

# DIE SÄUGETIERE

EINFÜHRUNG

IN

DIE ANATOMIE UND SYSTEMATIK DER  
RECENTEN UND FOSSILEN MAMMALIA

VON

DR. MAX WEBER

PROFESSOR EMERITUS DER ZOOLOGIE IN AMSTERDAM

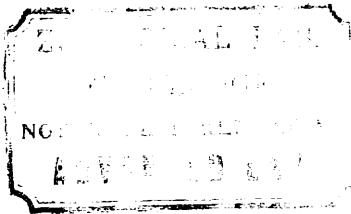
ZWEITE AUFLAGE

UNTER MITWIRKUNG VON

DR. OTHENIO ABEL UND DR. H. M. DE BURLET

PROFESSOR DER PALÄO BIOLOGIE AN  
DER UNIVERSITÄT WIEN

PROSEKTOR AN DER REICHSUNIVERSITÄT  
UTRECHT



VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA

1928

# DIE SÄUGETIERE

EINFÜHRUNG

IN

DIE ANATOMIE UND SYSTEMATIK DER  
RECENTEN UND FOSSILEN MAMMALIA

VON

DR. MAX WEBER

PROFESSOR EMERITUS DER ZOOLOGIE IN AMSTERDAM

ZWEITE AUFLAGE

BAND II

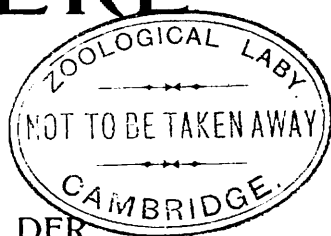
SYSTEMATISCHER TEIL

MIT 573 ABBILDUNGEN IM TEXT

UNTER MITWIRKUNG VON

DR. OTHENIO ABEL

PROFESSOR DER PALÄO BIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT WIEN



VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA

1928



Ältere Vertreter sind aus Europa nicht bekannt. Osborn, Wortman, Earle und andere sind aber der Ansicht, daß sich der Stamm in Nord-Amerika bis ins untere Eocän verfolgen lasse und hier vertreten sei durch +*Systemodon* Cope, von dem reichlichere Reste bewahrt sind, die lehren, daß die obere Zahnreihe nur eine Lücke vor dem großen Caninus für den unteren Caninus darbot. An letzteren schloß sich der einspitzige  $P_1$  an, getrennt von den übrigen Prämolaren, die trigonodont waren. Die oberen Molaren hatten die Außenhöcker durch Querjoche mit den Innenhöckern verbunden. Daran sollen sich anschließen die gleichfalls in ihrer Fußstruktur ungenügend

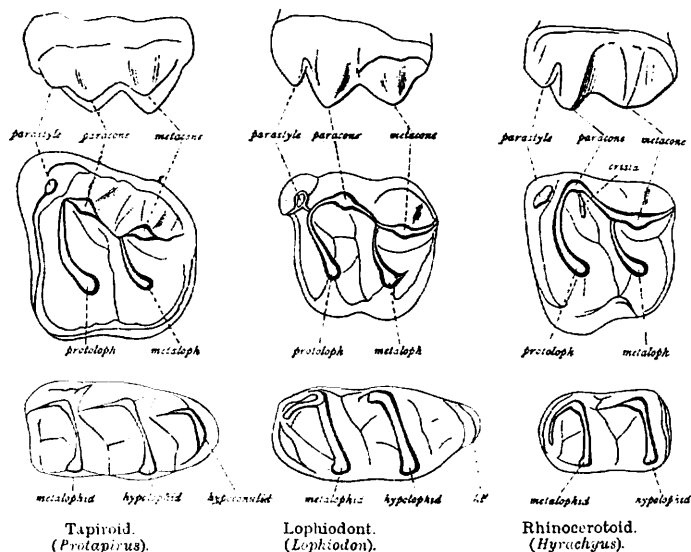


Fig. 448. Vergleich der Molarentypen dreier Perissodactylenstämme: links echte Tapire, in der Mitte Lophiodontiden, rechts Rhinocerotiden. Obere Reihe: Seitenansicht eines oberen M; mittlere Reihe: Kaufläche eines oberen M; untere Reihe: Kaufläche eines unteren M. Nach H. F. Osborn.

bekanntesten Arten von +*Isectolophus* Scott et Osb. aus dem oberen Eocän Amerikas und Europas.

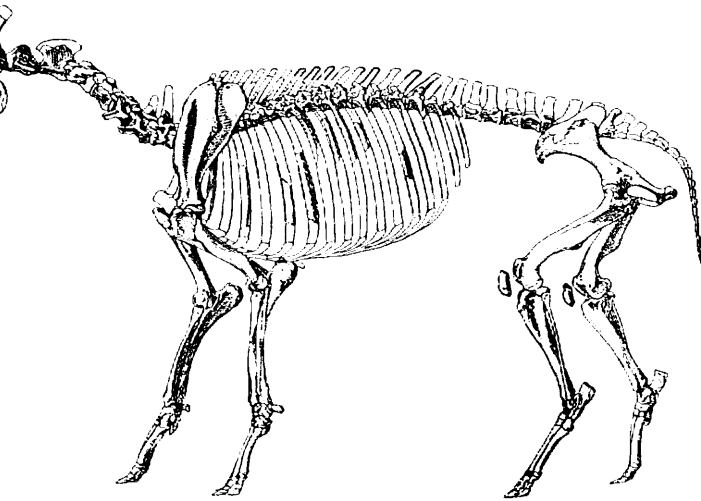
## 2. Familie: +Lophiodontidae.

Ein perissodaktyler Stamm, der den Tapiren am nächsten verwandt ist. Das älteste eocäne Genus +*Heptodon* Cope wurde früher zusammen mit den übrigen nordamerikanischen Genera +*Heleletes* Marsh und +*Colodon* Marsh zu den +*Heleletidae* vereinigt. Osborn erkannte dann, daß sie genealogisch mit dem lange bekannten +*Lophiodon* Cuv. als Familie der Lophiodontidae zu vereinigen sind. Dieses von Cuvier entdeckte Genus mit der Zahnformel  $\frac{3 \ 1 \ 3}{3 \ 1 \ 3}$  und mit einfachen Prämolaren schwankt in seinen zahlreichen Arten in der Größe zwischen Schwein und Rhinoceros. Nach Stehlin steht +*Chasmothorium* Rütim. aus dem Mitteleocän von Frankreich und der Schweiz, mit  $\frac{4}{4}P$  und im Milchgebiß mit Anklängen an den Rhinocerosstamm, unvermittelt neben +*Lophiodon*. Sämtliche Lophiodontidae sind nach unserer derzeitigen Kenntnis auf das Eocän Europas und Nord-Amerikas beschränkt und stehen in genetischem Zusammenhang mit den Tapiren.

## 2. Überfamilie: Rhinocerotoida<sup>1)</sup>.

(Von Prof. O. Abel.)

Rhinocerotoida sind wahrscheinlich aus kleinen, sehr primitiven Tieren hervorgegangen, die der Gattung +Euprotogonia aus dem Pliocän Nord-Amerikas sehr nahe gestanden haben dürften. Obwohl im Pliocän noch keine Vertreter der Rhinocerotoida bis jetzt bekannt sind, so muß doch in dieser Zeit die Spaltung derselben in die Familien +Hyracodontidae, +Amynodontidae und Rhinocerotidae erfolgt sein. Wann die beiden anderen, auf Eurasien beschränkt gebliebenen Familien +Elasmotheriidae und +Baluchitheriidae von der Stammlinie abgezweigt sind, entzieht sich vorläufig noch vollständig unserer Beurteilung. Die +Hyracodontidae und die +Amynodontidae sind zwar in Nord-Amerika ihre Hauptentwicklung, sind aber auch aus anderen Ländern einige Vertreter bekannt geworden. Vielleicht ist die Ent-



Rekonstruktion des Skeletes von +Hyracodon nebrascensis aus dem Oligocän (White River-Gruppe) Nord-Amerikas. Nach W. B. Scott.

deckung dieser Gruppen in Ostasien erfolgt, woher in den letzten Jahren einige Funde beschrieben worden sind. Die Hauptgruppe der Rhinocerotoida, die Familie Rhinocerotidae, die einzige heute noch lebende, ist im Niedergang befindliche Familie des einstmalig weitverbreiteten artenreichen Stammes, war im Tertiär in Europa, Afrika, Nord-Amerika verbreitet, hat aber Süd-Amerika niemals erreicht. In der Zeit des Aussterbens der Nashörner in Nord-Amerika, das im Pliocän, noch keine Landbrücke zwischen Nord- und Südamerika bestand. Im Pliocän lebten die Nashörner in mehreren Arten, die heute noch in Europa und Asien, teils als Waldformen, teils als

sind Herrn Dr. Otto Sickenberg, Assistent am Paläobiologischen Institut in Wien, sehr zu Dank verpflichtet, daß er uns die Ergebnisse seiner demnächst erscheinenden monographischen Untersuchungen über fossile Rhinocerotoida zur Verfügung stellt hat. Von O. Sickenberg sind die Abschnitte: Fam. Rhinocerotidae, und Fam. Baluchitheriidae (Indricotheriidae).

Steppenformen, wie +*Tichorhinus antiquitatis* Blum. als Begleiter des +Mammuts. Wie weiter unten dargelegt wird, waren einige Unterfamilien der Rhinocerotidae auf Eurasien und Afrika beschränkt (+*Aceratheriinae*, *Dicerorhinae*, *Dicerinae*, *Rhinocerinae*), während die anderen Unterfamilien (+*Teleocerinae* oder +*Brachypodinae*, +*Caenopinae*) in Eurasien und in Nord-Amerika nachgewiesen worden sind, aber im letzteren Kontinent eine stärkere Entfaltung erfuhren. Dies alles spricht für einen asiatischen Ursprung der Rhinocerotidae, die von hier aus, zum letztenmal noch im unteren Pliocän, wiederholt nach Nord-Amerika vorgedrungen sind und sich hier zum Teil durch längere Zeiträume behauptet haben.

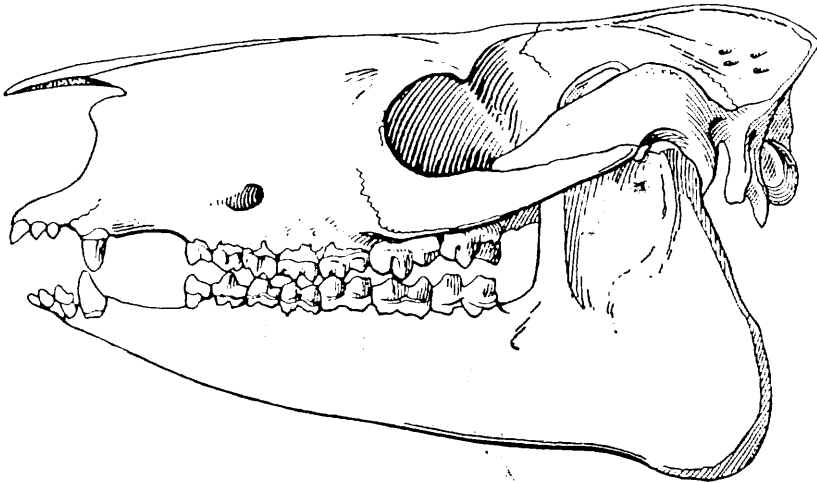


Fig. 450. Schädel von +*Hyrachyus agrarius* Leidy, aus dem Mitteleocän Nord-Amerikas (Bridger Beds). Ungefähr  $\frac{1}{3}$  nat. Gr. Nach H. F. Osborn.

### 1. Familie: +*Hyracodontidae*.

Die wichtigsten und am besten bekannten Vertreter dieser Familie sind zuerst im Alttertiär (Mitteleocän bis Mitteloligocän) Nord-Amerikas bekannt geworden (+*Hyrachyus* Leidy, *Triplopus* Cope und +*Hyracodon* Leidy). Das Gesamtbild der durch fast vollständige Skelete belegten kleinen Nashörner weicht außerordentlich von dem normalen, in der Gegenwart vertretenen Nashorntypus ab und gleicht vielmehr dem Typus der alttertiären Pferde, wie er uns durch den oligocänen +*Mesohippus* überliefert worden ist. Die nordamerikanischen +*Hyracodontiden* erscheinen uns als ausgesprochene Lauftypen mit schlank gebauten, hohen Gliedmaßen, und die Reduktion der Seitenfinger und Seitenzehen reiht sich der des Equiden +*Mesohippus* viel mehr an als an irgendeine der späteren schwerkgebauten Nashorntypen. Somit erscheinen diese nordamerikanischen Formen als ausgesprochene Trockenlandformen und weichen ebenso sehr von dem recenten Nashorntypus wie von dem noch viel plumper gebauten Körpertypus der sumpfbewohnenden +*Amyndodontiden* ab.

Erst in den letzten Jahren sind sehr wichtige Funde fossiler +*Hyracodontiden* in alttertiären Ablagerungen der Mongolei gemacht worden, die es wahrscheinlich machen, daß das Entstehungszentrum dieser Familie in Ostasien zu suchen ist und daß die nordamerikanischen Gattungen Abkömmlinge der nach dem Osten ausgewanderten +*Hyracodontiden* dar-

stellen. Einstweilen sind allerdings die ostasiatischen Rinde nicht so vollständig wie die nordamerikanischen erhalten, so daß wir zur Charakteristik der Gruppe die nordamerikanischen Gattungen wählen wollen.

Der kurze, in seinen Proportionen ziemlich weitgehend an + Eohippus erinnernde Schädel von + *Hyrachyus* (Fig. 450) ruhte einem kurzen Halse

auf und der langgestreckte Kumpf wurde von hohen, vierfingerigen und dreizehigen Gliedmaßen getragen. Ein kurzlebiger Seitenzweig ist durch + *Coloniceras* Marsh repräsentiert, der durch das Vorhandensein von einem Paar schwächer Hornbasen auf den Nasenbeinen gekennzeichnet ist und

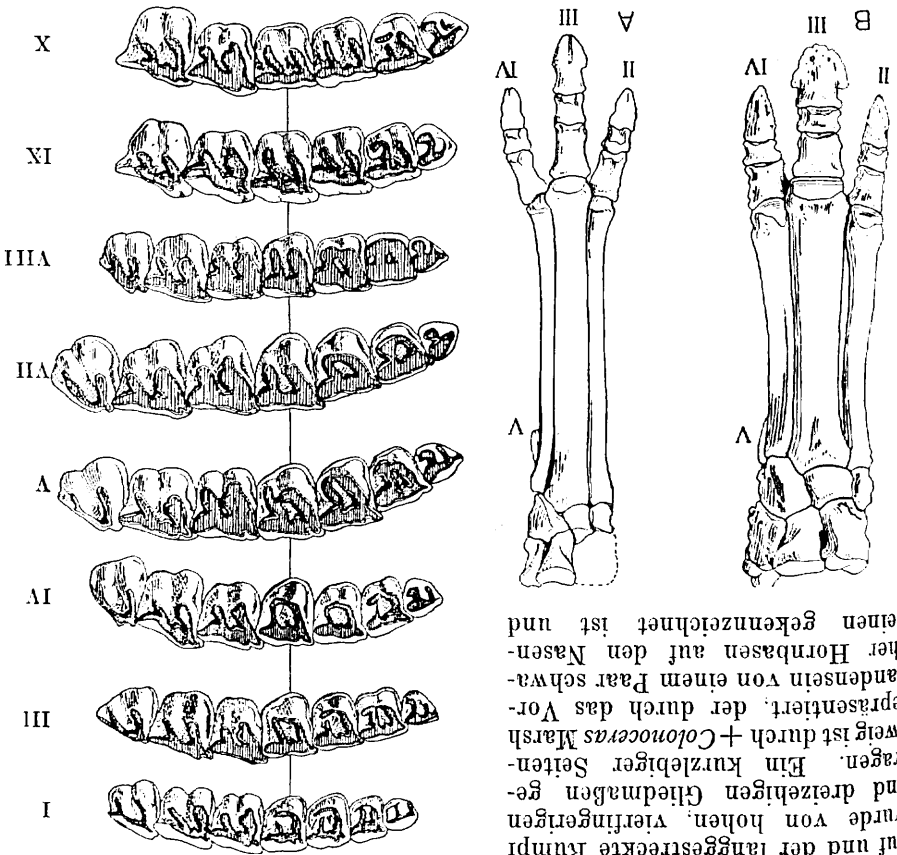


Fig. 451. Linke Hand vom *Laurytus* der nordamerikanischen Rhinocerosse. A *Triplopus cubitalis*. Nach Cope. Aus den Upper Bridger Beds. B *Hyracodon nebrascensis*. White River Beds. Nach W. B. Scott.

Fig. 452. Entwicklungreihe von *Hyracodon nebrascensis* Leidy aus dem Oligocän Nord-Amerikas: die permanente Dentition des linken Oberkiefers in  $\frac{1}{10}$  nat. Gr. Der vierte Prämolare ist in den 8 Figuren durch den durchlaufenden Vertikalstrich bezeichnet. — Fig. I und IX nach E. L. Troxell, III, IV, V, VII, VIII, X nach W. J. Sinclair. (Zusammengestellt von O. Abel.)

dadurch an die + Diceratherinen erinnert (+ *Coloniceras agrestis* Marsh aus den mitteloceänen Bridger Beds). Auch bei einer zweiten Gattung (+ *Metahyrachyus* Troxell) aus denselben Schichten von Wyoming sind schwache Andeutungen von paarigen Hornbasen auf den Nasenbeinen zu beobachten, die bei + *Hyrachyus* und + *Hyracodon* fehlen. + *Hyrachyus* umfaßt eine größere Zahl von Arten, die in ihrer Körpergröße zwischen

der eines Fuchses und der eines Tapirs schwankten. Die Gattung ist auf das mittlere und obere Eocän beschränkt.

Der langhalsige +*Hyracodon* Leidy (Fig. 449) hatte schlankere Gliedmaßen als +*Hyrachyus* und ist daher wohl ein besserer Läufer gewesen. Vorder- und Hinterbeine waren dreifingerig bzw. dreizehig. Das Gebiß war, wie bei allen bisher bekannt gewordenen +*Hyracodontiden*, vollständig

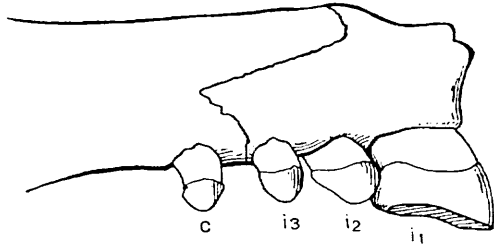


Fig. 453. Vorderende des rechten Oberkiefers von +*Trigonias Osborni*. Nach Lucas. C Caninus; *i1, i2, i3* die 3 Incisivi. Nach W. B. Scott.

(3. 1. 4. 3 oben und unten). Die C stießen dicht an die kleinen I, während sie von dem ersten P durch ein Diastem getrennt waren. Die Kronenform der oberen Backenzähne entspricht durchaus dem typischen Rhinocerotoidenbau, doch sind die oberen P ursprünglich in der Kronenform von den M verschieden: innerhalb der Formenreihe des +*Hyracodon nebrascensis* Leidy aus dem

Mitteloligocän der Central Great Plains Nord-Amerikas läßt sich die Molarisierung der oberen Prämolaren [Abel, 1926] schrittweise verfolgen (Fig. 452). Die unteren Backenzähne weisen den normalen Perissodaktylentypus mit zwei Querjochen (Halbmonden) auf.

Die erfolgreichen Ausgrabungen des Amer. Mus. Nat. Hist. in New York brachten 1923 den Nachweis von dem Auftreten von +*Hyracodontiden* im Alttertiär der Mongolei. In der wahrscheinlich obereocänen Shara Manha-Formation kamen mehrere Arten einer der nordamerikanischen

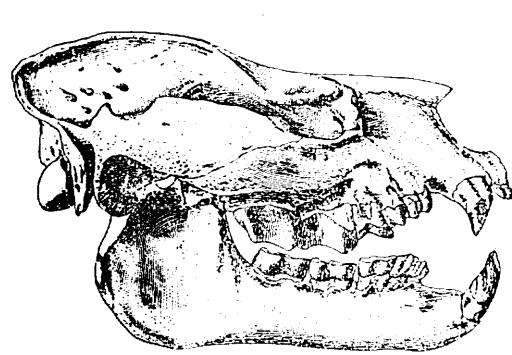


Fig. 454. Schädel von *Metamynodon planifrons* aus dem Oligocän (White River) Nord-Amerikas. Ungefähr  $\frac{1}{10}$  nat. Gr. Nach H. F. Osborn.

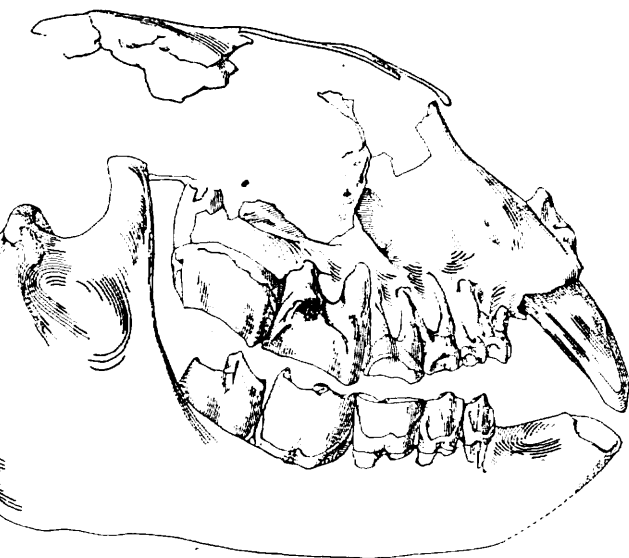
Gattung +*Prothyraodon* (Uinta Beds, Obereocän) sehr nahestehenden Gattung +*Caenolophus* Matthew et Granger zum Vorschein, nachdem schon früher in der oligocänen Ardyn Obo-Formation Kieferreste eines +*Hyracodontiden* unter dem Namen +*Ardynia praecox* M. et Gr. beschrieben worden waren. Reste verwandter Formen wurden auch in der Irdischen Manha-Formation in der Mongolei entdeckt. Zuletzt wurde in der eocänen Arshanto-Formation in der

Mongolei der Unterkiefer eines +*Hyracodontiden* beschrieben (+*Theilhardia pretiosa* M. et Gr., 1926).

## 2. Familie: +*Amyodontidae*.

Stellen die +*Hyracodontiden* einen Zweig des Rhinocerotoidenstammes vor, der weitgehende Anpassungen an das Laufen auf hartem Boden erworben hat, so daß es bei weiterer Spezialisierung dieser Gruppe

h zu einer dem Pferdetylus konvergenten, monodaktylen  
 men wäre, wenn dieser Zweig nicht vorzeitig abgestorben wäre.  
 ieren die Glieder des + Amynodontidenastes ausnahmslos  
 mpe, im ganzen weit eher an Flußpferde wie an recente Nashorn-  
 nde Formen, die von allen Erforschern dieser erloschenen Ungu-



oben: Schädelfragment und Unterkiefer von *Cadurcotherium ardynense*  
 rechts gesehen; unten: Gebiß desselben Stückes von der Kaufläche ge-  
 sehen. Figuren  $\frac{1}{4}$  Naturgröße. Oligozän der Mongolei (Ardyn Obo-Formation).  
 Nach H. F. Osborn, 1924.

mpfbewohner angesprochen worden sind. Nur von + *Metamy-*  
 et Osb. ist das Skelet vollständig bekannt, von den übrigen  
 nischen und eurasiatischen Vertretern der Familie sind nur  
 skeletreste und Zähne bekannt geworden.

del von + *Metamynodon* (Fig. 454), der in seiner Gesamtform fast  
 el eines Bären erinnert, fallen vor allem die sehr stark entwickelten



oberen und unteren Caninen auf, die dem Vordergebiß fast einen Raubtier charakter verleihen. Besonders bezeichnend für alle Mitglieder diese Familie ist die enorme Entwicklung der oberen und unteren Molaren in Gegensatz zu der Kleinheit der Prämolaren. In Verbindung mit den stark seitlich ausladenden Jochbögen gewinnt der Schädel durch diese Gebißproportionen einen ausgesprochenen Raubtiertypus, obwohl die Kauflächen und die Form der Molaren durchaus dem allgemein für die Rhinocerotoiden geltenden Typus entsprechen und beweisen, daß diese Tiere trotz allen herbivor gewesen sein müssen. Die Gliedmaßen waren kurz und sehr stämmig, der Hals stark und kurz. Die Hände von +*Metamynodon* (Nordamerika und ? Ost-Indien) waren vierfingerig, der Fuß dreizehig.

Der Vorläufer des oligocänen +*Metamynodon* Scott et Osborn de White River Beds (Metamynodon Sandstones) der Central Great Plain Nord-Amerikas war +*Amyrnodon* Marsh aus dem Obereocän von Wyoming (Uinta Beds). Während bei +*Metamynodon* die Zahl der P im Oberkiefer auf drei, im Unterkiefer auf zwei reduziert erscheint, waren die P bei +*Amyrnodon* noch vollzählig und die C noch nicht so stark ausgebildet. Diese Gattung läßt sich bis in das Mitteleocän (Bridger) hinabverfolgen (+*Orthocynodon* Scott et Osborn).

In Europa wird die Familie durch die Gattung +*Cadurcotherium* vertreten, die wir mit Osborn (1898 und später) im Gegensatz zu Troxel (1921) in die gleiche Familie einreihen, mit Rücksicht auf die durchaus analoge Adaptation der Backenzähne. Die Funde sind im Oligocän Frankreichs gemacht worden (+*C. Cayluxi* Gervais und +*C. Noulet Roman et Jolleaud*). Später sind auch im obersten Oligocän der Bugt Hills, Belutschistan, eine Art (+*C. indicum* Pilgrim) und 1922 auch im Oligocän der Mongolei eine weitere Art (+*C. ardynense* Osborn, Fig 455) aufgefunden worden, wodurch die ausgedehnte Verbreitung dieser Tiere bewiesen wird.

### 3. Familie: Rhinocerotidae.

Die Rhinocerotiden selbst scheinen in mehrere, den anderen Familien gleichwertige Gruppen zu zerfallen, doch muß deren Aufstellung einer noch ausstehenden gründlichen Durcharbeitung vorbehalten bleiben. Es wurde vorläufig die alte Einteilung Osborns in die von ihm unterschiedener Unterfamilien (Phyla) größtenteils beibehalten, jedoch in einigen Punkten modifiziert. Die ursprünglichsten Stämme sind zweifellos die +*Caenopinen* und +*Aceratheriinen*, während die anderen Gruppen zum größten Teil erst viel später auftreten und von primitiven Vertretern der einen oder anderen der beiden genannten Stämme höchstwahrscheinlich abgeleitet werden können (ohne daß bis jetzt deutliche Zwischentformen zu unserer Kenntnis gelangten). Die Stammform oder -formen der Rhinocerotiden sind im Verwandtschaftskreis von +*Hyrachyus* zu suchen und waren im Besitze eines langen unverkürzten Schädels, einer vollständigen Bezahnung in beiden Kiefern mit dreihöckerigen Prämolaren und einfachen Molaren in Oberkiefer und verhältnismäßig schlanken Extremitäten: dreizehig im Hinterfuß, aber mit vier wohlentwickelten Fingern im Vorderfuß. Bei den verschiedenen Stämmen vollzogen sich im Laufe der Entwicklung (veranlaßt durch eine zunehmende Vereinheitlichung der Lebensweise?) unabhängig voneinander gleichsinnige Veränderungen meist reduktiver Natur, deren Folge eine große Zahl von Parallelismen und Konver-

genzen waren, welche die Aufdeckung der natürlichen Zusammenhänge naturgemäß äußerst erschweren. So fallen Greifzahnabschnitt und vordere Prämolaren in verschiedenem Ausmaß einer Reduktion anheim, die sich bis zum völligen Verlust sämtlicher Incisiven, Caninen und der ersten Prämolaren steigern kann. Die oberen P werden durch Abschnürung eines Tetartokons, der in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle vom Deuterokon seinen Ursprung nimmt, und durch die Gleichrichtung von Proto- und Metaloph molariform, doch geht dieser Molarisierungsprozeß, wie Abel 1910 nachwies, in verschiedener Reihenfolge vor sich. Gleichzeitig erfuhren die P und M des Oberkiefers durch sekundäre Einfaltungen des Schmelzes eine Komplikation ihrer Gestaltung. Hand in Hand damit erfolgte auch eine Zunahme der Kronenhöhe und, damit verbunden, ein Schwund des Cingulum als Folge der Gewöhnung an kieselsäurereichere Nahrung (Gramineen). Der Schädel erfuhr durch die zunehmende Größe des Gehirns Veränderungen, seine einzelnen Abschnitte wurden im wechselnden Ausmaß verkürzt oder auch wieder sekundär gestreckt. Besonders häufig und bedeutungsvoll ist eine Verkürzung des occipitalen Abschnittes, deren Folge die Überdeckung des Mastoideums und die Annäherung, bzw. Vereinigung des Processus postglenoideus und posttympanicus zu einem falschen äußeren Gehörgang ist (I, S. 71). Die Nasalaperatur wird in steigendem Maße nach rückwärts verlegt; es entstehen vielfach Hornbildungen, meist auf der Spitze der Nasenbeine, die ihrerseits wieder einen entsprechenden Umbau des Schädels bedingen. Die Extremitäten werden mit zunehmender Größe der Formen im allgemeinen plumper, die Hand wird durchgehends durch den Verlust des fünften Fingers dreifingerig. Die Geschichte der Rhinocerotiden, wie des gesamten Nashornstammes überhaupt, spielte sich vorwiegend auf asiatischem, nordamerikanischem und europäischem Boden ab, während Afrika eine Einwanderung erst spät, wahrscheinlich im Miozän, erhielt, die außerdem, so viel wir wissen, nur wenige Formen umfaßte.

### 1. Subfamilie: +Caenopinae.

Die +Caenopinae umfassen in der folgenden Umgrenzung die nordamerikanischen und einen Teil der europäischen Angehörigen des Osbornschen Stammes +Aceratheriinae, ferner die nordamerikanischen +Diceratheriinae. Charakteristisch für diese Gruppe ist die Reihenfolge der Molarisierung der Prämolaren, die beim  $P^2$  beginnt und, nach rückwärts schreitend, beim  $P^1$  endigt, ein Prozeß, der mit der Wende zwischen Oligozän und Miozän vollzogen erscheint, so daß die miozänen Gattungen +*Menoceyas* Troxell und +*Diceratherium* Marsh sich bereits im Besitz von P befinden, die den Molaren nahezu völlig angeglichen sind. Gleichzeitig erreicht auch das Ausmaß der Schmelzfaltenbildung einen zum Teil schon hohen Grad. Der Schädelbau bleibt verhältnismäßig einfach und primitiv, doch kommt es z. B. bei +*Menoceyas* schon zur Bildung eines falschen äußeren Gehörganges, auch fehlen aberrante Schädelformen nicht, wie +*Paracaenopus* zeigt. Die Schneide- und Eckzähne verfallen bis auf  $I^1$  und  $I^2$ , die vergrößert werden, der Reduktion. Im oberen Oligozän treten bei den Männchen der meisten Formen auf der Spitze der Nasenbeine zwei nebeneinanderliegende Hornpolster auf, wie dies namentlich Peterson 1920 nachwies. Die Verwandtschaftsverhältnisse der Caenopinae, die sich vor allem in Nord-Amerika reich entfalten, wurden in den letzten Jahren durch die Arbeiten von

Peterson, Troxell und Wood geklärt. Nach Wood 1927 lassen sich in Nord-Amerika 3 Reihen unterscheiden, die alle auf +*Eotrigonias* Wood (+*E. petersoni* W.) zurückgehen, einer Gattung aus dem Mitteleocän (Bridger Beds), die +*Hyrachyus* noch sehr nahe steht. Die erste führt über +*Caenopus* Cope (+*C. mitis* C.) zu +*Menoceras* Troxell (+*M. Cooki* [Peters]) aus dem Miocän, die zweite umfaßt die verschiedenen Arten von +*Subhyracodon* Brandt (+*S. Copei*, +*trigonodus*, +*occidentalis*, +*tridactylus*) und die amerikanischen +*Diceratherien* (+*D. armatum* M.), welche die oberoligocänen und miocänen Formen dieser Reihe repräsentieren. Eine dritte Linie, die im Zahnbau recht primitiv bleibt, führt über +*Trigonias* Lucas (+*T. Osborni* L., Fig. 453) zu +*Amphicaenopus* Wood und erlischt mit +*A. platicephalus* (Osb. u. Wortm., Fig. 456) bereits im oberen Oligocän. +*Aphelops* Cope (+*A. megalodus* C.) geht wahrscheinlich aus dem +*Caenopinenstamm* hervor, ist aber, entsprechend dem unterpliocänen Alter, bereits hoch spezialisiert. Die Stellung der gleichfalls auf das nordamerikanische Unterpliocän beschränkten Gattung +*Perceras* Cope (+*P. superciliosum* C.) ist noch völlig ungeklärt, sie möge aber

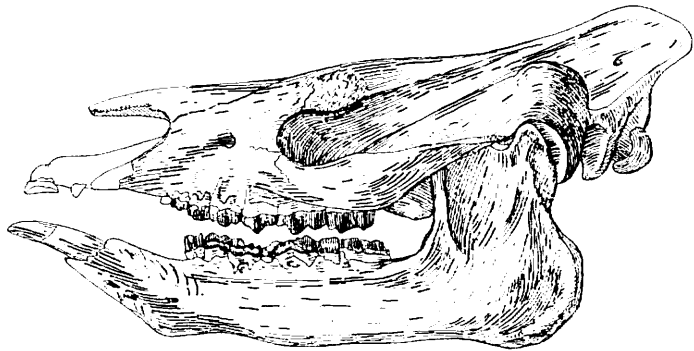


Fig. 456. *Amphicaenopus platicephalus*. Protoceras-Sandstein (Oberoligocän) der Central Great Plains, Nord-Amerika. ca.  $\frac{1}{7}$ , nat. Gr. Nach H. F. Osborn.

an dieser Stelle erwähnt werden, bis neue Funde eine sichere Zuteilung erlauben. Bedeutende Verkürzung des Schädels, besonders im Facialteil, Verkümmerung der Prämaxillen und völliger Verlust der I., weite Ausladung der Jochbögen charakterisieren diese Gattung. In Europa und Asien scheinen die +*Caenopinen* durch eine Anzahl primitiver Formen, die auf das Oligocän beschränkt bleiben, vertreten zu sein, so durch +*Paracaenopus* Breuning (*P. Filholi* Osb.), +*Epiacetherium* Abel (*E. bolcense* A.), vielleicht auch durch +*Meninatherium* Abel (*M. Telleri* Abel, ohne jedoch eine derartige Bedeutung wie in Nord-Amerika zu erlangen).

## 2. Subfamilie: +*Aceratheriinae*.

Die +*Aceratheriinae* sind eine kleinere Gruppe hornloser Rhinocerotiden, die auf Europa und Asien beschränkt blieben. Die Molarisierung der Prämolaren erfolgt umgekehrt wie bei den +*Caenopinen*, in der Reihenfolge  $P^1 \rightarrow P^2 \rightarrow P^3$ . Der Molarenbau bleibt immer einfach, das Stadium der Vierzehigkeit im Vorderfuß wird sehr lange beibehalten, zu einer nennenswerten Hornbildung kommt es nicht. Im oberen und unteren Gebiß wird je ein Paar Schneidezähne beibehalten und vergrößert. Der Schädel bleibt

langgestreckt und schmal. Die +Aceratheriinae scheinen auf kleine primitive Nashörner aus dem Eocän und Oligocän Europas zurückzugehen, die den Gattungen +*Prohyracodon* Koch (+*P. orientalis* K.) aus dem Eocän Siebenbürgens und +*Eggysodon* Roman (+*E. Pomeli* R.) angehören. Da nur geringe Reste vorliegen, ist eine sichere Entscheidung schwer zu treffen, zumal die Prämolaren noch durchaus primitiv sind und keine Anzeichen von Molarisierung erkennen lassen. Der erste sichere Vertreter der Gruppe ist +*Praeaceratherium minus* (Filhol) aus den oligocänen Phosphoriten des Quercy, von dem sich ohne Schwierigkeiten die Gattung +*Protaceratherium* Abel (+*P. minutum* Cuv.) aus dem Stampien Frankreichs ableiten läßt, aus der wieder die verschiedenen Arten der Gattung +*Aceratherium* Kaup (+*A. incisivum* K.) hervorgehen, über deren gegenseitige Beziehung aber noch keine Klarheit herrscht. Mit +*Aceratherium incisivum* Kaup in Europa und +*Aceratherium hipparionum* Koken in Asien scheint diese Unterfamilie im Unterpliocän erloschen zu sein.

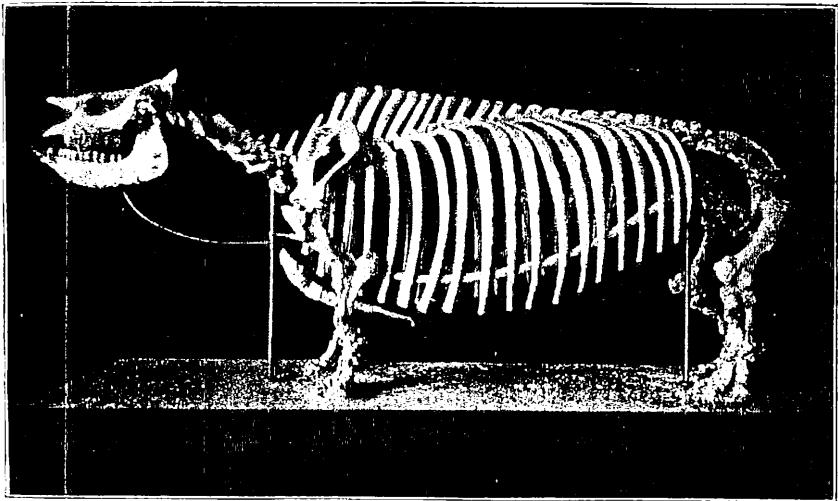


Fig. 457. Skelet eines kurzfüßigen Nashorns, *Teleoceras fossiger*, aus dem „Sternberg-Steinbruch“ in Long Island, Kansas (Unterpliocän), ausgegraben von Wortman 1894. Original im Museum von New York. Nach H. F. Osborn.

### 3. Subfamilie: +Teleocerinae (Brachypodinae).

Der Ursprung dieser Gruppe ist bei primitiven —Aceratherien zu suchen. Die Kennzeichen sind neben der kräftigen Abschnürung des Protons und der starken Ausbildung des Crochets vor allem die ausgesprochene Kurzfüßigkeit und die damit in Zusammenhang stehenden Umbildungen der Extremitätenknochen, besonders die charakteristische Formung von Calcaneus und Astragalus, ferner die große Breite der Scapula. Der +Teleocerinenstamm umfaßt drei Gattungen: +*Brachypotherium* Roger aus Europa, Ostindien und Japan (?), +*Chilotherium* Ringström aus Asien und —*Teleoceras* Hatcher aus Nord-Amerika, die im Schädelbau beträchtlich differieren. Der älteste, zugleich auch primitivste Vertreter ist +*Brachypotherium*.

chypotherium aginense (Repelin) aus dem Oberoligocän Frankreichs, der Stammvater der europäischen + Brachypotherien, die mit dem großen unterpliocänen + Br. Goldfussi (Kaup) ausstarben. Kennzeichnend für die Gattung, die in Asien durch + Br. perimense (Falc. et Cautl.), + Br. planidens (Lyd.) und + Br. (?) pugnator (Matsumoto) vertreten wird, ist die Pneumatisierung des Schädels, dessen Profilinie nach hinten steil aufsteigt, die Vergrößerung von  $I^1$  und  $I_7$  und die Brachyodontie der Zähne. Die Gattung + *Chilotherium* Ringstr. (+ Ch. Anderssoni Ringstr.), deren ältester Vertreter aus dem Obermiocän Indiens stammt (+ Ch. fatehjangense Pilgr.), bewohnte mit zahlreichen einander nahestehenden Formen im Unterpliocän die asiatischen Steppen und bildete eines ihrer wichtigsten Faunenelemente, erreichte aber bei Odessa und auf der Insel Samos ihre westliche Verbreitungsgrenze. Der Schädel bleibt flach, die Frontalregion ist leicht eingesenkt, die Nasalia gerade ohne die geringste Spur eines Hornansatzes; die Prämaxillen sind gänzlich zahnlos geworden und zu dünnen, vertikal stehenden Platten reduziert, im Unterkiefer ist das zweite Schneidezahnpaar zu mächtigen Hauern umgebildet, die Symphyse verbreitert, die Mahlzähne hypsodont. Der Fußbau nähert sich durch die starke Entwicklung der mittleren Zehe bzw. Fingers und die starke Abspreizung der Seitenzehen unter allen Nashörnern am meisten dem der Monodaktylie und ist trotz starker Verkürzung nicht so plump wie bei + *Teleoceras* Hatch. Diese Gattung bleibt auf Nord-Amerika allein beschränkt und ist nur aus dem Obermiocän (+ *T. medicornutum* Osb.) und Unterpliocän (+ *T. fossiger* [Cope]) bekannt. Die Brachypodie erreicht hier ihr größtes Ausmaß, der Habitus der Tiere gemahnt noch viel mehr an ein Flußpferd als etwa + *Metamynodon*. Osborn nimmt auch für + *Teleoceras* eine aquatische Lebensweise an. Im Gegensatz zu den beiden anderen Gattungen wird die Zahl der P auf  $\frac{3}{2}$  reduziert. Die Nasalia sind lateral zusammengepreßt und manchmal im Besitz eines kleinen unpaaren Hornes. Vielleicht stellen einige europäisch-asiatische Formen, die als + *Diceratherium* (z. B. + *D. pleuroceras* Duv.) beschrieben wurden, aber mit der amerikanischen Gattung + *Diceratherium* nichts zu tun haben, eine frühe Abspaltung des + *Teleocerin*stammes dar, da gewisse Beziehungen zu bestehen scheinen.

#### 4. Subfamilie: Dicerorhinae.

Als Unterfamilie Dicerorhinae werden eine Anzahl asiatisch-europäischer Nashörner zusammengefaßt, zu denen auch das heute noch lebende Sumatranashorn *Dicerorhinus* Glog. gehört (*D. sumatrensis* G. Cuv.). Über den Ursprung dieses Stammes, dessen älteste bekannte Form + *D. tagicus* Roman aus dem westeuropäischen Untermiocän ist, herrscht noch große Unklarheit. Am wahrscheinlichsten erscheint mir ein Anschluß an primitive, agile + *Aceratherien*, die sich bald der Grasnahrung zuwandten. Die miocänen Formen (+ *D. sansaniensis* [Lart.] und + *D. simorrensis* [Lart.]) weisen natürlich eine Reihe primitiver Merkmale, wie Brachyodontie, starke Entwicklung des Cingulums, Schwäche des Hornansatzes auf, doch sind die Mahlzähne bereits auffallend kompliziert. Ihre Hauptbedeutung erlangt diese Gruppe erst im Pliocän und lebt mit den Endformen + *Tichorhinus antiquitatis* (Blumenb.) und + *Coelodonta Merkii* (Jaeg.) im europäisch-asiatischen Wald- und Steppengebiet bis zum Ausgang des Diluviums. Als Kälteanpassung wird hier ein dichtes Wollkleid entwickelt, wie aus Leichenfunden im Bodeneis Sibiriens hervorgeht. Zugleich

erreicht die Komplikation und Hypsodontie der Zähne ihren höchsten Grad. Nach Ringström lassen sich innerhalb der +Dicerorhininae 3 Zweige unterscheiden, von welchen zwei, durch die Gattungen +*Tichorhinus* Brandt und +*Coelodonta* Bronn (z. B. +*C. orientalis* [Schloss.], +*C. etruscus* [Falc.]) vertreten, sich durch die stärkste Reduktion der Schneidezähne im Unter- wie im Zwischenkiefer und die starke Verknöcherung der Nasenscheidewand, wenigstens bei den späteren Formen, auszeichnen, jedoch im Schädel- und Zahnbau differieren, während *Dicerorhinus* Gloger, der Vertreter der dritten Reihe, im Besitz von je einem Paar kräftiger oberer und unterer Incisiven ist. Der letzten Gattung gehören das unterpliocäne +*D. Schleiermachi* [Kaup] und das recente *D. sumatrensis* an. Eine vierte generisch bis jetzt noch nicht abgetrennte Gruppe würde dann die primitiven miocänen Formen umfassen, der dann möglicherweise der Rang einer Stammgruppe zukäme.

#### 5. Subfamilie: Dicerinae.

Unvermittelt tauchen im Unterpliocän Europas und Kleinasiens Angehörige eines weiteren Stammes auf, der heute noch in Afrika in *Diceros bicornis* L. und *Ceratotherium simum* (Burch.) weiterlebt. Die pliocänen Vertreter +*D. pachygnathus* (Wagner) und +*D. Neumayri* (Osb.) schließen sich in jeder Beziehung bereits eng an ihre lebenden Verwandten an und geben über die Herkunft der Unterfamilie keinen weiteren Aufschluß. Wahrscheinlich stellt sie eine oligocäne oder miocäne Abspaltung der Dicerorhininae dar, da die mannigfaltigsten Beziehungen im Skelet- und Zahnbau herrschen.

#### 6. Subfamilie: Rhinocerinae.

Auch über die Verwandtschaftsverhältnisse dieses Stammes läßt sich nichts Sicheres sagen, da die fossilen Formen, die eine Brücke schlagen könnten, kaum von den lebenden abweichen. +*Rhinoceros palaeindicus* Falc. et Cautl. und +*Rhinoceros sivalensis* Falc. et Cautl., die Vorfahren von *Rh. unicornis* L. und *Rh. sondaicus* Desm. (*Monocerhinus javanicus* Cuv.) stammen aus den oberen Siwalikschichten (Mittel- und Oberpliocän), die Unterfamilie ist mithin auf Ostindien und Insulindien beschränkt.

#### 4. Familie: +Elasmotheriidae.

Die +Elasmotheriidae sind eine kleine Gruppe der Nashornartigen, die sich in Gebiß- und Schädelbau zum Teil beträchtlich von den übrigen Familien entfernen und ganz isoliert dastehen. Die Zähne sind bis auf zwei bzw. drei Prämolaren und drei Molaren im Ober- und Unterkiefer reduziert. Zu den gewöhnlichen Sekundärfalten der oberen Mahlzähne treten noch zwei weitere, eine Cristella und eine Posterista, beide vom Ectoloph entspringend. Außerdem wird das Email, besonders an der Innenseite des Protoloph, in viele kleine Falten gelegt, welche Erscheinung man als „Kräuselung“ bezeichnen kann, jedoch erst beim stark abgenutzten Zahn deutlich zur Geltung kommt (Fig. 458). Die Unterkieferzähne zeichnen sich dadurch aus, daß der vordere Teil des Metalophid reduziert ist. Die Kronenhöhe ist ganz bedeutend, die Wurzeln kurz und gegen die Pulpa offen, eine deutliche Grenze zwischen Krone und Wurzel kann nicht gezogen werden, die Zementablagerung ist reichlich. Diesen Merkmalen höchster Spezialisierung

tion steht aber die Tatsache gegenüber, daß die Prämolaren des Oberkiefers noch nicht zur Gänze molarisiert, der Deutero- und Tetartokon noch nicht in allen Fällen getrennt sind. Dabei ist der P<sup>1</sup> in bezug auf den Molarisierungsprozeß der fortgeschrittenste, die Reihenfolge also wie bei den +Aceratheriinae. Im Zusammenhang mit der Reduktion des Vordergebisses steht die starke Krümmung der unteren Kante des Unterkiefers. Bis jetzt wurden drei Gattungen bekannt, die Repräsentanten zweier divergierenden Linien, denen die oben geschilderten Eigentümlichkeiten des Zahnbaus gemeinsam sind, die sich aber im Schädelbau scharf unterscheiden. Es sind dies +*Elasmotherium* Fischer (+*E. sibiricum* F.) und sein direkter Vorfahre — *Sinothierium* Ringström (+*S. Lagrelii* Rgstr.) einerseits, — *Iranotherium* Ringström (+*I. morgani* [de Mecquen]) andererseits. Während dort Prämaxillen und Nasalia reduziert sind und die Frontalia sich über den Orbiten zu einer gewaltigen Kuppel aufwölben, welche höchstwahrscheinlich die Basis eines mächtigen Stirnhornes bildete, liegt hier die Nasalapertur ungewöhnlich weit vorn, die Nasenbeine sind kräftig entwickelt und tragen ein mächtiges Horn, während die Frontalia glatt bleiben. Die Oberkanten der Jochbögen besitzen merkwürdige, ziemlich starke Exostosen, deren Bedeutung unklar ist. Was das Alter und die Verbreitung dieser Formen, deren Ursprung bis heute noch ganz ungeklärt ist, anbelangt, so ist +*Sinothierium* ein Mitglied der unterpliocänen (?) Hipparionienfauna Chinas, sein Nachkomme +*Elasmotherium* findet sich in pliocänen Ablagerungen der südrussischen Steppen, kommt aber auch vereinzelt in West-Europa (Rheintal) vor. +*Iranotherium* wurde bis jetzt nur von einem Fundort, aus dem Unterpliocän von Maragha in Persien, bekannt.

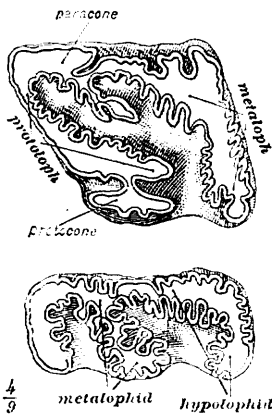


Fig. 458. Oberer und unterer Molar von *Elasmotherium sibiricum* aus der Eiszeit Sibiriens,  $\frac{4}{9}$  nat. Gr. Nach A. Gaudry et M. Boule.

##### 5. Familie: +*Baluchitheriidae* (Indricotheriidae).

In den letzten Jahren wurden in verschiedenen Gebieten Asiens aus Schichten oligocänen und miocänen Alters Reste eigenartiger, riesenhafter Nashörner bekannt, deren genauere Kenntnis wir Arbeiten Borissiaks, Forster-Coopers und Osborns verdanken. Eine Reihe gemeinsamer Merkmale trennen diese Formen von den übrigen Rhinocerotiden ab und rechtfertigen ihre Vereinigung zu einer eigenen Familie, die drei Gattungen +*Baluchitherium* Forster-Cooper, +*Indricotherium* Borissiak und +*Paraceratherium* Forster-Cooper umfaßt. So sind die Choanen nicht durch ein Septum geteilt; zu den gewöhnlichen Öffnungen und Durchbrüchen am Schädel treten nach den Angaben Forster-Coopers noch ein paariges For. jugulare, caroticum und postglenoideum. Die Unterkiefer-Symphyse ist nach abwärts gebogen und trägt zwei bzw. vier stoßzahnähnliche Incisiven. Die dreizehigen Extremitäten sind im metapodialen Abschnitt stark aufgerichtet und verlängert, ihre Form und Stellung ist im Zusammenhang mit der riesigen Größe säulenförmig. Der Hals ist, zumindest bei +*Baluchitherium* und +*Indricotherium*, langgestreckt, seine Wirbel weisen dementsprechend gewisse equidenähnliche Charaktere auf,

die natürlich nicht auf näherer Verwandtschaft mit den Hippoiden beruhen. Der Zahnbau ist äußerst primitiv und gleicht in überraschender Weise der Bezahnung von +Epiaceratherium, +Paracaenopus und +Amphicaenopus. Von den drei Gattungen stehen sich +Indricotherium (*I. asiaticum* Bor.) aus Turkestan und +Baluchitherium (+ *B. Osborni* Forst. Coop.) aus den Bugti Hills (Belutschistan) und der Mongolei sehr nahe. Der Schädel ist über der Stirn aufgetrieben, die Jochbögen sind stark nach aufwärts gebogen, die Nasenbeine lang und nach abwärts gekrümmt. Die Bezahnung des Oberkiefers besteht aus vier P und drei M, zu denen noch ein wohlentwickelter I ( $I_1$ ) und ein rudimentärer C kommen. Die Angehörigen dieser Gattungen dürften mit einer Schulterhöhe von über 5 m die riesigsten Landsäugetiere sein, die bis jetzt bekannt wurden. Das kleinere +Paraceratherium (+ *P. bugtiense* [Pilgrim]), weicht namentlich durch seinen Schädelbau von seinen Verwandten ab; so fehlt ihm die Auftreibung der Stirnregion, die Joch-

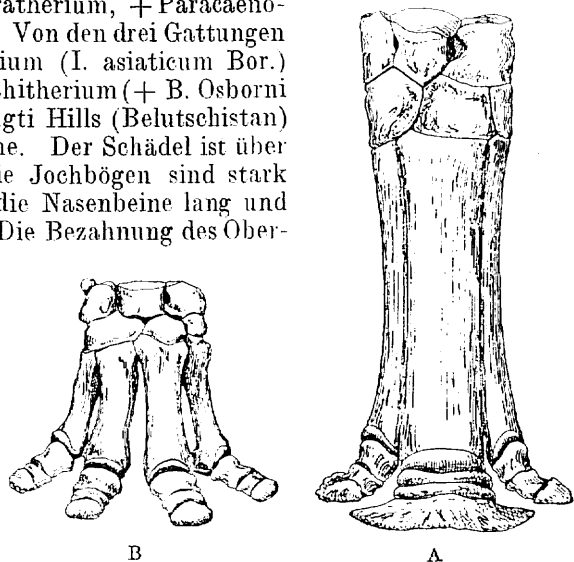


Fig. 459. A Handskelet von *Baluchitherium Osborni* Forster-Cooper aus den Bugti Beds (Untermiocän) von Churlando in Belutschistan. — Rekonstruktion von Clive Forster-Cooper (1923). B Handskelet von *Brontotherium gigas* Marsh aus dem Unteroligocän (Titanotherium-Zone) Nord-Amerikas. Nach Clive Forster-Cooper. (Das Tier hatte die Größe eines Elefanten.) Beide Figuren im gleichen Reduktionsverhältnisse:  $\frac{1}{12}$  nat. Gr.

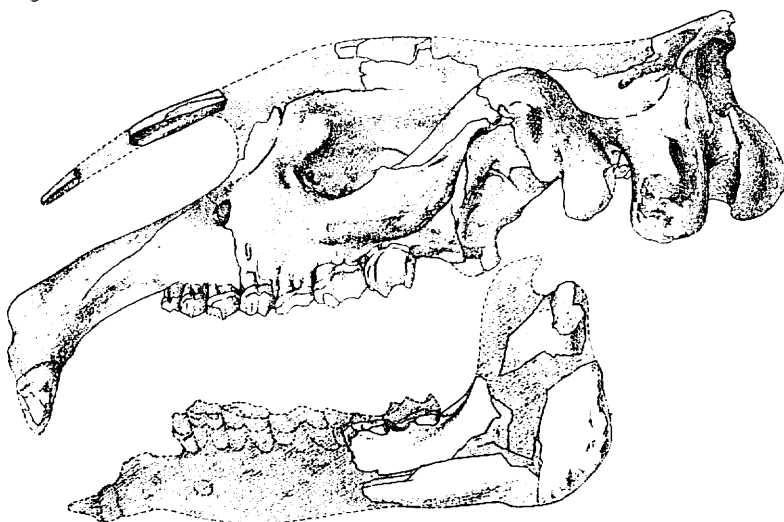


Fig. 460. *Baluchitherium Grangeri* Osborn aus dem Miocän der Mongolei. Rekonstruktion des Unterkiefers zweifelhaft. Schädelänge: 1,28 m. Nach H. F. Osborn.



bögen sind zart und gestreckt. Im Oberkiefer sitzen neben den Molaren nur 3 P — der Zwischenkiefer ist nicht bekannt —, im Unterkiefer nur ein Paar von Schneidezähnen, nicht deren zwei, wie bei + *Indricotherium*. Stammformen dieser Familie, deren Angehörige auffallend primitive Züge so merkwürdig mit hoher Spezialisierung vereinigen, sind bis jetzt nicht bekannt, doch sind sie aller Wahrscheinlichkeit nach unter primitiven + *Caenopiinen* oder deren Stammgruppe zu suchen.

### 3. Überfamilie: Hippoidea.

(Von Prof. O. Abel.)

Seit der Zeit des Erscheinens der ersten Auflage sind unsere Kenntnisse von der Vorgeschichte des Pferdestammes außerordentlich erweitert worden, insbesondere durch die Untersuchungen über die überaus zahl-

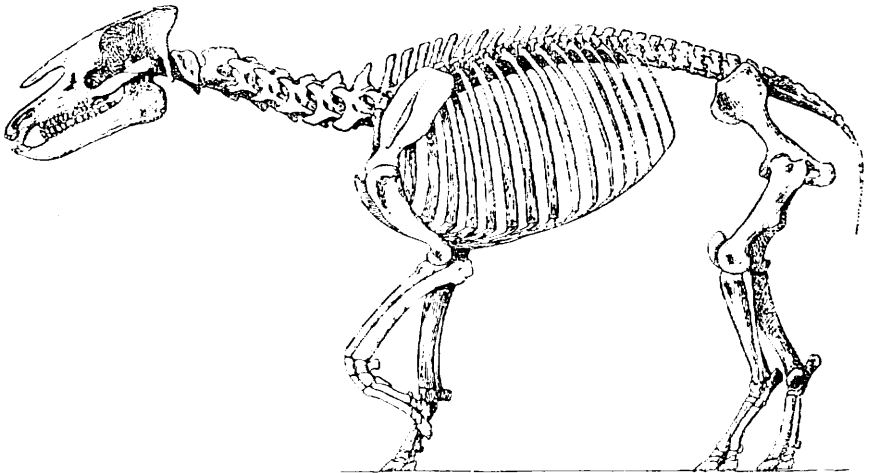


Fig. 461. Rekonstruktion von + *Palaeotherium magnum* Cuv. Von O. Abel (1923).

reichen Reste tertiärer Equiden auf dem Boden Nord-Amerikas und über pliocäne Equiden aus Europa. Außerdem sind wir heute über die verschiedenen Zweige der alttertiären Hippoidea aus Europa viel besser unterrichtet, so daß das Bild, das die Geschichte der Pferde heute bietet, wesentlich anders ist, als es noch vor 20 Jahren gewesen ist.

Die frühere Ansicht, daß + *Phenacodus* Cope als die Stammform der Hippoidea anzusehen sei, ist nach den Untersuchungen von Osborn, Matthew, Gidley u. a. nicht mehr aufrechtzuhalten. Sicher ist es wohl, daß die Hippoidea in der Stammgruppe der + *Protungulata* (*Condylarthra*) wurzeln. Am nächsten kommt den Anforderungen an eine Stammtypus die Gattung + *Tetraclaenodon* (= *Euprotogonia*) aus dem Paleocän Nord-Amerikas (Torrejon Beds). Der Gebißtypus, den wir bei einem Pferdeahnen annehmen müssen, ist übrigens auch bei + *Hyopsodus* Markmani Abel et Cook aus dem Alttertiär Colorados zu beobachten, so daß diese meist zu den Insectivoren gestellte Gattung, die sich noch bis zum oberen Eocän Nord-Amerikas erhalten hat, der Abzweigungsstelle des Pferdestammes

näherrückt als man früher angenommen hat. Der erste echte Equide ist *-Hyacotherium* aus dem Untereocän Europas und der gleichalterige *+Eohippus* aus dem Wasatch Nord-Amerikas.

### 1. Familie: *+Palaeohippidae*.

Während früher die europäischen und die nordamerikanischen ältesten Vertreter der Hippoidea in einen gewissen Gegensatz gebracht zu werden pflegten, ist dieser durch neuere Untersuchungen, insbesondere durch die von Haupt (1925), sehr abgeschwächt worden, so daß wir heute *+Eohippus* Marsh als einen sehr nahen Verwandten von *+Hyacotherium* Owen ansprechen müssen. Freilich scheint sich schon frühzeitig aus einem gemeinsamen, wahrscheinlich in Zentralasien entstandenen Grundstock des Pferdestammes eine Trennung der eurasiatischen von den nordamerikanischen Formen angebahnt zu haben. Im Alttertiär Europas, besonders aus den Bohnerzen der Schweiz und von anderen Fundorten Süddeutschlands und Frankreichs, sind zahlreiche alttertiäre Hippoidea bekannt geworden, die sich in ungefähr sechs unabhängig voneinander sich weiter entwickelnde Stammeslinien gespalten haben, im Eocän ziemlich häufig gewesen zu sein scheinen, aber bereits im unteren Oligocän Europas (Sannoisien) ausgestorben sind. Die erste dieser Linien beginnt mit *+Hyacotherium* und setzt sich in die Gattung *+Propachynolophus* Depér. (Untereocän) und *+Pachynolophus* Pom. (Mittel- und Obereocän) fort; die zweite Linie ist durch die Gattung *+Lophiotherium* Gerv. (Mittel- und Obereocän), die dritte durch die Gattung *+Propalaeotherium* Gerv. (Mittel- und Obereocän), die vierte durch *+Plagiolophus* Pom. (Mitteloecän bis Unteroligocän), die fünfte durch *+Palaeotherium* Cuv. (Mitteloecän bis Unteroligocän) und die sechste durch *+Anchilophus* Gerv. (Mitteloecän bis Obereocän) repräsentiert. Funde ganzer Skelete in der mitteloecänen Braunkohle von Messel bei Darmstadt haben uns über den Bau des Skeletes von *+Lophiotherium* und *+Propalaeotherium* in ausreichender Weise aufgeklärt

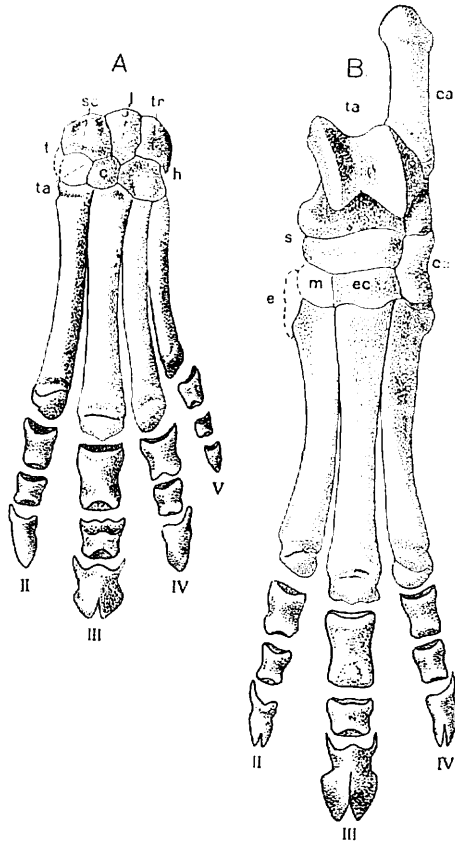


Fig. 462. A Linke Hand; B linker Fuß von *Lophiotherium messelense* Haupt, Mitteloecäne Braunkohle von Messel.  $\frac{3}{4}$  nat. Gr. Nach Haupt. *c* Capitatum; *ca* Calcaneus; *cd* Cuboid; *e* Entocuneiforme; *ec* Ectocuneiforme; *h* Hamatum; *l* Lunatum; *m* Mesocuneiforme; *s* Scaphoideum tarsi; *sc* Scaphoideum carpi; *t* Trapezium; *ta* Talus; *td* Trapezoid; *tr* Triquetrum.