

Aceratherium aff. *tetradactylum* (LARTET, 1837)

- v 1837 *Rhinoceros tetradactylus*. — LARTET, S. 218.
 1847 *Rhinoceros incisivus*. — partim, BLAINVILLE, Taf. 12.
 1848 *Rhinoceros tetradactylus* LART. — LAURILLARD, S. 101.
 1855 *Acerotherium tetradactylum* LARTET. — DUVERNOY, S. 31, Taf. 7, Fig. 1.
 1855 *Acerotherium typus*. — DUVERNOY, Taf. 5, Fig. 5; Taf. 6, Fig. 5, 7, 9, 11, 13, 14, 19, 21, 23; Taf. 7, Fig. 1.
 1891 *Acerotherium incisivus* (KAUP). — FILHOL, S. 201.
 1898 *Rhinoceros (Aceratherium) incisivus*, KAUP. — ROGER, S. 21.
 1900 *Aceratherium tetradactylum* LARTET. — OSBORN, S. 246, Abb. 8 d, 9, 9 a.
 v 1915 *Aceratherium incisivum* KAUP. — partim, TEPPER, S. 4, Taf. 1.
 v ? 1928 *Aceratherium tetradactylum* LARTET. — STROMER, S. 30, Taf. 3, Fig. 4.
 v non 1929 a *Aceratherium tetradactylum* (LARTET). — WANG, S. 185, Taf. 7, Fig. 1—7.
 v 1929 b *Aceratherium tetradactylum* (LARTET). — partim, WANG, S. 1, Taf. 1, Fig. 1.

Bemerkungen: Der Name *tetradactylum* wurde bis vor kurzem für alle obermiozänen primitiven *Aceratherium*-Arten mit Ausnahme von *A. simorreense* verwendet. Das war insofern berechtigt, als Vierzehigkeit und Hornlosigkeit unter diesen Formen weit verbreitet sind. Der Umstand, daß von der Typlokalität Schädel vorliegen, die auf langen Nasalia einen deutlichen, kleinen Hornstuhl tragen, die keinen persistenten I¹ und sehr große Backenzähne tragen und bei denen das Innencingulum der oberen Prämolaren reduziert ist, zeigt, daß viele obermiozäne Formen nicht mit dieser Art in Verbindung gebracht werden können. Ein Teil dieser Formen wurde breits zur Untergattung *A. (Dromoceratherium)* verwiesen (CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS 1955, HEISSIG 1972 b). Die übrigen Formen bleiben vorläufig in dieser Art vereinigt, da die Belege zur Abtrennung meist nicht genügen.

Diagnose (Neufassung): Große Art der Gattung *Aceratherium* mit schmalem Hinterhaupt, langen Nasalia und kleinem, terminalem Hornstuhl (nur beim Männchen?). Obere I¹ nicht persistent, I² groß, schwach gekrümmt. Backenzähne breit, obere mit kurzer Postfossette. P meist semimolariform, mit teilweise reduziertem Innencingulum. Untere P₂ schlank, aber verkleinert. Extremitäten mäßig lang und schlank.

Material:

Stück	Fundort	Aufbewahrung	Nr.
P ² li.	Muğla — Yatağan — Yeni Eskihisar	M	1968 VI 121
P ³ re.	Ankara — Kalecik — Çandır	M	1968 VI 105
P ⁴ re. Fragm.	Ankara — Kalecik — Çandır	M	1968 VI 106
P ⁴ re. Fragm.	Ankara — Kalecik — Çandır	M	1968 VI 107
M li. Fragm.	Muğla — Yatağan — Yeni Eskihisar	M	1968 VI 122
UK-Fragm. juv. D ₂ —			
D ₃ -Fragm. li.	Ankara — Kalecik — Çandır	M	1968 VI 109
zahlreiche Zahnbruchstücke	Ankara — Kalecik — Çandır	M	1968 VI 108
Humerus re. dist. Fragm.	Ankara — Kalecik — Çandır	M	1968 VI 110

Stück	Fundort	Aufbewahrung	Nr.
Radius re. prox. Fragm.	Ankara — Kalecik — Çandır	A	Ca7—1/3
Radius li. prox. Fragm.	Ankara — Kalecik — Çandır	M	1968 VI 111
Ulna re. prox. Fragm.	Ankara — Kalecik — Çandır	M	1968 VI 112
Ulna re. prox. Fragm.	Ankara — Kalecik — Çandır	M	1968 VI 113
MC II li. prox. Fragm.	Ankara — Kalecik — Çandır	M	1968 VI 114
MC IV li. prox. Fragm.	Ankara — Kalecik — Çandır	M	1968 VI 115
Tibia li. dist. Fragm.	Ankara — Kalecik — Çandır	M	1968 VI 116
Tibia li. dist. Fragm.	Ankara — Kalecik — Çandır	A	C
Astragalus li.	Ankara — Kalecik — Çandır	M	1968 VI 117
Astragalus li. Fragm.	Ankara — Kalecik — Çandır	M	1968 VI 118
Astragalus li. Fragm.	Ankara — Kalecik — Çandır	A	CA I v 59
Calcaneus re. Fragm.	Ankara — Kalecik — Çandır	A	CA I/6
Calcaneus li.	Ankara — Kalecik — Çandır	M	1968 VI 119
Femur li. dist. Fragm.	Ankara — Kalecik — Çandır	M	1968 VI 120

2.3.1. Gebißreste

(Taf. 4, Fig. 1—5, Tab. 19)

Obere Prämolaren (Taf. 4, Fig. 1—3):

Die oberen P sind vor allem durch ihre große Breite, bei relativ geringer Größe gekennzeichnet. Die Schrägstellung der Querjoche und die Größe der Postfossette bleiben so aus Platzmangel gering. An Sekundärfalten ist beim P² von Yeni Eskihisar und beim P⁴ von Çandır noch ein Rest des Crochets erkennbar. Die anderen Stücke sind zu stark abgekaut. Schnürungen der Innenhöcker sind, wenn vorhanden, schwach. Im einzelnen zeigt der P² von Yeni Eskihisar eine vordere Protoconusfurche, der P⁴ von Çandır eine vordere und eine hintere Protoconusfurche. Beide P von Çandır zeigen eine schwache Brücke, die dem Stück von Yeni Eskihisar fehlt.

Die Gliederung der Außenwand zeigt bei den P von Çandır eine schwache Metaconusrippe. Ein Außencingulum fehlt bis auf ein Rudiment hinter der Basis des Metaconus beim P⁴. Das Innencingulum ist bei P² und P³ geschlossen, bei P⁴ am Hypoconus unterbrochen. Bei beiden P von Çandır schwillt es lingual des Medisinus etwas an.

Tabelle 19. Maße am Gebiß von *Aceratherium* aff. *tetradactylum* (in mm)

Stück	Fundstelle	Nr. 1968	L	Bv	Bh	H	weitere Maße
P ²	Yeni Eskihisar	VI 121	28	37	37	—	H Innencingulum 10
P ³	Çandır	VI 105	28	43	44	—	H Innencingulum 10
P ⁴	Çandır	VI 106	(35)	(50)	49	—	H Innencingulum 9
<u>M</u>	Yeni Eskihisar	VI 122	(40)	(54)	(51)	—	
D ₂	Çandır	VI 109	28	—	—	—	
D ₃	Çandır	VI 109	—	17	18	14	

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

Der obere Molar von Yeni Eskihisar zeigt außer einer kurzen, schräggestellten Postfossette, einer kräftigen vorderen Hypoconusfurche und einem engen Mediusinus ohne basalen Fortsatz des Antecrochets keine Merkmale.

Aus den zahlreichen Bruchstücken oberer Zähne von Çandır lassen sich folgende weitere Merkmale kombinieren: Das Parastyl ist kurz und liegt dem mittelstarken, basal verbreiterten Paraconus eng an. Die Parastylfurche ist flach; der Paraconus ist nur undeutlich nach hinten begrenzt. Das Crochet ist bis an die Basis kräftig, schnürt aber keine Medifossette ab. Der M^3 hat einen langen, einfachen Talon.

U n t e r e M i l c h m o l a r e n (Taf. 4, Fig. 4, 5):

Beide unteren D haben eine seichte, aber scharfe Außenfurche. Die Protoconidkante ist stumpf. Das Hypolophid ist gleichmäßig nach außen vorgewölbt. Die vordere Außenfurche des D_2 ist kräftig, die des D_3 nicht erhalten. Das Paralophid des D_2 ist massiv und pfeilerförmig, bei D_3 läßt nur die enge, schlitzförmige Trigonidgrube Vermutungen über den Bau des Paralophids zu. Die Grube verläuft senkrecht zur Außenwand und erweitert sich nicht nach vorn. Danach kann angenommen werden, daß die Verlängerung des Zahnes nach vorn durch Spaltung des Paralophids, nicht durch Erweiterung der Trigonidgrube nach vorn zustande kommt. Die Protoconidfalte des D_3 ist schwach. Die Talonidgrube des D_3 ist linear und schräggestellt; ihre zugespitzte Tiefenlinie ist kurz und fällt kaum ab. Sie endet in einer kleinen Grube, die lingual von zwei Kanten der Innenhöcker begrenzt wird. Ein Innencingulum ist nicht erhalten. Das Außencingulum ist kräftig entwickelt. Es greift bei beiden D von hinten auf die Außenseite über und geht bis zur Protoconidkante durch. Von vorn läuft es als lange Leiste bis vor das Protoconid.

2.3.2. Vorderextremität

(Abb. 26, 27)

H u m e r u s :

Das einzige Stück ist ein Fragment des lateralen Trochlea-Randes, bei dem der Distalrand des Epicondylus lat. durch eine charakteristische Rinne begrenzt wird. Eine ähnliche Rinne findet sich bei *A. (Dromoceratherium) fahlbuschi* HEISSIG. Das Stück zeigt Spuren von Benagung.

R a d i u s (Abb. 26) (1968 VI 111, Breite proximal 93, Tiefe proximal 59, B : T der prox. Gelenkfläche 91 : 51 (med.), Tiefe der Gelenkfläche lateral 46, in der Mitte 36):

Der Knochen unterscheidet sich durch den großen Abstand der beiden Gelenkflächen für die Ulna von *Brachypotherium*, durch die weit mediale Lage der Tuberositas radii und die kantige Medialeseite des prox. Gelenkkopfes von *Hispanotherium*. Das Stück ist im Vergleich zur Ulna von Çandır sehr groß.

Im Vergleich zu einem vorliegenden Radius von *A. (Dromoceratherium) fahlbuschi* ist das Stück massiv und sehr groß. Die Gelenkfläche für den Humerus ist flacher gewölbt und stärker asymmetrisch. Die laterale Ulna-Facette ist oben stärker konkav, so daß der laterale Abschnitt der Humerus-Facette von hinten stärker eingekerbt wird. Nur wenig medial vom Rollkamm liegt auf der Hinterseite der Fläche eine Incisur, die sich auch zwischen die Humerus- und die laterale Ulna-Fac. schiebt.

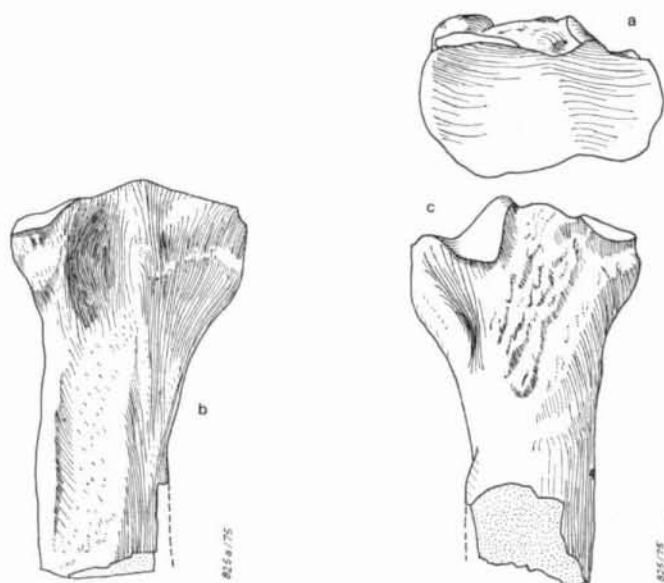


Abb. 26. *Aceratherium* aff. *tetradactylum* (LARTET), Radius li. prox. Fragment, Obermiozän, Ankara — Kalecik — Çandır, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 111, $\frac{1}{3}$ nat. Größe, a. proximal, b. cranial, c. caudal.

Die mediale Ulna-Fac. ist klein und liegt weit medial. Die laterale Ulna-Fac. ist breiter als hoch und distal nicht aufgekippt. Darunter ist keine Grube entwickelt. Trotzdem steht der hohe, schlanke laterale Bandhöcker stark nach hinten über. Medial wird die rauhe Hinterfläche durch eine sehr starke Kante begrenzt. Das Spatium interosseum ist relativ kurz, was als Indiz für einen gedrungenen Bau gelten kann. Auf der Vorderseite des Knochens liegt eine sehr tiefe, hochovale Grube, die die Tuberositas radii vertritt. Sie wird medial von einem kräftigen rundlichen Tuber flankiert, von dem der mediale Bandhöcker als Leiste nach hinten zieht. An der Grube schließt sich distal die Ansatzfläche des M. brachialis an, die sehr groß und flach ist und medial von einer schwachen, wulstigen Kante überragt wird. Lateral von dieser Fläche liegt ein weiterer undeutlicher Muskel- oder Bandansatz.

Ulna (Abb. 27) (1968 VI 112, Höhe d. Cochlea (50), Länge des Olecranon bis zum Oberrand d. Cochlea 107, Breite des Tubers 39, Breite der Radio-Ulnar-Gelenkung (67), Breite der Cochlea, oben 40):

Beide Stücke sind sehr schmal. Die Cochlea-Fläche ist von unten her durch eine sehr tiefe, dreieckige Incisur geteilt. Diese wird so breit, daß die laterale Radius-Fac. nicht in voller Breite an die Cochlea anschließt, sondern ein Stück weit nach medial über deren lateralen Abschnitt übersteht. Der Abstand der beiden Radius-Fac. ist groß. Im Gegensatz zu *A. (Dromoceratherium) fablbuschi* steht der nach lateral umgeschlagene Lappen am Proximalrand der Cochlea kräftig über den Proximalrand des Knochens vor. Der Proximalrand ist vorn sehr schmal und wird gegen das Tuber olecrani breiter.

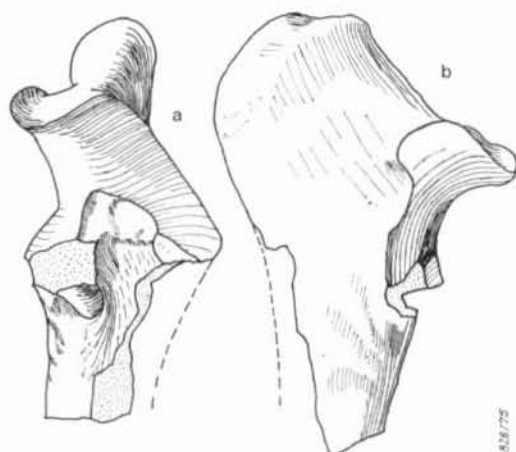


Abb. 27. *Aceratherium* aff. *tetradactylum* (LARTET), Ulna re. prox. Fragment, Obermiozän, Ankara — Kalecik — Çandır, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 112, $\frac{1}{3}$ nat. Größe, a. cranial, b. lateral.

Metacarpale II (1968 VI 114, B prox. 37, B Carpale-2-Fac. 30):

Das proximale Fragment ist im Bereich der Gelenkfläche sehr stark beschädigt. Es ist erheblich kleiner als ein Vergleichsstück von *A. tetradactylum* von Sansan. Die Anordnung der vorderen Rauigkeit ist ähnlich, doch fehlt die scharfe Rinne, die bei *tetradactylum* das Medialtuber nach lateral begrenzt. Von *Hispanotherium* unterscheidet sich das Stück durch die starke Wölbung der Carpale-2-Fac. und deren scharfe Kante gegen die Carpale-3-Fac., von *Brachypotherium* durch die schlanken Proportionen.

Metacarpale IV (1968 VI 115, B prox. (30), Schaft B min. 20):

Auch dieses Stück ist im Bereich des Gelenks stark beschädigt. Es ist kleiner als *A. tetradactylum* von Sansan. Der Vorderrand der Gelenkfläche fällt stärker nach vorn ab als bei *A. tetradactylum* und *A. (Dromoceratherium) fahlbuschi*. Das Lateraltuber ist stärker und reicht weiter nach distal als bei *A. tetradactylum*, was etwa *A. (Dromoceratherium) fahlbuschi* entspricht.

2.3.3. Hinterextremität

(Abb. 28—30)

Femur (1968 VI 120, Höhe des Condylus lat. 48, Breite (25)):

Es ist nur der laterale Condylus erhalten. Das Stück ist sehr klein und unterscheidet sich von *Hispanotherium* stark: Der Epicondylus ist schwächer gegliedert; die Medialeseite ist weniger abgeplattet und erhebt sich höher über die Fossa intercondylica. Diese Unterschiede betreffen für die *Aceratherini* typische Merkmale, nur eine stärkere Abplattung der Medialeseite kann auftreten.

Tibia (Abb. 28) (1968 VI 116, Breite dist. 75, Tiefe dist. 54):

Die Cochlea der beiden distalen Bruchstücke ist etwa trapezförmig im Umriss, medial tiefer als lateral. Der Vorderrand zeigt medial vom Führungskamm eine leichte Incisur, vor der mehrere Foramina liegen. Diese Incisur fehlt bei *A. (Dromoceratherium) fahlbuschi*. Hinten liegt eine ähnliche, noch schwächere Incisur über dem Führungskamm. Die Wölbungen sind kräftig, die beiden Hälften der Cochlea aber sehr ungleich. Die Achse ist leicht schräggestellt.

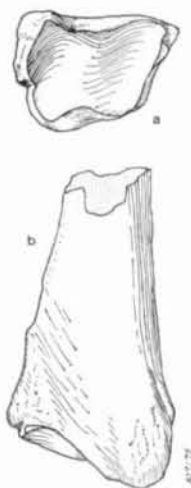


Abb. 28. *Aceratherium* aff. *tetradactylum* (LARTET), Tibia li. dist. Fragment, Obermiozän, Ankara — Kalecik — Çandır, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 116, $\frac{1}{3}$ nat. Größe, a. distal, b. caudal.

Die Anlagerungsfläche für die Fibula ist niedrig, dreieckig und läuft, wie gewöhnlich, in eine scharfe vordere Kante aus. Medial hat der Knochen eine breite Fläche, die auf der Epiphyse vorn ein breites, hinten ein schmales Tuber trägt. Zwischen beiden verläuft, wie bei den Aceratheriinae allgemein, eine kräftige Rinne.

Astragalus (Abb. 29) (1968 VI 117, Breite 76, B. d. Trochlea 69, Höhe med. 56, H. min. 52, H. lat. 56, Tiefe 52, B. des dist. Teils 66, B. d. Calcaneus-Fac. 1 33, H. ders. 35, CA I v 59, H. med. 57, H. min. 49, Tiefe 50):

Der vorliegende Astragalus ist relativ niedrig und breit. Das Collum ist medial niedriger als lateral. Die Centrale-Fac. steht vorn kräftig über den Vorderrand der Trochlea vor. Die Trochlea zeigt kräftige Wölbungen. Ihre Achse ist deutlich schräggestellt. Ihr Medialrand hat keine Incisuren und wird nach vorn-unten gleichmäßig breiter. Die Fibula-Fac. ist quer konkav, durch eine scharfe Kante gegen die Trochlea begrenzt und schließt mit dieser und der Calcaneus-Fac. 1 eine kleine Narbe ein.

Die Calcaneus-Facetten 1 ist mäßig gewölbt; ein distaler Anhang fehlt. Die Calcaneus-Fac. 2 ist weit von der Fac. 1 entfernt und liegt fast in derselben Ebene. Sie ist hochoval, mit leicht nach lateral geneigter Achse und verbindet sich distal mit der Calcaneus-Fac. 3. Vom hinteren Medialtuber ist sie immer durch eine kräftige Rinne getrennt.

Die Centrale-Fac. ist rautenförmig und tief. Beide Wölbungen sind etwa gleich stark gekrümmt. Der hintere, lappenartige Anhang ist stark gegen die Fläche geknickt. Nach hinten tritt eine Verstärkung der Wölbung, nach vorn eine Abschwächung ein. Die Tarsale-4-Fac. ist schwach schräggestellt, relativ breit und nicht stark in die Tiefe gestreckt. Ihre Kante gegen die Centrale-Fac. ist vorn markant, hinten verschwommen. Das Medialtuber steht schwach über die Centrale-Fac. vor. Es ist klein, meist stumpf, schräggestellt und weit nach hinten gerückt.

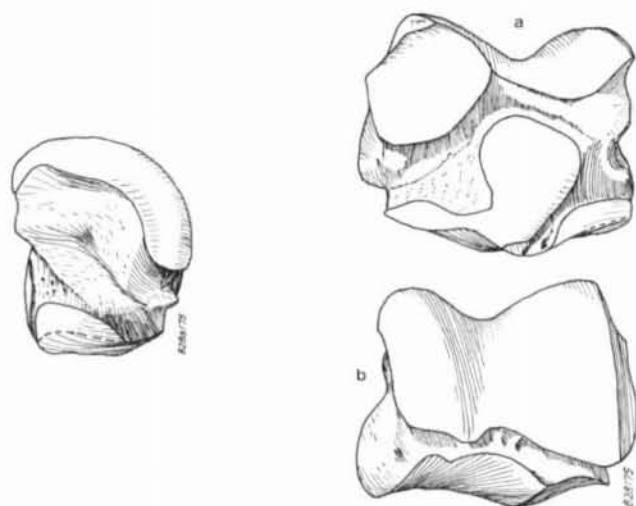


Abb. 29. *Aceratherium* aff. *tetradactylum* (LARTET), Astragalus li., Obermiozän, Ankara — Kalecik — Çandır, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 117, $\frac{1}{2}$ nat. Größe, a. plantar, b. dorsal, c. medial.

Calcaneus (Abb. 30, Tab. 20):

Tabelle 20. Maße am Calcaneus von *Aceratherium* aff. *tetradactylum* (in mm)

Meßstrecke	1968 VI 119	CA I/6
Höhe	92	91
H. der Artikulation	54	52
Breite am Sustentakulum	60	—
Breite am Processus (minim.)	30	31
Tiefe am Processus (minim.)	43	44
Breite am Tuber	35	41
Tiefe am Tuber	50	56
Tiefe an der Astragalus-Fac. 1	46	48
Breite der Tarsale-4-Fac.	38	—
Tiefe der Tarsale-4-Fac.	20	23

Wie bei allen *Aceratherini* ist der *Processus calcanei* kurz. Die *Astragalus-Fac.* 1 ist hochoval und schwach gewölbt. Der Schwäche ihres Anhanges am *Astragalus* entspricht eine ähnliche Entwicklung am *Calcaneus*. Beide Stücke haben eine kleine, weit nach proximal gerückte *Fibula-Fac.* aber keine *Tibia-Fac.* Die Neigung der Hauptachse der *Astragalus-Fac.* 2 ist eben, queroval und kann mit der *Fac.* 3 verbunden sein. Von *Fac.* 1 ist sie durch eine kräftige Rinne getrennt. Die *Tarsale-4-Fac.* ist breit und mäßig tief. Die konkave Wölbung ist stärker als die schwache Querwölbung. Medial ist eine leichte Grube entwickelt, die durch eine *Incisur* nach medial geöffnet sein kann.

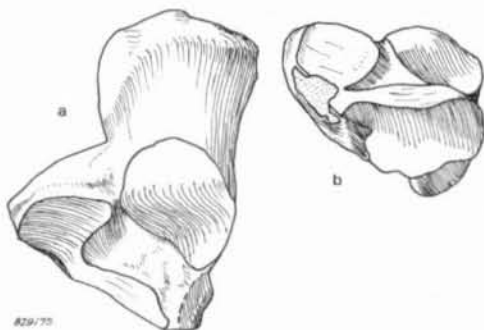


Abb. 30. *Aceratherium* aff. *tetradactylum* (LARTET), *Calcaneus* li., Obermiozän, Ankara — Kalecik — Çandır, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 119, $\frac{1}{2}$ nat. Größe, a. dorsal, b. distal.

2.3.4. Beziehungen und Vergleiche

Die Gebißreste lassen sich in ihrem generellen Habitus gut mit den verschiedenen *Aceratherium*-Arten vergleichen. Dabei scheidet die Art *simorreense* von vorne herein aus, da sie kleiner ist und schmalere obere Prämolaren hat.

Das entgegengesetzte Merkmal, eine sehr starke Verkürzung und Verbreiterung der oberen P tritt bei *Plesiaceratherium gracile* YOUNG 1937 auf. Dabei werden die P² so stark reduziert, daß der Protoloph nur mehr halb so lang ist wie der Metaloph und der Zahn einen dreieckigen Grundriß mit gerundeter Innenseite erhält. Da dieses Merkmal nicht der individuellen Variabilität unterliegt, bei den vorliegenden Stücken aber nicht zu beobachten ist, kommt diese Art für eine nähere Verbindung ebenfalls nicht in Frage.

Die verbleibenden Formenkreise von *Aceratherium* s. str. und *A. (Dromoceratherium)* sind vor allem im Vordergebiß und an den unteren Prämolaren gut zu unterscheiden. Beides fehlt im vorliegenden Material. Ein nicht ganz zuverlässiges Merkmal ist die Länge der Postfossette der oberen P, insbesondere des P². Sie ist bei *A. (Dromoceratherium)* meist länger und weniger schräggestellt als bei *Aceratherium* s. str. Bei der vorliegenden Form ist sie kurz und schräggestellt, was eine Zugehörigkeit zu *Aceratherium* s. str. wahrscheinlicher macht.

Auch die Extremitätenknochen lassen sich nur in dieser Richtung auswerten. Sie unterscheiden sich generell durch ihren gedrungenen Bau von *A. (Dromoceratherium)* und stimmen mehr mit *Aceratherium* s. str. überein. Dazu kommen verschiedene Einzelmerkmale:

Der lateroproximale Lappen an der Cochlea der Ulna ist bei *A. (Dromoceratherium)* eng an den Schaft angepreßt, bei der vorliegenden Form wie bei *Aceratherium* s. str. stark darüber erhoben. Außerdem fehlt bei *A. (Dromoceratherium)* die tiefe Incisur der Cochlea von unten.

Das Medialtuber des Astragalus ist wie bei *Aceratherium* s. str. schräggestellt und nach hinten gerückt, während es bei *A. (Dromoceratherium)* stumpf, rundlich und mehr in der Mitte der Medialfläche gelegen ist.

Die Wölbung der Centrale-Fac. des Astragalus ist stärker als bei *A. (Dromoceratherium)* und entspricht damit *Aceratherium* s. str.

Vergleicht man die Stücke näher mit *Aceratherium tetradactylum* und *A. incisivum*, so zeigen sie aber doch einige Unterschiede, die einer eindeutigen Bestimmung im Wege stehen:

Die Prämolaren sind stärker verkürzt als bei beiden europäischen Arten. Die beiden in den Medisinus mündenden Furchen der Innenhöcker treten sich am oberen Molaren nicht gegenüber wie beim typischen *A. tetradactylum* von Sansan. Wie bei den meisten Stücken von *A. incisivum* liegt die hintere Protoconusfurchen weiter labial als die Hypoconusfurchen. Dem Stück fehlt aber der breite Wulst, der bei den meisten Stücken von *A. incisivum* im Ausgang des Medisinus entwickelt ist. Diese Merkmalskombination entspricht am meisten einigen als *A. aff. tetradactylum* bestimmten Stücken aus der Hangendserie der Oberen Süßwassermolasse Bayerns (oberstes Obermiozän) und dem von WANG (1929 b, Taf. 1, Fig. 2) abgebildeten M¹ (M² der Zahnreihe fehlt) aus dem Wiener Becken (Unterpliozän). Das von der Hinterseite auf die Außenseite übergreifende Cingulum ist bei den P sehr kurz und schwach, es kann ganz fehlen. Dieses Merkmal liegt innerhalb der Variationsbreite der Stücke von Sansan. Auch hier sind die Entsprechungen mit dem Stück aus dem Wiener Becken besonders gut.

Am Astragalus unterscheiden sich Form und Lage der Calcaneus-Fac. 2 deutlich von *A. tetradactylum*. Am Calcaneus ist vor allem die größere Entfernung zwischen den Flächen 1 und 2 für den Astragalus ein Unterschied gegenüber *A. (Dromoceratherium)* und *A. tetradactylum*. Die Hauptachse der Fac. 1 ist bei *A. tetradactylum* stärker geneigt.

Die Gesamtbewertung aller Merkmale läßt erkennen, daß es sich um eine Form aus dem Kreis um *Aceratherium tetradactylum* handelt, die sich im Gebiß und in der Gelenkung zwischen Astragalus und Calcaneus etwas von den typischen Vertretern dieser Art unterscheidet. Dabei scheint sie im Gebiß einige Merkmale von *A. incisivum* vorweg zu nehmen. Das vorliegende Material reicht aber nicht aus, die systematische Bedeutung dieser Unterschiede abzuschätzen.

2.4. *Mesaceratherium simorreense*

Unterfamilie Aceratheriinae DOLLO 1885

Tribus Aceratherini DOLLO 1885

Gattung *Mesaceratherium* HEISSIG 1969

Bemerkungen: *Mesaceratherium* wurde zunächst als Untergattung von *Aceratherium* für oligozäne und untermiozäne Formen aufgestellt. Der Grund dafür war die höher entwickelte Molarisierung der oberen P, die eine Ableitung der typischen *Acera-*

therien des höheren Miozäns von den oligozänen Formen verbot. Inzwischen sind Schädelreste bekannt geworden (SPILLMANN 1969, Taf. 16—19), die weitere Abweichungen zeigen. Genauere Untersuchungen der jüngeren Aceratherien haben zudem auch Unterschiede im Bau der Unterkiefersymphyse ergeben, so daß eine subgenerische Abtrennung mir nicht mehr genügend erscheint. Leider liegt von der Typusart noch nicht genügend Extremitätenmaterial vor.

Diagnose (Erweiterung): Aceratherini mit schmalem Schädel aber breitem Hinterhaupt. Obere I^1 persistent, groß, untere I_2 sehr stark gebogen und steil eingepflanzt. Obere Backenzähne brachyodont, P früh molarisiert, nicht übermäßig breit. Außendingulum immer knapp über der Basis. Nasalia meist mit kleinem, terminalem Hornstuhl.

Mesaceratherium simorrense (LARTET in LAURILLARD 1848)

- v 1847 *Rhinoceros incisivus*. — partim, BLAINVILLE, Taf. 12.
- 1848 *Rhinoceros simorrensis*. — LARTET in LAURILLARD, S. 101.
- 1855 *Rhinoceros tetradactylus* LART. — DUVERNOY, S. 88.
- 1859 *Rhinoceros cimogorrhensis* LART. — GERVAIS, S. 99.
- 1896 *Rhin. (Acer.) simorrense* LART. — ROGER, S. 187.
- v 1898 *Rhinoceros simorrensis* LARTET. — ROGER, S. 42, Taf. 1, Fig. 5, 8, 9.
- 1900 *Ceratorhinus simorrensis* LARTET. — OSBORN, S. 265, Abb. 14.
- ? 1902 *Aceratherium bavaricum*. — STROMER, S. 63, Taf. 1.
- 1902 *Ceratorhinus (Rhinoceros) simorrensis* LART. — SCHLOSSER, S. 223.
- v 1918 *Rhinoceros* sp. — BATALLER, Taf. 7, Fig. 5, S. 146.
- 1919 a *Dicerorhinus simorrensis* (LARTET). — WANG, S. 199, Taf. 7, Fig. 8—10.
- 1929 a *Dicerorhinus simorrensis* var. *austriaca* (PETERS). — WANG, S. 199, Abb. 2 c.
- 1961 *Dicerorhinus simorrensis* LARTET. — VIRET, S. 65.
- 1972 b *Aceratherium simorrense* (LARTET). — HEISSIG, S. 63 ff.

Bemerkungen: Die Stellung der Art *simorrense* im System der Rhinocerotidae wurde bisher aufgrund mehrerer Umstände falsch eingeschätzt. Ein kleiner Hornstuhl auf den Nasenbeinen wurde immer als sicheres Merkmal eines „dicerorhinen“ Nasornes betrachtet, obwohl das Auftreten von kleinen Hornstühlen bei anderen Rhinocerotidengruppen schon lange bekannt war. Andererseits wurde den mächtigen, stark gekrümmten Incisiven des Unterkiefers und der Symphysenform zu wenig Bedeutung beigemessen.

Unter den Aceratherini kann die Art wegen der gut entwickelten oberen I^1 weder der Gruppe um *Aceratherium*, noch der um *Chilotherium* zugeordnet werden. Von *Aceratherium* s. l. weicht sie darüber hinaus durch die getrennten Cristae parietales und die stärkere Krümmung der Symphyse und der I_2 nach oben ab. Weniger wichtig sind die Merkmale der Backenzähne, bei denen vor allem die geringe Höhe des Cingulums über der Schmelzbasis auffällt. Alle diese Merkmale stimmen aber mit *Mesaceratherium* zumindest in der Tendenz überein. Solange aber von *Mesaceratherium gaimersheimense* noch keine Extremitätenreste vorliegen, kann auch diese systematische Zuordnung noch nicht als gesichert gelten.

Diagnose (Neufassung): Art der Gattung *Mesaceratherium* mit sehr großen, mittelstark gekrümmten I_2 . Backenzähne brachyodont. Obere P molariform, mäßig verbreitert, mit rechteckigem Grundriß und gestreckter, schlitzförmiger Postfossette. Crochet der P und M lang, bei den M keulenförmig. Untere P_2 nur schwach verkürzt. Alle oberen Backenzähne und die unteren P zeigen die Tendenz zur Bildung eines langen, basalen Außencingulums. Extremitäten mäßig verkürzt, schlank?

Material:

Stück	Fundort	Aufbewahrung	Nr.
D ³ re. Fragm.	Kütahya — Sabuncu — Sofça	M	1968 VI 123
P ⁴ li.	Kütahya — Sabuncu — Sofça	M	1968 VI 124
P ⁴ re. Fragm.	Afyon — Suzuk — Yaylacilar	M	1968 VI 135
M ³ li.	Kütahya — Sabuncu — Sofça	M	1968 VI 125
D ₂ re. Keim	Kütahya — Sabuncu — Sofça	M	1968 VI 126
P ₄ li. Fragm.	Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka I	M	1968 VI 131
M̄ Fragment li.	Kütahya — Sabuncu — Sofça	M	1968 VI 127
M̄ Fragment re.	Afyon — Suzuk — Yaylacilar	A	AY 1/84
M ₃ li. Fragm.	Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka I	M	1968 VI 132
MC II li. juv. prox. Fragm.	Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka IV	M	1968 VI 133
Tibia li. dist. Fragm.	Kütahya — Sabuncu — Sofça	M	1968 VI 128
Astragalus re.	Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka IV	M	1968 VI 134
Tarsale 4 re.	Kütahya — Sabuncu — Sofça	M	1968 VI 129
MT II re.	Kütahya — Sabuncu — Sofça	M	1968 VI 130

2.4.1. Gebißreste

(Taf. 4, Fig. 6—11, Tab. 21)

Tabelle 21. Maße am Gebiß von *Mesaceratherium simorrense* (in mm)

Stück	Fundort	L	Bv	Bh	H	weitere Maße
D ³	Sofça	(37)	—	—	(25)	
P ⁴	Sofça	33	47	43	—	H. Innencingulum 13
P ⁴ Fragm.	Yaylacilar	—	—	—	(42)	
M ³	Sofça	40	42	30	—	L. diagonal 48
D ₂ Keim	Sofça	—	—	11	16	
P ₄ Fragm.	Çatakbağyaka	—	(22)	—	(18)	
M ₃ Fragm.	Çatakbağyaka	—	—	27	18	

D₃: Es ist nur die Außenwand erhalten. Sie zeigt ein flaches Mesostyl und eine schwache Metaconusrippe. Der Paraconus ist kegelförmig, aber relativ flach. Das Cingulum läuft von hinten bis unter den Metaconus.

P⁴: Der Grundriß des Zahnes ist rechteckig und relativ lang. Das Parastyl ist kurz und liegt dem Paraconus eng an. Mesostyl und Metaconus sind als schwache Streifen erkennbar. Der Paraconus ist nach hinten deutlich begrenzt. Beide Querjoche sind stark schräggestellt. Crochet und Crista sind verbunden und umschließen eine Medifossette. Eine Brücke fehlt. Die Postfossette ist eng, lang und schlitzförmig. Es sind zwei vordere und eine hintere Protoconusfurche entwickelt. Das Antecrochet ist deutlich markiert. Vom geschlossenen Innencingulum zieht ein Sporn in den Medisinus bis fast zur Spitze des Antecrochets. Das Außencingulum reicht bis unter den Metaconus.

Das P⁴ Fragment von Yaylacilar ist wesentlich größer. Es zeigt eine im hinteren Bereich ungliederte Außenwand ohne Reste eines Cingulums.

M³: Der Zahn ist fast ganz dreieckig, mit nur schwach ausgebuchteter hinterer Außenwurzel. Das Parastyl ist kurz und schlank, der Paraconus basal breit und hoch, nach oben flacher und verschmälert. Die übrige Außenwand ist konvex mit sehr schwacher Ectolophkante. Das Antecrochet ist flach, beide Protoconusfurchen sind seicht und nicht zugescharft. Der Protoconus ist lingual abgeplattet, basal sogar eingebuchtet, so daß ein vorderer und ein stark ausgeprägter hinterer Pfeiler ausgegliedert werden. Das Crochet ist schwach, eine Crista fehlt. Die Hypoconusfurche ist nur basal angedeutet. Der Talon ist schwach und eng angepreßt, er setzt sich nach einem stufenartigen labialen Abstieg in ein kurzes, basales Außencingulum fort. Das Innencingulum ist kräftig, am Protoconus an beiden Pfeilern unterbrochen, unter der lingualen Kerbe des Protoconus aber vorhanden. Vom hinteren Protoconus-Pfeiler zieht es bis zur Hypoconusfurche. Unabhängig vom Cingulum ist im Ausgang des Medisinus ein kräftiger Schmelzzapfen entwickelt.

P⁴: Das Zahnfragment zeigt ein langes Paralophid, das kaum nach lingual abfällt und gut vom Cingulum getrennt ist. Die Protoconidkante ist stumpf, die Außenfurche kräftig. Sie formt eine schräge Stufe. Das vordere Cingulum bildet eine lange Leiste auf der Außenseite. Die Trigonidgrube hat einen ebenen Boden, der über eine Schwelle in die Innenwand abfällt.

M₃: Das Bruchstück stammt von einem relativ kleinen Zahn. Das Hypolophid ist kurz, hakenartig gebogen. Die Talonidgrube fällt in einer leicht s-förmigen Krümmung nach lingual ab. Weder Innen- noch Außencingulum sind zu erkennen. Das hintere Cingulum bildet einen Saum knapp über der Basis.

Die übrigen Fragmente unterer Molaren zeigen nur die Talonidgrube. Diese ist relativ eng und fällt stark nach lingual ab. Sie endet hoch über der Basis. Es ist kein hinteres Innencingulum entwickelt. Das Stück von Yaylacilar ist größer als das von Sofça.

D₂-Keim: Der Zahn trägt nur eine unvollständige Schmelzbedeckung, scheint aber bereits angekauft zu sein. Er zeigt eine seichte, aber scharfe Außenfurche, die sehr stark geneigt ist. Das Metalophid ist kurz und stark schräggestellt, das Hypolophid ist lang und hinten stark zurückgekrümmt. Deutlich sind zwei hintere Pfeiler erkennbar. Der Boden der Talonidgrube bildet eine weit vorn liegende rundliche Grube, die lingual etwas verengt ist und keine Kerbe auf der Innenwand bildet. Gegenüber Aceratherien der *tetradactylum*-Gruppe ist das Außencingulum kaum entwickelt, die Protoconidkante ist schwächer.

2.4.2. Extremitätenreste

(Abb. 31—33)

Metacarpale II (Abb. 31), (Breite prox. 32, Tiefe prox. 24, B. prox. Gelenkfl. 23, T. ders. 24):

Das juvenile Stück hat einen, im Verhältnis zur Schlankheit des Schaftes stark entwickelten Gelenkkopf. Die Carpale-2-Fac. ist, wie bei *Aceratherium* breit und schwach quer gewölbt. Die dorsovolare Wölbung verstärkt sich nach hinten, wo die Fläche fast senkrecht abfällt. Die mediale Carpale-1-Fac. ist dreieckig, klein und liegt nicht so weit hinten wie bei den Rhinocerotinae. Die laterale Gelenkfläche ist etwas nach proximal gekippt und besteht aus zwei durch eine tiefe Incisur von unten abgegliederten Lappen. Die Gliederung in Teilflächen für das MC III und das Carpale 3 ist nicht mehr zu erkennen. Der Knick der Fläche gegen die Carpale-2-Fac. ist vorn sehr scharf, verliert sich aber nach hinten. Der Schaft ist stark abgeplattet.

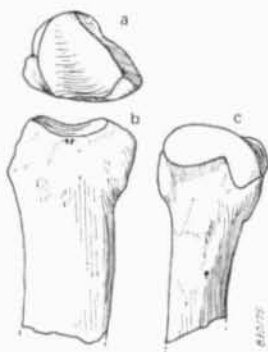


Abb. 31. *Mesaceratherium simorreense* (LARTET), Metacarpale II li. juv., prox. Fragment, Obermiozän, Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 133, 1/3 nat. Größe, a. proximal, b. dorsal, c. lateral.

Tibia (Tiefe distal 50, Tiefe der Cochlea lateral 44):

Die Tibia weicht von der Form der übrigen Aceratherini insofern ab als die Anlagerungsfläche für die Fibula nur schwach entwickelt ist und sich nicht nach proximal in eine scharfe Kante fortsetzt. Dadurch ist der Schaft mehr rundlich, während er bei den meisten Aceratherini einen charakteristischen, dreieckigen Querschnitt hat. Die Incisur auf der Vorderseite der Cochlea ist schwächer als bei *A. aff. tetradactylum* und liegt nicht medial vom Führungskamm, sondern genau auf diesem. Die davor liegenden Foramina sind vorhanden. Die Asymmetrie der Cochlea scheint schwächer zu sein als bei *A. tetradactylum*, die Schrägstellung der Achse ist etwa gleich.

Astragalus (Abb. 32), (Breite 68, B. d. Trochlea 66, Höhe medial 54, minimal 49, Tiefe med. 47, Breite distal 59):

Der etwas unvollständige Astragalus ist relativ niedrig und breit. Die Trochlea ist weniger schräggestellt als bei *A. tetradactylum*; ihr Medialrand ist breiter. Die Fibula-Fac. ist weniger scharf gegen die Trochlea geknickt. Die Calcaneus-Fac.-1 hat einen

langen, distalen Fortsatz, der aber nur schwach abgeknickt ist. Er verschmälerte sich allmählich nach distal. Die Calcaneus-Fac.-2 ist isoliert, oval und leicht schräggestellt. Zwischen ihr und dem Medioplantartuber verläuft keine Rinne, obwohl der Zwischenraum sehr breit ist. Die Calcaneus-Fac. 3 ist groß.

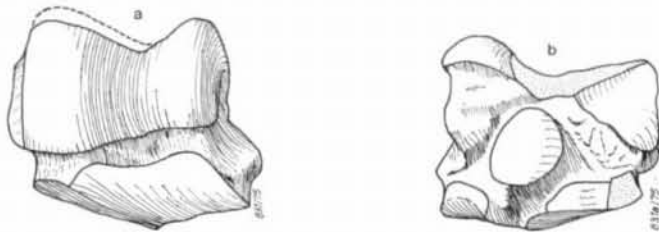


Abb. 32. *Mesacervatherium simorreense* (LARTET), Astragalus re., Obermiozän, Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 134, $\frac{1}{3}$ nat. Größe, a. dorsal, b. plantar.

Das Collum ist lateral niedriger als medial. Die Centrale-Fac. ist breit und nur schwach quer konkav. Die Tarsale-4-Fac. ist schmal, tief und gegen die Centrale-Fac. durch eine durchgehende Kante begrenzt. Das Medialtuber ist spitz, nach hinten gerückt und steht kräftig vor.

Tarsale 4 (Höhe vorn 27, Breite vorn (25), Tiefe 43, Höhe hinten 34):

Der Knochen entspricht in seinen Höhen-Breiten-Relationen etwa *A. tetradactylum*. Proximal ist nur die Astragalus-Fac. erhalten. Sie ist schmal und mäßig tief, von vorn nach hinten leicht konkav, ohne Querwölbung. Sie bildet mit der Calcaneus-Fac. eine kräftige, fast gerade Kante. Die vorderen Medialflächen sind nicht erhalten. Die hintere Centrale-Fac. ist mit der Astragalus-Fac. verbunden, in sich kaum gekrümmt und löffelförmig nach hinten weggestreckt. Die hintere Tarsale-3-Fac. ist nicht erhalten.

Die MT IV-Fac. ist dreieckig, tiefer als breit, von vorn nach hinten konkav und wenig stärker quer konvex. Incisuren sind nicht zu erkennen. Das Plantartuber ist knollig und vor allem nach lateral gestreckt. Es ragt weder nach hinten noch nach distal weit vor. Gegen die MT IV-Fac. ist es durch eine deutliche Rinne abgesetzt.

Metatarsale II (Abb. 33) (Breite proximal 28, Tiefe prox. 23, kleinste Breite am Schaft 21, kleinste Tiefe 14, Breite d. dist. Rolle 24, Tiefe ders. 27, Breite dist. 26, Länge maximal 94):

Das Stück ist fast ganz adult. Es sind keine Epiphysenfugen mehr zu sehen. Es ist schlank und auffällig kurz, obwohl die Verkürzung im Verhältnis zum Querschnitt nicht den Grad wie bei *Chilotherium* erreicht. Die Tarsale-2-Fac. ist dreieckig und flach zylindrisch gewölbt. Beide lateralen Gelenkflächen sind klein und mit der Tarsale-2-Fac. verbunden. Sie haben einen kleinen Abstand voneinander und sind durch eine tiefe Furche getrennt. Die vordere der Flächen ist größer als die hintere, senkrecht gestellt und läßt keine deutliche Teilung erkennen. Die hintere besteht aus zwei deutlich gegeneinander geknickten Teilflächen. Die Tarsale-3-Fac. ist schräg nach oben gerichtet; die MT III-Fac. ist kleiner und steht etwa senkrecht. Die Tarsale-1-Fac. ist klein, isoliert, hochoval und liegt, wie immer bei den Aceratherini weit vorn.



Abb. 33. *Mesaceratherium simorrense* (LARTET), Metatarsale II re., Obermiozän, Kütahya — Sabuncu — Sofça, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 130, $\frac{1}{2}$ nat. Größe, a. dorsal, b. lateral, c. Proximalende, dorsomedial, d. Distalende, plantar, e. proximal.

Die Vorderseite des proximalen Gelenkkopfes wird von einem Band von Rauigkeiten eingenommen, das im Lateraltuber gipfelt. Medial ist es durch eine kräftige Rinne vom Sockel der Tarsale-1-Fac. getrennt. Zwischen diesem und dem Sockel der hinteren Lateralfäche liegt ebenfalls eine deutliche Rinne.

2.4.3. Beziehungen und Vergleiche

Die starke Schrägstellung des Medisinus und der Querjochs, das starke Crochet, die lange, schlitzförmige Postfossette und das kurze, eng anliegende Parastyl bilden wichtige Gemeinsamkeiten des P⁴ mit *Mesaceratherium simorrense*. Damit sind auch die wichtigsten Unterschiede gegenüber den verschiedenen *Aceratherium*-Arten genannt. *A. belvederense* ist der Grundrißform ähnlich, unterscheidet sich aber durch die leicht konvergenten Querjochs und die erst etwas über der Basis einsetzende hintere Protoconusfurche. *Plesiaceratherium* hat stärker in die Breite gedehnte Prämolaren.

Der P⁴ übertrifft die Größe der meisten mitteleuropäischen Funde von *M. simorrense*. Das ist in noch viel stärkerem Maße bei dem P⁴ Fragment von Yaylacilar der Fall. Ein Stück aus dem Vallesium Spaniens (BATALLER 1918, Taf. 7, Fig. 5), das zumindest in die nächste Verwandtschaft von *M. simorrense* zu stellen ist, zeigt aber auch diese beträchtliche Größenzunahme, so daß keine Schwierigkeit besteht, auch diese größeren Stücke der Art *simorrense* zuzuordnen.

Der M^3 bietet weniger charakteristische Merkmale. Die starke Pfeilerbildung des Protoconus ist typisch für *simorreense*, ebenso der schwache, niedrige Talon, der bei den *Aceratherium*-Arten, aber auch bei *Mesaceratherium gaimersheimense* und einigen Stücken von *simorreense* wesentlich stärker entwickelt ist. Die schwache hintere Protoconusfurche erinnert an ein besonders kleines und primitives Stück aus der Oberen Süßwassermolasse von Tutzing (*simorreense* var. *austriaca* bei WANG 1929).

Die unteren Molaren haben eine stärker nach lingual geneigte Talonidgrube als alle Vergleichsformen, auch als *M. simorreense*. Die geringe Größe des M_3 entspricht etwa der Art *simorreense*.

Der P_4 hat eine stumpfe, auffällig stark gestreckte Trigonidgrube, deren Boden auf kurze Erstreckung ohne Neigung nach lingual verläuft. Das kommt bei einigen Zähnen von *simorreense*, insbesondere von Simorre, vor, aber auch gelegentlich bei *A. incisivum*. Bei *A. tetradactylum* und bei *A. (Dromoceratherium)* ist die Trigonidgrube immer stark nach lingual geneigt.

Das MC II zeigt gegenüber *A. tetradactylum* und *A. (Dromoceratherium) fahlbuschi* erhebliche Unterschiede. Von *M. simorreense* liegt mir kein Stück vor. Bei beiden Vergleichsarten ist die dorsovolare Wölbung der Carpale-2-Fac. sehr viel schwächer. Zudem ist die Fläche hinten breiter abgestutzt. Im Gegensatz zum vorliegenden Stück ist die Trennung der lateralen Gelenkfläche in eine proximale und eine distale Teilfläche bei *A. tetradactylum* deutlich, eine Incisur von unten fehlt. Beide Merkmale stimmen bei *A. (Dromoceratherium)* mit dem vorliegenden Stück überein. Die Carpale-1-Fac. ist bei beiden Arten kleiner als beim vorliegenden Stück, bei *A. (Dromoceratherium)* fehlt sie fast ganz. Beim vorliegenden Stück fehlt die beiden Vergleichsformen zukommende Furche zwischen Carpale-2-Fac. und dem hinteren Tuber.

Der Astragalus stimmt in Größe, Proportionen und Einzelmerkmalen sehr gut mit den Astragali von *M. simorreense* aus Steinheim a. A. überein, vor allem mit den kleineren und niedrigen Stücken. Das ist besonders wichtig, weil nur dieser Knochen unter dem Vergleichsmaterial so gut belegt ist, daß er eine Vorstellung von der Variabilität bietet. Die Unterschiede gegenüber *A. tetradactylum* sind die der Art *simorreense*.

Das Tarsale 4 stammt von einem Jungtier. Es zeigt insgesamt mit keiner der Vergleichsarten, aber auch nicht mit *M. simorreense*, engere Beziehungen. Die Proportionen sind schlank und hoch, deutlich höher als beide mir vorliegenden Stücke von *simorreense*, die sich aber untereinander erheblich unterscheiden. Die kräftige Wölbung der MT IV-Fac. stimmt gut mit *simorreense* überein und bildet einen Unterschied zu beiden Vergleichsarten. Dagegen sind, wie bei den Vergleichsarten die beiden proximalen Gelenkflächen stark gegeneinander geknickt. Die Aussagekraft der übrigen Merkmale ist noch nicht genügend bekannt.

Das MT II erreicht etwa den Verkürzungsgrad wie bei *Chilotherium intermedium*. Allerdings steht das Stück dieser Art morphologisch so fern, das die Verkürzung allein nicht den Ausschlag für eine entsprechende Bestimmung geben kann.

Der proximale Gelenkkopf und die Tarsale-2-Fac. sind breit, wie bei *Aceratherium*, nicht verschmälert, wie bei *Chilotherium*. Bei *Aceratherium* und beim vorliegenden Stück ist die vordere der lateralen Gelenkflächen größer, bei *Chilotherium* die hintere. Die Querwölbung der Tarsale-2-Fac. ist beim vorliegenden Stück wie bei *Aceratherium* nur schwach konkav, bei *Chilotherium* stärker.

Gegenüber den *Aceratherium*-Arten ist die Abgrenzung durch die Verkürzung bereits gegeben. Nur bei *M. simorreense* kommen verkürzte Metapodien vor. Leider liegt mir kein MT II von einer europäischen Lokalität vor.

Unter den vorliegenden Stücken kann die Bestimmung des P⁴, des M³, des M₃, des Astragalus und des MT II wohl kaum bezweifelt werden. Die Bestimmung der übrigen Stücke basiert vor allem auf der Annahme, daß jeweils nur eine Art der *Aceratherini* an einer Fundstelle vertreten sei. Nur die stark abweichende Form des Tarsale-4, sofern sie nicht durch das jugendliche Alter bedingt ist, könnte ein Hinweis auf das Auftreten einer weiteren Art sein, die übrigen Stücke sind zu dürftig. Das P⁴-Fragment unterscheidet sich von allen *Aceratherium*-Arten durch das Fehlen einer Gliederung im hinteren Bereich der Außenwand und durch das Fehlen eines hinteren Cingulums.

2.5. *Brachypotherium brachypus*

Unterfamilie: *Aceratheriinae* DOLLO 1885

Tribus: *Teleoceratini* HAY 1902

Gattung: *Brachypotherium* ROGER 1904

Bemerkungen: Auch die Gattung *Brachypotherium* mußte in der Vergangenheit allerlei verschiedene Arten aufnehmen. So wurden wohl die meisten eurasiatischen, als *Teleoceratini* erkannten Arten in dieser Gattung vereinigt. Die folgende Diagnose soll insbesondere folgende Arten ausschließen: *aurelianense*, *snowi*, *lemanense*, *aginense* und *douvillei*. Die in neuerer Zeit geschaffenen Gattungen der *Teleoceratini* zeigen alle mehr Beziehungen zu *Teleoceras* als zu *Brachypotherium*. Das gilt insbesondere für *Diaceratherium*, *Aprotodon* und *Prosantorhinus*. Lediglich *Brachydiceratherium* könnte eine vermittelnde Rolle spielen.

Diagnose: Große *Teleoceratini* mit hornlosen, verkürzten Nasalia. Backenzähne groß und breit, untere Molaren mit stark verflachter Außenfurche. Extremitäten mäßig bis stark verkürzt.

Brachypotherium brachypus (LARTET in LAURILLARD 1848)

- 1848 *Rhinoceros brachypus*. — LARTET in LAURILLARD, S. 101.
- 1855 *Rhinoceros brachypus*. — DUVERNOY, S. 88 ff., Taf. 6, Fig. 6, 8, 15, 20, 22.
- v 1855 *Rhinoceros eurydactylus*. — HAUSHALTER, S. 3, Taf. 1.
- 1898 *Rhinoceros (Diceratherium) Goldfussi* KAUP. — ROGER, S. 15.
- 1900 *Teleoceras brachypus* LARTET. — OSBORN, S. 251.
- 1902 *Teleoceras brachypus* LARTET. — ROGER, S. 10.
- 1902 *Teleoceras (Rhinoceros) brachypus* LARTET sp. — SCHLOSSER, S. 105.
- 1904 *Brachypotherium brachypus*. — ROGER, S. 12.
- v 1908 *Teleoceras cf. brachypus* LART. — BACH, S. 761.
- v 1908 *Aceratherium tetradactylum* LARTET mutation *pontilevensis*. — MAYET, S. 271, Abb. 86, 88—90, Taf. 10, Fig. 3, 4.
- v 1929 a *Brachypotherium brachypus* (LARTET). — WANG, S. 201, Taf. 9, Fig. 4—6.
- 1961 *Brachypotherium brachypus* LARTET sp. — VIRET, S. 68.
- 1971 *Aceratherium silesiacum* sp. n. — GLAZEK, OBERC & SULIMSKI, S. 499, Abb. 15, 1, 16, 1, 17, Taf. 5, Fig. 6, 7; Taf. 6, Fig. 1—6.

Bemerkungen: Alle Arten der Gattung *Brachypotherium* stehen einander sehr nahe. Als einzige Ausnahme ist *B. stehlini* zu betrachten, das durch die besonders massiven Metapodien und die flache Außenfurche der unteren Backenzähne zwar als *Brachypotherium* charakterisiert ist, in zahlreichen Merkmalen, vor allem in der Länge der Metapodien aber von den übrigen Arten deutlich abweicht. Die Trennung der übrigen Arten des Obermiozäns und Unterpliozäns beruht bisher auf Einzelheiten des Zahnbaues, die untergeordnete Merkmale betreffen. Das gilt insbesondere für die Unterscheidung von *B. brachypus* und *B. goldfussi*, die konventionell nach stratigraphischen Gesichtspunkten getrennt gehalten werden. Sollte sich bei genaueren Untersuchungen herausstellen, daß die Arten zu vereinigen sind, so hätte *B. goldfussi* (KAUF) die Priorität und wäre damit Typusart der Gattung.

Diagnose (Neufassung): Typusart der Gattung *Brachypotherium* mit kurzem Schädel und stark verkürzten Extremitäten. Untere I_1 meist noch erhalten, Backenzähne mit starken Cingula, M^3 mit langem Talon. Astragalus niedrig, mit abgeflachtem lateralem Rollkamm.

Material:

Stück	Fundort	Aufbewahrg.	Nr.
OZR I^1 — M^3 re., I^1 — P^3 , M^2 , M^3 li.,			
UK-Fragm. I_2 — M_3 re., I_2 li.	Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka II	M	1968 VI 136
P_4 , M^3 li. vom vorigen Stück	Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka II	A	E 132, 143
P — Fragment re.	Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka II	M	1968 VI 137
UK-Fragm. I_2 , M_2 , M_3 li., P_4 — M_3 re.			
Astragalus-Fragm. re., li., Humerus, Femur u. Radius Fragmente vom selben Individuum	Ankara — Kalecik — Tüney	M	1968 VI 148
P_2 re.	Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka IV	M	1968 VI 138
P_3 re.	Kütahya — Sabuncu — Sofça	M	1968 VI 141
Humerus li. dist. Fragm.	Ankara — Kalecik — Çandır	M	1968 VI 145
Radius re. dist. Fragm.	Kütahya — Sabuncu — Sofça	M	1968 VI 142
Ulnare re.	Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka	M	1968 VI 139
Astragalus re.	Kütahya — Sabuncu — Sofça	M	1968 VI 143
Astragalus re.	Ankara — Kalecik — Çandır	M	1968 VI 146
Astragalus li.	Ankara — Kalecik — Çandır	A	CA VI
Astragalus re. Fragm.	Ankara — Kalecik — Çandır	M	1968 VI 147
MT III li.	Kütahya — Sabuncu — Sofça	M	1968 VI 144

2.5.1. Gebißreste

(Taf. 3, Fig. 1, 2, Taf. 12, 13, Taf. 5, Abb. 34, Tab. 22)

Die Art *Brachypotherium brachypus* ist so gut bekannt, daß hier die Abgrenzung gegenüber den anderen Arten nur kurz gestreift werden muß. Im übrigen wird die Beschreibung der Stücke auf den Vergleich mit anderen Funden der Art *brachypus* und deren Nachfahren, der Art *goldfussi*, abgestellt.

Von *B. brachypus* unterscheiden sich die Arten:

B. stehlini durch die größere Länge der Metapodien, den kegelförmigen Lateralabschnitt der Trochlea astragali und das schwächere Cingulum der Backenzähne;

B. perimense durch seine Größe, die konvexe Außenwand der oberen P und deren schlitzförmigen Medisinus;

B. heinzelini durch das fast völlige Fehlen der Cingula.

U n t e r k i e f e r (Abb. 34) (Symphysenlänge 135, Dicke 38, Breite min. 107, Diastema (65), Distanz der I_2 (25), M_1 — M_3 153):

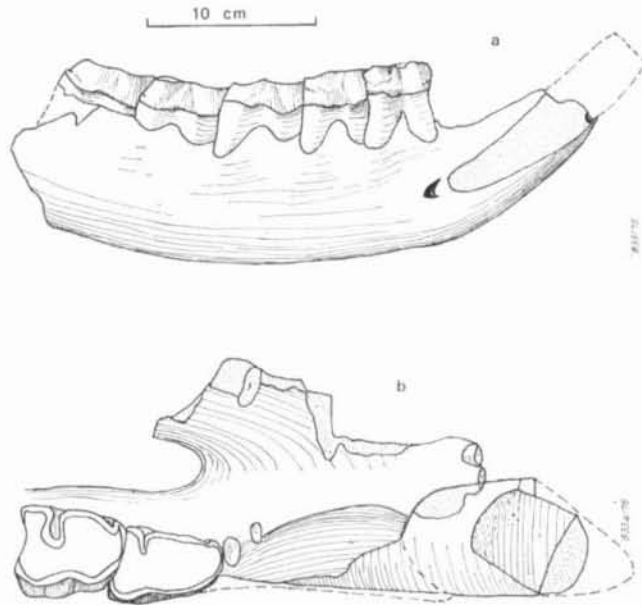


Abb. 34. *Brachypotherium brachypus* (LARTET), Unterkieferfragment mit montiertem I_2 re., Obermiozän, Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 136, a. lateral, verkleinert, b. Teilansicht, okklusal, $1/3$ nat. Größe.

Das stark verdrückte Corpus mandibulae ist mittelhoch und massiv. Der Unter- rand ist gebogen und geht mit einem sehr schwachen Knick in die flach nach oben gekrümmte Symphyse über. Diese beginnt bei P_3 und ist lang und flach. Die Oberseite ist tief ausgehöhlt, rinnenförmig. Die Unterseite ist flach, mit einer schwachen medianen Rinne. Die Divergenz der I_2 war vermutlich schwach. Die Kanten des Margo interalveolaris konvergieren nach vorn. Das Diastema ist relativ lang. Zwischen den Alveolen der I_2 sind die Wurzelstümpfe der I_1 erhalten, deren Persistenz als primitiv zu werten ist. Die Wurzel der I_2 reicht bis unter die vordere Wurzel des P_3 . In diesem Bereich liegt auch das Foramen mentale.

Tabelle 22. Maße am Gebiß von *Brachypotherium brachypus* (in mm)

Zahn	Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka									Ankara — Kalecik — Tüney						isolierte Zähne						
	OK re			OK li			UK re			UK li			UK re			UK li			des UK			
	L	Bv	Bh	L	Bv	Bh	L	Bv	Bh	L	Bv	Bh	L	Bv	Bh	L	Bv	Bh	L	Bv	Bh	H
P2	28	34	38	31	34	38	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	30	17	—	34
P3	35	54	54	—	—	—	38	22	27	—	—	—	—	—	—	—	—	—	36	(24)	—	36
P4	46	—	—	—	—	—	38	27	33	—	28	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
M1	46	63	—	—	—	—	48	—	31	—	—	—	(51)	—	—	53	28	35	—	—	—	—
M2	—	(65)	55	—	—	58	51	34	34	—	—	—	—	—	34	—	—	35	—	—	—	—
M3	62	—	42	(65)	—	—	56	32	31	55	31	30	59	(35)	34	57	33	34	—	—	—	—

O b e r e M o l a r e n (Taf. 5, Fig. 1, 4, Tab. 22):

Die Gliederung der Außenwand läßt keine Abweichungen unter den verschiedenen Funden erkennen. Im lingualen Bereich der Krone zeigen eine Reihe von Merkmalen eine erhebliche Variabilität. Die hintere Protoconusfurche liegt weit lingual wie bei *B. brachypus* aus der Hangendserie der Oberen Süßwassermolasse (OSM) Süddeutschlands und *B. goldfussi*. Ihre Schärfe entspricht dabei den Stücken von *B. brachypus*, während sie bei *goldfussi* flacher ist, beim M³ ist sie noch schärfer. Wie bei allen jüngeren Stücken enden die Rinne des Medisinus und die hintere Protoconusfurche getrennt am Cingulum. Dagegen entspricht das Fehlen einer vorderen Hypoconusfurche den primitivsten Stücken von *B. brachypus* aus der mittleren Serie der OSM.

Die Postfossette ist seicht, wie bei den älteren Stücken von *B. brachypus*, doch kommen auch noch bei *B. goldfussi* Stücke mit seichter Postfossette vor.

Das Innencingulum ist bei M¹ und M² kürzer, bei M³ länger als bei den meisten Stücken von *B. brachypus*. Das Außencingulum ist lang wie bei *B. brachypus* und unterscheidet sich damit klar von *B. goldfussi*.

Die Rückseite des M³ zeigt einen langen Talon, der noch länger ist als bei den jüngeren Stücken von *B. brachypus*. Auch die schwach geteilte Hinterwurzel entspricht mehr älteren Funden von *B. brachypus*. Auch das Innencingulum des M³ zeigt eine Besonderheit: Von ihm ausgehend verläuft ein kleiner Grat auf dem basalen Wulst des Metaconulus in den Medisinus. Das findet sich in ähnlicher Weise bei einigen Stücken von *B. brachypus* aus der mittleren Serie der OSM.

O b e r e P r ä m o l a r e n (Taf. 5, Fig. 2, 3, Tab. 22):

Allen P gemeinsam ist die geringe Höhe des Innencingulums, das bei den meisten Stücken von *B. brachypus* höher liegt, nur einige Stücke aus der Hangendserie der OSM und einige Stücke von *B. goldfussi* haben ein so niedriges Cingulum. Das Außencingulum ist stark, vor allem am P⁴, das entspricht den stärkeren Individuen von *B. brachypus*.

Der Medisinus ist, soweit erhalten, relativ eng und fällt über eine leichte Schwelle ins Innencingulum ab. Die Postfossette ist schlitzförmig, schräggestellt und seichter als der Medisinus. Beide Merkmale vermitteln zwischen *B. brachypus* und *goldfussi*.

Der P^2 ist relativ stark in der Breite reduziert, was aber auch bei *B. brachypus* vorkommt. Das Innencingulum ist noch geschlossen, im Gegensatz zu *B. goldfussi*. Die Form der Außenwand, die nur bei P^2 erhalten ist, entspricht den kleineren Stücken von *B. brachypus* und *B. goldfussi*: Der Paraconus ist der gleichmäßig konvexen Wölbung der Außenwand als stumpfe Falte aufgesetzt. Das Außencingulum ist schwächer als bei den hinteren Prämolaren und entspricht in seiner Verteilung *B. brachypus*.

O b e r e I n c i s i v e n (Taf. 5, Fig. 5) (li Wurzel L 64, D 29):

Die Krone ist völlig abgekaut. Die Wurzel ist, wie bei den Teleoceratini allgemein, kurz und dick. Sie ist dicker und besser entwickelt als beim einzigen Vergleichsstück.

U n t e r e M o l a r e n (Taf. 4, Fig. 12, 13):

Die Außenfurche ist sehr flach, aber noch erkennbar. Der Wulst, der sie basal ausfüllt, ist vor allem beim M_1 sehr stark. Seine Stärke entspricht beim Stück von Çatakbağyaka etwa der primitiveren Stücke aus der Hangendserie der OSM, beim Stück von Tüney ist er, wie bei den moderneren Stücken, etwas schwächer.

Die Trigonidgrube ist nur beim Stück von Tüney erhalten. Sie hat einen sehr hoch sitzenden, flachen Boden, wie er bei den älteren Stücken von *B. brachypus* aus der mittleren Serie der OSM vorkommt.

Die Talonidgrube ist beim Stück von Çatakbağyaka eng und rinnenförmig, beim Stück von Tüney weiter. Beide Formen kommen bei *B. brachypus* vor, ohne dabei für bestimmte stratigraphische Niveaus typisch zu sein.

Das Außencingulum ist beim Stück von Tüney relativ stark entwickelt und entspricht dem Entwicklungsstadium der Funde aus der mittleren Serie der OSM. Beim Stück von Çatakbağyaka fehlt es bis auf eine kurze Leiste auf der Vorderseite. Diese Entwicklung entspricht *B. brachypus* aus der Hangendserie der OSM und *B. goldfussi*.

Das Innencingulum ist bei beiden Stücken nur vor der Trigonidgrube als kurze Leiste entwickelt. Das entspricht den stärkeren Stücken von *B. brachypus*.

U n t e r e P r ä m o l a r e n (Taf. 5, Fig. 6—9):

Der isolierte P_2 wird gesondert besprochen. Bei P_3 und P_4 hat die Außenfurche einen schwachen Wulst, der beim Stück von Çatakbağyaka noch stärker ist als bei den meisten Stücken von *B. brachypus* und einem Stück von *B. goldfussi* entspricht. Beim Stück von Tüney ist er schwächer und entspricht damit *B. brachypus* genau.

Die Trigonidgrube ist nur beim isolierten P_3 erhalten. Sie ist weit geöffnet, steil und endet in einer kleinen runden Grube im Cingulum. Das Paralophid ist völlig reduziert, der Außenschenkel des Metalophids gerade nach vorn gerichtet. Eine Protoconid-falte ist deutlich entwickelt. Diese Entwicklung entspricht am meisten noch einigen Stücken von *B. brachypus* aus der Hangendserie, da bei *goldfussi* im allgemeinen noch ein Paralophid entwickelt ist.

Die Talonidgrube entspricht beim Stück von Tüney wie bei den Stücken von beiden anderen Fundorten, ebenfalls den jüngeren Funden von *B. brachypus* und einem Stück von *goldfussi*. Sie ist schlitzförmig, lingual verengt und läuft etwas an der Innenwand herab. Bei den älteren Stücken von *B. brachypus* ist sie meist weiter. Unter den vorliegenden Stücken hat das von Tüney noch die weiteste Talonidgrube.

Das Außencingulum ist, außer beim P_3 von Sofça, von hinten bis zum Wulst der Außenfurche als geschlossener Bogen entwickelt. Vorn folgen auf eine kurze Leiste nur mehr schwache Runzeln. Diese starke Entwicklung findet sich vor allem bei den älteren Stücken von *brachypus*, kommt aber selten auch bei jüngeren und bei *B. goldfussi* vor.

Das Innencingulum bildet nur vorn eine kurze Leiste oder beim P_3 von Sofça einen kurzen Haken. Beide Formen finden sich bei *B. brachypus* und *B. goldfussi*.

Der isolierte P_2 ist auffallend groß und weniger reduziert als dies bei *B. brachypus* sonst der Fall ist. Von den zwei Reduktionstypen, die bei *B. brachypus* vorkommen, entspricht er dem schmaleren, längeren morphologisch, ist aber breiter. Dieser Typ kommt vor allem in jüngeren Ablagerungen und auch bei *B. goldfussi* vor.

Das Paralophid ist lang und leicht nach lingual eingekrümmt. Die vordere Außenfurche ist leicht angedeutet. Die Trigonidrinne ist gut entwickelt und wird von einer parallel dazu verlaufenden Metalophidkerbe begleitet, die eine schmale Protoconidfalte abgliedert, die bei Vergleichsstücken beider Arten fehlt. Die Außenfurche ist nur oben schärfer, verflacht sich nach unten, ohne einen Wulst zu entwickeln. Die Talonidgrube ist nur durch eine enge Kerbe nach lingual geöffnet. Das Metaconid bildet einen kräftigen, leicht abgeschnürten Pfeiler.

Die Kronenhöhe übertrifft alle Vergleichsstücke.

Untere Incisiven (Taf. 3, Fig. 1, 2) (Querschnitt der Kronenbasis re: 53×34 , li: 47×33 , Wurzelbasis re: 46×34 , li: 44×33 , Kronen-Resthöhe li: 56, Wurzellänge li: 145):

Die Kronen sind stark abgekaut. Basal lassen sie noch eine flügelartige Erweiterung der Mesialschneide erkennen. Die Wurzel ist stark gekrümmt und rundlich im Querschnitt. Die Stärke der Stücke fällt in die Variationsbreite von *B. brachypus*.

Die Gesamtwertung der Merkmale läßt kein einheitliches Bild erkennen. Da die Variabilität aller betrachteten Merkmale es verbietet aus wenigen einzelnen Individuen stratigraphische Schlüsse zu ziehen, müssen alle Merkmale herangezogen werden, die sich phylogenetisch verändern. Der aus ihrem Verhalten gewonnene Mittelwert liegt zwischen den Stücken aus der mittleren Serie der OSM und denen aus der — durch einen stratigraphischen Hiatus getrennten — Hangendserie, auch wenn einzelne Merkmale schon die Entwicklungshöhe von *B. goldfussi* erreichen. Das Stück von Tüney ist etwas älteren, der P_3 von Sofça jüngeren Stücken in einigen Merkmalen ähnlicher.

2.5.2. Extremitätenreste

(Abb. 35—39)

Humerus (Abb. 35) (Kleinste Breite am Schaft 58, kleinste Tiefe 55, Breite distal 140), B. d. Trochlea (95), Tiefe der Trochlea med. 83, kleinste Tiefe d. Trochlea 47, Tiefe der dist. Epiphyse medial 101):

Schaft: Vom Schaft ist nur der distale Teil erhalten. Er zeigt die Tuberositas teres und weitere Narbenflächen, die sich weit nach distal erstrecken. Sie reichen bei den Teleoceratini weit nach distal über das in diesem Bereich liegende Foramen nutritium hinaus. Dieses liegt bei *Prosantorhinus* am Hinterrand, beim vorliegenden Stück innerhalb der aufgerauhten Fläche.

Distal: Asymmetrie und mittlere Einschnürung der Trochlea sind beim vorliegenden Stück weniger ausgeprägt als bei *Aceratherium* und *Hispanotherium*. Bei den Teleocerotini ist, im Gegensatz zu den Rhinocerotinae und Aceratherini, der laterocaudale Fortsatz der Trochlea klein. Die laterale Kante auf der Trochlea ist gut entwickelt.

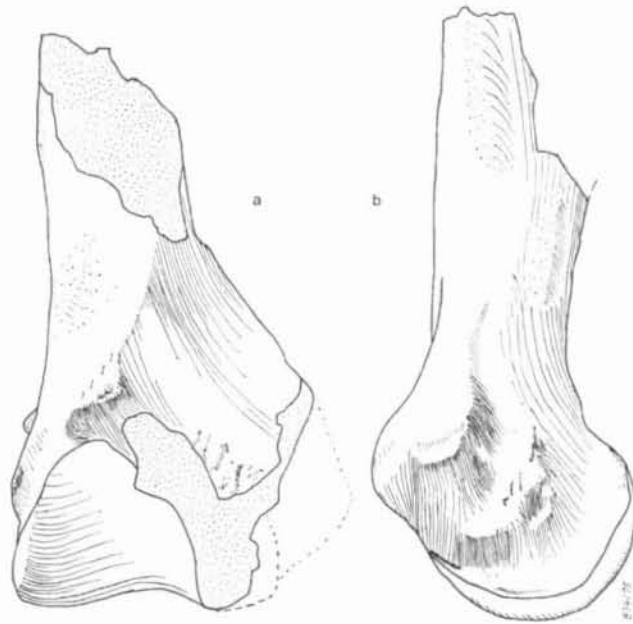


Abb. 35. *Brachypotherium brachypus* (LARTET), Humerus li., dist. Fragment, Obermiozän, Ankara — Kalecik — Çandır, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 145, $\frac{1}{3}$ nat. Größe, a. cranial, b. medial.

Die Fossa olecrani ist queroval, während sie bei der nicht so massiv gebauten Gattung *Prosantorhinus* rundlich ist. Die Fossa radialis ist sehr flach.

Der mediale Epicondylus trägt zwei raue Wülste, die mit einer v-förmigen Spitze nach unten zusammenlaufen. Der hintere Schenkel ragt weit über die Fossa olecrani vor. Der mediale ist durch eine breite Rinne von dem kräftigen, stark nach distal gerückten medialen Bandhöcker getrennt. Demgegenüber liegen beide Vorsprünge bei *Prosantorhinus* etwa in gleicher Höhe. Der laterale Epicondylus und die Crista epicondyluli lat. sind nicht erhalten.

R a d i u s (Abb. 36) (Breite distal (105), Tiefe dist. 60, Breite der dist. Gelenkflächen 95, Tiefe der dist. Gelenkfl. 58, Breite der Radiale-Fac. 63, B. d. Intermedium-Fac. 40):

Das stark beschädigte distale Fragment entspricht unter den Funden aus der Oberen Süßwassermolasse (OSM) einer mittleren Größe. Typisch für die Art ist die stark durchgewölbte Radiale-Facette, die vorn in eine Gegenwölbung übergeht und auch stark quer

konkav wird. Sie wölbt sich hinten etwa ebensoweit vor wie der Hinterrand der schüsselförmig konkaven Intermedium-Fac. Die Ulnare-Fac. war klein und erreichte den Vorderrand der Intermedium-Fac. nicht.



Abb. 36. *Brachypotherium brachypus* (LARTET), Radius re., dist. Fragment, Obermiozän, Kütahya — Sabuncu — Sofça, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 142, $\frac{1}{3}$ nat. Größe, distal.

Ulnare (Abb. 37) (Höhe max. 45, Biolog. Höhe 34, Tiefe (51), Abstand der beiden medialen Flächen 9):

Das Stück ist lateral stark beschädigt, die Größe stimmt gut mit anderen Stücken von *B. brachypus* überein.

Die Ulna-Fac. ist flach gewölbt. Die Fläche für den Radius ist schmal und wird nur ganz vorn etwas breiter. Die Querwölbung der Ulna-Fac. ist schwächer als bei einem Stück von Sansan und entspricht einem Stück aus der mittleren Serie der OSM. Ebenso verhält es sich mit der konkaven Wölbung von vorn nach hinten.



Abb. 37. *Brachypotherium brachypus* (LARTET), Ulnare re., medial, Obermiozän, Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 139, $\frac{1}{2}$ nat. Größe.

Die proximale Intermedium-Fac. ist niedriger als bei dem Stück von Sansan und bei *B. perimense*, das Vergleichsstück von Thannhausen (OSM) hat eine noch niedrigere Fläche. Die distale Fläche ist wie immer sehr schmal. Beide Flächen konvergieren stark nach hinten.

Die Carpale-4-Fac. ist wie beim Stück von Sansan schwächer gewölbt als beim Stück von Thannhausen, ihr fehlt, wie beim ersten, die Querwölbung völlig. Die Kompression des Knochens nimmt zwischen beiden Stücken eine Mittelstellung ein.

Astragalus (Abb. 38, Tab. 23):

Die Trochlea zeigt die für alle jüngeren Teleoceratini typische Verflachung der Rollkämme und die Verschmälerung des Medialrandes. Die Fibula-Fläche ist sehr stark seitlich ausgestellt und bildet einen stumpfen Winkel mit der Trochlea. Trotz der starken Verkürzung ist das Collum höher als bei einem Vergleichsstück von Massenhausen (OSM).



Abb. 38. *Brachypotherium brachypus* (LARTET), Astragalus re., Obermiozän, Ankara — Kalecik — Çandır, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 146, $\frac{1}{2}$ nat. Größe, plantar.

Tabelle 23. Maße am Astragalus von *Brachypotherium brachypus* (in mm)

Fundstelle	Tüney	Çandır			Sofça	Massen- hausen
	1968 VI	1968 VI	CA	VI	1968 VI	
Meßstrecke	148	146	147	VI	143	
Breite	101	99	—	97	89	(95)
Breite der Trochlea	(80)	88	—	83	82	(80)
Höhe max.	70	73	—	64	66	—
Höhe Mitte	53	60	—	—	55	(62)
Höhe medial	61	65	—	54	60	65
Tiefe medial	—	61	—	56	51	—
Tiefe Mitte (min.)	53	51	—	43	45	47
Breite der Calcaneus-Fac. 1	37	45	39	42	41	—
Höhe der Calcaneus-Fac. 1	50	50	50	43	41	—
Breite distal.	83	81	—	80	77	—
Tiefe distal.	—	58	—	56	—	—

Bei allen Stücken ist die Calcaneus-Fac. 2 isoliert. Beim Stück 1968 VI 146 ist sie aber stark an die Calcaneus-Fac. 3 angenähert. Eine Verbindung der Fläche 2 mit der Fläche 1, wie bei den Stücken von Steinheim a. A. kommt nicht vor, da die Fac. 2 weiter vorsteht als Fac. 1. Sie wird auch vom Hinterrand der Trochlea nicht überragt. Fac. 3 ist immer schmal, lanzett- bis saumförmig und stark nach unten gerichtet.

Die Calcaneus-Fac. 1 ist sehr flach gewölbt und hat einen breiten, nicht immer gut abgegliederten Anhang. Sie stößt mit ihrem medialen Rand etwa rechtwinklig auf den Rand der Trochlea. Lateral schließt sie nie mit dieser und der Fibula-Fac. eine Lücke ein. Die Rinne zwischen Fac. 1 und Fac. 2 ist tief. Eine Schwelle, die beim Vergleichs-

stück zwischen beiden Flächen verläuft, ist nur bei zweien der vorliegenden Stücke vorhanden. Sie ist etwas nach oben verlagert und verläuft in den Winkel zwischen dem Trochlearand und dem Medialrand der Fac. 1. Wie beim Vergleichsstück geht diese Schwelle auch medial weiter bis zum medioplantaren Tuber.

Das Medialtuber ist von der Centrale-Fac. gut getrennt und ragt über diese vor. Die Centrale-Fac. ist tief, unregelmäßig gewellt, mit breiter konkaver Wölbung vorn und scharfer, aufgekippter Kante gegen die Tarsale-4-Fac. Nach hinten wird die Fläche bei den Stücken von Çandır stark konvex, aber ohne hinteren, abgeknickten Anhang. Bei den anderen Stücken bleibt die Wölbung schwach.

Die Tarsale-4-Fac. ist schmal und dorsoplantar konvex. Sie verschmälert sich gleichmäßig nach hinten. Die Querwölbung ist ebenfalls konvex. Der Vorderrand der Trochlea gegen das Collum ist immer gerade.

Metatarsale III (Abb. 39) (Länge max. 110, Breite prox. 51, Breite am Schaft (min.) 41, Tiefe min. 18, Breite distal 58, Breite der dist. Rolle 47, Tiefe der dist. Rolle 41):

Das Stück ist stark korrodiert und am proximalen Gelenk stark beschädigt. Es zeigt die starke Verkürzung und Abplattung, erreicht aber nicht den Grad, den das Original von „*Rhinoceros eurydactylus* HAUSHALTER“ zeigt. Die beiden seitlichen Tubera des dist. Gelenkkopfes sind stark entwickelt. Die Distalrolle steht stark nach hinten über. Die Rückseite zeigt eine sehr kräftige Längsleiste, die — wie immer bei *Brachypotherium* — etwas lateral von der Mitte verläuft.



Abb. 39. *Brachypotherium brachypus* (LARTET), Metatarsale III li., dorsal, Obermiozän, Kütahya — Sabuncu — Sofça, Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 1968 VI 144, $\frac{1}{2}$ nat. Größe.

3. Ergebnisse

3.1. Die Nashornfauna der einzelnen Fundstellen

3.1.1. Bursa — Mustafakemalpaşa — Paşalar

An dieser Fundstelle kommt nur eine Nashorn-Art, *Beliajevina tekkayai* HEISSIG, vor. Es sind mindestens sieben Individuen, davon nur ein adultes nachgewiesen.

Da es sich bisher um die einzige Fundstelle der Art handelt, kann diese nicht dazu dienen, direkte stratigraphische Vergleiche zu ziehen. Da es sich um die primitivste Art der Elasmotherini in ganz Westasien handelt, darf aber vermutet werden, daß die Fundstelle stratigraphisch besonders tief steht.

3.1.2. Ankara — Kalecik — Çandır

Die Fauna der Fundstelle enthält drei Arten, *Hispanotherium grimmi* HEISSIG, *Aceratherium* aff. *tetradactylum* (LARTET) und *Brachypotherium brachypus* (LARTET). Davon ist die erste mit mindestens vier belegten Individuen die häufigste, *Aceratherium* aff. *tetradactylum* ist ebenfalls durch mindestens vier Individuen, aber eine geringere Zahl von Fundstücken vertreten. Am seltensten ist *Brachypotherium brachypus* mit mindestens drei Individuen. Die Rhinocerotidae spielen in der Gesamtfaua zahlenmäßig nur eine untergeordnete Rolle.

Der Holotypus von *Hispanotherium grimmi* ist, wie auch die übrigen Gebißreste von Çandır etwas kleiner als die Stücke von anderen Fundstellen. Hochkronigkeit und Zemententwicklung entsprechen etwa den übrigen Funden. Eine Abweichung bildet die Abplattung der Rippen der Außenwand und die Kerbe zwischen Mesostyl und Metaconus beim M² des Holotypus. Eine Andeutung dieser Entwicklung findet sich nur noch bei den beiden Prämolaren von Çatakbağyaka. Die Entwicklung des Mesostyls am P⁴ ist noch deutlich schwächer als beim P⁴ von Yaylacılar.

Der M³ ist auffällig klein; der Medisinus ist in der Tiefe, vor allem bei den Prämolaren, sehr weit. Beim P⁴ bildet der Hypoconus einen nach lingual vorspringenden Pfeiler.

Die Skelettknochen zeigen, soweit sich Unterschiede in der Form nachweisen lassen, noch mehr Ähnlichkeiten mit den Knochen von *Beliajevina*, was als primitiv gewertet werden muß. Die Größenvariation ist groß. Als Besonderheit tritt beim Astragalus eine besonders flache Calcaneus-Fac. 1 auf.

Aceratherium aff. *tetradactylum* ist kleiner als die Funde von der Typlokalität der Art, Sansan. Das gilt in besonderem Maße für die Extremitätenknochen. Diese zeigen zudem einige Abweichungen von denen der Typlokalität, deren Deutung noch nicht möglich ist. Die Zähne sind gegenüber den beiden Zähnen von Yeni Eskihişar, die ebenfalls zu dieser Art gezählt werden, erheblich kleiner.

Zwei Astragali von *Brachypotherium brachypus* stimmen gut mit den Stücken von Tüney überein. Das Bruchstück weicht aber deutlich ab, ohne aber moderne Merkmale zu zeigen. Die breite, große Verlängerung der Calcaneus-Fac. 1 und die Wölbung der Central-Fac. verhalten sich deutlich primitiver als das Stück von Sofça.

3.1.3. Ankara — Kalecik — Tüney

Die Fundstelle hat fast nur die Reste eines einzigen Individuums von *Brachypotherium brachypus* geliefert. Der Astragalus ist zwei Stücken von Çandır so ähnlich, daß man sehr enge Beziehungen — regionaler oder stratigraphischer Art — zwischen den beiden nur wenige Kilometer voneinander entfernten Fundstellen annehmen kann. Die einzige Abweichung ist die schwächere Wölbung der Centrale-Facette. Ohne Kenntnis der Variationsbreite dieses Merkmals kann nur mit Vorbehalt auf ein geringfügig jüngeres Alter der Fundstelle gegenüber Çandır geschlossen werden.

Die Gebißreste zeigen im ganzen einen Habitus, in dem primitivere Merkmale überwiegen, insbesondere im Vergleich mit dem Unterkiefer von Çatakbağyaka. Die I_2 sind schlanker, der P_4 hat ein stärkeres Außencingulum und noch eine Andeutung eines hinteren Innencingulums. Die Außenfurche zeigt basal keinen so stark verbreiterten Wulst. Die Molaren haben eine tiefere Außenfurche. Das hintere Cingulum ist stärker auf die Außenseite verlängert. Die Talonidgrube der M ist stärker nach lingual geneigt. Die ganze Merkmalskombination läßt sich am besten mit Stücken aus der mittleren Serie der Oberen Süßwassermolasse vergleichen. Damit wäre auch ein Hinweis für das Alter der Fundstelle Çandır gegeben.

3.1.4. Kütahya — Sabuncu — Sofça

Die Fundstelle hat drei Nashorn-Arten geliefert, *Hispanotherium grimmi*, *Mesaceratherium simorreense* und *Brachypotherium brachypus*. Davon ist die erste mit mindestens acht belegten Individuen die häufigste. Von diesen sind mindestens drei juvenil, nur eines ist als alt anzusprechen.

Mesaceratherium simorreense ist mit fünf Individuen, davon zwei juvenilen, weniger häufig, *Brachypotherium brachypus* mit mindestens drei Individuen die seltenste Art. Die Rhinocerotidae sind ein wesentlicher Bestandteil der Fauna.

Die Gebißreste von *Hispanotherium grimmi* sind, soweit der fragmentarische Zustand überhaupt einen Größenvergleich zuläßt, etwas größer als die von Çandır, etwas kleiner als die von Çatakbağyaka. Die oberen Backenzähne zeigen eine besonders gut und wellig gegliederte Außenwand. Dabei ist das Mesostyl der M stärker betont als beim Holotypus. Bei dem P^4 Fragment ist es schwächer als bei dem P^4 von Çatakbağyaka. Die Innenwand der P ist stärker gekerbt als bei denen von Çandır.

Die Skelettknochen sind dagegen z. T. kleiner als die von Çandır. Das dürfte daher kommen, daß von Çandır vor allem ältere Individuen überliefert sind, von Sofça dagegen juvenile und gerade adulte. Morphologisch vermitteln die Astragali und das MC III zwischen den Stücken von Çandır und denen von Yaylacılar. Die MC III entsprechen dabei etwa den Stücken von Yeni Eskihsar. In welcher Weise die großen Proportionsunterschiede des Radius zwischen Sofça und Yeni Eskihsar gedeutet werden müssen, ist noch offen.

Die Gebißreste von *Mesaceratherium simorreense* sind etwas größer als die Zähne des Holotypus. Da aber, wie schon erwähnt, auch wesentlich größere Funde dieser Art existieren, kann diesem Umstand höchstens stratigraphische oder regionale Bedeutung zukommen. Der Fund eines verkürzten Metapodiums entspricht den Funden verkürzter Extremitätenreste in Steinheim a. A. Die Größe der Gebißreste übertrifft nur wenig die der Stücke von Çatakbağyaka, bleibt aber weit unter der Größe des Fragments von Yaylacılar.

Brachypotherium brachypus ist durch einen P_3 vertreten, der durch den völligen Verlust eines eingekrümmten Paralophids auffällt. Dieses spezialisierte Merkmal kommt nur bei wenigen Stücken aus der Hangendserie der Oberen Süßwassermolasse vor. Die übrigen Merkmale, die Kronenhöhe, die stufenartige Außenfurche und die starke Protoconidfalte erinnern an den P_2 von Çatakbağyaka, der aber ein größeres Individuum repräsentiert.

Auch die Knochenreste des Tarsus sind relativ klein, während der Radius einer mittleren Größe entspricht. Auch hier dürfte das geringe Alter der Tiere eine Rolle spielen, auch der P_3 ist kaum angekauft. Der Astragalus hat mit der schwachen Wölbung der Centrale-Fac. und der fortgeschrittenen Reduktion des Anhangs der Calcaneus-Fac. 1 einen modernen Habitus. Die geringe Größe der Calcaneus-Fac. 2 dürfte ein individuelles Merkmal sein.

3.1.5. Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka

Die häufigste Art ist mit mindestens drei Individuen *Brachypotherium brachypus*, *Hispanotherium grimmi* und *Mesaceratherium simorreense* sind durch je zwei Individuen repräsentiert. Die Rhinocerotidae spielen in der Gesamtfauuna eine untergeordnete Rolle.

P^2 und P^4 von *Hispanotherium grimmi* sind stark abgekaut. Sie zeigen wie die M des Holotypus abgeplattete Rippen der Außenwand, zwischen denen sich tiefere, enge Kerben befinden. Eine solche Kerbe liegt bei P^2 in der Parastylfurche, bei P^4 zwischen Paraconus und Mesostyl. Der Medisinus ist in der Tiefe enger als bei den Stücken von Çandır und Sofça. Der P^2 zeigt eine kräftig gekerbte Innenwand.

Der P^2 ist größer als der von Sofça, die Breite des P^4 liegt zwischen der geringeren des P^4 von Çandır und der des P^4 von Yaylacılar, doch sind die Unterschiede gering.

Das MC IV entspricht im geringen Abstand der medialen Gelenkflächen morphologisch etwa den MC III von Sofça und Yeni Eskihisar.

Die Gebißreste und Knochen von *Mesaceratherium simorreense* sind kleiner als die von Sofça. Sie fallen an den unteren Rand der Größenverteilung der Funde von Steinheim a. A. Das lange Paralophid des P_1 ist typisch für die Art.

Die Gebißreste von *Brachypotherium brachypus* zeigen ein Mosaik von modernen und primitiven Merkmalen. Unter den Funden aus der Oberen Süßwassermolasse zeigen primitivere Stücke aus der tieferen Hangendserie noch die größte Ähnlichkeit. Das Außencingulum ist bei P_3 stärker entwickelt als beim P_3 von Sofça, dagegen hat der von Sofça einen stärkeren Wulst in der Außenfurche. Gegenüber dem Stück von Tüney sind einige moderne Züge erkennbar (S. 83 ff.).

3.1.6. Ankara — Gölbaşı — Zivra

Die wenigen Fundstücke von dieser Lokalität repräsentieren mindestens zwei Individuen von *Hispanotherium grimmi* und ein Individuum von *Aceratherium sp.* Beide Arten sind durch Zahnsplitter, jedoch nur *H. grimmi* auch durch Extremitätenreste, vertreten.

Proportionen und Merkmale insbesondere der Metapodien und des Astragalus lassen sich am besten mit den Stücken von Sofça vergleichen. Der relativ kleine Astragalus wirkt in der breiten, niedrigen Form und der weit nach mediodistal gerückten Sustentakular-Facette modern, hat aber noch einen langen Anhang an der Calcaneus-Fac. 1.

Beim Metacarpale III wirkt die weite Trennung der beiden Gelenkflächen für das MC IV, ebenso wie die geringe Entwicklung der Narbe auf der Rückseite noch primitiv. Dagegen stellt das Fehlen eines Höckerchens auf der Rückseite des proximalen Gelenkendes ein fortgeschrittenes Merkmal dar.

Auch die beiden Metatarsalia IV stimmen in der Größe und in den Proportionen gut mit denen von Sofça überein. Deutbare Merkmalsverschiebungen lassen sich nicht feststellen.

3.1.7. Muğla — Yatağan — Yeni Eskihisar

Rhinocerotidae sind an dieser Fundstelle sehr selten. Es ist je ein Individuum von *Hispanotherium grimmii* und von *Aceratherium* aff. *tetradactylum* vertreten.

Hispanotherium grimmii ist nur durch die Reste der Vorderextremitäten belegt. Die Metapodien stimmen in ihrer Entwicklungshöhe etwa mit denen von Sofça überein. Während das MC II nur eine Abgrenzung gegenüber den größeren und höher entwickelten Stücken von Yaylacilar erlaubt, zeigt das MC III auch klare Unterschiede zu den primitiveren Stücken von Çandır.

Beide Zähne von *Aceratherium* aff. *tetradactylum* sind stark abgekaut. Der P² entspricht etwa dem Bau von *Aceratherium tetradactylum* von Sansan, ist aber kleiner. Seine Größe entspricht etwa dem P³ von Çandır, was auf eine erhebliche Größenzunahme hinweist. Der Molar zeigt keine Einzelheiten.

3.1.8. Afyon — Suzuk — Yaylacilar

Die Fundstelle hat bisher vorwiegend Reste von *Hispanotherium grimmii* geliefert. Andere Vertebratenreste sind insgesamt seltener. Daneben ist je ein Fragment eines P⁴ und eines unteren M von *Mesaceratherium simorreense* vorhanden.

Nach den Gebißresten sind mindestens neun Individuen belegt. Die Zähne übertreffen an Größe und Kronenhöhe alle Stücke anderer Fundstellen, auch wenn der Unterschied manchmal gering ist. Die Außenwand der oberen M ist, ähnlich wie bei den Stücken von Sofça, wellig gegliedert. Bei P⁴ ist das Mesostyl stärker als bei den anderen Fundstellen. Das Innencingulum ist besonders stark und zieht von hinten bis zur Basis des Protoconus. Bei den M³ ist die Abschnürung des Hypoconus schwächer als bei dem Stück von Çandır. Die unteren M sind besonders breit. M₂ und M₃ sind relativ zu den übrigen Zähnen größer als beim Unterkiefer von Sofça. Morphologische Veränderungen sind an den unteren Backenzähnen nicht feststellbar.

Die Skelettknochen zeigen wesentlich deutlicher als die Gebißreste, daß die Funde von Yaylacilar die aller anderen Fundstellen an Größe übertreffen. Dazu kommen eine Reihe von morphologischen Besonderheiten, die diese Stücke weiter vom Ausgangstyp, repräsentiert durch *Beliajevina*, entfernen als alle anderen Fundkomplexe. Das berechtigt dazu, diese Funde als die größte und spezialisierteste Endform von *Hispanotherium grimmii* anzusehen.

Die zwei Zahnbruchstücke von *Mesaceratherium simorreense* zeigen ebenfalls eine deutliche Größenzunahme. Dabei entspricht die Größe des P⁴-Fragmentes ziemlich genau einem P⁴ aus dem Vallesium Spaniens (BATALLER 1918, Taf. 7, Fig. 5). Die Reduktion des hinteren Außencingulums übertrifft dieses Stück aber noch. Das deutet darauf hin, daß diese Fundstelle unmittelbar unter die Unterkante des Vallesiums gestellt werden muß.

3.2. Stratigraphische Ergebnisse

Ein obermiozänes Alter der hier zusammengestellten Funde ist nicht zu bezweifeln. Nach oben bildet das Auftreten der Hipparionen und der damit vergesellschafteten Fauna von Einwanderern eine klare Grenze, die von keiner der hier behandelten Gattungen in Anatolien überschritten wird. Auch die jüngste Fundstelle, Yaylacilar führt keine der typischen Arten des Unterpliozäns. Ein mittelmiozänes Alter ist wegen des Auftretens von *Brachypotherium brachypus* anstelle des mittelmiozänen *Br. stebli* kaum anzunehmen.

Die relative Abfolge der Fundstellen kann nicht mit Hilfe der Rhinocerotidae allein geklärt werden. Dazu sind von keiner Fundstelle genügend Individuen belegt. Gewisse Feststellungen können aber schon getroffen werden. Sicher älter als die übrigen Fundstellen sind Bursa — Mustafakemalpaşa — Paşalar, Ankara — Kalecik — Tüney und Ankara — Kalecik — Çandır. Die jüngste der Fundstellen ist ohne Zweifel Afyon — Suzuk — Yaylacilar.

Die Entscheidung, welche der Fundstellen des Mittelfeldes älter und welche jünger sind, kann mit Rhinocerotiden nicht getroffen werden. Auffällig ist, daß auch Yeni Eskihsar, das nach seiner Kleinsäugerfauna (TOBIEN 1975: 123) deutlich jünger ist als die übrigen dieser Faunen, in den Merkmalen der Rhinocerotiden keine deutlichen Verschiebungen erkennen läßt.

Eine Parallelisierung mit west- und mitteleuropäischen Fundstellen kann nur mit Hilfe von Arten versucht werden, die im betrachteten Zeitraum eine erkennbare phylogenetische Veränderung zeigen. Da aber gerade Merkmale, die in Veränderung begriffen sind, besonders der individuellen Variabilität unterliegen, kann eine Einstufung mit so geringem Material nur hypothetischen Charakter haben. Zur Einstufung können hier nur die Arten *Brachypotherium brachypus* und *Mesaceratherium simorreense* dienen. *Hispanotherium grimmii* ist bisher nur aus Anatolien sicher belegt. Die Gruppe um *Aceratherium tetradactylum* ist zu heterogen um sichere Anhaltspunkte zu liefern.

Nach den Merkmalen von *Brachypotherium brachypus* ist Ankara — Kalecik — Tüney, und damit vermutlich auch Ankara — Kalecik — Çandır, etwa mit der mittleren Serie der Oberen Süßwassermolasse und mit Sansan zu parallelisieren. Die Funde von Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka entsprechen etwa der Entwicklungsstufe von Stücken aus der tiefsten Hangendserie der OSM.

Die Hauptverbreitung von *Mesaceratherium simorreense* fällt in Mittel- und Westeuropa ins höhere Obermiozän, wenn auch ältere Fundstellen diese Art gelegentlich führen. Das dürfte mit der zunehmenden Trockenheit dieser Zeit zu tun haben, da die Art vorwiegend in Karstgebieten häufig wird. So könnte die Annahme, daß die Einwanderung der Art ins Mediterran mit der Hauptverbreitung in Mitteleuropa zusammenfällt, einen zeitlichen Fixpunkt liefern.

Weitere Anhaltspunkte sind dadurch gegeben, daß die Gebißreste von Muğla — Yerkesik — Çatakbağyaka kleiner sind, als die meisten von Steinheim a. A., aber gerade noch in deren Variationsbreite fallen. Dagegen sind die Zähne von Sofça größer und entsprechen mehr größeren Individuen von Simorre. Daß Afyon — Suzuk — Yaylacilar aufgrund der Größe der Zahnbruchstücke von *Mesaceratherium simorreense* nur wenig älter sein kann als die Basis des Vallesiums, wurde bereits erwähnt. Der Sprung in der Größenentwicklung beider in Yaylacilar auftretenden Arten ist ein Hinweis darauf, daß zwischen den Fundstellen Sofça und Yaylacilar ein größerer Zeitraum liegt.

Tabelle 24. Stratigraphische Stellung der Fundstellen aufgrund der Rhinocerotiden-Funde

Stufe	Europa	Anatolien			
U.-Pliozän		H i p p a r i o n - F a u n e n			
	O	Afyon — Suzuk — Yaylıcalar			
höheres	b	tiefe Hangendserie der OSM			
	e	Simorre	Kütahya —	Muğla —	Muğla — Ankara —
	r	Steinheim a. A.	Sabuncu —	Yerkesik —	Yatağan — Gölbaşı —
	m	Sofça	Çatak- bağyaka	Yeni Es- kihisar Zivra
	i	Sansan			
	o				
tieferes	z	Mittlere Serie der OSM	Ankara —	Kalecik —	Tüney
	ä		Ankara —	Kalecik —	Çandır
	n		Bursa — Mustafakemalpaşa — Paşalar		

Eine Einstufung in die Einheiten der Orthostratigraphie soll hier nicht versucht werden, da diese auch für die europäischen Fundstellen kontinentaler Faunen noch sehr umstritten ist. Die Begriffe Miozän und Pliozän werden im Sinne der kontinentalen Gliederung gebraucht.

3.3. Systematische Ergebnisse

3.3.1. Systematische Revision der tertiären Elasmotherini

3.3.1.1. Der Rang der Elasmotherien im System der Rhinocerotidae

Die Gruppe der Elasmotherini ist in ihrer Spezialisierung einheitlich, wenn sich auch verschiedene Formen stark im Grad der Spezialisierung unterscheiden. Wie bei allen stark und einseitig spezialisierten Gruppen werden Merkmalskomplexe variabel, die bei den näher verwandten Gruppen konstant sind. Das betrifft bei den Elasmotherini die Hornstellung, was zur Aufstellung einer größeren Zahl von Gattungen führte. Mehrere Autoren (KRETZOI 1943, VIRET 1958, BELIAJEVA 1971) hielten den Bauplan verschiedener Gattungen für so verschieden, daß sie die Gruppe in zwei Unterfamilien teilten oder sogar die Elasmotherien in den Rang einer Familie erhoben (KRETZOI 1943).

Die Spezialisierungen der Elasmotherini beschränken sich aber so weitgehend auf Gebiß und Schädel, daß ihnen nicht der Rang einer eigenen Familie zukommen kann. Die mit den Rhinocerotidae nahe verwandten Familien der Hyracodontidae und Amynodontidae weichen im Grundplan des Skelettes und in der Anordnung des Gebisses wesentlich weiter ab. Die Elasmotherini zeigen dagegen im Skelett nur einige unwesentliche Unterschiede gegenüber den Rhinocerotini, so daß sie als spezialisierte Seitenlinie dieses Tribus wohl am besten mit diesem in der Unterfamilie Rhinocerotinae vereinigt werden. Einer völligen Vereinigung mit den Rhinocerotini steht die Geschlossenheit der Elasmotherini trotz der großen Zahl von morphologischen Sonderformen einerseits, die Formenvielfalt bei geringer morphologischer Divergenz bei den Rhinocerotini andererseits, entgegen.

3.3.1.2. Übersicht über die bisher bekannten tertiären Elasmotherini

Mittelmiozän:

cf. *Caementodon* sp. (FORSTER-COOPER 1934: 602, Taf. 65, Fig. 26, 28—30, HEISSIG 1972 a: 57) Bugti-Beds.

Eine sehr kleine Form, von der nur obere M und D bekannt sind. Diese stimmen im Zahnmuster genau mit *Caementodon* überein, sind aber niederkronig und ohne Zement im Innenbereich der Krone.

Obermiozän:

Caementodon oettingenae HEISSIG (HEISSIG 1972 a: 50 ff., Taf. 6, Fig. 1—15) Chinji — Nagri-Stufe, Siwalik-Schichten.

Eine kleinwüchsige Form mit übergroßen Molaren und kleinen Prämolaren. Schädel unbekannt. Obere und untere Incisiven persistent. Die oberen Prämolaren haben sich vom Grundplan der Elasmotherini in einer zu den Rhinocerotini konvergenten Richtung entwickelt. Die Gattung ist als Seitenlinie der Elasmotherini zu werten, deren Spezialisierung hinter der der gleichzeitigen Formen zurückbleibt. Die Extremitäten zeigen eine Sonderentwicklung zu schlankem, aber niedrigem Bau.

Beliajevina caucasica (BORISSIAK) (BORISSIAK 1935, 1938) Tschokrak-Schichten des Kaukasus, Obermiozän.

Der Schädel ist nicht abgebildet. Nach der Beschreibung liegt der kuppelförmige Hornstuhl auf den Nasalia weit hinten, kommt also in der Lage *Elasmotherium* bereits nahe. Die Backenzähne sind subhypsodont, vom Grundbauplan der Elasmotherini. Der Unterkiefer trägt noch normal entwickelte I_2 . *Caementodon*, die einzige Gattung der Elasmotherini mit persistenten I_2 ist eine Seitenlinie, während die Art *caucasica* keine Besonderheiten zeigt. Aus diesem Grunde wurde (HEISSIG 1974) für dieses Stück die Gattung *Beliajevina* vorgeschlagen. Zwischen den kräftigen Primär-Rippen auf der Außenwand der oberen P ist noch kein Mesostyl entwickelt. Das weit nach hinten gestreckte Hypolophid der unteren M erinnert stark an *Elasmotherium*.

Beliajevina tekkayai HEISSIG (HEISSIG 1974) Bursa — Mustafakemalpaşa — Paşalar, Obermiozän, Anatolien.

Von dieser Art sind nur Zähne bekannt, die in ihren Einzelheiten noch primitiver sind als die von *B. caucasica*. So dominieren auf der Außenwand die primären Rippen auch bei den Molaren; das Hypolophid der unteren Molaren ist noch stärker eingebogen; die Zemententwicklung ist gering.

Iranotherium mongoliense (OSBORN) (OSBORN 1924, MATTHEW 1924, 1931, KRETZOI 1943, BELIAJEVA 1971) Loh-Formation, Mongolei.

Das Alter wird von OSBORN und den folgenden Autoren als Untermiozän angegeben, obwohl dafür nur die Auflagerung auf ältere Schichten spricht. Die benachbarte Fundstelle Ulan Tologoj (unterer Fundhorizont), die von BELIAJEVA (1971) für gleichaltrig gehalten wird, enthält *Anchitherium aurelianense*. Auch von dieser Fundstelle wurde nichts beschrieben, was eine Entscheidung zwischen Mittel- und Obermiozän ermöglicht.

Der Schädel zeigt keine Spur eines Hornansatzes, doch sind die schmalen, stark gewölbten Nasalia für die Belastung durch ein Horn gebaut: Die Nasalincisur ist seicht, der laterale Flansch der Nasalia läuft weit nach vorn, die Wölbung der Knochen ist in beiden Richtungen stark. Diese Form der Nasalia ist unter den Elasmotherini nur bei *Iranotherium* bekannt. Die Typusart *morgani* zeigt ebenfalls die für *I. mongoliense* charakteristischen hoch ansteigenden Jochbögen, die die Höhe des Schädeldaches erreichen. Die Backenzähne sind subhypsodont und zeigen den Grundplan der Elasmotherini.

Da grundsätzliche Unterschiede fehlen, ist das Stück der Gattung *Iranotherium* zuzuordnen. Die geringere Größe und die primitiveren Backenzähne berechtigen zur Abtrennung der selbständigen Art *mongoliense*.

Begertherium borissiakii BELIAJEVA (BELIAJEVA 1971) Fundstelle Beger-Nur, Obermiozän, Mongolei.

Das Schädelfragment zeigt eine Hornposition, die zwischen der subterminalen, der rezenten einhornigen Rhinocerotini und der weit nach hinten gerückten von *Beliajevina* vermittelt. Die Nasalia neigen sich vor dem stark aufgewölbten Hornstuhl stark abwärts und werden schnell schlanker. Die Backenzähne entsprechen dem Grundplan der Elasmotherini und sind subhypsodont. Incisiven sind nicht vorhanden.

Hispanotherium matritense (PRADO), (CRUSAFONT & VILLALTA 1947, ANTUNES, VIRET & ZBYSZEWSKI 1972) Obermiozän, Puente de Toledo, Madrid, und andere Fundstellen, Spanien, Portugal.

Es sind fast nur Gebißreste bekannt. Sie entsprechen dem Grundplan der Elasmotherini. Die I_2 sind stark reduziert, aber persistent. Auffallend ist die Verbreiterung der oberen P und die Individualisierung der Innenhöcker der unteren M und D. Die starke Einkrümmung des Hypolophids der unteren M entspricht *Begertherium*. Ohne Kenntnis des Schädels kann über die systematische Bedeutung der Unterschiede nichts ausgesagt werden. Nach ZBYSZEWSKI (1952) sind die Nasalia hornlos, was dem Nasale Abb. 1 entspräche.

Hispanotherium grimmi HEISSIG (HEISSIG 1974) Obermiozän, Anatolien, mehrere Lokalitäten.

Die Art unterscheidet sich von *H. matritense* durch primitiveres Kronenmuster der oberen P, schwächeren Metaloph, weiter nach lingual reichende Postfossette, meist geringere Kerbung der Innenwand und schwächere Wellung der Außenwand. Dafür ist die Tendenz zur Hochkronigkeit stärker, die Individualisierung der Innenhöcker an den unteren M fehlt. Die Hornstellung liegt etwa zwischen der bei *Beliajevina* und bei *Begertherium*. Die Nasalia laufen vor dem Horn gerade nach vorn, sind kurz, dreieckig und durch eine kaum verzahnte Naht verwachsen.

U n t e r p l i o z ä n :

— ohne Benennung (BELIAJEVA 1971, Abb. 2) Oschi, Unterpliozän.

Ein oberer Molar mit langer Postfossette und besonders stark entwickeltem Mesostyl. Kronenhöhe und Zahnzement entsprechen der Entwicklungshöhe obermiozäner Elasmotherini. Die Gliederung der Außenwand entspricht evoluierten Exemplaren von *Hispanotherium grimmi*. Der Zahn wird daher mit Vorbehalt als Repräsentant dieser Art angesehen.

Caementodon oettingenae existiert auf dem indischen Subkontinent bis in die Nagri-Stufe weiter.

Iranotherium morgani (MECQUENEM), (MECQUENEM 1908, 1924, RINGSTRÖM 1924), Maragha.

Der Schädel ist vollständig bekannt. Charakteristisch sind die schmalen, stark gewölbten Nasalia, die kräftige Rugositäten für den Ansatz des Hornes tragen. Die Jochbögen sind bis zur Höhe des Schädeldaches angehoben. Die Backenzähne sind hypsodont, mit geringer Schmelzfältelung. Die unteren Molaren haben ein verlängertes, aber stark geknicktes Hypoploid. Incisiven fehlen.

Kenyatherium bishopi AGUIRRE & GUERIN (AGUIRRE & GUERIN 1974), Nakali, Kenya, Unterpliozän (Valles.?).

Fast alles, was über die beiden Zähne gesagt werden kann, insbesondere in systematisch-phylogenetischer Hinsicht, ist von den Autoren bereits festgestellt worden. Obwohl der obere Prämolare Merkmale von *Caementodon*, *Iranotherium* und *Hispanotherium* zu kombinieren scheint, kann ohne Kenntnis von Schädel und Vordergebiss nichts sicheres ausgesagt werden.

Unter den Merkmalen scheint mir die Form der Außenwand am wichtigsten zu sein, die für eine Verwandtschaft mit *Caementodon* spricht. In die gleiche Richtung deuten die — im Rahmen der unterpliozänen Elasmotherini — besonders geringe Hypsodontie und die fehlende Zementbildung (kann auch sekundär zerstört sein). Auch die enge faunistische Beziehung der Fundstelle zum indischen Raum würde gut mit einer solchen Verwandtschaft übereinstimmen.

„*Sinootherium*“ sp. (BELIAJEVA 1971, Abb. 7), Altan Teli, Mongolei, Unterpliozän.

Es ist nur ein oberer Molar bekannt (BELIAJEVA 1971 bestimmt ihn wegen der geringen Größe als P²), der in der Kronenhöhe etwa *Sinootherium lagrelii* entspricht, aber wesentlich kleiner ist als dessen Molaren. Entgegen *Sinootherium* ist kein echtes Prisma entwickelt, zudem fehlt die Schmelzfältelung weitgehend. Die Kronenhöhe übertrifft *Iranotherium*.

Die geringere Größe und die fehlende Schmelzfältelung sind Unterschiede gegenüber den meisten *Elasmotherium*-Arten. Da die Größe nur wenig die eines M¹ von *Iranotherium morgani* übertrifft, kann der Zahn vorläufig zu *Iranotherium* gestellt werden. Die Kronenhöhe spricht nicht dagegen, da ein echtes Prisma nicht entwickelt ist und von *Iranotherium morgani* bisher nur alte Zähne vorliegen.

„*Sinootherium*“ *lagrelii* RINGSTRÖM (RINGSTRÖM 1923, 1924), Hipparion-Faunen Nord-Chinas.

Der Schädel ist nur sehr bruchstückhaft bekannt. Das Maxillare stimmt mit *Elasmotherium* sehr weitgehend überein. Die Molaren haben in Schmelzfältelung und Prisma-Entwicklung fast die Entwicklungshöhe von *Elasmotherium* erreicht. Da grundsätzliche Unterschiede fehlen, kann die Selbständigkeit der Gattung *Sinootherium* gegenüber *Elasmotherium* nicht aufrecht erhalten werden. Ob man die Art als Untergattung abtrennen will, ist eine Frage des persönlichen Stils.

„*Sinootherium*“ *simplum* CHOW (CHOW 1958), Unterpliozän, Shansi, vermutlich Paoteh.

Es ist nur der M³ bekannt, der durch Fehlen der Schmelzkräuselung und beginnende Bewurzelung sehr deutlich von den Funden der Art *lagrelii* abweicht. Seine Größe übertrifft aber noch *lagrelii*. Die Ausmaße und die Tatsache, daß eine relativ große Postfossette vorhanden ist, verbieten die Annahme näherer Beziehungen zu *Iranotherium*. Dagegen spricht auch die starke Schrägstellung des Zahnes. Ob die Unterschiede gegenüber *Elasmotherium lagrelii* noch in dessen Variationsbreite fallen, die sehr groß ist, oder ob tatsächlich eine weitere Art vorliegt, kann an einem einzelnen Zahn nicht festgestellt werden.

Damit ergibt sich folgendes System der Elasmotherini (die pleistozänen Formen werden ohne Revision angeführt):

T r i b u s : Elasmotherini GILL 1872

- Gattung: *Caementodon* HEISSIG 1972 (1972 a)
 Art: *Caementodon oettingenae* HEISSIG 1972 (1972 a)
Caementodon sp. (HEISSIG 1972) (1972 a)
- Gattung: *Beliajevina* HEISSIG 1974
 Art: *Beliajevina caucasica* (BORISSIAK 1935)
 Art: *Beliajevina tekkayai* HEISSIG 1974
- Gattung: *Hispanotherium* CRUSAFONT & VILLALTA 1947
 Art: *Hispanotherium matritense* (PRADO 1864)
 Art: *Hispanotherium grimmi* HEISSIG 1974
- Gattung: *Begertherium* BELIAJEVA 1971
 Art: *Begertherium borissiakii* BELIAJEVA 1971
- Gattung: *Iranotherium* RINGSTRÖM 1924
 Art: *Iranotherium morgani* (MECQUENEM 1908)
 Art: *Iranotherium mongoliense* (OSBORN 1924)
- ? Gattung: *Kenyatherium* AGUIRRE & GUERIN 1974
 Art: *Kenyatherium bishopi* AGUIRRE & GUERIN 1974
- Gattung: *Elasmotherium* FISCHER 1808
 Art: *Elasmotherium sibericum* FISCHER 1808
 Art: *Elasmotherium lagrelii* (RINGSTRÖM 1923)
 Art: *Elasmotherium simplum* (CHOW 1958)
 Art: *Elasmotherium inexpectatum* CHOW 1958 ?
 Art: *Elasmotherium peii* CHOW 1958 ?
 Art: *Elasmotherium caasicum* BORISSIAK 1914

3.3.1.3. Die Stellung von *Beliajevina tekkayai*

Alle wichtigen Elemente, Schädel, Vordergebiß und Skelettknochen sind noch unbekannt. Die in der Morphologie der Backenzähne zum Ausdruck kommende enge Verwandtschaft zu *Beliajevina caucasica* beruht jedoch in erster Linie darauf, daß sich bei der vorliegenden Art keine der Sonderentwicklungen finden, die sowohl *Caementodon*

als auch *Hispanotherium* eigen sind. Da aber auch die Besonderheiten von *B. caucasica* sich bei der vorliegenden Art nicht ankündigen (außer der geringen Größe der unteren P) könnte die Art auch in die Aszendenz einer anderen Linie gehören. Die Stellung zur Gattung *Beliajevina* kann also nur als provisorisch angesehen werden.

3.3.1.4. Die Stellung von *Hispanotherium grimmi*

Wie auf S. 95 ausgeführt, beruht das System der Elasmotherini im wesentlichen auf dem Bau des Gesichtsschädels und der Reduktion des Vordergebisses. Die schrittweise Entwicklung der Backenzähne zur Hochkronigkeit liefert weitere systematisch bedeutende Merkmale.

Im Schädelbau stimmt *H. grimmi* mit keinem der bekannten Schädel ganz überein. Am nächsten kommt *Hispanotherium matritense*, bei dem ZBYSZEWSKI (1952) ein hornloses Nasale beobachtet, was, im Kontext der Elasmotherini, eine starke Rückverlagerung des Hornes bedeutet. Diese Verwandtschaft wird gestützt durch die Ähnlichkeit der Backenzähne und die fast völlige Übereinstimmung im Bau der Extremitätenknochen.

Den wichtigsten Unterschied der beiden Arten bildet das Auftreten von kleinen, aber persistenten I_2 bei *Hispanotherium matritense*. Das stimmt gut mit der Beobachtung überein, daß auch der Bau der Backenzähne bei *H. matritense* mehr primitive Merkmale — neben einer Reihe von Sonderentwicklungen — zeigt als bei *H. grimmi*. Trotzdem ist der Grad der Verwandtschaft zwischen den Arten *matritense* und *grimmi* größer als der zwischen diesen und *Beliajevina caucasica*, da diese Art außer in der Persistenz normal entwickelter I_2 auch in der Form des P^1 , im stark gestreckten Hypoploid der unteren M und in der Schlankheit der Extremitätenknochen wichtige Unterschiede zu *Hispanotherium* zeigt.

Die Sonderentwicklungen bei *Hispanotherium matritense* verbieten die Annahme einer direkten Entwicklungsreihe zu *H. grimmi*.

3.3.2. Ergebnisse zum System der Aceratheriinae

Weder am vorliegenden noch am zum Vergleich herangezogenen Material ergaben sich neue Gesichtspunkte zur systematischen Stellung der Art *Brachypotherium brachypus*.

3.3.2.1. *Aceratherium tetradactylum*

Die Untersuchung einer größeren Zahl von Fundkomplexen von *Aceratherium* s. l. (HEISSIG 1972 b) ergab, daß diese Gattung eine größere Zahl von schwer unterscheidbaren Arten umfaßt. Die wichtigsten Unterschiede betreffen den Bau des Schädels, insbesondere der Nasalia, und der Extremitätenknochen. Beides ist nur selten erhalten; insbesondere ältere Aufsammlungen umfassen meist nur Gebißreste. Nach der Präzisierung der Untergattung *A. (Dromoceratherium)*, (HEISSIG 1972) und der Ausgliederung der Art *simorreense* aus der Gattung *Aceratherium* verbleibt ein Bündel von Arten, unter denen die Namen *tetradactylum*, *platyodon*, *incisivum* und *belvederense* sicher selbständige Einheiten bezeichnen. Die Gebißreste dieser Arten sind kaum unterscheidbar,

Schädelreste nur von den ersten drei bekannt, Extremitätenreste nur *tetradactylum* sicher zugeordnet. Die Bestimmung der anatolischen Funde gründet sich im wesentlichen auf die wenig aussagekräftigen Gebißreste, da die wenigen Extremitätenknochen schwer deutbare Unterschiede zu den Funden der Typlokalität von *tetradactylum* zeigen.

3.3.2.2. *Mesaceratherium simorrense*

Schon 1972 (HEISSIG 1972 b) habe ich auf die morphologischen Beziehungen der Art *simorrense* zu *Mesaceratherium* hingewiesen. Nun sind durch die Einbeziehung weiteren Vergleichsmaterials Funde dazugekommen, die das Auftreten der Gattung *Mesaceratherium* „lückenlos“ vom Oberoligozän bis ins höhere Mittelmiozän belegen. Dabei handelt es sich zwar nicht um eine einzige Entwicklungsreihe, da sowohl in einzelnen Merkmalen, als auch in der Größe, Sprünge und Rückschritte auftreten, doch besteht damit zumindest die Möglichkeit, die Art *simorrense* in diesem Formenkreis wurzeln zu lassen.

Die Gattung *Mesaceratherium* mit — zumindest bei *M. simorrense* — verkürzten, schlanken Metapodien und persistentem I¹ scheint eine Zwischenstellung zwischen *Acera-therium* und *Chilotherium* einzunehmen, ohne aber mit einer der beiden Gattungen in näherem Zusammenhang zu stehen.

3.4. Phylogenetische Ergebnisse

3.4.1. Die Phylogenie der tertiären Elasmotherini

Über die Vorfahren der Elasmotherini ist noch nichts bekannt, doch läßt die Morphologie der bisher ältesten Formen keinen Zweifel, daß es sich um kleinwüchsige, schlankfüßige Rhinocerotini gehandelt haben muß. Die Abspaltung ist mit Sicherheit schon im Mittelmiozän vollzogen gewesen, da eine der ersten erkennbaren Divergenzen, die Beibehaltung des Antecrochets der oberen Molaren bei *Caementodon* sp. und die Reduktion dieser Falte bei mehreren gleichzeitigen Rhinocerotini, bereits aus dieser Zeit belegt ist. Aus tieferen Horizonten fehlen Angehörige beider Tribus bisher.

Mit *Caementodon* sp. aus den Bugti-Beds, dem ältesten Vertreter der Elasmotherini tritt uns eine Form entgegen, deren Molaren noch völlig brachydont sind, und bei denen Parastyl und Metastyl stark nach oben divergieren. Diese starke Verlängerung der Außenwand nach oben ist für alle miozänen Elasmotherini kennzeichnend und wird erst im Pliozän durch die Bildung des Prismas abgelöst.

Die Ableitung von *Caementodon oettingenae* der unteren und mittleren Siwalik-Schichten von dieser Form bereitet keine Schwierigkeiten. Zugleich zeigen die vollständigeren Reste dieser Art den typisch elasmotherinen Grundplan der Extremitätenknochen und die Persistenz der Incisiven in Ober- und Unterkiefer. Die Molaren sind subhypodont und haben reichlich Zement in den Zahngruben entwickelt. Diese beiden Merkmale kommen auch den anderen Elasmotherini des Obermiozäns zu. Da es wenig wahrscheinlich ist, daß diese Spezialisierung von allen Formen unabhängig erreicht wurde, muß die Erwerbung von Zement und Kronenhöhe ebenso wie die erste Radiation zwischen dem Auftreten von *Caementodon* sp. und *Caementodon oettingenae* fallen, das bedeutet, zwischen Mittel- und Obermiozän. Damit wäre mit *Caementodon* sp. eine Form mitten

in der Typogenese belegt, bei der zwar morphologische Merkmale des Elasmotherien-Bauplans schon vorhanden sind, nicht aber die bedeutenden Funktionssteigerungen.

Im Obermiozän treten neben *Caementodon oettingenae* auf: *Beliajevina tekkayai*, *Beliajevina caucasica*, *Begertherium borissiakii*, *Iranotherium mongoliense*, *Hispanotherium matritense* und *Hispanotherium grimmi*. Die meisten dieser Formen dürften schon im tieferen Obermiozän auftreten, doch ist ihre feinstratigraphische Stellung bisher noch nicht geklärt. Außer den beiden *Beliajevina*- und *Hispanotherium*-Arten sind alle Linien klar getrennt.

Die Merkmale dieser Formen zeigen das typische Bild einer Mosaik-Entwicklung. In bezug auf die Reduktion der Incisiven, die Zunahme der Kronenhöhe und die Proportionsverschiebungen der Extremitätenknochen verläuft die Entwicklung einsinnig, aber mit verschiedener Geschwindigkeit — soweit das feststellbar ist. In bezug auf die Position des Hornstuhles verhalten sich die Formen divergent, wobei alle Zwischenstufen zwischen den Extremen auftreten. *Iranotherium* behält ein nasal-terminales Horn, wie es vermutlich den Vorfahren unter den Rhinocerotini zukam. *Begertherium* hat ein subterminales Horn vor der Nasalincisur, vor dem die Nasalia, ähnlich wie bei *Iranotherium*, stark herabgebogen sind. *Hispanotherium* hat ein weit zurückverlagertes, aber noch nasales Horn. Bei *Beliajevina* sitzt der Hornstuhl auf der Grenze zwischen den Nasalia und Frontalia. Das Stadium von *Elasmotherium*, mit rein frontalem Horn, ist noch nicht erreicht. *Beliajevina*, die diesem Stadium am nächsten kommt, erweist sich durch das Auftreten nicht reduzierter I_2 als besonders primitiv.

Aus dieser Radiation bleiben im Pliozän dann vier Linien erhalten: *Caementodon oettingenae*, dessen Schädelbau nicht bekannt ist, das aber schon im Obermiozän isoliert stand, *Kenyatherium bishopi*, das ebenfalls ungenügend bekannt ist, dessen nicht elasmotherin geformter Ectoloph aber sehr für eine Wurzelverwandtschaft mit *Caementodon* spricht, *Iranotherium* mit der terminalen, großen Art *morgani*, deren Molaren hypsodont sind und in der Schmelzfältelung den gleichzeitigen *Elasmotherium*-Arten nur wenig nachstehen, und *Elasmotherium*, die Endform der Gruppe, die sich bis ins ältere Pleistozän hält. Die intermediären Typen, *Begertherium* und *Hispanotherium* sind (bis auf den fraglichen Zahn von Oschi) ausgestorben.

Die Verbindung von *Iranotherium morgani* mit seinem miozänen Vorläufer, *Iranotherium mongoliense*, bereitet keine Schwierigkeiten. Die Vorläufer von *Elasmotherium*, insbesondere dem großwüchsigen *E. lagrelii* sind schwieriger zu bestimmen. Hält man die frühzeitige Reduktion der I_2 für wesentlicher, so kommen bei Annahme einer langsameren Rückverlagerung des Hornes, *Hispanotherium* oder *Begertherium* in Frage, wird der Hornposition der Vorrang eingeräumt, so wäre *Beliajevina* als Vorläufer wahrscheinlich, die Reduktion der I_2 erfolgte verspätet.

Einen Hinweis in dieser Frage kann die Form des Hypolophids der unteren Molaren geben. Dieses ist bei allen miozänen Formen außer *Beliajevina*, wie bei *Iranotherium* stark abgewinkelt, bei *Beliajevina*, wie bei *Elasmotherium* fast gerade nach hinten gestreckt. Daher wird der Ableitung von *Elasmotherium* aus *Beliajevina* in der folgenden Darstellung der Vorzug gegeben (Abb. 40).

Die geographische Verbreitung der Elasmotherini erreicht, wie die systematische Differenzierung, im Obermiozän ihren Höhepunkt. Sie umfaßt ganz Asien (außer China?) und Spanien. Im Unterpliozän erfolgt die Ausbreitung kurzfristig auch nach Afrika. Nach dem Rückgang im Pliozän bleibt die Gruppe auf Asien beschränkt; der

Vorstoß von *Elasmotherium* nach Europa erfolgt im Altpleistozän, doch beschränkt sich die Verbreitung im übrigen auf die nördliche Hälfte Asiens.

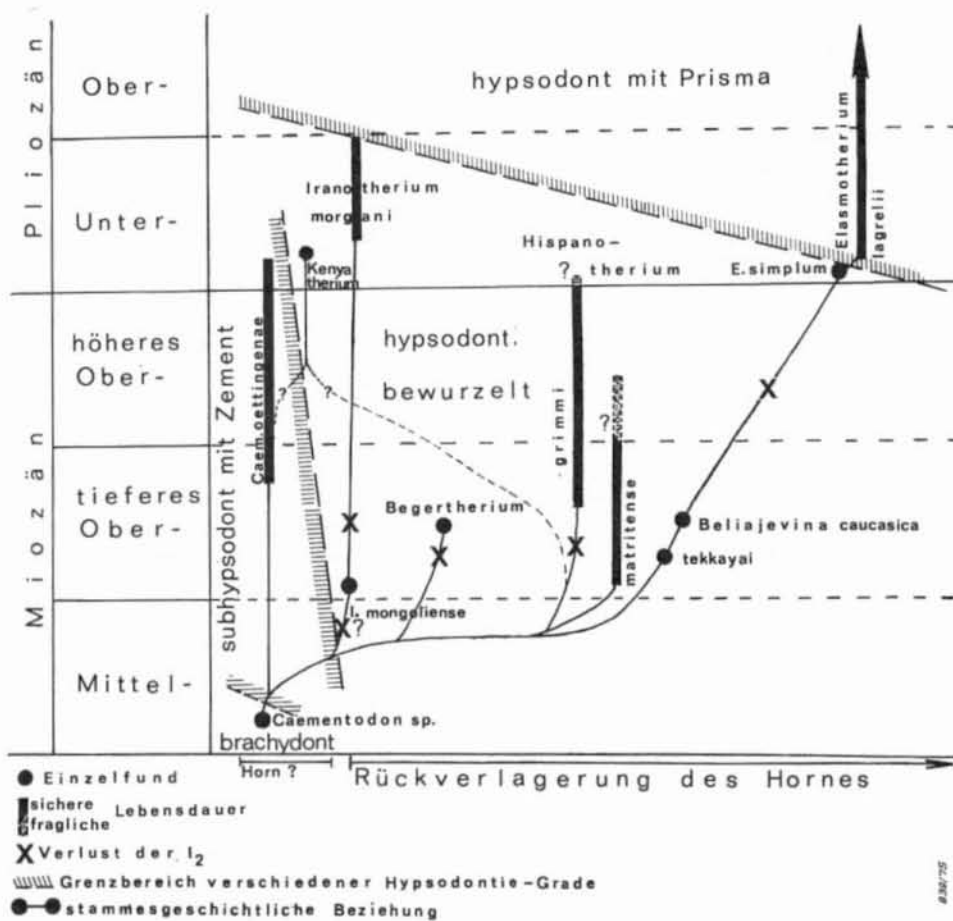


Abb. 40. Phylogenie der Elasmotheriini.

3.4.2. Phylogenetische Veränderungen bei der Art *Hispanotherium grimmeri*

Unter den Funden von *Hispanotherium grimmeri* lassen sich von Fundstelle zu Fundstelle allmähliche Veränderungen verfolgen. Am Gebiß ist dabei vor allem eine Zunahme der Größe und der Kronenhöhe (bei den unteren Molaren) zu beobachten. An den oberen Prämolaren vertiefen sich die Kerben der Innenwand, doch behält der Metaloph seine Verbindung mit dem Protoconus. Die Abplattung der Rippen der Außenwand, die vor allem bei den älteren Funden vorkommt, scheint ohne Übergänge durch eine normale Wellung ersetzt zu werden. Das kann eine Fundlücke widerspiegeln, aber auch auf der Arealverschiebung verschiedener Rassen beruhen.

Bei den Extremitätenknochen ist die Größenzunahme noch deutlicher als bei den Gebißresten. Verfolgbare Merkmalsverschiebungen konnten vor allem am Astragalus — er wird breiter und niedriger, die Calcaneus-Fac. 2 verschiebt sich nach mediodistal — und an den Metacarpalia beobachtet werden. Bei diesen nimmt die schwache Querwölbung der Carpale-2-Fac. des MC II weiter ab, bei den MC III verbreitern sich die Carpale-4-Fac. und die vordere MC IV-Fac., wobei sich der Abstand der beiden MC IV-Fac. stark verringert. Auf der Rückseite des MC III ist bei den älteren Stücken am Proximalende ein Höckerchen entwickelt, das bei jüngeren Funden verschwindet. Dafür wird eine etwas distal davon gelegene Narbe vergrößert. Das hat vermutlich mit einer Funktionsverschiebung zu tun, wobei die Hauptbelastung von einem Band oder Muskel auf ein anderes verlagert wird.

Beim Calcaneus nimmt die Länge des Processus überproportional zu, was mit dem schwereren Bau der größeren Spätformen zusammenhängt.

3.4.3. Phylogenetische Bemerkungen zu den Aceratheriinae

Bei *Aceratherium* s. str. konnten keine sicheren Grundlagen für die Phylogenie gefunden werden.

Bei *Mesaceratherium simorreense* zeigt sich auch am vorliegenden Gebißmaterial die Größenzunahme, die zwischen den mittel- und westeuropäischen Funden verschiedenen Alters beobachtet werden kann. Die bisher ältesten Funde stammen wohl aus Sansan und aus der mittleren Serie der Oberen Süßwassermolasse. Sie sind deutlich kleiner als die jüngeren Funde von Steinheim a. A. und Simorre. Noch größer werden die Stücke aus dem höchsten Obermiozän und dem Unterpliozän des Mittelmeergebietes (Spanien, Pikermi). Bei diesen noch recht wenig erforschten Funden kann allerdings nicht mit Sicherheit gesagt werden, ob es sich noch um dieselbe Art handelt, oder nur um die gleiche Artgruppe. Zumindest von Pikermi sind aber verkürzte Metapodien bekannt (GAUDRY 1867), die nicht auf *Chilotherium* bezogen werden können. *Aceratherium* s. str. ist bisher im Unterpliozän des Mittelmeergebietes nicht bekannt. Die Funde aus Anatolien ordnen sich gut in diese Entwicklung ein.

Bei *Brachypotherium brachypus* wird die Entwicklung durch eine besonders große Variabilität verdeckt. Eine Größenzunahme konnte nicht beobachtet werden.

3.5. Ökologische Ergebnisse

Von den fünf vorliegenden Arten ist nur *Aceratherium* aff. *tetradactylum* aufgrund seines Gebißstyps und seines Vorkommens in entsprechenden Faunengemeinschaften als feuchtigkeitsliebende Form charakterisiert (vgl. a. THENIUS 1951). Das gilt auch für die übrigen Arten von *Aceratherium* s. l. Daher kann diese Feststellung auch auf andere Vertreter dieser Gattung ausgedehnt werden (HEISSIG 1971 b).

Hispanotherium grimmi ist dagegen durch sein hochkroniges Mahlgebiss als typischer Grasfresser charakterisiert, womit wohl auch die Rückverlagerung des Hornes zusammenhängt.

Weniger sicher ist diese Spezialisierung bei *Beliajevina tekkayai*, bei der die Bildung von Zahnzement noch nicht so stark ist wie bei *H. grimmi*. Auch die geringere Umgestal-

tung der Außenwand der oberen Backenzähne und das Zurückbleiben einzelner Kronenelemente in der Höhe sprechen für unvollkommene Anpassung an Hartnahrung. Trotzdem ist die Anpassung schon stärker als beim rezenten *Diceros bicornis*, das bereits zwischen Busch und Steppe wechselt. Auch diese Art ist daher als Vertreter der Steppe oder Savanne einzustufen.

Brachypotherium brachypus wird von THENIUS (1951) als Form des „Trockenwaldes“ bezeichnet, was durch eigene Untersuchungen auch für *B. perimense* zutrifft (HEISSIG 1972 a). Es dürfte sich, ähnlich wie bei dem rezenten *Eurhinoceros sondaicus*, um eine euryöke Form gehandelt haben, die nur extrem feuchte und extrem trockene Biotope mied.

Am wenigsten ist ökologisch über *Mesaceratherium simorreense* bekannt. Diese Art tritt in feuchten Gebieten, wie z. B. in den Ablagerungen der mittleren Serie der Oberen Süßwassermolasse, in den Braunkohlen der Steiermark und im Süßwasserkalk von Sansan nicht oder nur untergeordnet auf. Dagegen wird sie vor allem in Karstgebieten häufig (Steinheim a. A., La Grive). Auch das Zunehmen der Häufigkeit im höheren Teil des Obermiozäns, der in Mittel- und Westeuropa durch größere Trockenheit ausgezeichnet ist, spricht für eine Anpassung an trockenere Biotope. Dafür spricht auch die relative Häufigkeit anderer Arten von *Mesaceratherium* im Bereich von Karstgebieten (Spaltenfüllungen von Gaimersheim und Wintershof-West, Aquitan von Ulm). Das brachydonte Gebiß verbietet allerdings die Annahme von Grasnahrung.

Die große Häufigkeit von *Hispanotherium grimmi* ist also als Beleg für die große Ausdehnung offenen Graslandes anzusehen. Daneben müssen zumindest im tieferen Obermiozän noch genügend feuchtere Stellen existiert haben, um *Aceratherium* aff. *tetradactylum* Lebensraum zu gewähren. Daß die Bedingungen für *A. aff. tetradactylum* nicht ideal waren, wird durch die allmähliche Verdrängung dieser Art durch *Mesaceratherium simorreense* gezeigt. Auch die Flächen mit trockenem Busch sind wohl gegenüber den Steppen zurückgetreten, da die euryöke Form *Brachypotherium brachypus* relativ selten bleibt. Das spricht für eine offene Landschaft mit Buschbeständen und vereinzelt Au- oder Galeriewäldern.

3.6. Zoogeographische Ergebnisse

Von den fünf auftretenden Arten sind drei auch in Mittel- und Westeuropa nachgewiesen. *Hispanotherium grimmi* gehört zwar zur asiatischen Gruppe der Elasmotherini, doch ist die Gattung auch in Spanien verbreitet. *Mesaceratherium simorreense* kommt neben Frankreich und Süddeutschland ebenfalls häufig in Spanien vor.

Die Beziehungen der mittel- und westeuropäischen Formen zu asiatischen sind noch zu wenig untersucht, um nachzuweisen, daß Anatolien damals vorwiegend westliche Elemente in seiner Nashornfauna beheimatete. Zumindest *Aceratherium* s. str. ist auch im nördlichen Asien vertreten. Auch die Teleoceratini sind eine ursprünglich asiatische Gruppe, doch ist *Brachypotherium* bisher nur aus Südasien und mit einer anderen Art (*perimense*) bekannt.

Möglicherweise spielt auch die allgemeine Entwicklungshöhe der Rhinocerotiden im Obermiozän eine Rolle. Außer den Elasmotherini waren damals keine trockenheitsliebenden Formen im nördlichen Asien vertreten, während Südasien geographisch isoliert

war. Der Steppenbiotop war also vorwiegend mit Tieren anderer Gruppen besetzt. Die weniger verbreiteten Biotope beherbergten Formen, die vor allem im feuchteren Europa, aber auch zum Teil in Asien vorkamen.

Die Einwanderung von *Mesaceratherium simorrense* ist vermutlich auf die Beendigung einer zeitweiligen Unterbrechung des Faunenaustausches mit Europa zurückzuführen. Ob dabei an eine geographische Barriere (z. B. eine Meeresstraße zwischen Tethys und Paratethys) gedacht werden muß — diese müßte dann auch bei anderen Tiergruppen nachweisbar sein — oder an eine ökologische Barriere (z. B. ausgedehnte feuchte Gebiete, die durch die allgemein stärkere Trockenheit im höheren Obermiozän zurückgingen), kann nicht entschieden werden.

Afrikanische Elemente sind in der Nashornfauna nicht vertreten, obwohl andere Säugetiergruppen afrikanische Einflüsse zeigen.

Schriftenverzeichnis

- AGUIRRE, E. & GUERIN, C. (1974): Première découverte d'un *Iranotheriinae* (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae) en Afrique: *Kenyatherium bishopi* nov. gen. nov. sp. de la formation vallésienne (Miocène supérieur) de Nakali (Kenya). — *Estud. geol.*, 30, 3: 229—233, 4 Abb.; Madrid.
- ANTUNES, M. T. (1972): Notes sur la Géologie et la Paléontologie du Miocène de Lisbonne XI. Un nouveau Rhinocerotidé, *Chilotherium ibericus* n. sp. — *Bol. Mus. Lab. miner. geol. Fac. Ciênc.*, 13, 1: 25—33, 3 Taf.; Lissabon.
- , VIRET, J. & ZBYSEWSKI, G. (1972): Notes sur la Géologie et la Paléontologie du Miocène de Lisbonne X. — Une conférence de J. VIRET sur l'*Hispanotherium* (Rhinocerotidae). Quelques données complémentaires; autochtonie et endémisme. — *Bol. Mus. Lab. miner. geol. Fac. Ciênc.*, 13, 1: 5—23, 5 Abb., 2 Taf.; Lissabon.
- BACH, F. (1908): Zur Kenntnis obermiozäner Rhinocerotiden. — *Jb. k. k. geol. Reichsanst.*, 58: 761—776, 2 Tab., Taf. 29; Wien.
- BALLESIO, R., BATTETTA, J., DAVID, L. & MEIN, P. (1965): Mise au point sur *Aceratherium platyodon* Mermier, 1895. — *Not. Mém. Lab. géol. Fac. Sci. Lyon*, 9: 51—95, Taf. 1—8; Lyon.
- BATALLER, J. R. (1918): Mamífers fòssils de Catalunya. — *Publ. Inst. Cienc. Treballs Ins. Catalan. Hist. Nat.*, 1918: 109—272, Taf. 4—22, 35 Abb.; Barcelona.
- (1924): Contribució a l'estudi de nous mamífers fòssils de Catalunya. — *Arxivs Inst. Cienc.*, 12, 1: 53 S., 12 Abb., 15 Taf.; Barcelona.
- BELIAJEVA, E. I. (1971): Über einige Nashörner, Familie Rhinocerotidae, aus dem Neogen der westlichen Mongolei (russ.). — *Fauna Mesozoja i Kajnozoja zapadnoj Mongolii*, 3: 78—97, 7 Abb., 9 Taf.; Moskau.
- BLAINVILLE, D. DE (1847): *Ostéographie ou description iconographique comparée . . .*, 3, Atl. 4, Lfg. 20, Rhinocéros: 1—232, 14 Taf.; Paris.
- BOHLIN, B. (1937): Eine tertiäre Säugetierfauna aus Tsaidam. — *Pal. Sinica*, C 14, 1: 1—111, Taf. 1—9, 215 Abb.; Peking.

- BORISSIAK, A. A. (1935): Neue Materialien zur Phylogenie der Dicerorhinae. — Dokl. Akad. Nauk SSSR, 3 (8), 8, (68): 381—384, 2 Abb.; Moskau.
- (1938): A new *Dicerorhinus* from the Middle Miocene of North-Caucasus. — Trudy paleont. Inst. Akad. Nauk., 8, 2: 68 S., 20 Abb., 2 Taf.; Moskau, Leningrad.
- BREUNING, S. (1923): Beiträge zur Stammesgeschichte der Rhinocerotidae. — Verh. zool. bot. Ges. Wien, 73: 5—46, 36 Abb.; Wien.
- CHOW, M.-C. (1958): New elasmotherine rhinoceroses from Shansi. — Vertebr. Palas., 2, 2—3: 131—142, 3 Taf., 2 Abb.; Peking.
- CRUSAFONT, M. & VILLALTA, J. F. (1947): Sobre un interesante Rhinocoronte (*Hispanotherium* nov. gen.) del Miocene del Valle del Manzanares. — Las Ciencias, 12, 4: 869—883, 4 Abb.; Madrid.
- , — & TRUYOLS, Y. J. (1955): El Burdigaliense continental de la Cuenca del Vallés-Penedés. — Mem. Commun. Inst. Geol. Barcelona, 12: 272 S., 11 Taf., 55 Abb.; Barcelona.
- DUERST, J. U. (1926): Vergleichende Untersuchungsmethoden am Skelett bei Säugern. — Handb. biol. Arbeitsmethoden, 7, 2: 125—530, 227 Abb.; Berlin, Wien.
- DUVERNOY, M. (1855): Des espèces de Rhinocéros fossiles ... — Arch. Mus. Hist. Nat., 7: 104 S., 8 Taf.; Paris.
- FILHOL, H. (1891): Etudes sur les Mammifères fossiles de Sansan. — Ann. Sci. Géol., 21, 20, 1: 314 S., 2 Abb., 46 Taf.; Paris.
- FORSTER-COOPER, C. (1934): The extinct Rhinoceroses of Baluchistan. — Phil. Trans. roy. Soc., 123, B: 569—616, Taf. 64—67, 21 Abb.; London.
- GERVAIS, P. (1859): Zoologie et Paléontologie Françaises — Nouvelles Recherches sur les Animaux Vertébrés, dont on trouve les ossements enfouis dans le sol de la France. — 2. Aufl.: I—VIII + 1—544; Paris.
- GLAZEK, J., OBERC, J. & SULIMSKI, A. (1971): Miocene vertebrate faunas from Przeworno (Lower Silesia) and their geological setting. — Acta geol. polon., 21, 3: 473—516, 8 Taf., 15 Abb.; Warschau.
- HAUSHALTER, C. L. (1855): Merkwürdige fossile Thierüberreste aus der Allgäuer Molasse. — Diss. München 1855.
- HEISSIG, K. (1969): Die Rhinocerotidae (Mammalia) aus der oberoligozänen Spaltenfüllung von Gaimersheim ... — Abh. bayer. Akad. Wiss. math. naturw. Kl., N. F., 138: 1—133, 5 Taf., 34 Abb., 24 Tab.; München
- (1972 a): Paläontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan 5. Rhinocerotidae aus den unteren und mittleren Siwalik-Schichten. — Abh. bayer. Akad. Wiss. math. naturw. Kl., N. F., 152: 122 S., 3 Abb., 25 Taf., 41 Tab.; München.
- (1972 b): Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 5. Rhinocerotidae (Mammalia), Systematik und Ökologie. — Mitt. bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 12: 57—81, Taf. 3, 2 Abb.; München.
- (1974): Neue Elasmotherini (Rhinocerotidae, Mammalia) aus dem Obermiozän Anatoliens. — Mitt. bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 14: 21—35, Taf. 2; München.
- HOOIJER, D. A. (1966): Miocene Rhinoceroses of East Africa. — Bull. brit. Mus. (Hist. Nat.) Geology, 13, 2, (Foss. Mamm. Afr. 21): 117—190, 15 Taf., 51 Tab.; London.

- KAUP, J. J. (1832): Über *Rhinoceros incisivus* Cuv. und eine neue Art, *Rhinoceros Schleiermacheri*. — *Isis*, 1832, 8: 898—904, Taf. 18, Fig. 1, 2; Dresden.
- (1834): Description d'Ossements fossiles de Mammifères . . . , 3: 33—64, Taf. 10—15; Darmstadt.
- (1854): Beiträge zur näheren Kenntnis der urweltlichen Säugethiere, 1: 1—40, 10 Taf.; Darmstadt.
- KRETZOI, M. (1942): Bemerkungen zum System der nach-miozänen Nashorn-Gattungen. — *Földt. Közl.*, 72: 309—318, 1 Abb.; Budapest.
- (1943): *Gobitherium* n. g. (Mamm. Rhinoc.). — *Földt. Közl.*, 73: 268—271, 2 Abb.; Budapest.
- LARTET, E. (1837): Sur les débris fossiles trouvés à Sansan et sur les animaux antédiluviens en général. — *C. R. Acad. Sci.*, 5: 158; Paris.
- LAURILLARD, M. (1848): Rhinocéros fossiles. — *Dictionn. univ. hist. nat. (ORBIGNY)*, 11; Paris.
- MATTHEW, W. D. (1924): (Notiz zu OSBORN, H. F., 1924.) — *Amer. Mus. Novit.*, 148: 5; New York.
- (1931): Critical observations on the phylogeny of the Rhinoceroses. — *Univ. Calif. Publ. Bull. Dept. Geol. Sci.*, 20, 1: 1—9, 2 Abb.; Berkeley.
- MAYET, L. (1908): Etude des Mammifères miocènes des sables de l'Orléanais et des faluns de la Touraine. — *Ann. Univ. Lyon, N. Ser.*, 24: 1—336, 12 Taf., 100 Abb., 1 Tab.; Lyon.
- & LECOINTRE, P. (1909): Etude sommaire des Mammifères fossiles des Faluns de la Touraine. . . — *Ann. Univ. Lyon, N. Ser.*, 26: 1—72, 30 Abb.; Lyon.
- MECQUENEM, R. DE (1924): Contribution à l'étude des fossiles de Maragha. — *Ann. Pal.*, 1924: 133—160, 8 Abb., 4 Taf.; Paris.
- NICKEL, R., SCHUMMER, A. & SEIFERLE, E. (1954): Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. — I. Bewegungsapparat. — 502 S., 517 Abb.; Berlin, Hamburg (Parey).
- OSBORN, H. F. (1898): The extinct Rhinoceroses. — *Mem. amer. Mus. nat. Hist.*, 1, 3: 75—164, 49 Abb., Taf. 12 A—20; New York.
- (1900): Phylogeny of the Rhinoceroses of Europe. — *Bull. amer. Mus. nat. Hist.*, 8, 229—267, 19 Abb., 1 Tab.; New York.
- (1924): *Serridentinus* and *Baluchitherium*, Loh Formation, Mongolia. — *Amer. Mus. Novit.*, 148: 1—5, 2 Abb.; New York.
- OZANSOY, F. (1957): Faune de Mammifères du Tertiaire du Turquie et leurs révisions stratigraphiques. — *Bull. Miner. Res. Expl. Inst. Turkey*, 49: 29—48, 2 Abb., 2 Taf., 1 Tab.; Ankara.
- (1965): Etude des gisements continentaux et des Mammifères du Cénozoïque de Turquie. — *Mém. Soc. géol. France*, 44, 1 (Mém. 102), 92 S., 10 Taf., 14 Abb., 5 Tab.; Paris.
- PETERSON, O. A. (1920): The american Diceratheres. — *Mem. Carnegie Mus.*, 7, 6: 399—477, Taf. 57—66, 37 Abb.; Pittsburgh.
- RADINSKY, L. B. (1966): The Families of the Rhinocerotoida (Mammalia, Perissodactyla). — *J. Mammalogy*, 47, 4: 631—639, 3 Abb.; New York.

- RINGSTRÖM, T. J. (1924): Nashörner der Hipparion-Fauna Nord-Chinas. — Pal. Sinica, C 1, 4: 1—159, 12 Taf., 92 Abb.; Peking.
- (1927): Über quartäre und jungtertiäre Rhinocerotiden aus China und der Mongolei. — Palaeont. sinica, C 4, 3: 1—23, 1 Abb., Taf. 1, 2; Peking.
- ROGER, O. (1896): Verzeichnis der bisher bekannten fossilen Säugethiere. — Ber. naturw. Ver. Schwaben Neubg. Augsburg, 32: 1—272; Augsburg.
- (1898): Wirbelthierreste aus dem Dinotheriensande der bayerisch-schwäbischen Hochebene, 1. Teil. — Ber. naturw. Ver. Schwaben Neubg. Augsburg, 33: 1—46, Taf. 1—3; Augsburg.
- (1900): Über *Rhinoceros Goldfussi* KAUP und die anderen gleichzeitigen Rhinocerosarten. — Ber. naturw. Ver. Schwaben Neubg. Augsburg, 34: 1—52, 3 Taf.; Augsburg.
- (1902): Wirbelthierreste aus dem Obermiocän der bayerisch-schwäbischen Hochebene, 4. Teil. — Ber. naturw. Ver. Schwaben Neubg. Augsburg, 35: 1—63, Taf. 1—3; Augsburg.
- (1904): Wirbeltierreste aus dem Obermiocän der bayerisch-schwäbischen Hochebene, V. — Ber. naturw. Ver. Schwaben Neubg. Augsburg, 36: 1—22, Taf. 1—4; Augsburg.
- SCHLOSSER, M. (1902): Beiträge zur Kenntnis der Säugethierreste aus den süddeutschen Bohnzeren. — Geol. paläont. Abh., 9, 3: 117—244, Taf. 6—10, 3 Abb.; Jena.
- SICKENBERG †, O. et al. (1975): Die Gliederung des höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Türkei nach Vertebraten und ihre Bedeutung für die internationale Neogen-Stratigraphie. (Känozoikum und Braunkohlen der Türkei, 17.) — Geol. Jb., B 15, 167 S., 4 Abb., 8 Tab., 1 Taf.; Hannover.
- & TOBIEN, H. (1971): New Neogene and Lower Quaternary vertebrate faunas in Turkey. — Newsl. Stratigr., 1, 3: 51—61, 1 Abb., 1 Tab.; Leiden.
- SIMPSON, G. G. (1945): The principles of Classification and a Classification of Mammals. — Bull. amer. Mus. nat. Hist., 85: 1—350; New York.
- SLODKIEWITSCH, W. (1929): Zur Osteologie der Handwurzel von *Elasmotherium caucasicum* BORISSIAK (russ.). — Trudy geol. Mus. Akad. Nauk SSSR, 6: 9—30, Taf. 1, 2; Moskau.
- SPILLMANN, F. (1969): Neue Rhinocerotiden aus den oligozänen Sanden des Linzer Beckens. — Jb. oberösterr. Musealver., 114, 1: 201—254, 16 Abb., Taf. 15—22; Linz.
- STROMER, E. (1902): Ein Aceratheriumschädel aus dem Dinotheriensand von Niederbayern. — Geogn. H., 15: 57—63, 1 Taf.; München.
- (1928): Wirbeltiere im obermiocänen Flinz Münchens. — Abh. bayer. Akad. Wiss., 32, 1: 1—71, Taf. 1—3, 2 Abb.; München.
- TEPPNER, W. (1915): Beitrag zur Kenntnis der neogenen Rhinocerotiden der Steiermark. — Mitt. naturw. Ver. Steiermark, 51, 28 S., 2 Taf.; Graz.
- THENIUS, E. (1951): Die Rhinocerotiden des Wiener Jungtertiärs. — Anz. Akad. Wiss. Wien, 88: 343—347, 9 Abb.; Wien.
- TOULA, F. (1890): Eine Anzahl von Säugethierresten ... — Anz. österr. Akad. Wiss. math. naturw. Kl., 27, 12: 112—114; Wien.

- VIRET, J. (1958): *Perissodactyla*. — *Traité de Paléontologie (PIVETEAU)*, 6, 2: 368—475, 112 Abb.; Paris.
- (1961): *Catalogue critique de la faune de mammifères miocènes de La Grive-Saint-Alban (Isère). Perissodactyla, Proboscidea*. — *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, 6: 53—81, Taf. 5; Lyon.
- WANG, K. M. (1929 a): *Die obermiozänen Rhinocerotiden von Bayern*. — *Pal. Z.*, 10: 184—212, 3 Abb., 4 Taf.; Berlin.
- (1929 b): *Die fossilen Rhinocerotiden des Wiener Beckens*. — *Mem. Inst. geol. nation. Res. Inst. China*, 7, 1—7, 3 Taf.; Peking.
- ZBYSZEWSKI, G. (1952): *Les mammifères miocènes de Quintanelas (Sabugo)*. — *Comm. Serv. geol. Portugal*, 33: 65—82, 10 Taf.; Lissabon.

Manuskript eingegangen am 10. 2. 1974, Nachträge am 23. 9. 1975.