© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Beiträge zur Stammesgeschichte der *Rhinocerotidae*.

Von

Dr. Stephan Breuning.

(Eingelaufen am 11. November 1920.)

A. Systematik der europäischen oligozänen Formen auf Grund der Spezialisationen der Prämolaren.

1. Allgemeine Übersicht.

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

Ursprüngliche Form der Prämolaren bei den *Rhinocerotidae*.

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

Molarisierung der Prämolaren.

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

2. Umgrenzung der Gattung *Eggysodon* Roman.

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

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

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, download unter www.biologiezentrum.at

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

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

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

3. Umgrenzung der Unterfamilie der *Eggysodontinae.*

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

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

4. Diagnosen.

Unterfamilie: *Eggysodontinae.*

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Erste Gattung: *Eggysodon* Roman.

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

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

Zweite Gattung: *Prohyracodon* Koch.

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

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

Dritte Gattung: *Meninatherium* Abel.

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

Arten: *telleri* Abel, Oberoligozän.

Vierte Gattung: *Praeaceratherium* Abel.

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

Arten: *minus* Filhol, Oligozän.

B. Die Unterfamilie der *Aceratheriinae.*

1. Bisherige Umgrenzung der Gattung *Aceratherium.*

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

2. Die Rückverlagerung der Nasalapertur.

a) Bei *Aceratheriinae.*

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

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

b) Bei *Ceratorhinae.*

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

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

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

3. Die Spezialisationen im Gebiete der Unterkiefersymphyse bei der Gattung *Aceratherium*.

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

4. Das Mahlgebiß.

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

5. Geschichte der Arten der Gattung *Aceratherium*.

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

6. Bemerkungen zur Lebensweise der hiehergehörigen Formen.

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

7. Diagnosen.

Unterfamilie: *Aceratheriinae.*

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

Erste Gattung: *Protaceratherium* Abel.

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

Arten: a) *minutum* Cuvier, Oberoligozän.
b) *albigense* Roman, Oberoligozän.

Zweite Gattung: *Aceratherium* Kaup.

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

Arten: a) *lemanense* Pomel, Oberoligozän.
b) *platyodon* Mermier, Untermiozän.
c) *naricum* Pilgrim, Untermiozän.
d) *tetradactylum* Lartet, Mittelmiozän.
e) *incisivum* Kaup, Unterpliozän.
f) *zernowi* Borissiak, Unterpliozän.
g) *samium* Weber, Unterpliozän.

C. Die Unterfamilie der *Caenopinae.*

1. Abgrenzung der hieher gehörigen Gattungen.

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

2. Charakterisierung der Unterfamilie der *Caenopinae.*

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

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

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

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

b) Die ostindischen Arten der Gattung *Paracaenopus*.

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

4. Diagnosen.

Gattung: *Paracaenopus* n. gen.

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Arten: a) *filholi* Osborn als Type der Gattung. Stampien. Obere p groß, einfach, nicht molarisiert, mit unregelmäßig geformten, konvergierenden Querjochen. Obere m mit innerem Cingulum, starker Falte am Protocon, schwachem Antecrochet, ohne Crochet. M 3 mit Schmelzhöcker am Hinterrand des Metalophs.

b) *shabazi* Pilgrim. Obere p primitiv. Querjoche zusammenfließend. P 2 weiter molarisiert als p 4, Cingulum den ganzen Zahn umgebend. M länger als breit mit Antecrochet und Crochet und Falte am Protocon; Cingulum an der Innenseite unterbrochen. Untermiozän.

c) *bugtiense* Pilgrim. Zähne sehr groß, obere p primitiv, Querjoche zusammenfließend, Molaren mit starkem Cingulum und Antecrochet, Crochet fehlend. Untermiozän.

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

5. Diagnosen.

Unterfamilie: *Caenopinae.*

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

Erste Gattung: *Trigonias* Lucas.

Zahnformel $\frac{3.1.4|3}{3.0.4|3}$; obere Zahnreihe noch vollständig erhalten; obere Prämolaren noch gar nicht molarisiert; Nasalia und Prämaxillaria lang; Vorderfuß vierzehig.

Arten: *osborni* Lucas. White River beds.

Zweite Gattung: *Leptaceratherium* Osborn.

Zahnformel $\frac{2.1.4.3}{2.0.3|3}$; Vorderfuß dreizehig.

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Dritte Gattung: *Caenopus* Cope.

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

a) *mite* Cope. b) *platycephalum* O. & W. c) *copei* Osborn d) *occidentale* Leidy e) *tridactylum* Osborn	White River beds.

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

Fünfte Gattung: *Epiaceratherium* Abel.

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

Arten: *bolcense* Abel, Oligozän.

D. Bemerkungen zur Unterfamilie der *Brachypodinae.*

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

E. Die Unterfamilie der *Ceratorhinae*.

1. Die Gruppe *Cer. tagicus, simorrensis*.

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

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

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

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

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

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

a) Bau der Nasalia und Prämaxillaria.

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

b) Reduktion der Inzisiven.

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

c) Umformung des Unterkiefers.

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

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

d) Bau und Form der Backenzähne.

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

e) Occipitalregion.

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

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

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

5. Charakterisierung der Unterfamilie.

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

6. Diagnosen.

Unterfamilie: *Ceratorhinae.*

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

Erste Gattung: *Ceratorhinus* Gray.

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

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

Zweite Gattung: *Coelodonta* Bronn.

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

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

F. Die Unterfamilie der *Atelodinae*.

1. Abgrenzung der hieher gehörigen Formen.

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

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

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

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

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

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

Arten	Abstand vom pm. zum Unterrand des For. m.	Abstand vom pm. zum Oberrand des For. m.	Der Unterschied beträgt also	In % der Gesamtlänge umgerechnet
simum	681 mm	720 mm	39 mm	5·72 %
bicornis, I. Schädel, Museum	508 mm	514 mm	6 mm	1·18 %
bicornis, II. Schädel, Museum	493 mm	502 mm	9 mm	1·82 %
bicornis, III. Schädel, Museum	488 mm	500 mm	12 mm	2·46 %
bicornis, IV. Schädel, Universität	462 mm	470 mm	8 mm	1·73 %
sumatrensis	516 mm	521 mm	5 mm	0·97 %

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

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

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

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

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

5. Diagnosen.

Unterfamilie: *Atelodinae*.

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

Erste Gattung: *Atelodus* Pomel.

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

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Zweite Gattung: *Ceratotherium* Gray.

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

Arten: a) *simum* Busch, rezent.

G. Die Unterfamilie der *Elasmotheriinae*.

1. Bau der Nasalia und Prämaxillaria.

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

2. Form des Unterkiefers.

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

3. Occipitalregion.

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

4. Frontalregion.

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

5. Schlußfolgerung.

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

6. Diagnosen.

Unterfamilie: *Elasmotheriinae*.

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

Einzige Gattung: *Elasmotherium.*

Mit den Merkmalen der Unterfamilie.

Arten: *sibiricum* Fischer, Plistozän.

H. Diagnosen der Unterfamilien.

1. *Eggysodontinae.*

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

2. *Aceratheriinae.*

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

3. *Caenopinae.*

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

4. *Diceratheriinae.*

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

5. ***Brachypodinae.***

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

6. ***Ceratorhinae.***

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

7. ***Atelodinae.***

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

8. ***Rhinocerotinae.***

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

9. ***Elasmotheriinae.***

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

J. Zusammenfassung der Ergebnisse.

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

Literaturnachweis.

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

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

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

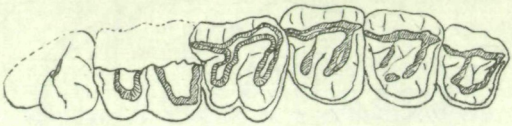

Fig. 1. Obere p 2—m 3 von *Praeaceratherium minus* Filhol nach Deninger; $^1/_2$ nat. Gr.

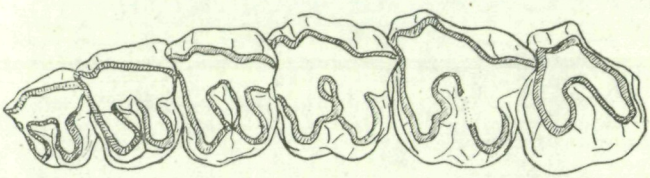

Fig. 2. Obere p 2—m 3 von *Protaceratherium minutum* Cuvier nach Roman; $^1/_2$ nat. Gr.

Fig. 3. Oberer p 2 von *Protaceratherium* ex. aff. *minutum* Cuv. nach Abel; $^1/_2$ nat. Gr.

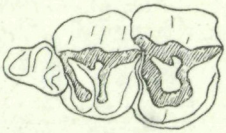

Fig. 4. Obere p 1—p 3 von *Protaceratherium cadibonense* Roger nach Schlosser; $^1/_2$ nat. Gr.

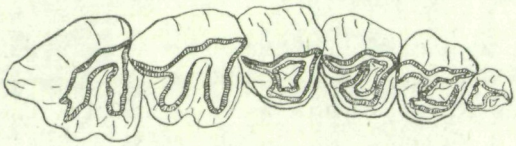

Fig. 5. Obere p 1—m 2 von *Eggysodon pomeli* Roman nach Roman; $^1/_2$ nat. Gr.

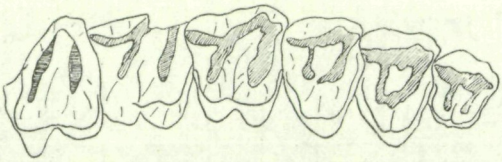

Fig. 6. Obere p 2—m 3 von *Paracaenopus filholi* Osborn nach Koch; $^3/_8$ nat. Gr.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

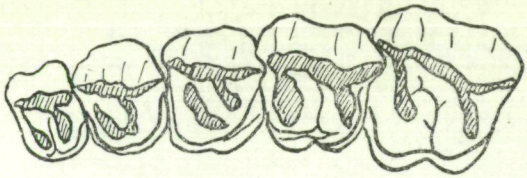

Fig. 7. Obere p 2 — m 2 von *Paracaenopus filholi* Osborn nach Osborn; $^3/_8$ nat. Gr.

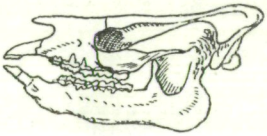

Fig. 8. Schädel von *Caenopus platycephalum* nach Osborn.

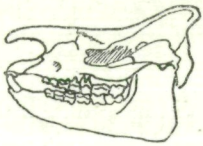

Fig. 9. Schädel von *Caenopus tridactylum* nach Osborn.

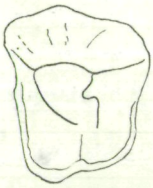

Fig. 10. Oberer p 3 von *Paracaenopus gajense* nach Pilgrim; $^3/_8$ nat. Gr.

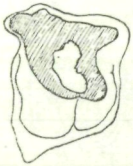

Fig. 11. Oberer p 4 von *Paracaenopus shabazi* nach Pilgrim; $^3/_8$ nat. Gr.

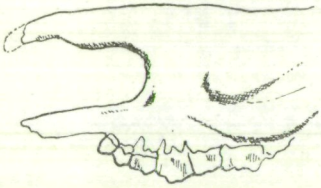

Fig. 12. Schädel von *Aceratherium lemanense* nach Mermier.

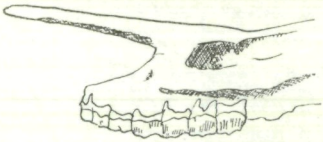

Fig. 13. Schädel von *Aceratherium platyodon* nach Mermier.

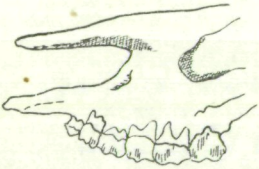

Fig. 14. Schädel von *Aceratherium tetradactylum* nach Mermier.

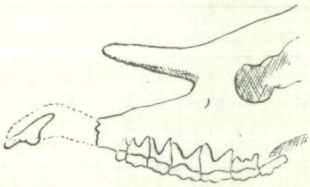

Fig. 15. Schädel von *Aceratherium incisivum* nach Mermier.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

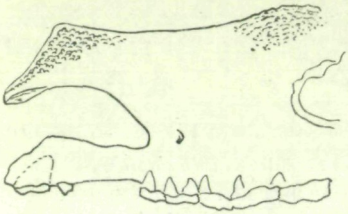

Fig. 16. Schädel von *Ceratorhinus schleiermacheri* nach Kaup.

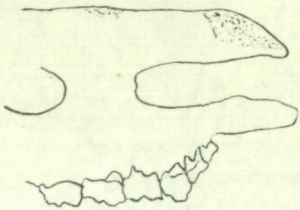

Fig. 17. Schädel von *Ceratorhinus megarhinus* nach Gervais; ca. $^1/_{10}$ nat. Gr.

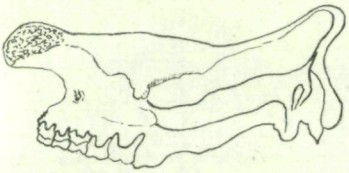

Fig. 18. Schädel von *Atelodus pachygnathus* Wagner nach Gaudry; $^1/_{14}$ nat. Gr.

Fig. 19. Schädel von *Coelodonta etruscus* Falkoner nach Gaudry; $^1/_{14}$ nat. Gr.

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

Fig. 20. Unterkietersymphyse von *Ceratorhinus schleiermacheri* nach Gaudry; $^1/_6$ nat. Gr.

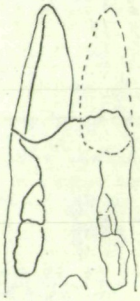

Fig. 21. Unterkiefersymphyse von *Aceratherium* sp. nach Gaudry; $^1/_6$ nat. Gr.

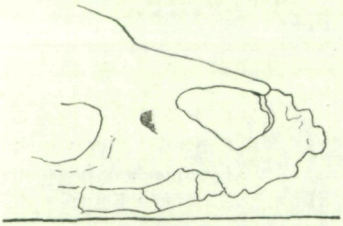

Fig. 24. Vorderteil des Schädels von *Elasmotherium sibiricum* nach Gaudry; ca. $^1/_{13}$ nat. Gr.

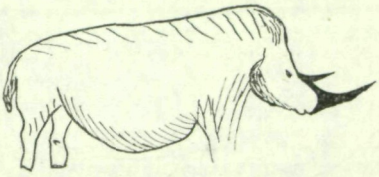

Fig. 23. *Coelodonta antiquitatis*; diluviale Höhlenzeichnung von Font de Gaume, nach Niezabitowski.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

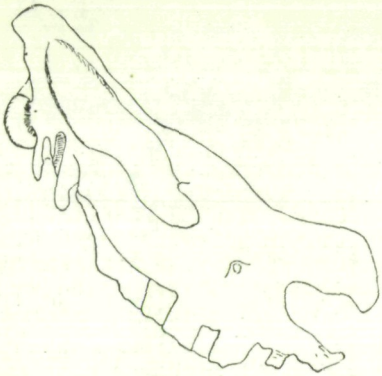

Fig. 25.
Schädel von *Ceratotherium simum* in normaler Kopfhaltung in bezug auf die Horizontale.

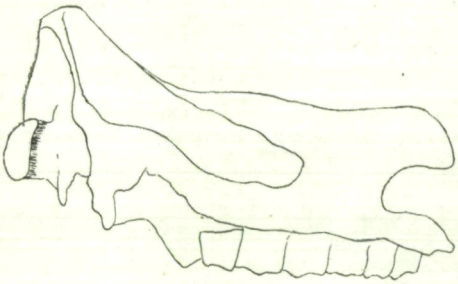

Fig. 26.
Schädel von *Atelodus bicornis* in normaler Kopfhaltung in bezug auf die Horizontale.

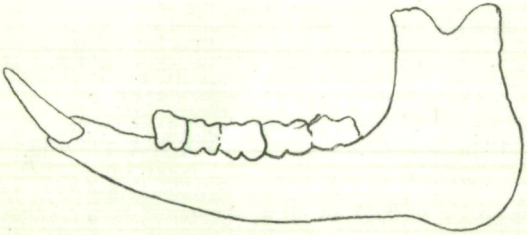

Fig. 27.
Unterkiefer von *Brachypotherium aurelianense* nach Mayet; $^1/_8$ nat. Gr.

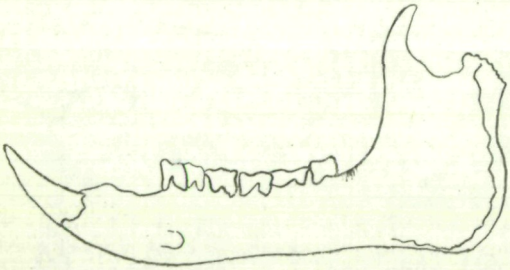

Fig. 28.
Unterkiefer von *Aceratherium incisivum* nach Kaup.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

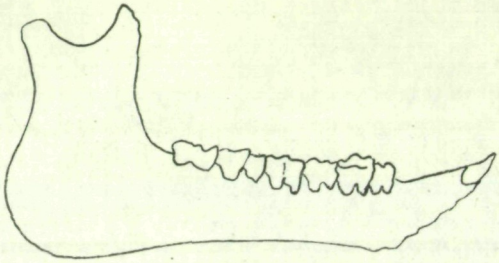

Fig. 29. Unterkiefer von *Ceratorhinus schleiermacheri* nach Kaup.

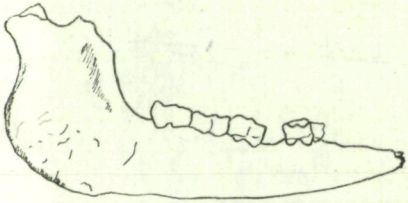

Fig. 30. Unterkiefer von *Ceratorhinus megarhinus* Christol nach Gervais; ca. $^1/_{10}$ nat. Gr.

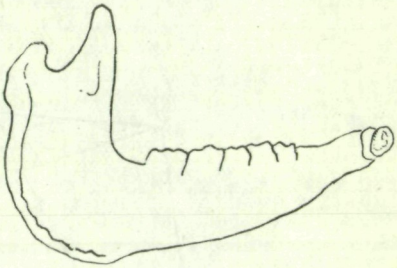

Fig. 31. Unterkiefer von *Rhinoceros unicornis* nach Blainville.

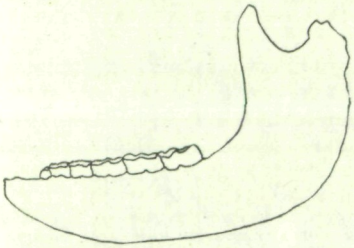

Fig. 32. Unterkiefer von *Atelodus pachygnathus* nach Gaudry; ca. $^1/_{10}$ nat. Gr.

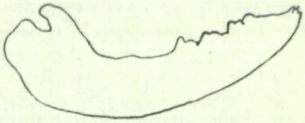

Fig. 33. Unterkiefer von *Atelodus bicornis*; ganz junges Individuum, nach Blainville.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

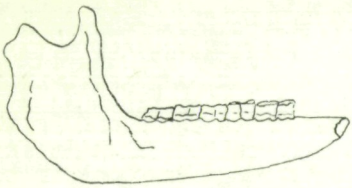

Fig. 34. Unterkiefer von *Coelostonta etruscus* nach Schroeder; ca. $^1/_{10}$ nat. Gr.

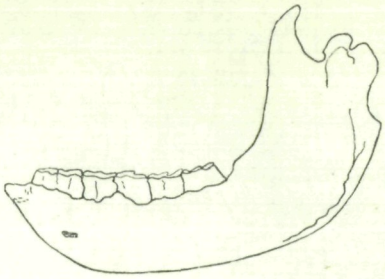

Fig. 35. Unterkiefer von *Ceratotherium simum* nach Duvernoy; ca. $^1/_{10}$ nat. Gr.

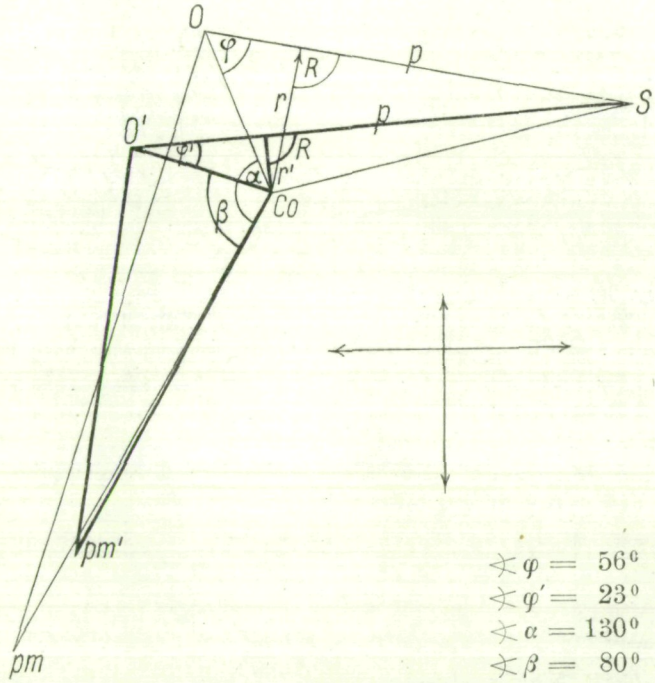

Fig. 36. Schematische Darstellung der Schädel von *Cer. simum* und *Atel. bicornis.* $^1/_{10}$ nat. Gr. (Die feinen Linien bezeichnen die für *simum*, die fetten die für *bicornis* maßgebenden Verhältnisse.)

pm (pm') = Spitze der Prämaxillaria. *co* = Condylus. *O (O')* = Occipitalkamm. *S* = Summe der Ansatzpunkte der Nackenmuskulatur. *p* = die Kraft, die von der Nackenmuskulatur ausgeübt wird. *pm—co* = 700 mm. *pm'—co* = 520 mm. *pm—O* = 850 mm. *pm'—O* = 520 mm. *co—O* = 230 mm. *co—O'* = 200 mm. *co—S* = ca. 500 mm.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Frueher: Verh.des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: 73

Autor(en)/Author(s): Breuning Stephan von

Artikel/Article: Beiträge zur Stammesgeschichte der Rhinocerotidae. 5-46