

BAYERISCHE AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN

MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE

ABHANDLUNGEN · NEUE FOLGE, HEFT 152

KURT HEISSIG

Paläontologische und geologische Untersuchungen
im Tertiär von Pakistan

5. Rhinocerotidae (Mamm.) aus den unteren
und mittleren Siwalik-Schichten

MÜNCHEN 1972

VERLAG DER BAYERISCHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN
IN KOMMISSION BEI DER C.H. BECK'SCHEN VERLAGSBUCHHANDLUNG MÜNCHEN

INHALT

1. Allgemeines Teil

1.1. Einleitung

1.2. Begründung der Arbeit

1.3. Methode und Vorgehen

1.4. Zusammenfassung

2. Hauptteil

2.1. Einleitung

2.2. Darstellung der Ergebnisse

2.3. Diskussion

2.4. Zusammenfassung

3. Schluss

3.1. Zusammenfassung

3.2. Literaturverzeichnis

3.3. Literaturverzeichnis

3.4. Literaturverzeichnis

3.5. Literaturverzeichnis

3.6. Literaturverzeichnis

4. Zusammenfassung

5. Literaturverzeichnis

6. Tabelle

Herrn Professor Dr. Richard Dehm
zum 65. Geburtstag gewidmet

INHALT

1. Allgemeiner Teil	7
1.1. Einleitung	7
1.2. Stratigraphische Stellung der Funde	8
1.3. Methodik und Terminologie	9
1.4. Merkmale	10
2. Systematischer Teil	14
2.1. Systematische Übersicht der Rhinocerotidae	14
2.2. Unterfamilie Rhinocerotinae GRAY, 1821	15
2.2.1. Tribus Rhinocerotini GRAY, 1821	16
2.2.1.1. Gattung <i>Rhinoceros</i> L., 1758	16
2.2.1.2. Untergattung <i>Rhinoceros (Gaiudatherium)</i> (COLBERT, 1934)	18
2.2.1.3. Gattung <i>Didermocerus</i> BROOKES, 1828	27
2.2.1.4. Gattung <i>Eurhinoceros</i> GRAY, 1867	29
2.2.1.5. Skelettknochen der Rhinocerotini GRAY, 1821	30
2.2.2. Tribus Elasmotherini DOLLO, 1885	50
2.2.2.1. Gattung <i>Caementodon</i> n. gen.	50
2.3. Unterfamilie Aceratheriinae DOLLO, 1885	58
2.3.1. Tribus Aceratherini DOLLO, 1885	59
2.3.1.1. Gattung <i>Aceratherium</i> KAUP, 1832	59
2.3.1.2. Gattung <i>Chilotherium</i> RINGSTRÖM, 1924	60
2.3.2. Tribus Teleoceratini HAY, 1902	71
2.3.2.1. Gattung <i>Aprotodon</i> FORSTER-COOPER, 1915	71
2.3.2.2. Gattung <i>Brachypotherium</i> ROGER, 1904	79
3. Ergebnisse	95
3.1. Systematische Ergebnisse	95
3.2. Phylogenetische Ergebnisse	96
3.3. Ergebnisse zur Faunengeschichte	98
3.4. Morphologische Ergebnisse	98
3.5. Die Nashornfauna der einzelnen Fundstellen	102
3.6. Ökologische Ergebnisse	105
4. Zusammenfassung	108
5. Literatur	111
Tafeln	115

TABELLENVERZEICHNIS

Tab. Maße in mm

1	Gebiß von <i>Rhinoceros (R.) aff. sivalensis</i>	18
2	Gebiß von <i>Rhinoceros (Ghindatherium) browni</i>	23
3	Unterkiefer von <i>Rhinoceros (Ghindatherium)</i> und <i>Didermocerus aff. abeli</i>	24
4	Gebiß von <i>Rhinoceros (Ghindatherium) vidali</i>	26
5	Gebiß von <i>Didermocerus aff. abeli</i>	29
6	Gebiß von <i>Eurhinoceros aff. sondaicus</i> und <i>Eurhinoceros sp. inc. sed.</i>	30
7	Radiale der Rhinocerotini	34
8	Intermedium der Rhinocerotini	35
9	Ulnare der Rhinocerotini	36
10	Accessorium der Rhinocerotini	37
11	Carpale 1 der Rhinocerotini	37
12	Carpale 2 der Rhinocerotini	38
13	Carpale 3 der Rhinocerotini	38
14	Carpale 4 der Rhinocerotini	39
15	MC II der Rhinocerotini (proximal)	40
16	MC III der Rhinocerotini (proximal)	40
17	MC IV der Rhinocerotini (proximal)	41
18	Astragalus der Rhinocerotini	43
19	Calcaneus der Rhinocerotini	44
20	Centrale der Rhinocerotini	45
21	Tarsale 1 der Rhinocerotini	46
22	Tarsale 3 der Rhinocerotini	46
23	Tarsale 4 der Rhinocerotini	47
24	MT II der Rhinocerotini (proximal)	48
25	MT III der Rhinocerotini	49
26	MT IV der Rhinocerotini (proximal)	49
27	Gebiß von <i>Caementodon oettingenae</i>	56
28	Extremitätenknochen von <i>Caementodon oettingenae</i>	56
29	Gebiß von <i>Aceratherium sp.</i>	60
30	Oberkieferzähne von <i>Chilotherium intermedium s. l.</i>	63
31	Unterkieferzähne von <i>Chilotherium intermedium s. l.</i>	64
32	Unterkiefer von <i>Chilotherium intermedium complanatum</i>	64
33	Extremitätenknochen von <i>Chilotherium intermedium</i>	70
34	Gebiß von <i>Aprotodon fatehjangense</i>	78
35	Extremitätenknochen von <i>Aprotodon fatehjangense</i>	79
36	Schädel von <i>Brachypotherium perimense</i>	82
37	Unterkiefer von <i>Brachypotherium perimense</i>	83
38	Oberkieferzähne von <i>Brachypotherium perimense</i>	86
39	Unterkieferzähne von <i>Brachypotherium perimense</i>	87
40	Extremitätenknochen von <i>Brachypotherium perimense</i>	94
41	Artspektrum der Fundstellen	103

1. ALLGEMEINER TEIL

1.1. Einleitung

Obwohl die Funde fossiler Säugetiere in den Siwalik-Schichten seit der ersten Monographie, der „Fauna antiqua Sivalensis“ von FALCONER und CAUTLEY (1847), immer wieder Gegenstand von Neubeschreibungen und Revisionen waren (LYDEKKER, 1876 ff.; PILGRIM, 1910 ff.), sind die Funde der unteren und mittleren Siwalik-Schichten erst durch die Grabungen des „American Museum of Natural History“, vor allem unter der Leitung von B. BROWN, und die darauffolgende Bearbeitung durch W. D. MATTHEW (1929) und E. H. COLBERT (1935) besser bekannt geworden. Diese Grabungen brachten erstmals eine genauere Festlegung der Fundstellen und deren Höhenlage innerhalb der Stufen.

Die Materialien einer Münchener Aufsammlung durch JOACHIM SCHRÖDER und RICHARD DEHM aus dem Jahre 1939 wurden größtenteils durch Kriegseinwirkung zerstört. Nach dem Zweiten Weltkrieg haben G. H. RALPH v. KOENIGSWALD in mehreren Grabungen und RICHARD DEHM, THERESE PRINZESSIN ZU OETTINGEN-SPIELBERG und HELMUT VIDAL im Winter 1955/56 weiteres genauer eingestuftes Material gewonnen.

Die vorliegende Arbeit fußt auf diesen neueren Materialien. Sie setzt damit die Reihe der bisher erschienenen Bearbeitungen fort (DEHM, OETTINGEN & VIDAL, 1958; DEHM & OETTINGEN, 1958; DEHM, OETTINGEN & VIDAL, 1963; HUSSAIN, 1971).

Die Funde sind in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München, im folgenden abgekürzt M; in der Sammlung des Geological Survey of Pakistan in Quetta (Dir. A. M. HAQUE), abgekürzt Q; am Paläontologischen Universitätsinstitut Utrecht, abgekürzt U; und in der Sammlung v. KOENIGSWALD, z. Z. Senckenberg-Museum, Frankfurt, abgekürzt F, aufbewahrt.

Zu danken habe ich allen, deren Hilfe ich für diese Arbeit in Anspruch genommen habe:

Herr Prof. Dr. R. DEHM hat mir das wertvolle Material der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München zur Bearbeitung anvertraut. Durch zahlreiche Hinweise und Informationen, durch die Gewährung eines Arbeitsplatzes und die Erlaubnis, die Einrichtungen und Geräte der Sammlung und des Universitätsinstitutes zu benutzen, hat er wesentlich zum Entstehen dieser Arbeit beigetragen, wofür ich ihm an dieser Stelle meinen herzlichen Dank ausspreche.

Den Herren Prof. Dr. G. H. R. v. KOENIGSWALD, Frankfurt, und Prof. Dr. C. W. DROOGER, Utrecht, will ich hier ebenfalls meinen Dank ausdrücken. Sie ermöglichten es mir, die Materialien aus den Aufsammlungen KOENIGSWALDS im Universitätsinstitut Utrecht und am Senckenberg-Museum in Frankfurt mit in die Bearbeitung einzubeziehen, was eine wesentliche Bereicherung bedeutete. In diesem Zusammenhang danke ich auch den Herren Dr. H. de BRUIJN, Dr. P. SONDAAR, Utrecht, und Dr. J. FRANZEN, Frankfurt, die mich bei der Bearbeitung der Materialien an den betreffenden Instituten sehr freundlich und hilfsbereit unterstützten.

Zu großem Dank verpflichtet bin ich den Damen und Herren, die mir bei meinen Besuchen an in- und ausländischen Sammlungen und Museen in entgegenkommender Weise den Zugang zu wichtigem Vergleichsmaterial verschafften. Es sind dies:

Am Hessischen Landesmuseum in Darmstadt: Dr. R. HEIL;

- am Landesmuseum „Joanneum“ in Graz: Dr. K. MURBAN †;
 am Geologisch-Paläontologischen Universitätsinstitut in Mainz: Prof. Dr. H. TOBIEN
 und Dr. D. E. BERG;
 an der Bayerischen Zoologischen Staatssammlung in München: Dr. Th. HALTENORTH
 und Dr. I. WEIGEL;
 am British Museum (Nat. Hist.) in London: Dr. A. J. SUTCLIFFE und Dr. J. HOOKER;
 am Staatlich Württembergischen Naturkundemuseum in Ludwigsburg: Dr. K. D.
 ADAM;
 am Geologischen Institut der Universität Tübingen: Prof. Dr. F. WESTPHAL;
 am Paläontologischen Institut der Universität Uppsala: Prof. Dr. R. A. REYMENT,
 S. STUENES, J. SCHÖBEL und E. STÄHL;
 am Naturhistorischen Museum und am Paläontologischen Institut der Universität in
 Wien: Prof. Dr. F. BACHMAYER, Prof. Dr. E. THENIUS, Prof. Dr. H. ZAPFE, Dr. H. KOLL-
 MANN und Dr. H. SUMMESBERGER.

Ferner habe ich zu danken den Präparatoren der Münchener Sammlung, Herrn Schmieja
 und Herrn Schöberl, für die Präparation besonders empfindlicher Stücke, und meiner Frau
 für die Übersetzung der russischen Fachliteratur.

Die Arbeit wurde durch ein zweijähriges Forschungsstipendium der Deutschen For-
 schungsgemeinschaft ermöglicht, wofür ich an dieser Stelle meinen Dank ausdrücken möchte.

1.2. Stratigraphische Stellung der Funde

Die Funde stammen aus den vier Stufen der unteren und mittleren Siwalik-Schichten,
 der Kamliäl-, Chinji-, Nagri- und Dhok-Pathan-Stufe. Für die Einstufung dieser Einheiten
 übernehme ich die Feststellung DEHMS (1963), daß die Chinji-Stufe noch ins Obermiozän
 zu stellen ist, das Pliozän also erst mit der Nagri-Stufe beginnt. Diese Feststellung wird
 bestätigt durch die Untersuchungen von HUSSAIN (1971) über das stratigraphische Auf-
 treten von *Hipparion*. Damit sind die unteren Siwalik-Schichten, Kamliäl- und Chinji-
 Stufe, als Obermiozän, die mittleren Siwalik-Schichten als Unterpliozän einzustufen.

Die feinstratigraphische Einordnung der einzelnen Fundstellen in dieser Abfolge zeigt
 die folgende Aufstellung. Für die Funde der Münchener Sammlung wurden die Gelände-
 aufzeichnungen DEHMS und VIDALS, für die der Utrechter Sammlung die Angaben SON-
 DAARS verwendet (s. a. S. 103ff.).

Dhok-Pathan-Stufe

- Obere: Konkroli, Latewali Bhan, Parlewali 1.
 Mittlere: Dhok-Pathan 1, 2, 3, 4, 5, Uchidheri, Moranwala, Purniwala.
 Untere: Winnewala, Kundlawala Bar.

Nagri-Stufe: Sethi Nagri.

Chinji-Stufe

- Ohne nähere
 Einstufung: Juwala, Kotli, Dhulian.
 Obere: Kadirpur, Bhaloti, Kundalnala 1, 2, Pirawalaban 1.
 Mittlere;
 höherer Teil: Kali Nal, Hessuwala, Jesowala, Chhoinjawala, Kundalnala 3, Kanatti
 Chak 6, 7, Sosianwali, Rattedallawalanala, Kagdawala, Jandawala 1,
 Pirawalaban 2, Budi-Nala;

tieferer Teil: Kanatti Chak 2, 4, 5, 8, Hattawala, Sosianwali, Marianwala-Nord, Bhuriwala 1, Chari Gambhir, Bhilomar SO, Bhuriwala 2, Achora.

Untere: Kanatti Chak 1, 9, Marianwala, Thatti Forest Rest House 2, Cheskwala, Mochiwala, Tekunja, Tetuan.

Kamlial-Stufe: Uriyaridheri, Nikkiwalanala, Kamlial.

In den Listen und Tabellen werden für die Stufen folgende Abkürzungen verwendet: Kamlial-Stufe = K, Chinji-Stufe = CH, Nagri-Stufe = N, Dhok-Pathan-Stufe = DP.

1.3. Methodik und Terminologie

Auf die Meßstrecken im Gebiß bin ich 1969 näher eingegangen. Hinzuzufügen ist, daß die Kronenhöhe der unteren Backenzähne an der Kerbe zwischen Metalophid und Hypolophid gemessen wird, da dieses Maß außer der Kronenhöhe auch ein Maßstab für die Stabilität des Zahnes in dieser Zone ist. Alle Messungen werden auf 1 mm genau durchgeführt, da die starke Variabilität der Größen eine feinere Abstufung sinnlos macht. Die Terminologie der Zahnelemente zeigen die folgenden Abbildungen.

Da die Zahl der Objekte bei den meisten Fundstellen gering ist und zudem Skeletteile häufiger sind als Gebißreste, mußten auch die Extremitätenknochen mit in die Untersuchungen einbezogen werden, um die Möglichkeiten des vorhandenen Materials voll auszuschöpfen. Die Messungen an den Skelettelementen wurden nach DUERST durchgeführt. Die Lage der Meßstrecken und die Terminologie der Bauelemente sowie die Gelenkungsverhältnisse sind aus den Zeichnungen Tf. 13 zu ersehen.

Abweichend von DUERST werden Gelenkflächen, die gegen die Hauptachsen des Knochens gekippt sind, nicht in der Projektion gemessen.

Die Nomenklatur der Skelettelemente wird, soweit möglich, nach NICKEL, SCHUMMER & SEIFERLE (1954) durchgeführt. Bei den Carpal- und Tarsal-Elementen gilt dies nur für Astragalus und Calcaneus.

Alle Abbildungen von Gebißresten werden, soweit nicht anders vermerkt, in natürlicher Größe gegeben, die der Carpal- und Tarsal-Elemente etwa in $\frac{2}{3}$ natürlicher Größe.

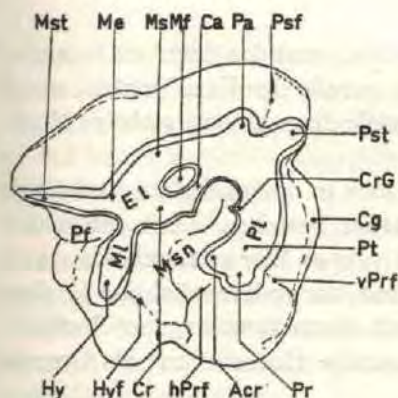


Abb. 1. Oberer rechter Molar, okklusal, mit modernem Habitus (schematisch), ca. 1:1

Abkürzungen

Acr	Antecrochet
Af	Außenfurche
vAf	vordere Außenfurche
Br	Brücke
Ca	Crista
Cg	Cingulum
Cr	Crochet
CrG	Crochet-Gegenfalte
El	Ectoloph
End	Endoconid
Hld	Hypolophid
Hst	Hypostyl
Hy	Hypoconus

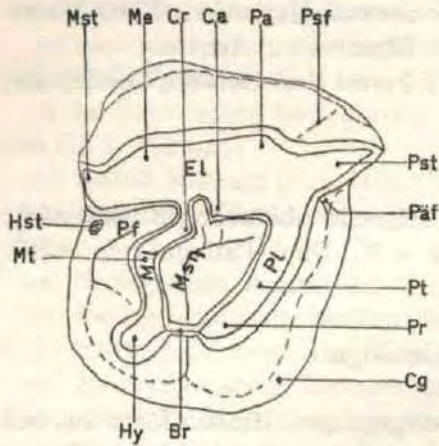


Abb. 2. Oberer rechter Prämolare, okklusal, mit primitivem Habitus (schematisch). ca. 1:1.

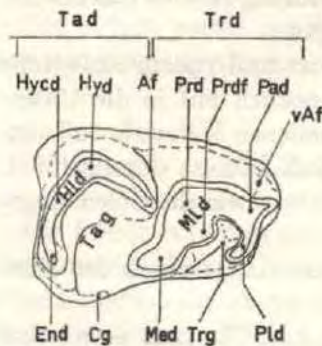


Abb. 3. Unterer linker P_3 von *Ronzotherium filholi*, okklusal, ca. 1:1.

Hyd	Hypoconid
Hycd	Hypoconulid
Hyf	Hypoconusfurche
Me	Metaconus
Med	Metaconid
Mf	Medifossette
Ml	Metaloph
Mld	Metalophid
Ms	Mesostyl
Msu	Medisinus
Mst	Metastyl
Mt	Metaconulus
Pa	Paraconus
Pad	Paraconid
Paf	Präfossette
Pf	Postfossette
Pld	Paralophid
Pl	Protoleph
Pr	Protoconus
Prd	Protoconid
Prdf	Protoconidfalte
vPrf	vordere Protoconfurche
hPrf	hintere Protoconfurche
Psf	Parastylfurche
Pst	Parastyl
Pt	Protoconulus
Tad	Talonid
Tag	Talonidgrube
Trd	Trigonid
Trg	Trigonidgrube

1.4. Merkmale

a) Schädel: Fast alle bisherigen Gliederungen der Rhinocerotidae beruhen in erster Linie auf Merkmalen des Schädels. Das ist berechtigt, da gerade der Fazialschädel unter den Rhinocerotidae besonders stark differenziert ist und viele diagnostisch wichtige Merkmale bietet.

Dabei zeigt sich, daß die Stärke des Hornes im allgemeinen in umgekehrtem Verhältnis zur Stärke des I_2 steht. In dieser Merkmalskombination bestehen keine fließenden Übergänge. Es lassen sich vielmehr im Jungtertiär zwei Gruppen klar unterscheiden, von denen die eine starke Hörner und schwache oder keine I_2 hat, die andere mächtige I_2 , aber kein oder nur ein schwaches Horn. Die Diceratheriinae mit einem ausgewogenen Verhältnis von Horn und I_2 sind durch die eigenartige, lateralpaarige Hornstellung als Gruppe charakterisiert.

Dieses Verhalten läßt sich leicht durch den Gebrauch von I_2 und Horn als Waffe erklären, wie er noch beim rezenten *Didermocerus sumatrensis* (weniger bei *Rhinoceros uni-*

cornis) beschrieben wird (KRUMBIEGEL, 1965). Das wird durch die Tatsache belegt, daß Grasfresser mit gesenkter Kopfhaltung nur unter den Nashörnern mit starken Hörnern auftreten, die ihre I_2 ganz verloren haben. Steppenformen mit verstärkten I_2 haben niemals eine geneigte Kopfhaltung entwickelt, da der I_2 nur bei waagerechter Kopfhaltung als Waffe die richtige Position hat. Die Entscheidung für die Bevorzugung des einen oder anderen Organs ist offenbar phylogenetisch sehr früh erfolgt, da im Jungtertiär keine Übergänge von einem Grundtyp zum anderen, aber auch keine Umkehrungen der Entwicklungstrends vorkommen.

Die meisten anderen Merkmale des Fazialschädels stehen in engem Zusammenhang mit diesem Merkmalskomplex: Wölbung und Breite der Nasalia, Rückwärtsverlagerung der Nasalincisur, Ausbildung eines verknöcherten Nasenseptums sind Merkmale, die davon abhängen, wie die Nasalia statisch konstruiert sind.

Demgegenüber haben sich die meisten Merkmale des Hinterschädels als sehr plastisch erwiesen, ebenso die Proportionen des Schädels. So finden sich unter eng verwandten Arten solche mit langem und mit kurzem Schädel und dementsprechend mit offenem oder geschlossenem falschen äußeren Gehörgang (*Rhinoceros platyrhinus* – *Rh. unicornis*, *Ronzotherium filholi elongatum* – *R. velaunum*). In ähnlicher Weise ist die Kopfhaltung (ZEUNER, 1934) variabel, da sie von der Lebensweise abhängt (*Diceros* – *Ceratherium*).

Unter den Formen mit starken, medianen Hörnern wurden meist solche mit einem solchen mit zwei Hörnern gegenübergestellt. Da aber selbst innerhalb der Gattung *Rhinoceros* beide Typen vorkommen, kann diesem Merkmal keine entscheidende Bedeutung beigemessen werden. Immer wieder sind auch Einzelstücke dieser Formen, bei denen kein Horn ausgebildet war (auch das kommt bei *R. unicornis* vor), als neue Gattungen beschrieben worden, obwohl die Konstruktion des Fazialschädels die einer horntragenden Form war. So wurde die Gattung *Gobitherium* KRETZOI (1943) auf einen hornlosen *Iranotherium*-Schädel, die Gattung *Itanzatherium* BELIAJEVA (1965) auf einen hornlosen *Coelodonta*-Schädel begründet.

Eng mit der Stärke der I_2 hängt auch die Form der Unterkiefersymphyse zusammen: Bei allen Formen mit mittelstarken oder starken I_2 ist sie relativ kurz und massiv, mit rinnenförmiger Oberseite. Bei den Formen mit schwachen I_2 ist sie lang und flach nach vorn gestreckt, mit kaum ausgehöhlter Oberseite. Beim Verlust der I_2 wird der nach vorn gestreckte Teil zu einer dünnen, flachen Platte reduziert, deren völliger Verlust nur vom rezenten Spitzmaulnashorn erreicht wurde.

b) Gebiß: Obwohl fast alle Art- und Gattungsdiagnosen fossiler Rhinocerotidae auf Backenzähnen basieren, gibt es nur wenige Merkmale, die sich als gruppenspezifisch erweisen. Zudem betrifft die Differenzierung des Gebisses in jeder Gruppe andere Merkmale, so daß kaum Merkmale angegeben werden können, die sich zur Art- und Gattungsdefinition generell eignen.

Der Molarisierungsgrad der oberen Prämolaren, ebenso die Molarisierungsrichtung (von P^2 zu P^4 fortschreitend oder umgekehrt) sind zwar für manche Arten oder Gattungen typisch, bei anderen sind sie einer starken individuellen Variabilität unterworfen.

Relativ gut verwendbar ist die Stärke und Form der Metaconusrippe, die nur bei Formen mit starken Hörnern stark, aber schmal, entwickelt sein kann. Sie kann aber auch sekundär reduziert sein.

Form und Stärke des Innencingulums der P sind oft für Gattungen oder Arten charakteristisch.

Die Stärke des Antecrochets und der Schnürfurchen an den Innenhöckern der *M* sind meist bei den Formen mit zwei medianen Hörnern und ihren Abkömmlingen geringer als bei allen anderen Gruppen.

Die Form des hinteren Cingulum-Talons am *M*³ ist ebenfalls oft typisch für eine größere Gruppe, wobei sie innerhalb der Gruppe sogar Aussagen über bestimmte Entwicklungsrichtungen zuläßt.

Die Kronenhöhe kann im Art- und Gattungsbereich wichtig sein, ist aber funktionell bedingt und daher zahlreichen Konvergenzen ausgesetzt.

Sehr viel klarer als die Morphologie der Backenzähne ist die Form des *I*¹ als Merkmal. Die Umgestaltung dieses ursprünglich konischen Zahnes zur Meißelform ist zwar zweifellos eine Reaktion auf die Vergrößerung des *I*₂, dessen Antagonist er ist, geht aber nicht gleichzeitig damit vor sich. So haben einige primitive Caenopini noch einen konischen, kaum verlängerten wenn auch schon etwas vergrößerten *I*¹ neben einem voll entwickelten *I*₂.

Daher kommt es auch, daß in einigen Gruppen der *I*¹ nicht entsprechend dem *I*₂ vergrößert wurde und in einer sogar nicht einmal die voll ausgebildete Meißelform entwickelte. Eine Reduktion des *I*₂ bedingt in allen Fällen auch die Reduktion des *I*¹.

c) Skelett: Das vorliegende Material umfaßt kaum Reste von Langknochen. Daher wurde die Bearbeitung weitgehend auf Carpal und Tarsal-Elemente, einschließlich proximaler Metapodienbruchstücke, beschränkt.

Unter den wenigen, von bisherigen Autoren zu Zuordnung von Extremitätenresten verwendeten Merkmalen ist das wichtigste die Artikulation des Carpus mit Radius und Ulna (PETERSON, 1920; RINGSTRÖM, 1924). Die mit diesem Merkmal unterscheidbaren Gruppen entsprechen den am Fazialschädel unterschiedenen. Sehr früh als wesentlich wurde die Verkürzung der Extremitäten erkannt, die bei einigen Gruppen auftritt (OSBORN, 1898; ROGER, 1900, 1904; RINGSTRÖM, 1924 u. a.).

Dagegen ist das Auftreten eines vierten Fingers der Vorderextremität (KAUP, 1834; OSBORN, 1900 u. a.) als allgemein primitives Merkmal in fast allen Gruppen zu finden. Die Position einzelner Gelenkflächen zwischen Astragalus und Calcaneus (RINGSTRÖM, 1924) ist zwar für manche Arten typisch, bei anderen der innerartlichen Variabilität unterworfen.

Weitere Merkmale, die sich als charakteristisch für größere Gruppen erwiesen haben, sind folgende:

Im Carpus: Die gleichmäßige oder ungleichmäßige Krümmung von dorsovolaren Wölbungen, insbesondere der Gelenkflächen des Radiale und Intermedium gegen den Radius, des Radiale gegen das Carpale 2 und der distalen Carpalia gegen den Metacarpus.

Das Auftreten von volaren Gelenkflächen zwischen den Elementen der proximalen Carpalreihe oder der volaren Verlängerung dorsaler Gelenkflächen.

Im Tarsus: Die Länge des Processus Calcanei im Verhältnis zur Gesamthöhe des Tarsus.

Die Wölbung der Rollkämme des Astragalus, insbesondere des medialen.

Der Umriß der Gelenkfläche zwischen Tarsale 4 und MT IV.

Dazu kommen zahlreiche weitere Merkmale, die keine generelle Gültigkeit besitzen, im Einzelfall aber sehr wichtig werden können. Hierzu gehören die meisten Merkmalsverschiebungen, die mit der Extremitätenverkürzung zusammenhängen. Sie sollen hier kurz skizziert werden:

Da mehrere Gruppen unabhängig voneinander ihre Extremitäten verkürzen, geht die Umprägung der einzelnen Elemente nicht gleichsinnig. Daher bleibt jede Form typisch

für ihre Stammlinie und entwickelt weitere typische, von anderen Typen der Verkürzung abweichende Merkmale:

Die Länge des Processus calcanei kann verkürzt oder vergrößert werden.

Die Metapodien können bei einer Verkürzung schlank oder massiv werden.

Tarsal- und Carpalknochen können an Tiefe zu- oder abnehmen.

Zwischen Carpus und Tarsus einerseits und den Metapodien andererseits kann es zu seitlichen Verschiebungen kommen, wodurch neue Gelenkungen möglich werden.

Generell ist mit der Verkürzung meist eine Einschränkung der Beweglichkeit verbunden. Dies ist erkennbar an Veränderungen in der Wölbung der Gelenkflächen, die ein Schwingen der Extremität parallel zur Bewegungsrichtung erlauben. Im Tarsus bedeutet dies eine Verflachung der Wölbungen, während im Carpus eine Verstärkung von Gegenwölbungen eintritt, die ebenfalls den Drehwinkel einengen.