

Geologisches Jahrbuch

Reihe B

(Regionale Geologie Ausland)

Heft 19

KURT HEISSIG

Rhinocerotidae (Mammalia)
aus der Anchitherium-Fauna Anatoliens

Mit 40 Abbildungen, 24 Tabellen und 5 Tafeln

Herausgegeben von der Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe und den
Geologischen Landesämtern der Bundesrepublik Deutschland

In Kommission: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung
(Nägele und Obermiller), D 7000 Stuttgart 1, Johannesstraße 3 A

Hannover 1976

Redaktion: Dr. HANS DIETRICH LANG, Geologieoberrat,
unter Mitarbeit von: B. MESSNER und H. STRAUCH

Für den sachlichen Inhalt ist der Autor verantwortlich.

Das Geologische Jahrbuch erscheint in
6 Reihen mit folgendem Inhalt:

- Reihe A: Allgemeine und regionale Geologie
BR Deutschland und Nachbargebiete,
Tektonik, Stratigraphie, Paläontologie
- Reihe B: Regionale Geologie Ausland
- Reihe C: Hydrogeologie, Ingenieurgeologie
- Reihe D: Mineralogie, Petrographie,
Geochemie, Lagerstättenkunde
- Reihe E: Geophysik
- Reihe F: Bodenkunde

Anschrift des Herausgebers: 3000 Hannover 51, Alfred-Bentz-Haus, Postfach 51 01 53
Herstellung: Dieterichsche Universitäts-Buchdruckerei W. Fr. Kaestner, Rosdorf über Göttingen

Rhinocerotidae (Mammalia) aus der Anchitherium-Fauna Anatoliens

KURT HEISSIG *)

Ceratomorpha (Rhinocerotidae), Upper Miocene,
Turkey (Anatolia)

Kurzfassung: Das Obermiozän Anatoliens hat fünf Arten fossiler Rhinocerotidae geliefert. *Hispanotherium grimmii* HEISSIG 1974, die häufigste Art, ist ein primitiver Vertreter der Elasmotherini. Sie wurde aufgrund des Schädel-, Gebiß- und Extremitätenbaues zu der aus Spanien bekannten Gattung *Hispanotherium* gestellt, von deren Typusart *matritense* sich *grimmii* durch das völlige Fehlen der I_2 und einige Merkmale der Backenzähne unterscheidet.

Zur Präzisierung der Stellung dieser Form im System der Elasmotherini wurden System und Phylogenie der tertiären Vertreter dieser Gruppe revidiert. Dabei wurde *Procoelodonta* (= *Gobitherium*) *mongoliensis* (OSBORN) in *Iranotherium* einbezogen. „*Dicerorhinus caucasicus* BORISSIAK“ wurde als Elasmotherine erkannt und zur Typusart der Gattung *Beliajevina* gemacht. Das Auftreten intermediärer Formen verbietet eine weitere Aufspaltung des Tribus in Elasmotherien und Iranotherien. Der Tribus erlebt seine Radiation im höheren Mittelmiozän. Maximum der Verbreitung und der systematischen Vielfalt fallen ins Obermiozän.

Zu *Beliajevina* ist eine weitere anatolische Art zu stellen, die nur von der Fundstelle Bursa-Mustafakemalpaşa-Paşalar und nur durch Gebißreste, darunter vieler Jungtiere, belegt ist. Sie wurde *Beliajevina tekkeiyai* HEISSIG 1974 genannt. Die Art ist primitiver als die Typusart der Gattung, von der sie vor allem durch die geringere Bildung von Zahnzement abweicht.

Aceratherium aff. *tetradactylum* (LARTET) kommt in den älteren Fundstellen, aber auch gleichzeitig mit dem jüngeren *Mesaceratherium simorreense* (LARTET) vor. Der Leitwert beider Formen ist, wie in Mitteleuropa, gering. *Aceratherium* aff. *tetradactylum* ist in Ankara-Kalecik-Çandır kleiner als die Funde von der Typlokalität Sansan; die Extremitätenknochen zeigen einige unwesentliche Abweichungen. Die Art *simorreense* wurde wegen der morphologischen Eigenarten mitteleuropäischer Funde zur Gattung *Mesaceratherium* gestellt. Die Größenzunahme, die im höchsten Obermiozän Spaniens bei dieser Art beobachtet wurde, konnte auch in Anatolien (Sofça) entsprochen ähnlichen Funden von Steinheim am Aalbuch.

Brachypotherium brachypus (LARTET) läßt sich gut mit den Gebißresten aus der Oberen Süßwassermolasse Süddeutschlands vergleichen. Es kommt fast in allen Fundstellen vor.

Die zeitliche Abfolge der Fundstellen konnte anhand der Größenentwicklung von *Hispanotherium grimmii* und der Veränderung einiger Merkmale seines Astragalus und seiner Metapodien, des Auftretens von *Aceratherium* aff. *tetradactylum* oder *Mesaceratherium simorreense* und der Entwicklungshöhe der Gebißreste von *Brachypotherium* in groben Zügen ermittelt werden.

*) Anschrift des Autors: Dr. K. HEISSIG, Institut für Paläontologie und historische Geologie der Universität München, 8000 München 2, Richard-Wagner-Str. 10 II.

Die zeitliche Stellung von *Beliajevina tekkayai* kann nur aufgrund der geringen Entwicklungshöhe vermutet werden. Das gilt auch für den Versuch, sie zeitlich mit der Typusart der Gattung in Beziehung zu bringen. Danach wäre die Fundstelle Bjelometscheskaja in den Tschokrak-Schichten des Nordkaukasus etwas jünger als Paşalar.

Die Parallelisierung mit mittel- und westeuropäischen Fundstellen bedarf noch einer Bestätigung. Sie wurde versucht mit Hilfe der Entwicklungshöhe der Backenzähne von *Brachypotherium* in beiden Bereichen und mit dem Auftreten von *Mesaceratherium*, das ähnlich wie in Mitteleuropa vor allem in die sarmatische Stufe fallen dürfte.

Danach sind die Fundstellen Bursa-Mutafakemalpaşa-Paşalar, Ankara-Kalecik-Çandır und -Tüney ins tiefere Obermiozän zu stellen. Die Fundstellen Kütahya-Sabuncu-Sofça, Muğla-Yerkesik-Çatakbağyaka und Ankara-Gölbaşı-Zivra bilden eine Altersgruppe, die etwa um die Wende vom tieferen zum höheren Teil des Obermiozäns einzustufen ist. Auch die Funde der — nach den Befunden anderer Bearbeiter — jüngeren Fundstelle Muğla-Yatağan-Yeni Eskihsar schließen sich in allen Merkmalen eng an diese Gruppe an. Afyon-Suzuk-Yaylacılar weicht von allen anderen Fundstellen durch die Größe von *Hispanotherium* und *Mesaceratherium* ab. Sie wird deshalb als höchstes Obermiozän betrachtet.

Faunistische Beziehungen ergeben sich zu Süd-, Mittel- und Westeuropa mit den drei Arten der Aceratheriinae, zu Südeuropa mit *Hispanotherium* und zu Asien mit *Beliajevina* und dem Auftreten der Elasmotherini überhaupt. Ökologisch sind sowohl Grasland als auch Wälder mit feuchteren und trockeneren Standorten belegt.

[Rhinocerotidae (Mammalia) from the *Ancitherium* fauna, Anatolia]

Abstract: Five species of fossil Rhinocerotidae are described from the Upper Miocene of Anatolia. *Hispanotherium grimmii* HEISSIG 1974, the most abundant one, is a primitive member of the Elasmotherini. It is placed in the genus *Hispanotherium* because of the morphological characters of skull, teeth, and extremities. It differs from the type species *H. matritense* from Spain in the totally lacking of the I_2 and some details of molar and premolar teeth.

To establish the systematical position of this species a short review of the systematics and phylogeny of the tertiary Elasmotherini is given. *Procoelodonta* (= *Gobitherium*) *mongoliensis* (OSBORN) is included in *Iranotherium*; "*Dicerorhinus caucasicus* BORISSIAK" is recognized as elasmothere and becomes the type species of the genus *Beliajevina*. The occurrence of intermediate forms allows no splitting of the tribe in elasmotheres and iranotheres. The Elasmotherini underlie a radiation in the upper part of the Middle Miocene. Their widest systematical and geographical extent is found in the Upper Miocene.

Another anatolian species has to be placed in the genus *Beliajevina*. It is recorded only from the locality Bursa-Mustafakemalpaşa-Paşalar and was named *Beliajevina tekkayai* HEISSIG 1974. It is represented only by teeth, mainly of young individuals. The species is more primitive than the type species, from which it differs by the lesser formation of cement and other characters.

Aceratherium aff. *tetradactylum* (LARTET) of the older sites occurs also contemporaneously with the younger *Mesaceratherium simorreense* (LARTET). As in Europe these species are of little stratigraphical value. *Aceratherium* aff. *tetradactylum* from Ankara-Kalecik-Çandır is smaller than the specimens from the type locality Sansan; its limb bones show some different characters. The species *simorreense* is transferred to *Mesaceratherium* for morphological features of the european material. The species is rather increasing in size, a fact also observed in Spain. The occurrence of a shortened but slender metapodial in Anatolia (Sofça) corresponds with similar specimens from Steinheim a. A.

Brachypotherium brachypus (LARTET) occurs in most sites. It agrees well with the remains of the Obere Süßwassermolasse of Southern Germany.

The increasing size of *Hispanotherium* and the phylogenetical change of some characters of its astragalus and metapodials, the occurrence of *Aceratherium* aff. *tetradactylum* or *Mesaceratherium simorreense* and the phylogenetical stage of *Brachypotherium* led to a first sequence of the sites.

The stratigraphical position of *Beliajevina tekkayai* and its phylogenetical relation to the type species of the genus can be stated only approximatively by the aid of its low evolutionary stage. So the site Bjelometscheskaja in the Chokrak formation of North Caucasus may be somewhat younger as the type locality of *B. tekkayai*, Paşalar.

A correlation with the sites of middle and western Europe is still hypothetical. It is based on the phylogenetical stage of *Brachypotherium* in both regions and the maximal frequency of *Mesaceratherium simorreense*, which is supposed to be of Sarmatian age.

The sites Bursa-Mustafakemalpaşa-Paşalar, Ankara-Kalecik-Çandır and -Tüney are placed in the lower part of the Upper Miocene. Muğla-Yerkesik-Çatakbağyaka, Kütahya-Sabuncu-Sofça and Ankara-Gölbaşı-Zivra are stratigraphically very close together. They may represent the transition from the lower to the upper part of the Upper Miocene. Even the specimens from the younger (after the results of other authors) site Muğla-Yatağan-Yeni Eskihisar are closely related to this group in all characters. Afyon-Suzuk-Yaylaçılar is quite different from the other sites because of the exceeding size of *Hispanotherium* and *Mesaceratherium*. Therefore it is placed near the top of the Upper Miocene.

The fauna shows relations to southern, western and middle Europe with the three species of the Aceratheriinae. *Hispanotherium grimmi* is related to forms of Spain and Central Asia. *Beliajevina* has asiatic relations. The environment may have been composed of both open prairies and woods of different degrees of moisture.

[Rhinocerotidae (Mammalia) de la faune à *Anchitherium*, Anatolie]

Résumé : Le Miocène supérieur de l'Anatolie a fourni cinq espèces des Rhinocerotidae. *Hispanotherium grimmi* HEISSIG 1974, la plus abondante, est une représentante primitive des Elasmotheriini. Elle est rangée d'après les caractères du crâne, des dents et des membres dans le genre *Hispanotherium*, connu de l'Espagne. Elle diffère de l'espèce type *H. matritense* par la perte totale des I_2 et par quelques détails des molaires.

Pour préciser la position de l'*Hispanotherium grimmi* dans le système des Elasmothères il est nécessaire de traiter l'ensemble des Elasmotheriini tertiaires du point de vue systématique et phylogénétique. *Procoelodonta* (= *Gobitherium*) *mongoliensis* (OSBORN) est comprise dans le genre *Iranotherium*; "*Dicerorhinus caucasicus* BORISSIAK" est reconnu comme Elasmothère et fut la base du genre *Beliajevina*. L'existence des formes intermédiaires réfute la division des Elasmothères en deux groupes, Elasmothères et Iranothères. Le tribus subit une radiation dans la partie supérieure du Miocène moyen. La plus grande diversité systématique et expansion géographique se trouve dans le Miocène supérieur.

Une deuxième espèce de l'Anatolie doit être rapportée au genre *Beliajevina*. Elle est connue seulement de Bursa-Mustafakemalpaşa-Paşalar par des dents, dont la plupart des individus jeunes. Elle était nommée *Beliajevina tekkayai* HEISSIG 1974. L'espèce est plus primitive que l'espèce type du genre, de laquelle elle diffère surtout par la formation plus faible du cément.

Aceratherium aff. *tetradactylum* (LARTET) est considéré comme plus ancien que *Mesaceratherium simorreense* (LARTET) mais tous deux ont vécu en Anatolie l'un à côté de l'autre pour un temps considérable. Comme en Europe ils ont une valeur stratigraphique très restreinte. *Aceratherium* aff. *tetradactylum* de Çandır est plus petit que les échantillons de la localité type, Sansan. Ses extrémités offrent quelques caractères différents. L'espèce *simorreense* est rangée dans le genre *Mesaceratherium* d'après des résultats de l'étude des objets européens. Elle subit en Anatolie comme en Espagne un fort accroissement. La trouvaille d'un métapode raccourci mais grêle correspond bien à des échantillons similaires de Steinheim a. A.

Brachypotherium brachypus (LARTET) correspond bien aux échantillons de la Obere Süßwasser-molasse de l'Allemagne du Sud. Il se trouve à presque toutes les localités.

La succession relative des localités est basée sur la transformation des caractères de l'astragale et des métapodes et l'accroissement de l'espèce *Hispanotherium grimmi*, sur la présence de *Aceratherium* aff. *tetradactylum* ou du *Mesaceratherium simorreense*, et sur le degré évolutif des molaires de *Brachypotherium brachypus*.

Le seul indice pour la position stratigraphique de *Beliajevina tekkayai* est la primitivité de cette espèce. C'est aussi le cas pour la relation temporelle avec l'espèce type. Par cela la localité type du genre, Bjelometscheskaja, dans le Chokrak du Caucase du Nord doit être un peu plus jeune que Paşalar.

La corrélation avec les localités classiques de l'Europe occidentale et moyenne reste hypothétique. Elle est fondée sur le parallélisme de l'évolution de *Brachypotherium* dans les deux régions et sur l'abondance maximale de *Mesaceratherium simorreense*, qui correspond, peut être, à la partie supérieure du Miocène supérieur (Sarmatien).

Les localités Bursa-Mustafakemalpaşa-Paşalar, Ankara-Kalecik-Çandır et -Tüney sont rangées dans la partie inférieure du Miocène supérieur. Les localités Kütahya-Sabuncu-Sofça, Muğla-Yerkesik-Çatakbağyaka et Ankara-Gölbaşı-Zivra forment un groupe d'âge très proche, qui est situé à la passage de la partie inférieure à la partie supérieure du Miocène supérieur. Même les échantillons de la localité plus récente (d'après les résultats des autres auteurs) Muğla-Yatağan-Yeni Eskişehir correspondent bien à cet groupe dans tous les caractères. Afyon-Suzuk-Yaylacilar diffère de toutes les autres localités par la taille remarquable de l'*Hispanotherium* et du *Mesaceratherium*. Cette localité doit être située à la fin du Miocène supérieur.

[Anadolu'nun ait *Anchitherium*-faunadan Rhinocerotidae (Mammalia)]

Özet: Anadolu'nun Üst Miosen serisine ait beş Rhinocerotidae fosil türü tanıtılmaktadır. *Hispanotherium grimmi* HEISSIG 1974, en çok olandardan biridir, ki bu Elasmotheriini içinde ilkel olanıdır. Kafa, dişler ve extremitelerin morfolojik karakterleri *Hispanotherium* genusu içinde yer alır. Bu tipik tür olan İspanya'nın *H. matritense*'sinden farklıdır, buna ait genellikle I₂ yoktur ve premoler ve molerler farklıdır.

Bu spes'in sistematik durumu, Tersiyer Elasmotherini'nin sistematik ve filojeteniğinin küçük bir revizyonunu tesis etmektedir. *Procoelodonta* (= *Gobitherium*) *mongoliensis* (OSBORN), *Iranotherium* içinde yer alır; "*Dicerorhinus caucasicus* BORISSIAK", elasmothere gibi düzenlenmiştir ve *Beliajevina* cinsinin tip türü gelir. Aracı formların ortaya çıkışı elasmothere'lerin iki guruba bölünmesine imkân bırakmamaktadır, "Elasmotheriinae" ve "Iranotheriinae" gibi. Elasmotherini cinsinin alt sınırının yayılımı orta miosen'in üst kısmının içinde başlar. Bunların sistematik ve coğrafik en geniş yayılımı Üst Miosen içindedir.

Başka bir Anadolu spesesi genus *Beliajevina* içinde yerleştirmiştir. Bu spes yalnız Bursa-Mustafakemalpaşa-Paşalar civarında ve sadece dişler dizisinin bakıyeleri olarak — arasında çok miktar genç hayvanlar da var — ona *Beliajevina tekkayai* HEISSIG 1974, ad vermektedir. Bu spes genusun tip spesinin daha basittir ve daha az diş simanından dolayı farklıdır.

Aceratherium aff. *tetradactylum* (LARTET)'in en eski yeri daha genç olan *Mesaceratherium simorreense* (LARTET) ile aynı yerde yer almaktadır, *Aceratherium* aff. *tetradactylum* Sansan'ın tip lokalitesindeki türden daha küçüktür, bunun aysak kemikleri bazı farklar gösterir. *Simorreense* türü, Avrupalı malzemelerin morfolojik karakterlerini *Mesaceratherium*'a taşımaktadır. Anadolunun bir kaç kalıntısı yeni olmayan özellik olarak yansımaktadır. Bu tür cüsse bakımından nisbeten gelişmiş olup bu özellik İspanya'dakilerde de müşahade edilir. Bu kısa görünüşe rağmen Steinheim'in çevresindeki türler ile Anadolunun narin metapodium'ları arasında benzer bir ilişki vardır.

Brachypotherium brachypus (LARTET) bir çok yerde görülür. Bu güney Almanya'nın Obere Süßwasser-molasse'deki kalıntılarla aynıdır.

Hispanotherium'un arka ayak ve topuk kemiklerindeki bazı karakterlerin filojetik değişimi ve *Aceratherium* aff. *tetradactylum*, *Mesaceratherium simorreense* gelmesi ile yok olur ve *Brachypotherium brachypus*'ın filojetik çağda bu yerdeki gelişimine rehberlik eder.

Beliajevina tekkayai'nin zaman pozisyonu sadece hafif gelişme yüzünden yalnız tahmin etmektedir. Bir teşebbüs genusun tip spesisi ile zaman mukayesi edip netice aynı oldu. Bu bakımdan kuzey Kafkas'daki ve Çokrak formasyonu içindeki Bjelometscheskaja bulma yeri Paşalar bulma yeriden bir az daha gençtir.

Orta ve Batı Avrupadaki kalitelerin arasındaki bağın kurulmasında esas olan hipotezdir. Esas olarak *Brachypotherium* filojetik safhası her iki bölgede *Mesaceratherium*'un göçünde Üst Miosenin üst kısmı (Sarmasien) için tipik olarak düşünülür.

Bursa-Mustafakemalpaşa-Paşalar, Ankara-Kalecik-Çandır ve Ankara-Kalecik-Tüney lokaliteleri Üst Miosenin alt kısmında yer alır. Kütahya-Sabuncu-Sofça, Muğla-Yerkesik-Çatakbağyaka ve Ankara-Gölbaşı-Zivra stratigrafik olarak birbirlerine çok yakındır. Onlar Üst Miosenin alt ve üst seviyelerinin geçisini temsil edebilirler. Muğla-Yatağan-Yeni Eskişehir'deki daha genç bulma yerinin buluşlar da — başka yazarların beyanları göre — bu grubunun karakteristiklerine çok yakın gelir. Afyon-Suzuk-Yaylaclar diğer lokalitelerden çok farklıdır çünkü *Hispanotherium* ve *Mesaceratherium*'un cüsseleri gelişkindir. Bu sebepten Üst Miosenin üst kısmına yakın yerde bulunur.

Bu fauna göstermektedir ki güney, batı ve orta Avrupa *Aceratheriinae*'nin üç türü ile alâkalıdır. *Hispanotherium grimmi* merkezi Asya ve İspanya formları ile alâkalıdır. Step yahut yağışlı çevrede kısa ağaçlı veya ormansal koridorlarda sıkışmış olmaları muhtemeldir.

[Rhinocerotidae (Mammalia) из фауны Anchitherium Анатолии]

Резюме: 5 видов ископаемых Rhinocerotidae были описаны из верхнего миоцена Анатолии. *Hispanotherium grimmi* HEISSIG 1974, наиболее частый вид, является примитивным представителем *Elasmotherini*. На основании строения черепа, зубов и оконечностей он относился к известному из Испании роду *Hispanotherium*, от типового вида (*matritense*) которого *grimmi* отличается отсутствием I_2 и некоторыми характеристиками щечных зубов. Для уточнения положения этой формы в системе *Elasmotherini* были ревизованы система и филогения третичных представителей последних. При этом *Procoelodonta* (= *Gobitherium*) *mongoliensis* (OSBORN) включался в *Iranotherium*. "*Dicerorhinus caucasicus* BORISSIAK" опознавался как *Elasmotherine* и становился типовым видом рода *Beliajevina*. Появление промежуточных форм не позволяет дальнейшей разбивки трибы на *Elasmotherini* и *Iranotherini*. Триба подвергается радиации в верхней части среднего миоцена. Максимум распространения и систематического многообразия она достигает в верхнем миоцене.

К *Beliajevina* следует отнести дальнейший анатолийский вид, доказанный только с местонахождения Bursa-Mustafakemalpaşa-Paşalar и представленный только остатками зубов, в том числе и многих молодых животных. Он был назван *Beliajevina tekkayai* HEISSIG 1974. Этот вид примитивнее типового вида, от которого он отличается прежде всего меньшим количеством образованного зубного цемента.

Aceratherium aff. *tetradactylum* (LARTET) встречается на более древних местонахождениях, но и одновременно с более молодым *Mesaceratherium simorreense* (LARTET). Так же как в Центральной Европе, обе формы имеют малое стратиграфическое значение. *Aceratherium* aff. *tetradactylum* на местонахождении Ankara-Kalecik-Çandır имеет меньшие размеры чем находки от типового местонахождения Sansan; кости оконечностей обнаруживают некоторые несущественные различия. Вид *simorreense* был отнесен к роду *Mesaceratherium* из-за морфологических особенностей Среднеевропейских находок. Увеличение размеров этого вида, наблюдавшееся в наивысшей части верхнего миоцена Испании, установлено также в Анатолии. Установление сокращенного, но тонкого метаподиума в Анатолии (Sofça) соответствует сходным находкам близ Штейнхейма на Дальбухе.

Brachypotherium brachypus (LARTET) хорошо сопоставляется с остатками зубов из верхней пресноводной молассы Южной Германии. Он встречается в большинстве местонахождений.

Временную последовательность местонахождений удалось определить в общих чертах на основании увеличения размеров *Hispanotherium grimmi* и изменения некоторых признаков его астрагалуса и метаподиумов, появления *Aceratherium* aff. *tetradactylum* или *Mesaceratherium simorreense* и эволюционного уровня остаток зубов *Brachypotherium*.

Стратиграфическое положение *Beliajevina tekkayai* и его филогенетическое соотношение с типовым видом рода можно определить только приблизительно на основании его низкого эволюционного уровня. Так местонахождение Беломечетская в чокракских слоях Северного Кавказа может быть несколько моложе чем типовое местонахождение Paşalar.

Корреляция со средне- и западноевропейскими местонахождениями имеет еще гипотетический характер. Она основывалась на филогенетическом уровне щечных зубов *Brachypotherium* в обеих областях и на появлении *Mesaceratherium*, вероятно имеющей, подобно как в Центральной Европе, прежде всего сарматский возраст.

Местонахождения Bursa-Mustafakemalpaşa-Paşalar, Ankara-Kalecik-Çandır и -Tüney следует отнести к нижней части верхнего миоцена. Местонахождения Kütahya-Sabuncu-Sofça, Muğla-Yerkesik-Çatakbağyaka и Ankara-Gölbaşı-Zivra образуют возрастную группу, которую следует отнести примерно к рубежу нижней и верхней частей верхнего миоцена. Даже находки более молодого (по данным других исследователей) местонахождения Muğla-Yatağan-Yeni Eskihsar по всем их признакам приближаются к этой группе. Местонахождение Afyon-Suzuk-Yaylacilar отличается от всех других местонахождений большими размерами *Hispanotherium* и *Mesaceratherium*. Поэтому оно рассматривается как наивысшая часть верхнего миоцена. Получаются фаунистические отношения к Южной, Центральной и Западной Европе с 3 видами *Aceratheriinae*, к Южной Европе с *Hispanotherium* и к Азии с *Beliajevina* и появлением *Elasmotherium* в общем. В экологическом отношении доказаны как травянистая местность так и леса с более влажными и более сухими местонахождениями.

Inhaltsverzeichnis

1. Allgemeiner Teil	11
1.1. Einleitung	11
1.2. Stratigraphische Vorbemerkungen	12
1.3. Methodik und Terminologie	12
1.4. Merkmale	13
2. Systematischer Teil	13
2.1. <i>Beliajevina tekkayai</i> HEISSIG 1974	13
2.1.1. Beschreibung	15
2.1.2. Beziehungen und Vergleiche	18
2.2. <i>Hispanotherium grimmi</i> HEISSIG 1974	21
2.2.1. Beschreibung des Holotypus	22
2.2.2. Weitere Gebißreste	26
2.2.3. Schädelfragmente	28
2.2.4. Unterkiefer	29

2.2.5. Beziehungen und Vergleiche	33
2.2.6. Extremitätenreste	35
2.2.6.1. Vorderextremität proximal	36
2.2.6.2. Carpus und Metacarpus	42
2.2.6.3. Hinterextremität proximal	52
2.2.6.4. Hinterextremität distal	54
2.2.7. Wirbel	63
2.3. <i>Aceratherium</i> aff. <i>tetradactylum</i> (LARTET)	63
2.3.1. Gebißreste	65
2.3.2. Vorderextremität	66
2.3.3. Hinterextremität	68
2.3.4. Beziehungen und Vergleiche	71
2.4. <i>Mesaceratherium simorrense</i> (LARTET)	72
2.4.1. Gebißreste	74
2.4.2. Extremitätenreste	76
2.4.3. Beziehungen und Vergleiche	78
2.5. <i>Brachypotherium brachypus</i> (LARTET)	80
2.5.1. Gebißreste	81
2.5.2. Extremitätenreste	85
3. Ergebnisse	89
3.1. Die Nashornfauna der einzelnen Fundstellen	89
3.1.1. Bursa-Mustafakemalpaşa-Paşalar	89
3.1.2. Ankara-Kalecik-Çandır	90
3.1.3. Ankara-Kalecik-Tüney	90
3.1.4. Kütahya-Sabuncu-Sofça	91
3.1.5. Muğla-Yerkesik-Çatakbağyaka	92
3.1.6. Ankara-Gölbaşı-Zivra	92
3.1.7. Muğla-Yatağan-Yeni Eskihisar	93
3.1.8. Afyon-Suzuk-Yaylacılar	93
3.2. Stratigraphische Ergebnisse	94
3.3. Systematische Ergebnisse	95
3.3.1. Systematische Revision der tertiären Elasmotherini	95
3.3.1.1. Der Rang der Elasmotherien im System der Rhinocerotidae	95
3.3.1.2. Übersicht über die bisher bekannten tertiären Elasmotherini	96
3.3.1.3. Die Stellung von <i>Beliajevina tekkayai</i>	99
3.3.1.4. Die Stellung von <i>Hispanotherium grimmi</i>	100
3.3.2. Ergebnisse zum System der Aceratheriinae	100

3.3.2.1. <i>Aceratherium tetradactylum</i>	100
3.3.2.2. <i>Mesaceratherium simorreense</i>	101
3.4. Phylogenetische Ergebnisse	101
3.4.1. Die Phylogenie der tertiären Elasmotherini	101
3.4.2. Phylogenetische Veränderungen bei der Art <i>Hispanotherium grimmi</i>	103
3.4.3. Phylogenetische Bemerkungen zu den Aceratheriinae	104
3.5. Ökologische Ergebnisse	104
3.6. Zoogeographische Ergebnisse	105
Schriftenverzeichnis	106
Tafeln	111

T a b e l l e n v e r z e i c h n i s

1. Maße am Oberkiefergebiß verschiedener Elasmotherini	30
2. Maße am Unterkiefergebiß von <i>Hispanotherium</i> und anderen Elasmotherini	31
3. Maße am Unterkiefer von <i>Hispanotherium grimmi</i> und anderen Elasmotherini	32
4. Maße an Schädelfragmenten von <i>Hispanotherium grimmi</i> und Vergleichsstücken	32
5. Maße an der Scapula von <i>Hispanotherium grimmi</i>	36
6. Maße am Humerus von <i>Hispanotherium grimmi</i>	38
7. Maße am Radius von <i>Hispanotherium grimmi</i>	39
8. Maße an der Ulna von <i>Hispanotherium grimmi</i>	41
9. Maße am Metacarpale II von <i>Hispanotherium grimmi</i>	47
10. Maße am Metacarpale III von <i>Hispanotherium grimmi</i>	48
11. Maße am Metacarpale IV von <i>Hispanotherium grimmi</i>	50
12. Maße am Femur von <i>Hispanotherium grimmi</i>	52
13. Maße an der Patella von <i>Hispanotherium grimmi</i>	53
14. Maße an der Tibia von <i>Hispanotherium grimmi</i>	54
15. Maße am Astragalus der Elasmotherini des Jungtertiärs	55
16. Maße am Calcaneus von <i>Hispanotherium grimmi</i> und <i>Beliajevina</i>	58
17. Maße am Centrale von <i>Hispanotherium grimmi</i>	59
18. Maße am Metatarsale IV von <i>Hispanotherium grimmi</i> und <i>Beliajevina</i>	62
19. Maße am Gebiß von <i>Aceratherium</i> aff. <i>tetradactylum</i>	65
20. Maße am Calcaneus von <i>Aceratherium</i> aff. <i>tetradactylum</i>	70
21. Maße am Gebiß von <i>Mesaceratherium simorreense</i>	74
22. Maße am Gebiß von <i>Brachypotherium brachypus</i>	83
23. Maße am Astragalus von <i>Brachypotherium brachypus</i>	88
24. Stratigraphische Stellung der Fundstellen aufgrund der Rhinocerotiden-Funde	95

1. Allgemeiner Teil

1.1. Einleitung

Anatolien ist paläontologisch noch relativ wenig erforscht, auch im Vergleich mit anderen, weniger zugänglichen Ländern Asiens. Das gilt insbesondere für die fossilen Säugetiere des Jungtertiärs, die erst durch OZANSOY (1957, 1965) eine erste umfassendere Bearbeitung erfahren haben. Dabei handelt es sich in erster Linie um unterpliozäne Faunen, während das Material aus den tieferen Tertiärstufen spärlich blieb.

Aus diesem Grunde war die Entdeckung zahlreicher Fundstellen neogener Vertebratenreste ein wichtiges Ergebnis der Deutsch-Türkischen Braunkohlen-Exploration der Jahre 1965—1969. Eine Reihe der wichtigsten Fundstellen wurde im Rahmen eines Forschungsprogrammes der Deutschen Forschungsgemeinschaft in den Jahren 1968, 1969 und 1970 weiter ausgebeutet, wobei auch weitere Lokalitäten entdeckt wurden (SICKENBERG & TOBIEN 1971, SICKENBERG et al. 1975).

Die vorliegende Arbeit bildet einen Teil der Bearbeitung dieser Faunen. Sie fußt auf dem Material, das durch die ersten Aufsammlungen im Rahmen des Braunkohlen-Programmes und durch die Grabungen unter der Leitung von Prof. Dr. O. SICKENBERG und Prof. Dr. H. TOBIEN gewonnen wurde. Die Reste der Rhinocerotidae befinden sich an der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München, und im Museum des MTA (Maden Tetkik ve Arama Enstitüsü) in Ankara.

Obermiozäne Rhinocerotiden sind aus Anatolien vor 1968 nur in Fossilisten erwähnt worden (OZANSOY 1957). Das vorliegende Material ist so bruchstückhaft, daß Korrekturen bisheriger systematischer, phylogenetischer und anatomischer Vorstellungen nur bei einer Gruppe möglich waren, die bisher nur durch wenige Einzelfunde bekannt war, bei den Elasmotherini. Aus diesem Grunde erübrigt es sich, hier auf die Erforschung der obermiozänen Rhinocerotidae im allgemeinen einzugehen. Für die Elasmotherini wird dies im Abschnitt 3.3.1. dieser Arbeit im Rahmen einer allgemeinen systematischen Revision nachgeholt.

Zu danken habe ich allen, die zum Zustandekommen dieser Arbeit beigetragen haben. Das ist in erster Linie die Deutsche Forschungsgemeinschaft, deren großzügige Finanzierung die Grabungen der Jahre 1968—1970 und ihre wissenschaftliche Auswertung möglich gemacht hat.

Mein herzlicher Dank gilt auch Herrn Prof. Dr. R. DEHM, unter dessen Leitung ich in den Jahren 1971 und 1972 als Mitarbeiter diese Arbeit fertigstellte und der mir einen Arbeitsplatz, Geräte und Einrichtungen und nicht zuletzt das umfangreiche Vergleichsmaterial der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie zur Verfügung stellte.

Danken will ich hier auch all den Herren, die mit den verschiedenen Teilbereichen der Auswertung der Grabungen betraut sind und denen ich aus zahlreichen Diskussionen manchen wichtigen Hinweis verdanke. Es sind dies in erster Linie Herr Prof. Dr. O. SICKENBERG †, unter dessen Leitung ich an den Grabungen teilnahm, Herr Prof. Dr. H. TOBIEN, der Leiter der zweiten Grabungsgruppe, Herr Dr. J. D. BECKER-PLATEN, Herr Dr. P. STEFFENS, Herr Dr. D. BERG, Herr Dr. U. STAESCHE, Herr Dr. N. SCHMIDT-KITTLER und Herr Dr. L. BENDA.

Ferner danke ich den Teilnehmern der Grabungskampagnen, denen ich ebenfalls wichtige Hinweise und bedeutende Fundstücke verdanke. Insbesondere seien genannt: Herr Dr. İBRAHİM TEKKAYA, unser vom MTA bestellter Begleiter, Herr F. GRIMM, Herr A. BILLIB und Herr B. ZIMMERMANN.

Zu danken habe ich auch all den Damen und Herren, die mir auf meinen Reisen Zugang zu wichtigem Vergleichsmaterial an verschiedenen Museen und Sammlungen verschafften und

dessen Untersuchung in zuvorkommender Weise ermöglichten. Es sind dies: am staatlichen Naturkundemuseum in Ludwigsburg: Dr. K. D. ADAM; am Instituto Geologico y Miñero in Madrid: Dr. J. QUINTERO; an der Bayerischen Zoologischen Staatssammlung in München: Dr. TH. HALTENORTH und FrL. D. I. WEIGEL; am Museum d'Histoire Naturelle in Paris: Dr. L. GINSBURG, B. BATTAIL und M. BRUNET; am Museo Provincial de Paleontologia in Sabadell: Prof. Dr. M. CRUSAFONT-PAIRO, Dr. J. M. GOLPE und J. V. SANTAFE LLOPIS.

Nicht zuletzt danke ich den Herren Präparatoren der Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe, insbesondere Herrn B. WATERSTRADT, und Herrn F. SCHUCHMANN von der Universität Mainz, für die oft langwierige Präparation der empfindlichen Stücke.

1.2. Stratigraphische Vorbemerkungen

In Übereinstimmung mit den bisherigen Veröffentlichungen der Arbeitsgruppe „Wirbeltierpaläontologie im östlichen Mittelmeergebiet“ (SICKENBERG & TOBIEN 1971 und SICKENBERG † et al. 1975) werden die *Anditherium*-Faunen als Miozän, die *Hipparion*-Faunen als Pliozän bezeichnet, wie dies bei Bearbeitern kontinentaler Faunenfolgen bisher weithin üblich war.

Innerhalb des durch Vertebratenfunde belegten Zeitraumes wurde von der oben genannten Arbeitsgruppe am 11. 3. 1974 eine relative Abfolge von sog. Faunengruppen erarbeitet, von denen jede eine oder mehrere Faunen umfaßt (BECKER-PLATEN, SICKENBERG † & TOBIEN in SICKENBERG † et al. 1975: 21).

Die in der vorliegenden Arbeit behandelten Lokalitäten gehören folgenden Faunengruppen an, die die Gesamtheit des bisher bekannten anatolischen Obermiozäns umfassen:

Lokalität:	Faunengruppe:
Afyon — Suzuk — Yaylacılar	Yeni-Eshihisar-Faunengruppe
Muğla — Yatağan — Yeni Eskihisar	Yeni-Eskihisar-Faunengruppe
Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka	Sofça-Faunengruppe
Ankara — Gölbaşı — Zivra	Sofça-Faunengruppe
Kütahya — Sabuncu — Sofça	Sofça-Faunengruppe
Ankara — Kalecik — Tüney	Çandır-Faunengruppe
Ankara — Kalecik — Çandır	Çandır-Faunengruppe
Bursa — Mustafakemalpaşa — Paşalar	Paşalar-Faunengruppe

Weitere Angaben über die Lokalitäten finden sich in BECKER-PLATEN, SICKENBERG & TOBIEN in SICKENBERG † et al. (1975: 21—100).

1.3. Methodik und Terminologie

Hinsichtlich der Meßstrecken und der Terminologie der Einzelemente an Backenzähnen, *Carpalia*, *Metacarpalia*, *Tarsalia* und *Metatarsalia* kann ich auf meine früheren Arbeiten verweisen (HEISSIG 1969, 1972 a u. b).

Die Terminologie der langen Extremitätenknochen entspricht NICKEL, SCHUMMER & SEIFERLE 1954. Die Messungen wurden im allgemeinen nach DUERST durchgeführt, doch wurden gegen die Hauptachsen des Knochens stärker geneigte Gelenkflächen nicht in der Projektion gemessen.

1.4. Merkmale

Auf die Merkmale am Gebiß, an Schädel, Unterkiefer und distalen Extremitätenknochen bin ich in meinen früheren Arbeiten eingegangen (HEISSIG 1972 a u. b). Zu ergänzen ist lediglich, daß der Wurzelbildung am P_1 offenbar eine größere Bedeutung zukommt, als bisher angenommen wurde. Dieser Zahn kommt, außer bei primitiven oligozänen Formen, nur bei den Rhinocerotinae noch zweiwurzellig vor. Bei den anderen Unterfamilien ist er vom Oberoligozän an einwurzellig entwickelt.

Die Merkmale der langen Extremitätenknochen sollen hier kurz besprochen werden:

Die wichtigste osteologische Verschiedenheit der Rhinocerotinae von den beiden übrigen Unterfamilien liegt in der Artikulation des Carpus mit Radius und Ulna. Nur bei den Rhinocerotinae hat die Ulna auch eine Gelenkfläche für das Intermedium, nur bei den Aceratheriinae und Diceratheriinae hat der Radius eine Gelenkfläche für das Ulnare.

Im übrigen spielen Proportionsverschiebungen eine große Rolle, wobei auch Allometrien der verschiedenen Abschnitte eines Knochens beobachtet werden. Dies drückt sich meist in einer besonders hohen oder tiefen Lage der Crista deltoidea des Humerus oder des Trochanter tertius des Femurs aus. Besonders viele Merkmale bietet der Radius, bei dem vor allem Lage und Form der proximalen Gelenkflächen für die Ulna und die Lage und Entwicklung der Tuberositas radii eine Rolle spielen. Kennzeichnend für die Proportionen ist die Länge des proximalen Spatium interosseum.

Beim Femur kann die Lage von Trochanter minor und Troch. tertius zueinander als Merkmal dienen. Bei den Aceratheriinae treten sich die beiden Trochanteren zumindest teilweise gegenüber, bei den Rhinocerotinae liegt der Troch. tertius deutlich tiefer als der Troch. minor.

Patella und Tibia bieten Artmerkmale, deren Verhalten innerhalb von Gattungen oder höheren systematischen Einheiten noch nicht bekannt ist. Insbesondere sind zu erwähnen: die Höhe der Tuberositas tibiae und eine Rinne im Malleolus tibiae, die diesen in eine caudale und eine craniale Hälfte teilt. Beide Merkmale variieren kaum innerhalb einer Art, unterscheiden sich aber bei verschiedenen Formen stark in der Ausbildung.

2. Systematischer Teil

2.1. *Beliajevina tekkayi* HEISSIG 1974

Familie: Rhinocerotidae GRAY 1821

Unterfamilie: Rhinocerotinae GRAY 1821

Tribus: Elasmotherini GILL 1872

Gattung: *Beliajevina* HEISSIG 1974

Diagnose: Elasmotherini mit weit zurück verlagertem, kuppelförmigem Hornstuhl. Untere Incisiven persistent. Molaren subhypsodont; obere Prämolaren ohne Mesostylrippe, mit kräftigen Rippen der Außenwand. Untere Molaren mit kegelförmig markiertem Hypoconid. Extremitäten schlank und hoch.

Typusart: *Dicerorhinus caucasicus* BORISSIAK 1935.

Art: *Beliaevina tekkayai* HEISSIG 1974.

Diagnose: Primitivere Art der Gattung *Beliaevina* mit schwacher Zement-Entwicklung in den Zahngruben. Obere Prämolaren mit seichter, reduzierter Postfossette und niedrigen Cingula der Vorder- und Rückseite; Paraconus der Molaren und Prämolaren relativ stark eingesenkt; Molaren mit breitem, in sich gegliedertem Mesostyl und schwacher, weit hinten liegender Metaconusrippe. Untere Molaren mit tiefer Außenfurche, mittellangem Paralophid und geringer Furchenbildung an den Höckern.

Holotypus: P¹ re, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. München, Nr. 1968 VI 593.

Material: Fundort: Bursa — Mustafakemalpaşa — Paşalar:

Stück	Aufbewahrung	Nr.
P ⁴ re. Holotypus	M	1968 VI 593
P ² re.	A	BP — 687
D ² re. Bruchstück	M	1968 VI 594
D ² li. Bruchstück	M	1968 VI 595
D ² li. Bruchstücke, zusammengehörig	A	BP — 690
D ³ li. Bruchstück	M	1968 VI 596
D ³ li. Bruchstück	M	1968 VI 597
D ³ re. Bruchstück	A	BP — 693
D ³ re. Bruchstück	M	1968 VI 599
D ³ li. Bruchstück	A	BP — 695
D ³ li. Bruchstück	A	BP — 696
D ³ li. Bruchstück	A	BP — 697
D ³ re. Bruchstück	A	BP — 698
D ³ re. Fragment	A	BP — 699
D ⁴ re. Fragment	M	1968 VI 598
D ⁴ re. Fragment	M	1968 VI 600
D ⁴ re. Fragment	M	1968 VI 601
D ⁴ re. Fragment	A	BP — 703
D ⁴ li. Fragment	A	BP — 704
D ⁴ li. Fragment	A	BP — 705
M ¹ re. Fragment	M	1968 VI 602
M ¹ re. Fragment	A	BP — 707
M ¹ re. Fragment	A	BP — 708
M ¹ li. Fragment	A	BP — 709
M ² li. Fragment	A	BP — 710
M ² re. Fragment	A	BP — 711
P ₁ re.	M	1968 VI 603
D ₂ li. Fragment	M	1968 VI 604
D ₂ li. Fragment	A	BP — 714
D ₃ re. Fragment	M	1968 VI 605
D ₃ li. Fragment	M	1968 VI 606
D ₃ li. Fragment	A	BP — 717

Stück	Aufbewahrung	Nr.
D ₄ re.	M	1968 VI 607
D ₄ li.	M	1968 VI 608
D ₄ li. Fragmente, zusammengehörig	M	1968 VI 609
D ₄ re.	A	BP — 721
D ₄ re.	A	BP — 722
D ₄ re. Fragmente, zusammengehörig	A	BP — 723
D ₄ re. Fragment	A	BP — 724
D ₄ re. Fragment	A	BP — 725
D ₄ li. Fragment	A	BP — 726
D ₄ li. Fragment	A	BP — 727
D ₄ li. Fragment	A	BP — 728
D ₄ li. Fragment	A	BP — 729
M ₁ li.	M	1968 VI 610
M ₁ li. Fragment	A	BP — 731
M ₁ re. Fragment	A	BP — 732
M ₁ re. Fragment	A	BP — 733
M _{2?} li. Fragment	A	BP — 734

2.1.1. Beschreibung

Holotypus (Taf. 1, Fig. 1—4):

Der frische obere Prämolare ist subhypsodont, zeigt aber nur im Medisinus, wenig unter der Kammhöhe der Joche, einen Ansatz zur Zementbildung. Die Außenwand ist kurz, nahezu prismatisch und greift, relativ zur übrigen Schmelzbasis weit auf der Außenseite herunter. Para- und Metaconus bilden breite, aber kräftige Rippen, die basal nur durch eine kräftige Kerbe getrennt sind. Weiter apikal verbreitert sich diese Rinne und verflacht sich, ohne daß eine Mesostylrippe auftritt. Das Parastyl ist kurz und läuft parallel zum Paraconus, endet aber bereits als schwache Kante am Zusammenschluß von Ecto- und Protoloph. Die Parastylfurche ist seicht aber scharf, das Parastyl stark nach außen gekippt, so daß der Paraconus etwas einsinkt. Ein Metastyl ist nur in der apikalen Hälfte der Krone entwickelt. In diesem Bereich ist es blattartig nach hinten ausgewölbt. In der basalen Hälfte ist nur eine Kante des Cingulums vorhanden.

Die Querjoche fließen lingual in voller Höhe zusammen. Der Protoloph ist stark und an der Vereinigung mit dem Ectoloph nicht abgesenkt, wenn auch niedriger als der Metaloph. Der Protoconus dominiert über den Hypoconus, der als unbedeutende Spitze nach hinten ragt. Der zarte Metaloph bildet eine gewundene Linie: Ein knapp vor dem Metaconus gerade nach lingual strebender Sporn trifft rechtwinklig auf einen Grat, der gerade vom Crochet nach hinten zum Metaconulus zieht. Dieser ist schleifenförmig, so daß der Grat wieder nach vorn zum Hypoconus zurückbiegt. Eine Crista und ein Antecrochet sind nicht entwickelt. Die Basis des Medisinus ist nierenförmig um die Basis des Crochets herumgelegt.

Die Postfossette fehlt weitgehend. Sie zerfällt in eine tiefere labiale und eine seichtere linguale Grube zu beiden Seiten des nach hinten vorgewölbten Metaconulus'. Beide sind nicht weit unter das Niveau des Cingulums abgesenkt. Der Protoconus wird vorn

und hinten durch je eine scharfe, seichte Kerbe begrenzt. Der Lingualabschnitt des *Medisinus*' ist nur durch eine flache Rinne angedeutet.

Das Cingulum ist auch wenig über der Basis der Außenwand als mehrfach unterbrochene Reihe von Zapfen und Kanten verfolbar. Vorn und hinten verläuft es nur in geringer Höhe über der Basis, ein für eine hochkronige Form bemerkenswertes Verhalten. Das Innencingulum schließt sich nach einer kurzen Unterbrechung an das weit ausladende hintere Cingulum an und bildet eine steil nach vorn abfallende kräftige Kante, die bis zur hinteren Protoconusfurche reicht.

P² (Taf. 1, Fig. 5, 6):

Der andere Prämolare ist stärker abgekaut, zeigt aber noch alle wesentlichen Strukturen. Die Außenwand entspricht der des P⁴, doch kommt es nicht zur Verbreiterung der mittleren Kerbe, beide Rippen sind stärker, ein Außencingulum fehlt, Vorder- und Hinterkante der Außenwand divergieren stärker als bei P⁴.

Lingual fällt vor allem die stärkere Entwicklung und die Selbständigkeit des Meta-*lophs* auf. Der Hypoconus ist stärker betont. Der Protoloph ist labial stark abgesenkt, liegt aber noch doppelt so hoch über der Basis wie das Cingulum. Das Crochet ist kräftig, basal ist auch das Anterocrochet durch einen Wulst vertreten. Postfossette und Protoconusfurche verhalten sich wie bei P⁴. Das Innencingulum ist weiter vom vorderen Cingulum getrennt, das vordere Cingulum zeigt eine Unterbrechung vor dem Protoconus.

Spuren von Zement finden sich an der Basis von Postfossette und *Medisinus* und hinter dem vorderen Cingulum.

O b e r e M o l a r e n (Taf. 1, Fig. 8):

Außer zwei Bruchstücken der Außenwand liegen nur Splitter vor. Der abgebildete M¹ ist kräftig abgekaut, der M² fast frisch. Vorder- und Hinterkante der Außenwand divergieren stark, so daß der Zahn apikal bis weit hinauf länger wird. Das Parastyl ist bei M¹ stärker vom Paraconus abgespreizt als bei M². Es ist bei beiden Zähnen stark nach außen gekippt, wodurch der Paraconus kaum mehr weiter vorragt. Der Paraconus ist schmal und markant. Basal und apikal ist er etwas breiter. Die Parastylfurche ist kräftig und kann zugeschärft sein. Hinter dem Paraconus folgt eine kräftige Rinne.

Das Mesostyl ist breit und schwach vorgewölbt. In der basalen Hälfte der Höhe ist sein vorderes Drittel durch eine schwache Rinne abgegliedert. In der apikalen Hälfte wird es nach hinten durch eine schwache Rinne von dem schmalen, flachen Metaconus abgegliedert, der weit hinten liegt. Das Metastyl ist dick und weit abgespreizt.

Das Außencingulum ist stark und zieht als ununterbrochener Wulst nach vorn, wo es verschwommen in die Basis des Paraconus übergeht. Zement findet sich nur in Spuren in der Parastylfurche und hinter dem Außencingulum des M¹.

O b e r e M i l c h m o l a r e n (Taf. 1, Fig. 7; Taf. 3, Fig. 8):

Von oberen Milchmolaren liegt eine große Zahl von Bruchstücken vor, die meist nur wenig angekaut sind.

Die Bruchstücke von Außenwänden zeigen in der Paraconus-Parastylregion dieselben Merkmale wie die Molaren, doch ist der Paraconus noch stärker herausgehoben. Dagegen ist der Metaconus stärker entwickelt und bildet eine kräftige, nach oben verschälerte Rippe, die bis zur Basis erkennbar ist. Das Außencingulum ist stark.

Der D^2 weicht, wie bei anderen Rhinocerotiden, im Bau der Außenwand von allen anderen oberen Backenzähnen ab. Das vorliegende Bruchstück zeigt, im Gegensatz zu den anderen Milchmolaren, kein Mesostyl. Der Paraconus ist nach hinten gerückt, scharf, steil kegelförmig. Nach einer kräftigen Rinne folgt der breite, sehr flache Metaconus, dessen Hinterkante schräg nach apikal — vorn verläuft, so daß sich das Metastyl trotz der senkrechten Hinterkante nach apikal verbreitert. Das Außencingulum ist kurz, es reicht von hinten bis zur Basis des Metaconus.

Der linguale Teil ist besser bekannt; nur der D^2 ist schlecht belegt. Allen Milchmolaren gemeinsam ist das lange Crochet, das in gerader Linie in den Metaloph übergeht, und die starke Furchung der Innenhöcker, die ein weit ausladendes, labial liegendes Antecrochet und einen nach lingual ziehenden Wulst des Metaconulus abgliedert. Dabei ist die hintere Protoconusfurchung tiefer als der Medisinus und die vordere Protoconusfurchung. Die vordere Hypoconusfurchung verbindet sich nicht mit dem Medisinus, sondern erreicht getrennt die Innenwand. Die hintere Hypoconusfurchung ist schwächer, oft in mehrere parallele Runzeln aufgelöst. Die Postfossette ist etwa so tief wie der Medisinus, kurz und gerundet.

Ein Innencingulum fehlt; das vordere Cingulum ist kurz, das hintere greift weit nach lingual. Der D^4 kann parallel zur Anwachsstreifung eine basale Rinne zeigen. Zement wurde nur im Bereich der Außenwand beobachtet.

Untere Milchmolaren (Taf. 2, Fig. 14—19):

Da untere Prämolaren nicht erhalten sind, wird der P_1 , der gemeinsam mit dem Milchgebiß in Funktion ist, mit diesem besprochen. Der Zahn ist sehr klein, kleiner als bei *Hispanotherium*, aber, wie linguale und labiale Einziehungen der Basis vermuten lassen, wohl doch zweiwurzellig. Die Außenwand bildet eine einheitlich gewölbte, konvexe Fläche, ohne Andeutung einer Außenfurchung. Lingual dominiert der Haupthöcker, das Protoconid, das nach vorn nur durch eine schwache Rinne von der Schneide abgesetzt ist. Weder ein Paraconid noch eine Trigonidgrube sind entwickelt. Nach hinten fällt der Kamm etwas schwächer ab und biegt weit hinten nach lingual um, wo er steil zu dem schwach modellierten Endoconid abfällt. Vom Protoconid geht nach hinten-lingual eine zweite kurze Kante aus, die mit dem Hypolophid eine seichte, aber zugespitzte Talonidgrube umschließt, die schräg nach vorn-labial ansteigt.

D_2 und D_3 sind nur durch Bruchstücke belegt. Bei D_2 bildet die Protoconidfalte, wie bei *Hispanotherium*, einen Teil, der Innenwand. Sie ist sehr stark und durch eine weit herablaufende, scharfe Kerbe gegen das Metaconid begrenzt. Dieses bildet einen kegelförmigen Höcker, der durch zwei scharfe Furchen abgeschnürt wird. Am Hypolophid wird durch zwei linguale Kerben eine zweifache Knickung betont. Außenfurchung und Talonidgrube sind stärker schräggestellt als bei den hinteren Milchmolaren. Die vordere Außenfurchung ist scharf und reicht bis zur Basis.

Nur ein Bruchstück des D_3 zeigt die seichte, aber scharfe vordere Außenfurchung, die im Cingulum endet. Die Paralophid ist gegabelt, doch ist die Form nicht erhalten.

Der D_4 ist besonders gut belegt. Die Größenschwankungen sind stark, die Merkmale jedoch einheitlich. Alle Zähne haben ein mittellanges Paralophid, das meist lingual etwas zurückgekrümmt ist. Die Knickung des Metalophids ist rechtwinklig, die Protoconidkante wird apikal schärfer und zeigt eine kegelförmige Modellierung. An ihrem Vorderrand kann es zu einer schwach angedeuteten vorderen Außenfurchung kommen.

Die Außenfurche ist tief, scharf und meist etwas gebogen, da sie apikal stärker nach vorn geneigt ist als basal. Das Metaconid ist etwas durch Kerben betont, zeigt aber nicht die Tendenz zur Ablösung wie bei D_2 .

Auch das Hypolophid ist stark gewinkelt. Seine Kante zeigt eine betonte Kegelform des Hypoconids. Diese wird häufig durch eine labiale Furche betont. Eine Furche auf der Rückseite wurde dagegen nur bei einem Stück beobachtet.

Die Trigonidgrube ist weit, rund, mit einem horizontalen, flachen Boden, der erst im verengten, lingualen Ausgang sich zu einer stumpfen, flachen Rinne neigt. Sie liegt in geringer Höhe über der Basis. Die Talonidgrube hat dagegen eine scharfe Tiefenlinie, die meist schwach, gelegentlich auch stärker nach lingual abfällt. Sie geht nach einem deutlichen Knick steiler bis zur Kerbe zwischen den Jochen weiter. Nach hinten ist meist hoch über der Rinne eine deutliche Mulde zwischen Hypoconid und Endoconid eingesenkt.

Äußere und innere Cingula fehlen. Das vordere und das hintere Cingulum sind kurz, nur das vordere kann sich etwas auf die Außenseite, doch nie weiter als bis zur vorderen Außenfurche, fortsetzen.

Untere Molaren (Taf. 2, Fig. 13,15):

Die unteren Molaren, es sind nur Reste von M_1 und M_2 erhalten, übertreffen die Milchmolaren weit an Kronenhöhe. Die meisten Merkmale sind aber entsprechend entwickelt.

Das Paralophid ist etwas länger und schwächer zurückgekrümmt. Die Trigonidgrube ist tiefer und enger, ihr Boden ist schmaler und lingual durch eine flache Schwelle abgeschlossen. Die Außenfurche ist tief, scharf und gekrümmt. Eine vordere Außenfurche fehlt. Das Hypolophid ist normal eingekrümmt. Die Talonidgrube ist sehr tief, steilwandig und liegt nahe der Basis, während die Trigonidgrube hoch über der Basis liegt. Die Tiefenlinie ist nur lingual zugeschärft und fällt labial zu einem vertieften Trichter ab. Eine Mulde nach hinten ist nicht entwickelt. Das Hypoconid ist außen kegelförmig markiert. Die Cingula verhalten sich wie bei D_4 .

Skelettknochen sind nicht erhalten.

2.1.2. Beziehungen und Vergleiche

Weder Schädel- noch Extremitätenreste sind erhalten, die einen Aufschluß über die großsystematische Stellung der Art geben könnten. Auch die in dieser Hinsicht wichtigen Incisiven sind nicht bekannt.

Maßgebend für die Einstufung in den Tribus der Elasmotherini ist die Form der oberen Prämolaren, die in der Kombination primitiver und moderner Merkmale sehr charakteristisch ist. Insbesondere die starke Streckung der Postfossette, die bei der vorliegenden Form sogar zur Teilung führt, findet sich bei keiner anderen Gruppe der Rhinocerotidae.

Innerhalb dieser spezialisierten Gruppe sind es vor allem die primitiveren Formen, mit denen die Art die größte Ähnlichkeit aufweist. Pliozäne Formen unterscheiden sich vor allem durch ihr auffälliges Größenwachstum, durch höhere Zahnkronen und durch starke Zementbildung.

An weiteren miozänen Formen sind bisher bekannt:

- Caementodon* sp., aus dem Burdigal der Bugti-Beds (HEISSIG 1972) (1972 a)
Caementodon oettingenae HEISSIG 1972 (1972 a) aus den Siwaliks,
Beliajevina caucasica (BORISSIAK 1935) aus den Tschokrak-Sch.
Hispanotherium matritense (PRADO 1863) aus Spanien
Hispanotherium grimmi HEISSIG 1974 aus Anatolien
Begertherium borissiaki BELIAJEVA 1971, von Beger-Nur, Mongolei
Iranotherium mongoliense (OSBORN 1924) aus der Loh-Formation der Mongolei.

Da die verschiedenen Gattungen im wesentlichen nach der Lage des Hornstuhles definiert sind, ist es schwer, Gebißmaterial einzuordnen, das keinen Schädelresten zugeordnet ist. Die wichtigsten Unterschiede gegenüber diesen Formen sind:

Caementodon sp. (FORSTER-COOPER 1934, Taf. 65, Fig. 26, 28—30) ist eine Zwergform mit niederkrönigen Backenzähnen, die mit der vorliegenden Art vor allem in primitiven Merkmalen übereinstimmt: Die Molaren haben eine weit hinten liegende Metaconusrippe, Zementbildung fehlt. Bei den Milchmolaren ist die Postfossette rundlich.

Caementodon oettingenae HEISSIG 1972 zeigt mit der vorliegenden Art einige Spezialisationskreuzungen, die keine Ableitung einer der Arten aus der anderen erlauben: Die oberen Prämolaren haben eine prinzipiell sehr ähnlich gegliederte, bei *oettingenae* jedoch stärker verflachte Außenwand. Zementbildung und Höhe des vorderen und hinteren Cingulums über der Basis sind bei *oettingenae* höher entwickelt als bei der vorliegenden Form. Auch die Innenhöcker sind bei der südasiatischen Art bereits selbständiger. Der wichtigste Unterschied ist jedoch die Entwicklung der Postfossette. Diese ist bei *oettingenae* nicht in der typischen Art der Elasmotherini labiolingual gestreckt, sondern entspricht der Form der Rhinocerotini. Die oberen Molaren haben ebenfalls eine ähnlich gegliederte Außenwand, doch fehlt bei *oettingenae* die Einsenkung des Paraconus', der zudem bei der vorliegenden Art schmaler und besser begrenzt ist. Die Milchmolaren zeigen eine schwächere Schnürung der Innenhöcker bei *oettingenae*.

Die unteren Molaren von *oettingenae* haben ein kürzeres Paralophid, ihre Gruben fallen stärker nach lingual ab. Spezielle Merkmale der vorliegenden Art, wie die kegelförmige Markierung des Hypoconids oder die Krümmung der Außenfurche fehlen *oettingenae*.

Beliajevina caucasica hat obere Prämolaren mit genau derselben Gliederung der Außenwand. Auch die Kronenhöhe stimmt etwa überein. Dagegen ist *caucasica* in der Entwicklung von Zahnzement, im Höhenwachstum des vorderen und hinteren Cingulums und in der Schnürung des Protoconus' weiter fortgeschritten. Besonders stark ist der Unterschied der Postfossette, die bei der vorliegenden Art reduziert und seicht, bei *caucasica* tief, weit und mit Zement gefüllt ist. Die Molaren von *caucasica* zeigen eine stärker wellige Gliederung der Außenwand, bei der der Metaconus weiter vorn liegt, das Mesostyl schmaler und markanter ist als bei dem vorliegenden Stück. Der Paraconus ist breiter und mehr wellenförmig.

Die unteren Molaren sind bei *caucasica* stark modernisiert. Die Gruben sind mit Zement gefüllt, das Paralophid ist länger und gerade nach lingual gerichtet, die Querjoche sind stark schräggestellt, die Innenhöcker sind stärker eingeschnürt. Eine Übereinstimmung bildet nur die kegelförmige Markierung des Hypoconids, wobei bei *caucasica* auch eine hintere Furche auftritt.

Hispanotherium matritense, eine Art, die schon sehr früh, im tiefsten Vindobon der iberischen Halbinsel auftritt, hat nur mäßig hochkronige Backenzähne, aber viel Zement in deren Gruben. Die Außenwand der oberen P ist länger als bei der vorliegenden Art, hat einen stärker vortretenden Paraconus und, vor allem, oft ein deutliches Mesostyl. Ein Außencingulum fehlt. Lingual sind die Innenhöcker stärker getrennt, die Postfossette ist, wie bei *Caementodon oettingenae* weit nach labial gerückt, wenn auch etwas nach lingual gedehnt. Sie greift, wie bei der vorliegenden Art, nicht sehr tief unter das Niveau des schwach angehobenen hinteren Cingulums. Der Hypoconus ist wesentlich plumper.

Die Rippen der Außenwand sind bei den Molaren breit und dick. Der Paraconus ragt stark vor, die Metaconusrippe liegt weit hinten. Das Mesostyl kann verschmälert sein; zwischen ihm und dem Paraconus kann eine scharfe Rinne auftreten.

Die unteren Molaren haben keine gebogene Außenfurche, etwas geringere Kronenhöhe und ein langes, schräg nach vorn gestrecktes Paralophid. Das Hypoconid ist schwächer markiert. Dafür kommt es sehr häufig zu einer starken Abschnürung der Innenhöcker, die der vorliegenden Art fehlt.

Hispanotherium grimmi, die anatolische Art der Gattung, steht der vorliegenden Form nicht näher als die spanische. Zwar zeigen die oberen Prämolaren kein, oder fast kein Mesostyl, doch ist die Kronenhöhe und die Zementbildung wesentlich stärker, das Cingulum der Vorder- und Rückseite erhebt sich höher über die Basis. Die Postfossette ist tief, stärker nach lingual gerückt, und nicht zweigeteilt. Das Innencingulum fehlt. In der Molarisierung der Prämolaren ist *grimmi* überhaupt die ursprünglichste Form der Elasmotherini, *Beliajevina caucasica* ausgenommen. Der Hypoconus steht weit nach hinten über den Metaloph über, der zum Protoconus zieht.

Die oberen Molaren sind in der Gliederung der Außenwand *H. matritense* ähnlich, zeigen aber auch Anklänge an *B. caucasica*. Wie bei der letzten Art ist das Mesostyl stark, aber relativ schmal. Wie bei beiden Arten ist der Metaconus etwas nach vorn gerückt, breit und kräftig als Welle entwickelt, während er bei der vorliegenden Art schmal ist und weit hinten liegt. Dieses Merkmal ist auch am D⁴ stark unterschiedlich.

Der einzige erkennbare Unterschied der unteren Molaren ist die stärkere Rundung der Protoconidkante bei *H. grimmi*. Dagegen wirken die unteren Milchmolaren von *H. grimmi* plumper und zeigen stärkere Größenunterschiede untereinander. Selbst bei den spätesten Funden von *H. grimmi* ist der P₁ noch vollständiger entwickelt, als bei der vorliegenden Art. Insbesondere ist noch ein klar getrenntes Paraconid entwickelt.

Von *Begertherium borissaki* ist ein Teil der Oberkiefer-Bezahnung und ein nicht ganz adulter Unterkiefer bekannt. Auch bei dieser Art zeigen die oberen Prämolaren kein Mesostyl. Die Rippen der Außenwand entsprechen im übrigen der vorliegenden Art. Lingual fällt einerseits ein vollständigerer Hypoconus auf, der, wie bei *H. grimmi*, weit nach hinten übersteht. Andererseits ist die Postfossette schwach entwickelt, jedoch etwas stärker als bei der vorliegenden Art. Die Zementbildung scheint schwach zu sein, die Cingula liegen höher über der Basis, aber nicht so hoch wie bei *H. grimmi*. Ein Innencingulum fehlt. Die Gliederung der Außenwand des oberen Molaren ist nicht klar erkennbar; sie scheint aber der bei *Hispanotherium* ähnlicher zu sein, insbesondere in der starken Abplattung des Paraconus. Die unteren Molaren ähneln in der starken Winkelung des Paralophids und der Tendenz zur Abschnürung der Innenhöcker *B. caucasica*, doch ist der Innenschkel des Hypolophids nicht so stark nach hinten gestreckt.

Iranotherium mongoliense erinnert in manchen Merkmalen der oberen Backenzähne an *Hispanotherium*, vor allem in der starken Modernisierung, der Kronenhöhe und der Zemententwicklung. Die Postfossette ist weit nach lingual verlängert und tief. Charakteristisch und von allen anderen Elasmotherini abweichend sind die tiefen Kerben der Außenwand, die erst bei *Elasmotherium* selbst wieder auftreten. Beziehungen zur vorliegenden Art bestehen nicht.

Insgesamt bestehen wohl die engsten Beziehungen zu der Art *Beliajevina caucasica*, die sich aber in den typischen Spezialisierungen der Elasmotherini als weiter fortgeschritten erweist. Zwischen den beiden Arten bestehen keine Spezialisationskreuzungen; die kaukasische Art läßt sich von der anatolischen ableiten. Die Art kann also mit Vorbehalt zur Gattung *Beliajevina* gestellt werden, doch bedarf diese Einordnung noch der Bestätigung durch Funde des Vordergebisses und des Gesichtsschädels.

Das Muster der Molaren kann von der des burdigalen *Caementodon* sp. abgeleitet werden, nicht aber von *Caementodon oettingenae*, das sich bereits stärker in Richtung auf *Hispanotherium* entwickelt hat.

Begertherium borissiaki, das nicht von *Beliajevina caucasica* abgeleitet werden kann, steht in der Entwicklung der Postfossette zwischen den beiden Arten von *Beliajevina*, könnte also auf die Art *tekkayai* zurückgeführt werden. *Iranotherium mongoliense* steht all diesen Formen sehr fern, doch kann das Zahnmuster auf eine Ableitung von *Begertherium* hinweisen, wofür die Stellung des Hornes ebenfalls spricht.

Die Stellung zu den beiden *Hispanotherium*-Arten wird auf S. 33 behandelt.

2.2. *Hispanotherium grimmi* HEISSIG 1974

Gattung: *Hispanotherium* CRUSAFONT & VILLALTA 1947

Diagnose (Neufassung): Elasmotherini ohne persistente Incisiven in Ober- und Unterkiefer. Hornstuhl in mittlerer Position, weder frontal noch naso-terminal. Backenzähne mit mäßig ausgeprägter Hypsodontie, ohne Schmelzfältelung. Obere Prämolaren submolariform, mit labiolingual gestreckter Postfossette und hoher Platte des hinteren Cingulums, Zementbildung variabel, an den Molaren stärker als an Prämolaren. Extremitäten lang und kräftig.

Hispanotherium grimmi HEISSIG 1974

? 1971 Gen.? — BELIAJEVA, S. 82, Abb. 2.

Diagnose: Art der Gattung *Hispanotherium* mit einem Horn nahe der Naso-Frontalnaht. Obere Prämolaren mit weit nach lingual reichender Postfossette und sehr zartem Metaloph. Obere Molaren mit starkem Mesostyl. Untere Backenzähne ohne Tendenz zur Individualisierung der Höcker. Prämolaren und Milchmolaren von vorn nach hinten rasch an Größe zunehmend.

Holotypus: Obere Zahnreihe, P³, M¹, M² re. Bayer. Staatssammlg. Pal. hist. Geol. Nr. 1968 VI 1.

Locus typicus: Ankara — Kalecik — Çandır.

Stratum typicum: Turgut-Schichten (Obermiozän).

2.2.1. Beschreibung des Holotypus

(Taf. 1, Fig. 9, 10; Taf. 3, Fig. 6)

Der P³ ist nahezu prismatisch, Vorder- und Hinterkante der Außenwand divergieren schwach. Die Wurzeln sind schmal, plattenartig und stehen, wie bei den meisten hochkronigen Zähnen eng beisammen. Die Krone trägt in allen Vertiefungen, z. T. auch auf der glatten Außenwand, einen Zementbelag. Dieser füllt den Medisinus nicht ganz aus, sondern bildet eine unregelmäßige Lage auf den Schmelzwänden, die in der Tiefe an Dicke abnimmt.

Die Außenwand ist flach wellig, mit zwei breiten Rippen. Die breitere und höhere ist der Paraconus, der sich nach unten verbreitert und die ihn begrenzenden Rinnen verdrängt. Auch der Metaconus ist kräftig, ein Mesostyl fehlt. Parastyl und Metastyl treten kaum vor.

Die Querjoch verschmelzen innen zu einer dicken, einheitlichen Innenwand, die lingual kaum gekerbt ist. Nur die vordere Protoconusfurche ist tief und scharf. Der Metaloph ist schmaler als der Protoloph, sitzt weit hinten am Ectoloph an und gabelt sich lingual in zwei Äste, die eine runde Grube umschließen. Der Hypoconus fließt mit der Platte des hinteren Cingulums zusammen, die hinter der Postfossette eine hohe, geschlossene Wand bildet. Das Crochet ist durch zwei Fältchen vertreten, die Crista lang, zart und gegabelt. Ein Antecrochet fehlt. Die Postfossette ist sehr kurz, stark labiolingual gestreckt und bildet eine nierenförmige Abkaufgur.

Das Cingulum beschränkt sich außen auf zwei Leisten entlang der Kanten der Außenwand. Vorn und hinten verläuft es sehr hoch über der Basis, um innen steil abfallend zu enden. Ein Innencingulum fehlt.

Die beiden Molaren (Taf. 1, Fig. 10; Taf. 3, Fig. 6) zeigen eine sehr starke Zementbedeckung. Die Zahngruben sind vollständig ausgefüllt. Die Außenwand ist basal relativ kurz, doch divergieren Vorder- und Hinterkante stark nach oben, so daß das Kauflächenbild sehr langgestreckt wirkt. Die Rinnen der Außenwand sind flach und schmal, die Rippen außen abgeplattet. Das Parastyl ist lang; der Paraconus verschmälert sich kegelförmig nach oben und konvergiert mit Mesostyl und Metaconus. Das Mesostyl ist (bei M²) wesentlich breiter als bei *Hispanotherium matritense*. Der Metaconus ist kaum breiter als dieses. Das Metastyl tritt etwas mehr nach außen vor. Die Verlängerung der Außenwand nach apikal wird vor allem durch die flügelartige Ausbreitung des Metastyls bewirkt.

Protoloph und Metaloph sind etwa parallel und stark schräggestellt. An den Innenhöckern sind vier scharfe Furchen entwickelt; die des Hypoconus sind weniger tief, die des Protoconus vor allem basal stark eingesenkt. Das Antecrochet ist lang, zungenförmig; der Protoconus ist innen abgeplattet. Das Crochet ist mäßig lang, die Crista kurz. Die Postfossette ist dreieckig, in der Tiefe oval. Der Medisinus öffnet sich knapp über der Schmelzbasis.

Das Cingulum ist von vorn und hinten etwas auf die Außenwand verlängert, erhebt sich aber nicht hoch über die Basis. Das vordere und hintere Cingulum liegen hoch, doch ist das hintere hinter der Postfossette tief eingekerbt. Beide enden mit einem kräftigen Pfeiler labial der Furchen der Innenhöcker. Ein Innencingulum fehlt.

Material:

Stück	Fundort	Aufbewahrung	Nr.
P ³ , M ¹ , M ² re. Holotypus	Ankara — Kalecik — Çandır 1	M	1968 VI 1
P ⁴ , M ¹ Fragment li.	Ankara — Kalecik — Çandır 2	M	1968 VI 2
P ¹ re.	Kütahya — Sabuncu — Sofça 4	M	1968 VI 32
P ¹ re.	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 67
P ² li.	Kütahya — Sabuncu — Sofça 4	M	1968 VI 33
P ³ re. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 1	M	1968 VI 34
P ³ li. Fragment	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 69
P ³ li. Keim Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 1	A	KS 1/98
P ⁴ li.	Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka 1	M	1968 VI 23
P ⁴ re.	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 72
D ⁴ li. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 4	M	1968 VI 35
M ¹ li. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 7	M	1968 VI 36
M ² re. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 1	M	1968 VI 37
M ² re. Fragment	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 73
M ² li. Fragment	Afyon — Suzuk — Yaylacılar 2	M	1968 VI 74
M ³ re.	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 76
M ³ re.	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	A	AY 1/101, 105
M ³ re.	Ankara — Kalecik — Çandır	M	1968 VI 3
M ³ li. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 1	A	KS 1/146
M li. Fragment	Ankara — Gölbaşı — Zivra	M	1968 VI 586
Jochbogen, li. Fragment	Ankara — Gölbaşı — Zivra	M	1968 VI 585
UK-Fragment re. P ₄ —M ₃	Kütahya — Sabuncu — Sofça 4	M	1968 VI 38
UK-Fragment juv.,			
P ₁ , D ₂ li., D ₂ —M ₂ Keim re.	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 77
DI ₁₇ re.	Kütahya — Sabuncu — Sofça 4	M	1968 VI 39
DI ₂₇ re.	Kütahya — Sabuncu — Sofça 4	M	1968 VI 40
D ₄ li.	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	A	AY 1/89
P ₄ li. Fragment	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	A	AY 1/9
M ₁ li. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 1	M	1968 VI 31
M ₁ li. Fragment	Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka 4	M	1968 VI 24
M ₂ li.	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 78
M ₂ li. Fragment	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	A	AY 1/90
M ₃ re. Fragment	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 79
M ₃ li. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 1	M	1968 VI 42

Zahlreiche Splitter oberer und unterer Zähne von den obigen Lokalitäten.

Nasale re. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 4	M	1968 VI 43
Schädelfragment (Parietalia)	Ankara — Kalecik — Çandır 1	M	1968 VI 4
Schädelfragment (Occiput)	Afyon — Suzuk — Yaylacılar 2	A	AY 2/—
Scapula li. beschädigt	Muğla — Yatağan — Yeni Eskişehir	A	EH 30/5
Scapula li. dist. Fragment	Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka	M	1968 VI 25
Scapula re. dist. Fragment	Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka	M	1968 VI 26
Scapula re. dist. Fragment	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 80
Humerus re. dist. Fragment	Ankara — Kalecik — Çandır 1	M	1968 VI 5
Humerus li. dist. Fragment	Ankara — Kalecik — Çandır 1	M	1968 VI 6

Stück	Fundort	Aufbewahrung	Nr.
Humerus li. prox. Fragment	Ankara — Kalecik — Çandır	M	1968 VI 7
Humerus re. dist. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 4	A	KS 4/19
Humerus re. dist. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 4	A	KS 4/29
Humerus li. dist. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 4	M	1968 VI 44
Humerus li. Fragment	Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka	A	E/100
Radius li.	Muğla — Yatağan — Yeni Eskihisar	M	1968 VI 21
Radius li.	Kütahya — Sabuncu — Sofça 4	M	1968 VI 45
Radius, Ulna, prox. Frag. li.	Afyon — Suzuk — Yaylacılar 2	M	1968 VI 82
Radius li. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 4	A	KS 4/376
Radius re. prox. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 1	M	1968 VI 46
Radius li. prox. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 5	A	KS 5/10
Radius li. prox. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 6	A	KS 6/3
Radius re. prox. Fragment	Ankara — Kalecik — Çandır	M	1968 VI 8
Radius re. Fragment	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	A	AY 1/68
Radius re. prox. Fragment	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 81
Radius li. dist. Fragment	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 83
Radius li. prox. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 8	M	1968 VI 47
Ulna re. prox. Fragment	Ankara — Kalecik — Çandır	A	CA
Ulna re. prox. Fragment	Ankara — Kalecik — Çandır 5	M	1968 VI 9
Ulna li. prox. Fragment	Ankara — Kalecik — Çandır	M	1968 VI 10
Ulna li. prox. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 6	A	KS 6/18
Ulna li. prox. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 4	M	1968 VI 48
Ulna li. prox. Fragment	Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka 2	M	1968 VI 27
Radiale li.	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 84
Ulnare re.	Kütahya — Sabuncu — Sofça 4	M	1968 VI 49
Carpale 3 re.	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 85
Carpale 4 li.	Kütahya — Sabuncu — Sofça 4	M	1968 VI 50
MC II—IV re.	Muğla — Yatağan — Yeni Eskihisar 2	M	1968 VI 21
MC II—IV li. zum vorigen	Muğla — Yatağan — Yeni Eskihisar 2	A	E 30/2, 6, 9
MC II li. prox. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 4	A	KS 4/146
MC II re.	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 86
MC II li. prox. Fragment	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 88
MC III re. prox. Fragment	Ankara — Kalecik — Çandır 1	M	1968 VI 11
MC III re. prox. Fragment	Ankara — Kalecik — Çandır 2	M	1968 VI 12
MC III li. prox. Fragment	Ankara — Kalecik — Çandır 1	A	CA I/6
MC III re. prox. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 1	M	1968 VI 51
MC III li. prox. Fragment	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 89
MC III re. prox. Fragment	Ankara — Gölbaşı — Zivra	M	1968 VI 587
MC IV re. prox. Fragment	Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka	M	1968 VI 28
MC V re.	Kütahya — Sabuncu — Sofça	M	1968 VI 52
MC V re.	Kütahya — Sabuncu — Sofça	M	1968 VI 53
MC V re.	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 87
Femur re. dist. Fragment	Ankara — Kalecik — Çandır 1	M	1968 VI 13
Femur li. prox. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 4	M	1968 VI 54
Femur li. dist. Fragment	Ankara — Kalecik — Çandır	A	CA
Femur li. prox. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 4	A	KS 4/115
Femur re. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 6	M	1968 VI 55

Stück	Fundort	Aufbewahrung	Nr.
Femur li. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 4	M	1968 VI 56
Femur re. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 4	M	1968 VI 57
Patella li. Fragment	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 90
Patella re. Fragment	Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka 4	M	1968 VI 29
Patella li. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 1	M	1968 VI 58
Patella li. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 7	A	KS 7/4
Tibia li. dist. Fragment	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 91
Tibia li. dist. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 1	M	1968 VI 59
Tibia re. dist. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 1	M	1968 VI 60
Tibia li. dist. Fragment	Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka	M	1968 VI 30
Tibia li. Fragment	Ankara — Kalecik — Çandır 1	A	CA I v 15
Tibia li. Fragment	Ankara — Kalecik — Çandır 2	M	1968 VI 14
Tibia li. Fragment	Ankara — Kalecik — Çandır 1	M	1968 VI 15
Tibia re. Fragment	Ankara — Kalecik — Çandır 1	M	1968 VI 16
Tibia li. dist. Fragment	Ankara — Kalecik — Çandır 1	M	1968 VI 17
Astragalus re.	Ankara — Kalecik — Çandır 1	M	1968 VI 18
Astragalus re.	Ankara — Kalecik — Çandır	M	1968 VI 19
Astragalus re.	Kütahya — Sabuncu — Sofça 4	M	1968 VI 61
Astragalus li., juv.	Kütahya — Sabuncu — Sofça 6	A	KS 6/12
Astragalus re.	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 92
Astragalus re.	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 93
Astragalus re.	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	A	AY 1/22
Astragalus re.	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 94
Astragalus re. Fragment	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 95
Astragalus re. Fragment	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	A	AY 1/18
Astragalus re.	Ankara — Gölbaşı — Zivra	M	1968 VI 588
Calcaneus li. Fragment	Ankara — Gölbaşı — Zivra	M	1968 VI 589
Calcaneus li. Fragment	Ankara — Kalecik — Çandır 1	M	1968 VI 20
Calcaneus li.	Kütahya — Sabuncu — Sofça 4	M	1968 VI 62
Calcaneus re. Fragment	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 96
Centrale re. Fragment	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 97
Centrale re.	Kütahya — Sabuncu — Sofça 4	M	1968 VI 63
Centrale li. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 1	A	KS 1/154
Tarsale 4 li.	Kütahya — Sabuncu — Sofça 1	M	1968 VI 64
MT II li. prox. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 1	M	1968 VI 65
MT II li. juv. prox. Fragm.	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 98
MT IV re.	Kütahya — Sabuncu — Sofça 1	A	KS 1/49
MT IV re. prox. Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça 1	A	KS 1/43
MT IV li. prox. Fragment	Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka 1	M	1968 VI 31
MT IV li. prox. Fragment	Ankara — Gölbaşı — Zivra	M	1968 VI 590
MT IV li. prox. Fragment	Ankara — Gölbaşı — Zivra	M	1968 VI 591
Atlas Fragment	Ankara — Kalecik — Çandır 1	M	1968 VI 103
Atlas Fragment	Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka	M	1968 VI 104
Halswirbel Fragment	Kütahya — Sabuncu — Sofça	M	1968 VI 101
Halswirbel Fragment	Afyon — Suzuk — Yaylacılar	M	1968 VI 102

2.2.2. Weitere Gebißreste

(Maße s. Tab. 1 u. 2)

O b e r e P r ä m o l a r e n :

Es sind zwei P¹ vorhanden (Taf. 2, Fig. 9—11). Beide sind zweiwurzellig und mittelstark abgekaut. Beide haben eine Außen- und eine massive Innenwand, die durch einen schwächeren Metaloph verbunden sind. Ein schwacher, gekerbter Protoloph ist nur bei dem Zahn von Sofça vorhanden. Beim Zahn von Yaylacilar tritt dem vorderen Sporn der Innenwand keine Falte der Außenwand mehr gegenüber. Der auffällig kurze Parastyl ist durch ein starkes Cingulum mit der Innenwand verbunden, das mehrere Spitzen trägt. Die Postfossette ist kurz und seicht. Der Medisinus ist tief und mit Zement gefüllt. Ein kurzes Crochet ist vorhanden. Die beiden Höcker der Außenwand liegen eng beisammen, sind aber durch eine deutliche Rinne getrennt. Der Paraconus ist schmaler und schärfer als der Metaconus. Außen- und Innencingulum fehlen.

Die beiden P² (Taf. 1, Fig. 11—13) repräsentieren sehr verschiedene Abkauungsstadien, zeigen aber sonst nur wenige Unterschiede: Die Außenwand ist lang, mit einer geraden, senkrechten Hinterkante und einer leicht konvexen Vorderkante. Die drei Rinnen der Außenwand sind fast gleich tief, die mittlere ist etwas schmaler. Basal bleibt nur die Parastylfurche erhalten. Nach dem langen, stark nach vorn gestreckten Parastyl folgen zwei parallele, gleich hohe und gleich breite Rippen, die eng beisammen stehen. Ein Mesostyl fehlt; das Metastyl bildet eine scharfe Kante.

Die Querjochs konvergieren stark nach innen und treffen sich im Protoconus. Der Hypoconus ist kaum von diesem abgegliedert und steht weit und frei nach hinten über. Unmittelbar hinter ihm erreicht die höchste Erhebung der Cingulumplatte fast die Höhe des Metalophs. Die vordere Protoconusfurche ist deutlich; Antecrochet und Crochet sind nicht erkennbar; die Crista ist kurz. Die hohe Innenwand trägt lingual eine kräftige, scharfe Kerbe. Die Postfossette ist sehr weit, zweispitzig, aber seichter als der Medisinus. Innen- und Außencingulum fehlen. Das hintere Cingulum erhebt sich höher über die Schmelzbasis als das vordere. Die Zementbildung ist beim frischen Zahn stark, beim abgekauten fehlt sie.

Das P³-Fragment von Yaylacilar entspricht weitgehend dem Typusexemplar. Es fehlt ihm die Vergabelung des Metalophs, die wohl als Abnormität gewertet werden muß. Die Innenwand des nicht mit Zement bedeckten Stückes trägt zwei scharfe linguale Kerben, von denen die vordere der hinteren Protoconusfurche, die hintere der Abgrenzung des Hypoconus entspricht. Die Postfossette ist auch lingual noch sehr tief.

Die P⁴ (Taf. 1, Fig. 14, 15) entsprechen den P³, haben aber, soweit erkennbar, ein schwaches Mesostyl entwickelt. Crochet und Antecrochet sind kräftiger, dafür fehlt eine Crista. Im Gegensatz zum P³ des Holotypus ist wie beim P³-Fragment eine kräftige hintere Protoconusfurche entwickelt, die aber von der vorderen Hypoconusfurche kaum getrennt ist.

Das Fragment eines D⁴ (Taf. 3, Fig. 7) zeigt gegenüber den Molaren keine morphologischen Besonderheiten. Das Außencingulum erstreckt sich direkt an der Schmelzbasis fast über die ganze Außenwand.

O b e r e M o l a r e n :

Die Fragmente oberer M¹ und M² (Taf. 1, Fig. 10, 16) zeigen nur wenige Abweichungen von den Molaren des Holotypus. Die Außenwand ist meist weniger abgeplattet

und gleichmäßiger gewellt. Mesostyl und Metaconus sind meist nicht parallel; das Mesostyl verdrängt den Metaconus von unten nach oben.

Die oberen M^3 (Taf. 3, Fig. 3—5) entsprechen im Bau des Protoconus und des Medisinus im allgemeinen den übrigen Molaren, doch tritt als Folge der Abplattung des Protoconus oft noch eine dritte, linguale Protoconusfurche auf. Die Außenwand zeigt eine besonders tiefe, oft zugeschärfte Parastylfurche und ein scharf, leistenartig nach außen gekipptes Parastyl. Der Paraconus und der doppelt so breite Metaconus sind dagegen stark abgeflacht und bilden zwei kaum gegeneinander abgesetzte Wülste. Die Ectolophkante ist meist deutlich entwickelt. Labial vom Hypoconus ist der Ectometaloph von vorn und hinten kräftig eingeschnürt, wobei die hintere Furche basal labial am Talon vorbeizieht — ein bei Rhinocerotiden ungewöhnliches Verhalten. Der Talon ist relativ kurz und hoch. Er kann sich labial in ein kurzes Außencingulum fortsetzen. Eine vordere Hypoconusfurche ist basal vorhanden.

Untere Incisiven (Taf. 2, Fig. 7, 8):

Es sind keine Zähne vorhanden, die morphologisch den vergrößerten I_2 entsprächen. Die Symphyse des adulten Unterkiefers überragt die Wurzeln der DI_2 deutlich weit, doch sind in diesem Bereich keine weiteren Zähne angelegt.

Unsicher bleibt die Deutung von zwei stiftförmigen Zähnen mit langer Wurzel und kleiner Krone, die morphologisch weder den DI_2 noch den I_1 von Rhinocerotiden ganz entsprechen. Der kleinere hat zwar eine morphologische Krone, die aber keine Schmelzschicht mehr trägt. Seine Deutung als DI_1 entspricht der geringeren Größe. Der größere hat eine bohnenförmige Krone mit kräftigem Schmelz. Die Wurzel ist schwach gekrümmt; ihre Stärke entspricht dem Wurzelstumpf des DI_2 im Unterkiefer. Abnutzung ist nicht zu erkennen.

Untere Prämolaren:

Der juvenile Unterkiefer (Taf. 2, Fig. 3, 4) zeigt einen gut erhaltenen, kräftig abgekauten, relativ großen, zweiwurzigen P_1 . Das entspricht der Entwicklungsstufe aller primitiven Rhinocerotinae. Die Krone entspricht morphologisch einem P_2 , nur ist die Außenfurche kaum entwickelt. Das Paralophid bildet nur eine kurze Schneide mit einem schlanken Vorderpfeiler. Die Trigonidrinne ist deutlich und endet im Cingulum. Die Talonidgrube ist normal entwickelt und endet lingual an einem Cingulumrudiment. Die Abkautung betrifft nur den hinteren Teil des Zahnes, so daß das Protoconid als scharfe Spitze herausgeschliffen ist.

P_2 und P_3 fehlen. Beide P_4 sind stark abgekaut (Taf. 2, Fig. 1, 2). Sie lassen erkennen, daß die Zahngruben hoch über der Basis enden. Die Talonidgrube ist eng, schlitzförmig. Die Außenfurche ist tief, scharf und stark schräggestellt; sie liegt weiter hinten als bei den Molaren. Weder Innen- noch Außencingulum sind entwickelt. Die Außenfurche kann mit Zement gefüllt sein.

Untere Milchmolaren:

Die Zahnreihen des juvenilen Unterkiefers (Taf. 2, Fig. 3—6) zeigen eine sehr starke Zunahme der Größe vom D_2 zum D_4 . Allgemein fällt die starke Schmelzrunzelung auf.

Der D_2 läßt noch eine Spaltung des Paralophids erkennen. Von vorne innen schneidet sich eine Rinne in das dicke, kegelförmige Paraconid ein. Dieses ist durch die Tri-

gonidrinne und die scharfe, kräftige vordere Außenfurche abgegliedert. Das Protoconid erscheint außen ebenfalls kegelförmig und hat eine gerundete Kante. Die Protoconidfalte bildet einen Teil der Innenwand und ist durch eine seichte, aber scharfe Rinne begrenzt, die nicht mit der Trigonidgrube zusammentrifft. Die Außenfurche ist oben tief und scharf, verflacht sich aber nach unten schnell. Die Talonidgrube ist schräggestellt, zugeschärft mit steilen Wänden. Das Talonid ist kurz, einfach gekrümmt. Das Cingulum greift von vorn bis zur vorderen Außenfurche auf die Außenseite über; nach innen reicht es nur bis zur Paralophidkerbe.

Der D_3 ist erheblich größer als der D_2 . Die Paralophidrinne liegt ganz auf der Vorderseite, es wird also der Paralophid-Vorderast reduziert. Der Paralophid-Hinterast ist länger als beim D_2 , aber ebenso dick und abgeschnürt. Die Außenfurche ist stärker schräggestellt und basal durch einen Wulst der Protoconidbasis stärker verflacht. Das Talonid ist länger, die Talonidgrube, vor allem labial, stärker vertieft und weniger nach lingual geneigt. Das vordere Außencingulum fehlt fast ganz.

Der D_4 ist noch größer, vor allem breiter, und entspricht morphologisch den Molaren. Das Trigonid ist durch eine Erweiterung der Trigonidgrube noch etwas nach vorn verlängert. Diese hat einen rundlichen Boden, der lingual keine Rinne bildet. Das Paralophid ist lang und hakenartig zurückgekrümmt. Eine Protoconidfalte ist nicht ausgegliedert. Die Protoconidkante ist stark gerundet. Eine vordere Außenfurche fehlt; die Außenfurche ist tiefer als die bei D_3 und vor allem stärker zugeschärft. Das Talonid ist kürzer als bei den Molaren, aber wie bei diesen deutlich geknickt. Die Talonidgrube hat eine hakenförmig geknickte, zugeschärfte Tiefenlinie, die nicht nach lingual geneigt ist. Innere und äußere Cingula fehlen. Entlang der Schmelzbasis sind Wachstumsstörungen, Vertiefungen und Fehlstellen im Schmelz zu beobachten.

Untere Molaren (Taf. 2, Fig. 1, 2, 5, 6, 12):

Kronenhöhe und Zemententwicklung sind sehr variabel. Das Paralophid ist lang, aber deutlich kürzer als das Metalophid und fällt stark nach lingual ab, ohne aber mit dem Cingulum in Verbindung zu treten. Die Trigonidgrube ist tief, mit einem nur schwach nach lingual geneigten Boden, der in eine steile Rinne übergeht. Eine Protoconidfalte kann angedeutet sein. Die Protoconidkante ist gerundet und konvex vorgewölbt. Die Außenfurche ist sehr tief und schlitzförmig zugeschärft. Die Kerbe zwischen den Jochen ist meist sehr tief eingeschnitten. Das Talonid ist lang, da der Außenschmelz des Hypolophids stark gedehnt ist. Es ist winkelig geknickt und nimmt von M_1 zu M_3 an Länge zu. Die Talonidgrube ist basal meist eng gekerbt und erst höher oben erweitert. Nur bei M_3 kann sie einen flachen Boden haben. Ihre Neigung nach lingual ist schwach. Die Cingula greifen nicht auf die Außen- oder Innenseite über. Gelegentlich sind die Innenhöcker durch seichte Rinnen leicht eingeschnürt, doch kann von einer Tendenz zur Individualisierung nicht gesprochen werden.

2.2.3. Schädelfragmente

(Tab. 4, Abb. 1)

Das Nasale (Abb. 1):

Der Knochen ist vor der Naso-Frontalnaht abgebrochen, doch ist der vordere Teil der Begrenzung gegen das Maxillare erhalten. Der Knochen ist kurz, dreieckig und vorn zugespitzt. Er ist stark quer gewölbt und nahe der Mediane verstärkt, doch sind die

beiden Nasalia nicht miteinander verwachsen. In der Längsrichtung ist der Knochen nicht gewölbt. Seine Dicke nimmt nach hinten schnell zu und zwar auf die ganze Breite. Auf der Oberseite läßt sich im hinteren Teil eine nicht ganz vollständig erhaltene Anschwellung erkennen, deren Oberfläche schwach aufgerauht ist. Weiter vorn ist die Oberseite glatt. Sowohl die starke Reduktion der frei über der Nasalincisur vorstehenden Spitze — sie erreicht nicht ganz die halbe Länge des ganzen Nasale — wie auch die sehr dicke Gewölbekonstruktion über dem Maxillare lassen auf eine Hornposition im hinteren Bereich der Nasalia schließen. Vermutlich stellt die schwache Rauhgigkeit der Oberfläche einen juvenilen Hornstuhl dar — dafür spricht auch die geringe Verzahnung der Nähte —, doch kann dieser auch noch etwas weiter hinten gelegen haben.



Abb. 1. *Hispanotherium grimmii* HEISSIG, Nasale re., Obermiozän Kütahya — Sabuncu — Sofça, Bayer. Staatssamm. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 43, $\frac{1}{2}$ nat. Größe. a. lateral, b. Querschnitt in der in a. bezeichneten Ebene. Die weit gestreute Punktierung zeigt die Ausdehnung der leicht aufgerauhten Oberfläche.

Das zweite Schädelfragment umfaßt einen Teil des rückwärtigen Schädeldaches und läßt zwei weit getrennte Cristae parietales erkennen, die nach hinten nicht mehr konvergieren. Zudem erfolgt nach hinten eine starke Verdickung des Knochens, die auf eine Annäherung an die Crista occipitalis schließen läßt. Die Unterseite zeigt den Abdruck der Hirnoberseite, doch ist für eine Deutung zu wenig erhalten.

Das dritte Schädelfragment besteht aus einer Hinterhauptsplatte mit den Condylen. Diese sind ziemlich steil gestellt und durch ein großes, oben gerundetes Foramen magnum weit getrennt. Vom Oberrand des Foramens strahlen zwei dicke, nach oben divergierende Wülste und dazwischen eine senkrechte, schwächere Mittelleiste aus. Die Crista occipitalis bildet zwei relativ schwache Flügel, die seitlich etwas heruntergezogen sind. Dadurch erhält der Oberrand des Hinterhauptes einen gerundeten Umriß. Die Gesamtform ist mehr hoch als breit. Die beiden Cristae parietales sind nicht erhalten, können aber nicht sehr weit getrennt gewesen sein.

2.2.4. Unterkiefer

(Taf. 2, Fig. 1, 2, Abb. 2)

Der adulte Unterkieferast ist sehr vollständig, während vom juvenilen nur wenig erhalten ist. Die Lage der im Symphysenbereich erhaltenen Medianlinie erlaubt es, trotz der starken Verdrückung im hinteren Teil des Corpus, auf einen relativ weiten Öffnungswinkel der beiden Äste zu schließen. Das Corpus ist relativ niedrig und massiv und nimmt von hinten nach vorn stark an Höhe ab. Der Unterrand ist gebogen und geht ohne Knick in die Symphyse über. Der Anstieg des Ramus erfolgt erst in einigem Abstand hinter dem M_3 und ist schwach gebogen. Trotzdem ist der Angulus noch kräftig

Tabelle 1. Maße (in mm) am Oberkiefergebiß verschiedener Elasmotherini

<i>Hispanotherium grimmii</i>					<i>Hispanotherium matritense</i> ¹⁾	<i>Begertherium borissiakii</i> ²⁾	<i>Beliajevina caucasica</i>	<i>Caementodon oettlingene</i>	<i>Iranotherium mongoliense</i> ³⁾	<i>Beliajevina tekkayai</i>
P ¹	L Bv Bh H	1968 VI	1968 VI	Oschi						
		32 (20) — 23 (25)	67 21 18 23 (23)							
P ²	L Bv Bh H	1968 VI 33	1968 VI 22							BP — 687
		27 32 34 (42)	29 35 38 —							
P ³	L Bv Bh H	Holo- typus								
		26 39 40 (44)								
P ⁴	L Bv Bh H	1968 VI 2	1968 VI 23	1968 VI 72						Holotyp
		34 50 49 —	30 51 — —	36 52 51 (50)						
M ¹	L Bv Bh									1968 VI 602
M ²	L Bv Bh H	1968 VI 37			(40)					
		42 53 48 (47)	45 — — (60)							
M ³	L Bv Bh H diagon. H-Talon	1968 VI 3	AY 1/101	1968 VI 76						
		41 47 34 (40) 53 24	52 55 37 64 59 17	56 58 41 (60) 61 17						

1) Typuserie; 2) aus BELIAJEVA 1971; 3) aus OSBORN 1924; 4) nach CRUSAFONT & VILLALTA 1947.

Tabelle 2. Maße (in mm) am Unterkiefergebiss von *Hispanotherium* und anderen Elasmotheriini

	<i>Hispanotherium grimmii</i>				<i>Hispanotherium matritense</i> ¹⁾	<i>Begertherium borissiakii</i> ²⁾	<i>Beliajevina causasica</i>	<i>Caementodon oettinigenae</i>	<i>Beliajevina tekkayai</i> Milchzähne, isol. 1968 VI 603			
	1968 VI 77 juv. re li	1968 VI 38 adult							1868 VI 604		1968 VI 607	
P ₁ L	14							16	12			
Bv	9							13	7			
Bh	9							14	12			
	D ₂ D ₂					P ₂	P ₂	D ₂ (25)	1868 VI 604			
P/D ₂ L	24 23					20	21	—	—			
Bv	12 12					16	13	—	—			
Bh	14 15					16	16	—	14			
H	15 14					23	24	—	17			
	D ₃ D ₃				P ₃	P ₃	P ₃					
P/D ₃ L	— 34				25	27	24					
Bv	15 15				18	18	16					
Bh	— 18				19	18	19					
H	— 17				(20)	33	25					
	D ₄	P ₄	AY 1/9	AY 1/89	P ₄	D ₄	D ₄	D ₄	1968 VI 607	1968 VI 608	BP 721	BP 722
P/D ₄ L	38	27	P ₄ 31	D ₄ 38	26	30	30	33	35	35	34	33
Bv	18	21	—	20	18	19	17	15	20	19	21	18
Bh	21	(22)	24	21	19	20	19	17	20	20	20	18
H	22	—	—	18	(25)	—	—	13	21	20	23	15
			1968 VI 24	1968 VI 41					1968 VI 610			
M ₁ L	39	(33)	—	—	36	36	33		36			
Bv	22	—	—	—	23	25	21		23			
Bh	24	—	22	22	25	25	23		35			
H	31	—	—	30	23	(35)	21		(25)			
			1968 VI 78	AY 1/90								
M ₂ L	—	(40)	48	—	39	53	44	28				
Bv	—	—	29	28	29	—	24	20				
Bh	—	24	31	—	28	23	26	21				
H	—	—	(35)	31	—	(60)	(30)	25				
			1968 VI 79									
M ₃ L	—	48	—	—	46							
Bv	—	26	29	—	27							
Bh	—	22	—	—	25							
H	—	28	(35)	—	28							

1) Typuserie; 2) aus BELIAJEVA 1971.

Tabelle 3. Maße (in mm) am Unterkiefer von *Hispanotherium grimmi* und anderen Elasmotherini

	<i>Hispanotherium grimmi</i>		<i>Beliajevina</i>	<i>Begertherium</i> ¹⁾
	1968 VI 77 juvenil	1968 VI 38 adult		
I ₁ — M ₃	—	270	—	—
P ₂ — M ₃	—	(187)	—	(240)
P/D ₂ — P/D ₄	D 93	—	P ₂ — D ₄ 79	P 85
M ₁ — M ₃	—	120	—	(130)
Symphysenlänge	—	(96)	105 ²⁾	94
Symphysendicke	—	25	39 ²⁾	—
Symphysenbreite min.	—	(62)	71 ²⁾	71
Symphysenbreite max.	—	(70)	75 ²⁾	81
Höhe des Corpus am P ₂	—	43	55 ²⁾	48
Höhe des Corpus am P ₄ /M ₁	(59)	67	74	73
Höhe des Corpus am M ₃	—	81	—	—
Dicke des Corpus am P ₂	—	35	30	—
Dicke des Corpus am P ₄ /M ₁	(33)	(38)	30	—
Dicke des Corpus am M ₃	—	(39)	(35)	—

¹⁾ aus BELIAJEVA 1971; ²⁾ aus BORISSIAK 1938.

Tabelle 4. Maße an Schädelfragmenten von *Hispanotherium grimmi* und Vergleichsstücken

	<i>Hisp. grimmi</i> 1968 VI 43	<i>Begertherium</i>	<i>Beliajevina</i> <i>caucasica</i>
Nasalia Gesamtlänge	(150)	—	(200)
Nasalia Länge der freien Spitze	56	—	(110)
Nasalia Breite über der Incisur	(88)	96	95
Nasalia, Dicke an der Naht, vorn	18	—	—
Nasalia, Dicke an der Naht, hinten	28	—	—
	1968 VI 4		
Minimale Distanz der Parietalcristae	41	—	—
	A AY 2/		
Hinterhauptshöhe	166	—	—
Hinterhaupt, Höhe über dem Oberrand des Foramen magnum	130	—	—
Hinterhaupt, Breite maximal	(145)	—	—
Hinterhaupt, Breite oben	(120)	—	—
Breite über die Condyloli	(104)	—	—
Breite : Höhe des Foramen magnum	29 : 27	—	—

entwickelt. Die Symphyse ist flach löffelförmig nach vorn ausgebreitet, wie bei allen primitiven Rhinocerotinae. Sie trägt keine vergrößerten Incisiven; nur die Wurzel eines, offenbar persistenten, DI_2 ist erhalten. Seine Position nahe der Mediane widerspricht dieser Auffassung nicht, da die Verbreiterung der Symphyse im Laufe der Ontogenie die Position der DI_2 nicht verändert, so daß, wenn die definitiven I_2 auftreten, diese seitlich der DI_2 durchbrechen. Wie bei anderen Rhinocerotinae, deren I_2 nicht mehr zur Entwicklung gelangen, ist der Vorderrand der Symphysenplatte abgerundet und lateral nach hinten gezogen. Die Kanten des Margo interalveolaris sind daher verkürzt und stark gebogen. Die Oberseite der Symphyse ist flach konkav, die Unterseite ebenfalls schwach gewölbt mit einer leichten Kante in der Mediane. Das Foramen mandibulare liegt wenig unterhalb der Zahnbasen; das For. mentale liegt wie der Symphysenbeginn bei P_2 .

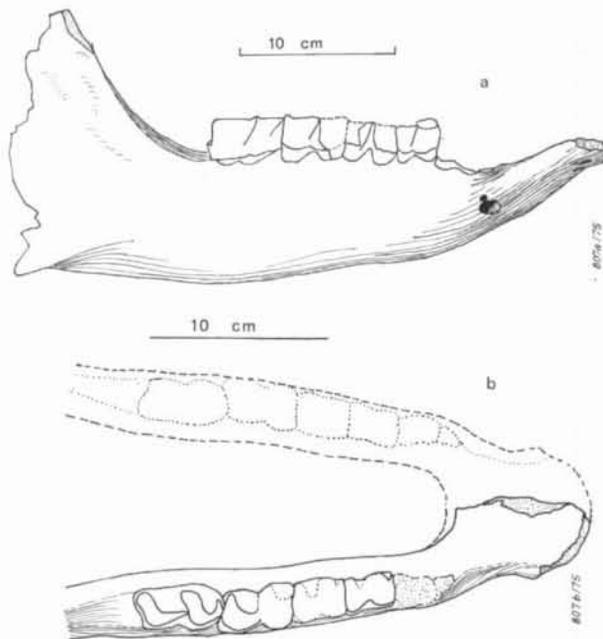


Abb. 2. *Hispanotherium grimmii* HEISSIG, Unterkieferfragment, Obermiozän, Kütahya — Sabuncu — Soğfa, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 38, verkleinert. a. lateral, b. okklusal mit zeichnerisch rekonstruierter linker Kieferhälfte.

2.2.5. Beziehungen und Vergleiche

Extremitätenreste sind nur von wenigen Elasmotherini bekannt. Ihre Merkmale haben sich als recht einheitlich innerhalb der ganzen Gruppe erwiesen. Daher sollen die wesentlichen Vergleiche hier auf Schädel- und Gebißreste beschränkt werden.

Die Zugehörigkeit zu den Elasmotherini ist aufgrund der Gebißmorphologie, der Hornposition und des Vordergebisses gesichert. Innerhalb des Tribus sind die ähnlichsten Formen im Obermiozän zu finden, alle jüngeren Arten haben höhere Zahnkronen, ein stärker spezialisiertes Kronenmuster und eine extreme Hornposition.

Von den obermiozänen Formen scheidet *Caementodon oettingenae* HEISSIG 1972 für eine engere Verknüpfung aus, da diese Form eine andere Entwicklungsrichtung eingeschlagen hat und zudem kleiner und weniger spezialisiert ist.

Es bleiben: *Iranotherium mongoliense* (OSBORN 1924), *Hispanotherium matritense* (PRADO 1863), *Begertherium borissiaki* BELIAJEVA 1971 und *Beliajevina caucasica* (BORISSIAK 1935).

Unter diesen Formen ist die Hornposition bekannt bei *Iranotherium*, *Begertherium*, *Beliajevina* und der vorliegenden Form. *I. mongoliense* hat ein terminales nasales Horn, das geht eindeutig aus der Form der Nasalia hervor, auch wenn deren Oberfläche vollkommen glatt ist. Ein Vergleich des Schädels mit dem von *I. morgani* aus dem Pliozän von Maragha zeigt nicht nur eine völlig identische Konstruktion der Nasalia, sondern auch die gleiche hohe Aufwölbung der Jochbögen, die das Schädeldach überragen. *I. mongoliense* ist damit nicht von *I. morgani* generisch getrennt zu halten. Die Gebißmorphologie rechtfertigt lediglich eine artliche Abtrennung.

Begertherium hat kein nasotermiales Horn, doch liegt der Hornstuhl vor dem Hinterrand der Nasalincisur, während er bei der vorliegenden Form dahinter liegt. Außerdem ist das Nasale nicht so stark reduziert wie das vorliegende.

Bei *Beliajevina caucasica* liegt der Hornstuhl als kuppelförmige Anschwellung unmittelbar vor der Nasofrontalnaht, also etwa wie bei der vorliegenden Form oder etwas weiter hinten.

Die Unterkieferform und das Vordergebiß sind bekannt von *Beliajevina*, *Begertherium*, *Hispanotherium matritense* und der vorliegenden Form. *Beliajevina* hat ein hohes, schlankes Corpus mandibulae und eine „normale“, wenig verbreiterte Symphyse mit geraden Kanten des Margo interalveolaris und großen I_2 zwischen denen kleinere I_1 liegen. *Begertherium* hat einen niedrigen, massiven Unterkiefer mit schwach verbreiteter Symphyse und rudimentären I oder DI. Symphysenbeginn und Ansatz des Ramus stimmen mit der vorliegenden Form überein. Die Kanten des Margo interalv. sind weniger gekrümmt als bei der vorliegenden Form, die Symphyse ist weniger verbreitert. Das Corpus mand. ist bei der vorliegenden Form und bei *Hispanotherium matritense* etwas höher und schlanker als bei *Begertherium*. Im Gegensatz zu *H. grimmi* hat *Hispanotherium matritense* reduzierte aber funktionsfähige I_2 .

Die oberen Prämolaren sind von allen Formen bekannt. Der P^1 stimmt im Grundbau bei allen Formen überein, nur bei *Beliajevina* ist er etwas länger und zeigt keine Trennung von Para- und Metaconus. Die übrigen Prämolaren zeigen, soweit mehrere Stücke einer Art vorliegen, eine erhebliche Variabilität, die die Brauchbarkeit der beobachteten Unterschiede stark einschränkt. Nur wenige Merkmale können daher als typisch für die eine oder andere Art angesehen werden.

Beliajevina caucasica vereinigt die primitiven Merkmale des Kronenmusters, die sich bei den anderen Formen vereinzelt finden. Die Höhe der Kronen übertrifft zumindest die geologisch älteren Stücke der übrigen Arten.

Der stark abgekaute P^4 von *Iranotherium mongoliense* läßt keine besonderen Merkmale mehr erkennen.

Begertherium unterscheidet sich von allen anderen Formen durch eine weniger hohe hintere Cingulumplatte, ein besonders langes Crochet und einen breiteren Metaconuswulst.

Hispanotherium matritense hat einen stärkeren, weiter hinten liegenden Metaloph. Dadurch ist die Postfossette weiter nach labial gedrängt. Auch der Kulminationspunkt der hinteren Cingulumplatte liegt weiter labial.

Bei *Hispanotherium grimmi* ist keines dieser Merkmale vorhanden. Die Prämolaren stehen in der Form *Beliajevina* sehr nahe, doch ist zumindest bei einigen Stücken die Kerbung der Innenwand geringer, wodurch sich die Art auch von *Iranotherium mongoliense* und *Hispanotherium matritense* unterscheidet. Das kürzere Crochet und die höhere hintere Cingulumplatte sind Unterschiede gegenüber *Begertherium*.

Die oberen Molaren sind im Bau einheitlicher und weniger variabel als die Prämolaren. *H. grimmi* hat stärker verflachte Rippen der Außenwand und einen lingual abgeplatteten Protoconus. Dieses letzte Merkmal tritt auch bei *Iranotherium mongoliense* auf, das aber im übrigen durch tiefe und scharfe Furchen auf der Außenwand von allen anderen Arten abweicht.

Die unteren Backenzähne zeigen, soweit sie bekannt sind, bei *H. grimmi* und *matritense* das kürzeste Paralophid, bei *Beliajevina* das längste. *Beliajevina* fällt darüber hinaus durch die starke Schrägstellung der Joche auf. Vor allem der Hypolophid-Innenschenkel der Molaren ist stark nach hinten gestreckt.

Begertherium stimmt in den hier besprochenen Merkmalen gut mit *H. grimmi* überein. *H. matritense* zeigt an den meisten Molaren eine Tendenz zur Individualisierung der Innenhöcker, die bei *H. grimmi* und bei *Begertherium* völlig fehlt. *H. grimmi* unterscheidet sich von *H. matritense* weiter durch die raschere Größenzunahme der Milchmolaren von vorn nach hinten. Die Zahnkronen sind bei *H. grimmi* im allgemeinen höher als bei *H. matritense*, doch kommen Überschneidungen vor.

Die Gesamtbewertung muß, wegen der Uniformität und Variabilität der Backenzähne, bevorzugt Schädelbau und Vordergebiss berücksichtigen. Damit sind *Beliajevina caucasica* und *Iranotherium mongoliense* sicher ausgegliedert. Damit sind Sondermerkmale dieser Formen, die starke Schrägstellung des Hypolophids der unteren Molaren bei *Beliajevina* und die scharfen Rinnen der Außenwand bei *I. mongoliense* höher zu bewerten, als Sondermerkmale der übrigen Formen. Das wird dadurch unterstrichen, daß diese Merkmale innerhalb des verbleibenden Formenkreises nicht mehr auftreten.

Die Arten *H. grimmi* und *B. borissiaki* zeigen eine intermediäre Hornposition, sind aber im übrigen deutlich im Gesichtsschädel verschieden. Damit ist sicher, daß die Art *grimmi* nicht zu *Begertherium* gestellt werden kann. Da von *Hispanotherium matritense* aber noch keine Reste des Gesichtsschädels vorliegen, bleibt die Stellung der Art *grimmi* zu dieser Gattung provisorisch; die Gebißreste allein bieten auf keinen Fall genügend Unterschiede zur Aufstellung einer neuen Gattung.

2.2.6. Extremitätenreste

(Abb. 3—25, Tab. 5—18)

Phalangen und Sesambeine sind nirgends im Zusammenhang erhalten. Da dies auch für den überwiegenden Teil des Vergleichsmaterials zutrifft, wird von ihrer Bearbeitung abgesehen.

Für die Vergleiche der übrigen Knochen werden, soweit verfügbar, die rezenten Arten *Didermocerus sumatrensis* (FISCHER), im folgenden abgekürzt *D. s.*, *Rhinoceros*

unicornis L., im folgenden abgekürzt *R. u.* und *Diceros bicornis* (L.), abgekürzt *D. b.*, herangezogen. Von fossilen Formen sind insbesondere die Elasmotherini von Interesse. Extremitätenknochen sind bekannt von *Caementodon oettingenae* HEISSIG, abgekürzt *C. o.*, *Beliajevina caucasica* (BORISSIAK), abgekürzt *B. c.* und *Elasmotherium caasicum* BORISSIAK, abgekürzt *E. c.*

2.2.6.1. Vorderextremität, proximal

(Abb. 3—7, Tab. 5—8)

Scapula (Tab. 5):

Scapulae fossiler Rhinocerotidae sind selten vollständiger erhalten; nur der distale Gelenkkopf ist etwas widerstandsfähiger. Daher fehlt fossiles Vergleichsmaterial weitgehend. Zum Vergleich werden *D. s.* und die Abbildung von *B. c.* (Abb. 3) herangezogen.

Tabelle 5. Maße an der Scapula von *Hispanotherium grimmi* (in mm)

Messstrecke	Fundstelle	Yeni Eskihisar EH 30/5	Çatakbağyaka 1968 VI 25
Größter Durchmesser der Gelenkpfanne		64	70
Kleinster Durchmesser der Gelenkpfanne		54	64
Dicke (mediolateral) am Gelenkkopf		55	65
Breite am Collum		81	(103)

Das vollständigste vorliegende Stück von Yeni Eskihisar hat zwar stark zerstörte Ränder im proximalen Bereich, doch lassen sich die Proportionen noch etwa feststellen. Es ist wie bei *B. c.* lang und schlank. Der craniale Abschnitt der Lateralfläche ist schmal, während sich der caudale nach proximal stärker verbreitert. Bei der breiteren Scapula von *D. s.* verhält es sich umgekehrt. Umfang und Ansatzbreite der Cartilago scapulae lassen sich nicht feststellen. Die Facies serrata umfaßt eine sehr große Fläche und ist scharf abgegrenzt. Über die Höhe der Spina läßt sich nichts sagen. Die Tuberositas spinae ist schwach verdickt. Die craniale Muskelleiste der Spina ist schwächer als bei *D. s.*, erhebt sich kaum über die Fossa infra spinam und ist auf den distalen Teil der Spina beschränkt. Der Margo cervicalis ist nicht verbreitert und trägt keine laterale Muskelleiste. Daher ist die Incisura scapulae flach und unscharf begrenzt. Die Muskelleiste des Margo thoracicus ist deutlich, aber ebenfalls schwächer als bei *D. s.*

Bei allen Exemplaren des distalen Gelenkkopfes ist die Pfanne wie bei *D. s.* mehr gerundet, nicht so stark gestreckt wie bei primitiveren Rhinocerotidae. Eine Incisur fehlt. Das Tuber scapulae ist dick und niedriger als bei *B. c.* Der Processus coracoides ist kurz und weit vom Rand der Gelenkpfanne entfernt. Die Muskelleisten des Margo thoracicus verstärken sich am Rand der Gelenkpfanne zu einem schmalen, meist gegabelten Knoten, der *D. s.* fehlt.

Im Gegensatz zu *D. s.* endet die Spina im Bereich des Collum scapulae mit flacher Abdachung und erreicht den Rand der Gelenkpfanne nicht. Von ihrem Ende zieht eine Leiste bis nahe an den Tuber scapulae, um dann scharf nach caudal zum Rand der

Gelenkpfanne abzubiegen. Diese Leiste kommt auch bei anderen Rhinocerotidae vor, ist aber normalerweise nicht mit der Spina verbunden. Caudal von dieser Leiste liegt am Rand des Gelenks noch ein weiteres Knötchen, das bei *D. s.* den Endpunkt der Spina bildet, hier aber isoliert ist. Das Foramen, das caudal vom distalen Ende der Spina liegt, hat etwa dieselbe Lage wie bei *D. s.*

Die starke Verschiebung der Spina nach cranial kommt auch *B. c.* zu.

Humerus (Tab. 6, Abb. 3):

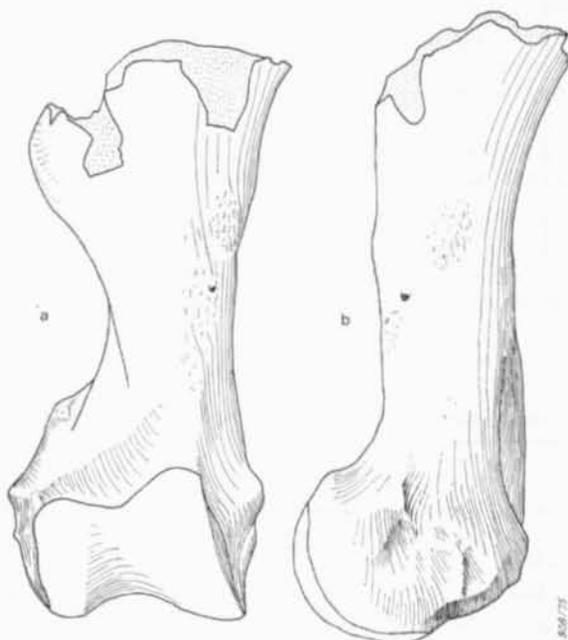


Abb. 3. *Hispanotherium grimmii* HEISSIG, Humerus re., dist Fragment, Obermiozän, Ankara — Kalecik — Çandır, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 5, $\frac{1}{3}$ nat. Größe. a. cranial, b. lateral.

Proximal: Das proximale Bruchstück zeigt den Hinterrand des Gelenkkopfes, von dem etwa zwei Drittel erhalten sind. Seine Wölbung ist flach, etwa wie bei *R. u.* Die Aufstülpung des Lateralrandes ist stärker, etwa wie bei *D. b.*; bei *D. s.* fehlt sie. Wie bei *R. u.* und *D. b.* steht der Caudalrand des Kopfes nur schwach über das Collum über. Im Gegensatz zu allen drei Vergleichsarten endet die von der Tuberositas deltoidea zum Kopf ziehende Crista anconaea nicht lateral am Kopf, sondern nahe der mediocaudalen Ecke. Zwischen ihr und dem lateralen Rand des Kopfes liegt ein kräftiges kleines Tuberculum, das sich wegen der schlechten Erhaltung nicht homologisieren läßt. Es könnte sich um einen Fortsatz des Tuberculum majus caudale handeln.

Distal: Die Trochlea bietet generell wenig Unterscheidungsmöglichkeiten. Bei den Rhinocerotinae besteht die Tendenz, die caudale Kante des lateralen Rollkammes ab-

zuschwächen. Bei den vorliegenden Stücken ist sie, wie auch bei *C. o.*, noch ziemlich markant. Der lateral davon liegende Teil des lateralen Rollkammes ist abgeflacht.

Wie bei allen massiv gebauten Formen ist die Fossa olecrani breit, queroval, während sie bei schlanken Formen wie *C. o.* und *D. s.* hochoval ist. Auch das schwächere Vorragen des medialen Epicondylus über die F. olecrani gegenüber *C. o.* und *D. s.* entspricht dem breiteren, massiveren Bau. Im Gegensatz zu allen anderen Rhinocerotiden liegt der mediale Bandhöcker weiter proximal als die medialen Rugositäten des Epicondylus. Wie bei *C. o.*, aber auch bei einigen Aceratherini, ist die distale Narbe des lateralen Epicondylus von dessen lateraler Narbe durch eine breite Rinne getrennt, während die Narben bei den Rhinocerotini eine gemeinsame Kante bilden. Von der lateralen Narbe geht nach proximal die Crista epicondyli lat. aus, die bei den vorliegenden Stücken, wie bei allen massiv gebauten Formen kurz ist und proximal mit einem Zapfen endet. Die vom cranialen Rand derselben Narbe ausgehende Leiste, die den proximalen Rand der Fossa radialis bildet, ist als scharfe Leiste entwickelt. Ihre Verbindung mit der Narbe bildet einen kleinen Höcker. Das entspricht etwa *C. o.*, doch hat diese Art, gemäß ihrem schlanken Wuchs, eine lange, leistenförmige Crista epicondyli lat.

Schaft: Der auffälligste Unterschied gegenüber den Rhinocerotini ist die tiefe Lage der Crista deltoidea, die auch BORISSIAK (1938: 23) bei *B. c.* beschreibt. Dem entspricht auf der Medialseite eine tiefe Lage der Tuberositas teres. Das unterhalb von dieser gelegene Foramen ist in seiner Lage sehr variabel. Vom proximalen Bereich des Schaftes ist nichts erhalten.

Tabelle 6. Maße am Humerus von *Hispanotherium grimmi* (in mm)

Meßstrecke	1968 VI 5	1968 VI 7	E/100	KS 4 19	KS 4 29
Größte Breite am Caput	—	98	—	—	—
Größte Breite der Trochlea	81	—	—	91	—
Größte Breite der dist. Epiphyse	114	—	—	—	—
Tiefe der Trochlea medial	70	—	—	—	—
Tiefe der dist. Gelenkfläche lat.	76	—	—	—	—
Kleinste Tiefe der Trochlea	41	—	—	45	—
Größte Tiefe der dist. Epiphyse med.	92	—	—	—	—
Größte Tiefe der dist. Epiphyse lat.	84	—	—	—	—
Kleinste Breite des Schaftes	52	—	55	—	42
Kleinste Tiefe des Schaftes	50	—	53	—	39

Zum Nachweis von Form- oder Größenveränderungen zwischen den verschiedenen Fundstellen reicht das Material nicht aus.

R a d i u s (Tab. 7, Abb. 4—6):

Die Proportionen sind massiv, aber nicht verkürzt, am ehesten mit *D. b.* vergleichbar. Der Schaft ist im Vergleich zu den Gelenkenden schlank.

Tabelle 7. Maße am Radius von *Hispanotherium grimmii* (in mm)

Fundstelle	Yeni	Sofça	Çandır	Yaylacılar		Sofça
	Eskihisar 1968 VI	1968 VI	1968 VI	1968 VI	1968 VI	KS 5/10
Meßstrecke	21	45	8	82 a	81	
Größte Länge	330	305	—	—	—	—
Biologische Länge	305	290	—	—	—	—
Breite der prox. Epiphyse	79	87	90	83	96	81
Tiefe der prox. Epiphyse	—	59	58	57	63	60
Breite der prox. Gelenkfläche	79	84	87	79	94	79
Tiefe d. prox. Gelenkfläche, medial	—	48	49	47	—	52
Tiefe d. prox. Gelenkfläche, Mitte	—	—	37	32	40	—
Tiefe d. prox. Gelenkfläche, lateral	—	—	33	29	42	—
				1968 VI	AY 1	KS 4
				83	68	376
Kleinste Breite am Schaft	46	54	—	—	59	47
Kleinste Tiefe am Schaft	(30)	37	—	—	38	33
Breite der dist. Epiphyse	83	93	—	—	—	—
Tiefe der dist. Epiphyse	52	52	—	(58)	—	—
Breite der dist. Gelenkfläche	63	76	—	—	—	—
Breite der Radialefläche	39	43	—	—	—	—
Breite der Intermedium-Fläche	34	—	—	38	—	—
Tiefe der dist. Gelenkfläche	36	42	—	(45)	—	—

Proximal: Entsprechend der Trochlea humeri ist die Asymmetrie der proximalen Gelenkfläche stark. Ihr lateraler Abschnitt wird durch die stark konkave Einwölbung der lateralen Gelenkfläche für die Ulna eingeengt. Diese Einschnürung ist bei den Rhinocerotini schwächer; bei *B. c.* ist sie wie bei den vorliegenden Stücken stark. Der Hinterrand der Fläche ist, wie auch bei *B. c.*, stark w-förmig ausgebuchtet, während er bei den Rhinocerotini fast gerade ist. Abstand und Form der Gelenkflächen für die Ulna sind sehr variabel.

Auf der Vorderseite liegt unmittelbar unter dem Führungskamm der Gelenkfläche eine tiefe Narbe, die wohl der Tuberositas radii entspricht. Sie ist als tiefe Grube entwickelt und liegt bei *H. grimmii* wie bei *B. c.* in der Mitte, während sie bei anderen Rhinocerotidae (außer Elasmotherini?), soweit sie auftritt, weiter medial liegt.

Der laterale Bandhöcker ist sehr kräftig entwickelt. Gegen die rauhe craniale Fläche ist er durch eine Rinne abgesetzt; nach hinten überragt er die konkave Gelenkfläche für die Ulna und eine darunterliegende tiefe Grube. Meistens setzt er sich in eine dicke Leiste bis unter diese Grube fort. Der mediale Bandhöcker ist stärker als bei den Rhinocerotini und etwas nach hinten gerückt.

Von der craniomedialen Kante des Knochens geht eine rauhe Leiste aus, die im oberen Viertel des Knochens an einer ovalen Narbe endet, die in ihrer Lage etwas variiert

und manchmal mehr auf die Vorderseite, manchmal mehr medial rückt. Dem entspricht bei *B. c.* "a long rugosity along the medial border" (BORISSIAK 1938: 25). Die Narbe ist bei den meisten Rhinocerotidae auch vorhanden, doch geht die Kante distal davon weiter. Die Narbe entspricht wohl der Ansatzfläche des *M. brachialis*; sie ist bei den Aceratheriinae größer und flacher und liegt mehr auf der Vorderseite.

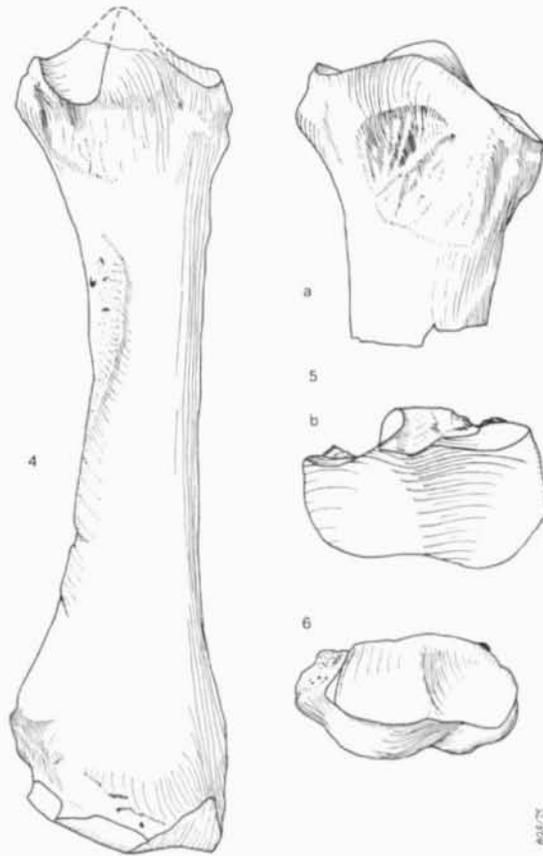


Abb. 4—6. *Hispanotherium grimmi* HEISSIG, Radius.

4. Radius li., dorsal, Obermiozän, Kütahya — Sabuncu — Sofça, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 45.
5. Prox. Fragment re., Obermiozän, Ankara — Kalecik — Çandır, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 8, a. cranial, b. proximal.
6. Radius li., distal, Obermiozän, Muğla — Yatağan — Yeni Eskihişar, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 21, alle $\frac{1}{3}$ nat. Größe.

Schaft: Diesen Verhältnissen entspricht die stärkere Rundung der Medialseite des Schaftes, die erst weit distal wieder eine Kante entwickelt. Die Anlagekante für die Ulna ist lang, markant und einfach. Sie beginnt proximal nach einem relativ kurzen

Spatium interosseum und zieht meist ohne Unterbrechung bis ins untere Drittel des Knochens. Dort liegen mehrere variable Unterbrechungen. Lateral vom proximalen Ende der Kante liegt meist ein Foramen nutritium (bei einem Stück medial). Bei den meisten Rhinocerotini ist das Spatium interosseum länger. Bei den Aceratherini besteht zusätzlich eine Tendenz zur Längsteilung der Kante in ihrem proximalen Abschnitt.

Distal: Die Gelenkfläche für das Radiale besteht vorn aus einer weiten, konkaven Mulde und einem nach hinten daran anschließenden scharfen, breiten Wulst, dessen hinterer Fortsatz stark nach proximal umgeschlagen ist. Diese Verhältnisse sind in ähnlicher Weise bei *D. b.* entwickelt, was wohl auf der Ähnlichkeit der Proportionen beruht. Bei den meisten primitiveren Rhinocerotidae ist die Mulde enger und der Wulst breiter und flacher gewölbt. Bei dem Bruchstück von Yaylacilar ist die konkave Wölbung noch stärker verflacht.

Die Gelenkfläche für das Intermedium ist breiter und flacher gewölbt als bei *D. b.*: bei dem Stück von Yaylacilar ist die Verflachung noch stärker. Die Anlagerungsfläche für die Ulna zeigt keine Besonderheiten, eine Gelenkfläche für das Ulnare ist nicht vorhanden.

Form- oder Größenveränderungen von einer Fundstelle zur anderen lassen sich am vorhandenen Material nicht sicher nachweisen. Das größte Stück stammt von Yaylacilar, doch ist auch das Stück von Çandır ziemlich groß. Das kleinere Stück von Yaylacilar stammt aus einer tieferen Fundschicht und gibt damit keinen Hinweis auf die Variabilität. Zwischen den Stücken von Yeni-Eskihisar und Sofça bestehen erhebliche Proportionsunterschiede, die noch nicht gedeutet werden können.

Ulna (Tab. 8, Abb. 7):

Bei keinem der Stücke ist das Olecranon erhalten. Auch vom Schaft ist nur das proximale Drittel vorhanden. Das distale Ende fehlt überhaupt.

Tabelle 8. Maße an der Ulna von *Hispanotherium grimmi* (in mm)

Fundstelle	Çandır	Çandır	Çandır	Sofça	Çatak-	Yayla-
	CA	1968 VI	1968 VI	KS 6	bağyaka 1968 VI	cılar 1968 VI
Meßstrecke		9	10	18	27	82 b
Höhe der Cochlea	—	—	—	—	—	65
Höhe d. lat. Gelenkfl. f. d. Radius	—	—	—	38	36	34
Breite des Radio-Ulnar-Gelenks	—	—	—	—	72	66
Breite der Cochlea im Bereich des lateralen Fortsatzes	42	45	45	—	—	38
Tiefe vom Proc. anconaeus zur Hinterkante, nach DUERST	—	—	—	—	—	87

Die Synovialgrube der Cochlea ist etwas deutlicher begrenzt als bei den rezenten Rhinocerotini. Bei anderen fossilen Formen ist sie aber noch ausgeprägter. Die Cochlea ist relativ schmal und hat einen großen, lateral am Processus anconaeus vorbeiziehenden Fortsatz. Die beiden Processus coronoides springen nur wenig vor.

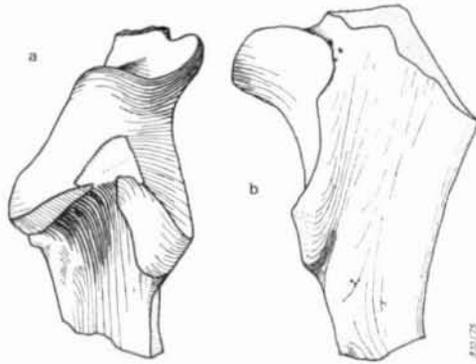


Abb. 7. *Hispanotherium grimmii* HEISSIG, Ulna li. prox. Fragment, Obermiozän, Afyon — Suzuk — Yaylacilar 2, Bayer. Staatsamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 82 b, $\frac{1}{3}$ nat. Größe, a. cranial, b. lateral.

Die beiden Gelenkflächen für den Radius sind, im Gegensatz zu den rezenten Arten, immer deutlich getrennt, wenn auch die Breite des Zwischenraumes stark variiert. Ihre Kanten mit der Cochlea bilden, wie bei *D. s.*, einen rechten oder spitzen Winkel, während der Winkel bei allen Formen mit verkürzten Extremitäten stumpf ist. Unterhalb vom Processus coronoideus lateralis verläuft eine kräftige Rinne, die bei den meisten Rhinocerotidae schwächer entwickelt ist. Sie ist auch von *B. c.* beschrieben. Der Proc. coronoideus medialis läuft distal in eine flügelartige Kante aus, die aber schwächer und kürzer ist als bei den Rhinocerotini. Die auf der Medialseite der Kante gelegene Narbe fehlt im Gegensatz zu den rezenten Rhinocerotini. Nahe dem proximalen Ende der Anlagerungskante für den Radius liegt bei dem Stück von Çatabağyaka ein Foramen. Dieses liegt bei den Rhinocerotini am distalen Ende der Kante des Proc. coronoideus med., bei den Aceratherini entspricht die Lage dem vorliegenden Stück. Die Anlagerungskante für den Radius ist kräftig und ungeteilt.

2.2.6.2. Carpus und Metacarpus (Abb. 8—18, Tab. 9—11)

Die Carpalknochen sind im ganzen gesehen hoch und massiv. Die Proportionsveränderungen zwischen den einzelnen Fundstellen lassen sich besser beurteilen als bei den weniger gut erhaltenen Langknochen.

R a d i a l e (Abb. 8) (Breite 71, Höhe lat. 52, H. Mitte 42, H. med. 67, Tiefe, Mitte 50, B : T der Radius-Fac. 51 : 45, B : T der Carpale-1-Fac. 11 : 19, B : T der Carpale-2-Fac. 30 : 31, B : T der Carpale-3-Fac. 27 : 29, B : H der dist. Intermedium-Fac. 17 : 7):

Wie bei allen Elasmotherini ist der hintere Abschnitt der proximalen Intermedium-Facette durch einen abgeflachten Höcker ersetzt, der nicht überknorpelt war (SŁODKIEWITSCH 1923, Taf. 1, Fig. 2 b, hält den Höcker für eine schlecht erhaltene Gelenkfläche). Wie bei den übrigen Elasmotherini ist auch die distale Gelenkfläche für das Intermedium sehr klein.

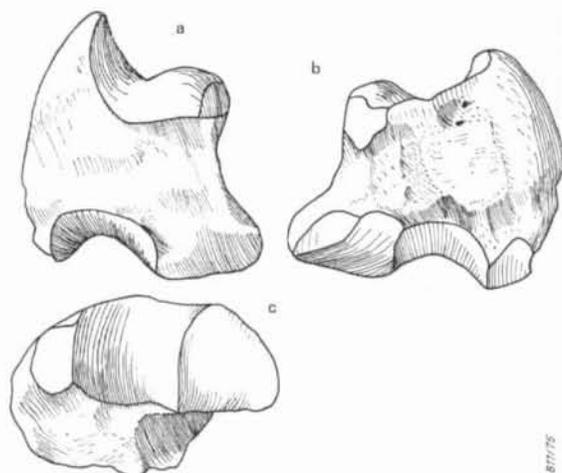


Abb. 8. *Hispanotherium grimmii* HEISSIG, Radiale li., Obermiozän, Afyon—Suzuk—Yaylacilar, Bayer. Staatssaml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 84, 1/2 nat. GröÙe, a. dorsal, b. volar, c. distal.

Die Gelenkfläche für den Radius zeigt unter den Elasmotherini sehr charakteristische Unterschiede: Bei *C. o.* ist die konkave Wölbung breit, die Dorsovolarachse gerade. Bei den anderen Formen ist die Fläche auch dorsovolar schwach, konvex gewölbt. Bei *B. c.* ist die konkave Wölbung schmaler und tiefer, der davor liegende Wulst wird breiter. Zugleich bildet der Medialrand der konkaven Fläche eine sehr hoch aufragende Spitze. Bei *H. grimmii* ist der Wulst noch breiter, wodurch die ganze Gelenkfläche breiter wird. Das trifft nach der Abbildung SLODKIEWITSCHS auch für *E. c.* zu, doch ist hier der Wulst auch besonders hoch.

Die distalen Gelenkflächen sind tief und relativ schmal wie auch bei *E. c.*; bei *B. c.* und *C. o.* sind sie breiter und weniger tief. Dabei ist, soweit erkennbar, allen Formen gemeinsam, daß die Carpale-2-Facette dorsovolar nicht ganz gleichmäßig durchgewölbt ist, sondern vorne verflacht ist und weit auf die dorsale Fläche hinaufzieht. Die Querwölbung dieser Fläche ist gegenüber *C. o.* verstärkt, die dorsovolare Wölbung schwächer. Die Carpale-3-Facette ist deutlich dorsovolar konvex, doch fehlt eine konkave Querwölbung, wie sie *C. o.* zeigt. Die dorsovolare Wölbung geht, wie bei *E. c.*, ohne Knick in den aufwärts gebogenen hinteren Abschnitt der Fläche über. Bei allen anderen Gruppen der Rhinocerotidae, aber auch bei *C. o.* ist bei der Hinterabschnitt scharf gegen die übrige Fläche geknickt.

Die Tubera der Dorsalseite sind flacher als bei *B. c.* Auf der Rückseite ist bei allen Formen oberhalb des Anlagerungshöckers für das Intermedium eine tiefe Grube mit mehreren Foramina entwickelt. Mit Ausnahme des mächtigen Medialtubers ist die Hinterfläche zwischen den Gelenkflächen schwach ausgehöhlt. Der Lateralfortsatz ist dick und ohne Besonderheiten.

Das Intermedium fehlt.

Ulnare (Abb. 9) (1968 VI 49, Breite 34, Tiefe medial 37, Höhe vorn 39, H. Mitte 35, Tiefe der Ulnafac. 24, B : T der Carpale-4-Fac. 24 : 23, Abstand der beiden Intermedium-Fac. 8, Höhe der proximalen 6, Höhe der distalen 10):

Das einzige Stück von Sofça ist auffallend klein, kleiner als bei *B. c.* Es hat, im Gegensatz zu den meisten anderen Rhinocerotidae keinen dreieckigen, sondern einen viereckigen Grundriß, weil die Tubera der Lateralseite weit auseinander gerückt sind. Außer dieser Eigenheit entspricht der Bau weitgehend *B. c.*

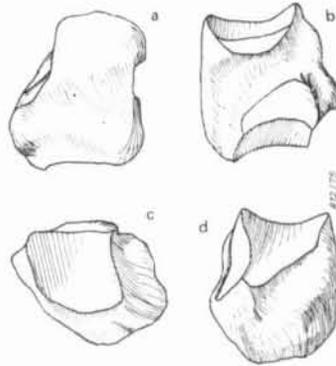


Abb. 9. *Hispanotherium grimmii* HEISSIG, Ulnare re., Obermiozän, Kütahya—Sabuncu—Sofça, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 49, 1/2 nat. Größe, a. dorsal, b. medial, c. distal, d. lateral.

Die Ulna-Facette ist tief und schmal und lateral noch stärker abgestutzt als bei *B. c.*, *C. o.* und *E. c.* Die Accessorium-Facette ist dagegen noch über das laterale Ende der Ulna-Facette hinaus verlängert wie bei *C. o.* und den Rhinocerotini. Dagegen ist diese Fläche bei *B. c.* gleichlang, bei *E. c.* kürzer als die Ulna-Facette. Die Carpale-4-Facette ist breit, dreieckig und zylindrisch dorsovolar konkav. Sie ist weniger breit als bei *B. c.*

Von den beiden Gelenkflächen für das Intermedium ist die proximale, wie bei allen Elasmotherini niedrig, saumförmig, die distale hoch, halbkreisförmig und schräg nach hinten gerückt. Sie bildet wie bei den meisten Elasmotherini nur einen stumpfen Winkel mit der Carpale-4-Facette, während der Winkel bei den übrigen Gruppen der Rhinocerotidae etwa rechtwinklig ist.

Die Dorsalfläche trägt ein kräftiges, rundliches Lateraltuber, das durch einen schmalen Wulst mit der Basis der Accessorium-Facette verbunden ist, die ebenfalls einen rundlichen Höcker bildet. Dieser ist wieder durch einen Wulst mit einem weiteren, mediovolaren Tuber verbunden. Die beiden volaren Tubera sind bei den Rhinocerotidae selten so stark getrennt. Bei *C. o.* und *B. c.* gehen sie unmittelbar ineinander über. Das vordere Lateraltuber fehlt bei *B. c.* fast ganz, bei *C. o.* kann es schwach vorhanden sein.

Carpale 3 (Abb. 10) (1968 VI 85, Breite vorn 42, Höhe vorn 37, Höhe 58, Tiefe 84, Tiefe des Bogens 55, B : T der MC III-Fac. 39 : 40, B : H des volaren Fortsatzes 19 : 25):

Der Knochen ist dem der Rhinocerotini sehr ähnlich. Von *E. c.* liegt keine Beschreibung vor.

Der wichtigste Unterschied gegenüber den Rhinocerotini ist die Verschmälerung der Carpale-2-Facette nach hinten. Dazu kommt, daß die MC II-Facette weiter nach hinten reicht, während bei den Rhinocerotidae im allgemeinen beide Flächen mit einer gemeinsamen Hinterkante abschließen. Diese beiden Merkmale stimmen bei *B. c.* und *C. o.* mit dem vorliegenden Stück überein.

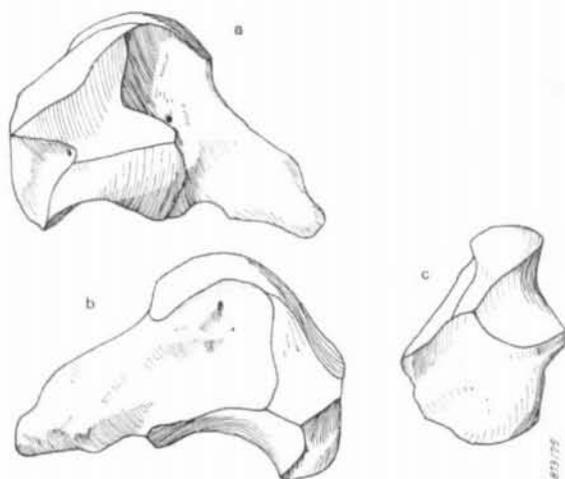


Abb. 10. *Hispanotherium grimmii* HEISSIG, Carpale 3 re., Obermiozän, Afyon — Suzuk — Yaylacilar, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 85, $\frac{1}{2}$ nat. Größe, a. medial, b. lateral, c. dorsal.

Der Volarfortsatz ist beim vorliegenden Stück spitz, bei den Rhinocerotini dagegen breit, schaufelförmig.

Die Radiale-Facette ist, wie bei *B. c.*, stark nach vorn gekippt und geht fast ohne Knick in ihren volaren Fortsatz über. Im Gegensatz zu *C. o.* und den Rhinocerotini ist sie deutlich quer konkav aber nicht dorsovolar konvex. Die Intermedium-Facette ist vorn schmal und geht fast ohne Torsion in den breiten, flach gewölbten hinteren Abschnitt über. Die Carpale-4-Facette steht steil und ist oben breiter als unten.

Die beiden medialen Gelenkflächen liegen etwa in einer Ebene. Wie bei *C. o.* und *B. c.* bilden sie keine Kante, sind aber vorn durch eine tiefe Incisur getrennt. Wie bei *C. o.* ist die für das Carpale 2 dorsovolar konkav, die für das MC II konvex.

Die MC III-Facette ist im Verhältnis zur Tiefe breit. Wie bei *B. c.* ist sie mäßig dorsovolar konkav und etwas schwächer quer konvex. Bei *C. o.* und den Rhinocerotini ist im allgemeinen die dorsovolare Wölbung viel stärker, die Querwölbung noch schwächer.

Carpale 4 (Abb. 11) (1968 VI 50, Breite 56, Höhe 43, Tiefe 76, T. lat. 60, Volartuber (B : H) 34 : 18, Intermedium-Fac. (B : T) 27 : 29, Ulnare-Fac. (B : T) 35 : 31, B : T der MC III-Fac. 20 : 23, B : T der MC IV-Fac. 33 : 34, B : T der MC V-Fac. 19 : 30):

Der Knochen ist, wie bei allen Elasmotherini, relativ breit und niedrig. Auf der Vorderseite ist, wie bei *C. o.* und *B. c.* ein scharf bandförmiges Medialtuber, aber nur die Andeutung eines Lateralubers vorhanden.

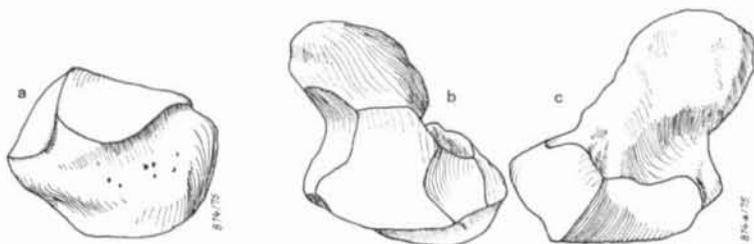


Abb. 11. *Hispanotherium grimmii* HEISSIG, Carpale 4 li., Obermiozän, Kütahya — Sabuncu — Sofça, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 50, $\frac{1}{2}$ nat. Größe, a. dorsal, b. distal, c. proximal.

Die Intermedium-Facette ist dorsovolar doppelt gewölbt, wobei die dorsale, konkave Wölbung im Gegensatz zu *Hispanotherium matritense* viel schwächer ist als die volare, konvexe. Die Fläche ist im Verhältnis zu der für das Ulnare schmal und tief, was bei *B. c.* und *C. o.* weniger, bei *E. c.* stärker ausgeprägt ist. Bei den Rhinocerotini ist die Fläche im allgemeinen viel breiter.

Die Ulnare-Facette ist, wie bei allen Elasmotherini, weiter auf die Dorsalfläche heruntergezogen als bei den Rhinocerotini. Sie ist tief, dreieckig und einfach zylindrisch gewölbt. Sie ist gegen die Intermedium-Facette durch eine kräftige Kante begrenzt, die vorn und hinten je an einer deutlichen Incisur endet. Bei den Rhinocerotini und *C. o.* fehlt die hintere Incisur.

Die Abgrenzung der Carpale-3-Facette gegen die MC III-Facette ist nicht erkennbar. Dagegen ist zwischen der MC III- und der MC IV-Facette eine kräftige Stufe entwickelt. Die MC IV-Facette ist groß, rechteckig und kräftig sattelförmig gewölbt. Die MC V-Facette ist schmal, aber sehr tief und dorsovolar stark gewölbt. Eine Verbindung mit einem Fortsatz der Ulnare-Facette ist bei den Elasmotherini (außer *Caementodon*?) nicht vorhanden, während er bei fast allen Rhinocerotini zumindest innerhalb der Variationsbreite liegt.

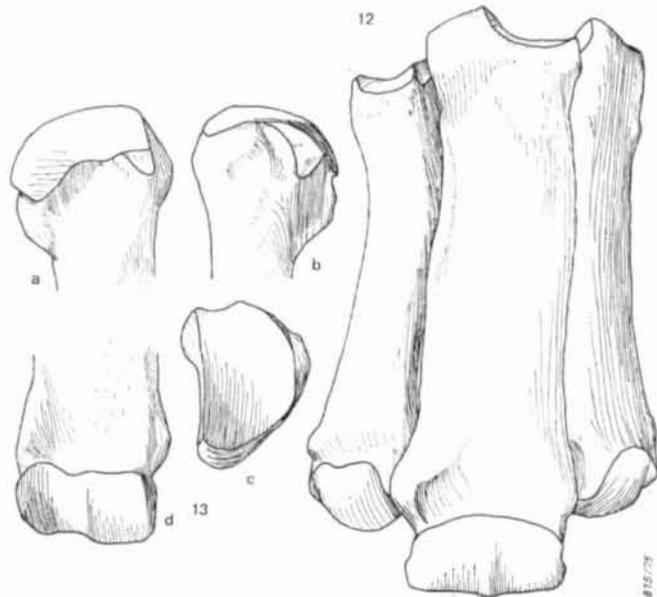
Der Volarfortsatz endet mit einer breiten, runden Scheibe, die sich auf der Oberseite in einen schmalen, hohen Grat bis zum Hinterrand der Intermedium-Facette fortsetzt.

Das wichtigste Merkmal des Metacarpus überhaupt ist die besonders schwache Querwölbung der proximalen Gelenkfläche des MC II, obwohl diese Fläche relativ schmal ist. Dagegen ist diese Fläche bei den Rhinocerotini schmal und kräftig quer konkav, bei den Aceratheriinae breit. Dieses Merkmal ist bei den vorliegenden Stücken wie bei *C. o.* stark ausgeprägt, bei *B. c.* ist es etwas schwächer, bei *Iranotherium* noch stärker entwickelt. Die dorsovolare Wölbung der Fläche ist dagegen meist stärker als bei den Rhinocerotini. Bei den vorliegenden Stücken, vor allem bei denen von Yaylıcalar, ist sie relativ schwach.

Metacarpale II (Tab. 9, Abb. 12, 13):

Tabelle 9. Maße am MC II von *Hispanotherium grimmi* (in mm)

Meßstrecke	Fundstelle	Yeni Eskihisar		Sofça	Yaylacilar	
		1968 VI	30/9	KS 4	1968 VI	1968 VI
		21	30/9	146	86	88
Größte Länge		148	144	—	162	—
Breite der prox. Epiphyse		37	—	38	40	—
Tiefe der prox. Epiphyse		29	—	28	37	38
Breite der Carpale-2-Facette		28	—	30	33	—
Tiefe der Carpale-2-Facette		29	—	28	37	35
Gesamthöhe der lat. Gelenkflächen vorn		16	—	—	18	—
Gesamthöhe der lat. Gelenkflächen mittl.		11	—	—	14	10
Gesamthöhe der lat. Gelenkflächen hinten		14	—	—	19	—
Kleinste Breite am Schaft		28	29	—	34	—
Kleinste Tiefe am Schaft		17	17	—	17	—
Breite der dist. Rolle		30	29	—	36	—
Tiefe der dist. Rolle		35	34	—	41	—
Größte Breite der dist. Epiphyse		34	32	—	43	—

Abb. 12, 13. *Hispanotherium grimmi* HEISSIG, Metacarpalia.

12. Metacarpalia II, III, IV re., zusammengehörig, Obermiozän, Muğla — Yatağan — Yeni Eskihisar, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 21, dorsal, $\frac{1}{2}$ nat. Größe.

13. MC II re., Obermiozän, Afyon — Suzuk — Yaylacilar, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 86, $\frac{1}{2}$ nat. Größe, a—c. Proximalende, a. lateral, b. medial, c. proximal, d. Distalende, volar.

Die Carpale-1-Facette ist, wie bei allen Rhinocerotinae, groß und lappenförmig, stark gegen die Carpale-2-Facette abgewinkelt und weit nach hinten gerückt. Bei *B. c.* und *Iranotherium* ist sie kleiner und weniger stark abgewinkelt. Die Carpale-3-Facette ist groß, einheitlich und sehr steil gestellt. Ihre dorsovolare Wölbung ist nur schwach konkav. Die MC III-Facette ist dagegen klein und liegt fast in einer Ebene mit der für das Carpale 3.

Der Schaft ist glatt, weniger abgeplattet als bei *B. c.* und *Iranotherium*. Oberhalb der distalen Gelenkfläche bildet er vorn zwei schwache Tubercula am Lateral- und Medialrand und hinten je eine randliche Leiste, die aber den Rand der Gelenkflächen nicht erreichen.

Die distale Gelenkrolle hat einen besonders schwachen Kamm, während er bei *B. c.* sehr kräftig entwickelt ist. Die Rückseite der Fläche ist bei dem Stück von Yeni Eskihişar schräg, bei dem Stück von Yaylacılar, wie bei *B. c.* gerade abgestutzt.

Die Stücke von Sofça und Yeni Eskihişar entsprechen sich etwa in Form und Größe. Die Stücke von Yaylacılar sind dagegen größer und massiver. Die proximale Gelenkfläche ist breiter, schwächer gewölbt und läuft hinten spitz zu. Die lateralen Flächen sind gegen die Carpale-2-Facette weniger stark abgewinkelt. Der Schaft ist stärker gebogen.

Metacarpale III (Tab. 10, Abb. 12, 14, 15):

Tabelle 10. Maße am MC III von *Hispanotherium grimmi* (in mm)

Fundstelle	Çandır		Yeni Eskihişar		Sofça	Yaylacılar	Zivra
	1968 VI	1968 VI	30/6	1968 VI	1968 VI	1968 IV	1968 IV
Meßstrecke	11	12	21	21	51	89	587
Größte Länge	—	—	168	170	—	—	—
Mediale Länge	—	—	160	160	—	—	—
Breite der prox. Epiphyse	(45)	46	45	45	46	—	—
Tiefe der prox. Epiphyse	40	40	36	39	40	—	38
Breite der Carpale-3-Facette	—	32	28	31	31	—	—
Tiefe der Carpale-3-Facette	39	38	33	35	37	(41)	37
Abstand der beiden MC-IV-Fac.	12	9	7	9	8	0	—
Kleinste Breite am Schaft	(36)	37	37	37	36	41	36
Kleinste Tiefe am Schaft	—	—	17	18	19	—	—
Breite der dist. Rolle	—	—	41	42	—	—	—
Tiefe der dist. Rolle	—	—	37	36	—	—	—
Breite der dist. Epiphyse	—	—	50	51	—	—	—

Das MC III bietet kein Merkmal, das sich generell zur Unterscheidung der *Elasmotherini* von anderen Gruppen eignet. Bei der vorliegenden Art entspricht der Knochen in Größe und Proportionen etwa dem MC III von *Didermocerus sansaniensis*. Die wichtigsten Unterschiede von dieser Art sind: Die stärkere Kippung der hinteren MC IV-Facette nach oben, die starke Längsstreckung der dorsomedialen Tuberositas im proximalen Abschnitt des Schaftes und die schärfere und weniger gleichmäßige Krümmung

der distalen Gelenkrolle, die zudem auf der Rückseite zwei tiefe Incisuren trägt. Von *B. c.* unterscheidet sich *Hispanotherium grimmi* durch die etwas stärkere Verbreiterung des Knochens nach distal, durch die geringere Abflachung und eine stärkere dorsovolare Wölbung der Carpale-3-Facette. Bei den Stücken von Sofça und Yaylacilar ist außerdem die Carpale-4-Facette deutlich vergrößert. Im Gegensatz zu *B. c.* überragt der Rollkamm die distale Gelenkrolle nur wenig.

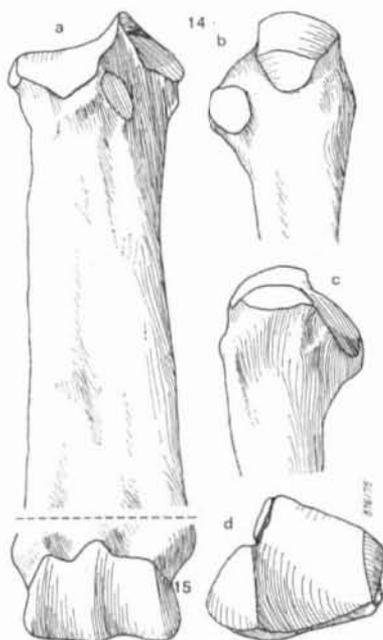


Abb. 14, 15. *Hispanotherium grimmi* HEISSIG, Metacarpalia III.

14. Prox. Fragment re., Obermiozän, Kütahya — Sabuncu — Sofça, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 51, $\frac{1}{2}$ nat. Größe, a. volar, b. lateral, c. medial, d. proximal.

15. Distalende des MC III, Abb. 12, Obermiozän, Muğla — Yatağan — Yeni Eskihisar, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 21, $\frac{1}{2}$ nat. Größe, volar.

Wie auch bei den übrigen Knochen ist die Größenzunahme nur beim Stück von Yaylacilar deutlich. Es lassen sich aber auch einige geringe morphologische Veränderungen beobachten: Die Carpale-4-Facette ist bei dem Stück von Çandır, wie bei *B. c.*, schmal, dreieckig. Bei dem Stück von Sofça ist sie breiter, trapezförmig, um bei dem Stück von Yaylacilar noch breiter zu werden. Eine ähnliche Entwicklung macht die vordere MC IV-Facette durch, die sich gleichlaufend verbreitert. Dabei nimmt der Abstand zur hinteren MC IV-Facette ab, bis die beiden Flächen bei dem Stück von Yaylacilar miteinander verschmelzen.

Der volare Höcker zwischen der Carpale-3-Facette und der hinteren MC IV-Facette ist bei den Stücken von Çandır, wie bei *B. c.*, stark entwickelt, beim Stück von Sofça schwach, bei den Stücken von Yeni Eskihisar noch schwächer. Bei den Stücken von

Zivra und Yaylacilar fehlt er ganz. Dafür verbreitert sich eine Narbe, die lateral unterhalb dieses Höckers liegt, deutlich. Sie ist bei dem Stück von Sofça schon wesentlich größer als bei den Stücken von Çandır und Zivra. Bei dem Stück von Yaylacilar ist sie gegenüber dem Stück von Sofça nur mehr schwach vergrößert.

Metacarpale IV (Tab. 11, Abb. 12, 16, 17):

Auch dieser Knochen läßt sich nur schwer von den Rhinocerotini unterscheiden. Meist ist die Gelenkfläche für das Carpale 4 breiter und weniger tief als bei den Rhinocerotini. Trotzdem haben die beiden medialen Gelenkflächen einen größeren Abstand, weil die dorsale weniger in die Tiefe gestreckt ist. Da in diesen Punkten aber unter den Rhinocerotini eine beachtliche Merkmalsstreuung herrscht, sind diese Merkmale nur beschränkt brauchbar.

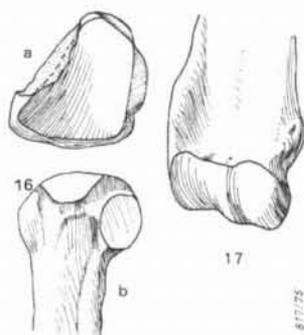


Abb. 16, 17. *Hispanotherium grimmi* HEISSIG, Metacarpalia IV.

16. MC IV re., prox. Fragment, Obermiozän, Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 28, $\frac{1}{2}$ nat. Größe, a. proximal, b. medial.

17. MC IV li. desselben Individuums wie 1968 VI 21, Distalende, volar, Obermiozän, Muğla — Yatağan — Yeni Eskihisar, MTA, Ankara, 30/2, $\frac{1}{2}$ nat. Größe.

Tabelle 11. Maße am MC IV von *Hispanotherium grimmi* (in mm)

Meßstrecke	Fundstelle	Yeni Eskihisar		Çatakbağyaka
		30/2	1968 VI	1968 VI
			21	28
Länge		140	144	—
Breite am proximalen Kopf		33	36	34
Tiefe am proximalen Kopf		34	36	36
Breite der Carpale-4-Facette		32	31	30
Tiefe der Carpale-4-Facette		30	35	34
Abstand der beiden MC III-Facetten		—	10	6
Kleinste Breite am Schaft		27	27	—
Kleinste Tiefe am Schaft		17	16	—
Breite der distalen Rolle		30	30	—
Tiefe der distalen Rolle		31	31	—
Breite der distalen Epiphyse		36	36	—

Die Carpale-4-Facette ist dreieckig mit einer sehr markanten Spitze nach hinten. Die Dorsalseite ist breiter als bei *B. c.* und *Hispanotherium matritense*. Die Wölbung der Fläche ist dorsovolar sehr gering. Vor allem der nach laterovolar abgebogene Lappen ist, im Gegensatz zu *H. matritense*, schwach entwickelt. Bei *B. c.* ist die Fläche in beiden Richtungen schwächer gewölbt.

Von den medialen Facetten für das MC III ist die vordere etwas nach oben gewendet und nur wenig in die Tiefe gestreckt. Die hintere ist, im Gegensatz zu den meisten Rhinocerotini, deutlich nach unten gewendet und ganz oder fast ganz von der Carpale-4-Facette getrennt, aber nicht so weit wie bei *H. matritense*. Der Abstand der beiden Flächen ist meist groß, doch zeigt die Verwachsung der entsprechenden Flächen am MC III von Yaylacilar, daß auch Stücke mit geringerem Abstand vorkommen müssen.

Die Gelenkfläche für das MC V ist klein aber deutlich erkennbar.

Der Schaft ist schmal und weniger abgeplattet als bei *B. c.* Oberhalb der Distalrolle trägt er medial einen dicken Höcker, lateral eine scharfe Leiste.

Die Distalrolle ist wesentlich stärker schräg gestellt als bei *B. c.* Der Hinterrand ist schräg abgestutzt. Der Kamm ist sehr viel schwächer als bei *B. c.* Im Gegensatz zu *B. c.* ist die Distalrolle gegenüber der Rolle des MC III schmaler, was auf eine stärkere Monodactylie-Tendenz hinweist.

Metacarpale V (1968 VI 52, Abb. 18, L 21, B 19, T 28, 1968 VI 53, L 28, B 19, T 29, 1968 VI 87, L 31, B 24, T 31):

Der Knochen hat die für dreizehige Rhinocerotidae typische Form. Er ist zu einem kurzen, zapfen- oder pfirsichkernförmigen Rudiment geworden, das allerdings noch eine sehr große Gelenkfläche für das Carpale 4 und eine etwas kleinere für das MC IV hat. Die große Gelenkfläche ist sehr stark dorsovolar konvex, mit schräg verlaufender Wölbungsachse. Die kleine ist nicht gewölbt, band- oder saumförmig und etwas nach hinten gerückt, während sie bei *B. c.* weit vorn liegt. Der nach distal gerichtete Teil des Knochens trägt im hinteren Teil eine kleine aufgesetzte Spitze.



Abb. 18. *Hispanotherium grimmii* HEISSIG, Metacarpale V re., Obermiozän, Kütahya — Sabuncu — Sofça, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 52, $\frac{1}{2}$ nat. Größe, a. lateral, b. medial, c. proximal.

2.2.6.3. Hinterextremität proximal

(Abb. 19, Tab. 12—14)

Femur (Tab. 12):

Das vorliegende Material ist so bruchstückhaft, daß kaum Vorstellungen über die Proportionen gewonnen werden können. Der Knochen scheint etwas schlanker zu sein als bei *D. b.* Gegenüber *D. b.* und *R. u.* erscheint der Schaft mehr gerundet.

Tabelle 12. Maße am Femur von *Hispanotherium grimmi* (in mm)

Fundstelle	Kütahya — Sabuncu — Sofça			
	KS 4/	1968 VI	1968 VI	1968 VI
Meßstrecke	115	54	55	57
Vertikaldurchmesser des Caput	68	74	—	—
Tiefe des Caput	76	81	—	—
Größte Breite des Caput	88	87	—	—
Kleinste Breite des Schaftes	—	—	54	—
Kleinste Tiefe des Schaftes	—	—	57	(51)

Proximal: Beide isolierten Femurköpfe haben eine sehr charakteristische, ovale Form, die auch BORISSIAK bei *B. c.* beschreibt. Wie bei dieser Art ist die Fovea capitis eng und tief. Das Collum ist jedoch etwas besser ausgeprägt. Vom Trochanter major ist nichts erhalten.

Schaft: Der Trochanter minor ist bei einigen Stücken teilweise erhalten. Er bildet einen langgestreckten, nur schwach vorragenden Wulst. Die stärker vorragende obere Partie ist nicht erhalten. Sein Unterrand liegt etwa auf der Höhe des Oberrandes des Troch. tertius oder etwas höher. Das wird bedingt durch die tiefe Lage des Troch. tertius, die auch die Rhinocerotini (am ausgeprägtesten *Didermocerus*) kennzeichnet.

Der Troch. tertius bildet einen nur mäßig vorragenden, dick-knolligen Vorsprung, der nicht so stark nach vorn umgeknickt ist wie bei den Rhinocerotini, aber stärker als bei den meisten Aceratheriinae.

Auf der Rückseite des Schaftes sind meist zwei große Foramina vorhanden. Eines etwa in der Mitte der caudalen Fläche in der Höhe des Unterrandes des Troch. minor, ein zweites medial des Labium mediale der Facies aspera, etwas unterhalb des Unterrandes des Troch. tertius. Dieses zweite Foramen ist bei sehr vielen Säugetiergruppen entwickelt, kommt also bei allen Rhinocerotidengruppen vor, auch wenn es bei einzelnen Individuen (oder Arten?) fehlt. Das erstere ist bei den Rhinocerotinae, vermutlich auch bei den Diceratheriinae fast immer, seltener dagegen bei den Aceratheriinae vorhanden.

Distal: Das einzige etwas vollständigeres Stück ist stark verdrückt. Der isolierte laterale Condylus zeigt, im Gegensatz zu *Aceratherium* einen stark gegliederten Epicondylus.

Patella (Tab. 13):

Patellae sind bei den Rhinocerotidae von außerordentlicher Vielfalt und unterscheiden sich auch bei nahe verwandten Arten stark. Umso schwerer wiegt die weitgehende Übereinstimmung der vorliegenden Stücke untereinander.

Tabelle 13. Maße an der Patella von *Hispanotherium grimmi* (in mm)

Fundstelle	Çatakbağyaka	Sofça		Yaylacılar
	1968 VI	1968 VI	KS 7/	AY 1/5
Meßstrecke	29	58	4	
Maximale Höhe	über 88			(101)
Maximale Breite	—	81	—	—
Maximale Dicke	46	38	42	50
Höhe der Gelenkfläche	(75)	—	—	(76)
Breite der Gelenkfläche	—	76	—	(78)

Ein wichtiges Merkmal ist die schwache Querwölbung des lateralen Abschnittes der Gelenkfläche, während der mediale stark gewölbt ist. Die Verbreiterung des lateralen Abschnittes nach oben, die BORISSIAK für *B. c.* angibt (eine Abbildung fehlt leider) ist bei den vorliegenden Stücken nicht entwickelt. Dagegen stimmt die kräftige Aufwölbung der Dorsalfläche, die zu einer großen Dicke des Knochens in der Mitte führt, bei *Hispanotherium grimmi* mit *B. c.* überein. Bei den meisten Rhinocerotini ist die Dorsalfläche mehr platt und trägt einen mittleren Grat.

Die Gliederung der Dorsalfläche zeigt eine auffallend große Basis, über die sich weit medial eine schnabelförmige Spitze erhebt. Diese trägt dorsal eine etwa vertikal verlaufende, schwache Rinne. Die Dorsalfläche des Medialfortsatzes ist abgeflacht und durch einen flachen, etwa vertikal verlaufenden Kamm begrenzt, der nur nach medial steil abfällt. Medial vom Apex liegt auf der Dorsalseite eine kleine, aber sehr markante Narbe.

Unter den vorliegenden Stücken stammt das größte von Yaylacılar. Bei diesem Stück ist die Gelenkfläche in ihrem medialen Teil stärker gewölbt als bei den übrigen Stücken. Ob sich darin eine Entwicklung oder nur der Spielraum der Variabilität ausdrückt, kann noch nicht entschieden werden.

Tibia (Tab. 14, Abb. 19):

Es sind nur Schaftstücke und distale Gelenkköpfe erhalten. Reste des proximalen Gelenkendes fehlen völlig. Dafür sind, wenigstens bei den Funden von Çandır, Hyänen mit verantwortlich, deren Bißspuren sich an mehreren Schaftstücken, vor allem entlang der proximalen Bruchstellen finden.

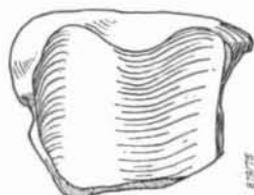


Abb. 19. *Hispanotherium grimmi* HEISSIG, Tibia li., dist. Fragment, distal, Obermiozän, Kütahya — Sabuncu — Sofça, Bayer. Staatssaml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 59, $\frac{1}{3}$ nat. Größe

Tabelle 14. Maße an der Tibia von *Hispanotherium grimmi* (in mm)

Fundstelle	Çandır					Sofça 1968 VI 59	Çatak- bağyaka 1968 VI 30	Yaylacılar 1968 VI 91
	CA I v	15	14	16	15 17			
Meßstrecke								
Kleinste Breite am Schaft	37	47	45	43	—	—	—	—
Kleinste Tiefe am Schaft	—	39	37	37	—	—	—	—
Breite der distalen Epiphyse	—	—	—	—	—	87	80	—
Tiefe der distalen Epiphyse	—	—	—	—	(72)	67	65	—
Breite der dist. Gelenkfläche	—	—	—	—	—	65	64	74
Tiefe der dist. Gelenkfläche Mitte	—	—	—	—	—	42	—	—
Tiefe der dist. Gelenkfläche lateral	—	—	—	—	60	52	—	—

Schaft: Der Schaft der Tibia bietet kaum systematisch verwertbare Merkmale. Die Proportionen sind etwas schlanker als bei *D. b.*

Distal: Die Form der Cochlea ähnelt unter den rezenten Formen am meisten *R. u.*, vor allem was die Stärke der nach distal ragenden Spitzen und das Breiten-Tiefen-Verhältnis betrifft. Die Gelenkfläche ist aber auch gegenüber dieser Art, noch mehr gegenüber den anderen, auffallend tief. Wie bei *D. s.* und *R. u.* ist die konkave Querwölbung des lateralen Abschnittes der Fläche sehr schwach.

Der Malleolus tibiae wird durch eine scharfe, enge Rinne in einen größeren vorderen und einen kleineren hinteren Teil gespalten. Diese Rinne ist bei *B. c.* ebenso scharf, bei den übrigen Rhinocerotidae vorhanden aber meist schwächer.

Wesentliche Unterschiede zwischen den Stücken der verschiedenen Fundstellen konnten nicht beobachtet werden.

2.2.6.4. Hinterextremität distal

(Abb. 20—25, Tab. 15—18)

Astragalus (Abb. 20, 21, Tab. 15):

Der Astragalus ist mit zehn Stücken der am besten belegte Knochen. Das trifft auch für das Vergleichsmaterial zu.

Der Astragalus der Elasmotherini unterscheidet sich kaum von dem der Rhinocerotini. Die relativ geringere Größe der Calcaneus-Fac. 2 und die stärkere Entwicklung des Medialtubers, das immer einen scharfen plantaren Rand hat, sind Merkmale, die zwar bei den Elasmotherini konstant sind, aber bei den Rhinocerotini ebenfalls auftreten können. Als weiteres Merkmal könnte die konvexe Querwölbung der Tarsale-4-Facette bei den Elasmotherini herangezogen werden. Bei den Rhinocerotini tritt eine konkave oder keine Querwölbung auf. Bei den spezialisierten Gattungen *Elasmotherium* und *Iranotherium* kommt es schließlich zur Isolierung der Calcaneus-Fac. 2, was bei den Rhinocerotini nur als seltene Ausnahme vorkommt.

Tabelle 15. Maße am Astragalus der Elasmotherini des Jungtertiärs (in mm)

Art	<i>Hispanotherium grimmii</i>					<i>B. caucasica</i>	<i>Iranother.</i>	<i>Caementodon.</i>				
	Fundstelle	Zivra 1968 VI	Çandır 1968 VI	Sofça 1968 VI	Yaylaçılar					Kaukasus	Marağa	Siwaliks 1956 II
Meßstrecke		588	19 18	61	22	94	92	93	95			384 383
Breite		80	72 82	80	82	76	86	80	—	79	123	59 62
Breite der Trochlea		77	64 73	71	77	76	82	79	—	77	120	55 62
Höhe medial		62	58 69	66	69	68	71	64	72	62	98	47 44
Höhe in der Mitte (minimal)		56	57 59	60	(58)	64	63	59	—	55	92	46 43
Höhe lateral		65	— 74	72	74	77	76	73	—	58	113	57 54
Tiefe maximal		51	— 58	56	—	52	59	56	58	58	85	45 44
Breite des Distalteils		69	62 67	70	76	70	76	(76)	—	69	108	55 56
Tiefe des Distalteils		38	41 45	45	—	43	44	46	—	43	70	30 35
Breite der Calcaneus-Fac. 1		34	— 39	35	40	37	42	42	—	46	64	30 32
Höhe der Calcaneus-Fac. 1		41	— 49	44	45	44	47	35	—	42	73	34 30

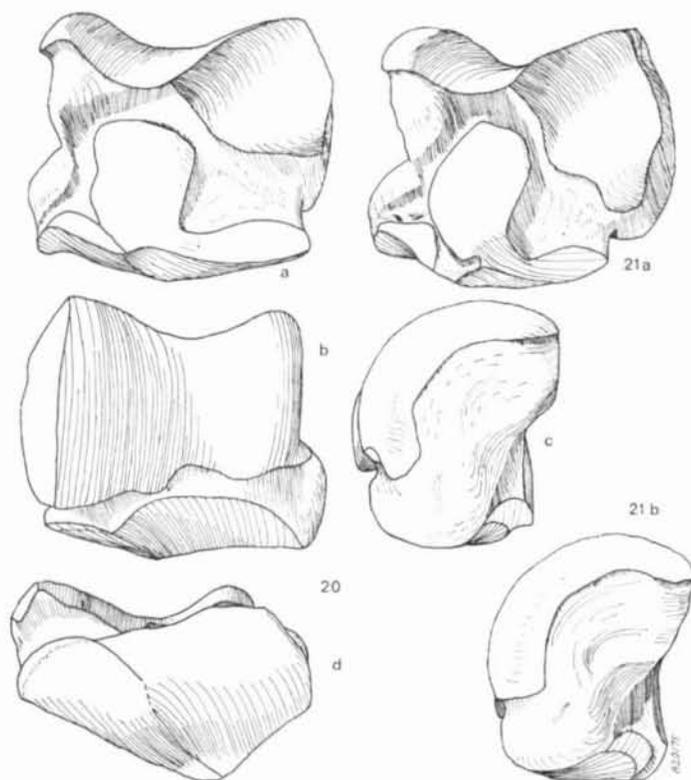


Abb. 20, 21. *Hispanotherium grimmii* HEISSIG, Astragalus re.

20. Obermiozän, Afyon — Suzuk — Yaylacilar, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 93, $\frac{1}{2}$ nat. Größe, a. plantar, b. dorsal, c. medial, d. distal.
21. Obermiozän, Ankara — Kalecik — Çandır, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 18, $\frac{1}{2}$ nat. Größe, a. plantar, b. medial.

Bei Beibehaltung der Verbindung zwischen Calcaneus-Fac. 2 und Calcaneus-Fac. 3 entsteht durch die allen Elasmotherini, aber auch einigen Rhinocerotini, zukommende starke Verlagerung der Calcaneus-Fac. 2 nach medial einer sehr typische nierenförmige Zurückbiegung dieser Fläche.

Unter den vorliegenden Elasmotherini verkörpert der Astragalus von *H. grimmii* einen Grundtyp ohne wesentliche Spezialisierungen, der in den meisten Merkmalen B. c. ähnelt:

Die Schrägstellung der Trochlea ist gering gegenüber *C. o.*, *B. c.* und *Hispanotherium matritense*, aber stärker als bei *Iranotherium* und *Elasmotherium (Sinootherium)*. Das entspricht der relativ geringeren Schrägstellung der Trochlea bei den größeren Formen innerhalb eines Verwandtschaftskreises, die bei Rhinocerotiden allgemein zu beobachten ist.

Wie bei *B. c.* ist der laterale Rollkamm stärker gewölbt als bei *C. o.* und *Iranotherium*. Der mediale Rollkamm ist im Verhältnis zu den Vergleichsformen breit und hat, im Gegensatz zu *Hispanotherium matritense*, einen breit nach medial umgeschlagenen Rand, der oft den Vorderrand des Medialtubers erreicht. Bei kleinen Exemplaren und Jungtieren erreicht er, wie bei den übrigen Elasmotherini das Tuber nicht. Die scharfe Rinne, die bei *C. o.* und *B. c.* zwischen Tuber und Trochlea zieht, fehlt *H. grimmi* durchweg. Die vom Tuber nach proximal ziehende Leiste ist ebenfalls bei *C. o.* und *B. c.* stärker entwickelt.

Die Fibula-Facette ist wie bei den übrigen miozänen Formen breiter als bei *Iranotherium* und etwas aufgekippt. Sie tritt immer in Kontakt mit der Calcaneus-Fac. 1. Die Lücke zwischen diesen Flächen und der Trochlea ist klein. Bei *H. matritense*, *C. o.* und *Iranotherium* ist die Lücke größer und unterbricht oft die Verbindung zwischen Fibula- und Calcaneus-Fac.

Die Calcaneus-Fac. 1 ist hoch, mit einem schmalen, abgeknickten Fortsatz. Sie ist bei den Stücken von Sofça und Çandır schmäler, höher und flacher gewölbt als bei den Stücken von Yaylacılar, bei denen auch der Fortsatz kleiner ist. Seine Abknickung ist wie bei *Iranotherium* stumpf und nimmt nach lateral an Stärke ab. Bei *C. o.*, *B. c.* und *H. matritense* ist dagegen der Knick scharf.

Die Calcaneus-Fac. 2 hängt, wie bei allen miozänen Elasmotherini, mit der langen, schmalen Calcaneus-Fac. 3 zusammen, doch kann der Zusammenhang sehr schwach werden. Wie bei *Iranotherium* kommt es bei einem Stück von Yaylacılar zu einer starken Annäherung der Calcaneus-Fac. 2 an die Centrale-Fac.; dagegen ist der Abstand zwischen Calcaneus-Fac. 2 und 1 meist weit. Die Rinne zwischen dem medioplantaren Tuber und der Calcaneus-Fac. 2 fehlt, so daß die Fläche gelegentlich etwas an das Tuber angelehnt erscheint. Diese Entwicklung findet sich auch bei den übrigen miozänen Elasmotherini außer *C. o.* Unterhalb des medioplantaren Tubers liegt bei allen Elasmotherini eine markante Grube, über die das Medialtuber mit einer Kante vorsteht.

Das Collum ist deutlich entwickelt und zeigt keine Tendenz zur Reduktion. Bei den übrigen miozänen Elasmotherini ist es schwächer, bei *C. o.* wird es zunehmend kürzer.

Die Tarsale-4-Facette ist in beiden Richtungen konvex. Eine leichte Torsion, die beide Stücke von Çandır zeigen, ist bei keinem anderen Stück von *H. grimmi* erkennbar, entspricht aber den übrigen Elasmotherini und den meisten Rhinocerotini.

Die Centrale-Fac. ist gegenüber den meisten Elasmotherini stärker quer gedehnt, nur bei *C. o.* ist sie noch breiter. Die Kante gegen die Tarsale-4-Fac. ist bei den meisten Elasmotherini und Rhinocerotini nur vorne scharf, schwächt sich dann ab und biegt stark nach lateral. Dieser Abbiegungspunkt liegt bei den meisten Gattungen weiter hinten als bei *H. grimmi*, bei *H. matritense* ist die Krümmung überhaupt schwach.

Die Wölbung der Centrale-Fac. ist stärker als bei *C. o.* und *Iranotherium* und entspricht etwa *B. c.* und *Hispanotherium matritense*. Das Medialtuber ist mittelstark, was einer mittleren Größe entspricht. Die größten Stücke von Yaylacılar haben das schwächste Medialtuber, bei dem großwüchsigen *Iranotherium* ist es sehr flach.

Das gute Material erlaubt es von Fundstelle zu Fundstelle mehrere Entwicklungstendenzen festzustellen. Insgesamt werden die Proportionen breiter und niedriger. Die Auswirkung dieser Entwicklung auf die Höhe der Calcaneus-Fac. 1 wurde bereits ge-

streift. Gleichzeitig wird das Medialtuber schwächer, die Fibula-Fac. steiler gestellt und die Calcaneus-Fac. 2 nach distal verschoben.

Diese Merkmale verhalten sich bei den Stücken von Çandır primitiv, nur das kleinere Stück hat bereits den Anhang der Calcaneus-Fac. 1 reduziert und die Fibula-Fac. etwas steiler gestellt. Bei den Stücken von Sofça und Zivra ist die Verschiebung der Calcaneus-Fac. 2 bereits vollzogen, was sich vor allem durch einen größeren Abstand der Fläche von der Calcaneus-Fac. 1 äußert. Das Medialtuber ist noch stark, die Fibula-Fac. noch flach ausgestellt. Von den vier vollständigen Stücken von Yaylacılar sind zwei ausgesprochen niedrig und breit, die übrigen entsprechen in der Höhe etwa denen von Sofça. Bei drei Stücken ist die Annäherung der Calcaneus-Fac. 2 an die Centrale-Fac. deutlich, nur bei einem liegt die Fläche noch nahe am medioplantaren Tuber. Bei allen Stücken ist die Fibula-Fac. steil gestellt und quer konvex.

Calcaneus (Tab. 16):

Tabelle 16. Maße am Calcaneus von *Hispanotherium grimmi* und *Beliajevina*

Art	<i>Hispanotherium grimmi</i>			<i>Bel. caucasica</i> Kaukasus
	Fundstelle	Çandır	Sofça 1968 VI Yaylacılar	
Meßstrecke		20	62	96
Höhe		—	111	125
Höhe der Artikulation		—	64	67
Breite am Sustentakulum		—	66	—
minim. Breite am Proc. calc.		27	27	38
minim. Tiefe am Proc. calc.		44	53	—
Breite am Tuber		35	—	53
Tiefe am Tuber		48	—	—
Tiefe an der Astragalus-Fac. 1		53	57	(51)
Breite der Tarsale-4-Fac.		—	23	(25)
Tiefe der Tarsale-4-Fac.		—	41	—

Der Calcaneus der Elasmotherini ist gegenüber den Rhinocerotini durch starke plantare Rugositäten unterhalb des Tuber calcanei gekennzeichnet. Diese sind bei *H. grimmi* sogar knollig entwickelt und gehen in das Tuber über, während sie bei *B. c.* deutlich vom Kopf abgesetzt sind.

Wie bei den Rhinocerotini ist je eine Gelenkfläche für die Tibia und die Fibula vorhanden. Die letztere kann bei einigen Elasmotherini fehlen. Die drei Flächen für den Astragalus sind etwas weiter voneinander entfernt als bei *H. matritense* und *B. c.* Das Sustentakulum ist stark beschädigt und zeigt keine Besonderheiten.

Die ebenfalls beschädigte Tarsale-4-Fac. ist dorsoplantar weniger konkav als bei *B. c.*

Centrale (Abb. 22, Tab. 17):

Tabelle 17. Maße am Centrale von *Hispanotherium grimmi* (in mm)

Fundstelle	Sofça		Yaylaçlar
	1968 VI	KS 1/	1968 VI
Meßstrecke	63	154	97
Breite vorn	40	—	(51)
Breite hinten	34	40	44
Tiefe	46	—	(55)
Höhe vorn	17	—	—
Höhe in der Mitte	14	19	21
Höhe hinten	19	26	29
Breite der Tarsale-3-Fac. a. d. lat. Incisur	11	14	13

Das Centrale der Elasmotherini ist dem der Rhinocerotini sehr ähnlich. Bei beiden Gruppen haben primitivere Formen am Lateralrand der Astragalus-Fac. noch keine Incisur, während sie bei höher entwickelten sehr kräftig werden kann. Dem entspricht, daß die Incisur bei *H. grimmi* stärker ist als bei *B. c.* und *H. matritense*. Ein ähnliches Verhalten zeigt der Umriss des Knochens. Er ist bei *H. grimmi* wie bei moderneren Rhinocerotini etwa rechteckig, bei *B. c.* mehr rundlich.

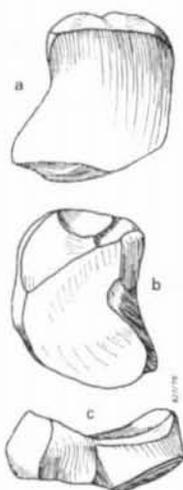


Abb. 22. *Hispanotherium grimmi* HEISSIG, Centrale re., Obermiozän, Kütahya — Sabuncu — Sofça, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 63, $\frac{1}{2}$ nat. Größe, a. proximal, b. distal, c. lateral.

Damit hängt auch die Stellung und Größe der Tarsale-1-Fac. zusammen, die bei *B. c.* und *H. matritense* noch groß und nach medial gerichtet ist, bei *H. grimmi* kleiner und mehr nach plantar verschoben wird. Die Tarsale-2-Fac. ist bei allen drei Formen

gleich, stark nach hinten zugespitzt, schwach gewölbt. Die dorsoplantare Wölbung ist konvex, die Querwölbung konkav; nur beim Stück von Yaylacilar fehlt der Fläche jede Wölbung.

Die Tarsale-3-Fac. ist wellig gewölbt. Ihre Lateralincisur liegt weit hinten. Dem entsprechend ist ihr Plantarfortsatz kurz und schmaler als bei *H. matritense* und *B. c.* Diese Merkmale verstärken sich bei dem Stück von Yaylacilar noch mehr, so daß die Incisur fast genau an den Hinterrand der Fläche gerückt ist.

Die Tarsale-4-Fac. bildet eine einheitliche, leicht gewölbte, etwa senkrecht gestellte Fläche. Sie ist damit weniger kompliziert als bei den meisten Rhinocerotini.

Es sind keine auffallenden Tubera entwickelt.

Tarsale 4 (Abb. 23) (Breite 40, Breite vorn 33, Höhe 52, Höhe vorn 36, Tiefe 65):

Das Tarsale 4 der Elasmotherini unterscheidet sich von dem der Rhinocerotini durch eine stark in die Tiefe gestreckte MT IV-Facette und durch das Fehlen eines nach lateral abgebogenen Fortsatzes der Calcaneus-Fac., der nur bei *C. o.* wie bei den Rhinocerotini vorhanden ist.

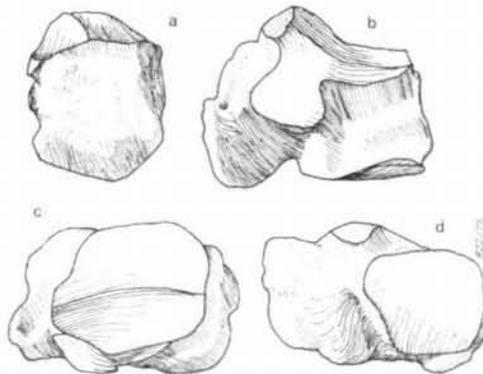


Abb. 23. *Hispanotherium grimmii* HEISSIG, Tarsale 4 li., Obermiozän, Kütahya — Sabuncu — Sofça, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968, VI 64, $\frac{1}{2}$ nat. Größe, a. dorsal, b. medial, c. proximal, d. distal.

Der vorliegende Knochen ist relativ niedrig, auch gegenüber *C. o.* und *B. c.* Im Gegensatz zu beiden ist die Astragalus-Fac. schmaler als die Calcaneus-Fac. Die erste ist in beiden Richtungen konkav, die zweite nur dorsoplantar, ihre konvexe Querwölbung ist schwächer als bei den Rhinocerotini und bei *C. o.*

Die Centrale-Fac. ist, wie bei allen Rhinocerotinae, groß und bildet mit der Astragalus-Fac. eine gemeinsame Kante. Die Tarsale-3-Fac. fehlt fast ganz, während sie bei *B. c.* und *C. o.* noch gut entwickelt ist. Die MT IV-Fac. ist tiefer als breit. Im Gegensatz zu *C. o.* ist eine Lateralincisur vorhanden, die schwächer ist und weiter hinten liegt als bei *B. c.* Die MT IV-Fac. ist schwach sattelförmig gewölbt und, wie bei allen Rhinocerotinae, vom Plantarfortsatz durch eine tiefe Rinne getrennt.

Dieser steht stark nach distal über und ist bei den Elasmotherini lateral abgeplattet und stärker nach hinten gestreckt als bei den Rhinocerotini. Bei *H. grimmi* reicht er weiter nach hinten als bei *B. c.* und *C. o.*

Metatarsale II (Abb. 24) (1968 VI 65, B prox. 31, T pr. 33, Tars. 2. Fac. B 31, T 26, Schaft B min. 22, T min. 20, 1968 VI 98, B prox. 31, T prox. 3, Ts. 2. Fac. B 28, T 22, Schaft. B : T 19 : 22):

Der Knochen unterscheidet sich vom entsprechenden der Rhinocerotini durch die Trennung der Tarsale-1-Fac. von der Tarsale-2-Fac. und durch eine deutliche dorso-plantar konvexe Wölbung der letzteren. Die beiden lateralen Gelenkflächen sind oval, nicht rundlich wie bei den Rhinocerotini. Bei der vorderen ist die senkrechte, bei der hinteren die waagerechte Achse länger. Jede bildet eine gemeinsame Kante mit der Tarsale-2-Fac. Die Teilung der beiden Flächen in je einen Anteil für das Tarsale 3 und das MT III ist nicht erkennbar, da beide Teile genau in einer Ebene liegen. All diese Merkmale stimmen mit *B. c.* überein. Es läßt sich noch nicht absehen welche davon sich als typisch für alle Elasmotherini erweisen.

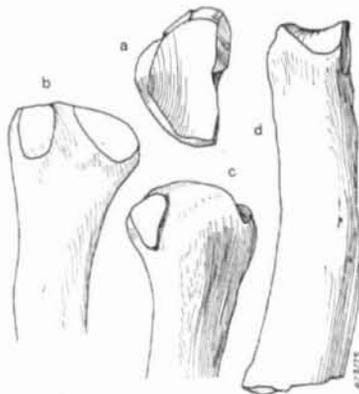


Abb. 24. *Hispanotherium grimmi* HEISSIG, Metatarsale II li., prox. Fragment, Obermiozän, Kütahya — Sabuncu — Sofça, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 65, $\frac{1}{2}$ nat. Größe, a. proximal, b. lateral, c. medial, d. dorsal.

Gegenüber *B. c.* sind die Stücke vor allem massiver. Die querkonkave Wölbung der Tarsale-2-Fac. ist schwächer. Die Tarsale-1-Fac. ist nicht so hoch. Zwischen sie und die hintere der lateralen Gelenkflächen schaltet sich ein kleines Tuberculum ein, das *B. c.* fehlt. Die lateralen Gelenkflächen sind etwas größer.

Metatarsale IV (Abb. 25, Tab. 18):

Das MT IV der Elasmotherini unterscheidet sich von den Rhinocerotini vor allem in der stärker in die Tiefe gestreckten Tarsale-4-Fac. Daher sind auch die beiden medialen Gelenkflächen weniger stark gegeneinander gewinkelt, wenn auch die hintere immer etwas nach unten gerichtet ist. Ob die eigenartige Stellung der hinteren Metapodien, die zur Folge hat, daß das MT IV gleichlang oder sogar etwas länger ist als das MT III außer *Beliajevina* noch anderen Elasmotherini zukommt, ist nicht bekannt.

Tabelle 18. Maße am MT IV von *Hispanotherium grimmii* und *Beliajevina* (in mm)

Fundstelle	Çatakbağyaka		Sofça		Zivra 1968 VI		Kaukasus
	1968 VI 31	KS 1/49	KS 1/43	590	591	<i>Beliajevina</i>	
Meßstrecke							
Länge	—	147	—	—	—	—	145
Breite : Tiefe proximal	40 : 35	40 : 45	37 : 39	40 : 41	40 : 40		37 : 42
B : T der Tarsale-4-Fac.	30 : 29	26 : 36	29 : 32	30 : 33	29 : 33		34 : 36
min. B : min. T am Schaft	— —	24 : 21	23 : 20	27 : —	— : —		24 : 20
B : T der dist. Gelenkrolle	— —	28 : 34	— —	—	—		28 : 32
max. Breite am dist. Gelenkkopf	—	30	—	—	—		29

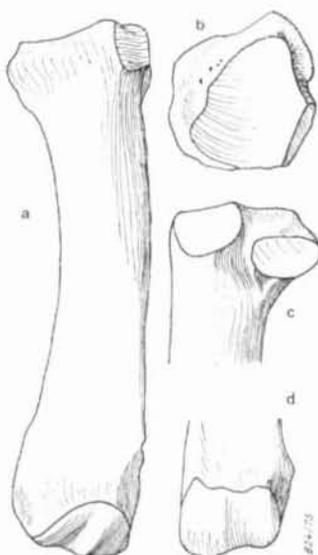


Abb. 25. *Hispanotherium grimmii* HEISSIG, Metatarsale IV re., Obermiozän, Kütahya — Sabuncu — Sofça, Ankara, MTA, KS 1/44, Abguß Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 99, $\frac{1}{2}$ nat. Größe, a. dorsal, b. proximal, c. Proximalende, medial, d. Distalende, plantar.

Bei beiden *Hispanotherium*-Arten ist die Tarsale-4-Fac. schmäler und stärker nach hinten gestreckt als bei *C. o.* und *B. c.* Auch das bandförmige Tuber der Lateroplantarseite ist bei beiden stark entwickelt. Dabei tritt vor allem ein mächtiges, schwach gespaltenes Lateraltuber hervor, das durch einen schwächeren Steg mit dem Sockel der hinteren Medialfläche verbunden ist. Dagegen ist bei *C. o.* und *B. c.* das laterale Tuber schwächer, der Steg stärker entwickelt.

Die beiden medialen Gelenkflächen haben bei allen vier Arten etwa den gleichen Abstand voneinander. Die vordere ist niedrig, oval, die hintere rundlich und bei *H. grimmii* etwa so groß wie die vordere, bei *C. o.* ist sie größer, bei *H. matritense* kleiner. *B. c.* hat etwas höhere Flächen als die übrigen Arten.

Der Schaft ist im Verhältnis zum proximalen Gelenkkopf bei *H. grimmi* etwas schlanker als bei *H. matritense* und *B. c.*, doch sind die Unterschiede gering. Auf der Rückseite des Knochens sind oberhalb der distalen Gelenkrolle bei *B. c.* zwei Seitenkanten entwickelt, bei *H. grimmi* nur eine. Die Rolle ist stärker asymmetrisch als bei *B. c.*; ihr Rollkamm ist schwächer.

Es sind keine phylogenetischen Verschiebungen feststellbar.

2.2.7. Wirbel

Das vorliegende Material ist sehr fragmentarisch und kann kaum zur Charakterisierung der vorliegenden Form beitragen. Auch das fossile Vergleichsmaterial ist im allgemeinen dürftig.

Die am besten erhaltenen Stücke sind zwei Halswirbel von Yaylacilar und Sofça. Sie zeigen übereinstimmend sehr große Foramina transversaria und sehr schwache Cristae ventrales. Die systematische Bedeutung dieser Merkmale ist unsicher.

Zwei Bruchstücke des Atlas zeigen ebenfalls charakteristische Merkmale. Wie auch bei vielen anderen Rhinocerotiden ist, im Gegensatz zu *D. s.*, ein sehr großes Foramen transversarium vorhanden. Das For. vertebrale lat. ist sehr groß und bildet dorsal mit der Incisura alaris eine weite gemeinsame Grube. Die cranialen Gelenkflächen sind breiter als bei *D. s.* Die dorsal von der Fovea dentis im Inneren des Ringes liegenden Tubercula, die den Raum für den Dens des Epistropheus gegen den Raum des Rückenmarks abgrenzen, sind wie bei den Rhinocerotinae allgemein schwach entwickelt. Als Vertreter der Rhinocerotinae kommt aber hier nur *Hispanotherium grimmi* in Frage.

2.3. *Aceratherium* aff. *tetradactylum*

Unterfamilie Aceratheriinae DOLLO 1885

Tribus Aceratherini DOLLO 1885

Gattung *Aceratherium* KAUP 1831

Bemerkungen: Die Gattung *Aceratherium* bildet eine Sammelgattung, in die bisher alle primitiveren Aceratherini zusammengefaßt werden. Die Typuserie zur Art *incisivus* CUVIER (nec KAUP) ist verschollen. Als Bezugsbasis bleiben nur die fälschlich auf *incisivus* CUVIER bezogenen Originale KAUPS, auf denen die Gattung *Aceratherium* basiert. Diese umfassen mehrere Arten, deren Revision abzuwarten ist. Glücklicherweise gehören diese Arten alle zu den Aceratherini und zwar zu deren primitiverer Kerngruppe. In diesem Sinne ist die folgende Diagnose zu verstehen.

Diagnose: Aceratherini mit schmaler Unterkiefersymphyse mit gerundeter Unterseite. Obere I¹ mittelgroß bis fehlend. Nasalia lang oder reduziert, hornlos, oder mit kleinem terminalem Hornpolster. Backenzähne brachydont. Obere Prämolaren semimolariform bis molariform, mit starkem Innencingulum. Obere Molaren mit mäßig entwickelten Sekundärfalten. M³ mit langem, niedrigem Talon. Untere Backenzähne meist langgestreckt, mit kurzem oder sehr kurzem Paralophid, das ins Cingulum übergehen kann. Extremitäten schlank, lang bis mäßig verkürzt. Manus tetradactyl.