

5. Gebiß. Im rechten Oberkiefer des *Meninatherium Telleri* sind erhalten P^4 bis M^3 , im linken M^2 und M^3 . Die Außenwand des rechten M^2 ist abgebrochen, ebenso die hintere Hälfte des rechten M^2 ; im linken M^3 fehlt das vordere Außeneck. Die Basis des rechten M^2 ist jedoch erhalten, so daß der Umriß dieses Zahnes und der Verlauf der Außenwand festgestellt werden kann. Vollständig erhalten sind also nur P^4 , M^1 , M^3 .

a) Der vierte Prämolare.

Der P^4 ist rechteckig und bedeutend breiter als lang. Er ist tief abgekaut; die tiefste Usurfläche liegt am Inneneck des Metalophs.

Der Zahn ist dreiwurzelig, und zwar liegen zwei Wurzeln außen, die dritte, wahrscheinlich breite und komprimierte, innen.

Metaloph und Protoloph vereinigen sich an der Innenwand. Der Protoloph ist länger als der Metaloph und bildet ein stark nach innen vorspringendes Eck, welches sehr steil zur Basis abfällt.

Eine sanfte Aufwölbung des der Medifossette zugekehrten Randes des Protolophs läßt das Vorhandensein eines Antecrochets bei dem intakten Zahn vermuten, doch dürfte dasselbe kaum stark entwickelt gewesen sein.

Die Crista ist vorhanden, aber jede Andeutung des Crochet fehlt. Infolge der vorgeschrittenen Abkautung ist die Postfossette sehr klein.

Die Breite des Zahnes beträgt im Vorjoch und Nachjoch 22 mm, die Länge der Außenwand 16 mm, die der Innenwand 14 mm. Die Höhe der Krone ist infolge der Abkautung gering, dürfte aber auch beim unverletzten Zahne keinen hohen Betrag erreicht haben; der abgekauten Tritocoen erreicht eine Höhe von 8.5 mm.

Die ganze Krone wird von einem kräftigen, unregelmäßig gekörnelten Cingulum umsäumt, welches nur am Inneneck des Protolophs auf eine Strecke von 1.5 mm unterbrochen ist.

Der P^4 springt weiter nach innen vor als der M^1 ; dagegen ragt seine Außenwand nicht so weit als die des M^1 nach außen, so daß der Parastyl des M^1 ungefähr um 3 mm über den hinteren Teil des Ectolophs von P^4 vorsteht.

b) Der erste Molare.

Im Vergleich zu dem in sagittaler Richtung komprimierten P^4 ist der fast quadratische M^1 als relativ groß zu bezeichnen, da seine Außenwand um 5 mm länger ist als die des P^4 .

Der Ectoloph springt in der Achse des Metalophs stark nach innen in Form eines V ein und erscheint durch die Abkautung mit dem vorderen Außenpfeiler — Parastyl (Osborn) — verschmolzen.

Metaloph und Protoloph sind an ihren Ursprungsstellen vom Ectoloph schwach eingeschnürt; von einer Crista und einem Crochet ist nichts wahrzunehmen, dagegen springt vom Protoloph an der Stelle des Antecrochet ein dicker Wulst in das mittlere Quertal vor.

Die Krone wird von einem Cingulum umgeben, welches wesentlich schwächer ist als das des P^4 ; an der Innenwand des Metalophs ist es auf eine Distanz von 4 mm unterbrochen, an der Innenwand des Protolophs perlschnurartig gekörnt.

Die tiefste Usurfläche liegt im Protoloph. Medifossette und Postfossette sind sehr tief.

Die Breite des Zahnes beträgt an der Basis im Vorjoch 24 mm, im Nachjoch 23 mm; die Länge der Außenwand ist 21 mm, die der Innenwand 17 mm.

c) Der zweite Molare.

Dieser Zahn ist, wie dies bei den *Rhinocerotidea* Regel ist, der größte und stärkste des Molarenabschnittes. Seine Außenwand ist 25 mm, seine Innenwand 18 mm lang; die Breite des Vorjoches an der Basis erreicht 26 mm, die des Nachjoches dagegen nur 23 mm.

In den Grundzügen stimmt der Bau dieses Zahnes mit jenem des M^1 überein. Von Crista und Crochet ist keine Spur vorhanden, dagegen ist das Antecrochet, wie überhaupt der Protoloph, stärker als im M^1 . Das Antecrochet erscheint jedoch auch hier nur als Auftreibung der gegen die Medifossette abfallenden Wand des Protolophs, ohne daß es zur Bildung eines wirklichen Sporns kommt.

Das die Krone umgebende Cingulum ist nicht nur an der Innenwand des Metalophs wie am M^1 unterbrochen, sondern auch an der Innenwand des Protolophs rudimentär. Es löst sich in einzelne Perlen auf, welche zuletzt zu flachen Schmelzfältchen werden.

Die tiefste Usurfläche zeigt der Protoloph, während der Metaloph und der erhaltene Teil des Ectolophs bei weitem geringer abgekaut sind.

d) Der dritte Molar.

Dieser Zahn zeigt bereits im Baue des Ectolophs und Metalophs jenen Typus, welchen wir bei den jüngeren Rhinocerotiden finden; es sind nur zwei von der vorderen Außenecke nach hinten und innen divergierende Joche vorhanden. Das vordere dieser Joche entspricht dem Protoloph, das hintere ist aus der Verschmelzung des Ectolophs mit dem Metaloph hervorgegangen. Da Ectoloph und Metaloph bei diesem Zahn in ein und derselben Achse liegen, ist die ursprüngliche Trennstelle beider nur in einer Furche zu erkennen, welche sich in die tiefe Medifossette herabzieht.

Die tiefste Usurfläche liegt auch hier, wie an den beiden vorderen Molaren, am Protoloph.

Das Cingulum umzieht den Vorder-, Außen- und Hinterrand des M^3 als kräftige Leiste, welche sich an der Hinterwand beträchtlich verdickt und einen stumpfhöckerigen Kamm bildet. An der Innenwand des Metalophs ist das Cingulum ebenso wie an der Innenwand des Protolophs unterbrochen; am Eingang in den Medisinus sind mehrere Zacken als Rudimente des Cingulums erhalten geblieben.

Die Länge der Außenwand des Zahnes beträgt 8 mm, der Innenwand 20 mm. Die Breite im Vorjoch (an der Basis) erreicht 25 mm.

e) Die Oberflächenskulptur der Zähne.

Der Schmelz aller Zähne zeigt eine eigentümliche Gitterskulptur. Über die Oberfläche verlaufen höchst feine, anastomosierende, vertikale Runzeln, welche von regelmäßigeren, einfachen transversalen Streifen durchschnitten werden.

Die Abstände je zweier Transversalstreifen sind ungefähr doppelt so groß als die zweier Vertikalrunzeln.

An der Kreuzungsstelle der horizontalen Streifen mit den vertikalen erhebt sich ein Schmelzknöpfchen, wodurch die ganze Oberfläche der Zahnkronen gegittert erscheint. Die Transversalstreifung ist übrigens viel feiner als die vertikale, so daß die erstere nur bei besonders günstiger Beleuchtung sichtbar wird.

M. Schlosser hat in seinen Untersuchungen über die Säugetierreste der böhmischen Braunkohlenformation der Besprechung der Oberflächenstruktur bei den Rhinocerotidenzähnen einen eigenen Abschnitt gewidmet. Die ursprüngliche Streifungsrichtung des Schmelzes ist nach Schlosser horizontal; erst später tritt eine vertikale Runzelung in Form von anastomosierenden Streifen ein.

In einer späteren Arbeit verwertet Schlosser die Oberflächenskulptur als Unterscheidungsmerkmal der älteren europäischen Rhinocerotiden und erklärt ausdrücklich, daß bei den späteren Rhinocerotiden die anastomosierenden Vertikalstreifen niemals so fein sind wie bei *Ronzotherium*.

Die gitterartige Skulptur, welche aus der Kombination dieser Vertikalstreifen mit der älteren Horizontalstreifung entsteht, findet sich außer bei *Meninatherium Telleri* bei *Aceratherium spec. Schloss.*

Vergleichstabelle.

(Zu pag. 32.)

Name der Arten	Geologisches Alter	Vorkommen	Länge der Zahnreihe vom P_1-M_3 (Oberkiefer)	Länge der Zahnreihe vom P_4-M_3 (Oberkiefer)	Schädellänge
			In Millimetern		
<i>Prohyracodon orientale</i> Koch	Mitteloocän	Siebenbürgen	—	66 ¹⁾	—
<i>Meninatherium Telleri</i> Abel	Aquitanien	Krain	—	74	280 (rekonstr.)
<i>Hyrachyus agrarius</i> Leidy	Bridger (Mitteloocän)	Wyoming, Utah	116 ²⁾	82 ²⁾	310 ²⁾
<i>Caenopus mitis</i> Cope	Chadron (Untero oligocän)	Colorado und British-Columbia	155 ²⁴⁾	105 (zirka)	390 (zirka)
<i>Epiacetherium bolcense</i> Abel	Tongrien oder Stampien	Monte Bolca, Oberitalien	160 ²⁵⁾	100	—
<i>Caenopus Copei</i> Osborn	White River (Oreodon-Beds)	Süd-Dakota	162 ³⁾	108 ⁴⁾	405 ³⁾
<i>Praeacetherium minus</i> Filhol	Oligocän	Frankreich und Süddeutschland	167 ⁵⁾	110 ⁶⁾	—
<i>Leptacetherium trigonodum</i> Osb. et Wortm. I.	White River (Titanotherium-Beds)	Süd-Dakota	173 ⁷⁾	110 ⁸⁾	—
<i>Leptacetherium trigonodum</i> Osb. et Wortm. II.	White River (Titanotherium-Beds)	"	183 ⁹⁾	—	435 ⁹⁾
<i>Caenopus occidentalis</i> Leidy I.	White River (Oreodon-Beds)	Süd-Dakota, Nebraska, Colorado, Canada	191 ¹⁰⁾	—	485 ¹⁰⁾
<i>Caenopus occidentalis</i> Leidy II.	White River (Oreodon-Beds)	Süd-Dakota, Nebraska, Colorado, Canada	194 ¹¹⁾	132 ¹²⁾	475 ¹¹⁾
<i>Caenopus tridactylus</i> Osborn I ♀	White River (Protoceras-Beds)	Süd-Dakota, Nord-Dakota	205 ¹³⁾	152 ¹⁴⁾	475 + ¹³⁾
<i>Caenopus tridactylus</i> Osborn II ♂	White River (Protoceras-Beds)	Süd-Dakota, Nord-Dakota	212 ¹⁵⁾	—	510 ¹⁵⁾
<i>Caenopus tridactylus</i> Osborn III ♂	White River (Protoceras-Beds)	Süd-Dakota, Nord-Dakota	207 ¹⁶⁾	—	475 ¹⁶⁾
<i>Aceratherium platycephalum</i> Osb. et Wortm. I.	White River	Süd-Dakota	227 ¹⁷⁾	—	590 ¹⁷⁾
<i>Aceratherium platycephalum</i> Osb. et Wortm. II.	"	"	238 ¹⁸⁾	170 ¹⁹⁾	—
<i>Aceratherium lemanense</i> Pomel I.	Oberoligocän und Untermiocän	Frankreich und Süddeutschland	260 ²⁰⁾	182 ²¹⁾	610 ²²⁾
<i>Aceratherium lemanense</i> Pomel II.	Oberoligocän und Untermiocän	Frankreich und Süddeutschland	265 ²³⁾	—	630 ²³⁾

1) A. Koch: Természetrázi Füzetek, Budapest, Vol. XX, 1897, pag. 494.
 2) Nach der Abbildung des Schädels Nr. 1645 (Am. Nat. Mus.) in: Osborn: Mem. Am. Mus. Nat. Hist., Vol. I, Part 3, 1898, Pl. XIIa gemessen.
 3) Osborn: l. c., pag. 148 (Nr. 522).
 4) Osborn: l. c., nach der Abbildung Pl. XIII, Fig. 3 gemessen.
 5) = *Ronzotherium Reichenawi*, Deninger: Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Ges. 55., 1903, pag. 95 (147 mm ohne P_1 , für welchen 20 mm in Anschlag gebracht werden dürfen).
 6) Deninger: l. c., Taf. VII (nach der Abbildung gemessen).
 7) Osborn: l. c., pag. 135 (Nr. 528).
 8) Osborn: l. c., Pl. XIII, Fig. 1 (nach der Abbildung gemessen).
 9) Osborn: l. c., pag. 135 (Nr. 529).
 10) Osborn: l. c., pag. 153 (Nr. 537).
 11) Osborn: l. c., pag. 153 (Nr. 1123).
 12) Osborn: l. c., Pl. XIII, Fig. 7 (nach der Abbildung gemessen).
 13) Osborn: l. c., pag. 161 (Nr. 1122).
 14) Osborn: l. c., Pl. XIII, Fig. 8 (nach der Abbildung gemessen).
 15) Osborn: l. c., pag. 161 (Nr. 538, Type).
 16) Osborn: l. c., pag. 161 (Nr. 541).
 17) Osborn: l. c., pag. 141 (Nr. 1478).
 18) Osborn: l. c., pag. 141 (Nr. 540, Type).
 19) Osborn: l. c., Pl. XIII, Fig. 9 (nach der Abbildung gemessen).
 20) = *Diceratherium asphaltense* Depéret et Douxami, Abh. d. Schweiz. pal. Ges., XXIX, 1902, pag. 16.
 21) ibidem, nach der Abbildung (Pl. II, Fig. 1, etwas kleiner als $\frac{1}{2}$) gemessen.
 22) ibidem, pag. 13.
 23) = *Aceratherium gannatense* Duvernoy. — Maße nach Osborn, Bull. Am. Mus. Nat. Hist. XIII, 1900, pag. 244.
 24) Osborn: l. c., pag. 136--137.
 25) Nach der Photographie des Originals gemessen.

aus dem Oligocän von Lukawitz (Böhmen), bei *Caenopus tridactylus*, der größeren *Aceratherium*-Art aus den Phosphoriten des Quercy, dem Rhinocerotiden aus dem Oligocän des Monte Bolca und bei *Hyracodon nebrascense* an den oberen Backenzähnen.

6. Körpergröße. Der kleinste Rhinocerotide, welchen wir bis heute kennen, ist *Prohyracodon orientale* Koch aus dem Mitteleocän Siebenbürgens; *Meninatherium Telleri* steht in der Mitte zwischen *Prohyracodon* und *Hyrachyus* und bleibt in seiner Körpergröße weit hinter den übrigen oligocänen und jüngeren Rhinocerotiden zurück. Dies zeigt vorstehende tabellarische Übersicht, in welcher neben *Prohyracodon* und *Hyrachyus* nur oligocäne Rhinocerotiden berücksichtigt worden sind.

Wenn wir die Schädelänge von *Meninatherium* annähernd berechnen wollen, so müssen wir die Verhältniszahlen der Zahnreihenlängen von P_4 bis M_3 sup. zu den Schädelängen von einigen Formen zugrunde legen, bei welchen beide Zahlen festgestellt sind (vgl. die vorstehende Tabelle).

	Länge der Zahnreihe		Verhältnis
	P_4-M_3 sup.	Schädelänge	
<i>Hyrachyus agrarius</i>	82 mm	310 mm	= 26 : 100
<i>Caenopus Copei</i>	108 „	405 „	= 26 : 100
<i>Caenopus occidentalis</i>	132 „	475 „	= 27 : 100
<i>Caenopus tridactylus</i>	152 „	475 „	= 32 : 100
<i>Aceratherium lemanense</i>	182 „	610 „	= 30 : 100

Wenn wir die Proportionen bei *Hyrachyus agrarius* und *Caenopus Copei* als maßgebend für die Berechnung der Schädelänge von *Meninatherium Telleri* annehmen, wozu wir durch den primitiven Charakter des Möttninger Nashorns berechtigt sind, so erhalten wir folgende Ziffer:

	Länge der Zahnreihe	Schädelänge
	P_4-M_3 sup.	(rekonstruiert)
<i>Meninatherium Telleri</i>	74 mm	280 mm

woraus sich eine beiläufige Körperlänge von 1·20 m berechnen läßt. Wir haben uns somit in *Meninatherium Telleri* ein Nashorn von der Größe eines Mufflon zu denken.

7. Diagnose. *Meninatherium Telleri* nov. gen. nov. spec. — Oberoligocän (Aquitanien) von Möttinig (Krain). — Größe ungefähr die eines Mufflon. — Rekonstruierte Schädelänge 280 mm. — Schädel mit langer Sagittalcrista; die Temporalkanten divergieren unter einem Winkel von 80°. — Augenhöhlen klein. — Vorderrand der Choanen bogig abgerundet, hinterer Abschnitt der Choanen verschmälert. — Vom Gebiß bekannt: P^1 , M^1 , M^2 , M^3 ; P^4 in sagittaler Richtung stark komprimiert, Metaloph und Protoloph durch Abkautung vereinigt, eine kleine Medifossette umschließend, kleine, dreieckige Postfossette vorhanden, sehr schwache Crista, kein Crochet und Antecrochet. — Molaren sehr einfach gebaut, ohne Crista und Crochet, daher Metaloph geradlinig verlaufend, an der Stelle des Antecrochet Verdickung des Protoloph. — M_3 trapezförmig. — Parastyl an allen Molaren kräftig. — Alle Zähne sehr niedrig. — Schmelzskulptur: Anastomosierende Vertikalstreifen, von schwächeren und weiter abstehenden Horizontalstreifen gekreuzt.

III. Die phylogenetische Bedeutung der paläogenen Rhinocerotiden Europas.

1. Die allgemeinen Gesichtspunkte für die phylogenetische Gruppierung der paläogenen Rhinocerotiden.

Die Überprüfung der bisher aus dem Paläogen bekannten Rhinocerotidenreste hat gezeigt, daß eine verhältnismäßig große Zahl verschiedener Typen vorliegt, von denen meist nur Zähne, weit seltener Schädelreste, Extremitäten und andere Skeletteile bekannt sind. Mit Einrechnung der im vorstehenden beschriebenen neuen Formen haben wir folgende Typen zu unterscheiden:

1. *Prohyracodon orientalis* Koch.
2. *Ronzotherium velaunum* Aymard (*inc. sed.*).
3. *Ronzotherium* (?) *Gaudryi* Rames (*inc. sed.*).
4. *Praeaceratherium minus* Filhol.
5. *Praeaceratherium Filholi* Osborn.
6. *Epiaceratherium bolcense* Abel.
7. *Meninatherium Telleri* Abel.
8. *Protaceratherium minutum* Cuvier.
9. *Protaceratherium cadibonense* Roger.
10. *Protaceratherium spec. ex aff. minutum* Cuv.
11. *Aceratherium lemanense* Pomel.
12. *Diceratherium pleuroceros* Duvernoy.

Dazu treten noch mehrere Formen *incertae sedis*, die vielleicht zum Teile mit einer oder der anderen aufgezählten Arten identisch sind (z. B. *Diceratherium Zitteli* Schlosser 1902, *Ronzotherium* *cfr. velaunum* Schlosser 1902).

Die morphologische und systematische Unterscheidung der erstgenannten elf Arten, mit Ausnahme der beiden Ronzotherien, von denen leider nur die Unterkiefer beschrieben sind, basiert ausschließlich auf den Merkmalen der oberen Prämolaren und Molaren.

Zu einer systematischen Trennung sind diese Merkmale gewiß ausreichend; wenn wir aber an die Frage herantreten, ob das bis heute untersuchte Material ausreicht, um in eine Erörterung über dessen phylogenetische Bedeutung einzutreten, müssen wir uns zuvor über den phylogenetischen Wert des Rhinocerotidengebisses klar zu werden versuchen.

Die vergleichende Geschichte der Huftierstämme lehrt, daß im Laufe der Stammesentwicklung die Höhe der Zahnkronen bei fast allen Gruppen beständig zugenommen hat. Der geniale Begründer der modernen Paläozoologie, W. Kowalewsky, hat den Nachweis dafür erbracht, daß diese Höhenzunahme der Backenzahnkronen darauf zurückzuführen ist, daß die Nahrung anfänglich eine gemischte und weiche war, und daß bei zunehmender Gewöhnung, Gras oder hartes Gebüsch zu verzehren, die Zähne höher geworden sind.

Diese Tatsache ist seit dem Erscheinen der berühmten *Anthracotherium*-Monographie wiederholt bestätigt und keine Ausnahme gefunden worden.

Vergleichen wir einen Molaren des pliocänen *Rhinoceros antiquitatis* mit dem eines unterpliocänen *Aceratherium*, so fällt der Unterschied in der Kronenhöhe sofort in die Augen. Die Kronen

O. Abel: Paläogene Rhinocerotiden Europas. (Abhandl. d. k. k. geol. Reichsanstalt, XX. Band, 3. Heft.)

werden um so niedriger, zu je älteren Formen wir fortschreiten und wir begegnen schließlich in den ältesten Vertretern des Stammes der *Rhinocerotoiden* brachyodonten Typen, aus welchen sich Schritt für Schritt die hypsodonten entwickelt haben.

Da wir somit einen Backenzahn von geringerer Kronenhöhe für primitiver betrachten müssen als einen hochkronigen, so haben wir in der vergleichenden Untersuchung der Kronenhöhen an den Backenzähnen der paläogenen Rhinocerotiden das erste Mittel zur phylogenetischen Gruppierung der Formen gewonnen.

Die vergleichende Geschichte der Huftierstämme zeigt uns weiter, daß die oberen Backenzähne ursprünglich brachyodonte Höckerzähne gewesen sind, aus denen sich allmählich die Jochzahnformen entwickelt haben. Die beiden Außenhöcker — Paracon und Metacon — verbanden sich zu der Außenwand oder dem Ectoloph, dessen Kaufläche anfänglich im Profil ein W bildete, und da diese Umformung schon zu einer Zeit eintrat, in der die Zähne noch brachyodont waren, so war die Außenwand dieser älteren Zahntypen sehr stark nach innen geneigt; mit zunehmender Kronenhöhe richtete sich die Außenwand immer steiler empor. Wir sehen also, daß der Neigungsgrad der Außenwand an den Backenzähnen gleichfalls ein sehr wichtiges Mittel zur phylogenetischen Gruppierung der Rhinocerotiden bildet; es ist deshalb sehr wichtig, weil wir stets aus dem Neigungsgrad einen Schluß auf die Kronenhöhe ziehen können, auch wenn stärker usierte Zähne vorliegen.

Wir wissen ferner, daß sich aus dem Zusammenschluß der mittleren und inneren Molarenhöcker zu Querjochen aus dem sechshöckerigen Molaren ein Jochzahn in der Weise entwickelt hat, daß sich die beiden vorderen Höcker — Protoconulus und Protocon — zum Vorjoch oder Protoloph, die hinteren Höcker — Metaconulus und Hypocon — zum Nachjoch oder Metaloph verbunden haben. Die vergleichende Geschichte aller Perissodactylenstämme mit Jochzähnen zeigt, daß die Joche ursprünglich scharfrandige, sichelförmige Kämme waren und daß erst im Laufe der Stammesentwicklung akzessorische Falten und Leisten an diesen Kämmen ausgebildet wurden, um die Triturationsfläche zu vergrößern. Bei den jüngeren Rhinocerotiden entspringt in das mittlere Quertal vom Ectoloph die Crista, vom Protoloph das Antecrochet, vom Metaloph das Crochet. Da diese Bildungen Neuerwerbungen im Laufe der Stammesentwicklung darstellen, so ist die vergleichende Untersuchung von Antecrochet, Crochet und Crista der Molaren ein weiteres wichtiges Mittel zur phylogenetischen Gruppierung der fossilen Rhinocerotiden.

Die Prämolaren haben eine andere Entwicklung genommen als die Molaren. Die ursprüngliche Grundform des oberen Ungulatenprämolaren ist ein dreieckiger, dreihöckeriger Zahn, dessen vorderer Außenhöcker Protocon, dessen hinterer Außenhöcker Tritocon und dessen Innenhöcker Deuterocon genannt wird. Später tritt noch hinter dem Deuterocon ein zweiter Innenhöcker, der Tetarcocon auf. Auch hier kommt es im Laufe der Stammesentwicklung zur Ausbildung von Jochen, indem Protocon und Tritocon sich zu einem Ectoloph vereinigen, während sich der Deuterocon zu einem Protoloph umbildet, der außen mit dem Vorderende des Ectolophs und hinten mit dem Tetarcocon in Verbindung tritt. Vom Tritocon entspringt ein ursprünglich sehr zarter Kamm, dessen Achse im P^4 gegen den Deuterocon gerichtet ist; dieser Kamm vertritt in den Prämolaren den Metaloph der Molaren. Protoloph und Metaloph konvergieren also im primitiven Zustand gegen den Deuterocon, während der hinter diesem liegende Tetarcocon bei vorgeschrittener Abkautung als Anhang des Protolophs erscheint.

Betrachten wir die oberen Prämolaren des ältesten nordamerikanischen Rhinocerotiden, *Hyrachyus agrarius*, so sehen wir, daß auf dem P^3 der Metaloph nicht in Verbindung mit dem

Deuterocon tritt, sondern einen schwachen, parallel zum Protoloph verlaufenden Kamm bildet. Ähnlich liegen die Verhältnisse am P^1 von *Hyrachyus*.

Vergleichen wir dagegen die Prämolaren eines jungtertiären Rhinocerotiden mit dessen Molaren, so sehen wir, daß die Prämolaren molarisiert sind, das heißt, sie besitzen einen vollkommen gleichartigen Bau der Joche und akzessorischen Falten (Antecrochet, Crochet, Crista).

Bei den älteren Rhinocerotiden Europas finden wir die Übergänge zwischen dem altertümlichen Prämolarentypus von *Hyrachyus* und dem hochspezialisierten des *Rhinoceros*. Daraus geht hervor, daß vergleichende Studien über den Molarisierungsgrad der Prämolaren von großer Wichtigkeit für die phylogenetische Gruppierung der Rhinocerotiden sind.

Diese Molarisierung der Prämolaren geht in der Weise vor sich, daß die ursprünglich stark konvergierenden Querjoche des P^1 auseinandertreten und schließlich eine parallele Richtung erhalten. Es muß also die Richtung des Protoloph und Metaloph des P^1 bei den verschiedenen Typen sorgfältig verglichen werden.

Im engsten Zusammenhang mit dem geschilderten Auseinandertreten der Joche steht die Veränderung des Kronenumrisses der Prämolaren; ursprünglich dreieckig, erhalten sie durch das Anwachsen und die Drehung des Metalophs nach hinten zuerst eine trapezförmige, dann rechteckige und zuletzt quadratische Form.

Ursprünglich hat auch der letzte Molar einen langen Ectoloph besessen, so daß der Kronenumriß subquadratisch war. Durch die Reduktion des Ectolophs erhielt der letzte Molar eine dreieckige Form, wobei die Hinterwand des Metalophs zur Außenwand wurde. Der Reduktionsgrad des Ectolophs des M^2 ist gleichfalls ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal primitiver und spezialisierter Rhinocerotiden.

Auch die Stärke und der Verlauf des Basalbandes verändert sich im Laufe der Stammesgeschichte der Rhinocerotiden, indem dasselbe allmählich schwächer und endlich rudimentär wird, während es ursprünglich, namentlich an den Prämolaren, sehr kräftig war.

Auch die Emailskulptur spielt bei der Beurteilung der Spezialisationshöhe eine sehr wichtige Rolle; bei den älteren Rhinocerotiden ist der Schmelz mit einer feinen gitterartigen Zeichnung bedeckt, die den jüngeren Formen fehlt.

Endlich ist immer die absolute Größe der Zähne zu berücksichtigen, da in zweifelhaften Fällen die kleinere Type fast immer als die primitivere im Vergleiche zur nahe verwandten größeren betrachtet werden darf.

Zur Überprüfung der auf morphologischem Wege gewonnenen phylogenetischen Ergebnisse ist das geologische Alter der verglichenen Formen festzustellen.

2. Die Spezialisationssteigerungen.

Bevor wir in die Darlegung der Spezialisationssteigerungen bei den oberen Backenzähnen der paläogenen Rhinocerotiden eintreten, ist es von großer Wichtigkeit, sich über die Variationsbreite einzelner fossiler Rhinocerotiden ein Bild zu machen, um daraus einen Analogieschluß auf die hier besprochenen Formen ableiten zu können. Wir können bei Vernachlässigung dieser Beobachtungen leicht Gefahr laufen, dem Fehlen oder Auftreten einer Spezialisierung allzugroßes morphologisches Gewicht beizulegen.

Die wertvollsten Angaben über die Schwankungen einzelner Zahncharaktere und den Umfang der Variationsbreite verdanken wir Max Schlosser. Dieser vorzügliche Kenner fossiler Säugetiere hat an *Aceratherium lemanense* Pom., von welchem die Münchener Staatssammlung aus dem Untermiocän von Ulm weit mehr als 100, zum Teil noch in Kontakt befindliche Zähne besitzt, sehr eingehende Vergleiche angestellt und ist über die Spezialisierungsschwankungen dieser Zähne zu sehr wichtigen Ergebnissen gelangt¹⁾.

Die Schwankungen der oberen und unteren Backenzahncharaktere bestehen in folgendem:

A. Untere Prämolaren und Molaren:

1. Verschiedene Größe gleichstelliger Zähne.
2. Wechselnde Stärke des Cingulums.
3. Kontinuierlicher oder unterbrochener Verlauf des Cingulums (resp. Beschränkung desselben auf die Vorder- und Hinterseite des Zahnes).

B. Obere Prämolaren und Molaren:

1. Verschiedene Größe gleichstelliger Zähne.
2. Wechselnde Stärke der Brücke zwischen den beiden Jochen der *P*.
3. Breiteres oder schmäleres Cingulum.
4. Größerer oder geringerer Abstand des Cingulums von den Jochen.
5. Anwesenheit oder Fehlen des Cingulums an der Vorderinnenecke der *M*.
6. Anwesenheit oder Fehlen der Crista und des Crochets an den *P*.
7. Anwesenheit oder Fehlen des Crochets an den *M*.
8. Verschieden starke Ausbildung dieser Sekundärfalten im Quertal, im Maximum an den *P* sogar zur Bildung einer Medifossette führend.
9. Antecrochet einfach oder an seiner Basis einen bald längeren bald kürzeren Fortsatz gegen den Ausgang des Quertals aussendend.
10. Anwesenheit oder Fehlen eines Basalhöckers am Ausgange des Quertals.

Schlosser kommt zu dem Ergebnisse: „Die Variabilität hat demnach einen ziemlich weiten Spielraum, ohne daß jedoch die wesentlichen Merkmale der Spezies verwischt würden, nur scheint bezüglich der Anwesenheit, resp. des Fehlens von Crista und Crochet und der verschiedenen Stärke dieser Sekundärbildungen bei Abfassung von Speziesdiagnosen einige Vorsicht geboten zu sein.“

Von großem Werte sind ferner die Beobachtungen, die M. Schlosser²⁾ vor kurzem über das Ausmaß der Größenschwankungen bei *Ursus spelaeus* angestellt hat, deren Ergebnisse wohl auch auf andere Säugetierarten ausgedehnt werden dürfen.

Nach diesen Untersuchungen schwanken bei erwachsenen Individuen die Größen der einzelnen Knochen im Rahmen von 100:75, ja auch von 100:70, so daß die Größendifferenz mitunter ein Viertel, ja sogar fast ein Drittel der Gesamtgröße betragen kann. Die Differenz beträgt also „bis zu 30% zwischen Maximum und Minimum, was gewisse Paläontologen beherrzigen

¹⁾ M. Schlosser, Fossile Säugetiere Chinas, l. c. 1903, pag. 50.

²⁾ M. Schlosser, Die Bären- oder Tischoferhöhle im Kaisertal bei Kufstein. — Abhandl. der Kgl. bayr. Akad. d. Wiss., II. Kl., XXIV. Bd., II. Abt., München 1909, pag. 416—417. — Zur Geologie des Unterinntals. — Jahrb. d. k. k. geol. R.-A., LIX. Bd., Wien 1909, pag. 569.

sollten, welche lediglich auf Grund geringer Maßdifferenzen neue Spezies machen.“ (Jahrb. d. k. k. geol. R.-A., I. c., pag. 569.)

Wenden wir diesen Grundsatz bei der Prüfung der Frage an, ob *Praeaceratherium minus* und *P. Filholi* trotz der beträchtlichen Größendifferenz zur gleichen Art vereinigt werden müssen, so ergibt sich folgendes:

	Länge der Backenzahnreihe vom P^2 bis M^3 :
<i>Praeaceratherium minus</i> (Original Deningers)	147
<i>Praeaceratherium Filholi</i> (Original Osborns)	224

es verhalten sich also beide Zahlen:

$$147 : 224 = 64 : 100$$

es ist also die Größendifferenz bedeutender, als sie bei *Ursus spelaeus* beobachtet wurde und wir sind daher berechtigt, in diesem Falle die Größendifferenz als spezifischen Unterschied zu bewerten.

Aus den Untersuchungen über die Variationsbreite von *Aceratherium lemanense* ergibt sich die wichtige Folgerung, daß der Verlauf und die Stärke des Cingulums kein sehr wichtiges morphologisches Merkmal bildet.

Ebenso ist es in phylogenetischer Hinsicht als wichtiges Ergebnis zu verzeichnen, daß die akzessorischen Schmelzfalten und Kämme der Joche im Bereiche des Quertals selbst bei ein und derselben Art eine schwankende Ausbildung zeigen.

Sehr wichtig aber ist das Ergebnis der Schlosserschen Untersuchungen, daß der allgemeine Charakter der Backenzähne durch diese Schwankungen nicht tangiert wird.

Wir haben somit unter den Charakteren der oberen Prämolaren und Molaren solche zu unterscheiden, die individuellen Schwankungen in hohem Maße unterliegen, und solche, bei denen das nicht der Fall ist und die uns gestatten, ein Bild über die phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Arten zu gewinnen. Zu diesen wichtigen Unterscheidungsmerkmalen zählen:

1. Die Kronenhöhe.
2. Der Neigungsgrad des Ectolophs.
3. Der Kronenumriß des P^4 .
4. Die Richtung des Protolophs und Metalophs im P^4 .
5. Das Vorhandensein oder Fehlen einer Brücke zwischen Protoloph und Metaloph der P .
6. Das Vorhandensein oder Fehlen des Antecrochet in den M .
7. Das Vorhandensein oder Fehlen von Crista und Crochet in den M , ohne Berücksichtigung geringerer Formschwankungen.
8. Die Kronenform des M^3 .

Unwichtigere Unterscheidungsmerkmale sind:

9. Das Vorhandensein oder Fehlen einer Crista in den P .
10. Das Vorhandensein oder Fehlen des Crochet in den P .
11. Die Stärke der Brücke zwischen Protoloph und Metaloph der P .
12. Die Breite und Stärke des Cingulums.
13. Der geschlossene oder unterbrochene Verlauf des Cingulums.
14. Das Vorhandensein oder Fehlen eines Basalhöckers am Ausgange des Quertals der M .

1. Die Kronenhöhe.

Bei dem ältesten europäischen Rhinocerotiden, *Prohyracodon orientale* Koch ist die Kronenhöhe sehr gering und die Kaufäche der *M* und *P* sehr klein. Genauere Messungen liegen nicht vor.

Sehr niedrig sind die oberen *P* und *M* des *Praeaceratherium minus* Filhol aus dem Meeresand von Weinheim. Die Höhe des Protocons beträgt nach K. Deninger am

<i>P</i> ²	. . .	15 mm	bei einer Breite am Protoloph von 24 mm
<i>P</i> ³	. . .	18 "	" " " " " " " " 29 "
<i>P</i> ⁴	. . .	20 "	" " " " " " " " 31 "
<i>M</i> ¹	. . .	19 "	" " " " " " " " 31 "

Auch die Backenzähne des kleineren der beiden Nashörner aus den piemontesischen Ligniten, *Protaceratherium cadibonense*, besitzen niedrige Kronen, wie die weniger angekauften Zähne zeigen.

Die Backenzähne von *Protaceratherium minutum* (Originale Cuviers) sind höher als bei *Pr. cadibonense*. Die genaue Differenz kann mit Rücksicht auf die starke Usur nicht angegeben werden.

Relativ niedriger als bei *Protaceratherium* sind die Zähne von *Epiaceratherium* und *Praeaceratherium*. Die Kronenhöhe ist von allen paläogenen Rhinocerotiden am bedeutendsten bei *Protaceratherium minutum* und *Aceratherium lemanense*, bleibt aber noch immer weit hinter den Zahlen bei den jungtertiären und quartären Rhinocerotiden zurück.

Meninatherium Telleri reiht sich in der Kronenhöhe der Backenzähne an *Prohyracodon orientale* an.

2. Der Neigungsgrad des Ectolophs.

Die oberen *P* und *M* der paläogenen Rhinocerotiden zeichnen sich mit Ausnahme zweier Formen, *Protaceratherium minutum* und *Aceratherium lemanense*, durch eine starke Neigung der Außenwand nach innen aus, so daß die Kaufäche stark gegen innen verschoben ist.

Sehr stark ist der Neigungsgrad des Ectolophs bei *Prohyracodon* und *Meninatherium*, schwächer bei *Epiaceratherium*, *Praeaceratherium* und *Protaceratherium cadibonense*, während *P. minutum* und *Aceratherium lemanense* durch die steilere Stellung des Ectolophs ein spezialisiertes Verhalten zeigen. Es gilt geradezu als Grundsatz: Je höher der Zahn, desto steiler die Außenwand; je niedriger der Zahn, desto geneigter die Außenwand. Dieselbe Erscheinung zeigen auch die Rhinocerotiden aus dem Oligocän Nordamerikas, besonders das älteste und primitivste Nashorn aus den untersten Schichten der *Titanotherium*-Zone Nordamerikas, *Trigonias Osborni* Lucas. Auch bei dem jüngeren Nachkommen¹⁾ desselben, *Leptaceratherium trigonodum* Osb. et Wortm., ist der Ectoloph noch stark nach innen geneigt. Dagegen besaß *Caenopus mitis* Cope Backenzähne mit steiler Außenwand.

3. Der Molarisierungsgrad der oberen Prämolaren.

Über den ursprünglichen Kronenbau geben uns nicht nur die paläogenen Rhinocerotiden Europas, sondern auch die ältesten nordamerikanischen Rhinocerotiden Aufschluß. Man kennt bis jetzt aus der *Titanotherium*-Zone und zwar aus der untersten Schichtgruppe derselben drei Gattungen: *Trigonias*, *Caenopus* und *Leptaceratherium*. Wie J. B. Hatcher gezeigt hat, ist *Trigonias* unter diesen drei Gattungen als die primitivste anzusehen, und zwar insbesondere mit Rücksicht auf den

¹⁾ J. B. Hatcher, Some New and Little Known Fossil Vertebrates, I. c., 1901, pag. 143: „It appears to stand directly ancestral to *Leptaceratherium trigonodum* of Osborn“.

primitiven Charakter der oberen Prämolaren, da keiner von ihnen einen molariformen Kronenbau zeigt. Es ist für die Frage nach der phylogenetischen Bedeutung der Rhinocerotiden aus dem europäischen Paläogen von größtem Interesse, *Trigonias Osborni Lucas* mit *Prohyracodon*, *Meninatherium*, *Epiaceratherium* und *Praeaceratherium* zu vergleichen¹⁾.

Die ursprüngliche Kronenform der oberen Prämolaren bei den Rhinocerotiden ist dreieckig. Die Vorfahren dieser Familie müssen also Prämolaren vom Typus *Hyrachyus* besessen haben. Der erste obere Prämolare ist, wie Osborn bemerkt, „subject to wide specific variation“; wir wollen daher die Veränderungen seiner Kronenform nicht in den Kreis dieser Besprechung einbeziehen.

Es kommen also bei einem Vergleiche folgende obere Prämolaren in Betracht:

I. Die von Hatcher abgebildeten vier beiderseitigen *P* von *Trigonias Osborni Lucas* aus der unteren Abteilung der *Titanotherium*-Zone von Nebraska.

II. Die von Osborn abgebildeten vier beiderseitigen *P* von *Leptaceratherium trigonodum* Osb. et Wortm. (Type) aus der oberen Abteilung der *Titanotherium*-Zone in Süddakota.

III. Die von Osborn abgebildeten vier linken *P* von *Caenopus mitis Cope* (Cotype) aus der mittleren Abteilung der *Titanotherium*-Zone von Colorado.

IV. Die von Osborn abgebildeten vier rechten *P* von *Aceratherium platycephalum* Osb. et Wortm. (Type) aus den „Protoceras Sandstones“ von Süddakota.

V. Die von Osborn abgebildeten vier beiderseitigen *P* von *Hyrachyus agrarius Leidy* aus dem Lower Bridger von Wyoming. (Osborn, l. c. 1898, pag. 89, Fig. 8 A und Pl. XII A.)

VI. Die von A. Koch abgebildeten beiden letzten *P* von *Prohyracodon orientalis Koch* aus dem Mitteleocän Siebenbürgens.

VII. Der letzte *P* von *Meninatherium Telleri Abel* aus dem Aquitanien von Möttinig in Krain.

VIII. Die vier beiderseitigen *P* von *Epiaceratherium bolcense Abel* aus den oligocänen Ligniten (Tongrien oder Stampien) des Monte Bolca in Oberitalien.

IX. Die von Osborn abgebildeten drei letzten *P* von *Praeaceratherium Filholi Osborn* aus den Phosphoriten des Quercy.

X. Die von Deninger abgebildeten drei letzten linken *P* von *Praeaceratherium minus Filhol* aus dem oberoligocänen Meeressand von Weinheim bei Alzey.

XI. Die von M. Pavlow abgebildeten und als *Aceratherium* cfr. *occidentale* beschriebenen *P* aus dem Stampien von La Ferté-Alais.

XII. Die von M. Pavlow abgebildeten und als *A.* cfr. *occidentale* beschriebenen *P* aus den Phosphoriten des Quercy.

¹⁾ Hatcher hat zwar keine genauen Maße des Gebisses von *Trigonias* mitgeteilt, aber auf der Tafel II neben der Abbildung das Reduktionsverhältnis der Zeichnung mit $\frac{1}{2}$ angegeben. Daraus ist zu entnehmen, daß die Länge der Zahnreihe vom P_1 bis M_3 ungefähr 216 mm, vom P_4 bis M_3 140 mm beträgt. *Trigonias* war also keineswegs eine kleine Nashornart; sie übertraf sogar noch *Caenopus occidentalis* an Größe (vergl. die Tabelle auf pag. 31).

Hinsichtlich der Körpergröße kann also *Trigonias* nicht als primitiv bezeichnet werden; dies gilt allein von den Prämolaren, der Vollständigkeit des Gebisses

$$\left(I \frac{3}{3} \ C \ \frac{1}{0} \ P \ \frac{4}{4} \ M \ \frac{5}{3} = 42 \right)$$

und dem Bau der Vorderextremität. Hinsichtlich der Zahnzahl ist *Trigonias* in der Tat der primitivste bis jetzt bekannte Rhinocerotide; wir können ihn leider in dieser Hinsicht mit den europäischen paläogenen Formen nicht vergleichen, da von keiner das vollständige Gebiß bekannt ist.

XIII. Die von Osborn abgebildeten und mit Vorbehalt zu den Diceratheriinen gestellten P aus den Phosphoriten des Quercy.

XIV. Die von Gastaldi abgebildeten P des *Protaceratherium cadibonense* Roger aus den Ligniten von Nuceto in Piemont.

XV. Der von Osborn und Schlosser abgebildete P^2 und der anschließende, von Osborn abgebildete P^3 von *Protaceratherium cadibonense* Roger aus den Ligniten von Cadibona in Piemont.

XVI. Der von Gastaldi abgebildete P^2 von *Protaceratherium spec. ex aff. minutum* Cuv. aus den Ligniten von Sassello in Piemont.

XVII. Der von Cuvier abgebildete P^4 von *Protaceratherium minutum* Cuvier aus dem Stampien von Saint Laurent bei Moissac (Tarn-et-Garonne).

XVIII. Die von Duvernoy als *Rhinoceros minutus* Cuv. beschriebenen P aus dem Oligocän von Los Peyros (Gegend von Agen, Dep. Lot-et-Garonne).

XIX. Die von Schlosser als *Diceratherium Zitteli* abgebildeten und beschriebenen P aus den Bohnerzen von Pappenheim in Bayern.

XX. Die P des von Depéret und Douxami unter dem Namen *Diceratherium asphaltense* beschriebenen und abgebildeten *Aceratherium lemanense* Pomel aus dem Aquitanien von Pyrimont (Ain).

Zweifellos ist die dreieckige Kronenform der P primitiver als die rechteckige oder subquadratische. Ebenso unterliegt es keinem Zweifel, daß die stärkere Konvergenz von Protoloph und Metaloph als primitives Merkmal zu betrachten ist. Die Molarenähnlichkeit der Prämolaren ist unbedingt ein Beweis vorgeschrittener Spezialisierung.

Von diesem Grundsatz ausgehend sehen wir folgendes:

Unter den nordamerikanischen oligocänen Rhinocerotiden schließt sich an den durch *Hyrachyus* vertretenen primitivsten Prämolarentypus zunächst *Trigonias* an. Ein wichtiger Unterschied zwischen *Hyrachyus* und *Trigonias* besteht aber darin, daß der Tetartocon bei *Hyrachyus* am P^4 , bei *Trigonias* aber am P^1 am stärksten ausgebildet ist. Diese Differenz im Auftreten und der Ausbildung des Tetartocon kann uns nicht überraschen, da wir ja schon aus anderen Vergleichen seit langem wissen, daß sich die Hyracodontiden und Rhinocerotiden sehr frühzeitig getrennt haben und daß *Hyrachyus* keinesfalls als Ahnenform der Rhinocerotiden in Betracht kommen kann.

Während der P^2 von *Trigonias* noch sehr primitiv gebaut ist, was die Konvergenz der Querjoche und die Ausbildung des Tetartocons betrifft, so zeigt sich doch die beginnende Molarisierung dieses Zahnes darin, daß der Verlauf der Innenwand ungefähr parallel zu der Außenwand ist und daß also der P^2 bereits seinen dreieckigen Kronenumriß gegen einen subquadratischen zu vertauschen im Begriffe ist. Bei *Caenopus mitis* ist die Spezialisierung in derselben Richtung noch weiter vorgeschritten; der P^2 ist hier bereits subquadratisch, die Querjoche fast parallel und der Tetartocon in den Metaloph einbezogen, ohne einen nach hinten abstehenden Haken zu bilden. Die Molarisierung des P^2 ist also bei *Caenopus mitis* weiter vorgeschritten als bei *Trigonias Osborni*. Dagegen ist der P^3 primitiv, noch primitiver aber der P^4 .

Gehen wir zu *Leptaceratherium trigonodum* weiter, so treffen wir im Baue der P teils primitivere, teils spezialisiertere Verhältnisse an.

Primitiver sind die P dieser Art, weil sie stark konvergieren und innen durch eine Brücke geschlossen sind, spezialisierter durch die größere Molarenähnlichkeit des P^2 .

Dieselbe Erscheinung, daß der P^2 zuerst von allen P Molarengestalt annimmt, hat Osborn an allen amerikanischen Rhinocerotiden verfolgt und hat festgestellt, daß dem P^2 in dieser Umformung der P^3 und zuletzt der P^4 folgt.

Wir haben nun zu untersuchen, ob sich bei den paläogenen Rhinocerotiden Europas eine parallele Umformung der Prämolaren feststellen läßt.

Betrachten wir zunächst *Prohyracodon orientale*. P^3 ist kürzer und breiter als P^4 ; der an den Protoloph sich anlehrende Tetartocon bildet den inneren Abschluß des Vorjoches; der Metaloph ist sehr kurz. P^4 ist zwar noch dreieckig, aber der Metaloph ist länger als auf dem P^3 ; beide Querjoches des noch nicht stark usierten Zahnes sind noch nicht an der Innenseite verschmolzen; der Tetartocon bildet einen nach hinten gerichteten Haken am Ende des Protoloph; die Querjoches konvergieren, aber nicht mehr so stark wie am P^3 . P^4 ist im ganzen molarenähnlicher als P^3 .

Sehr primitiv sind die von M. Pavlow als *Aceratherium* *cf.* *occidentale* beschriebenen P aus dem Oligocän Frankreichs; O. Roger hat sie ohne nähere Begründung zu *Diceratherium* gestellt. Osborn bildet zwei P (P^1 und P^4) aus den Phosphoriten Frankreichs ab (l. c. 1900, pag. 235, Fig. 4 B), die im Münchener Museum aufbewahrt werden; der als P^4 gedeutete Zahn ist wahrscheinlich P^3 ; er ist dem von M. Pavlow (l. c., Pl. V, Fig. 2) abgebildeten P sehr ähnlich und gehört jedenfalls einer sehr nahestehenden, wenn nicht derselben Art an. M. Pavlow hält diesen Zahn für den vorletzten P (P^2 nach der Benennung M. Pavlows, l. c. pag. 192) und ich halte diese Deutung für richtiger. Dagegen dürfte der von M. Pavlow als P^3 (i. e. P^2) bezeichnete Zahn ein P^4 sein, da er in seinem Kronenumriß eher dem P^4 als dem P^3 von *Prohyracodon* und *Praeaceratherium* entspricht.

Die beiden P aus dem Stampien von La Ferté-Alais (M. Pavlow, l. c. pag. 192, Pl. V, Fig. 4) sind wahrscheinlich der P^2 und P^3 , nicht aber P^3 und P^4 . Wahrscheinlich sind es mehrere Rhinocerotidenarten, die durch diese Zähne vertreten sind; eine genaue Identifizierung und Trennung ist derzeit noch nicht möglich.

Alle diese P sind noch nicht molarisiert, sondern besitzen eine starke Brücke als Verbindung zwischen Protoloph und Metaloph.

Wenn wir die P von *Praeaceratherium minus* aus Weinheim (Original Deningers) vergleichen, so finden wir den P^4 bereits molarisiert; das Quertal ist breit wie am M^1 und zieht bis zum Basalband an der Innenwand hinaus; der Tetartocon ist innig mit dem Protoloph vereinigt. Viel weniger molariform ist der P^3 desselben Kiefers; der Tetartocon ist noch getrennt und verschließt das Quertal fast ganz; der Metaloph ist sehr kurz und schwach. Der P^2 ist noch primitiver; der Metaloph ist sehr kurz und schwach und das Quertal völlig geschlossen.

Während wir früher bei den nordamerikanischen paläogenen Rhinocerotiden gesehen haben, daß zuerst der P^2 , dann der P^3 und zuletzt der P^4 molarisiert wird, geht die Molarisierung bei *Praeaceratherium minus* in umgekehrter Reihenfolge vor sich: Zuerst wird der P^4 , dann der P^3 und zuletzt der P^2 molariform. Wir haben nun zu prüfen, ob dieser Fall eine Ausnahme darstellt oder ob bei den europäischen Rhinocerotiden in der Tat die Molarisierung in umgekehrter Reihenfolge eintritt, wie bei den nordamerikanischen Stämmen.

Wir müssen uns natürlich, um ganz sicher zu gehen, an komplette Prämolarenreihen halten, um diese Frage zu entscheiden. Es kommen also nur in Betracht: *Epiaceratherium bolcense*, *Praeaceratherium Fülhölzli* und *Aceratherium lemanense*.

Bei *Epiaceratherium bolcense* sind zwar die P bereits tief abgekaut, doch ist deutlich zu sehen, daß am P^4 Protoloph und Metaloph noch stark konvergieren und also noch nicht die parallele Richtung wie in den M haben. Der Zahn ist dreieckig.

Der P^3 von *Epiaceratherium* hat eine etwas längere Innenwand, ist also molarenähnlicher als der P^4 . Ferner ist der Metaloph länger wie im P^4 .

Im P^2 sind die beiden Querjoche fast gleich lang und die Zahnform ist subquadratisch. Die Querjoche berühren sich an der Innenwand; eine Brücke zwischen ihnen fehlt, so daß die Kaufäche an der Innenwand einen W-förmigen Rand besitzt.

Der P^1 kommt, weil nach ganz anderem Typus gebaut, nicht in Betracht.

Auf jeden Fall sehen wir, daß *Praeaceratherium minus* und *Epiaceratherium* einen ganz verschiedenen Prämolarenbau besitzt. Bei *Epiaceratherium* ist der P^2 am molarenähnlichsten und der P^4 am primitivsten; bei *Praeaceratherium minus* ist es umgekehrt.

Vergleichen wir jetzt *Praeaceratherium Filholi*, so sehen wir, daß der P^4 zweifellos unter allen P die größte Ähnlichkeit mit dem M^1 besitzt. Die Molarisierung hat also auch hier mit dem P^4 begonnen.

Das Gebiß des vorzüglich erhaltenen Schädels von *Aceratherium lemanense* aus Pyrimont läßt in deutlichster Weise erkennen, daß der P^4 bereits ganz molarisiert ist, daß aber der P^3 primitiver gebaut ist und daß dessen Jochen wie den Jochen des noch primitiveren P^2 Crochet und Antecrochet fehlen, die am P^4 ebenso wie in den M ausgebildet sind.

Eine Ergänzung zu diesen Beobachtungen bieten uns die Prämolaren von *Protaceratherium cadibonense*, bei welchem die vorderen P weit primitiver als der P^4 gebaut sind.

Die paläogenen Rhinocerotiden Europas bilden also zwei Gruppen:

1. In der ersten, durch *Epiaceratherium bolcense* vertretenen Gruppe beginnt die Molarisierung der P mit dem P^2 und schreitet über den P^3 gegen den P^4 fort.

2. In der zweiten, durch *Prohyracodon*, *Praeaceratherium*, *Protaceratherium* und *Aceratherium* repräsentierten Gruppe beginnt dagegen die Molarisierung der Prämolaren am P^4 und schreitet über den P^3 gegen den P^2 fort.

Während bei *Epiaceratherium* die Molarisierung der Prämolaren in derselben Reihenfolge vor sich geht wie bei den nordamerikanischen Rhinocerotidenstämmen, ist dies bei der zweiten europäischen Gruppe nicht der Fall.

Es geht daraus hervor, daß die oligocänen Rhinocerotiden Nordamerikas nebst der europäischen Gattung *Epiaceratherium* einerseits und die übrigen gleichalterigen Rhinocerotiden Europas andererseits getrennten Formenreihen angehören.

Daß *Epiaceratherium* eine Ausnahme bildet, ist nicht verwunderlich, wenn wir bedenken, daß ja auch die nordamerikanische Gattung *Diceratherium* in Europa vertreten ist.

Wir haben bei den paläogenen Rhinocerotiden Europas folgende Stufen der Spezialisierung der Prämolaren zu unterscheiden:

1. *Prohyracodon orientale*.
2. *Epiaceratherium bolcense*.
3. *Praeaceratherium Filholi*.
4. *Meninatherium Telleri*.
5. *Praeaceratherium minus*.
6. *Protaceratherium*.
7. *Aceratherium*.

4. Der Ausbildungsgrad von Antecrochet, Crochet und Crista in den Molaren.

Obwohl Schlosser darauf hingewiesen hat, daß die akzessorischen Querjochfalten und die vom Ectoloph in das Quertal vorspringende Crista selbst bei einer und derselben Spezies sehr variabel sind, so kann es doch keinem Zweifel unterliegen, daß diese Falten Neuerwerbungen im Laufe der Stammesentwicklung der Rhinocerotiden darstellen und daß daher ihr Fehlen bei den älteren Formen als primitives Merkmal anzusehen ist.

Wir sehen in der Tat, daß im Gegensatz zu den miocänen Rhinocerotiden bei den paläogenen europäischen Typen Antecrochet, Crista und Crochet nur sehr selten kräftig ausgebildet sind, bei der Mehrzahl aber entweder sehr schwach angedeutet sind oder ganz fehlen.

Bei dem primitivsten Rhinocerotiden, den wir überhaupt bis heute kennen, *Prohyracodon orientale*, fehlen Antecrochet, Crochet und Crista in den Molaren gänzlich. *Meninatherium* und *Praeaceratherium* stehen bereits um eine Stufe höher, da bei ihnen eine Verdickung des Metalophs den Beginn eines Antecrochets andeutet. Daß bei *Praeaceratherium minus Filhol* noch primitive Verhältnisse vorliegen, beweist das gänzliche Fehlen des Antecrochets bei einzelnen Molaren.

Eine weitere Steigerung dieser Spezialisierung repräsentiert *Epiaceratherium*, da hier bereits ein stärkeres Antecrochet als bei *Praeaceratherium* zu beobachten ist und sich daneben die ersten Anfänge eines Crochets zeigen. Eine Crista fehlt noch.

Noch weiter vorgeschritten ist *Protaceratherium*, bei welchem nicht nur Antecrochet und Crochet kräftig entwickelt sind, sondern auch eine scharf markierte, wenngleich schwache Crista in das Quertal vorspringt.

Am höchsten spezialisiert ist *Aceratherium lemanense*, bei welchem Antecrochet und Crochet noch stärker sind als bei *Protaceratherium* und auch die Crista kräftig entwickelt ist.

Wir haben also hinsichtlich dieser Spezialisierung der Molaren folgende Stufen zu unterscheiden (vgl. Tabelle auf Seite 44):

1. *Prohyracodon*.
2. *Meninatherium*, *Praeaceratherium*.
3. *Epiaceratherium*.
4. *Protaceratherium*.
5. *Aceratherium*.

5. Die Kronenform des letzten Molaren.

Der M^3 der hochspezialisierten neogenen und quartären Rhinocerotiden besitzt fast immer einen dreieckigen, sehr selten einen trapezförmigen Querschnitt.

Diese Kronenform ist durch die vom Vorderende des Ectolophs nach innen divergierende Richtung des Protolophs und Metalophs bedingt. Dies ist nicht die ursprüngliche Form; die primitive Kronenform ist subquadratisch, und zwar ist der Ectoloph ursprünglich ausgebildet wie in den vorderen Molaren. Der M^3 von *Hyrachyus* befindet sich in diesem Zustand.

Ein Vergleich von *Praeaceratherium Filholi* und *Aceratherium lemanense* zeigt den Unterschied zwischen dem subquadratischen Umriß bei der primitiveren Form und dem dreieckigen bei der spezialisierteren sehr deutlich.

Die subquadratische Form zeigt unter den paläogenen Rhinocerotiden Europas besonders stark *Prohyracodon orientale*, *Meninatherium Telleri* und *Praeaceratherium Filholi*; wie immer bei

Vergleichende

der Hauptmerkmale der oberen Molaren und Prämolaren von Hyrachyus

Gattung	Art	A	B	C	D
		Crista der <i>M</i>	Crochet der <i>M</i>	Anterocrochet der <i>M</i>	Neigung des Ectoloph nach innen
<i>Hyrachyus</i>	<i>agrarius</i> Leidy	vorhanden	fehlt	fehlt	stark
<i>Prohyracodon</i>	<i>orientale</i> Koch	fehlt	fehlt	fehlt	sehr stark
<i>Meninatherium</i>	<i>Telleri</i> Abel	fehlt	fehlt	beginnt	sehr stark
<i>Epiaceratherium</i>	<i>bolcense</i> Abel	fehlt	beginnt	vorhanden (< als bei Prota)	stark
<i>Praeaceratherium</i> (1)	<i>Filholi</i> Osborn	fehlt	fehlt	beginnt	stark
<i>Praeaceratherium</i> (2)	<i>minus</i> Filhol	fehlt	fehlt oder beginnt	fehlt oder beginnt	stark
<i>Protaceratherium</i> (1)	<i>cadibonense</i> Roger	schwach	vorhanden	vorhanden	stark
<i>Protaceratherium</i> (2)	<i>minutum</i> Cuvier	etwas stärker	vorhanden	vorhanden	schwach
<i>Aceratherium</i>	<i>lemanense</i> Pomel	stark	stark	stark	sehr schwach
Reihenfolge der Spezialisierungen	I.	<i>Prohyra</i> <i>Menina</i> <i>Epia</i> <i>Praea</i>	<i>Hyra</i> <i>Prohyra</i> <i>Menina</i> <i>Praea</i> (1)	<i>Hyra</i> <i>Prohyra</i>	<i>Hyra</i> <i>Prohyra</i> <i>Menina</i> <i>Epia</i> <i>Praea</i> <i>Prota</i> (1)
	II.	<i>Prota</i>	<i>Epia</i> <i>Praea</i> (2)	<i>Menina</i> <i>Praea</i>	
	III.	<i>Hyra</i> <i>Acera</i>	<i>Prota</i>	<i>Epia</i> <i>Prota</i>	<i>Prota</i> (2)
	IV.		<i>Acera</i>	<i>Acera</i>	<i>Acera</i>

Übersicht

mit den wichtigsten Rhinocerotiden aus dem Oligocän Europas.

E	F	G	H	Geologisches Alter	Geographische Verbreitung	
Kronenumriß des P ₄	Richtung des Protoloph u. Metaloph im P ₄	Basalband an der Innenwand der M	Basalband an der Innenwand der P			
dreieckig	stark konvergierend	stark	sehr stark	Mitteloocän (Lower Bridger)	Nordamerika	
dreieckig	stark konvergierend	sehr stark	sehr stark	Mitteloocän (nach A. Koch)	Siebenbürgen	
trapezoid	schwach konvergierend	stark	sehr stark	Oligocän (Aquitanien)	Krain	
dreieckig	stark konvergierend	stark	sehr stark	Oligocän (Tongrien oder Stampien)	Oberitalien	
dreieckig	fast parallel	stark	sehr stark	Oligocän (Phosphorite)	Frankreich	
trapezoid	parallel	stark bis rudimentär	sehr stark	Oligocän (Phosphorite und oberoligocäner Meeressand)	Frankreich, Süddeutschland	
rechteckig	fast parallel	stark, aber unterbrochen	sehr stark	Oligocän (Aquitanien)	Oberitalien	
rechteckig	fast parallel	stark, aber unterbrochen	stark, aber unterbrochen	Oligocän (Stampien)	Frankreich	
rechteckig	parallel	rudimentär	stark	Oligocän (Aquitanien) und Untermiocän	Frankreich, Savoyen, Süddeutschland	
<i>Hyra</i> <i>Prohyra</i> <i>Epia</i> <i>Praea</i> (1)	<i>Hyra</i> <i>Prohyra</i> <i>Epia</i>	<i>Prohyra</i> <i>Hyra</i> <i>Menina</i> <i>Epia</i> <i>Praea</i> (1) <i>Praea</i> (2)	<i>Hyra</i> <i>Prohyra</i> <i>Menina</i> <i>Epia</i> <i>Praea</i> <i>Prota</i> (1)	Spezialisierungen von	primitiv	spezialisiert
				<i>Hyrachyus agrarius</i> . . .	—BCDEFGH	A —————
				<i>Prohyracodon orientale</i> .	ABCDEFGHI	—————
				<i>Meninatherium Telleri</i> .	ABCD—FGH	———E——
				<i>Epiaceratherium bolcense</i>	AB—DEFGH	—C———
				<i>Praeaceratherium Filholi</i>	ABCDE—GH	—————F—
				<i>Praeaceratherium minus</i>	ABCD——H	———EFG—
				<i>Protaceratherium cadibonense</i>	——D——H	ABC—EFG—
				<i>Protaceratherium minutum</i>	—————	ABCDEFGHI
				<i>Aceratherium lemanense</i>	—————	ABCDEFGHI
	<i>Praea</i> (2) <i>Acera</i>					

rudimentär werdenden Bildungen schwankt aber die Stärke und der Ausbildungsgrad des Ectolophs selbst bei ein und derselben Art, wie bei *Prohyracodon orientale*, ziemlich bedeutend.

Man bezeichnet in der Regel die beiden Joche des M^3 als Protoloph und Metaloph, indem man annimmt, daß das hintere Querjoch in toto dem Metaloph des M^2 und M^1 homolog ist. Das ist jedoch nicht der Fall. Das hintere Querjoch des letzten oberen Rhinocerotidenmolaren besteht zum größten Teile aus dem Ectoloph und nur zu einem kleinen Teile aus dem Metaloph.

Die Art und Weise, in welcher diese Vereinigung des Ectolophs mit dem Metaloph erfolgte, ist sehr klar bei *Prohyracodon orientale* zu beobachten, von welchem vier M^3 (drei M^3 der rechten, einer der linken Seite) bekannt sind. Am deutlichsten ist diese Vereinigung am linken M^3 der vollständigeren Backenzahnreihe (A. Koch, l. c., Taf. XII, Fig. 1 b) zu beobachten.

Die Krone dieses Zahnes umfaßt erstens das normale Vorjoch (Protoloph) und zweitens ein Joch, welches von der vorderen Außenecke des Zahnes gegen die hintere Innenecke zieht. Dieses hintere Joch ist aber nicht allein der Metaloph, sondern ist aus der Verschmelzung des Ectolophs mit dem Metaloph hervorgegangen.

Dies beweist eine deutlich wahrnehmbare Knickung, welche in der Nähe des inneren Jochendes sichtbar ist. Der vordere Abschnitt dieses Joches entspricht offenbar dem Ectoloph und die kleine, abgelenkte Partie dem Metaloph, welcher also kaum die halbe Länge des Ectolophs erreicht.

Nun wird auch die Bedeutung des Schmelzzapfens an der Basis der Hinterwand des M^3 sup. von *Prohyracodon orientale* klar. Es ist dies nichts weiter als das ehemalige Ende des Ectolophs, wie es am M^3 von *Hyrachyus agrarius* zu sehen ist. Derjenige Abschnitt des Ectolophs, welcher noch bei *Hyrachyus* die Ursprungstelle des Metalophs mit der Hinterwand des Zahnes verbindet, ist bei *Prohyracodon* bis auf ein kleines Rudiment verloren gegangen.

Übrigens variiert dieser M^3 bei *Prohyracodon* ziemlich bedeutend, da die vier vorliegenden letzten Molaren, welche drei Individuen angehören, beträchtliche Formverschiedenheiten aufweisen. An der Zugehörigkeit aller dieser Reste zu einer Art kann jedoch kaum ein Zweifel bestehen.

Nun wird auch die subquadratische Kronenform der älteren Rhinocerotiden verständlich; auch bei *Aceratherium Filholi*, einer außerordentlich primitiven Type, ist das hintere der beiden divergenten Joche des M^3 an dem Innenende nach vorn umgebogen und an der Hinterwand findet sich in der Linie der Abbiegungsstelle der Schmelzzapfen an der Kronenbasis. Der Metaloph ist also sehr kurz, der Ectoloph im Vergleich zum Metaloph sehr lang und verschmilzt mit demselben zu einem Kamm, so daß die ehemalige Ursprungstelle des Metalophs nur schwer festzustellen ist. Der Schmelzzapfen endlich, welchen wir schon bei *Prohyracodon orientale* an der Hinterwand angetroffen haben und welcher aus dem Basalband hervorgegangen zu sein scheint, ist der letzte Rest des ursprünglich bis zur Hinterwand der Krone reichenden Ectolophs.

In der vorstehenden Tabelle auf pag. 44 und 45 gab ich eine vergleichende Übersicht der Hauptmerkmale der oberen Molaren und Prämolaren von *Hyrachyus* mit den wichtigsten Rhinocerotiden aus dem Oligocän Europas.

3. Ergebnisse.

Die fortschreitende Kenntnis von der Morphologie der fossilen Säugetiere hat dazu geführt, die systematischen Gruppierungen wiederholt zu verändern und dem jeweiligen Stande der morphologischen Kenntnisse der Formenkreise anzupassen. Durch diese Studien traten einerseits die verwandtschaftlichen Beziehungen, andererseits die Verschiedenheiten der einzelnen Formen immer klarer zutage und es hat sich das Bedürfnis geltend gemacht, größere Sammelgruppen und Sammelgattungen, in welchen oft sehr heterogene Typen vereinigt waren, aufzulösen und an Stelle eines weit umfassenden Gattungsnamens mehrere neue von engerem Begriffsinhalt zu setzen.

So hat sich beispielsweise die bis in die letzte Zeit geübte Gewohnheit, alle Mastodonten von *Mastodon angustidens* aus dem Unter- und Mittelmiocän bis zum *Mastodon americanum* und *Mastodon andium* der Eiszeit in einer Gattung zu vereinigen, als unhaltbar erwiesen und man mußte daran schreiten, für die einzelnen, sehr verschieden hoch spezialisierten Mastodonarten und Artengruppen neue Gattungsnamen aufzustellen. Unter den Sirenen mußte die Gattung *Halitherium* in eine größere Zahl neuer Gattungen zerlegt werden, um die verschiedene Spezialisationshöhe der einzelnen Formen auch durch die systematische Nomenklatur zum Ausdruck zu bringen.

Dieselben Grundsätze sind in der letzten Zeit auch bei der systematischen Gruppierung der fossilen Rhinocerotiden berücksichtigt worden. Viele Autoren betrachten zwar noch heute die von Kaup 1832 aufgestellte Gattung *Aceratherium* als eine Gruppe, die sehr verschiedenartige Elemente umfaßt und stellen unbedenklich primitive und hochspezialisierte tertiäre Nashörner zu dieser Gattung.

Solange ein derartiger Zustand in der Erforschung einer größeren oder kleineren Formengruppe andauert, ist es fast ausgeschlossen, die phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Arten zueinander richtig zu erfassen. Es war darum ein wichtiger Fortschritt in der Erforschung dieser Gruppe, als mehrere Paläozoologen in letzter Zeit, vor allen H. F. Osborn und Max Schlosser, die älteren Rhinocerotiden von der Gattung *Aceratherium* loszulösen bestrebt waren, um die Gegensätze der einzelnen Gruppen deutlicher zum Ausdruck zu bringen.

Während es H. F. Osborn gelungen ist, die Rhinocerotiden aus dem nordamerikanischen Paläogen nach diesen Gesichtspunkten sehr übersichtlich zu gruppieren, sind wir hinsichtlich der Rhinocerotiden aus dem europäischen Paläogen noch nicht so weit vorgeschritten. Der Grund dafür liegt vor allen Dingen in dem mangelhafteren Erhaltungszustand der europäischen Reste und der ungleichmäßigen Bearbeitung derselben.

Die Zahl der europäischen Rhinocerotiden ist indessen keineswegs so gering, daß der Versuch einer übersichtlicheren systematischen Gruppierung noch nicht gewagt werden dürfte. Da ferner der Bau der oberen Prämolaren und Molaren sehr wichtige Anhaltspunkte zur Unterscheidung der Spezialisationshöhe darbietet und eine verhältnismäßig große Zahl solcher Zähne aus dem europäischen Paläogen bekannt ist, so schien zum mindesten ein Versuch nicht ganz aussichtslos, die phylogenetischen Beziehungen dieser Formen zu untersuchen.

Ich habe in der vorliegenden kritischen Studie diesen Versuch unternommen, obwohl ein großer Teil noch unbeschriebenen Materials in den französischen Museen aufbewahrt ist. Trotz dieser Lückenhaftigkeit der Grundlage meiner Studien hat sich aber doch sehr deutlich gezeigt, daß schon im Paläogen Europas sehr heterogene Rhinocerotidentypen nebeneinander auftreten, für welche neben den schon bestehenden Gattungsnamen vier neue (*Meninatherium*, *Epiaceratherium*, *Praeaceratherium* und *Protaceratherium*) aufgestellt werden mußten. Schon in der Namengebung sollten die Beziehungen

zu der jüngeren Gruppe, die noch immer als *Aceratherium* bezeichnet wird, zum Ausdrucke gebracht werden.

Die vergleichenden Untersuchungen über die Spezialisationshöhe der einzelnen Arten haben deutlich gezeigt, daß wir im Paläogen Europas primitive und spezialisierte Rhinocerotiden zu unterscheiden haben. Die Tabelle auf pag. 44—45 zeigt diese Stufenunterschiede der phylogenetischen Entwicklung sehr deutlich.

Daß *Prohyracodon orientale* als der primitivste europäische Rhinocerotide zu betrachten ist, wurde in der vorliegenden Studie wiederholt betont. A. Koch hatte diese Art seinerzeit als Vorläufer der Hyracodontiden betrachtet; davon kann keine Rede sein, da sich die primitiven Hyracodontiden (z. B. *Hyrachyus*) in vielen Merkmalen (z. B. im Baue des M^3) weit primitiver als *Prohyracodon* verhalten und überhaupt im Baue der Backenzähne eine andere Spezialisationsrichtung repräsentieren.

Vergleichen wir aber den primitivsten echten Rhinocerotiden aus dem untersten Oligocän von Nebraska mit *Prohyracodon*, so sehen wir, daß *Prohyracodon* in jeder Hinsicht primitiver als *Trigonias* gebaut ist und daß wir somit berechtigt sind, *Prohyracodon* als eine Vorstufe von *Trigonias* zu betrachten. Der älteste und primitivste Rhinocerotide ist somit in Europa gefunden worden und Schlosser hat vollständig Recht, wenn er daraus den Schluß ableitet, daß die Aceratherien europäischen Ursprungs sind.

An *Prohyracodon* schließt sich hinsichtlich der Spezialisationshöhe das kleine *Meninatherium Telleri* an. Aus dem nordamerikanischen Oligocän sind Rhinocerotiden von so geringer Körpergröße — die Gesamtlänge darf mit 120 cm veranschlagt werden — ganz unbekannt und die älteste Gattung *Trigonias* besitzt bereits eine bedeutende Körpergröße. Dies ist eine weitere Stütze für die Annahme des europäischen Ursprungs der Rhinocerotiden.

Der Größe nach folgen auf *Meninatherium* die zwei kleinen Nashörner aus dem Oligocän Nordamerikas: *Caenopus mitis* Cope aus der *Titanotherium*-Zone und *Caenopus Copei* Osborn aus der *Oreodon*-Zone. Diese Schichten entsprechen nach den Untersuchungen Osborns dem Tongrien und Stampien (Unter- und Mitteloligocän) Europas; die beiden *Caenopus*-Arten sind also ein wenig älter als *Meninatherium*.

Man könnte vielleicht durch das höhere geologische Alter der beiden *Caenopus*-Arten gegenüber *Meninatherium* zu der Vermutung geführt werden, daß die Wurzeln der Rhinocerotiden trotz des Auftretens von *Prohyracodon* im Mitteleocän Siebenbürgens auf nordamerikanischem Boden zu suchen sind. Nun liegt aber aus den Ligniten des Monte Bolca, welche wahrscheinlich dem Tongrien oder Stampien angehören, *Epiaceratherium* vor, das sich in der Körpergröße zwischen den kleineren *Caenopus mitis* und den größeren *Caenopus Copei* einschleibt. Es muß indessen betont werden, daß die Größendifferenzen zwischen diesen drei Formen außerordentlich gering sind.

Ein Vergleich der von Osborn abgebildeten Zahnreihen von *Caenopus mitis* und *C. Copei* mit *Epiaceratherium* ergibt eine überraschende Ähnlichkeit von *Caenopus Copei* und *Epiaceratherium bolcense* im Baue der Prämolaren. Der einzige wesentliche Unterschied ist die höhere Spezialisierung der Molaren bei *Epiaceratherium*, da bei dieser Form ein starkes Antecrochet vorhanden ist und die ersten Anfänge des Crochets zu beobachten sind, während diese akzessorischen Querjochfalten bei *Caenopus Copei* fehlen.

Wir haben schon früher gesehen, daß sich *Epiaceratherium* in der Molarisierung der Prämolaren anders verhält als die übrigen europäischen Rhinocerotiden, da der P^2 molarenähnlicher

ist als der P^1 : dieselbe Erscheinung zeigt *Caenopus* und es ist dies überhaupt eine Eigentümlichkeit aller nordamerikanischen Rhinocerotidenstämme.

Aus diesen Gründen wird man zu dem Schlusse geführt, daß *Epiaceratherium* und *Caenopus* derselben Stammesreihe angehören. Da wir *Prohyracodon* als den ältesten Rhinocerotiden betrachten müssen, so ist es wahrscheinlich, daß sich der durch *Caenopus* und *Epiaceratherium* repräsentierte Stamm im unteren Oligocän in Europa entwickelt hat und daß die nordamerikanischen *Caenopus*-Arten als europäische Auswanderer anzusehen sind.

Da aber ferner *Trigonias* hinsichtlich der Gebißmerkmale als primitiver, hinsichtlich seiner Körpergröße als spezialisierter wie die Gruppe *Caenopus-Epiaceratherium* zu betrachten ist, so müssen wir diese Spezialisationskreuzung als Beweis dafür betrachten, daß sich schon im Unteroligocän mindestens zwei Rhinocerotidenstämme in Nordamerika getrennt voneinander entwickelt haben.

An die Gruppe *Caenopus-Epiaceratherium* schließt sich die höher spezialisierte Gattung *Praeaceratherium* an.

Diese Gattung umfaßt zwei sehr verschieden große Arten: das sehr große, aber im Baue der *P* und *M* primitive *Praeaceratherium Filholi* Osborn und das weit kleinere, aber im Baue der *P* und *M* spezialisierte *Praeaceratherium minus* Filhol.

Mit *Epiaceratherium* können wir *Praeaceratherium* aus dem Grunde nicht in genetische Beziehungen bringen, weil bei der letzteren Gattung die Molarisierung mit dem P^1 beginnt. Dies ist ein so wichtiger Gegensatz zu *Epiaceratherium*, daß wir die beiden Gattungen unter keinen Umständen miteinander phylogenetisch verknüpfen dürfen. Die *Epiaceratherium*-Gruppe repräsentiert also die erste, die *Praeaceratherium*-Gruppe die zweite Stammesreihe der europäischen paläogenen Rhinocerotiden.

Hingegen läßt sich die Gattung *Protaceratherium*, wie aus der Tabelle auf pag. 45 hervorgeht, an *Praeaceratherium* anreihen. *Praeaceratherium minus* ist in den mit den Buchstaben E F G bezeichneten Merkmalen spezialisiert, in den Merkmalen A B C D H primitiv; *Protaceratherium cadibonense* ist in den Merkmalen A B C E F G spezialisiert und nur noch in den Merkmalen D H primitiv. Hier liegen also keine Spezialisationskreuzungen vor und das berechtigt uns zu der Annahme, daß *Protaceratherium* aus *Praeaceratherium* hervorgegangen ist.

Protaceratherium minutum Cuvier ist noch weiter in der Spezialisierung vorgeschritten; auch die primitiven Merkmale D und H von *Protaceratherium cadibonense* sind verschwunden. Nur die geringe Körpergröße und der im allgemeinen noch tiefer stehende Bau der *P* und *M* rechtfertigt die Abtrennung von den primitiven, durch *Aceratherium lemanense* vertretenen echten Aceratherien.

Wir sehen also, daß wir in den Gattungen *Praeaceratherium* → *Protaceratherium* → *Aceratherium* eine geschlossene Reihe vor uns haben; auf den einzelnen Stufen dieser Reihe haben sich Formen abgezweigt, die sich einseitig spezialisiert haben, wie *Praeaceratherium Filholi* in seiner bedeutenden Körpergröße.

Das kleine und sehr primitive *Meninatherium Telleri* ist nur in einem Merkmal, E (vgl. die Tabelle pag. 45) spezialisiert. Es kann mit Rücksicht auf die vorgeschrittene Spezialisierung seines P^1 nicht als Ahne des *Praeaceratherium Filholi* betrachtet werden, zeigt aber dem *Praeaceratherium minus* gegenüber keine Spezialisationskreuzungen; *Meninatherium* muß daher als ein Ver-

treter einer älteren Evolutionsstufe der *Praeaceratherium*-Reihe angesehen werden.

Es wäre verfrüht, schon jetzt eine Stammesreihe aller paläogenen Rhinocerotiden zu entwerfen; bei dem heutigen Stadium unserer Kenntnisse von diesen primitiven Formen und ihrer Zusammenhänge muß mit äußerster Vorsicht vorgegangen werden, damit die ganze Untersuchung nicht in eine unfruchtbare spekulative Richtung abschwenkt. Jedenfalls ist es in einem Falle wie im vorliegenden, wo man über die genetischen Beziehungen der Arten und Gattungen noch nicht völlig im klaren ist, richtiger und zweckmäßiger, die systematischen Kategorien so scharf als möglich zu trennen, um zu verhindern, daß zwei oder mehr heterogene Typen vereinigt werden. Nur eine möglichst präzise Unterscheidung der Arten und Gattungen kann uns über das Anfangsstadium solcher Untersuchungen hinausbringen; ist einmal eine entsprechende Grundlage geschaffen, dann ist für den Monographen die Zeit gekommen, die künstlich geschaffenen Schranken zwischen den einzelnen systematischen Kategorien einzureißen. Immer aber sollte in paläontologischen Arbeiten ausdrücklich der provisorische Charakter derartiger systematischer Unterscheidungen hervorgehoben werden, wenn es sich um Gruppen handelt, über deren Geschichte noch keine Klarheit herrscht. Ich möchte diese Auseinandersetzungen nicht schließen, ohne zu betonen, daß ich auch den hier vorgeschlagenen Gruppierungen so lange einen provisorischen Charakter zusprechen möchte, bis durch Anwachsen des Materials die Zeit für eine monographische Bearbeitung dieser Gruppe gekommen sein wird.

Verzeichnis der zitierten Publikationen.

- A. Aymard. Des terrains fossilifères du bassin supérieur de la Loire. — Comptes rend. hebdom., Acad. des sciences de Paris, T. XXXVIII. 1854, pag. 676.
- K. Deninger. *Ronzotherium Reichenau* aus dem Oligocän von Weinheim bei Alzey. — Zeitschrift d. Deutsch. geol. Gesellschaft, 55. Bd., 1903, pag. 93.
- Ch. Depéret et H. Douxami. Les Vertébrés oligocènes de Pyrimont-Challonges (Savoie). — Abhandl. d. Schweiz. paläont. Gesellschaft, XXIX, 1902, pag. 10—33.
- G. Duvernoy. Nouvelles Études sur les Rhinocéros fossiles. — Arch. Muséum d'Hist. nat., T. VII, Paris 1853.
- H. Filhol. Étude des Mammifères fossiles de Ronzon (Haute-Loire). — Annales des sciences géol., XII. 1881, pag. 75.
- H. Filhol. Descriptions de quelques Mammifères fossiles des Phosphorites du Quercy. — Annales Soc. Scienc. phys. et nat. Toulouse, 1884, pag. 26.
- B. Gastaldi. Cenni sui vertebrati fossili del Piemonte. — Memorie R. Accad. d. Scienze di Torino, Serie II, T. XIX. Torino 1858, pag. 24, Tav. I und II (non III!).
- J. B. Hatcher. Some New and Little Known Fossil Vertebrates. — Annals of the Carnegie Museum, Vol. I, 1901, pag. 135—144, Pl. I—IV.
- J. J. Kaup. Über *Rhinoceros incisivus* Cuv. und eine neue Art, *Rhinoceros Schleiermachers*. — Oken's Isis, 1832, pag. 898—904.
- J. J. Kaup. Description d'ossements fossiles de Mammifères du Musée de Darmstadt. 3^e cahier, 1834.
- A. Koch. *Prohyracodon orientalis*, ein neues Ursäugetier aus den mitteleocänen Schichten von Siebenbürgen. — E Museo nationali hungarico (Természetrázi Füzetek), Budapest, Vol. XX, 1897, pag. 481—500, Taf. XII—XIII.
- F. A. Lucas. A New Rhinoceros, *Trigonias Osborni*, from the Miocene of South Dakota. — Proceedings of the U. S. Nat. Museum, XXIII, 1900, pag. 221—223.
- B. Lydekker. Catalogue of Fossil Mammalia in the British Museum, Part I, 1885.
- O. C. Marsh. Notice of New Tertiary Mammals., IV. — Amer. Journ. of Science, 3. ser., IX, Nr. 51, March 1875, pag. 242.
- G. Omboni. Denti di Lophiodon degli strati eocenici del Monte Bolca. — Atti del Reale Istituto Veneto di Scienze, Lettere ed Arti. Anno accademico 1900—1901, Tomo LX, Parte seconda, pag. 631—638. Tav. I—II.
- H. F. Osborn. The Extinct Rhinoceroses. — Memoirs of the American Museum of Natural History, Vol. I, Part III. New York 1898, pag. 75—164, Pl. XII a--XX, 48 Textfig.
- H. F. Osborn. Phylogeny of the Rhinoceroses of Europe. — Bulletin Amer. Museum of Natur. History, XIII, 1900, pag. 229.
- H. F. Osborn and W. D. Matthew. Cenozoic Mammal Horizons of Western North America with Faunal Lists of the Tertiary Mammalia of the West. — Bulletin Nr. 361 of the U. S. Geol. Survey, Washington 1909, pag. 1—138.
- M. Pavlow. Études sur l'Histoire paléontologique des Ongulés. VI. Les Rhinoceridae de la Russie et le développement des Rhinoceridae en général. — Bulletin Soc. Imp. des Natur. de Moscou, Nr. 2, 1892, pag. 147.
- A. Pomel. Catalogue méthodique et descriptif des Vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire. Paris, 1853, pag. 77.
- B. Rames. Note sur l'âge des argiles du Cantal et sur les débris fossiles qu'elles ont fournis. — Bull. Soc. Géol. France, T. XIV, 1886, pag. 357.
- O. Roger. Wirbeltierreste aus dem Dinotheriensande der bayrisch-schwäbischen Hochebene. — 33. Bericht des Naturwiss. Vereines für Schwaben und Neuburg in Augsburg, 1898, pag. 22.

- O. Roger. Über *Rhinoceros Goldfussi* Kaup. und die anderen gleichzeitigen *Rhinoceros*-Arten. — 34. Bericht d. Naturwiss. Vereines für Schwaben und Neuburg in Augsburg, 1900, pag. 30.
- O. Roger. Wirbeltierreste aus dem Obermiocän der bayrisch-schwäbischen Hochebene, IV. Teil. — 35. Bericht des Naturwiss. Vereines für Schwaben und Neuburg in Augsburg, 1902, pag. 18—19.
- M. Schlosser. Über das geologische Alter der Faunen von Eppelsheim und Ronzon etc. Neues Jahrbuch für Min., Geol. und Paläontologie, 1885. II, pag. 136.
- M. Schlosser. Die Affen, Lemuren, Chiropteren etc. des europäischen Tertiärs. — Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns und des Orients. VIII., Wien 1890, pag. 100.
- M. Schlosser. Zur Kenntnis der Säugetierfauna der böhm. Braunkohlenformation. — Beiträge zur Kenntnis der Wirbeltierfauna der böhm. Braunkohlenformation, I. Teil, Prag 1901, pag. 20.
- M. Schlosser. Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste aus den süddeutschen Bohnerzen. — Geol. und paläont. Abhandlungen, herausgeg. von E. Koken, IX. Band, 3. Heft, Jena 1902, pag. 224—227.
- M. Schlosser. Die fossilen Säugetiere Chinas nebst einer Odontographie der rezenten Antilopen. — Abhandlungen der kgl. bayr. Akademie der Wissenschaften, II. Kl., XXII. Bd., I. Abt., München 1903, pag. 49—72.
- M. Schlosser. Die Bären- oder Tischoferhöhle im Kaisertal bei Kufstein. — Abhandlungen der kgl. Bayr. Akademie der Wissenschaften, II. Kl., XXIV. Bd., II. Abt., München 1909, pag. 387—506, Taf. I—V.
- M. Schlosser. Zur Geologie des Unterinntals. — Jahrbuch der k. k. geol. R.-A., LIX. Bd., 3. und 4. Heft, Wien 1909, pag. 554.
- W. B. Scott. Die Osteologie von *Hyrcodon Leidy*. — Festschrift für Gegenbaur. Leipzig 1896, pag. 353—383, Taf. I—III.
- H. G. Stehlin. Appendice alla nota sui denti di *Lophiodon* del Bolca del Prof. G. Omboni, M. E. — Atti del Reale Istituto Veneto di Scienze, Lettere ed Arti. — Anno accademico 1901—1902. Tomo LXI, Parte seconda, pag. 189—191.
- F. Toulia. Das Nashorn von Hundsheim. *Rhinoceros (Ceratorhinus Osborn) hundsheimensis* nov. form. — Mit Ausführungen über die Verhältnisse von elf Schädeln von *Rhinoceros (Ceratorhinus) sumatrensis*. — Abhandlungen der k. k. geol. R.-A., XIX. Bd., 1. Heft, Wien 1902, pag. 1—92, 12 Tafeln und 25 Textfig.
- F. Toulia. Das Gebiß und Reste der Nasenbeine von *Rhinoceros (Ceratorhinus Osborn) hundsheimensis*. — Ibidem, XX. Bd., 3. Heft, Wien 1906, pag. 1—38, 2 Tafeln und 11 Textfig.

Tafel I.

O. Abel: Kritische Untersuchungen über die paläogenen Rhinocerotiden Europas.

Tafel I.

Fig. 1. *Meninatherium Telleri* nov. gen. nov. spec.

Schädelfragment und Umriß des rekonstruierten Schädels von oben; Schädelumriß nach jenem des *Caenopus Copei* Osb. ergänzt. Aus der aquitanischen Braunkohle von Möttinig in Krain. — Halbe Naturgröße.

Fig. 2. Dasselbe Schädelfragment von unten. — Halbe Naturgröße.

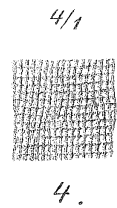
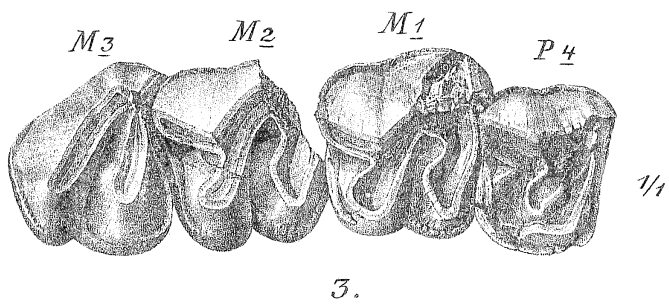
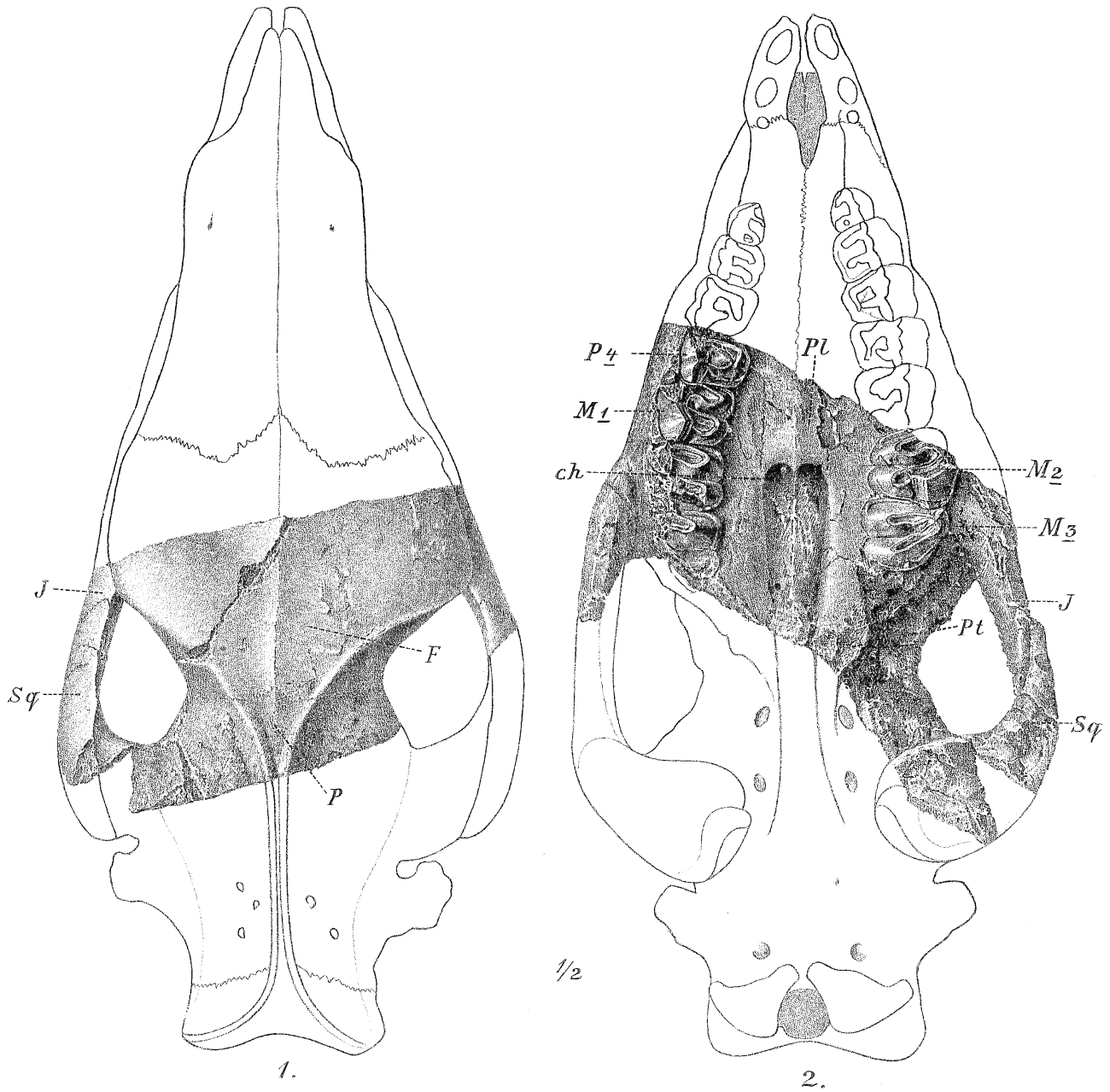
Fig. 3. Dasselbe, die Backenzahnreihe des rechten Oberkiefers, ergänzt nach jener des linken Oberkiefers (P^4-M^3). — Natürliche Größe.

Fig. 4. Emailskulptur eines Backenzahnes (linker M^2) desselben Individuums, stark vergrößert.

Erklärung der Abkürzungen.

J = Jugale.
Pt = Pterygoid.
F = Frontale.
Sq = Squamosum.
P = Parietale.
Pl = Palatinum.
ch = Choanen.

Original in der Sammlung der k. k. geologischen Reichsanstalt in Wien.



J. Fleischmann gez.

Chemigraphie von C. Angerer und Göschl.

Tafel II.

O. Abel: Kritische Untersuchungen über die paläogenen Rhinocerotiden Europas.

Tafel II.

Fig. 1. *Prohyracodon orientale* Koch.

Mitteleocän von Andrászáza, Siebenbürgen. Original im Siebenbürgischen Museum in Klausenburg. — P^3 P^4 M^1 M^2 M^3 des linken Oberkiefers, ergänzt und in richtige Stellung gebracht (kombiniert mit M^1 und M^2 des rechten Oberkiefers).

Fig. 2. *Praeaceratherium minus* Filhol.

Oberoligocäner Meeressand von der „Trift“ bei Weinheim bei Alzey in Rheinhessen. — Original im Naturhistorischen Museum in Mainz. — P^2 P^3 P^4 M^1 M^2 M^3 des linken Oberkiefers. — Kopie nach K. Deninger.

Fig. 3. *Praeaceratherium minus* Filhol.

Phosphorite des Quercy, Frankreich. Original im Geologischen Kabinett der Universität Moskau. — M^1 des linken Oberkiefers. — Kopie nach M. Pavlow (l. c. 1892, Pl. V, Fig. 5).

Fig. 4. *Praeaceratherium minus* Filhol.

Phosphorite von Bach bei Lalbenque (Lot), Frankreich. — Original im British Museum in London, Nr. M. 1732. — M^1 und M^2 des linken Oberkiefers. — Kopie nach R. Lydekker (l. c. 1886, pag. 142, Fig. 17).

Fig. 5. *Epiaceratherium bolcense* nov. gen. nov. spec.

Unteroligocäne oder mitteloligocäne Lignite des Monte Bolca. — Original in der Sammlung des geol. Univ.-Inst. in Padua. — P^1 P^2 P^3 P^4 M^1 M^2 des rechten Oberkiefers. — Nach einer Photographie des Originals.

Fig. 6. *Protaceratherium cadibonense* Roger.

Aquitanischer Lignit von Cadibona in Piemont. — Original im Museum des kgl. bayrischen Staates in München. — P^2 des linken Oberkiefers. — Kopie nach M. Schlosser (l. c. 1901, pag. 26, Fig. 7).

Fig. 7. *Protaceratherium cadibonense* Roger.

Aquitanischer Lignit von Nuceto in Piemont. — Original im mineralogischen Museum der Universität Turin. — M^1 des linken Oberkiefers. — Kopie nach B. Gastaldi.

Fig. 8. *Protaceratherium minutum* Cuvier.

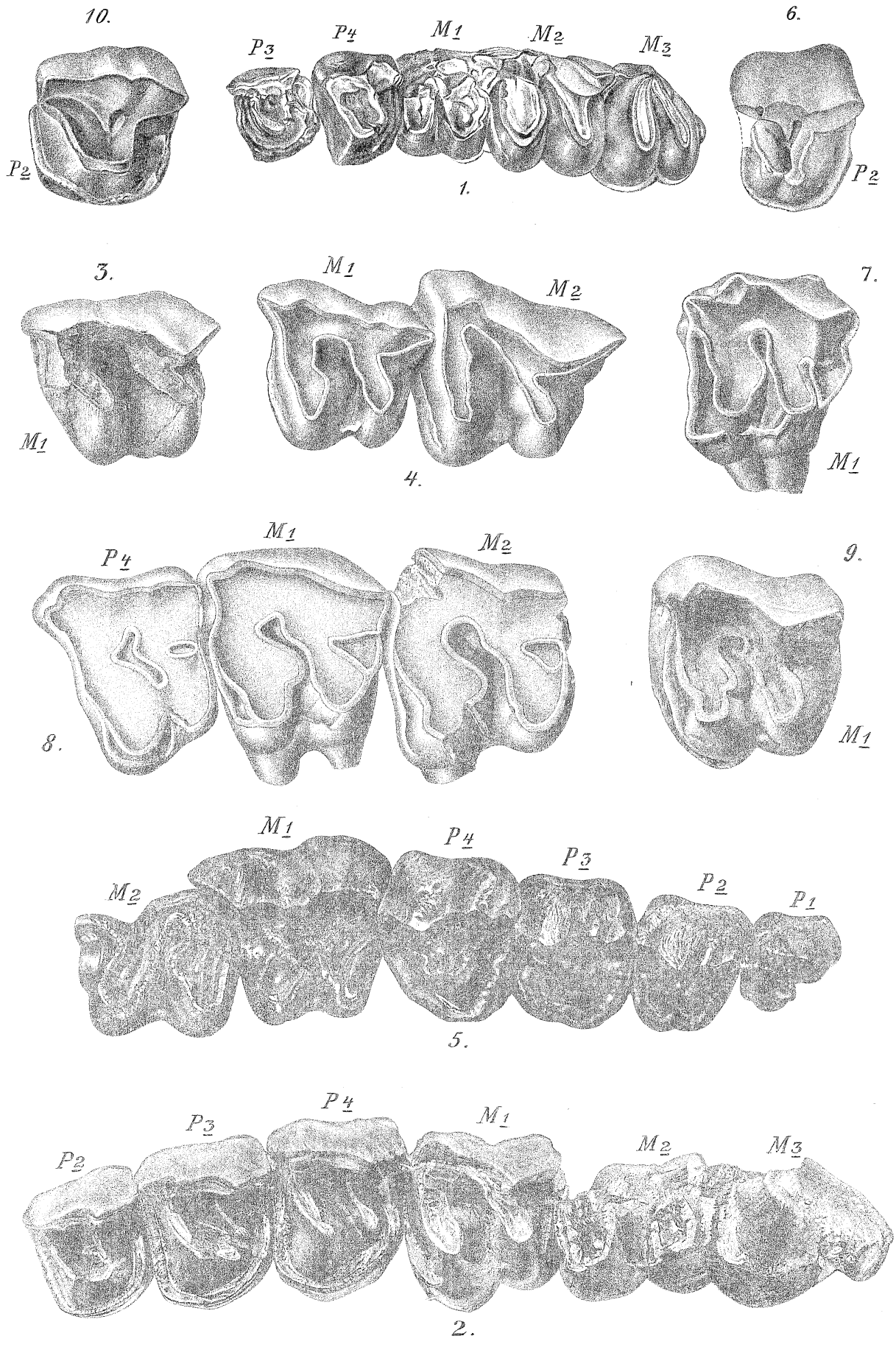
Stampien von Saint Laurent bei Moissac (Tarn-et-Garonne), Frankreich. — Originale Cuviers im Muséum d'Histoire naturelle in Paris, Nr. 2346. — P^4 M^1 M^2 des linken Oberkiefers. — Kopie nach G. Cuvier, revidiert am Original.

Fig. 9. *Protaceratherium minutum* Cuvier.

Stampien von Selles-sur-Cher (Loire-et-Cher), Frankreich. — Original im geologischen Kabinett der Universität Moskau. — M^1 des linken Oberkiefers. — Kopie nach M. Pavlow (l. c. 1892, Pl. V, Fig. 9).

Fig. 10. *Protaceratherium spec. ex aff. minutum* Cuvier.

Aquitanischer Lignit von Sassello in Piemont. — Original im mineralogischen Museum der Universität Turin (nach B. Gastaldi). — P^2 des linken Oberkiefers. — Kopie nach B. Gastaldi (l. c. Tav. III, Fig. 9).



J. Fleischmann gez.

Chemigraphie von C. Augerer und Göschl.