

dieser Pflanzen (Euphorbien und Cacteen) überaus gering ist, vermerkt aber immerhin doch selbst Andeutungen von Zuwachszonen.

Es dürfte jedem selbst überlassen bleiben, welche Stellung er zu HOLTERMANN's p. 189 ausgesprochener These einnehmen will: „Nur wenn wir die Bildung der Zuwachszonen mit der Funktion der Leitungsbahnen und der Transpiration des Laubes in Zusammenhang bringen, ist es möglich, vom Standpunkt der anatomisch-physiologischen Betrachtungsweise aus die Kausalitätsverhältnisse klarzulegen.“ Auch in anderer Beziehung scheinen Fachgenossen ein recht bitteres Urteil über HOLTERMANN zu fällen (VOLKENS, p. 91—92).

Daß die Zuwachszonen auch in den Tropen Jahresringe sein können, zeigt HOLTERMANN an einigen bestimmten Beispielen. Bei anderen Beispielen ließ sich zeigen, daß die Ringe nichtjährlichen Vegetationsperioden entsprachen. So erwähnt er einen reichlich sieben Jahre alten Kakaobaum, der von 1893—1901 dreimal jährlich die Blätter verloren hatte und nun 22 Zonen zeigte.

HOLTERMANN stellt fest, daß durchgehends die schnellwachsenden laubwerfenden Bäume die deutlichsten Zuwachszonen bilden. Er fand verschiedene Bäume und Sträucher, die gar keine Zuwachszonen zeigten. Das waren in der Regel sehr langsam wachsende Pflanzen. Auch das Fehlen der Zuwachszonen wird mit Hilfe der Transpirations-Hypothese erörtert. (Schluß folgt.)

Beiträge zur Kenntnis der diluvialen Nashörner Europas.

Von **Ewald Wüst** in Kiel.

Mit 5 Textfiguren.

Für die Zwecke einer größeren faunengeschichtlichen Arbeit war ich genötigt, zu der Nomenklatur, Systematik und Stammesgeschichte unserer europäischen diluvialen Nashörner Stellung zu nehmen. Das erforderte auch vergleichende Untersuchungen an rezenterem Materiale, die mir in den Zoologischen Museen in Kiel und Hamburg durch das dankenswerte Entgegenkommen der Direktoren derselben, der Herren BRANDT und LOHMANN, ermöglicht wurden. Eine zureichende Begründung der erlangten Ergebnisse würde den Rahmen der erwähnten faunengeschichtlichen Arbeit überschreiten und erfolgt daher in der vorliegenden Arbeit (Abschnitt I). Ich schließe daran (Abschnitt II—IV) die Mitteilung der Ergebnisse einiger anderweitiger Nashornstudien, denen es sehr zustatten gekommen ist, daß ich dank dem freundlichen Entgegenkommen von Herrn JOH. WALTHER immer wieder das mir von früher her vertraute, so ungewöhnlich lehrreiche Material des Geologischen Institutes in Halle a. S. zum Vergleiche heranziehen konnte.

I. Zur Nomenklatur, Systematik und Stammesgeschichte der diluvialen Nashörner Europas.

Die Zoologen verteilen schon seit Jahrzehnten mit Recht die lebenden Nashörner auf mehrere verschiedene Gattungen¹. In der paläontologisch-geologischen Literatur ist es auch heute noch sehr gebräuchlich, die diluvialen Nashörner Europas unter dem Gattungsnamen *Rhinoceros* zu führen, obgleich die Zoologen zur Gattung *Rhinoceros* im neuzeitlichen engen Sinne nur zwei Arten rechnen, von denen allgemein anerkannt ist, daß sie von allen lebenden Nashörnern weitaus am wenigsten mit unseren diluvialen Formen zu tun haben, *Rh. unicornis* L. (= *indicus* Cuv.) und *sondaicus* DESM. (= *javanicus* Cuv.). In derjenigen paläontologisch-geologischen Literatur aber, in der eine Aufteilung unserer diluvialen Arten auf neuzeitlichere, enger gefaßte Gattungen versucht wird, ist eine weitgehende Verwirrung eingerissen.

Seit J. F. BRANDT'S Monographie der tichorhinen Nashörner² war es vielfach üblich geworden, unsere diluvialen Formen, welche alle durch den Besitz einer mehr oder weniger verknöcherten Nasenscheidewand ausgezeichnet sind, zu einer ausgestorbenen, nur diluviale und pliocäne Formen umfassenden Untergattung oder Gattung zusammenzufassen, der man die nächsten Beziehungen zu der rezenten afrikanischen Gattung *Diceros* zuschrieb. BRANDT hatte diese Untergattung oder Gattung schon 1849³ *Tichorhinus* genannt, unverkennbar *T. antiquitatis* BLUMENB. (= *tichorhinus* G. FISCH.) als ihren Typus betrachtend. Zwei ältere, noch in Betracht kommende Namen hatte BRANDT — zweckmäßiger und auch nach den heute geltenden internationalen Nomenklaturregeln der Zoologen zulässiger Weise —, als auf verkannte Jugendzustände von *T. antiquitatis* BLUMENB. gegründet, abgelehnt: *Coelodonta* BRONN 1831, einen heute infolge des herrschenden Prioritätsfanatismus gewöhnlich *Tichorhinus* BRANDT 1849 vorgezogenen Namen, und *Hysterotherium* GIEBEL 1847.

Nachdem schon ältere Autoren darauf hingewiesen hatten, daß ein Teil unserer diluvialen Arten im Gebisse der rezenten malayischen Gattung *Dicerorhinus* GLOGER am nächsten steht, kann es nach TOULA'S Monographie über das Nashorn von Hundsheim⁴ keinem Zweifel mehr unterliegen, daß der pliocäne und diluviale Formenkreis des „*Rhinoceros*“ *etruscus* FALC., zu dem auch *hundsheimensis* TOULA gehört, der Gattung *Dicerorhinus*, bei deren rezentem Vertreter, *D. sumatrensis* F. CUV., TOULA eine beginnende Verknöcherung der Nasenscheidewand nachwies, unterzuordnen ist. Nach dem übereinstimmenden Urteile aller Autoren, die sich mit der Systematik

¹ Die Nomenklatur wurde von OLDFIELD THOMAS, Proc. Zool. Soc. London, 1901, Vol. 2, p. 154—158, klargestellt.

² Mém. Ac. St. Pétersbourg, VII. Série, T. 24, No. 4, 1877.

³ Mém. Ac. St. Pétersbourg, VI. Série, T. 5, 1849, p. 393.

⁴ Abh. d. k. k. Geol. Reichsanst., Bd. 19, H. 1, 1902.

unserer diluvialen Nashörner im einzelnen beschäftigt haben, stehen dem genannten Formenkreise die diluvialen Arten *Merkii* JÄG. und *hemitocchus* FALC. sowie die einer verknöcherten Nasenscheidewand entbehrende, vielfach aus dem europäischen Diluvium angegebene, aber, wie H. SCHROEDER⁵ zeigte, auf das Pliocän beschränkte Art *megarhinus* DE CHRIST. recht nahe, so nahe, daß über die Abgrenzung dieser Arten voneinander und von *etruscus* FALC. noch mannigfache Meinungsverschiedenheiten bestehen. Unter diesen Umständen sind alle diese Arten der Gattung *Dicerorhinus* zuzuweisen⁶. Unsere diluvialen *Dicerorhinus*-Arten stehen, wie allgemein bekannt, *D. Schleiermacheri* KAUP so nahe, daß sie unbedenklich auf diese Art des Obermiocäns oder deren nächste Verwandtschaft zurückgeführt werden können.

Tichorhinus antiquitatis BLUMENB. entfernt sich allein schon durch die seit H. v. MEYER⁷ bekannten Gebißunterschiede so auffallend von allen *Dicerorhinus*-Arten, daß er nicht zu dieser Gattung gestellt werden kann⁸. Zu prüfen bleibt indessen sein Verhältnis zu der rezenten afrikanischen Gattung *Diceros*⁹, oder, wenn man diese in *Diceros* GRAY (Formenkreis des *bicornis* L.) und *Ceratotherium* GRAY (Formenkreis des *simum* BURCH.) aufteilen will, zu *Ceratotherium*. Für eine nähere Verwandtschaft mit *Ceratotherium* sind, abgesehen von einigen Merkmalen, von denen bekannt aber öfters nicht genügend beachtet worden ist, daß sie nur *Rhinoceros* s. str. gegenüber unterscheidend und nicht nur mit *Diceros*, sondern auch mit *Dicerorhinus* gemeinsam sind, insbesondere angeführt worden: 1. die gerade abgeschnittene Oberlippe, 2. der sehr lang gestreckte Schädel und 3. der Bau der Backzähne.

1. Die Oberlippe. Die Oberlippe von *Ceratotherium simum* ist in der zoologischen Literatur vielfach gut abgebildet. Ich führe einige leicht zugängliche Abbildungen an: BREHM's Tierleben, 4. Aufl., Säugetiere, 3. Bd., Leipzig und Wien 1915, Tafel Unpaarhufer I bei p. 595, Fig. 1; M. HILZHEIMER, Handbuch der Biologie der

⁵ Abh. Kgl. Preuß. Geol. Landesanst., N. F., H. 18, 1903, p. 92—97.

⁶ SCHLOSSER (ZITTEL, Grundzüge der Paläontologie, II. Bd., 3. Aufl., 1918, p. 513—514) reißt diesen Formenkreis auseinander, indem er *hundsheimensis* mit *sumatrensis* zu *Ceratotherium* = *Dicerorhinus*, *megarhinus* zu *Diceros* und *etruscus* und *Merkii* zu *Coelodonta* = *Tichorhinus* stellt. Er scheint indessen kein natürliches, den Verwandtschaftsverhältnissen Rechnung tragendes System zu beabsichtigen, denn er leitet *Coelodonta etruscus* von *Ceratotherium Schleiermacheri*, *Coelodonta antiquitatis* aber von dem, allerdings mit Vorbehalt, zu *Diceros* gestellten *platyrhinus* ab.

⁷ Die diluvialen *Rhinoceros*-Arten. Palaeontographica, Bd. XI, 1864, p. 233—283, T. 35—43.

⁸ Gegen die mehrfach versuchte Ableitung des *T. antiquitatis* vom Kreise der diluvialen *Dicerorhinus*-Arten hat sich schon WURM (Verh. Naturhist.-Med. Ver. Heidelberg, N. F., Bd. 12, H. 1, 1912, p. 56) mit Recht ausgesprochen.

⁹ MATSUMOTO (Science Reports Tohoku Imp. Univ., 2. Ser., Vol. 3, 1918, p. 92) stellt ihn geradezu zu *Diceros*.

Wirbeltiere, Stuttgart, 1913, p. 661, Fig. 527; Führer durch die Schausammlungen des Mus. f. Naturk. in Berlin, I. Zoolog. Schausammlung, 4. Aufl., Berlin 1910, Fig. 1. Von fossilen Nashörnern sind 3 Köpfe mit Weichteilen wissenschaftlich bearbeitet worden:

1. vom Ufer des Wilui im Lena-Gebiete unter 64⁰ n. Br., 1771 gefunden, ausführlich behandelt und abgebildet in J. F. BRANDT, *De Rhinocerotis antiquitatis ... structura ...*, Mém. Ac. St. Pétersbourg, VI. Sér., T. 5, 1849, p. 161 ff., *Tichorhinus antiquitatis* BLUMENB.;

2. vom Ufer des Chalbui im Jana-Gebiete unter 68,5⁰ n. Br., 1877 gefunden, ausführlich behandelt und abgebildet und mit dem ebenfalls abgebildeten Wilui-Kopfe verglichen in L. v. SCHRENCK, Der erste Fund einer Leiche von *Rhinoceros Merckii* JÄG., Mém. Ac. St. Pétersbourg, VII. Sér., T. 27, No. 7, 1880, Bestimmung strittig:

3. aus einer Erdwachsgrube bei Starunia in Galizien, 1907 gefunden; ich beziehe mich im folgenden auf die Abbildungen in der Arbeit von E. L. NIZABITOWSKI, Die Überreste des in Starunia ... gefundenen *Rhinoceros antiquitatis* BLUM. ..., Anzeiger Ak. Wiss. Krakau, Math.-Nat. Kl., Reihe B, 1911, p. 240 ff.; die weitere Literatur ist bei H. HOYER, Die Untersuchungsergebnisse am Kopfe des in Starunia in Galizien ausgegrabenen Kadavers von *Rhinoceros antiquitatis* BLUM., Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop., Bd. 19, 1916, p. 419 ff., angeführt; *Tichorhinus antiquitatis* BLUMENB.

Eine so gerade abgeschnittene Oberlippe, wie sie *Tichorhinus antiquitatis* nach Ausweis des Starunia-Kopfes¹⁰ — am Wilui-Kopfe ist die Oberlippe verletzt — aufweist, besitzt unter den lebenden Nashörnern in der Tat nur *Ceratotherium simum*, wenn auch bemerkenswerterweise bei dem hypselodonten *Rhinoceros unicornis* gegenüber seinem brachyodonten Gattungsgenossen *Rh. sondaicus* eine beträchtlich geringere Entwicklung des zugespitzten Teiles der Oberlippe festzustellen ist. Auch der Chalbui-Kopf zeigt eine gerade abgeschnittene Oberlippe. Diesen Kopf stellten TSCHERSKI¹¹ und POHLIG¹² zu *Tichorhinus antiquitatis*, SCHRENCK hingegen zu *Dicerorhinus Merckii*. Eine Zugehörigkeit zu *Dicerorhinus Merckii* kann wohl nach TSCHERSKI's osteologischen Befunden¹¹ nicht in Betracht kommen, eine solche zu *Tichorhinus antiquitatis* ist aber vollkommen auszuschließen, seit wir das von den Ohren aller lebenden Nashörner, denen auch die des Chalbui-Kopfes gleichen, sehr erheblich abweichende spitze und schlanke Ohr des Starunia-Kopfes¹³ — am Wilui-Kopfe fehlen die Ohren — kennen. Da aus

¹⁰ Vgl. a. a. O. Pl. 8, Fig. 2.

¹¹ Vgl. Mém. Ac. St. Pétersbourg, VII. Sér., T. 40, No. 1, 1893, p. 12, Anm.

¹² Ebenda, p. 444, Anm. 1.

¹³ Vgl. a. a. O., Pl. 8, Fig. 2 u. 3. Ein ähnlich schlankes Ohr zeigt auch der geschnittene Kopf aus dem Magdalénien von Obercassel bei Bonn (VERWORN, BONNET und STEINMANN, Der diluviale Menschenfund von Obercassel bei Bonn, Wiesbaden 1919, T. 28, Fig. 2 a), der meines Erachtens zweifellos einen Nashornkopf darstellt.

Sibirien an Nashörnern außer *Tichorhinus antiquitatis* nur *Dicrorhinus hemitoechus* bekannt geworden ist, und die Form des Chalbni-Kopfes gut zum Schädel der letztgenannten Art, z. B. zu dem bekannten, wohl von Irkutzk stammenden Schädel¹⁴ paßt, ist es höchst wahrscheinlich, daß die Chalbni-Leiche zu *Dicrorhinus hemitoechus* gehört. Es hat ja schon OSBORN¹⁵ eingehend gezeigt, wie bei den Nashörnern in getrennten Stammreihen in hohem Maße gleichsinnige Umbildungen erfolgen. So differenzieren sich auch verschiedene Nashornstämme unabhängig voneinander in einen Laubfresserzweig mit zugespitzter Oberlippe und brachyodontem Gebisse (*Rhinoceros sondaicus* DESM., *Dicrorhinus sumatrensis* F. CUV., *Diceros bicornis* L.) und in einen Grasfresserzweig mit weniger zugespitzter (*Rhinoceros unicornis* L.) oder gerade abgeschnittener Oberlippe (*Dicrorhinus hemitoechus* FALC., *Ceratotherium sinum* BURCH.) und mehr oder weniger hypselodontem Gebisse. Unter diesen Umständen können aus der gerade abgeschnittenen Oberlippe von *Tichorhinus antiquitatis* keine näheren verwandtschaftlichen Beziehungen zu *Ceratotherium sinum* gefolgert werden.

2. Der Schädel. Die Ähnlichkeit in der Streckung des Schädels ist eine so oberflächliche, der ganze Schädelbau so grundsätzlich verschieden, daß wohl nur die geringe Zugänglichkeit von Schädeln und sogar von Schädel-Abbildungen von *Ceratotherium sinum* es erklärt, daß sich die Annahme besonders naher Beziehungen zwischen *Tichorhinus* und *Ceratotherium* allgemeinsten Anerkennung erfreut. WURM¹⁶ allerdings hat, obgleich er anscheinend seine ganze Anschauung von *Ceratotherium sinum* aus DUVERNOY¹⁷ schöpft, die grundsätzliche Verschiedenheit des Schädelbaues erkannt.

Ich habe im Zoolog. Museum in Hamburg den von NEHRING¹⁸ erkannten, beschriebenen und — leider in zu Vergleichen wenig geeigneter schräger Stellung — abgebildeten Schädel und dazu im Zoolog. Institute in Kiel einen zweiten, erst von mir als *Ceratotherium sinum* erkannten Schädel untersucht¹⁹ und hoffe einem Mangel abzu- helfen, wenn ich davon in Fig. 1—5 einige Abbildungen gebe²⁰.

¹⁴ Vgl. BRANDT, a. a. O., 1877, T. 1—2.

¹⁵ Phylogeny of the Rhinoceroses of Europe. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York, Bd. XIX, 1900, p. 229 ff.

¹⁶ A. a. O., p. 57—58.

¹⁷ Nouvelles études sur les Rhinocéros fossiles. Arch. Mus. Hist. Nat., T. 7, Paris 1854/5.

¹⁸ Zool. Anz., Bd. 24, 1901, p. 225 ff.

¹⁹ Ueber die Herkunft der beiden Schädel war nichts zu ermitteln. Sie stammen offenbar aus derselben Quelle, da ihre Unterkiefer vertauscht sind, wie aus dem Größenverhältnis zu den Schädeln (NEHRING's Abbildung zeigt deutlich, daß der Unterkiefer für den Schädel zu kurz ist) und aus dem Stande der Gebißentwicklung (Hamburger Schädel u. Kieler Unterkiefer mit keimendem, Hamburger Unterkiefer und Kieler Schädel mit angekauem M III) hervorgeht.

²⁰ Den Kieler Schädel hat mein Assistent, Herr O. SCHUSTER, photographiert; die Photographie der Hamburger Stücke verdanke ich Frl. E. MOHR in Hamburg.

Die besten Abbildungen des Schädels und noch mehr des Gebisses der zu den folgenden Vergleichen herangezogenen Arten sind weit verstreut. Falls man nicht zu viel Einzelheiten nachprüfen will, wird man für die lebenden Arten mit CUVIER's Recherches sur les ossemens fossiles oder BLAINVILLE's Ostéographie, für *Tichorhinus* mit BRANDT's oben angeführter Arbeit von 1849 und für die wichtigsten diluvialen *Dicerorhinus*-Arten mit den von H. SCHROEDER im Atlas zu den Abh. K. Preuß. Geol. Landesanst., N. F., H. 18, 1903 zusammengestellten Abbildungen auskommen.



Fig. 1. *Diceros (Ceratotherium) sinus* BURCH. Kiefer Schädel.

Tichorhinus hat mit *Ceratotherium*²¹ das starke Vorspringen des Occipitalkammes nach hinten gemeinsam, doch bildet sich dieses Verhalten, jedenfalls mit Vergrößerung der Hörner, Schwererwerden des Kopfes und Verstärkung der Nackenmuskulatur, unabhängig in verschiedenen Stammreihen aus, da es auch bei *Dicerorhinus hemitochus* zu bemerken ist. Dagegen bedingt die verschiedene Stellung des Nasenhornes eine grundverschiedene Gestaltung des Schnauzenteiles des Schädels. Bei *Tichorhinus* ist ähnlich wie bei *Dicerorhinus* (bei *D. sumatrensis* erst in den Anfängen) das Nasenhorn weit nach vorne verlagert und dementsprechend die knöchernen Nase lang gestreckt. Der Schnauzenteil des Schädels (nach hinten bis zum hinteren Ende des knöchernen Nasenausschnittes gerechnet) ist länger als hoch, nur bei *Dicerorhinus sumatrensis* ungefähr ebenso lang wie hoch. Die Trajektorien des Gebrauches des Nasenhornes müssen so durch die zunächst knorpelige Nasenscheidewand zum Zwischenkiefer und dem vorderen Teile des Oberkiefers verlaufen, und die Folge ist eine mehr oder weniger weitgehende Verknöcherung der Nasenscheidewand. Bei *Ceratotherium* wie auch bei *Diceros* und *Rhinoceros* liegt das Nasenhorn wesentlich

²¹ Bei jungen Tieren ist dieses Verhalten nach DUVERNOY, a. a. O., Pl. 8, Fig. 1, zu urteilen, noch nicht ausgeprägt; ebenso erinnern hier die Nasalia noch sehr an die kürzeren Nasalia von *Diceros bicornis*.

weiter rückwärts, und dementsprechend ist die knöcherne Nase nur kurz. Der Schnauzenteil des Schädels ist höher als lang, bei *Rhinoceros sondaicus* nur in unbedeutendem Maße. Die Trajektorien des Gebrauches des Nasenhornes verlaufen hinter dem knöchernen Nasenloche anstatt durch die Nasenscheidewand, so daß letztere nicht verknöchert. Um die erwähnten Formverhältnisse zu zahlenmäßigem Ausdrucke zu bringen, müßte ein größeres Schädelmaterial nach einem neu auszuarbeitenden Maßsysteme vermessen werden. Da ich mich dazu nicht in der Lage sehe, begnüge ich mich mit der Feststellung einiger relativer Maßzahlen auf Grund der von TOULA mitgeteilten und einiger von mir an Schädeln und Abbildungen nach TOULA'S Maßsystem genommener Maße. Um Anhaltspunkte für

1. das Vorragen des Occipitalkammes nach hinten,
2. das Vorragen der Nasalia) u. damit des ganzen Schnauzen-
3. das Vorragen der Intermaxillaria) teiles des Schädels

zu gewinnen, bin ich von TOULA'S Maßen

1. Nr. 28 (Occipitalkamm in der Mediane — Vorderrand der Orbita),
2. Nr. 22 (Spitze der Nasalia — innerer Winkel der knöchernen Nasenhöhle),
3. Nr. 23 (Spitze der Intermaxillaria — innerer Winkel der knöchernen Nasenhöhle)

ausgegangen. Diese habe ich in % eines Maßes eines innerhalb der diluvialen und rezenten Nashörner-Gruppen wenig Abänderungen unterliegenden Schädelteiles ausgedrückt. Am besten hätte sich dazu die Länge der Hirnhöhle geeignet, doch mußte ich, um TOULA'S Zahlen verwerten und auch aus Abbildungen messen zu können, mich mit TOULA'S Maß Nr. 20 (Condylus occipitalis — Vorderwand der Orbita) begnügen. Die an den beiden von mir untersuchten *Ceratotherium*-Schädeln und einem im Zoolog. Institute Kiel befindlichen Schädel von *Tichorhinus antiquitatis* aus „Nordost-Rußland“ mit dem Tasterzirkel genommenen bezüglichen Maße nebst der Länge der Mandibeläste von der Mitte des Condylus bis zur Symphyse sind folgende:

Schädel	20	28	28 in% von 20	22	22 in% von 20	23	23 in% von 20	Mandib. Län
<i>Ceratotherium simum</i> BURCH. } Zool. Mus. Hamburg }	460	517,5	112,5	172,5	37,5	147,5	32,1	ca. 5
<i>Ceratoth. sim.</i> BURCH. { rechts Zool. Inst. Kiel { links	413	484	117,2	179	43,3	136	32,9	} ca. 6
	420	479	114,0	179	42,6	139	33,1	
<i>Tichorh. antiquit.</i> BLUMENB. } Zool. Inst. Kiel }	357	ca. 400	112,0	226	63,3	—	—	—

Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht der oben genannten relativen Werte für eine Anzahl Schädel der auf den vorhergehenden Seiten besprochenen Nashornarten. Bei jeder Art sind angegeben:

1. * bei an Schädeln, ° bei an Abbildungen genommenen Maßen,
2. die Zahl der berücksichtigten Schädel,
3. der Autor der Maße oder der benützten Abbildungen (Zitate erübrigen sich im allgemeinen im Hinblick auf die im vorausgegangenen Texte gegebenen).



Fig. 2. *Diceros (Ceratotherium) simus* BURCH. Kieler Schädel.

Wie ohne weiteres ersichtlich ist, können die an Abbildungen genommenen Maße nicht ganz richtig sein, doch ist der Fehler gering, wie man durch Vergleich der am Schädel und an der Fig. 2 zugrunde liegenden Photographie ermittelten Werte für das Kieler *Ceratotherium simum* sehen kann.

Im Werte 1 für das Vorragen des Occipitalkammes fallen die hochspezialisierten Steppen- und z. T. auch Tundren-Nashörner *Dicrorhinus hemitoechus*, *Tichorhinus antiquitatis* und *Ceratotherium simum* mit 111,1—140,7 ganz aus dem Rahmen der übrigen verglichenen Rhinozeroten mit 80,5—107,6 heraus. Nach den Werten 2 u. 3, die das Vorragen der Nasalia und Intermaxillaria zum Ausdruck bringen, kann man die verglichenen Arten zwanglos auf zwei Gruppen verteilen:

A. Wert 2 = 29,1—43,3; 3 = 26,3—34,7.

Kurznasig-kurzschnauzige Nashörner: *Rhinoceros*, *Diceros*, *Ceratotherium*.

B. Wert 2 = 50,7—76,5; 3 = 45,0—62,2.

Langnasig-langschnauzige Nashörner: *Dicrorhinus*, *Tichorhinus*.

	1.	2.	3.
	Vorragen des Occipitalkammes nach hinten	Länge der Nasalia	Vorragen der Intermaxillaria
<i>Rhinoceros (Monoceros) sondaius</i> DESM.	* 2. TOULA	38,4—41,0	—
"	* 1. CUVIER	38,5	30,8
"	* 1. CUVIER	37,1	31,4
<i>Dicerorhinus sumatrensis</i> F. CUV.	* 11. TOULA	51,5—55,9	45,0—49,8
"	* 1. SCHROEDER	55,1	—
"	* 1. TOULA	—	—
"	* 2. SCHROEDER	63,4—66	—
"	* 1. SCHROEDER	60,2	—
<i>Tichorhinus ? platyrhinus</i> FALC. et CAUTL.	* 1. FALCONER and CAUTLEY	43,0—43,6	38,0—42,3
"	* 1. WÜST	63,3	—
"	* 3. BRANDT 1849	61,7—76,5	59,8—62,2 ¹
"	* 1. Photographie ¹	64,1	55,5
"	* 2. PAVLOW ²	50,7—54,1	53,3—55,4
<i>Diceros</i> (s. lat.) <i>pachygnathus</i> WAGN.	* 1. WEBER	36,4	34,7
"	* 1. Photographie ³	94,7	26,3
"	* 1. CUVIER	110,9	27,3
"	* 2. WÜST	112,5—117,2	32,1—33,1
"	* 1. Photographie	120,5	30,8

¹ Photographie eines prächtigen Schädels von Groß-Kayna bei Mersburg im Provinzialmuseum zu Halle a. S., die ich dessen Direktor, Herrn HAHNE, verdanke. — ² M. PAVLOW, Ann. géol. et min. de la Russie, Vol. 7, 1965, Pl. 3, Fig. 10 u. 11, 2 jugendliche Schädel ohne festgewachsene Nasenseidewand. — ³ Rezentier Schädel im Zool. Inst. Kiel. — ⁴ Nur an 2 Abbildungen gewonnen.

Der wohl der Vorfahrenreihe von *Tichorhinus antiquitatis* nahe stehende „*Rhinoceros*“ *platyrhinus* steht mit Wert 2 = 43,0—43,6; Wert 3 = 38,0—42,3 zwischen beiden Gruppen. Wie mangelhaft auch das mitgeteilte Zahlenmaterial ist, so läßt es doch aufs deutlichste erkennen, daß sich *Ceratotherium* in der Nasen- und Schnauzenlänge eng an *Diceros* anschließt und weit von *Tichorhinus* entfernt.

An weiteren Punkten des Schädelbaues, in denen *Ceratotherium* mit *Diceros* übereinstimmt und von *Tichorhinus* abweicht, seien noch folgende genannt. Der Occipitalkamm verläuft bei *Tichorhinus* wie bei *Dicerorhinus* gerade, bei *Ceratotherium* und *Diceros* in zwei in der Mediane zusammenstoßenden, nach vorne offenen Bögen. In der Mediane der Oberseite der Nasalia ist bei *Tichorhinus* eine Crista, bei *Ceratotherium* und *Diceros* eine Furche ausgebildet. Am Unterkiefer ist das Foramen mentale bei *Tichorhinus*, ähnlich wie bei *Dicerorhinus*, sehr viel kleiner und höher gelegen als bei den afrikanischen Gattungen.

Übrigens sei betont, daß die breiten, rauhen Randwülste der Unterseite der vorderen Teile der Nasalia und der Unterkiefersymphyse des *Ceratotherium* eine Eigenheit darstellen, die sich bei keiner anderen Nashorngattung findet.

3. Das Gebiß. Die Ähnlichkeit des Gebisses von *Tichorhinus* und *Ceratotherium* ist allerdings überraschend. Da mir keine brauchbare Abbildung des Gebisses von *Ceratotherium* zugänglich ist, und es sicher vielen anderen ebenso geht, gebe ich in Fig. 3 u. 4 Photographien des Gebisses des Kieler²² und des Hamburger Schädels und in Fig. 5 des Hamburger, zum Kieler Schädel gehörigen Unterkiefers. Die Übereinstimmung zwischen *Tichorhinus* und *Ceratotherium* erstreckt sich auf die Hypselodontie mit ihren Begleiterscheinungen, wie rauhe Schmelzoberfläche usw., die sehr schräge Stellung der beiden Schrägjoche (Protoloph und Metaloph), die vom Haupttale meist — durch Verwachsung von Stelidium und Parastelidium — völlig abgeschlossene Mittelgrube, die gute Ausbildung einer hinteren Grube am M. III max. und die Andeutung eines Lobus tertius am M. III mand., die starke Entwicklung der vorderen akzessorischen Falte der Außenwand der Oberkieferbackzähne (Parastyl) und die starke Abplattung der Halbmonde der Unterkieferbackzähne. Im einzelnen finden sich kleine Unterschiede. Bei *Ceratotherium* ist die Hochkronigkeit mit ihren nächsten Begleiterscheinungen noch ausgeprägter (z. B. schließen sich an den Unterkieferbackzähnen die Täler früher zu rings geschlossenen Gruben), sind die Schrägjoche noch schräger gestellt, ist am M. III max. die hintere Grube und am M. III mand. der Lobus tertius noch beträchtlicher entwickelt als bei *Tichorhinus*. Die an unangekauften Unterkieferbackzähnen von *Tichorhinus* deutliche Gliederung in

²² Der P. l. max. zeigt beiderseits eine eigentümlich abnorme Stellung, indem er mit der Außenwand gegen die Vorderwand des M. l. gedreht erscheint.



Fig. 3. *Dicerus (Ceratotherium) simus* BURCH. Kieler Schädel.

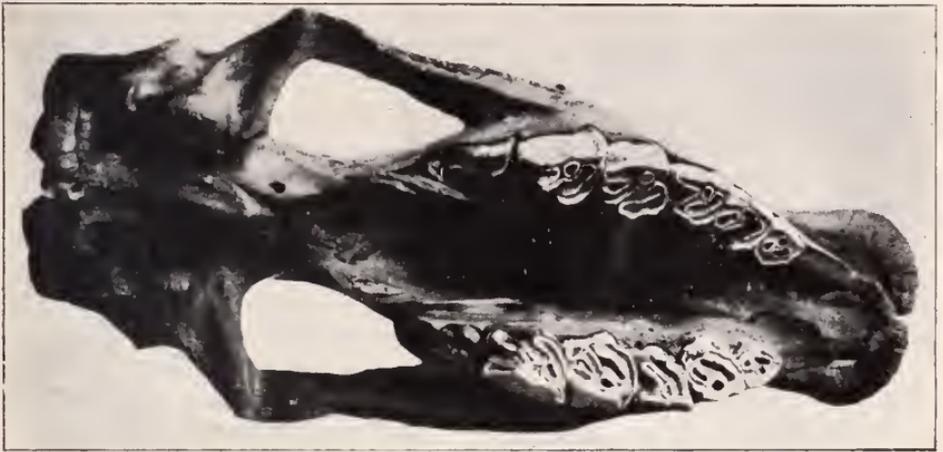


Fig. 4. *Dicerus (Ceratotherium) simus* BURCH. Hamburger Schädel.



Fig. 5. *Dicerus (Ceratotherium) simus* BURCH.
Hamburger Unterkiefer, zum Kieler Schädel gehörig.

Außen- und Innenhöcker fehlt bei *Ceratotherium*. Die Vertikalfalten der Außenwand der Oberkieferbackzähne sind bis auf die erste, die „vordere akzessorische Falte“ oder das Parastyl, bei *Ceratotherium* viel schwächer und in Einzelheiten abweichend ausgebildet. Diese und andere Einzelheiten ließen sich nur an isolierten Zähnen noch genauer ermitteln. Ich wäre daher für Hinweise auf Material von isolierten Zähnen von *Ceratotherium simum* sehr dankbar.

Im ganzen betrachtet sind die Gebisse von *Ceratotherium simum* und *Tichorhinus antiquitatis* so ähnlich, daß man allein nach ihnen die beiden Arten für nächstverwandt halten könnte. Nach dem über den Schädelbau Gesagten kann ich indessen in diesen weitgehenden Ähnlichkeiten nur Konvergenzerscheinungen erblicken.

Die so bezeichnende Mittelgrube der oberen Backzähne hat *Ceratotherium* nicht nur mit *Tichorhinus* gemeinsam. Bei *Diceros bicornis* bildet sich diese Grube nicht selten bei vorgeschrittener Abkauung aus. Ja schon der obermiocäne *Diceros* (s. lat.) *pachymathus* WAGN., dessen Gebiß durch M. WEBER²³ genauer bekannt geworden ist, zeigt bei stärkerer Abkauung eine Neigung zur Herausbildung dieser Grube²⁴.

Die rezenten afrikanischen Nashörner werden im allgemeinen, mit Recht, in nahe Beziehung zu *D. pachymathus* gebracht. Dieser hat aber den P. IV bereits verloren und kann deshalb nicht die Stammform der rezenten Arten sein.

Tichorhinus antiquitatis ist mehrfach auf *platyrhinus* FALC. et CAUTL.²⁵ der Oberen Siwalik-Schichten zurückgeführt worden. Diese Form, deren Schädel²⁶ ich im Geolog.-Paläont. Institute in Berlin im Abgusse sah, ist in der Tat die einzige Form, die in nähere Beziehungen zu *Tichorhinus antiquitatis* gebracht werden kann. Sie ist in vielen Punkten wesentlich primitiver als diese Art (vgl. z. B. die oben mitgeteilten Zahlen über das Vorragen des Occipitalkammes und des Nasen-Schnanzenteiles), besitzt aber bereits sehr hohe Zahnkronen.

Durch die vorgenommene Vergleichung komme ich zu dem Ergebnisse, daß die bemerkenswerten Ähnlichkeiten zwischen *Ceratotherium* und *Tichorhinus* solche sind, die allgemein unter Steppennashörnern zu entstehen pflegen, und daß im übrigen so grundsätzliche Verschiedenheiten bestehen, daß an eine nähere Verwandtschaft nicht zu denken ist. Dafür spricht auch die bereits oben erwähnte, von allen lebenden Nashörnern ganz abweichende Ohrform, die der Fund von Starunia kennen gelehrt hat. *Tichorhinus* ist eine besondere Gattung, die sich als Steppentypus zu *Dicero-*

²³ Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, 1904, p. 483 ff.

²⁴ A. a. O., Pl. 14, Fig. 3 (P. I und III).

²⁵ Mem. Geol. Surv. India, Palaeontol. Indica, Ser. X, Vol. II, Part 1, 1881, p. 48 ff.

²⁶ A. a. O., Pl. 9, Fig. 2.

rhinus mit vorwiegend Waldformen ähnlich verhält wie *Ceratotherium* zu *Diceros*²⁷. *Diceros* und *Ceratotherium* haben in Europa ihren nächsten Verwandten in *Diceros* (s. lat.) *pachygnathus* WAGN. im Obermiozän. Von da bis zum ersten Auftreten von *Tichorhinus antiquitatis* im Diluvium²⁸ liegt eine lange Zeit, aus der wir aus Europa nichts kennen, was mit den heutigen afrikanischen Nashörnern oder *Tichorhinus* irgendwie in nähere Beziehung gebracht werden könnte. Darauf ist nun so mehr Gewicht zu legen, als alle Elemente der europäischen Diluvialfaunen, die heute ausschließlich afrikanischen Formenkreisen angehören, nachweislich aus der jungpliocänen Fauna Europas hervorgegangen sind. Das gilt für die Formenkreise *Macacus florentinus* COCCHI — *inus* L., *Hyaena arverensis* CROIZ. et JOB. — *brunnea* THUNB., *Crocotta Perrieri* CROIZ. — *brevirostris* AYM. — *spelaea* GOLDF. — *crocuta* ERXL., *Hippopotamus maior* CUV. — *amphibius* L. und einige Tigerpferde, auf die ich an anderer Stelle näher eingehe.

Die nicht in der jungpliocänen Fauna Europas wurzelnden Säugetiere der europäischen Diluvialfaunen sind alle oder fast alle asiatischen, besonders sibirischen Ursprungs²⁹. Einen solchen auch für *Tichorhinus antiquitatis* anzunehmen, legen auch dessen oben besprochene Beziehungen zu „*Rhinoceros*“ *platyrhinus* FALC. et CAUTL. der Oberen Siwalik-Schichten nahe.

Ein allerdings entfernterer Zusammenhang zwischen *Tichorhinus* nebst *Dicerorhinus* und *Ceratotherium* nebst *Diceros* ist immerhin unverkennbar. Allen diesen eben genannten Gattungen steht *Rhinoceros* im heute üblichen Sinne, wenigstens in seinem spezialisierteren, in der Gegenwart durch *Rh. unicornis* L. vertretenen Zweige, sehr fremdartig gegenüber. Allein der primitiver gebliebene, in der

²⁷ Diese Konvergenzerscheinungen vermag ich mir schlechterdings nicht selektionistisch zu erklären. Beim Übergange vom Walde in die Steppe hat offensichtlich eine verhältnismäßig rasche Umbildung der Nashörner unter dem Einflusse der neuen Umwelt Platz gegriffen. Neuere Erfahrungen über den Einfluß endokriner Drüsen auf die verschiedensten Organe machen eine solche rasche Umbildung verständlicher, da es sehr wohl möglich erscheint, daß irgend ein einfacher Umstand der Umwelt, etwa eine chemische Eigenschaft der Nahrung, Drüsen mit innerer Sekretion und damit von diesen in ihrer Ausbildung abhängige Organe stark beeinflusst. Vgl. hierzu JENS PAULSEN, Wesen und Entstehung der Rassenmerkmale. Arch. Anthrop., N. F., Bd. 18, 1920, p. 60 ff.

²⁸ Die Art fehlt noch den ältesten diluvialen Faunen wie denen von Mosbach, Mauer, Süßenborn usw. Auf den Zeitpunkt ihres ersten Auftretens in Europa werde ich an anderer Stelle in größerem faunengeschichtlichem Zusammenhange zurückkommen.

²⁹ Ein sehr großer Teil dieser Einwanderer trifft in Mitteleuropa erst in der Würm-Eiszeit ein, anscheinend nachdem die in der Ausdehnung des Kaspisees bis an den Ural gegebene Wanderschranke gefallen war. Hierauf gehe ich an anderer Stelle in größerem faunengeschichtlichem Zusammenhange auf das ausführlichste ein.

Gegenwart durch *Rh. sondaicus* DESM. vertretene Zweig von *Rhinoceros* nähert sich im Schädel- und vor allem im Zahnbau recht deutlich *Dicerorhinus sumatrensis* F. Cuv.³⁰, der in Schädel und Gebiß wesentlich ursprünglicher geblieben ist als unsere diluvialen *Dicerorhinus*-Arten. Die Unterschiede, welche die bezeichneten beiden Zweige von *Rhinoceros*, die ja bekanntlich schon in den Siwalik-Schichten scharf voneinander geschieden sind, im Schädel wie auch im übrigen Skelett und im Gebisse aufweisen, sind so groß, daß man diesen Zweigen annähernd mit demselben Rechte wie *Diceros* und *Ceratotherium* den Rang von Gattungen oder Untergattungen beimessen kann. Während *Rhinoceros unicornis* L. und Verwandten im Falle einer Aufteilung der Gattung *Rhinoceros* der Name *Rhinoceros* verbleiben würde, wäre für *Rh. sondaicus* und Verwandte ein neuer Name einzuführen; als solchen schlage ich *Monocero-rhinus* vor.

Die hier entwickelten Anschauungen über Nomenklatur, Systematik und Stammesgeschichte der diluvialen europäischen und der rezenten Nashörner fasse ich in der folgenden kurzen Übersicht zusammen, in der ich die namentlich paläontologisch wichtigsten Merkmale mindestens der Untergattungen kurz zugefügt habe. Den Autoren der Gattungen, Arten usw. füge ich die Jahreszahlen zu, kann aber im allgemeinen im Hinblick auf TROUËSSART'S *Catalogus Mammalium* und die angeführte ältere Literatur auf Zitate verzichten.

A. Rhinocerotés. 1 I. mand. Höchstens ein nasales Horn. Haut faltig („gepanzert“). Klauendrüsen.

I. Genus: *Rhinoceros* L. 1766. Zahnformel $\frac{1(2) \cdot 0 \cdot 4 \cdot 3}{1 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}$. Oberkieferbackzähne im Gegensatze zu den übrigen Gattungen mit nur schwach angedeutetem Parastyl; bei starker Abkauung entsteht — früher bei hypselodontem als bei brachyodontem Gebisse — eine geschlossene Mittelgrube. Schädel kurz und hoch; Occipitalkamm nicht nach hinten vorragend; Processus posttympanicus und postglenoidalis verschmolzen; Schnauze kurz; Nasalia kurz, zugespitzt, Septum unverknöchert. ♂, z. T. auch ♀ mit nasalem Horne.

1. Subgenus: *Monocero-rhinus* nom. nov. Backzähne brachyodont. ♀ ohne Horn. Oberlippe lang zugespitzt. Haut noch etwas behaart. Rezent: *M. sondaicus* DESM. 1822 (= *javanicus* Cuv. 1824),

³⁰ Im Hamburger Zoologischen Museum hatte ich Gelegenheit, die Schädel dieser beiden malayischen Nashörner zu vergleichen; auch erwies sich ein als *Rh. unicornis* bezeichnetes Skelett des Kieler Zoologischen Institutes als *sondaicus*. Den schon in der Literatur gegebenen Darstellungen von Schädel und Gebiß von *Rh. unicornis*, *Rh. sondaicus* und *Dicerorhinus sumatrensis* vermag ich nichts Wesentliches hinzuzufügen. Hätte man von *Rhinoceros sondaicus* und *Dicerorhinus sumatrensis* wie von so vielen fossilen „Arten“ nur ein paar Backzähne, so würde man sie zweifellos als einander ganz nahestehend ansehen und derselben Gattung zurechnen.

Hinterindien und Java. Sicher zurückzuverfolgen bis zu *M. sivalensis* FALC. et CAUTL. 1847 in den Siwalik-Schichten.

2. Subgenus: *Rhinoceros* L. 1766 s. str. Backzähne hypselodont. ♀ mit Horn. Oberlippe kurz zugespitzt. Haut nackt. Rezent: *Rh. unicornis* L. 1766 (= *indicus* CUV. 1801), Vorderindien. Sicher zurückzuverfolgen bis zu *Rh. palacindicus* FALC. et CAUTL. 1847 in den Siwalik-Schichten.

B. Dicerotes. I. mand. fehlen. Nasales und frontales Horn. Haut glatt oder wenig faltig. Keine Klauendrüsen.

II. Genus: *Dicerorhinus* GLOGER 1841 (= *Ceratorhinus* GRAY 1867). Zahnformel $\frac{1.0.3(4).3}{0.1.3(4).3}$. Der Schädel wird bei den spezialisierteren Formen sehr lang und niedrig, wobei der Occipitalkamm stark vorragt, Schnauze und zugespitzte Nasalia sich verlängern und das Septum nasale mehr oder weniger verknöchert; Processus posttympanicus und postglenoidalis bei *sumatrensis* getrennt, bei den spezialisierteren diluvialen Formen mehr oder weniger verschmelzend. Nasales und frontales Horn weit auseinander, nasales mit seinem Zentrum weit nach vorne gerückt. Haut wenig faltig, verhältnismäßig stark behaart. Oberlippe der rezenten Formen stark zugespitzt.

Rezent: *D. sumatrensis* F. CUV. 1817 mit Unterarten, Hinterindien, Borneo, Sumatra. In Asien bis ins Diluvium, in Europa vom Diluvium bis ins Miocän (*Schleiermacheri* KAUP 1832 und Verwandte) zu verfolgen. Im europäischen Diluvium:

1. *D. etruscus* FALC. 1859. In Europa schon im Pliocän. Mehrere „Mutationen“ im älteren Diluvium, darunter *hundsheimensis* TOULA.

2. *D. hemitocchus* FALC. 1860. Wohl aus pliocänem *D. etruscus* hervorgegangen. Fast durch das ganze Diluvium. Die spezialisierteste Form: hypselodont, extrem langschädelig durch Vorragen des Occipitalkammes wie Verlängerung des Schnauzenteiles. Nach der wahrscheinlich hierhergehörenden Leiche vom Chalhui mit gerade abgeschnittener Oberlippe und dichter Behaarung.

3. *D. Merckii* JÄG. apud KAUP 1841. Wohl aus dem pliocänen *D. megarhinus* DE CHRIST. 1835 hervorgegangen³¹. Durch den größten Teil des Diluviums in *Antiquus*-Faunen.

III. Genus: *Tichorhinus* J. F. BRANDT 1849 (= *Cocodonta* BRONN 1831). Die Gattung steht *Dicerorhinus* näher als *Diceros*. Zahnformel $\frac{0.0.3.3}{0(2).3.3}$. Backzähne hypselodont, Joche sehr schräge, mit geschlossener Mittelgrube. Schädel sehr lang und niedrig; Occipitalkamm weit vorragend; Processus posttympanicus und postglenoidalis verschmolzen; die nach vorne verjüngten, aber zuletzt abgestutzten Nasalia sehr verlängert, Septum nasale verknöchert. Nasales und frontales Horn weit auseinander, nasales mit seinem

³¹ Ich folge hierin FREUDENBERG, Geol. u. Pal. Abh., N. F., Bd. 12, II. 4/5, 1914, p. 17 ff.

Zentrum weit nach vorne gerückt. Haut glatt, dicht behaart. Oberlippe gerade abgeschnitten. Ohr eigenartig spitz und schlank.

Im Diluvium von Europa und Nordasien *T. antiqutatis* BLUMENB. 1807 (= *tichorhinus* G. FISCH. 1814). Beziehungen zu *platyrhinus* FALC. 1847 der Oberen Siwalik-Schichten weisen auf asiatischen Ursprung.

IV. Genus: *Diceros* GRAY 1821. Zahnformel $\begin{matrix} 0(\text{rud.}) \cdot 0(\text{rud.}) \cdot 3-4 \cdot 3 \\ 0(\text{rud.}) \cdot 0(\text{rud.}) \cdot 3-4 \cdot 3 \end{matrix}$. Backzähne mit zunehmender Neigung zur Bildung einer geschlossenen Mittelgrube. Der Schädel kann durch Vorragen des Occipitalkammes lang werden; Processus posttympanicus und postglenoidalis getrennt oder sich aneinander legend; Nasalia kurz, breit, vorne abgestutzt. Nasales und frontales Horn nahe beieinander, nasales mit seinem Zentrum weit hinten stehend. Haut glatt oder wenig faltig, haarlos.

1. Subgenus: *Diceros* GRAY 1821 s. str. P. $\frac{4}{3-4}$. Backzähne brachyodont. Schädel wenig verlängert. Oberlippe stark zugespitzt.

Rezent: *D. bicornis* L. 1766 und Unterarten, Ost- und Südafrika.

2. Subgenus: *Ceratotherium* GRAY 1867 (Proc. Zool. Soc. London, p. 1027). P. $\frac{3(4?)}{3(4?)}$. Backzähne hypselodonte als bei den übrigen Gattungen. Schädel durch starkes Vorragen des Occipitalkammes verlängert. Intermaxillaria und Mandibelsymphyse mit rauhem Randwulste. Oberlippe gerade abgeschnitten.

Rezent: *C. simum* BURCH. 1817 und Unterarten. Zentral- und Südafrika.

Die diluvialen Formen von *Diceros* s. lat. in Afrika wenig geklärt. Anschluß nach unten bei europäisch-vorderasiatischen miocänen Formen wie *D.* (s. lat.) *pachygnathus* WAGN. 1850 und Verwandten.

(Schluß folgt.)

Personalia.

Dr. E. Schiebold, bislang Assistent am Institut für Mineralogie und Petrographie der Universität Leipzig, folgte einem Rufe als Leiter der Physikalischen Abteilung an das Kaiser-Wilhelm-Institut Neubabelsberg bei Berlin.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [1922](#)

Autor(en)/Author(s): Wüst Ewald

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der diluvialen Nashörner Europas. 641-656](#)