Landschaft zu beiden Seiten des Torsaflußbettes besteht abwechselnd aus hohem Grasdschungel, mit vereinzelten Bäumen vermischt, und Streifen von Dschungelgebüsch, von Schlingpflanzen überwuchert und mit einer so über die Maßen üppigen Vegetation aus Kräutern und Blattgewächsen, daß die Reitelefanten Mühe hatten, sich dort Schritt für Schritt durchzuarbeiten. In diesem Dschungelgebüsch lagen die meisten Einhörner tagsüber in behaglichem Schatten versteckt, am liebsten in der Nähe einer sumpfigen Stelle, wo das Wasser die Umgebung kühlte.“ Das Gras des Dschungels ist dort noch einige Meter höher als die Rücken der Reitelefanten, und die Stengel sind fingerdick. Daher treten sich die Nashörner „schmale, gewundene Pfade, richtiger gesagt Tunnel“ auf ihren Streifzügen durch den Dschungel aus. „Zwischen diesen gewaltigen Gebieten von haus-hohem Gras und schmalen Streifen von Dschungelgebüsch lagen Lichtungen, wo das Gras früher abgebrannt war, und hier sproßte neues Grün unter den halbverkohlten Halmen, die so steif standen, daß sich ein Mensch dazwischen wie eine Kröte im Stoppelfeld ausnahm. Wenn es abends kühl wurde, traten hier Einhörner und Wasserbüffel hinaus, um zu äsen, ruhten eine Weile zur Nacht, wo es ihnen behagte, und kehrten gegen Morgen äsend zu ihren Liegeplätzen im Dschungelgebüsch zurück, etliche Einhörner erst einige Stunden nach Sonnenaufgang.“ Das Äsen selbst hat BERG in der Natur nicht beobachtet.

Zweifellos benutzt *unicornis* dabei seine Greiflippe in ähnlicher Weise, wie es bei ihm und bei *Diceros bicornis* in der Gefangenschaft zu beobachten ist. Es umfaßt mit ihr Strauchzweige und Gräser und pflückt sie ab, weidet jedoch nicht am Boden wie das afrikanische *Ceratotherium simum*. Als Nahrung stehen dem *Rh. unicornis* sowohl

die Blätter der Urwaldpflanzen (vgl. BREHM), als auch die hohen Gräser des Dschungels zur Verfügung. Große Wanderungen scheinen die Tiere regelmäßig in das Grasdschungel zu führen, und aus der härteren Nahrung daselbst erklärt sich die Hypodontie des Gebisses von *unicornis* im Vergleich zu *sondaicus*. Für uns ist besonders die Feststellung wichtig, daß *unicornis* im allgemeinen auf hochwüchsige Nahrung angewiesen ist, die es nicht nötig macht, beim Äsen den Kopf stark zu senken. Damit steht die mittlere Kopfhaltung im Einklang.

Wenn die Tiere ohne zu spüren vorwärts laufen oder auch untätig stehen, dann wird der Kopf wagerecht nach vorn gehalten (Abb. 3, 4), selten leicht nach unten geneigt. In letzterem Falle wird jedoch nicht der Kopf gegen den Hals abgeknickt, vielmehr werden Kopf und Hals zusammen nach unten gesenkt. Das geht mit großer Deutlichkeit aus den Bildern BERGS hervor, auf denen sowohl spürende (z. B. S. 33, 119) als auch frei dahinschreitende Nashörner (z. B. S. 22, 188) zu sehen sind. Natürlich ist die eben beschriebene „mittlere Kopfhaltung“ nicht zugleich die, welche von den Tieren im Leben am häufigsten und in der Zeitsumme am längsten eingenommen wird. Sie tun das ebensowenig, wie der Mensch seinen Kopf immer frei geradeaus hält, so daß Auge und Ohr in einer Horizontalebene liegen. Dennoch ist statisch der Kopf des Menschen auf diese „mittlere Haltung“ gebaut, und ebenso entspricht der Bau des Schädels der verschiedenen Nashornarten jeweils ihrer mittleren Kopfhaltung. Deshalb kann man die Kopfhaltung an bestimmten Winkelmaßen des Schädels erkennen.

Die im allgemeinen Teil beschriebenen Winkel haben bei *Rh. unicornis* folgende Werte:

	min	q1	med	q3	max	Stück	A. Mittel
1	47	61	63,5	66	68	12	—
st	0,8	1,05	1,55	1,85	2,8	12	1,54
o	73	78	82	91	94	10	83
i	73	78,5	82	92,5	101	12	84
n	119	129	137,5	145	146	10	136
p	29	32	34	37,5	45	8	35
po	41	43,5	48,5	54,5	58	12	49
y	64	66	71	77	91	10	73
m	50	60	65	69	75	10	64
x	—34	—27	—17,5	—14	—1	10	—19

Erst der Vergleich mit den anderen Arten belebt diese Zahlen. Es ist deshalb empfehlenswert, zunächst die folgende Art zu behandeln.

*Rh. sondaicus.* Das javanische oder Wara-Nashorn ist mit dem indischen sehr nahe verwandt. Über seine Lebensweise wissen wir viel weniger, und es ist mir leider auch nicht gelungen, gute Abbildungen von ihm zu finden. *Sondaicus* ist ein typischer Urwaldbewohner und nährt sich offenbar von Laub, denn nach BREHM fand HASSKARL „in den 5—7 cm haltenden Klumpen der Losung des Wara-Nashornes oft Überreste von fingerdicken Ästen“ Laut JUNGHUHN findet es sich „auf Java zwar auch im buschreichen Küstengelände, zahlreicher aber im Gebirge bis zu 3000 m Höhe“ (BREHM). Nach allen mir bekannten Nachrichten lebt *sondaicus* nicht im Grasdschungel, sondern ausschließlich im Urwald, wo ihm hochwüchsige und relativ weiche Nahrung zur Verfügung steht. Hieraus erklärt sich die Brachydontie seines Gebisses im Unterschiede zu *unicornis*, doch wird die mittlere Kopfhaltung nicht wesentlich von der letzterer Art abweichen. Dies bestätigen die Winkelmaße:

	min	q1	med	q3	max	Stück	A. Mittel
l	54	56	58	60,5	64	16	—
st	0,5	0,8	0,95	1,35	3,0	16	1,2
o	78	90	94	97,5	103	13	93
i	78	90	94	97	103	15	92
n	134	137	140	146	153	15	146
p	22	26	33	34,5	35	12	31
po	40	44	45	48,5	70	12	47
y	66	69,5	74,5	81,5	95	12	76
m	51	60,5	67,5	70,5	79	12	66
x	—40	—33,5	—27	—24,5	—6	12	—27,5

So gut die Übereinstimmung von *sondaicus* mit *unicornis* ist, so zeigen doch die Winkel o und i, sowie die Größe der Excavatio des Occipitalkamms st Unterschiede, die sich später als sehr charakteristisch erweisen werden. Vorläufig stellen wir fest, daß *sondaicus*, die extremste Urwaldform, den höheren Occipitalwinkel hat (med o 94° gegen 82° bei *unicornis*) und daß bei ihr die Excavatio schwächer ist (med st 0,95 gegen 1,55 bei *unicornis*).

*Dicerorhinus sumatrensis.* Über die Lebensweise des kleinen zweihörnigen Sumatra-Nashorns ist am wenigsten bekannt. Es ist zwar schon mehrfach in Gefangenschaft gehalten und anatomisch gut untersucht worden, doch wissen wir über sein Freileben nur wenig. B. BERG erwähnt, daß es in schwer zugänglichen Wald- und Berggegenden lebe, und auch alle anderen, meist undeutlichen Hinweise

## DIE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN SCHÄDELFORM UND LEBENSWEISE USW. 33

lassen darauf schließen, daß es ein reiner Urwaldbewohner ist. Die Winkelmessungen ergaben:

	min	med	max	Stück	A. Mittel
1 .	40	51	52	7	—
st	0,7	1,7	2,2	7	1,5
o .	80	88	100	5	88
i	80	86	100	7	88
n .	145	157	163	6	156
p .	24	27	32	5	27
po	55	64	73	5	63
y	88	95	100	5	94
m	52	58	66	5	58
x .	—44	—28	—22	5	—30

Die Ähnlichkeit der Winkel o und i mit denen von *unicornis* und *sondaicus* deutet auf eine ähnliche Kopfhaltung hin, die wesentlich höheren Werte von po und y lassen aber Unterschiede vermuten, die sich vorläufig nicht mit Sicherheit klären lassen. Dies wird erst möglich sein, wenn die besser bekannten lebenden Arten und die fossilen *Dicerorhinus*-Arten besprochen sind. *Dic. sumatrensis* wird daher besser zunächst ganz aus dem Spiele gelassen. Dafür ist ihm unten ein besonderer Abschnitt gewidmet.

*Diceros bicornis*. Das afrikanische Spitznashorn ist weitaus am besten bekannt, und die zahlreichen Expeditionsfilme der letzten Jahre haben Gelegenheit gegeben, es ausgiebig in seinem Lebensmilieu zu studieren. Es ist ein Tier der afrikanischen Buschsteppe, das auch in die Bergwälder hinaufgeht, buscharme Gegenden und reine Grassteppe i. a. aber meidet. Es nährt sich nach BREHM besonders von den im Busch weit verbreiteten Mimosazeen, und auch in der Gefangenschaft frißt es besonders gern Laub von Büschen und Bäumen. Läßt man den Tieren die Wahl, so werden sie stets das Laub vor dem Trogfutter bevorzugen. Diese Vorliebe geht sogar so weit, daß das Berliner Exemplar, als es eines Tages während der Fütterung mit Mohrrüben und alten Semmeln (die es nur mühsam mit seiner Greiflippe aufnehmen konnte) einen Strauchbesen erblickte, diesen alsbald ergriff und zu verzehren begann. Dennoch frißt *bicornis* auch in der Freiheit gelegentlich Gras, wie BREHM nach v. HÖHNEL berichtet, der den Mageninhalt von mehr als 50 Spitznashörnern östlich der großen Seen untersucht hat. Jedoch anderswo lebt die Art ausschließlich von Gebüsch, z. B. nach SELOUS im Sambesigebiet. „Es gibt in jenen Gebieten endlose Ketten steiler Hügel, die fast keinen Graswuchs, wohl aber guten Holzbestand haben, und

überall dort ist das Spitznashorn häufig, weil es in dem elenden Busch gut gedeiht, mit dem die Hänge und Täler bedeckt sind“ (BREHM, S. 611). Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß *Dic. bicornis* kein reines Wald- oder Dschungeltier, aber auch kein ausschließlicher Bewohner der offenen Steppe ist. Es liebt den von Steppe unterbrochenen Busch und ist imstande, sowohl bei reiner Busch- als auch bei reiner Grasnahrung (letzteres in selteneren Fällen) zu gedeihen.

Die Kopfhaltung dieser Art ist nun durchaus von der des indischen und des javanischen Nashorns verschieden. Der Schädel wird mehr hängend getragen (Abb. 5, 6). Ich habe diese Beobachtung sowohl an dem Berliner als auch an dem Frankfurter Exemplar machen können und an Aufnahmen aus der Natur bestätigt gefunden. Die mittlere Kopfhaltung nimmt ein *bicornis*-Tier etwa ein, wenn es den vorderen Teil des Unterkiefers wagerecht hält.

Dieser von der der indischen *Rhinoceros*-Arten abweichenden Kopfhaltung entsprechen andere Winkelmaße:

	min	q1	med	q3	max	Stück	A. Mittel
1	51	55	57,5	60	63	42	—
st	0	0,5	1,1	1,6	2,5	43	1,0
o	57	66	70	73	79	44	69
i	59	66	71	75	86	46	70
n	128	138	141	144,5	162	40	142
p	23	29	32	34	39	44	32
po	56	63	67	73,5	88	44	68
y	74	85	90	94	120	42	90
m	27	41	47,5	52	64	40	47
x	—41	—26,5	—21,5	—17	0	40	—22

Die Winkel o und i sind beträchtlich kleiner als bei *unicornis* und *sondaicus*. Das bedeutet, daß der Occipitalkamm stärker und mehr nach hinten gerückt ist. Hierdurch erscheint der Schädel in Seitenansicht länger. Ferner sind po und y größer; die Gaumenebene zieht also vom Hirnschädel schräger nach abwärts, kurz, der Schädelbau stimmt durchaus mit der Haltung des Kopfes überein.

Es besteht also ein ins Einzelne gehender Parallelismus zwischen der Lebensweise der bisher besprochenen Arten, der Form ihrer Schädel und der mittleren Kopfhaltung. *Bicornis*, welche Art von den drei bisher besprochenen das offenste Gelände liebt, hat auch den gestrecktesten Schädel, den stärksten Occipitalkamm und die geneigteste mittlere Kopfhaltung (vgl. Abb. 9). Es erhebt sich schon hier die Frage nach dem kausalen Zusammenhang dieser Erscheinungen. Bevor wir hierauf ein-

gehen, ist noch *Ceratherium simum* zu untersuchen, die Art, welche am meisten von allen lebenden Nashörnern die Steppe liebt. Sie muß, wenn den eben gemachten Feststellungen ein Gesetz innewohnt, den gestrecktesten Schädel und den stärksten Occipitalkamm haben und im Mittel den Kopf am meisten nach unten geneigt halten.

*Ceratherium simum*. Von dem fast ausgestorbenen Breitmaul- oder Stumpfnashorn besitzen wir eine ausführliche Beschreibung durch E. HELLER. Die Abschnitte derselben, die sich auf die Lebensweise beziehen, sind überwiegend dem Buche des Präsidenten ROOSEVELT entnommen. ROOSEVELT suchte die Art in ihrem nördlichen Verbreitungsgebiet am oberen Nil auf. „In this country the square-mouthed rhinoceros live on the grassy flats, sparsely covered with small thorn trees, and only go into the high reeds on their way to drink.“ Das Gras ist dort viel schwächer im Wuchs als das des Dschungels, es erreicht nur Mannshöhe und ist häufig niedriger (HELLER pl. 6 fig. 1), so daß die Nashörner nicht gänzlich in ihm untertauchen.

Man untersuchte den Mageninhalt und fand nur Steppengras vor. Die Art nährt sich also ausschließlich von diesem.

*Cer. simum* hält den Kopf auf fast allen Bildern steiler nach unten als alle seine Verwandten. Dabei wird in der Ruhestellung der Hals nicht sonderlich gesenkt, sondern nur der außerordentlich lange Schädel abwärts gehalten (Abb. 7, 8). Beim Weiden, Angreifen, Sichern und Spüren nehmen die Tiere natürlich abweichende Haltungen ein, nie aber wird der Kopf über die Horizontale gehoben. Im übrigen genügt bezüglich der Kopfhaltung hier ein Hinweis auf die Arbeit von HILZHEIMER (1924, S. 495), der bereits sehr ausführlich auf die geneigte Kopfhaltung von *simum* eingegangen ist und dort auch ROOSEVELTS Beobachtungen mehrfach zitiert.

Dieser mittleren Kopfhaltung entsprechen die Winkel:

	min	q1	med	q3	max	Stück	A. Mittel
1	57	—	71	—	75	7	—
st	0	3,1	3,7	4,6	9,3	10	4,1
o	59	61	64	70,5	71	9	65
i	59	62	65	71	79	9	67
n	144	156	160,5	165	167	8	159
p	22	23	25,5	27	32	8	26
po	80	82,5	88	98,5	103	8	90
y	89	106	110,5	119,5	131	8	111,5
m	30	36	50	54	63	9	46
x	—35	—26	—21	—10,5	—1	9	—19

Sehr bemerkenswert ist die extrem tiefe Excavatio occipitalis (st), die dadurch entsteht, daß die Linea nuchae superior seitlich stark nach hinten gezogen ist. Auf die funktionelle Bedeutung dieser Erscheinung, die in schwächerem Maße allen rezenten Arten eigen ist, kommen wir unten zurück. Trotz dieser Einbuchtung sind die Winkel o und i, welche die Entwicklung des Occipitalkamms veranschaulichen, am kleinsten unter allen rezenten Arten. Der obere Teil des Hinterhauptes ist also weit nach hinten verlängert. Die Winkel po und y erreichen dafür die größten Werte, die Gaumenfläche erscheint also am stärksten nach unten geneigt (Abb. 10).

So ergibt sich aus dieser Übersicht, daß die Nashörner ihrer Lebensweise entsprechend verschiedene Kopfformen und Kopfhaltungen haben, und daß diese sich in den Winkelmaßen der Medianebene ausdrücken lassen. Bevor nun die fossilen Arten herangezogen werden, ist es notwendig, die bisher gewonnenen Zahlen ausführlich und kritisch auszuwerten.

### Allgemeine Gesetze für die Beziehungen zwischen Form und Funktion an den Schädeln der Nashörner.

Die gesetzmäßigen Beziehungen zwischen der Schädelform und der Lebensweise der verschiedenen Arten lassen sich in folgender Tabelle zusammenfassen:

	<i>sondaicus</i>	<i>unicornis</i>	<i>bicornis</i>	<i>simum</i>
Lebensraum.	Urwald	Urwald + Dschungel	Buschsteppe	Steppe
Nahrung	Laub	Laub + Dschungelgräser	Laub + Gras	Gras
Kopfhaltung Occipitalkamm (o)	wagerecht $94^\circ$	wagerecht $82^\circ$	geneigt $70^\circ$	stark geneigt $64^\circ$
Hinterhaupt zu Gaumen (po)	$45^\circ$	$48,5^\circ$	$67^\circ$	$88^\circ$
Hirnschädel zu Ge- sichtsschädel (y)	$74,5^\circ$	$71^\circ$	$90^\circ$	$110,5^\circ$

Diese Übersicht veranschaulicht zunächst sehr gut die Abhängigkeit der mittleren Kopfhaltung von der Lebensweise. Die Urwaldtiere pflücken ihr Futter in einiger Höhe über dem Boden und halten den Kopf wagerecht. Die Steppentiere fressen mehr vom Boden, und ihre mittlere Kopfhaltung ist die geneigte. Dieses Gesetz wird unten an

der Ontogenese von *Diceros bicornis* eingehend begründet werden. Es ermöglicht uns, auf die Lebensweise der fossilen Nashörner rückzuschließen, wenn wir ihre mittlere Kopfhaltung aus den Schädelwinkeln ableiten können.

Je mehr eine Art offene Landschaft bevorzugt und je mehr sie Gras als Nahrung zu sich nimmt, um so größer ist aber auch der Occipitalkamm und um so größer sind die Winkel zwischen dem Hinterhaupt, bzw. der steilen Foramenachse und dem Gaumen.

#### Die Entwicklung des Occipitalkammes.

Die beiden über den Occipitalkamm gelegten Winkel o und i unterscheiden sich nur in der Wahl des unteren Ansatzpunktes und haben in keinem Fall bedeutende Differenzen aufzuweisen. Es wird daher weiterhin nur noch o angeführt und ausgewertet. — Winkel o ist um so kleiner, je stärker der Occipitalkamm entwickelt ist (Abb. 1, 2, 12). Zugleich erscheint das Hinterhaupt um so mehr nach hinten geneigt, je kleiner o wird. Jedoch ist dies nur scheinbar ein besonderes variables Element, da die Knochenmasse des Kammes dem oberen Teil des Occiputs angebaut ist. In Wirklichkeit variiert die Lage des Occiputs und damit wohl auch des Hirnraums zur steilen Foramenachse erstaunlich wenig (Winkel x, Abb. 15). Nur *antiquitatis* weicht im Mittelwert x aus besonderen Gründen von allen anderen Arten ab (vgl. unten). Man ist daher tatsächlich berechtigt, in Winkel o einen Maßstab für die Größe des Occipitalkammes zu sehen, der durch andere Elemente nicht wesentlich beeinflußt wird.

Die Parallelität zwischen mittlerer Kopfhaltung und Entwicklung des Kammes ist offenbar, doch besteht kein direkter Zusammenhang zwischen beiden. An sich könnte ein Schädel mit großem Kamm ja auch wagerecht getragen werden.

Wie schon Wüst erwähnt, entwickelt sich der Kamm unter dem Einfluß der Nackenmuskulatur. Am Kamm, der Linea nuchae superior, setzen die dorsalen Halsmuskeln an, welche das Hochhalten des Kopfes besorgen und deren nicht kontraktile Teile auf starken Zug beansprucht werden, wenn der Kopf zum Boden geneigt wird. Der wichtigste Muskel ist hier der Splenius, der mit einer sehr breiten Sehne am Kamm inseriert. Die Anatomen haben festgestellt, daß allgemein Sehnen, die stark auf Zug beansprucht werden, zur Verknöcherung neigen und daß sich Verknöcherungen vom Faserknochentyp besonders an den Anwachsstellen starker Sehnen am Knochen zeigen. In letzter Zeit hat WEIDENREICH sich mit dieser Tatsache ausführlich beschäftigt und auf ihre stammesgeschichtliche Bedeutung hingewiesen (1923, 1926). Damit erklärt sich die Bedeutung des Occipitalkammes. Er ist um so stärker, je größer die Zugbeanspruchung der dorsalen Halsmuskeln, besonders des Splenius, ist. Da normalerweise die Splenii beider Halsseiten völlig

voneinander getrennt sind und andere stärkere Muskeln nur ausnahmsweise am Opistocranion über dem Nackenband zu inserieren scheinen, sind die Ansatzstellen der Splenii beiderseits infolge der Sehnenverknöcherung flügelartig nach hinten gezogen, und so entsteht die mediane Excavatio occipitalis. Sie ist bei *Cer. simum* am tiefsten (med 3,7 cm, max 9,3 cm). Bei den anderen Arten schwankt sie in der Mediane zwischen 0,95 und 1,7 cm.

Nun ist aber die Zugbeanspruchung der dorsalen Halsmuskulatur bei den Tieren am größten, die regelmäßig vom Boden fressen, da sie am häufigsten und andauerndsten den Kopf (und den Hals) nach unten strecken. In der Tat ist der Occipitalkamm bei *simum*, dem reinen Steppentier, am größten, bei den Urwaldbewohnern aber am kleinsten, wie aus den Winkeln hervorgeht.

Daß die Zugbeanspruchung während der Streckung der Nackenmuskulatur die entscheidende Ursache für die Kammentwicklung ist, läßt sich streng genommen nur durch das Experiment beweisen. Ein solches, wenn auch kein vollkommenes, ist die langandauernde Gefangenhaltung im Zoo, und ganz besonders die Aufzucht junger Tiere. Die Urwald- und Waldsteppenarten werden in der Gefangenschaft gezwungen, das Futter vom Boden aufzunehmen. Der Occipitalkamm muß daher bei lange gefangen gehaltenen Tieren besonders kräftig sein. Von 3 Individuen (2 *unicornis*, 1 *bicornis*), die in Gefangenschaft waren und deren Schädel mir vorlagen, hatten tatsächlich 2 extrem große Occipitalkämme. (Die Stücke sind im Anschluß an die Ontogenese von *Dic. bicornis* genauer behandelt.) Es ist also die Zugbeanspruchung und nicht etwa die Kopfhaltung allein, welche die Verknöcherung veranlaßt. Die Haltung allein kann überhaupt nicht eine Sehnenverknöcherung verursachen, und außerdem beansprucht ein geneigter Schädel geringere Kraft, um in der Balance gehalten zu werden. Eine zusätzliche Rolle spielt vielleicht das absolute Gewicht des Kopfes (einschließlich der Hörner). Da es aber ganz auf die Schwere des Schädels, die Lage des Schwerpunktes in ihm, die Beziehung dieser beiden Faktoren zum mittleren Neigungswinkel des Kopfes und nicht zuletzt auf das Verhältnis der Schädelmasse zur Gesamtmasse des Tieres ankommt — Faktoren, die uns unbekannt sind —, läßt sich nicht entscheiden, wieweit das Kopfgewicht an der Kammbildung zusätzlich beteiligt ist. Das Kopfgewicht allein kann aber nicht die Ursache für die Kammbildung sein, denn sonst müßten allgemein schwere Schädel die größten Kämme haben, was keineswegs der Fall ist. Auch sehr kleine Schädel haben gelegentlich niedrige Occipitalwinkel (*Ac. bavaricum*, vgl. unten).

Schädelform und Stellung des Foramen occipitale. Nicht nur das Hinterhaupt ist an die Lebensweise angepaßt, sondern auch die Proportionen des übrigen Schädels. Während aber der Occipitalkamm auf Grund der Winkel allein keine unmittelbaren Beziehungen zur mittleren Kopfhaltung erkennen ließ, bedingen die letzteren sehr wesent-

lich das, was wir eingangs als mittlere Kopfhaltung bezeichneten und was die Bilder darstellen.

Winkel *po*, der Hinterhaupts-Gaumenwinkel, verhält sich genau umgekehrt wie *o* und *i*, indem er bei den Urwaldformen am kleinsten und bei *simum* am größten ist (s. obenstehende Tabelle und Abb. 13). Auch er ist also, besonders in Parallele zu den Occipitalwinkeln, gut zur Unterscheidung der Wald- und Steppenformen zu verwenden.

Indessen ist *po* nicht eindeutig. Ist es klein, so bildet die Gaumenfläche (und mit ihr der ganze Gesichtsschädel) einen spitzen Winkel zur Hinterhauptsfläche, ohne daß man weiß, ob die Hinterhauptsfläche nach vorn geneigt oder aber die Gaumenfläche nach oben gedreht ist. Setzen wir voraus, daß die Lage des Gesichtsschädels gegenüber dem Hirnschädel bei allen Arten unveränderlich die gleiche, die Lage des Gaumens also konstant sei, so muß allein schon die Vergrößerung des Occipitalkammes zu einer Vergrößerung dieses Winkels führen (vgl. Abb. 1, 2). Doch läßt sich nicht ausschließen, daß bei bestimmten Arten außerdem der Gaumen (und mit ihm der Gesichtsschädel) gegenüber dem Hirnschädel gesenkt ist. Daß dies wirklich gelegentlich vorkommt, kann man mit Hilfe der Winkel *y* und *x* beweisen.

*y* ist der Winkel zwischen der steilen Foramenachse und der Gaumenebene. Auch dieser Winkel ändert ganz gesetzmäßig ab (Abb. 14). Die kleinsten Werte haben *unicornis* und *sondaicus* (71 bzw. 74,5°). Bei ihnen ist also der Gaumen gegen die steile Achse des Foramens — sit venia verbo — so hochgehoben, daß der Winkel spitz ist. Bei *bicornis* bildet er gerade einen Rechten. (*Sumatrensis* folgt erst jetzt mit 95°, während diese Art sich in *o* und *i* eng an die einhörnigen Waldformen anschloß.) *Simum* mit der Mediane 110,5° hat den am meisten „hängenden“ Gaumen. Die Tatsache, daß auch dieser Winkel sich mit Lebensmilieu und Nahrung gleitend ändert, ist nicht zu leugnen (s. obenstehende Tabelle). Seine Änderung kann einmal bedingt sein dadurch, daß der Gaumen (und mit ihm der Gesichtsschädel) gegenüber der Foramenachse bei der Steppenart am meisten „hängt“, bei den Urwaldarten aber „hochgehoben“ zu sein scheint. Es könnte aber auch hier ähnlich wie bei *po* der Fall sein, daß der Gaumen festläge, die Neigung der Foramenachse aber variiere.

Die Entscheidung dieser Frage ermöglicht der Winkel *m*. Er bringt die Foramenachse in Beziehung zu der Ebene der Parietalia. Seine Medianwerte sind: *sondaicus* 67,5°, *unicornis* 65°, *sumatrensis* 58°, *simum* 50°, *bicornis* 47,5°. Es fällt auf, daß diesmal *bicornis* und *simum* sehr nahe stehen. Der größte Unterschied besteht zwischen *sondaicus*

und *bicornis*, er beträgt aber auch nur  $20^\circ$ . Der Winkel m schwankt also an sich nur wenig. Dies bedeutet, daß die Lage des Foramens zum übrigen Hirnschädel, überhaupt die Form des letzteren, nur wenig variiert. Der größte Unterschied der Medianen von y (zwischen *unicornis* und *simum*) beträgt aber  $39,5^\circ$ , dieser Winkel schwankt also viel mehr.

Es ist hier nötig, die Arten im einzelnen zu vergleichen. Wenn die Stellung der Parietalia zum Gaumen bei zwei Arten gleich ist, so muß der Unterschied ihrer beiden m annähernd gleich dem Unterschied ihrer beiden y mit umgekehrtem Vorzeichen sein, d. h. y muß um denselben Betrag zunehmen, um den m abnimmt, oder umgekehrt. Ist dies nicht der Fall, sondern  $\Delta y$  zu groß, so „hängt“ der Gaumen, d. h. der Gesichtsschädel ist gegen den Hirnschädel gedreht.

Zunächst *unicornis* und *sondaicus*:

m, <i>unicornis</i> 65, <i>sondaicus</i> 67,5	$\Delta m = -2,5^\circ$
y, <i>unicornis</i> 71, <i>sondaicus</i> 74,5	$\Delta y = -3,5^\circ$
Summe	$-6,0^\circ$

Verglichen mit *unicornis* „hängt“ der Gaumen von *sondaicus* also um  $6^\circ$ , ein recht unbedeutender Unterschied.

Nun seien *unicornis* und *bicornis* zusammengestellt:

m, <i>unicornis</i> 65, <i>bicornis</i> 47,5	$\Delta m = +17,5^\circ$
y, <i>unicornis</i> 71, <i>bicornis</i> 90	$\Delta y = -19,0^\circ$
Summe	$-1,5^\circ$

Man darf sagen, daß die Schädelgrundform, dargestellt durch die Lage der Parietalia zur Gaumenfläche, bei *unicornis*, *sondaicus* und *bicornis* ähnlich ist.

Anders fällt ein Vergleich von *unicornis* mit *simum* aus:

m, <i>unicornis</i> 65, <i>simum</i> 50	$\Delta m = +15,0^\circ$
y, <i>unicornis</i> 71, <i>simum</i> 110,5	$\Delta y = -39,5^\circ$
Summe	$-24,5^\circ$

Bei *simum* hängt also der Gesichtsteil gegenüber dem Hirnschädel sehr beträchtlich. Dem ähnlichen Bau der Schädel von *unicornis* und *bicornis* entsprechend ergibt der Vergleich von *bicornis* mit *simum* ebenfalls das Hängen des Gesichtsteils der letzteren Art:

m, <i>bicornis</i> 47,5, <i>simum</i> 50	$\Delta m = -2,5^\circ$
y, <i>bicornis</i> 90, <i>simum</i> 110,5.	$\Delta y = -20,5^\circ$
Summe	$-23,0^\circ$

Wenn diese Zahlen richtig interpretiert sind und vorausgesetzt, daß der Winkel des Gaumens zur Ebene der Hornbasen bei allen Arten

ungefähr konstant ist, dann muß der Winkel zwischen den Nasofrontalia und den Parietalia (Winkel n) bei *simum* flacher als bei *bicornis* sein. (Die anderen Arten kommen, weil einhörnig, zum Vergleich nicht in Frage.) Daß die Voraussetzung richtig ist, ergibt die Berechnung des Winkels np, der um  $0^{\circ}$  zu schwanken pflegt, aber keine Besonderheiten bei den verschiedenen Arten zeigt. Daß auch der Schluß richtig ist, erweisen die folgenden Zahlen: n ist bei *simum*  $160,5^{\circ}$  bei *bicornis*  $141^{\circ}$ ,  $\Delta n = 19,5^{\circ}$ . Dieser Wert ist fast gleich der Summe  $\Delta m + \Delta y$  dieser beiden Arten ( $22,5^{\circ}$ ). Hieraus geht mit voller Gewißheit hervor, daß bei *Cer. simum* der gesamte Gesichtsteil des Schädels im Vergleich mit den anderen Arten um etwa  $20^{\circ}$  nach unten gedreht ist. Da hierdurch der Mund dem Boden genähert ist, liegt offenbar auch hierin eine Anpassung an das Grasfressen.

Nach Klärung dieser etwas komplizierten Verhältnisse ist nunmehr die Bedeutung des Winkels m leicht verständlich. Er gibt uns die Stellung des Gesamtschädel zum Foramen occipitale an. Nehmen wir die Halswirbelsäule als Bezugsgrade und setzen wir voraus, daß die Foramenachse in festem Winkel zu ihr steht (hierzu sind wir berechtigt), so ergibt sich:

Bei den Waldtieren *unicornis* und *sondaicus* ist m  $65—67,5^{\circ}$ , bei *bicornis* und dem Steppentier *simum* nur  $47,5—50^{\circ}$ . Der Gesamtschädel hängt also bei letzteren beiden steiler an der Wirbelsäule. Dieser Befund stimmt mit unserer Feststellung der mittleren Kopfhaltung gut überein und gibt ihr eine anatomische Begründung.

Es bleibt endlich noch übrig, eine Beziehung zwischen der Entwicklung des Occipitalkammes (o) und der Schädelhaltung usw. (y und m) herzustellen. Sie war uns schon durch po gegeben, noch einfacher aber durch po-y, bzw. m-o (= Winkel x). x ist bei allen lebenden Arten in der Mediane fast gleich. Die Medianen sind: *unicornis* —  $17,5$ , *simum* —  $21$ , *bicornis* —  $21,5$ , *sondaicus* —  $27$ , *sumatrensis* —  $28$ , schwanken mithin um nur  $10^{\circ}$ . Die Verbindungsline der Mitte des Occipitalkammes mit dem oberen Punkt des Foramens schließt mit der Foramenachse also einen ziemlich konstanten Winkel ein ( $22—23^{\circ}$ ). Je größer der Kamm, je kleiner also o, um so mehr dreht sich das System der beiden x einschließenden Linien um das Opisthion. Der Kamm kann aber seitlich weit über das Opisthoecranion hinausreichen, wodurch die große Excavatio entsteht.

Anhangsweise seien einige Winkel genannt, die ebenfalls gemessen und berechnet wurden, sich aber als weniger wichtig erwiesen. Vielleicht können sie unter anderen Gesichtspunkten Bedeutung erlangen.

Winkel n, zwischen Parietalia und Nasofrontalia, wurde schon oben erwähnt. Er schwankt wenig, von  $140\text{--}160^\circ$  und ist bei *simum* am flachsten.

Winkel np vergleicht die Hornbasen mit der Gaumenebene. Er kann praktisch nicht gemessen werden, lässt sich aber leicht berechnen:

Winkel np bei	Stück	min	q1	med	q3	max
<i>bicornis</i>	(35)	-2	+1	+3	+5	+12
<i>simum</i>	(7)	0	-	+4	-	+11
<i>sumatrensis</i>	(4)	-3	-	+1	-	+11
<i>etruscus</i> .	(6)	-5	-	+3,5	-	+20
<i>merckii</i>	(2)	-1	-	-	-	+ 7
<i>antiquitatis</i>	(17)	-12	-1,5	+2	+6,5	+37

Im Mittel ist also die Tangente an die Hornbasen der Gaumenebene parallel. Dies gilt für alle zweihörnigen Arten. Vereinzelt kommen stärkere individuelle Abweicher vor.

Winkel p gibt die Höhe des Foramen occipitale über dem hinteren Endpunkt des Gaumens in Winkelmaß an. Er leidet bei fossilen Schädeln stark unter gelegentlicher Verdrückung. Er schwankt wenig, von  $25,5^\circ$  bei *simum* bis  $34^\circ$  bei *unicornis* und drückt undeutlich die relative Höhe der Schädel aus. Offenbar steht er mit der Drehung des Gesichtsschädels gegen den Hirnschädel in Zusammenhang, indem der Gaumenendpunkt durch eine derartige Drehung nach oben verschoben wird. So lässt sich wenigstens die auffallende Übereinstimmung von *unicornis* (34), *sondaicus* (33) und *bicornis* (32) einerseits und *simum* (25,5) und *antiquitatis* (24,5) andererseits erklären. Die drei untersuchten Arten der Gattung *Dicerorhinus* haben alle die Mediane  $27^\circ$  (*sumatrensis*, *etruscus*, *merckii*). Diese Konstanz und Gesetzmäßigkeit trotz geringer Individuenzahl verdient eine genauere Untersuchung. Der Winkel p wird vielleicht für die Trennung tertiärer Gattungen Bedeutung haben können (z. B. der Aceratherien).

### Zusammenfassung.

An den erwachsenen Schädeln rezenter Arten ergab sich:

1. Der Occipitalkamm (dargestellt durch Winkel o, Abb. 1, 2) ist am stärksten entwickelt und am stärksten nach hinten gezogen bei dem Grasfresser *simum*. Er ist um so größer, je häufiger und andauernder die an ihm inserierenden Nackenmuskeln auf Zug beansprucht werden, da hierdurch der Ansatz von Faserknochen in der Anwachszone der Sehne der Muskeln veranlaßt wird. Bei den Urwaldformen *sondaicus* und *unicornis* ist der Kamm daher am schwächsten, denn die Nahrungsaufnahme stellt bei ihnen die geringsten Zugbeanspruchungen an die Nackenmuskeln.

2. Die wichtigsten Nackenmuskeln, die Splenii, sind normalerweise nicht über dem Nackenband miteinander verwachsen. Hier kann also

kein Knochenansatz stattfinden, und so erscheinen die Seiten der oberen Linea nuchae superior flügelartig nach hinten gezogen. Es entsteht eine mediane Excavatio im Occipitalkamm. Sie ist am größten bei dem Steppentier *simum*, dessen Nackenmuskeln beim Grasweiden am stärksten auf Zug beansprucht werden.

3. Die „mittlere Kopfhaltung“, die die Tiere bei freier Gangart oder bei teilnahmslosem Stand einnehmen, ist je nach Lebensmilieu und Hauptnahrung verschieden. Die Urwaldarten tragen den Kopf wagerecht, die Waldsteppenart *bicornis* mehr gesenkt und die reine Steppenform *simum* am stärksten gesenkt.

4. Der Winkel zwischen Hinterhaupt und Gaumen (po) ist bei den Urwaldformen am kleinsten, bei *simum* am größten. Auch er ändert parallel mit der Lebensweise ab, ist jedoch von der Entwicklung des Kamms und von der Lage des Gaumens abhängig und daher nicht eindeutig zu interpretieren.

5. Die steile Achse des Foramen occipitale schließt mit der Gaumenebene bei *unicornis* und *sondaicus* einen kleineren Winkel ein als bei *bicornis* und besonders bei *simum* (Winkel y). Je mehr die Arten die offene Landschaft lieben, um so mehr „hängt“ der Gaumen gegen die steile Foramenachse nach abwärts.

Es fragt sich dabei aber, ob der ganze Schädel als Einheit gegen die Foramenachse (und damit die Wirbelsäule) verschiedene Stellungen einnimmt, oder ob nur der Gesichtsteil des Schädels gegen den Hirnschädel und das Foramen nach abwärts gedreht ist. Das erste ist bei *unicornis*, *sondaicus* und *bicornis*, das letztere bei *simum* der Fall. Bei *simum* hängt also nicht nur der Schädel, sondern dieser ist in seinen Proportionen besonders gestreckt. Das ist eine besondere Anpassung an das Fressen von Gras; der Schädel ist sozusagen der Nahrung entgegengestreckt.

Der Gesamtschädel wird bei *unicornis* und *sondaicus* hochgetragen, weil die steile Foramenachse mit der Längserstreckung des Schädels einen relativ spitzen Winkel einschließt. Bei *bicornis* und *simum* ist der Winkel y stumpfer, die Foramenachse steht schräger zum Schädel, d. h. der Schädel hängt mehr nach abwärts. Dies ist die Ursache für die verschiedene „mittlere Kopfhaltung“

Hiernach kann kein Zweifel bestehen, daß die rezenten Nashörner (*sumatrensis* ausgenommen) eine Anpassungsreihe an das Leben in der freien Grassteppe, ausgehend vom Urwald, darstellen, obwohl sie aus zwei verschiedenen Stammreihen hervorgegangen sind. Dies berechtigt uns, auf Grund der als Indizes dienenden Winkel Rückschlüsse auf die

Lebensweise der fossilen Nashörner zu machen. Da mehrere Winkel zur Verfügung stehen, deren Bedeutung uns bekannt ist, erreichen die Rückschlüsse einen hohen Grad von Sicherheit, wenn eine Anzahl Winkel sich der Vergleichsreihe der rezenten Arten einfügen. Darüber hinaus können aber auch einzelne Abweicher auf ihre Bedeutung studiert werden.

### Die ontogenetische Entwicklung von *Diceros bicornis*.

Das besonders reiche Material von *Dic. bicornis* in den verschiedenen Museen (vor allem im Berliner Zoolog. Museum) ermöglichte es, alle Altersstadien dieser Art vom Fötus aufwärts zu untersuchen. Ich konnte eine nach der Schädellänge steigende Reihe von ungefähren Altersstufen zusammenstellen, die auf Messungen an 15 Individuen beruht. (Diese Tiere sind selbstverständlich nicht in die oben mitgeteilten Reihen der erwachsenen Individuen aufgenommen.) Infolge individueller Variation schwanken die Werte dieser Altersreihen beträchtlich, dennoch aber zeigen sie deutlich das gesetzmäßige Verhalten der Winkel mit zunehmendem Alter (Abb. 16, 17, 18). Wie sich die Winkel mit dem Alter ändern, ist wichtig zu wissen, um den Einfluß des individuellen Alters auf die Variation einschätzen zu können und seine mögliche Bedeutung bei den Fossilien richtig zu beurteilen. Endlich können sich Gesichtspunkte für den Vergleich der Ontogenese mit der Phylogeneze ergeben.

Tabelle der Jungtiere:

1	=	13	16,5	22	24	24,5	27	28	30	42,5	45	49	52	55	56	60
o =	109	105	104	101	79	103	105	95	85	94	80	73	84	75	71	
i =	109	105	104	101	79	107	105	95	92	94	80	75	84	79	76	
n =	180	191	180	180	172	172	163	146	134	136	147	138	142	141	149	
po =	77	71	62	68	61	49	47	49	54	52	65	61	62	63	69	
y =	90	96	81	98	86	90	76	82	94	83	86	93	100	101	85	
m =	93	83	69	69	78	63	79	60	44	61	60	47	42	36	55	
x =	-16	-22	-35	-32	-1	-40	-26	-35	-41	-33	-20	-26	-42	-29	-16	

(Das erste Individuum, 13 cm Schädellänge, ist ein Fötus, das dritte und das fünfte (22 und 24,5 cm) sind als Neonaten bezeichnet.)

Der Occipitalkamm fehlt beim Fötus und bei Neugeborenen völlig. Die Winkel zwischen den Parietalia und den Occipitalia (o und i, Abb. 16) sind zunächst sehr groß, über  $100^{\circ}$  und nähern sich erst bei mehr als 50 cm Schädellänge dem Mittelwert der Erwachsenen ( $o = 70^{\circ}$ ,  $i = 72^{\circ}$ ). Der Kamm wächst also im Laufe der individuellen Entwick-

lung und nimmt erst ziemlich spät seine endgültige Gestalt an. Dieses Ergebnis steht vollkommen mit unserer funktionellen Deutung des Kammes im Einklang. Er ist ein Formelement des Schädels, das sich bei jedem Individuum unter dem Einfluß der Funktion neu bildet. Wenn auch jedes Tier die Disposition zur Ausbildung eines Kammes ererbt hat, so wird doch seine Form sehr wesentlich durch funktionelle Einflüsse bestimmt. Insofern ist also die Gestalt des Occipitalkammes noch nicht erblich fixiert. Sie müßte daher lebhafter phänotypischer Variation unterliegen. Ein strenger Nachweis einer solchen ist allerdings schwer zu erbringen, da die Nashörner dem Experiment nicht zugänglich sind. Doch lassen vielleicht die längere Zeit in Zoologischen Gärten gehaltenen, vor allem die aufgezogenen Tiere Schlüsse zu. Leider findet man in den Sammlungen nur ausnahmsweise einen Vermerk über die Gefangenhaltung eines Tieres. Sicherlich haben mir viel mehr gefangen gehaltene Individuen vorgelegen als die zwei *unicornis* und ein *bicornis*, die ich hier anführen kann.

Der erste der beiden Schädel liegt im Senckenberg-Museum und trägt den Vermerk „vom Zool. Garten 1909“, er stammt von einem adulten Weibchen, der M3 ist gut abgekaut. Winkel o ist an ihm am kleinsten von allen gemessenen *unicornis*-Schädeln ( $73^\circ$ ), und die Excavatio occipitalis hat den größten überhaupt bei *unicornis* gemessenen Wert (2,8 cm). Der Kamm ist bei diesem Tier also stärker als bei allen Artgenossen entwickelt. Das stimmt mit der aus unseren Schlüssen abzuleitenden Forderung aufs beste überein, daß bei einer Waldform, die in der Gefangenschaft an das am Boden befindliche Trogfutter und Heu gewöhnt wird, infolge abnormer Zugbeanspruchung der Nackenmuskeln der Kamm besonders stark werden muß.

Das zweite Stück liegt in der Naturaliensammlung Stuttgart (Inv. 1313). Es stammt aus der Menagerie Calcutta und ist ein erwachsenes Weibchen mit mäßig angekautem M3. Es zeigt im Gegensatz zu dem erst erwähnten Tier keine durch die Gefangenschaft hervorgerufenen Besonderheiten. Winkel o liegt nur wenig unter dem Mittel ( $80^\circ$ ), und st ist mit 0,9 cm ausgesprochen schwach. Ob naturgemäßere Ernährung in der Gefangenschaft oder nur kurz dauernde Gefangenhaltung die Ursache hiervon sind, läßt sich nicht mehr entscheiden. Das dritte Stück ist ein Weibchen von *bicornis* (Zool. Staatssammlg. München, Inv. 1917/91, Abessinien), dessen M3 gerade im Durchbruch ist. Die Winkel o und i haben auch bei ihm die kleinsten Werte der ganzen Art ( $o = 57^\circ$ ,  $i = 59^\circ$ ). Auch in diesem Falle hat also die Nahrungsaufnahme vom Boden eine Verstärkung des Kammes zur Folge gehabt. Es

kann kaum ein Zufall sein, daß von den 3 mir bekannten Tieren aus Zoologischen Gärten 2 die stärksten Occipitalkämme ihrer Art aufweisen. Auf jeden Fall aber wäre es wichtig, noch mehr Schädel gefangen gehaltener Nashörner kennenzulernen.

Kehren wir nunmehr zur Ontogenese von *Dic. bicornis* zurück. Der Winkel zwischen den Nasofrontalia und den Parietalia (n) ist bei den jüngsten Tieren gewöhnlich  $180^{\circ}$  (Abb. 17). Mit zunehmendem Alter verkleinert er sich, nähert sich aber schon bei 30 cm Schädellänge der Mediane der Erwachsenen ( $141^{\circ}$ ). Das Kleinerwerden des Winkels beruht darauf, daß mit dem Wachsen des Occipitalkamms die Parietalia nach hinten oben gezogen werden, bzw. sich in dieser Richtung stärker entwickeln. Zusätzlich kann noch mitspielen, daß die Hornbasen, besonders die nasale, sich vergrößern. Die Änderung von n mit dem Alter ist also nicht primär funktionell bedingt, sondern eine Folge der Änderung anderer Elemente.

Ähnlich verhält es sich mit dem Winkel po. Wir haben oben festgestellt, daß er von der Stellung des Gaumens und von der Entwicklung des Occipitalkamms abhängig ist. Es darf vorausgeschickt werden, daß sich im Laufe der Ontogenese von *Dic. bicornis* die Gaumenstellung nicht nachweislich ändert. Um so merkwürdiger ist die Umkehr, die po mit zunehmender Schädelgröße erleidet (Abb. 18). Je mehr der Occipitalkamm wächst, um so größer sollte auch po werden. Statt dessen wird po aber zunächst immer kleiner und erreicht bei 28 cm Schädellänge ein Minimum, um erst von hier ab normal zu steigen. Diese Komplikation klärt sich aber einfach auf. Der Kamm beginnt nämlich erst ab 30 cm Schädellänge intensiver zu wachsen (Abb. 16). Vorher entwickelt sich jedoch die Condylenregion, die beim Neugeborenen noch sehr zurückgeblieben ist. Dadurch wird der Scheitelpunkt von po auf der Verlängerung der Gaumenebene nach rückwärts verschoben und der Winkel wird zunächst spitzer, bis aus dem eben erwähnten Grunde die Umkehr erfolgt.

Vom Entwicklungsgrade des Kammes ist auch Winkel m abhängig. Je mehr der Kamm sich nach hinten oben vergrößert, um so spitzer wird der Winkel zwischen der steilen Foramenachse und den Parietalia.

Am interessantesten ist aber vielleicht Winkel y, denn er ändert sich nicht mit dem körperlichen Wachstum. Die Neigung der Gaumenebene gegen die steile Foramenachse ist immer dieselbe (arithm. Mittel der Kinderreihe  $89^{\circ}$ , der Erwachsenen  $90^{\circ}!$ ). Bei der Art *bicornis* ist also dieser für die Lebensweise so wichtige Winkel erblich fixiert, und es wäre wertvoll zu wissen, ob er es auch bei den anderen Arten ist.

Leider stand mir von keiner anderen Art eine Reihe junger Tiere zur Verfügung. Doch läßt sich wenigstens für die in diesem Zusammenhang wichtigste Art, *Cer. simum*, Sicheres aussagen. HELLER veröffentlichte zwei Fotos von *simum*-Kälbern, von denen ich das mit dem jüngeren Tier hier wiederbringe (Abb. 8). Beide Kälber halten den Kopf so stark geneigt, wie es die mittlere Kopfhaltung der Erwachsenen erfordert. Man erkennt ferner, daß der Hals nicht gesenkt ist, so daß die Abwärtsneigung des Gesichtsschädels auch bei ihnen nur auf der besonderen Größe des Winkels  $\gamma$  beruhen kann. Schätzen wir ihn im Vergleich mit erwachsenen Individuen, so ergibt sich, daß er bei den Jungtieren ungefähr so groß wie bei den Erwachsenen ist. Dagegen entwickelt sich der Occipitalquerkamm auch bei *simum* erst im Laufe des Heranwachsens. HELLER schreibt: „In the nursing young the skull shows no occipital prolongation beyond the condyles, being at this age practically like *Diceros* in this regard.“ Für *simum* gilt also das gleiche wie für *bicornis*, daß nämlich der Kamm sich erst postembryonal unter dem Einfluß der Funktion entwickelt, während der Winkel zwischen Foramenachse und Gaumenebene von Anbeginn konstant ist.

**Zusammenfassung.** Von der Waldsteppenart *bicornis* gelang es mir, nach steigender Schädlänge eine ontogenetische Reihe aus 15 Individuen vom Fötus bis zum erwachsenen Tier zusammenzustellen. Die Winkelmessungen hatten folgende Ergebnisse (Abb. 16—18):

- Der Occipitalquerkamm wächst erst im Laufe der individuellen Entwicklung, offenbar unter dem bestimmenden Einfluß der Funktion (Zugbeanspruchung der Nackenmuskeln). Dieses Merkmal des erwachsenen Schädels ist also stark funktionell beeinflußt und nicht erblich fixiert.

- Der Winkel zwischen Gesichtsschädel und Hirnschädel ist von erster Jugend an konstant. Obwohl auch er bei den Arten je nach der Lebensweise verschieden ist, scheint er bereits erblich fixiert zu sein.

## Die fossilen Nashörner.

Wenn nunmehr die an den rezenten Nashörnern gewonnenen Ergebnisse auf die fossilen übertragen werden sollen, sind einige Vorbermerkungen am Platze. Die Seltenheit vollständiger fossiler Schädel zwang mich, auch Teile von Schädeln in die Tabellen aufzunehmen, wenn sie wenigstens einen der Winkel messen ließen. So war mehrfach nur der Hirnschädel erhalten, der wenigstens die Messung von  $\alpha$ ,  $\beta$  und  $\gamma$  erlaubte. Sehr unangenehm war es, wenn die Gelenkhöcker fehlten und das Foramen occipitale verletzt war (was gelegentlich sogar

an sonst tadellosen Schädeln vorkam), da dann auf alle Winkel außer n und i verzichtet werden mußte.

Die Schädel wurden sorgfältig auf Verdrückung untersucht und dabei alle nennenswert deformierten Exemplare ausgeschieden. Auch hierdurch gingen manche sonst gut erhaltenen Stücke für meine Untersuchung verloren.

So ist es verständlich, daß die Reihen, die ich von den fossilen Arten gewinnen konnte, in einigen Fällen so klein sind, daß sie sich nicht mehr variationsstatistisch in strengem Sinne auswerten lassen. Immerhin ermöglichen aber schon ganz wenige Zahlenwerte, die Tendenz der Winkel und damit der Kopfform zu erkennen. Wenn auch die Mittelwerte sich verschieben werden, wenn später größeres Material vorliegt, so kann sich das Verhältnis zu den Nachbararten doch nicht mehr grundsätzlich ändern. In diesem Sinne sind bei den spärlich belegten Arten die Mittelwerte und die „Quartilkurven“ als rohe Annäherung zu verstehen.

Eine Ausnahme macht *Tichorhinus antiquitatis*. Von diesem konnte ich bisher 41 Exemplare messen, mehr also als von allen rezenten und fossilen Arten außer *bicornis*. Daher werden die gewonnenen Mittelwerte dieser Art den wahren bereits sehr nahe sein.

Von den tertiären Arten lag mir nur wenig für meine Zwecke brauchbares Material vor (vgl. unten). So schön die Stücke oft für gewöhnliche systematische Untersuchungen geeignet sein mochten, so wenig genügten sie den Ansprüchen an Erhaltung der Form, Vollständigkeit und Zugänglichkeit der Meßpunkte. Die Schädel der diluvialen Arten waren in jeder Beziehung besser erhalten, und sie interessieren hier auch am meisten in Hinblick auf die großen Klimaschwankungen des Eiszeitalters.

### Die diluvialen Nashörner.

a) Die Gruppe *etruscus-merckii*. Zu dieser Gruppe diluvialer Nashörner stelle ich außer *Dicerorhinus etruscus* und *merckii* auch *D'us hemitoechus*, indem ich mich Wüst anschließe. Über die strenge Definition der drei Arten ist das letzte Wort noch nicht gesprochen, doch darf ihre Trennbarkeit nicht mehr angezweifelt werden. Von den beiden ersten Arten lagen mir eine Reihe gut erhaltener und sicher bestimmter Schädel vor, von *hemitoechus* dagegen kein einziger. Doch glaube ich zu letzterer Art aus gleich zu erwähnenden Gründen wenigstens je einen Schädel aus München und aus Basel stellen zu dürfen.

Von dem oberpliozänen bis altdiluvialen *D'us etruscus* weiß man aus den Fundumständen, daß es nicht im glazialen Klima lebte. Die 18 Schädel und Schädelstücke, die mir zur Verfügung standen, ergaben folgende Mittelwerte:

## DIE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN SCHÄDELFORM UND LEBENSWEISE USW. 49

	min	q1	med	q3	max	Stück	A. Mittel	med von <i>bicornis</i>
l	57	61,5	<b>66</b>	70,5	72	12	—	—
st	0	1,1	<b>1,6</b>	2,0	2,6	17	1,5	1,1
o	63	70	<b>73</b>	78	83	14	74	70
i	63	70	<b>73</b>	78	83	14	74	71
n	142	145,5	<b>149</b>	154	157	12	150	141
p	25	—	<b>27</b>	—	31	3	28	32
po	66	—	<b>71</b>	—	90	7	74	67
y	80	—	<b>98,5</b>	—	107	6	96	90
m	34	43,5	<b>46</b>	55	70	8	49	47,5
x	-40	-30	<b>-26,5</b>	-22	-12	8	-26	-21,5

Nach der ausführlichen Analyse der Winkel der rezenten Arten brauchen diese Zahlen nicht mehr im einzelnen erläutert zu werden. Die Übereinstimmung von *etruscus* mit *bicornis*, dessen Medianen der Tabelle zum Vergleich angefügt sind, ist so vollständig, daß wir daraus schließen dürfen, daß *etruscus* nicht nur in der Kopfform und der Kopfhaltung dem afrikanischen *bicornis* ähnlich gewesen ist, sondern daß es auch eine ähnliche Lebensweise wie dieses geführt hat. Auch *etruscus* war ein Tier der Buschsteppe und in seiner Lebensweise wenig spezialisiert. Sonst hätte der Occipitalkamm eine andere Form gehabt und die Lage des Gesichtsschädel zum Hirnschädel wäre eine andere gewesen.

Das MERCK'sche Nashorn<sup>1)</sup> ist als bezeichnendes Interglazialtier bekannt. Die Messungen an einer leider nur kleinen Zahl von Schädeln dieser Art(6) ergaben, daß ihre Kopfform vollständig mit der von *D'us etruscus* und *Dic. bicornis* übereinstimmt:

	min	med	max	Stück	A. Mittel
l	63	<b>67</b>	74	3	—
st	1,0	<b>1,1</b>	1,4	5	1,2
o	70	<b>77,5</b>	83	4	77
	68	<b>76</b>	83	5	75
n	147	<b>152</b>	155	3	151
p	21	<b>27</b>	28	4	26
po .	67	<b>67</b>	72	3	69
y	82	<b>95,5</b>	109	4	95,5
m	41	<b>55</b>	66	5	54
x	-42	<b>-17,5</b>	-13	4	-22,5

<sup>1)</sup> Nach den geltenden Nomenklaturalregeln müßte *D'us merckii* JÄGER 1841 eigentlich *D'us kirchbergensis* JÄGER 1839 heißen! Vgl. SCHRÖDER 1903, S. 78—80.

Das Lebensmilieu von *merckii* muß demnach dasselbe wie das von *etruscus* und *bicornis* gewesen sein. Freilich darf man nicht einfach den Biotop des rezenten *bicornis* auf die interglazialen Arten übertragen. Die Buschsteppe im feucht-gemäßigten Klima des interglazialen Europa dürfte weniger dem afrikanischen Scrub, als vielmehr jener Waldsteppe ähnlich gewesen sein, die in Südosteuropa im Übergangsgebiete des Waldes zur Steppe vor der Kultivierung bestanden hat. In einem solchen Gebiet stand den Nashörnern im Sommer reichlich Gebüsch als Nahrung zur Verfügung, während sie im Winter vielleicht neben Nadelhölzern auch Gras weideten. Ein solcher jahreszeitlicher Nahrungswechsel der Buschsteppen-Dicerorhini des winterkalten Klimas würde es leicht verständlich machen, daß aus ihnen zweimal Formen des glazialen Steppenklimas hervorgegangen sind: schon an der Wende des Tertiärs spaltete sich die Gattung *Tichorhinus* ab, erst im Laufe des Diluviums *D'us hemitoechus*.

Dagegen ist es sehr unwahrscheinlich, daß in Zonen mit winterkaltem Klima, wo im Herbst die Büsche regelmäßig das Laub verlieren, einseitig dem Walde angepaßte Nashörner entstehen. Der Laubwald konnte ihnen in der schlechten Jahreszeit keine ausreichende Nahrung bieten, und die Nadelhölzer sind im europäischen Urwald normalerweise hochwüchsige. Als ausschließliche Nahrung kamen sie also nicht in Frage. So wird es auch vom Gesichtspunkte des Biotops aus verständlich, daß die Nashörner des europäischen gemäßigten Klimas in Nahrung und Schädelform unspezialisierte Typen sind.

Für den Übergang einer Buschwaldform zur Grassteppe bestanden jedoch keine Schwierigkeiten, am wenigsten im kontinentalen Osteuropa und in Asien. Dort scheint auch *hemitoechus* entstanden zu sein. Es benutzte die im Laufe des Diluviums mehrfach gebotene Gelegenheit, in glazialen und interglazialen Steppenphasen in das sonst waldreiche Mitteleuropa vorzudringen.

Die Artberechtigung von *D'us hemitoechus* FALC. hat WÜST (1922) ausführlich begründet. Nach ihm ist es aus *D'us etruscus* hervorgegangen und stellt auch nach seiner, wesentlich auf der Dentition beruhenden Auffassung eine Anpassung an das Leben auf freier Steppe dar. Die Kopfform von *hemitoechus* charakterisiert Wüst als „extrem langschädelig durch Vorragen des Occipitalkammes wie Verlängerung des Schnauzen- teiles“ Von bekannten Schädeln stellt Wüst den von BRANDT aus Irkutsk als *merckii* beschriebenen hierher, der in Form und Winkeln (soweit diese aus den Abbildungen ersichtlich) mit typischen *antiquitatis* übereinstimmt. Auf meinen Reisen begegneten mir zwei Schädel, die

ich in meinen Aufzeichnungen zu *hemitoechus* stellte, noch bevor ich mich mit der *hemitoechus*-Frage eingehender befaßt hatte. Sie haben folgende Maße:

1. Sammlung Basel Nr. 83 (Gips)		2. Staatssammlung München 1899 II, 15a a. d. Rhein b. Worms, diluvial
Fundort Italien, postplioz.		
l	—	76 cm
st.	0	0
o	54	48
i	54	48
n	143	147
p	—	—
po	—	—
y	—	—
m.	—	62
x	—	+14

Hornstuhlbreite 18 cm

Der Basler Schädel (Gipsabguß) erinnert sehr an *antiquitatis*, jedoch ist nur die halbe Nasenscheidewand verknöchert. Parietalbeule groß. Kamm ohne Excavatio und am Opisthocranion stark konvex. Dies ist eine auch bei *antiquitatis* vereinzelt zu beobachtende Abnormität. Gebiß fehlt. Adult, Nähte verwachsen. Fundort Maspino bei Arezzo.

Die Scheidewand des Münchner Schädels reicht ebenfalls nur bis zur Mitte der Nasenöffnungen, obwohl das Tier offenbar erwachsen war. Der Oberkiefer fehlt auch hier. Parietalbeule vorhanden, Excavatio fehlt. In der Sammlung ist dieses Stück als *merckii* bezeichnet.

Es besteht zwischen diesen beiden Schädeln und allen mir bekannten Schädeln von *merckii* und *etruscus* ein so tiefgreifender Formunterschied, dagegen eine so gute Übereinstimmung mit dem Irkutzker *hemitoechus*-Schädel, daß man über ihre Zugehörigkeit kaum im Zweifel sein kann. Der letzte Beweis ist leider wegen des Mangels der Zähne nicht zu erbringen. Die Zahlen für o, also für die Rückwärtserstreckung des Occipitalkammes, fügen sich den Ergebnissen Wüst's vollständig ein. Es wäre eine lohnende Aufgabe, die Trennung der drei Arten *hemitoechus*, *merckii* und *etruscus* an Hand reicherer Schädelmaterials, besonders unter Berücksichtigung des englischen, das in dieser Frage schon immer eine große Rolle spielt, weiter auszubauen. Um für spätere Revisionen eine Grundlage zu bieten, führe ich nachstehend noch die Schädel von *merckii* und *etruscus* an, die mir vorgelegen haben (Fundort, in Klammern Sammlung, Stückzahl, Inventarnummern).

*Merckii*: Mosbacher Sand (Mainz 2; Frankfurt 1; Berlin L.-A. 1), Steinheim (Stuttgart 1), Daxlanden (Karlsruhe 1 Nr. 3128).

*Etruscus*: Val d'Arno plioz. (München 1), Brueciatieri plioz. (Basel 1 Nr. 210), Senèze plioz. (Basel 5 Nr. 561, 1703, 791, 743, 753), Mosbacher Sand dil. (Mainz 3 Nr. 1928/290, 1928/291, ohne Nr.; Darmstadt 2), Bammental dil. (Stuttgart 1), Mauer (Heidelberg 3, Mannheim 1, Darmstadt 1).

Zusammenfassung. Die Gattung *Dicerorhinus* entwickelte im Diluvium Europas drei Formen, von denen *etruscus* und *merckii* Tiere der Buschsteppe waren, während das von *etruscus* abstammende *hemitoechus* ein Steppentier und (infolge Konvergenz) in jeder Beziehung dem *antiquitatis* ähnlich war. Die ersten beiden trugen den Kopf mäßig geneigt, *hemitoechus* stark geneigt.

b) *Tichorhinus antiquitatis* BLUM. Mit Ausnahme von *Elasmotherium* haben während des Diluviums nur dicerorhine Nashörner in Europa gelebt. Mangels Material kann das zweifellos sehr interessante *Elasmotherium* hier nicht behandelt werden, und so bleibt nur noch *T. antiquitatis*, das wollhaarige Nashorn (Abb. 19—22), zu besprechen, das durch seine nähere Verwandtschaft mit der *etruscus*-Gruppe besonderes Interesse erweckt. Es stammt allerdings nicht von dieser ab, vielmehr muß man in ihm einen besonderen Anpassungstyp der Dicerorhinae an das Steppenleben erblicken, der wohl in Asien entstanden ist (ausgehend von *T. platyrhinus* FALC., vgl. unten) und erst im mittleren Diluvium Europas erscheint, nachdem er sich bereits dem glazialen Steppen- und Tundraklima angepaßt hatte.

Über das Lebensmilieu von *T. antiquitatis* weiß man auf Grund der geologischen Fundumstände schon recht gut Bescheid. Der Schluß vom Lebensmilieu auf die Nahrung (Gras und Tundrapflanzen) ist schon vielfach gezogen worden. In neuerer Zeit trat aber HILZHEIMER entschieden gegen diese Auffassung auf. Er nahm an, das wollhaarige Nashorn habe eine ähnliche Lebensweise wie der Elch geführt. Die Entscheidung, ob HILZHEIMER recht hat oder ob die alte Auffassung der Wahrheit entspricht, läßt sich ohne Schwierigkeiten mit Hilfe der in dieser Arbeit beschriebenen Meßmethoden fällen.

HILZHEIMER (1924) verglich Wirbelsäule, Widerrist und Nackenbuckel von *simum* mit *antiquitatis* und kam im Gegensatz zu HOYER zu dem Schluß, „die normale Haltung des Rh. antiquitatis sei die mit gesenktem Kopf gewesen“ Dies bestätigen unsere Winkel, allerdings, wie wir nachher sehen werden, in einem vom HILZHEIMER'schen abweichenden Sinne.

Winkel o (Abb. 12) hat mit  $54^\circ$  die kleinste Mediane aller untersuchten Arten und liegt nicht weniger als  $10^\circ$  unter *simum*. Sehr wichtig ist dabei, worauf schon HILZHEIMER hinweist, daß die *Excavatio occipitalis*

## DIE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN SCHÄDELFORM UND LEBENSWEISE USW. 53

	min	q1	med	q3	max	Stück	A. Mittel
l	54	66	70	72,5	78	29	—
st	0	0	0	0	1,4	32	0,1
o	42	50	54	57	65	35	53
	42	50,5	54	57	65	37	54
n	143	150	154	157,5	163	29	154
p	18	22,5	24,5	28	31	18	25
po	80	96	98	106	117	19	100
y	83	89	95	99	107	19	95
m	40	49	53	62	80	34	55
x	—14	—6	—1,5	+9	+27	32	+1

normalerweise fehlt und daß hierin der Hauptunterschied gegenüber *simum* liegt. Der kleine Occipitalwinkel beweist, daß der Kopf tatsächlich sehr geneigt getragen wurde. In Übereinstimmung hiermit hat po die größte aller Medianen und übertrifft *simum* ebenfalls um 10° (Abb. 13). Die kolossale Entwicklung des Occipitalkammes ist denn auch eins der besten Kennzeichen der Art.

Was müssen wir aus der starken Entwicklung des Kammes folgern? Das für alle rezenten Arten geltende Gesetz, daß der Kamm um so stärker ist, je mehr die Nackenmuskeln auf Zug beansprucht werden, gilt auch für unsere Art, und es muß das Fehlen der Excavatio mit besonders starker Zugbeanspruchung zusammenhängen. Offenbar inserierten bei *antiquitatis* im Gegensatz zu allen anderen Arten auch median an der Linea nuchae superior Muskeln. Ich neige zu der Annahme, daß die beiden Splenii so entwickelt waren, daß sie sich über dem Nacken wenigstens mit den Aponeurosen vereinigten (solches kommt nach LECHE gelegentlich vor). Doch wäre es auch nicht ausgeschlossen, daß der Trapezius oder ein anderer der sonst nur am Nackenband inserierenden Muskeln sich an dem Tragen des Kopfes beteiligte und median am Occipitalkamm angewachsen war. Es würde sich sehr lohnen, an einem späteren Leichenfund einmal die Halsmuskeln zu präparieren, um diese Frage zu lösen. Doch wie das Ergebnis auch im einzelnen wäre, sicher ist schon jetzt, daß das Fehlen der Excavatio bei *antiquitatis* mit ganz besonders hoher Zugbeanspruchung der Nackenmuskeln zusammenhängt.

Man möchte nun hieraus den Schluß ziehen, daß auch y Extremwerte hat. Dies ist überraschenderweise nicht der Fall, denn mit 95° steht *antiquitatis* durchaus in der Mitte, zusammen mit *bicornis*, *sumatrensis* (ebenfalls 95°, nächster rezenter Verwandter!), *merckii*, *etruscus* (Abb. 14). Während also der Occipitalkamm einer extremen Schräglage

haltung des Kopfes angepaßt ist, ist keine extreme Verschiebung des Gesichtsschädels gegenüber der steilen Foramenachse eingetreten. Das ist sehr auffallend.

Dennoch „hängt“ der Gaumen etwas gegenüber dem Hirnschädel, wenn wir die Parietalfläche als Bezugsbasis nehmen, wie es oben bei den rezenten Arten geschah. Vergleichen wir zunächst *bicornis* und *antiquitatis* (Abb. 11):

m, Unterschied <i>bicornis</i>	(47,5)	gegen <i>antiqu.</i>	(53,0)	$\Delta m = - 5,5^{\circ}$
y,	(90,0)		(95,0)	$\Delta y = - 5,0^{\circ}$
				Summe $-10,5^{\circ}$

Im Vergleich zu *bicornis* hängt also der Gaumen von *antiquitatis* um  $10,5^{\circ}$ . — *Unicornis* und *antiquitatis*:

m, <i>unicornis</i>	65,0,	<i>antiquitatis</i>	53,0	$\Delta m = + 12,0^{\circ}$
y,	71,0,		95,0	$\Delta y = - 24,0^{\circ}$
				Summe $-12,0^{\circ}$

Trotz der Verschiedenheit der Schädel von *unicornis* und *bicornis* erhält man das gleiche Resultat, weil beide fast die gleiche Neigung der Parietalia gegen den Gaumen haben. Bei *antiquitatis* hängt der Gesichtsschädel (dargestellt durch den Gaumen) gegen den Hirnschädel (dargestellt durch Parietalia), aber längst nicht so sehr wie bei *simum*.

Dieses Ergebnis ist bemerkenswert, um so mehr, als nach Ausweis des Winkels y die steile Foramenachse nicht sonderlich schräg zum Schädel steht.

Nicht minder interessant ist die Abweichung von x, dem einzigen Winkel, der bei allen anderen Arten im Mittel ungefähr gleich war. Er ist bei *antiquitatis* etwa  $0^{\circ}$ , bei manchen Individuen sogar ganz erheblich positiv. Dies bedeutet, daß die Linie Opisthion-Opisthoocranion die steile Achse des Foramen nach rechts überschreitet, bzw. daß beide im Mittel ungefähr zusammenfallen. Während also der Kamm weit nach hinten ausladet, steht die Foramenachse zum Gesamtschädel durchaus normal. Das weite Ausladen des Kammes nach hinten verursacht dabei, daß der Winkelwert x so sehr abweicht.

Es besteht also unstreitig ein Widerspruch zwischen der auf extreme Neigung des Kopfes deutenden Entwicklung des Kammes einerseits, der durchaus normalen Stellung des Foramens, die etwa einer Schädelhaltung wie der von *bicornis* entspricht, und dem relativ geringen „Hängen“ des Gesichtsschädels gegen den Hirnschädel andererseits.

Dieser Widerspruch löst sich, wenn man die Funktion der beiden Elemente bedenkt. Die Stellung der Foramenachse gibt an, daß der

Schädel zwar geneigt, doch nicht unnormal schräg an der Halswirbelsäule saß. Die geringe Abwärtsdrehung des Gesichtsschädels zeigt, daß auch innerhalb des Schädels nicht die extreme Abwärtsneigung wie bei *simum* angestrebt war. Wenn nach Ausweis des mächtigen Kammes trotzdem der Nacken so sehr stark auf Zug beansprucht wurde, so muß der Kopf zusammen mit dem Hals häufig und andauernd gesenkt worden sein. *T. antiquitatis* unterscheidet sich also von allen rezenten Arten darin, daß die Neigung des Schädels, die mit der Lebensweise in Zusammenhang steht, wesentlich durch die Senkung des Halses mitbedingt wurde.

Hiernach ist die Rekonstruktion HILZHEIMER's, die im übrigen auf sorgfältigen Überlegungen aufbaut, nicht richtig. *Antiquitatis* trug in mittlerer Kopfhaltung nicht den Nacken hoch und das Kinn unten stark angezogen, vielmehr ließ es Hals und Kopf schräg nach unten hängen.

Daß die soeben gezogenen Schlüsse richtig sind, läßt sich an dem neuen, von der Polnischen Akademie der Wissenschaften ausgegrabenen Nashornkadaver von Starunia erhärten (Abb. 19, 20, vgl. NOWAK, STACH u. a. 1930, ZEUNER 1934c). Das Tier wurde ungefähr mit der Stellung des Kopfes präpariert, die dieser am Kadaver einnahm. Nun liegt hier zweifellos eine Todesstellung vor. Der Hals war langgestreckt und der Kopf weit nach unten gebogen. Vielleicht hat das Tier den Kältetod erlitten und ist darum so zusammengekrümmt (Abb. 20). In der Aufstellung im Museum wurde dies etwas gemildert, aber die Neigung des Kopfes und Halses doch stärker gelassen, als es der mittleren Kopfhaltung entspricht. Man erkennt es an der Falte, die sich auf der Halsunterseite vor der Brust gebildet hat.

Die Haltung, die HILZHEIMER dem *T. antiquitatis* in seiner Rekonstruktion gibt, mit hohem Hals und steil abgeknicktem Kopf, hätte das Starunia-Tier nur unter äußerster Anstrengung einnehmen können. Ich habe dergleichen nur einmal an dem *bicornis* des Berliner Zoos beobachtet, als es sein vorderes Horn mit Gewalt gegen einen Baum stemmte. Eine solche Kopfhaltung ist für alle Nashörner mit Ausnahme von *simum* ganz ungewöhnlich und steht im Widerspruch zum Bau des Schädels.

Sehr interessant ist ferner an dem Starunia-Nashorn der lange Nacken, welcher mit der gewohnheitsmäßigen Streckung des Halses zusammenhängen muß und vielleicht im Bau der Wirbelsäule begründet ist.

Diese Feststellungen widersprechen nicht allein der HILZHEIMERSchen Rekonstruktion, sondern bis zu einem gewissen Grade auch dem

bekannten Bild aus der Höhle von Font-de-Gaume, das ein Zeitgenosse des wollhaarigen Nashorns gezeichnet hat (Abb. 22). HILZHEIMER benutzte es als wesentliche Grundlage seiner Rekonstruktion, weshalb es hier behandelt werden muß.

Vergleicht man die Aurignac-Zeichnung von Font-de-Gaume mit dem Starunia-Nashorn (Abb. 19) und dem Bild eines *Cer. simum* (Abb. 7), so fällt auf, daß sie dem *simum* ähnlicher als dem *antiquitatis* ist, indem der kurze Hals mehr wagerecht und der Kopf steiler geneigt gezeichnet ist. Der Nackenbuckel des *simum* entspricht auf dem Bilde dem Höcker über dem Halse. Diese Ähnlichkeit veranlaßte HILZHEIMER, in seiner Rekonstruktion der Hals- und Kopfhaltung auf *simum* zurückzugreifen und seiner richtigen Feststellung, daß der Kopf stark geneigt getragen wurde, durch Übertreibung der *simum*-Haltung Ausdruck zu verleihen.

Es fragt sich, wieweit man überhaupt die prähistorischen Zeichnungen, die in den Grundzügen die Tiere sehr bezeichnend darstellen, auch in den Einzelheiten als verlässlich ansehen darf. Z. B. ist der Hals des Nashorns auf der Zeichnung buckelartig aufgewölbt. Daß *antiquitatis* einen Fettbuckel auf dem Nacken trug, ist sicher<sup>1)</sup>, und wahrscheinlich, daß dieser zeitweilig (im Herbst) große Dimensionen annahm (daher besagt seine Kleinheit bei dem Starunia-Tier nichts). Ein solcher Buckel kann aber die Halshaltung sehr verdecken (vgl. ZEUNER, 1934c), so daß die Zeichnung meine Auffassung nicht widerlegen würde. — Ferner sind in der Aurignac-Zeichnung die Extremitäten und der Kopf im Verhältnis zum Körper zu klein dargestellt, und es liegt daher nahe anzunehmen, daß auch der Hals ein wenig zu kurz gekommen ist. Man kann also nicht in den Einzelheiten dieser Zeichnung ein beweiskräftiges Argument gegen den anatomischen Befund erblicken.

Somit ist die Rekonstruktion HILZHEIMER's in der Weise zu revidieren, daß der Hals mehr nach unten gestreckt und der Kopf mehr in seine Fortsetzung gestellt wird.

Die laubfressenden Nashörner halten den Kopf mehr oder weniger geradeaus (*sondaicus, unicornis*), das in der Buschsteppe lebende und meist Gebüsch fressende *bicornis* trägt ihn gesenkter und *simum*, welches Steppengras weidet, am meisten nach unten geneigt. Wenn nun *antiquitatis* Kopf und Hals häufig und andauernd nach unten gestreckt hat, so läßt sich daraus nur schließen, daß es seine Nahrung aus Bodennähe aufnahm, daß also die Vegetation seines Biotops besonders niedrig war. So werden wir wieder zu der alten Meinung zurückgeführt, daß das woll-

<sup>1)</sup> Zum Fettbuckel trat vielleicht noch eine steife Nackenmähne hinzu, was meines Wissens schon von anderer Seite angenommen wurde.

## DIE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN SCHÄDELFORM UND LEBENSWEISE USW. 57

haarige Nashorn ein Charaktertier der eiszeitlichen Steppe und Tundra gewesen ist.

HILZHEIMER ist indessen auch hierin zu einem anderen Ergebnis gekommen. Er hat nicht aus der gesenkten Stellung des Maules den Schluß gezogen, daß *Tichorhinus* seine Nahrung vorwiegend von unten aufnahm und daß es ihm wegen des Schädelbaus viel schwerer gefallen wäre, in mehr wagerechter Haltung an Büschen und Bäumen zu fressen. Er stellte fest, daß die Oberlippe die Unterlippe beträchtlich überragt habe, daß hierin eine Ähnlichkeit mit dem Elch bestehe und daß die Nahrung auch der des Elches ähnlich gewesen sein müsse, sich also vorwiegend aus Trieben, Laub, Rinde u. dgl. zusammensetzte.

Nun ist aber in Wirklichkeit keine Ähnlichkeit der Schnauze des *T. antiquitatis* mit der des Elches vorhanden. Wenn die Oberlippe die untere tatsächlich bedeutend überragt hat, so kann das nur bei sehr alten Individuen der Fall gewesen sein, denn weder das erste noch das zweite Starunia-Nashorn gibt hierfür einen Anhaltspunkt. Wenn aber die Basis des Vorderhorns bis ins höhere Alter weitergewachsen ist, dann ist freilich allmählich die Nase über die Mundspalte hinaus vorgeschnoben worden. Dies hätte die Funktion der Oberlippe beim Weiden etwas behindert, niemals aber funktionelle Ähnlichkeit mit einer Elchschnauze erzeugt.

Die stark vorgebaute Oberlippe des Elches ist sehr beweglich. Es ist ein für Säugetiere allgemein gültiges Gesetz, daß bewegliche Oberlippen (weiter auch Rüsselbildungen) eine Reduktion der knöchernen Nasalia im Gefolge haben. Vergleicht man den Schädel eines Elches im Profil mit denen anderer Hirche (BACHOFEN-ECHT, S. 117), so erkennt man die Reduktion der Nasalia auf den ersten Blick. Niemand kann danach dem *T. antiquitatis* mit seinen vorgebauten Nasenbeinen und dem weit nach vorn gerückten Horn eine besonders bewegliche Oberlippe zusprechen. Der Befund an den beiden Starunia-Tieren erwies ja auch das Gegenteil. Nun hängt aber die außerordentliche Beweglichkeit der Oberlippe des Elches aufs engste mit seiner Nahrung zusammen, denn sie befähigt ihn zum Abpflücken von Zweigen, Knospen usw. Unmöglich kann *T. antiquitatis* hierin dem Elche ähnlich gewesen sein.

Auch bezüglich der Schnauze beruft sich HILZHEIMER in seiner gut durchdachten Arbeit auf das Bild von Font-de-Gaume. Aus ihm kann man aber höchstens entnehmen, daß die Nase vorgebaut war, wenn nicht wiederum ein Zeichenfehler vorliegt. Vielleicht hat auch der Künstler in leicht expressionistischer Weise darstellen wollen, wie sehr das Vorderhorn nach vorn gerückt war.

Das Vorderhorn bildete beim Weiden durchaus kein Hindernis, weil der Kopf nicht senkrecht nach unten gehalten wurde (wie es das Pferd tut), sondern schräg nach vorn. Außerdem kann das den Boden fast streifende Horn im Winter zum Wegscharren des Schnees und sonst zum Entwurzeln kleiner Büsche gedient haben. Seine eigenartige Stellung hatte also vielleicht eine biologische Bedeutung, die über die als Waffe weit hinausging<sup>1)</sup>.

Wenn also nach allem *T. antiquitatis* ein Weidetier war und im allgemeinen eine niedrige Weide (schätzungsweise bis 1 m Halmhöhe) zur Verfügung hatte, so wäre dieser Befund noch geologisch zu kontrollieren und zu er härten. Die Futterreste des Wilui-Nashorns (vgl. HILZHEIMER, S. 506) sind nicht maßgebend. Sie enthalten neben vielen Gräsern *Vaccinium*, *Picea*, *Abies*, *Larix*, *Ephedra*, strauchartige Birke, Weide, diese alle aber in geringeren Mengen als Gräser. HILZHEIMER schloß hieraus, daß die Nahrung der des Elches ähnlich war. Noch ungezwungener kann man aber aus demselben Pflanzenbestand auf Tundra oder Grasflur mit niedrigem Gebüsch, wie sie in der Nähe der polaren Baumgrenze vorkommt, schließen. Ferner stützt sich HILZHEIMER auf die Laubwaldflora, die man seinerzeit mit dem ersten Starunia-Nashorn zusammen gefunden hat. Er konnte nicht wissen, daß sich diese Flora im Jahre 1929 als eine alluviale herausstellen würde, die sich sekundär der Nashornleiche beigesellt hatte. Die wirkliche Flora von Starunia, die SZAFER untersucht hat (in NOWAK, STACH u. a., 1930), enthält ganz andere Elemente: *Betula nana* und *humilis*, *Salix reticulata* und andere Weiden, *Dryas octopetala*, *Polygonum viviparum* und *lapatifolium*, *Calluna*, *Vaccinium uliginosum*, *Thalictrum alpinum*, *Thymus sudeticus*, *Armeria*, *Phoca cf. alpina* WULF., *Taraxacum*, mehrere Carices und Nadeln eines Nadelholzes. Niemand kann diese Flora als eine Waldflora ansprechen. SZAFER und STACH kommen zu dem Ergebnis, daß eine Tundra herrschte, daß aber das Klima relativ günstig war, da die Blätter von *Bet.* *nana* und *Dryas* ungewöhnlich groß sind. Offenbar boten die Karpathentäler Schutz vor den kalten Nordwinden.

Darüber hinaus ließ sich aber das Milieu und das Klima von Starunia mit Hilfe der mit dem zweiten Nashorn zusammen gefundenen Heuschrecken im einzelnen rekonstruieren, weil diese Tiere ganz besonders standortsfest und klimatisch einseitig angepaßt sind (ZEUNER, 1934 a, b). Ich verglich die in Starunia gefundene wärmeempfindlichste Art mit der kälteempfindlichsten und fand folgenden ungefähren Klimaablauf für diese Lokalität (in einem weiten Karpathental, 417 m über dem Meere):

<sup>1)</sup> Die Hörner des Krakauer Exemplars sind aus Gips nachgebildet!

Monatsmittel über 0° C, 6—7 Monate (IV oder V—X)  
 über 3° C, 5 (V—IX)  
 über 9° C, 2—3 „ (VI oder VII—VIII)  
 Julimittel etwa 10—12° C.

Auf Einzelheiten ist an anderem Orte eingegangen. Hier interessiert uns, daß dieses Klima dem heutigen auf dem Kamme des Riesengebirges ähnlich ist und daß es nahe der Baumgrenze liegt, aber noch innerhalb dieser (Julimittel 10°). Hier konnte also in der Umgebung noch dürftige Taiga gedeihen. Die Baumgrenze selbst lag in etwa 600 m Meereshöhe an den Hängen der Berge. Weiter nach den Talausgängen schloß sich der Baumwuchs vielleicht zu Hainen zusammen, in denen, nach anderen Funden SZAFERS zu schließen, *Pinus cembra* eine große Rolle spielte. Draußen in der galizisch-podolischen Ebene herrschte aber die Lößsteppe, und hier fand das wollhaarige Nashorn im späten Frühjahr, wenn das Steppengras reichlicher emporschoß, gute Nahrung. Im Hochsommer, wenn das Gras verdorrte, wanderten die Nashörner dann wieder in die schützenden Karpathentäler, in denen jetzt die Vegetation ihren Höhepunkt erreichte, und nährten sich dort von den üppigen Matten und dem niedrigen Gebüsch in der Nähe der Baumgrenze. Nach dem Orthopterenbestand herrschte in Starunia keine eigentliche Tundra, sondern relativ hochwüchsiger Bergmattenwuchs mit kleinen Büschen, *Vaccinium*, Weide, vielleicht auch *Pinus* u. a. Hier in den klimatisch günstigen Tälern war wohl auch das Winterquartier der Nashörner.

Mithin ergibt sich, daß bei *T. antiquitatis* der Schluß aus dem anatomischen Befund des Schädelbaus auf Biotop und Nahrung in vollendeter Weise mit den von geologischer Seite her gewonnenen Ergebnissen übereinstimmt.

### ***Dicerorhinus sumatrensis* und die tertiären Nashörner. Bemerkungen zur Stammesgeschichte.**

*D'us sumatrensis* und die Stammesentwicklung der Dicerorhinae. *D'us sumatrensis*, die kleinste und vielleicht primitivste rezente Art, wurde bisher nicht in die Besprechung einbezogen, weil bei ihr ein großer Winkel o mit einem relativ großen Winkel y kombiniert ist. Nachdem sich nun aus der Ontogenese von *D. bicornis* ableiten ließ, daß nur o, nicht aber y funktionell beeinflußbar ist und nachdem sich y bei *D'us etruscus*, *merckii*, *hemitoechus* und *T. antiquitatis* als in der Mediane konstant herausgestellt hat, ist auch die Ausnahmestellung von *sumatrensis* aufgehoben. Mit der med y = 95° schließt es sich den bisher behandelten Dicerorhinen an. Da aber o mit der med 88° für

Urwaldleben und geringe Zugbeanspruchung der Nackenmuskeln spricht, so muß *sumatrensis* aus einem Zweige der gewöhnlich offeneres Gelände bevorzugenden Gattung hervorgegangen sein, der sich dem Urwald Hinterindiens und des Sundaarchipels angepaßt hat.

Allgemein wird *platyrhinus* F. & C. als ein Vorfahre von *T. antiquitatis* angesehen. Ich konnte von dieser Art einen Gipsabguß messen, dessen Original aus den Siwaliksichten stammt. Die Winkel o und i sind mit 65 und 75° recht klein. Der Kamm war also ziemlich kräftig entwickelt, doch — soweit man ein einziges Stück als beweiskräftig ansehen kann — noch immer schwächer als bei *antiquitatis*. Auch die Excavatio occipitalis (2,0 cm) ist noch vorhanden. Winkel y hat 85° und liegt damit im ersten Viertel seiner Variation bei den Dicerorhinen. Winkel n (134°) ist auffallend klein, die Stirn also gegen die Nase steiler gestellt als üblich. Nach den Winkelmaßen zu urteilen, kann *platyrhinus* sehr gut der Vorfahr von *antiquitatis* sein, was auch Wüst mit seiner andersartigen Meßmethode feststellen konnte. *Platyrhinus* ist viel weniger differenziert als *antiquitatis* und in der Kopfform den anderen die Buschsteppe besiedelnden Dicerorhinen ähnlicher.

Von den übrigen Dicerorhinen konnte ich bisher nur vier Schädel des unterpliozänen *D'us schleiermacheri* KP. untersuchen (2 von Eppelsheim, Mus. Darmstadt, 1 von Samos, Mus. Stuttgart, 1 von Pikermi, Mus. München). Sie zeigen sehr gute Übereinstimmung:

	l	st	o		n	p	po	y	m	x
Eppelsheim 1 .	63	0,6	72	72	—	—	—	—	61	—11
Eppelsheim 2 .	66	0,5	75	75	147	26	66	89	54	—21
Samos .	59	2,0	75	75	139	—	77	108	44	—31
Pikermi .	62	1,0	74	74	151	—	68	100	50	—24

Med o ist 74,5°, also ähnlich *etruscus*, *merckii* und *bicornis*. Auch die Mediane von y, 100°, stimmt mit der der angeführten Arten gut überein. Ebensowenig weichen die Werte der übrigen Winkel von denen der typischen Buschsteppenarten ab. Danach muß auch *D'us schleiermacheri* eine Art der Buschsteppe gewesen sein.

Die bisher untersuchten Dicerorhinae lassen sich folgendermaßen übersichtlich zusammenstellen (s. Tabelle S. 61).

Aus dieser kleinen Tabelle geht hervor, daß die Ur-Dicerorhinen wenig differenzierte Buschsteppenformen waren. Mindestens drei Seitenzweige sandte dieser Stamm aus, einen, der sich schon im Pliozän absprägte und zu der glazialen Steppenform *antiquitatis* führt, einen

## DIE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN SCHÄDELFORM UND LEBENSWEISE USW. 61

	Alter	med y	med o	Biotop
<i>schleiermacheri</i>	unterpliozän	100 (3)	74,5 (4)	Buschsteppe
<i>sumatrensis</i>	rezent	95 (5)	88 (5)	Urwald
<i>etruscus</i>	plioz.-altdil.	98,5 (6)	73 (14)	Buschsteppe
<i>merckii</i>	diluvial	95,5 (4)	77,5 (4)	Buschsteppe
<i>hemitoechus</i>	diluvial	?	51 (2)	Grassteppe
<i>platyrhinus</i>	pliozän	85 (1)	65 (1)	Buschsteppe
<i>antiquitatis</i>	diluvial	95 (19)	54 (35)	Grassteppe

(Individuenzahl in Klammern!)

zweiten, der sich im Diluvium ebenfalls der Grassteppe anpaßt (*hemitoechus*) und endlich einen dritten, der in den tropischen Urwald ging und heute in *sumatrensis* weiterlebt. Während sich der Occipitalkamm jeweils der Lebensweise anpaßte, änderte sich die Stellung des Hirnschädels zum Gesichtsschädel nicht. (Die Abweichungen der med y in obiger Tabelle beruhen offenbar nur auf der zu kleinen Individuenzahl.) Hierin scheint mir die phylogenetische Parallele zu der oben festgestellten Variabilität von o und der Konstanz von y in der Ontogenese zu liegen. Die artliche Variabilität von y muß schon früh in der Geschichte der Dicerorhinen erloschen sein. Über den Zeitpunkt des Erlöschens würde die Untersuchung größeren Materials, besonders aus dem älteren Tertiär, genaueren Aufschluß geben.

Die Dicerinae. Von *pachygnathus*, welche Art der Vorfahrenreihe von *Diceros bicornis* und *Ceratotherium simum* sehr nahesteht, konnte ich 5 Individuen messen, 4 davon aus Samos (2 in München, je 1 Stuttgart und Basel) und eines aus Pikermi (Berlin). Die Medianen ergaben trotz der sehr kleinen Individuenzahl schon ein einheitliches Bild:

	min	med	max	Stück
l	51	<b>56</b>	70	5
st	1,2	<b>2,1</b>	2,4	4
o.	55	<b>68</b>	79	4
i	55	<b>68</b>	79	4
n	143	<b>152</b>	162	3
p	24	<b>26</b>	28	2
po	64	<b>71</b>	93	3
y	91	<b>97,5</b>	104	2
m	48	<b>56</b>	60	3
x	-6	<b>-7</b>	-19	3

Alle Winkel (außer m und x) stehen in der Mitte zwischen *simum* und *bicornis*, insbesondere hängt der Gaumen von *pachygnathus* mehr

als der von *bicornis* (y). Es ist unwahrscheinlich, daß größeres Material eine wesentliche Verschiebung der Werte hervorrufen würde, da die durch die verschiedenen Winkel ausgedrückten Tendenzen ganz gleichsinnig von den Vergleichsarten abweichen. Die Stellung von *pachygynathus* zwischen den beiden rezenten Afrikanern illustriert gut das abweichende Verhalten der Schädelproportionen der Dicerinae gegenüber den Dicerorhinae. Die Stellung des Gesichtsschädels zum Hirnschädel (y) muß bei den Dicerinae noch variabel gewesen sein, als die Trennung der Gattungen *Diceros* und *Ceratotherium* erfolgte. Daß die unterpliozäne Form *pachygynathus* in med y den Dicerorhinen nahesteht, also noch weniger spezialisiert ist, bestätigt diese Auffassung. Freilich darf *pachygynathus* nach Wüst nicht als die Stammform der rezenten Arten angesprochen werden, doch steht sie dieser sicherlich recht nahe.

Ob y im Stamm der Dicerinae noch artlich variierte, als es bei den Dicerorhinae schon konstant geworden war, würde die Untersuchung der älteren tertiären Formen lehren. Immerhin deutet schon der scharfe Unterschied der Stellung der Schädelteile bei den beiden rezenten Arten an, daß die Trennung von *Diceros* und *Ceratotherium* schon ziemlich lange zurückliegt.

In diesem Sinne läßt sich auch das Vorkommen eines durchaus modernen *simum* in den mitteldiluvialen Schichten von Oldoway interpretieren. HILZHEIMER beschrieb einen von RECK aus vulkanischem Tuff der Serengeti-Steppe (Deutsch-Ostafrika) ausgegrabenen Schädel, der sich heute in der Münchner Sammlung befindet, im Verein mit anderen Funden der gleichen Art als subsp. *germano-africanus* (1925). Die Excavatio occipitalis ist enorm groß, am Münchner Schädel 9,3 cm, und auch sonst übersteigen seine Dimensionen diejenigen gewöhnlicher Exemplare der Art. Wesentlich auf die große Excavatio gründete HILZHEIMER die Unterart. Die Winkel dieses Münchner Schädels sind nicht ohne Interesse. Winkel o ist mit  $64^\circ$  genau gleich der Mediane aller Artgenossen. Die Linea nuchae ist demnach nur sehr tief ausgeschnitten, nicht aber der Kamm in der Mitte ungewöhnlich nach hinten gezogen. Winkel i =  $79^\circ$  weicht erheblich von o ab, eine Ausnahme, die durch die Vorwölbung des unteren Teils des Occiputs hervorgerufen wird. Winkel i ist an dem Oldoway-Schädel größer als bei allen anderen mir bekannten *simum*-Tieren. Winkel m, zwischen steiler Foramenachse und den Parietalia, ist gleich  $63^\circ$  und bildet damit ebenfalls das Maximum für die Art. Da o, i und m als einen Schenkel die Parietalfläche haben, der andere Schenkel aber jeweils verschieden ist, muß die Größe dieser Winkel auf einer besonders flachen Lage der Parietalia zum übrigen

Schädel beruhen. Die Foramenachse fällt fast in die Fläche des Occiput ( $x = -1$ ). Leider waren alle anderen Winkel nicht messbar, weil die Nase fehlt und der Gaumen beschädigt ist. Sie hätten entschieden, ob hier ein tiefgreifender Unterschied in den Schädelproportionen oder nur eine individuelle Abweichung vorliegt. Doch kann man auch so feststellen, daß das Tier bzw. die Rasse *germano-africanum* nicht primitiver ist als die heute lebenden Artgenossen; vielmehr sind flacher Scheitel und tiefe Excavatio bei *simum* als progressive Merkmale zu werten. Die Art *simum* muß sich also schon vormitteldiluvial entwickelt haben.

Die Vorfahren der rezenten Rhinocerotes. Die Herkunft der einhörnigen indischen Nashörner liegt noch sehr im Dunkeln. Sie scheinen sich schon früh von den anderen Stämmen getrennt zu haben, jedenfalls zu einer Zeit, als das  $y$  in ihrer Stammgruppe noch nicht fixiert war. Möglicherweise bestehen Beziehungen zu *Dicerorhinus* (vgl. Wüst S. 654). Die letztere Gattung scheint überhaupt eine ziemlich zentrale Stellung innerhalb der jüngeren Rhinocerotidae einzunehmen.

Von *Rhinoceros palaeindicus* F. & C., welcher als der Vorfahr von *Rh. unicornis* angesehen wird, untersuchte ich den Gipsabguß eines Schädels aus den Siwalik-Schichten (Geol. Inst. Berlin). Außer  $st = 1,8$  cm,  $i = 112^\circ$ ,  $n = 147^\circ$  konnte nichts gemessen werden. Auffallenderweise liegt  $i$  weit oberhalb der mir bekannten Variation aller Nashörner, der Kamm war also, wenigstens bei diesem Individuum, sehr schwach entwickelt.

*Rh. sivalensis*, der mutmaßliche Vorfahr von *sondaicus*, ist mir nicht begegnet. Dagegen konnte ich das STREMME'sche Original von *Rh. sivasondaicus* DUBOIS aus Trinil untersuchen, das in der Paläontologischen Staatssammlung München liegt. Es ist in der Schädelform ein typisches *sondaicus*:  $l = 59$  cm,  $st = 0,7$  cm,  $o = 90$ ,  $i = 90$ ,  $n = 143$ ,  $p = 29$ ,  $po = 51$ ,  $y = 72$ ,  $m = 70$ ,  $x = -20^\circ$ . Neuerdings hat VAN DER MAAREL *sivasondaicus* sehr eingehend mit *sondaicus* verglichen. Er kam zu dem Ergebnis, daß die Trinilform nicht als Art aufrechterhalten werden kann und daß sie ganz in den Variationsbereich der rezenten Art fällt. Hiermit stimmt mein Ergebnis vollkommen überein.

So läßt sich vorläufig über die Stammesentwicklung der Rhinoceroten i. e. S. auf Grund der Schädelform nichts Sichereres aussagen.

Teleocerinae. *Teleoceras fossiger*, das nach OSBORN eine Lebensweise ähnlich der des Flußpferdes geführt hat, besitzt einen kurzen Schädel, der im Profil auf den ersten Blick an *Rhinoceros* s. str. erinnert. Winkel  $o$  ist in der Tat sehr groß, in der med von 5 Individuen  $95^\circ$

(A. M. 91°), also ähnlich *sondaicus*. Jedoch ist die Excavatio occipitalis relativ groß (med von 5 Individuen 2,1 cm). Die Winkel po und y konnte ich nur an einem einzigen Individuum messen ( $po = 66^\circ$ ,  $y = 94^\circ$ ). Sie waren beträchtlich größer als ihre Medianen bei *sondaicus*, wenn auch nicht außerhalb der Variation dieser ähnlichsten rezenten Art. Sollten sich an anderen Individuen ähnlich hohe Werte ergeben, so bedeutet das eine Abwärtsneigung des Gesichtsschädelns gegen den Hirnschädel, wie sie etwa die Dicerorhininen haben. Die kurzen Beine haben bei einem solchen Schädelbau *Teleoceras* das Weiden am Boden (Wasser- und Sumpfpflanzen) erlaubt.

Die übrigen Winkel zeigen keine Besonderheiten, wie aus folgender Tabelle hervorgeht:

	l	st	o		n	p	po	y	m	x
Ind. 1	. 52	2,3	99	99	169	—	—	—	70	—29
Ind. 2	. 53	2,1	99	99	179	—	—	—	70	—29
Ind. 3	. —	1,0	78	78	—	—	—	—	55	—23
Ind. 4	. 53,5	1,5	85	85	156	—	—	—	82	—3
Ind. 5	. 51	3,0	95	95	165	26	66	94	62	—33

(Ind. 1—3 in München, 4 Stuttgart, 5 Berlin.)

Die fast rein asiatische Teleocerinengattung *Chilotherium* zeigt einen ähnlichen Schädelbau wie *Teleoceras*. Mir lagen 3 Schädel von *Ch. anderssoni* RSTR. aus Shansi (Senckenberg-Museum Frankfurt) und einer ohne Speziesangabe von Samos (Mus. Basel) vor. Winkel o (min 74°, med 86°, max 95°, 4 Ind.) bleibt in den gleichen Dimensionen wie bei *Teleoceras*, jedoch ist die Excavatio occipitalis schwach oder sie fehlt ganz. Winkel y konnte nur an dem Samos-Schädel sicher gemessen werden (87°); bei dem einen Shansi-Stück (Inv. M. 3599) war y höchstens 97°. Winkel po schwankt von 66—80° (4 Individuen, Med. 72,5°). Auch *Chilotherium* hatte demnach eine Stellung des Gesichtsschädelns zum Hirnschädel, wie sie heute *bicornis* zukommt.

Die Teleocerinen sind also durch geringe Kammentwicklung bei mittlerer Neigung des Gesichtsschädelns ausgezeichnet, ein Merkmal, das bei den anderen untersuchten Stämmen (mit Ausnahme von *D'us sumatrensis*) nicht vorkommt und offenbar mit der Kurzbeinigkeit in Korrelation steht.

„*Aceratherium*.“ Diese nicht homogene Gattung enthält sicher zahlreiche Stammformen der jüngeren Reihen. Die Stellung der in ihr untergebrachten Arten ist indessen noch wenig geklärt. Ich konnte folgende Schädel untersuchen:

## DIE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN SCHÄDELFORM UND LEBENSWEISE USW. 65

	l	st	o	i	n	p	po	y	m	x
<i>incisivum</i> KP. (Gips) Eppelsheim, u. Pl. Samml. Darmstadt	63	0,6	80	80	166	24	70	92	57	-23
<i>sarium</i> WBR. Samos, u. Pl. Frankfurt/M.	51	—	—	—	169	25	—	103	52	—
<i>habereri</i> SCHLOSS. Shansi, u. Pl. Tübingen	45	0	73	73	171	20	78	94	56	-17
<i>schlosseri</i> WBR. Samos, u. Pl. München	50	—	77	77	180	—	—	—	—	—
<i>bavaricum</i> STR. (Orig.) Niederkirchen, ob. M. München	ung. 45	—	56	56	148	—	—	—	—	—

Alle gemessenen Werte halten sich in den mittleren Regionen der Gesamtvariation aller Nashörner, so daß nichts Besonderes festgestellt werden kann, bis von jeder Art reichlicheres Material vorliegt. Interessant ist nur *Ac. bavaricum*, welches STROMER (1920) beschrieb und das WANG (1928) zu *Dicerorhinus* stellte. Dieses Tier ist durch seinen relativ kräftigen Kamm ( $\sigma = 56^\circ$ ) bemerkenswert, der hier in Verbindung mit geringer absoluter Größe des Schädels (l ungefähr  $45 = 47$  cm) auftritt. Diese Tatsache beweist, daß die Kammentwicklung nicht einfach eine Funktion der absoluten Schädelgröße sein kann, woran man vielleicht denken könnte.

Wie bei den Teleocerinen, ist auch bei den Aceratherien Winkel n im allgemeinen sehr flach (über  $160^\circ$ ). Der Hirnschädel erhob sich noch wenig über die Fläche der Nasalia und Frontalia. Eine Ausnahme macht auch hierin *Ac. bavaricum* ( $n = 148^\circ$ ).

	l	st	o		n	p	po	y	m	x
<i>Diceratherium cooki</i> P. Nebraska, u. M. München	38	1,7	89	89	—	24	60	95	50	-39
<i>Subhyr. occidentale</i> Badlands, m. Ol. Berlin	—	—	80	80	165	24	71	86	67	-13

*Diceratherium* und *Subhyracodon*. Endlich seien 2 Schädel aus diesen Gattungen angeführt, aus deren Winkelwerten ich aber vor-

läufig keine Schlüsse ziehen möchte, da der in mancher Hinsicht von den jüngeren Nashörnern abweichende Schädelbau berücksichtigt werden muß.

**Zusammenfassung:** Über die stammesgeschichtliche Entwicklung der Schädelform der Nashörner läßt sich schon jetzt folgendes sagen:

Im Tertiär herrschten Formen mit wenig spezialisiertem Schädelbau, mittlerer bis geringerer Stärke des Occipitalkammes und mittlerer Neigung des Gesichtsschädels gegen den Hirnschädel. Es waren wohl überwiegend gebüschnahmende Tiere.

Die Teleocerinae sind ein Seitenzweig, der unter Beibehaltung der mittleren Neigung des Gesichtsschädels und bei ausgesprochen geringer Kammentwicklung unter Verkürzung der Beine zum Weiden am Boden (wahrscheinlich Wasserpflanzen) überging.

Die Dicerorhinae sind Buschsteppentiere mit mittlerer Neigung des Gesichtsschädels und ursprünglich mittelstarkem Kamm, von denen sich ein Zweig unter Reduktion des Kammes in den Urwald, zwei Zweige unter Verstärkung des Kammes in die Steppe begaben. Die Stellung der Schädelteile zueinander ist im Mittel bei allen Dicerorhinen gleich.

Die Dicerinae werden durch einen wenig spezialisierten Zweig, der in der Buschsteppe lebt, vertreten und einen zweiten, der sich unter Abwärtsdrehung des Gesichtsschädels und Vergrößerung des Kammes dem Steppenleben anpaßte (*simum*). Die artliche Verschiedenheit von *y* unterscheidet diese Unterfamilie von der vorhergehenden.

Die Rhinocerinae haben sich offenbar schon früh von den anderen Nashörnern abgetrennt; unter Hebung des Gesichtsschädels und Reduktion des Kammes paßten sie sich dem Waldleben an.

Stammesgeschichtlich erweist sich der Occipitalkamm als ein unter dem Einfluß der Funktion plastisches und reversibles Merkmal. Die Stellung des Gesichtsschädels zum Hirnschädel war, wie es scheint, bei den ältesten Formen ebenfalls noch unter dem Einfluß der Funktion veränderlich. In dieser Phase differenzierten sich die Rhinocerinae und die Dicerinae (*Ceratotherium*) von der Hauptgruppe. In den Dicerorhinae wie in den rezenten Vertretern der anderen Subfamilien ist aber die artliche (nicht die individuelle) Variabilität der Stellung des Gesichtsschädels zum Hirnschädel bereits verloren gegangen. Dies ist auf das Wirken des ROSA'schen Gesetzes zurückzuführen.

Die artliche Variabilität des Merkmals *y* ist heute erloschen. Dennoch besteht bei jeder Art weiter eine individuelle Variation, die man

vielleicht als phänotypisch bezeichnen darf. ROSA betont selbst diese Feststellung in seiner Arbeit über die progressive Reduktion der Variabilität, indem er schreibt: „Wie schon der berühmte Paläophytologe G. von SAPORTA dargelegt hat, wird die progressive Reduktion der Variabilität in letzter Linie nicht zu einer tatsächlichen Konstanz, sondern eher zu einer gewissen schwankenden Variation führen, die den Individuen einer jeden Art gestattet, voneinander ganz erheblich abzuweichen. Doch ist die phylogenetische Macht dieser schwankenden Variation nicht ausreichend, um wirkliche neue Arten, neue Variationslinien hervorzubringen.“ In anderen Stammreihen kommt es aber vor, daß mit dem Erlöschen der artlichen Variabilität auch die individuelle Variation eines Merkmals verschwindet, wie ich es an dem Adersystem der Käferelytren (1933a) nachweisen konnte. Dann ist jede sog. phänotypische Variation verschwunden. Es fragt sich, ob dieser letztere Fall sich aus dem ersten entwickelt, oder ob tiefergehende Unterschiede in der Beschaffenheit der Merkmale ihr verschiedenes Verhalten bedingen.

### Verschiedene Beobachtungen.

Anhangsweise teile ich noch einige Beobachtungen mit, die sich bei der Messung der Schädel machen ließen, die aber nicht mit der Schädelform als solcher zusammenhängen. Es lohnt sich vielleicht, ihnen gelegentlich weiter nachzugehen.

**Verknöcherung der Nasenscheidewand.** Schon TOULA berichtet in seiner Untersuchung von 11 Schädeln des *D'us sumatrensis*, die er zum Vergleiche mit seinem *D'us „hundsheimensis“* vornahm, daß allein 3 dieser Schädel unter den Nasalia Ansätze einer Scheidewandverknöcherung zeigten. Da *sumatrensis* mit den diluvialen Arten, die regelmäßig eine verknöcherte Scheidewand besitzen, nahe verwandt ist, neigt man dazu, hierin einen Ausdruck dieser Verwandtschaft zu erblicken. Indessen sind mir auch zwei Exemplare von *Diceros bicornis* begegnet, die Ansätze zur Verknöcherung zeigen und damit beweisen, daß die Fähigkeit, eine knöcherne Scheidewand hervorzubringen, nicht auf die Dicerorhinae beschränkt ist. Es handelt sich um zwei Stücke der Zoologischen Staatssammlung München, von denen das eine (Inv. 1912/4201, Sudan) recht alt ist (M3 kräftig abgekaut). Seine Nasenscheidewand ist im vorderen Teil verknöchert, doch erreicht sie nicht die Prämaxillaria. Ebenso ist ihr hinterer unterer Teil verknöchert. Bei dem zweiten Stück, einem Männchen (1911/2428, Deutsch-Ost-

afrika), dessen M3 mäßig angekaut ist, ist die Nasenscheidewand nur hinten etwas verknöchert.

Wahrscheinlich entstehen diese abnormen Verknöcherungen erst in höherem Alter. Im Gegensatz zu *T. antiquitatis*, an dem Wüst feststellte, daß die Scheidewand zunächst ohne Zusammenhang mit den Nasalia verknöchert und später festwächst, findet die Anlagerung von Knochenmasse bei *sumatrensis* und *bicornis* unmittelbar an den normalen Knochen statt.

Hornstuhlbreite bei *etruscus* und *merckii*. Einer Anregung von Herrn Prof. SCHMIDTGEN folgend, maß ich bei *etruscus* und *merckii* die maximale Breite des Hornstuhls. Für *etruscus* erhielt ich folgende Reihe nach zunehmender Breite des Hornstuhls:

	Hornstuhlbreite	Schädellänge	Hornstuhlbreite
	cm	cm	Schädellänge
Senèze	6,2	61	0,10
Senèze	10,0	61	0,16
Val d'Arno	10,5	62	0,17
Brucciatici	12,2	—	—
Mauer	13,0	71	0,18
Mauer	13,5	63	0,21
Mauer	14,0	66	0,21
Mosbach	14,0	66	0,21
Mosbach	14,0	—	—
Mosbach	15,0	72	0,21
Mosbach	15,0	69	0,22
Mosbach	16,0	>70	—
Mosbach	>16,0	—	—
Mauer	16,5	70	0,24

Die schmälsten Hornstühle haben die pliozänen *etruscus*-Tiere, und zwar, obwohl ihre Schädel kleiner sind, ohne Rücksicht auf die absolute Schädellänge. Auch bei den altdiluvialen Individuen ist die Hornstuhlbreite nicht von der Schädelgröße abhängig. Es ändert sich auch das Verhältnis Hornstuhlbreite : Schädellänge nicht parallel mit der Schädellänge, die großen Tiere hatten also nicht etwa besonders breite Hornstühle. Die größere Hornstuhlbreite ist demnach bei *etruscus* ein Merkmal der geologisch jüngeren Rasse.

Die Feststellung, daß das Verhältnis Hornstuhlbreite : Schädellänge gleichmäßig mit der Hornstuhlbreite wächst, ist wichtig, um auch die spärlichen Werte für *merckii* beurteilen zu können. Für diese Art erhielt ich:

## DIE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN SCHÄDELFORM UND LEBENSWEISE USW. 69

	Hornstuhlbreite cm	Schädellänge cm	Hornstuhlbreite Schädellänge
Steinheim	8,0 (ungef.)	63	0,13
Mosbach	10,5	—	—
Mosbach	10,5	—	—
Mosbach	13,0	74	0,18
Daxlanden	14,8	67	0,22

Man sieht die Vermutung bestätigt, die den Anlaß zur Messung der Hornstühle bildete, daß die Hornstühle von *merckii* schmäler sind als die der meisten *etruscus*. Jedoch gilt das nur im Vergleich mit den altdiluvialen *etruscus*-Tieren, während die pliozänen ebenso schmale oder noch schmälere Hornstühle als die diluvialen *merckii* besessen haben. Das Merkmal ist also beschränkt zur Artunterscheidung verwertbar und hat vielleicht auch phylogenetisches Interesse.

Abnormes Auftreten eines „Foramen parietale“. Mehrfach konnte an erwachsenen Schädeln auf den Parietalia ein meist zugewachsenes Loch beobachtet werden, das mit seiner Lage in der Symmetrieebene (die Nähte waren nicht mehr erkennbar) einem Foramen parietale entsprach. T. EDINGER hat neuerdings über das Vorkommen derartiger abnormer Öffnungen bei Säugetieren berichtet. Um weitere Untersuchungen zu ermöglichen, seien die mir begegneten Individuen angeführt:

*Diceros bicornis*: 1. Zool. Mus. Berlin, Inv. A 45,10, Fundort Karagwe, M3 im Durchbruch, Foramen offen. 2. Zool. Mus. Berlin, Inv. 35117, Südostangola, M3 leicht angekaut, Foramen zugewachsen. 3. Zool. Staatssammlg. München, Inv. 1917/91, Weibchen, Abessinien (Münchner Zoo), M3 bricht durch, Foramen zugewachsen.

*D'us sumatrensis*: Zool. Staatssammlg. München 1. Inv. 1908/571, Männchen, Centralborneo, M3 leicht angekaut, Foramen verwachsen. 2. Inv. 1903 Nr. 1, Brit. Nordborneo, M2 im Durchbruch, Nähte z. T. noch nicht verwachsen, Foramen zugewachsen.

Der M3 als „Weisheitszahn“ Die oberen dritten Molaren brechen bei den pleistozänen Nashörnern verhältnismäßig spät durch und beteiligen sich erst an der Kaufunktion, wenn das Tier längst voll erwachsen ist. In besonders hohem Maße gilt das von *Cer. simum* und *T. antiquitatis*. Dagegen fiel mir auf, daß bei den pliozänen Nashörnern der Abkauungsgrad von M3 und M2 ähnlich ist, was nur darauf beruhen

kann, daß M3 früher durchbricht und sich schon in jugendlicherem Alter an der Kaufunktion beteiligt. Stammesgeschichtlich ist also der Durchbruch des M3 seit dem Pliozän allmählich hinausgeschoben worden, so daß bei den jungdiluvialen und rezenten Nashörnern der M3 bezüglich des Zeitpunktes seines Durchbruchs an den Weisheitszahn des Menschen erinnert. Gelegentlich waren auch (bei *simum* und *antiquitatis*) am Knochen Unregelmäßigkeiten zu beobachten und vereinzelt war die Stellung des durchbrechenden Zahnes abnorm. Gelegentlich schien mir sogar die Form des M2 der eines M3 angenähert, wenn der letztere besonders spät durchbrach. Es ist höchst bedauerlich, daß ich über diese Verhältnisse keine Aufzeichnungen gemacht habe, doch wurde mit die Bedeutung der Einzelbefunde erst klar, nachdem ich schon eine große Zahl von Schädeln an verschiedenen Orten untersucht hatte.

In diesem Zusammenhang interessiert vielleicht eine Beobachtung über die Zeit des Zahnwechsels bei *Diceros bicornis*. Das Exemplar des Frankfurter Zoos, ein Männchen, war Mitte 1933 etwa  $6\frac{3}{4}$  Jahre alt. Ausgefallene Milchzähne hatte der Wärter nicht gefunden, und eine Besichtigung des Gebisses mit Hilfe des Wärters zeigte stark abgekaut, braune Zähne. Das Milchgebiß war also offenbar noch vollständig in Funktion. Auch von dem Berliner Exemplar, ebenfalls einem Männchen, hat der Wärter noch keine ausgefallenen Milchzähne gefunden. Es ist aber, nach seinem Benehmen zu urteilen, trotz seiner 5—6 Jahre (Frühjahr 1933) schon geschlechtsreif.

Die ersten Halswirbel. Selbstverständlich ist nicht nur die Form des Schädels, sondern auch die der vorderen Halswirbel maßgebend von der Lebensweise beeinflußt. Die Zahl der sicher bestimmten Wirbel in den Sammlungen ist aber viel zu gering, um eine variationsstatistische Untersuchung darauf aufzubauen zu können, ferner begegnet die Wahl brauchbarer Meßpunkte an den kompliziert gebauten Wirbeln Schwierigkeiten und endlich wäre es wichtig, anatomische Einzelheiten über die Halsmuskulatur zu wissen. Die Voraussetzungen für eine Untersuchung der Halswirbel mit ähnlichen Methoden, wie sie vorstehend auf den Schädel angewandt wurden, sind also z. Z. noch nicht hinreichend erfüllt. Daß aber z. T. sogar beschreibbare, morphologische Unterschiede vorhanden sind, darauf hat HILZHEIMER (1925) hingewiesen.

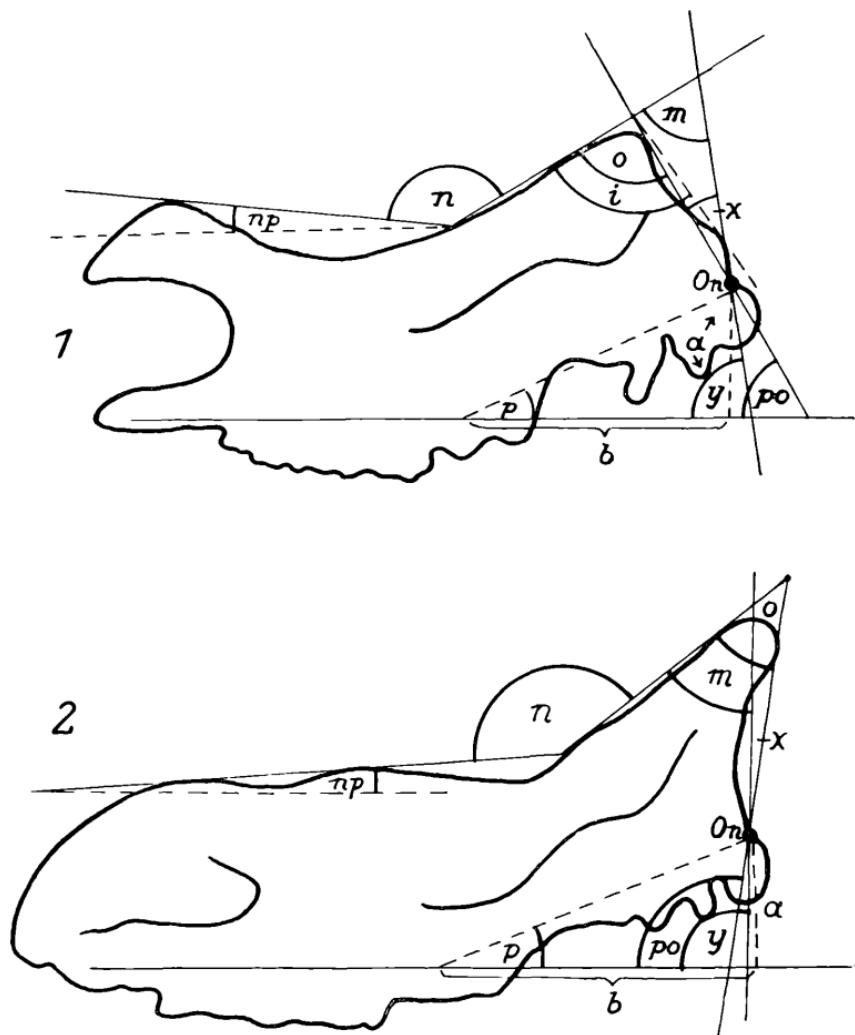
---

## Schriftenverzeichnis.

- BACHOFEN-ECHT, A. v., Darstellung des Lebensbildes von *Megaceros* nebst Bemerkungen über dessen Variationsbreite. *Palaeobiologica* 1933.
- BERG, B., Meine Jagd nach dem Einhorn. Frankfurt a. M. 1933.
- BRANDT, J. F., Versuch einer Monographie der Tichorhininen Nashörner. *Mém. de l'acad. imp. des sciences de St. Pétersb.* VIIe Série, 24, Nr. 4, St. Pétersbourg 1877.
- BREHMS Tierleben, Allgem. Kunde des Tierreichs. *Säugetiere* 3, Leipzig und Wien 1915.
- DABELOW, A., Über die Korrelationen in der phylogenetischen Entwicklung der Schädelform. *Morph. Jahrb.* 63, S. 1, 1929 und 67, S. 84, 1931 (1929).
- DUERST, U., Vergleichende Untersuchungsmethoden am Skelett bei Säugern. *Handb. d. beil. Arb. Meth.* VII, 2, Berlin und Wien 1926.
- EDINGER, T., Die Foramina parietalia der Säugetiere. *Zs. Anat. Entwicklungsgesch.* 102, 1933.
- FREUDENBERG, W., Die Säugetiere des älteren Quartärs von Mitteleuropa. *Geol. u. Paläont. Abh. N. F.* 12, H. 4/5, Jena 1914.
- HELLER, E., The white rhinoceros. *Smithsonian Miscell. Collections*, 61, Nr. 1, Washington 1913.
- HILZHEIMER, M., Eine neue Rekonstruktion von *Rhinoceros antiquitatis* Blbch., zugleich ein Beitrag zur Morphologie, Biologie und Phylogenie dieses Tieres. *N. Jahrb. f. Min. Geol. u. Pal.*, 50, S. 490—519, Stuttgart 1924.
- , *Rhinoceros simus germano-africanus* n. subsp. aus Oldoway. *Wiss. Erg. d. Oldoway-Expedit.* 1913. Herausgegeben von H. RECK, 47—79. 4 Textfig., 1 Taf., Leipzig 1925.
- HOYER, H., Die Untersuchungsergebnisse am Kopfe des in Starunia in Galizien ausgegrabenen Kadavers, von *Rhinoceros antiquitatis* Blum. *Zs. f. Morph. & Anthrop.* 19, S. 419—492, 1916.
- JOHANNSEN, W., Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 3. Aufl., Jena 1926.
- LECHE, In BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs 6, V, S. 737, 1900.
- MAAREL, F. H. v. d., Contribution to the knowledge of the fossil mammalian fauna of Java. *Proefschrift*, Rijks-Universiteit Utrecht, Amsterdam 1932.
- NOWAK, J., PANOW, E., TOKARSKI, J., SZAFER, W., STACH, J., The second woolly rhinoceros (*Coelodonta antiquitatis* BLUM.) from Starunia, Poland. *Bull. intern. Acad. pol. Sciences et lettr. Classe des sciences math. et nat.*, B., Cracovie 1930.
- OSBORN, H., The extinct Rhinoceroses. *Mem. of the Amer. Mus. of Natural History*, 1, III, April 22 1898.
- , Phylogeny of the rhinoceroses of Europe. *Bulletin of the Amer. Mus. of Natural History*. 13, S. 229—267, New York 1900.
- , Craniometry of the Equidae. *Mem. of the Amer. Mus. of Natural History*, Ne Ser. 1, III. June 1912.

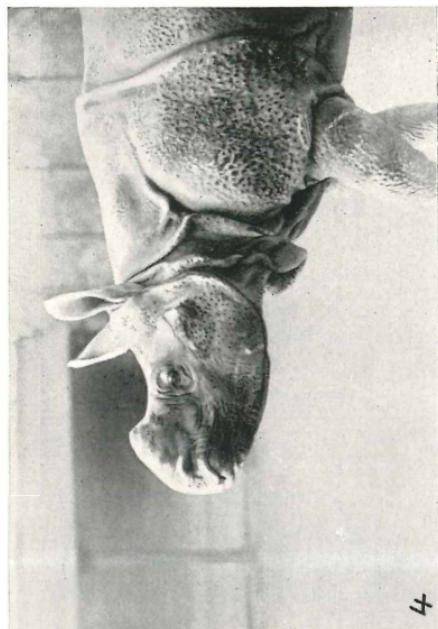
- ROSA, D., Die Progressive Reduktion der Variabilität und ihre Beziehungen zum Aussterben und zur Entstehung der Arten. Jena 1903.
- SCHROEDER, H., Die Wirbelthier-Fauna des Mosbacher Sandes. I. Gattung Rhinoceros. Abh. d. Preuß. Geol. Landesanst. N. F. 18, Berlin 1903.
- , Über Rhinoceros merckii und seine nord- und mitteldeutschen Fundstellen. Abh. d. Preuß. Geol. Landesanst., N. F. 124, Berlin 1930.
- STREMME, H., Die Säugetiere mit Ausnahme der Proboscidier. In: SELENKA, M. & BLANCKENHORN, M., Die Pithécanthropus-Schichten auf Java, S. 82—150, Leipzig 1911.
- STROMER v. REICHENBACH, E., Ein Aceratherium-Schädel aus dem Dinothirien-Sand von Niederbayern. Geogn. Jahresh., 16., 1903, S. 57 bis 63, München 1905.
- SICKENBERG, O., Rhinocerotoidea. In: WEBER, M., Die Säugetiere, 4, Jena 1928.
- TOULA, F., Das Nashorn von Hundsheim. Abh. d. Geol. Reichsanst. 19, H. 1, Wien 1902.
- WANG, K. M., Die obermiozänen Rhinocerotiden von Bayern. Pal. Zs., 10, S. 184—212, Berlin 1928.
- WEIDENREICH, F., Knochenstudien. Zs. f. Anat. Entwicklungsgesch., 69, S. 382—466 und 558—597, 1923.
- , Die Sonderform des Menschenkopfes als Anpassung an den aufrechten Gang. Zs. f. Morph. u. Anthr. 42, 1924.
- , Wie kommen funktionelle Anpassungen der Außenformen des Knochenskeletts zustande? Pal. Zs. 7, Berlin 1926.
- WÜST, E., Zwei bemerkenswerte Rhinoceros-Schädel aus dem Pliozän Thüringens. Palaeontographica, 58, Stuttgart 1911, S. 133—134.
- , Beiträge zur Kenntnis der diluvialen Nashörner Europas. Centralbl. f. Min., Geol. u. Pal., Jahrg. 1922, S. 641—656, Stuttgart 1922.
- ZEUNER, F., Platycleis speciosa (HEER) (Orth. Tettig) aus dem Obermiozän von Oeningen in Baden. Beitr. zur Naturw. Erforsch. Badens, H. 9, Freiburg/Br. 1932.
- , Die Stammesgeschichte der Käfer (Über die Beziehungen der Form der Organe zu ihrer Funktion I). Paläon. Zs., 15, S. 280—311, Berlin 1933 (1933a).
- , Die Lebensweise der Gryphäen (Über die Beziehungen der Form der Organe zu ihrer Funktion II). Palaeobiologica, 5, 3, Wien 1933 (1933b).
- , Die Orthopteren aus der diluvialen Nashornsschicht von Starunia (Galizische Karpaten). „Starunia“ Heft 4; Bull. Int. Acad. Polonaise Sci. et Lettr., Cl. Math. Nat. B. 1934 (1934a).
- , Das Klima des Eisvorlandes in den Glazialzeiten. Jahrb. f. Min. etx. 1934 (1934b).
- , Die neue Nashornleiche aus den Erdwachsgruben von Starunia (galizische Karpaten). Aus der Heimat, 1934, Heft 2, (1934c).
- Weitere Literatur in HILZHEIMER 1934, WÜST 1922 und in WEBER, Säugetiere (s. SICKENBERG).

DIE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN SCHÄDELFORM UND LEBENSWEISE USW. 73



Tafel 1.

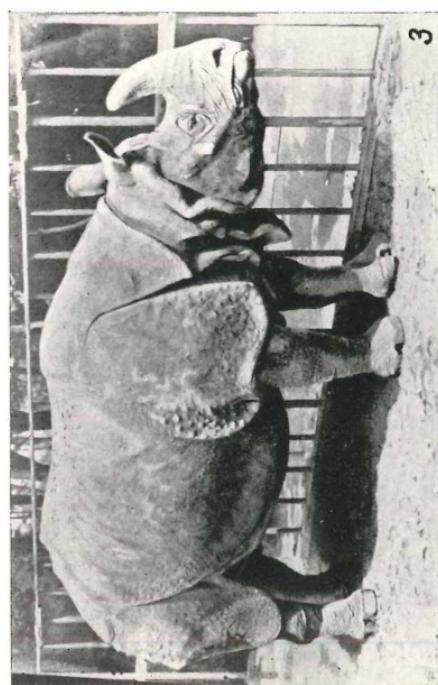
Abb. 1—2. Die an den Schädeln gemessenen Winkel, 1. bei *Rh. unicornis*, 2. bei *T. antiquitatis*. Oc = Opisthocranion, On = Opisthion.



4



6



3

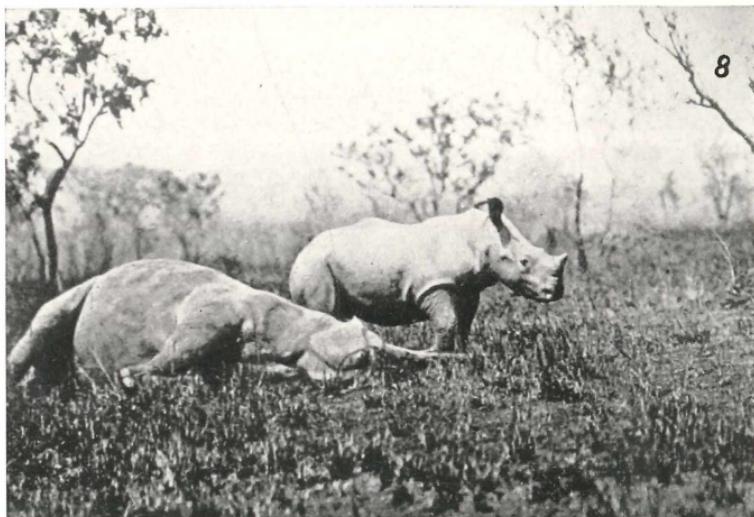
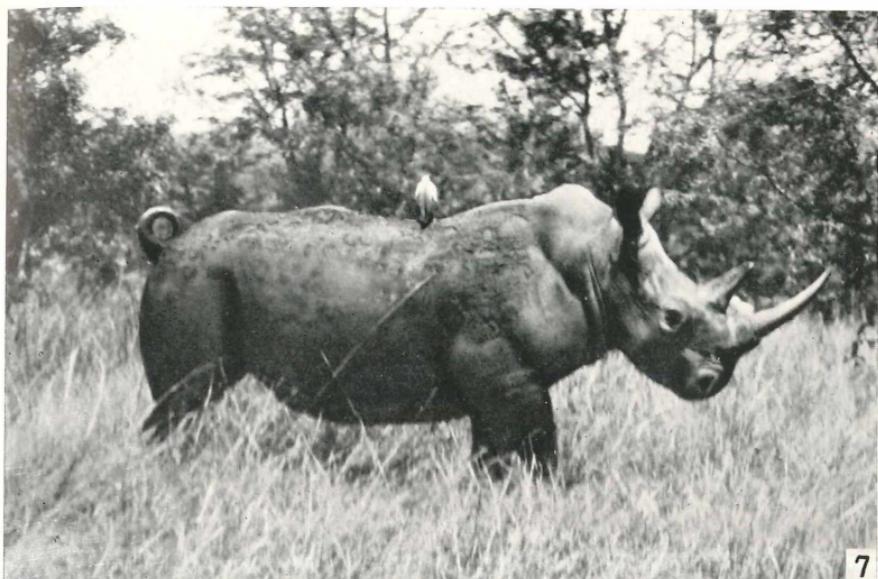


5

Tafel 2.

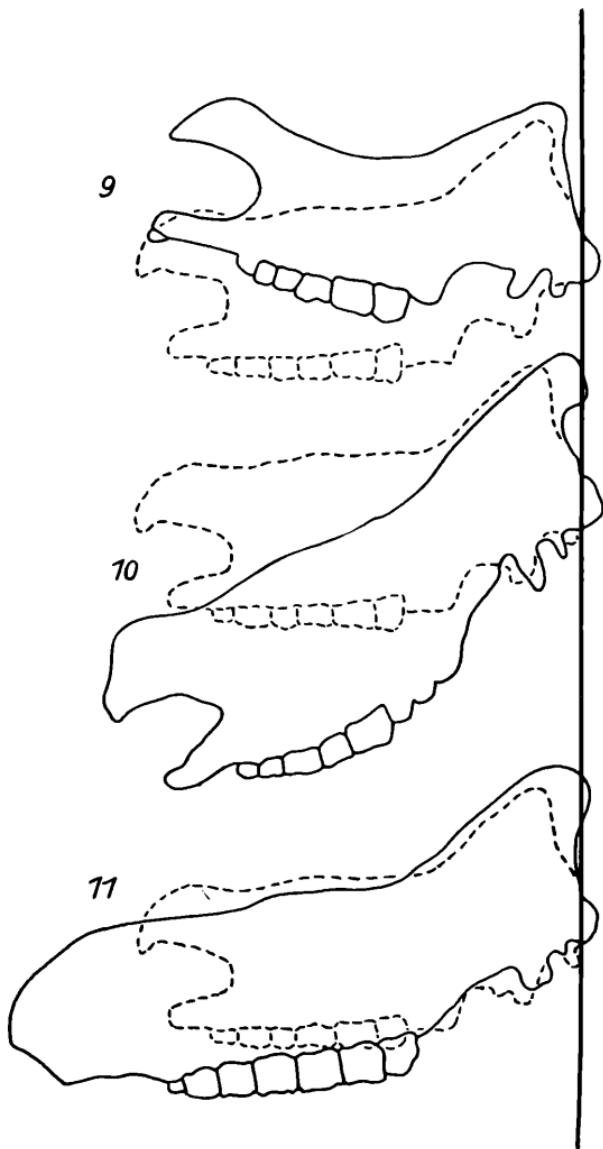
Abb. 3—4. Mittlere Kopfhaltung von *Rhinoceros unicornis*. 3. Vorkriegsexemplar des Berliner Zoologischen Gartens. Teilnahmslos stehend. 4.  $3\frac{1}{2}$  Jahre altes Tier in Carl Hagenbeck's Tierpark, Stellingen. Aufnahme des Tierparks 1932. Haltung des Kopfes bei freiem Laufe. Abb. 5—6. *Diceros bicornis*, Erklärung auf Tafel 3.

DIE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN SCHÄDELFORM UND LEBENSWEISE USW. 75



Tafel 3.

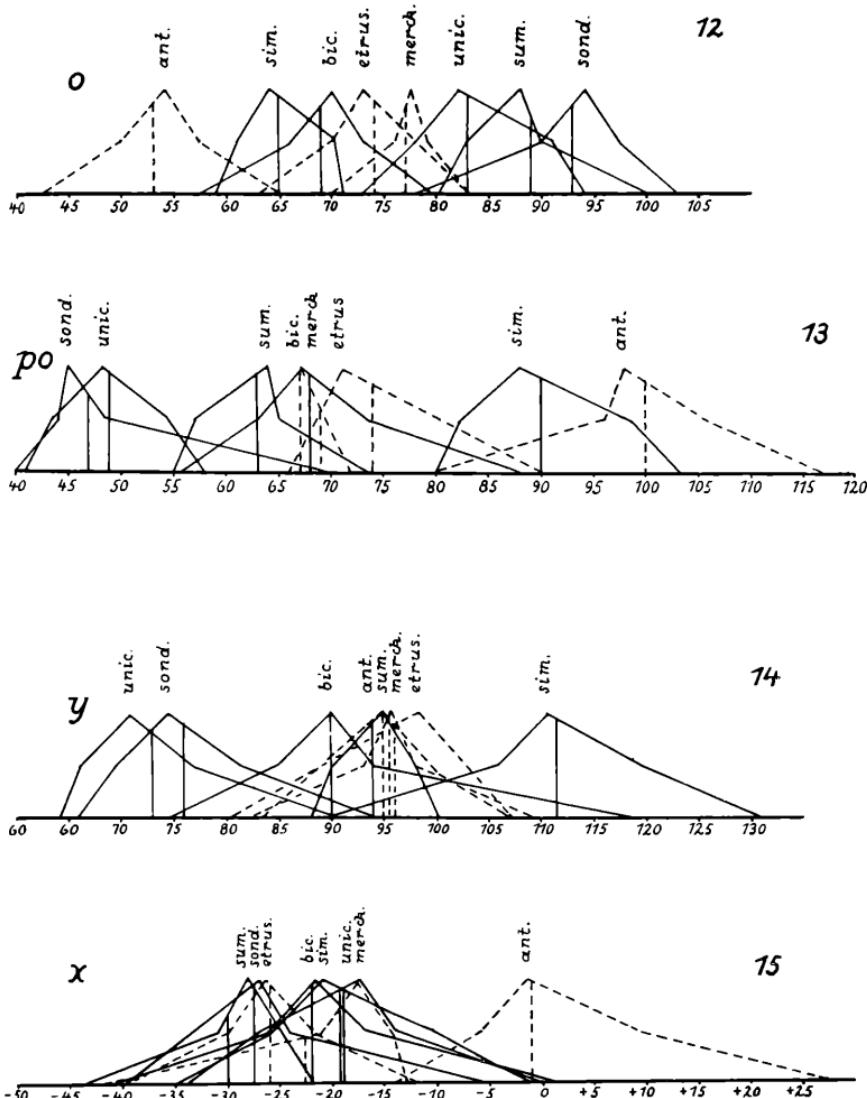
Abb. 7—8. Mittlere Kopfhaltung von *Ceratotherium simum*. 7. Starker Bulle mit Fetthöcker auf dem Nacken in Ruhestellung. Aufnahme von P. C. R. Senhouse, Original von der Münchener Illustrierten Presse zur Verfügung gestellt. 8. Kalb, neben schlafender Mutter teilnahmslos stehend, auf verbrannter Steppe. Kermit Roosevelt phot., aus Heller 1914, Tafel 7. Tafel 2, Abb. 5—6. Mittlere Kopfhaltung von *Diceros bicornis*. Exemplar des Berliner Zoologischen Gartens, 5—6 Jahre alt, phot. F. Zeuner. 5. teilnahmslos stehend, 6. laufend.



Tafel 4.

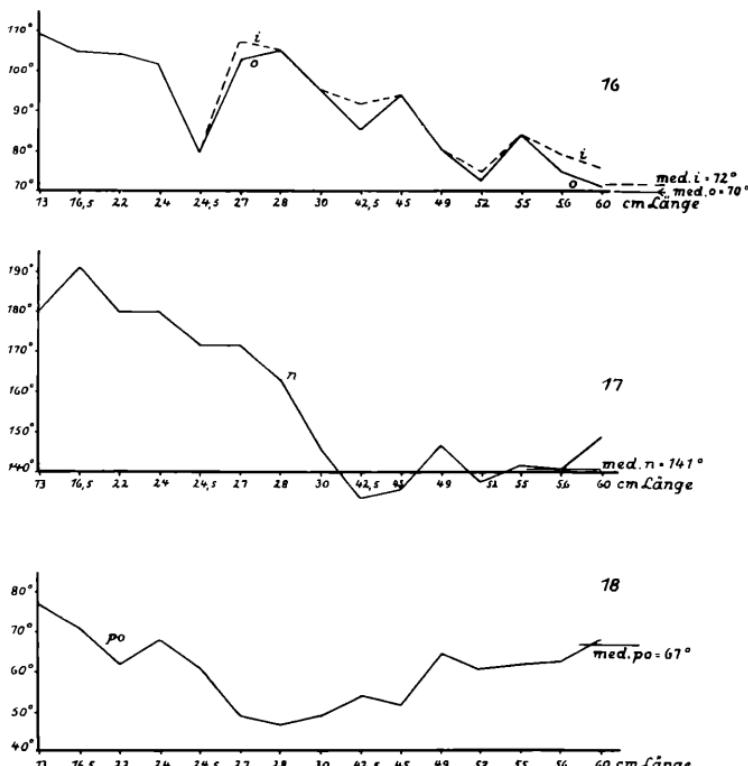
Abb. 9—11. Schädel, auf die steile Foramenachse orientiert, um die Stellung des Gesichtsschädels zu veranschaulichen. Gestrichelt *Dic. bicornis*. 9. *Rh. unicornis*, 10. *Cer. simum*, 11. *T. antiquitatis*. — Man beachte auch die Parallelität der Parietalia bei *bicornis*, *simum* und *antiquitatis*. Die Schädelumrisse sind ungefähr den Medianen der Winkel angeglichen.

DIE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN SCHÄDELFORM UND LEBENSWEISE USW. 77



Tafel 5.

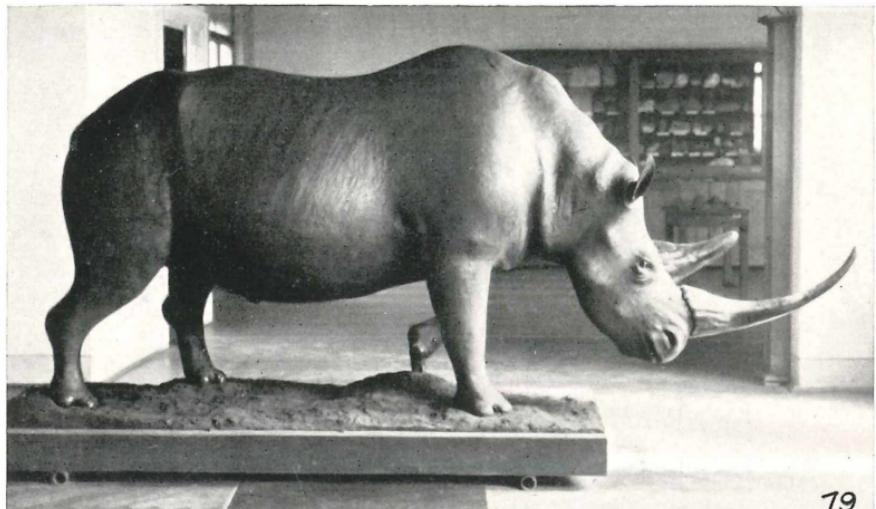
Abb. 12—15. Graphische Darstellung der Quartilwerte. Kurvengipfel die Medianen, die arithmetischen Mittel als Senkrechte eingetragen. Rezent Arten ausgezogen, fossile gestrichelt.



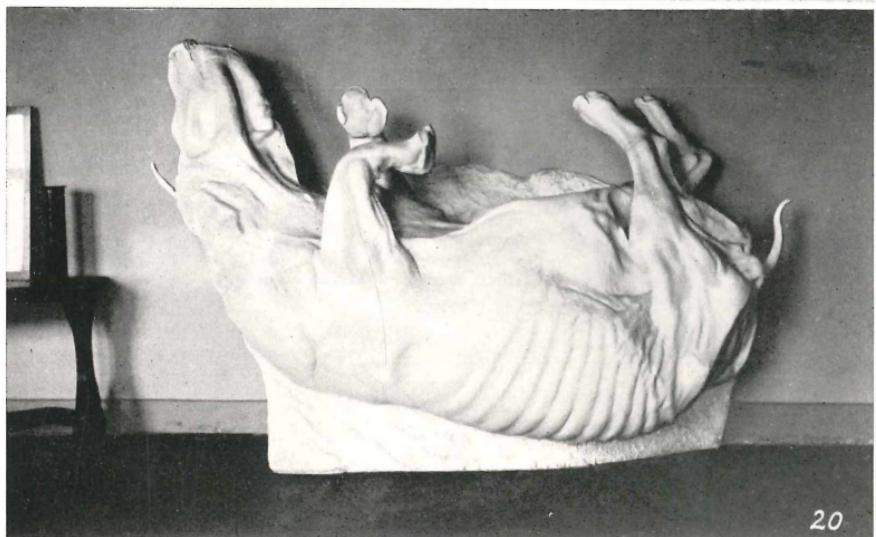
Tafel 6.

Abb. 16—18. Die Kinderreihe von *Diceros bicornis*. Abszisse: Schädel nach der Länge geordnet, Ordinate Winkelwerte, Abb. 16. o und i (gestrichelt), 17. n, 18. po. Die Medianen der Erwachsenen sind rechts beigefügt.

DIE BEZIEHUNGEN ZWISCHEN SCHÄDELFORM UND LEBENSWEISE USW. 79



79

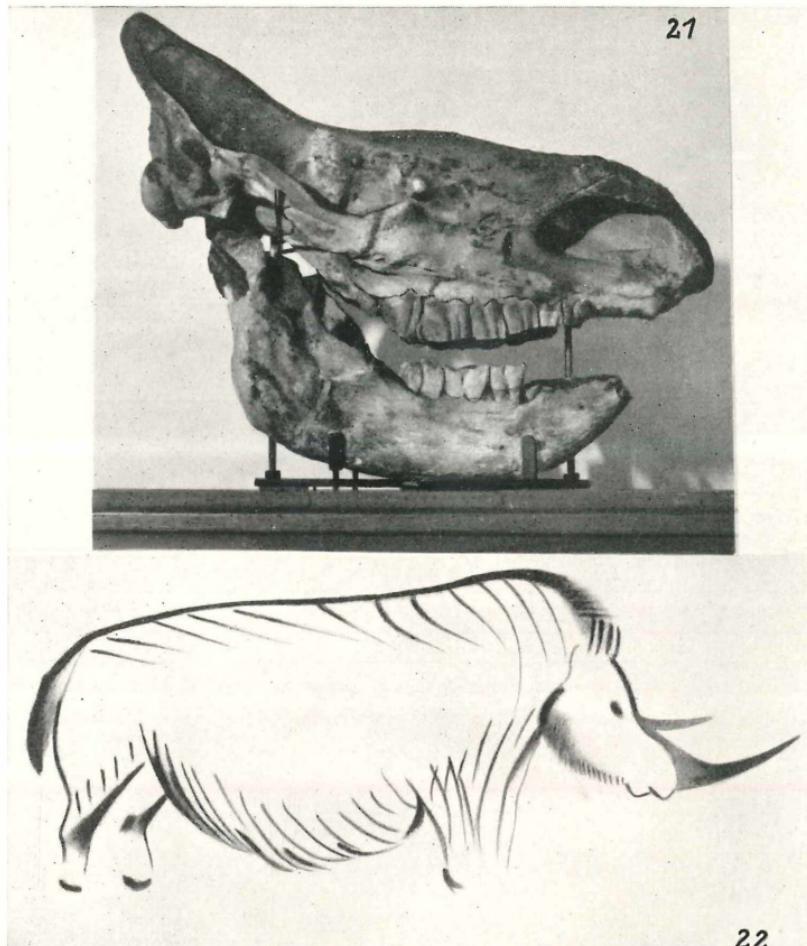


20

Tafel 7.

Abb. 19—20. *Tichorhinus antiquitatis* ♀ aus Starunia (Galizische Karpathen). Ausgegraben 1929 von der Poln. Akademie der Wissenschaften, aufgestellt im Museum der Akademie, Krakau, phot. Zeuner. 19. Montierter Balg. Hörner ergänzt. 20. Gipsabguß des Kadavers in seiner ursprünglichen Form.

80 F. ZEUNER, BEZIEHUNGEN ZWISCHEN SCHÄDELFORM U. LEBENSWEISE USW.



Tafel 8.

Abb. 21. Schädel von *T. antiquitatis* aus dem Löß von Gnadenfeld (Oberschlesien), aufgestellt im Geologischen Institut in Breslau. Abb. 22. Aurignac-Zeichnung aus der Höhle von Font-de-Gaume. Aus CAPITAN & BREUIL, Caverne de Font-de-Gaume, 1910.