©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Ann. Naturhist. Mus. Wien	108 A	233–269	Wien, September 2007

Oligocene-Miocene Vertebrates from the Valley of Lakes (Central Mongolia): Morphology, phylogenetic and stratigraphic implications

Editor: Gudrun DAXNER-HÖCK

8. Rhinocerotidae (Perissodactyla, Mammalia)

von Kurt HEISSIG[1]

(mit 25 Abbildungen)

Manuskript erhalten am 14. August 2003,
revidierte Fassung erhalten am 21. November 2005

Zusammenfassung

Funde von Nashornresten aus dem Tal der Gobiseen (Mongolei) werden beschrieben und bestimmt. Teilweise kann eine grobe stratigraphische Zuordnung angegeben werden. Die Funde umfassen einen stratigraphischen Bereich der sicher vom Oberoligozän bis ins Mittelmiozän reicht. Tiefes Oberoligozän bis Obermiozän ist der maximal mögliche Bereich.

Die Indricotheriidae sind mit zwei Arten, die Rhinocerotidae mit mindestens sechs Arten vertreten. Das Vorkommen von zwei verschieden großen Gattungen der Indricotheriiden, *Paraceratherium* sp. und cf. *Benaratherium* sp. an einer Lokalität wurde erstmals nachgewiesen. Unter den Rhinocerotiden ist der älteste Fund ein Metacarpale II, das als Elasmotheriini vel Menoceratini indet. bestimmt wurde. Es ist oberoligozän und damit älter als alle bisher bekannten Elasmotheriini. Eine jüngere, kleinere Art, die vorläufig als cf. *Caementodon* sp. bezeichnet wird, belegt die Elasmotheriini spätestens im Untermiozän. Die nachfolgende Art, die als *Gobitherium* sp. bezeichnet wird, ist größer und gehört ihrer Entwicklungshöhe nach ins höhere Untermiozän oder tiefere Mittelmiozän. Auch die Aceratheriini sind mit *Aceratherium* (*Alicornops*) cf. *pauliacense* (RICHARD, 1937) wohl schon im Oberoligozän vertreten. Wenig später, vermutlich im Untermiozän, spätestens im Mittelmiozän kommt eine größere Form der Aceratheriini, cf. *Hoploaceratherium gobiense* (BELIAJEVA, 1960) vor. Jüngere Aceratheriini treten nicht auf. Die jüngsten Funde, eine größere Form der Elasmotheriini, die hier als primitives *Iranotherium* angesehen wird, dürften bereits ins Obermiozän gehören. Häufigkeit und Diversität der Elasmotheriini zeigen, dass diese Gruppe in diesen klimatisch kontinentalen Lebensräumen ihr Entwicklungszentrum hatte. Rhinocerotini und Teleoceratini, die im Unter- und Mittelmiozän vermutlich feuchtere Lebensräume anzeigen, wurden nicht gefunden.

Summary

Several samples of rhinocerotoid remains from the Valley of Gobi-Lakes (Mongolia) are determined and described. For some of them rough stratigraphical age determinations are given. The stratigraphical range of the sites is at least from the Late Oligocene to the Middle Miocene, maximally from an early Late Oligocene to the Late Miocene.

There are two species of Indricotheriidae and six species of Rhinocerotidae represented. For the first time the presence of two genera of Indricotheriidae of different size in one site, *Paraceratherium* sp. and cf. *Benaratherium* sp. is reported. The earliest specimen of Rhinocerotidae, a second metacarpal is determined as Elasmotheriini vel Menoceratini indet. Its Late Oligocene age is earlier than all hitherto known Elas-

[1] Prof. Dr. Kurt HEISSIG, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Richard-Wagner-Str. 10, D-80333 München, Deutschland. – e-mail k.heissig@lrz.uni-muenchen.de

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

motheriini. Certainly a later small species belongs to the Elasmotheriini. It is provisionally assigned to cf. *Caementodon* sp. and is not younger than Early Miocene. The following species, *Gobitherium* sp. from the same tribe is bigger and may belong to a late Early or early Middle Miocene level, according to its size and evolutionary stage. The tribe Aceratheriini begins probably also in the Late Oligocene with *Aceratherium* (*Alicornops*) cf. *pauliacense* (RICHARD, 1937). The larger species cf. *Hoploaceratherium gobiense* (BELIAJEVA, 1960) occurs in the Lower or, less possibly, early Middle Miocene. There are no more recent Aceratheriini. The most recent fossils belong to a bigger and more modern species of the Elasmotheriini, determined as *Iranotherium* sp. and may have an Late Miocene age. The dominance and diversity of Elasmotheriini indicate an evolutionary centre of this tribe in this climatically continental area. There are no Rhinocerotini and Teleoceratini, tribes indicating more moist environments during the Early and Middle Miocene.

Einleitung

Die hier beschriebenen Funde wurden im Rahmen der FWF Projekte P-10505-GEO und P-15724-N06 des Österreichischen Fonds zur Förderung der Wissenschaftlichen Forschung aufgesammelt. Diese Projekte kombinierten die stratigraphische Auswertung von Kleinsäugern mit der absoluten Datierung von auskartierten Basaltdecken (HÖCK et al. 1999). Da schon frühere Expeditionen das Gebiet oberflächlich abgesammelt hatten, wurden Großsäuger immer nur zufällig und in geringer Zahl gefunden. Oft entstammen diese Einzelstücke oder kleinen zusammengehörigen Ensembles nicht den mit Kleinsäugern datierten Horizonten (zu diesen und der Geologie siehe HÖCK et al. 1999). Zudem ist eine Verschleppung im Einzelfall nicht auszuschließen. Da Extremitätenknochen, vor allem aus dem Carpus und Tarsus bei Rhinocerotoidea sehr gute diagnostische Merkmale bieten, konnten auch diese meist bis auf Gattungsniveau bestimmt werden. Stratigraphische Aussagen mit solchen Einzeltaxa sind dagegen immer nur vage, da über die Reichweite der Formen in Zentralasien meist nichts Genaueres bekannt ist. Kombiniert mit anderen Funden können sie dagegen durchaus als Indiz gewertet werden.

Methodik

Die Funde werden am Naturhistorischen Museum Wien, in der Geologisch-Paläontologischen Abteilung aufbewahrt und tragen die in den Materiallisten angegebenen Inventarnummern NHMW 2000z0151/0000 bis 2000z0161/0001.

Die Zeichnungen sind halbschematisch ausgeführt: An den Skelettknochen sind überknorpelte Gelenkflächen durch klare Linien begrenzt und damit hervorgehoben. Bruchflächen sind durch Parallelschraffur, abgerollte oder abgestoßene Kanten durch gestrichelte Parallelschraffur jeweils ohne Konturierung von der intakten Knochenfläche abgehoben. Bei Zähnen sind ferner Usurflächen auf Dentin schwarz eingefärbt, Usurflächen auf Schmelz der natürlichen Struktur der Rhinocerotoidea entsprechend radial quergestreift. Sedimentbedeckung ist durch unregelmäßige Körnung bezeichnet. Alle Zeichnungen außer Abb. 2 und Abb. 25 sind auf die Hälfte der natürlichen Größe verkleinert.

Alle Maße werden in mm angegeben. Messwerte, die nur annähernd ermittelt werden konnten, werden in Klammern gesetzt. Die Messungen der Zähne und Extremitätenknochen werden meist nach HEISSIG 1969 und HEISSIG 1972b (Taf. 13) durchgeführt. Davon abweichend wird das Radiale der Indricotheriidae in anatomisch richtiger Orientierung,

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

also der Durchmesser (Tiefe bei HEISSIG 1972b) parallel zu den beiden Lateralgelenken gemessen. Dasselbe gilt für das MC II auch bei Rhinocerotiden. Die Breite der Trochlea wird am Astragalus parallel zur Achse des Capitulum, also etwas schräg zur Trochlea, und ohne die Fibula-Fläche gemessen.

Abkürzungen:

artik = Artikulation (Gelenk)
B = Breite
C1, C2, C3 = Carpale 1 etc.
Ca = Calcaneus
Ce = Centrale
C i-oss = Crista interossea
D = Durchmesser (craniocaudal)
di = distal
Dist = Distanz
Fc = Facette (Gelenkfläche)
Frg = Fragment
H = Höhe
h = hinten
Inc semil = Incisura semilunaris (der Ulna)
L = Länge
lt = lateral
li.= links
md = medial
mes = mesial
mitt = in der Mitte
min = minimal
MC = Metacarpale
MT = Metatarsale
mx = maximal
Proc ol = Processus Olecrani (der Ulna)
prox oder px = proximal
Ra = Radiale
re. = rechts
Sp i-oss = Spatium interosseum
tro = Trochlea
Tub = Tuber oder Tuberculum
u. = unter
v = vorn
Ø = Mittelwert.

Systematik und Morphologie

Superfamilie Rhinocerotoidea OWEN, 1845

Familie Indricotheriidae BORISSIAK, 1923

B e m e r k u n g e n : Entgegen der Auffassung von LUCAS, SCHOCH & MANNING 1981 betrachte ich die sehr klar definierte Gruppe der Indricotherien nicht als Unterfamilie der Hyracodontidae, da sie sich von diesen generell in der abweichenden Differenzierung des Vordergebisses und in ihren frühen Gliedern, insbesondere *Juxia sharamurunense* (CHOW & CHIU, 1964) durch die tetradactyle Vorderextremität unterscheiden. Die tridactyle Vorderextremität des großen *Paraceratherium* wurde also unabhängig von den Hyracodonten erworben. Viele Gebissmerkmale deuten eher auf ein Schwestergruppenverhältnis zu den Rhinocerotidae hin.

Gattung: *Paraceratherium* FORSTER-COOPER, 1911

B e m e r k u n g e n : Nach LUCAS & SOBUS (1989) gibt es vier Arten großer Indricoteriiden, die alle in der Gattung *Paraceratherium* zu vereinigen sind. Unter diesen sind vorwiegend Größenunterschiede zu beobachten, die von den Geschlechtsunterschieden jedoch noch übertroffen werden. Lediglich die Art *Paraceratherium orgosensis* (CHIU, 1973) kann durch komplexeren Zahnbau unterschieden werden. Eine Unterscheidung der beiden kleinsten Arten *Paraceratherium bugtiense* (PILGRIM, 1908) und *transouralicum* (PAVLOVA, 1922) ist allenfalls am Schädel möglich.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Paraceratherium sp. 1
(Abb. 1)

F u n d o r t : Profil RHN-A/6, Tavan Ovoony Deng (Tal der Gobiseen, Mongolei)

F o r m a t i o n : Loh-Formation

M a t e r i a l : NHMW 2000z0153/0001 (Untere Zahnreihe mit fragmentarischen p_4 – m_2 li; Abb. 1)

M a ß e (in mm) :

p_4 li. Fragment		m_1 li. Fragment	m_2 li. Fragment		
Länge	Höhe	Höhe	Länge	Breite	Höhe
61	>35	>30	>75	>45	40

B e s c h r e i b u n g : Neben anderen, nicht näher definierbaren Zahnfragmenten sind die Außenwände von drei zusammengehörigen unteren Backenzähnen eines großen *Paraceratherium* erhalten. Sie sind relativ flach gegliedert und tragen dicken Zahnschmelz. Der Prämolar zeigt eine flache, schräg nach hinten fallende Außenfurche, die die Wand in zwei nahezu gleiche Hälften teilt. Sie läuft relativ hoch über dem Cingulum auf einen flachen Wulst aus, der sich nach oben, etwas schmaler hinter dieser Furche fortsetzt. Dahinter ist eine noch flachere zweite Furche in die Außenwand des Hypolophids eingesenkt. Dieses verläuft dann zunächst gerade nach hinten und biegt in enger Rundung zur Hinterwand um. Das Cingulum lässt sich über die ganze Außenwand verfolgen, ist aber schwächer und nicht so hoch über der Basis wie bei einem mir vorliegenden Prämolar von *Paraceratherium bugtiense*. Wie bei diesem steigt es im Bereich der flachen Protoconidkante etwas an um dahinter tief abzusteigen, wo es, sich verstärkend eine Mulde der Außenwand einschließt. Zur Vorder-und Hinterwand steigt es stark an.

Bei beiden Molaren ist das Talonid gegenüber dem Trigonid stark ausgebaut. Die Außenfurche verläuft etwa vertikal und endet weit vor der Mitte der Außenwand im Cingulum. Sie ist beim m_1 einfach, scharf und nach vorn gebogen, beim m_2 durch einen vertikalen Wulst nahezu ausgefüllt. Das Außencingulum ist schwächer als beim Prämolar und verläuft knapp über der Basis, beim m_1 kontinuierlich mit einer Anhebung weit hinter der Außenfurche, beim m_2 nur vom Vorderrand bis vor die Protoconidkante mit einer kleinen Spur in der Außenfurche. Nur die nach vorn und hinten ansteigenden Teile sind verstärkt.

Eine artliche Bestimmung ist anhand dieser Reste nicht möglich. *Paraceratherium* ist vorwiegend im oberen Oligozän bekannt.

Gattung: *Benaratherium* Gabunia, 1955

B e m e r k u n g e n : Die Gattung wurde von Gabunia auf wenig aussagefähigem Gebissmaterial begründet. Ihre Beziehungen zu anderen Indricotherien können daher nicht genauer geklärt werden. Die Größe der Typusart *B. kallistrati* Gabunia, 1955 liegt zwischen *Forstercooperia* und *Paraceratherium*.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

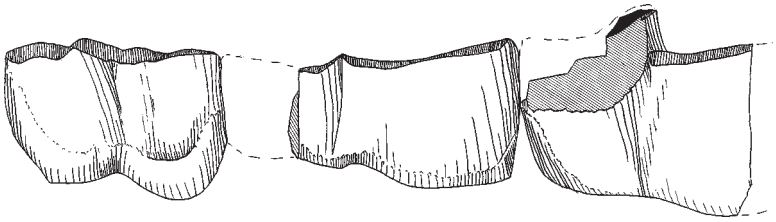

Abb. 1: *Paraceratherium* sp. Untere Zahnreihe p_4 – m_2 li. Fragmente, NHMW 2000z0153/0001, Tavan Ovoony Deng, RHN-A/6; labial, ½ nat. Gr.

cf. *Benaratherium* sp.
(Abb. 2–4)

F u n d o r t : Profil RHN-A/6, Tavan Ovoony Deng (Tal der Gobiseen, Mongolei)

F o r m a t i o n : Loh-Formation

M a t e r i a l : NHMW 2000z0152/0001 (Radiale re. Fragment, Abb. 3), 2000z0152/0002 (Carpale 4 re., Abb. 4); 2000z0152/0003 (Fragmentarischer i_1, Abb. 2); 2000z0152/0000 (Fragmente oberer und unterer Molaren)

M a ß e (in mm) :

	D	Bmx	Bmin	Hmx	Hmin
NHMW 2000z0152/0001	(125)	—	65	90	58
zum Vergleich:					
Paraceratherium bugtiense (Churlando), Radiale li.	188	117	96	120	87
NHMW 2000z0152/0002	97	76	66	89	75
zum Vergleich:					
Paraceratherium bugtiense (Churlando), Carpale 4 re.	124	86	72	108	106
NHMW 2000z0152/0003					
Krone: Breite (32), Durchmesser 22, Höhe lateral, geschätzt (54)					

B e s c h r e i b u n g u n d V e r g l e i c h : Die Fragmente oberer und unterer M o l a r e n lassen keine Bestimmung zu. Sie belegen neben *Paraceratherium* eine kleinere Form, deren obere Molaren einen tiefer eingeknickten Metaconus, ähnlich wie bei *Forstercooperia* haben. Bei den unteren ist die Protoconidkante schärfer als bei *Paraceratherium*. Beide Merkmale können als primitiver gelten.

Der untere I n c i s i v , wird wegen seiner plumpen Form und der gegenüber den Rhinocerotiden wenig größeren Dimensionen hierher gestellt. Auf einer dicken Wurzel mit rundem Querschnitt, die sich vom Zahnhals weg erheblich verstärkt, sitzt eine leicht gebogene, kurze Krone, deren Form zwar nicht mehr zu ermitteln ist, die aber in ihrer Aufwärtsbiegung deutlich von *Paraceratherium* unterschieden ist. Der Zahnschmelz, der lediglich labial erhalten ist, überragt den Zahnhals wulstig. Die korrodierte Lingualseite hat möglicherweise keinen Schmelz getragen.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

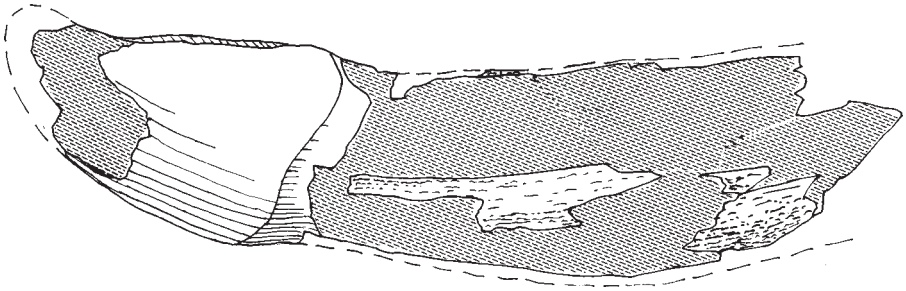

Abb. 2: cf. *Benaratherium* sp. i_1 li., NHMW 2000z0152/0003, Tavan Ovoony Deng, RHN-A/6; distolabial, ca. nat. Gr.

Die kurze Krone und die nach unten verdickte Wurzel passen eher zu einem Indricotheriiden als zu einem Rhinocerotiden. Die Größe erscheint für *Paraceratherium* etwas zu klein.

Das R a d i a l e ist ähnlich gebaut wie bei *Paraceratherium*, jedoch in den meisten Maßen um etwa ein Drittel kleiner. Der Knochen ist stärker in craniocaudaler Richtung gestreckt als bei Rhinocerotiden und zeigt sowohl proximal als auch distal ein schwächeres Relief der Gelenkflächen. Die große proximale Gelenkfläche für den Radius zeigt keine konvexe Transversalwölbung, sondern ist zylindrisch konkav im Hauptteil, an den sich vorn mit deutlichem Knick ein breiter, abgeplatteter Fortsatz anschließt. Beim vorliegenden Stück ist nicht nur der Hinterrand hochgezogen wie beim Vergleichsstück, sondern auch der Medialrand, so dass die Gelenkfläche eher muldenartig wirkt. Der weit nach hinten vorragende Palmartuber ist beim vorliegenden Stück kürzer als beim Vergleichsstück und erheblich schlanker. Er bildet eine schräg von lateroproximal nach mediodistal verlaufende Kante. Die Dorsomedialfläche trägt eine flache Muskelbeule, die weiter vorn liegt als beim Vergleichsstück, so dass der Grundriss des Knochens mehr rechteckig wirkt. Es sind je eine proximale und eine distale laterale Gelenkfläche entwickelt, die beide senkrecht stehen und als unregelmäßige Bänder dem Rand der proximalen und distalen Gelenke folgen. Die nach lateral gerichtete Vorderspitze ist nicht erhalten. Die zwei großen distalen Gelenkflächen zeigen ein deutlich flacheres Relief als beim Vergleichsstück. Im Gegensatz zu Tapiren und Rhinocerotiden ist die Fläche für das Carpale 2 konkav muldenförmig wie bei Hyracodontiden und Equiden, nicht aber konkav-konvex sattelförmig gewölbt. Diese Fläche ist beim vorliegenden Stück schmaler und flacher gewölbt als beim Vergleichsstück. Die große Fläche für das Carpale 3 greift bei Indricotherien weit nach hinten, lateral an der für das Carpale 2 vorbei. Beim Vergleichsstück ist dieser Hinterabschnitt schmal, stark konkav und nach lateral gedreht, ähnlich wie der kürzere bei Rhinocerotiden. Dagegen ist er beim vorliegenden Stück erheblich breiter; sowohl seine konkave Wölbung als auch die konvexe des breiteren Vorderabschnitts sind erheblich flacher und kaum nach der Seite geneigt. Beide Stücke zeigen eine schmale, als Saum nach hinten abgeknickte Gelenkfläche am Hinterrand der Carpale-2-Fläche, die vielleicht mit einem rudimentären Carpale 1 verbunden war.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

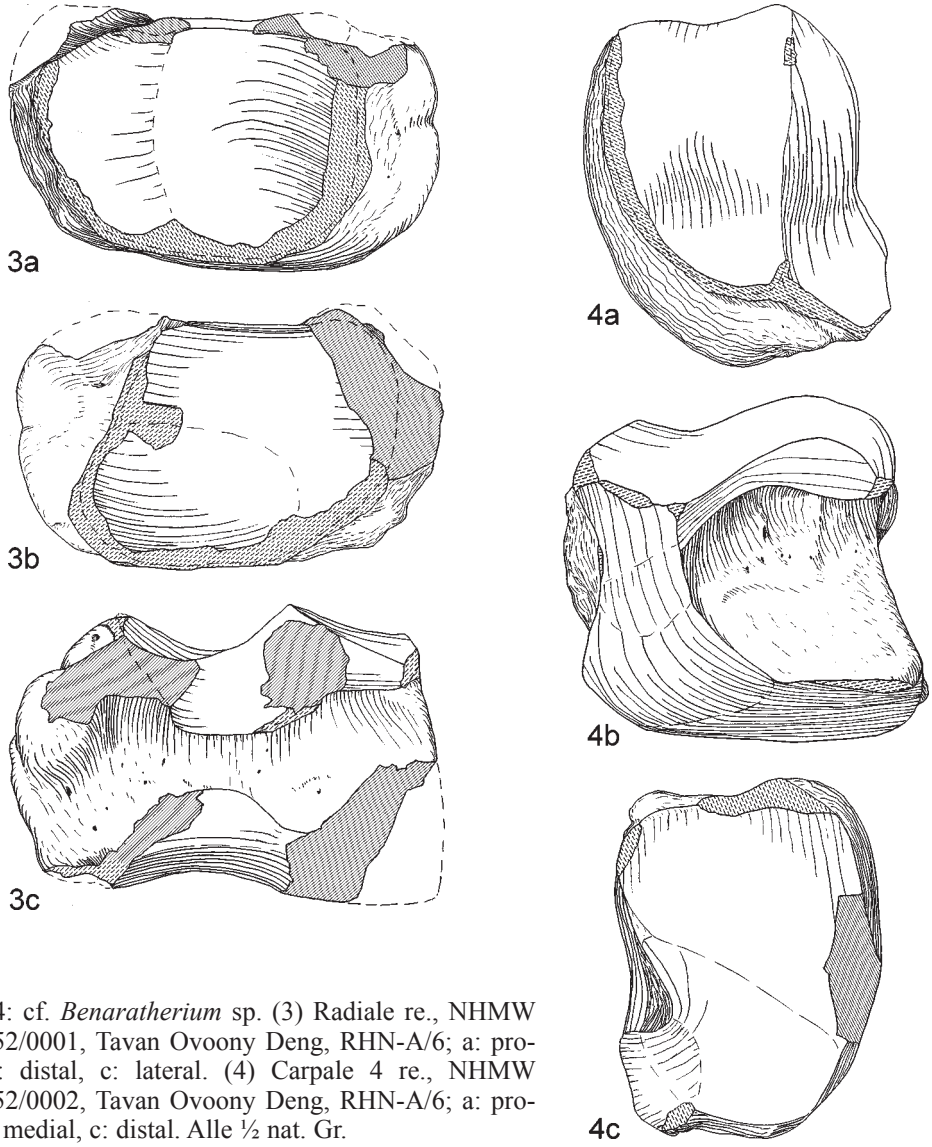

Abb. 3, 4: cf. *Benaratherium* sp. (3) Radiale re., NHMW 2000z0152/0001, Tavan Ovoony Deng, RHN-A/6; a: proximal, b: distal, c: lateral. (4) Carpale 4 re., NHMW 2000z0152/0002, Tavan Ovoony Deng, RHN-A/6; a: proximal, b: medial, c: distal. Alle ½ nat. Gr.

Das Carpale 4 unterscheidet sich stark von dem der Rhinocerotiden, da der Palmarfortsatz fehlt und beide proximalen Gelenkflächen stark in craniocaudaler Richtung gestreckt sind. Dies ist, zusammen mit den stärker hinereinander geordneten Distalgelenken, ein Zeichen für die stärkere Monodactylie-Tendenz bei Indricotheriiden. Gegenüber dem Vergleichsstück ist das vorliegende etwa um ein Viertel kleiner. Im Gegensatz zum Radiale zeigt das vorliegende Stück ein stärkeres Relief der proximalen Gelenkflächen als das Vergleichsstück. Der Knochen ist insgesamt weniger in die Tiefe gestreckt und relativ breiter. Dies gilt auch für beide proximale Flächen, vor allem für die laterale für das Ulnare. Beide haben einen stark konvexen, walzenartigen Hinterabschnitt, der

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

der konvexen Fläche bei den Rhinocerotiden entspricht. Davor schließt sich jeweils ein breiter konkaver Abschnitt an, den es bei Rhinocerotiden nur gelegentlich bei der Intermedium-Fläche gibt. Er dient der Vermeidung von Hyperextensionen. Sowohl die Wölbungen als auch der Knick zwischen beiden Flächen sind stärker ausgeprägt als beim Vergleichsstück. Daher ist beim vorliegenden Stück die Intermedium-Fläche stärker nach medial geneigt, wenn auch deutlich weniger als bei den meisten Rhinocerotiden. Der Hinterrand der Ulnare-Fläche ist erheblich stärker abwärts gebogen und endet mit einem vertikal stehenden Rand. Die Dorsolateralfläche ist glatter als beim Vergleichsstück. Hintere Rauhigkeiten fehlen. Die rauhe Vorderkante ist schlanker und stärker schräg gestellt als beim Vergleichsstück. Die drei distalen Flächen für das Carpale 3, Metacarpale III und Metacarpale IV sind wie beim Vergleichsstück durch flache Linien gegeneinander abgesetzt, unterscheiden sich aber teilweise in der Wölbung. Anders als bei Rhinocerotiden reicht die Fläche für das Carpale 3 weit nach distal. Sie ist wie beim Vergleichsstück völlig eben. Die daran anschließende, erheblich breitere Fläche für das MC III ist beim vorliegenden Stück deutlich sattelförmig, beim Vergleichsstück fast zylindrisch gewölbt. Dagegen ist die Fläche für das MC IV beim vorliegenden Stück fast eben, nur mehr mit einer ganz schwach konvexen Wölbung nach distal gerichtet, während sie beim Vergleichsstück deutlich bikonvex ist, mit einer medial anschließenden konkav dagegen gewölbten Spitze.

Die breite Rückseite ist bei beiden Stücken von zwei pfeilerartigen Rauhigkeiten begrenzt, dazwischen beim vorliegenden Stück etwas eingesenkt, beim Vergleichsstück etwas tiefer ausgehöhlt. Der mediale Pfeiler zeigt beim Vergleichsstück eine vertiefte Muskelnarbe, die dem vorliegenden Stück fehlt. Auf dem lateralen Pfeiler liegt bei beiden distal, aber von den Distalflächen getrennt eine Erhebung. Diese trägt beim vorliegenden Stück eine große, vertikale, in sich geknickte Gelenkfläche, deren konkaver Proximalteil fast an den vertikalen Hinterrand der Proximalfläche stößt. Der kleinere Distalteil ist eben, gerade nach hinten gerichtet. Beim Vergleichsstück ist dagegen der größte Teil der Erhebung nicht überknorpelt, nur am Medialrand findet sich noch ein Relikt einer echten Gelenkfläche.

Diese kleine Fläche diente zweifellos der Gelenkung eines rudimentären Metacarpale V. Damit ist eine Zugehörigkeit dieser Form zu *Forstercooperia* und *Juxia* ausgeschlossen, da deren größte Form, *Juxia sharamurunensis* noch eine tetradactyle Vorderextremität mit funktionalem MC V besaß. Nicht nur dessen Reduktion ist bei *Paraceratherium* bereits weiter fortgeschritten als bei der vorliegenden Form, sondern auch die ganze Verlagerung des Gewichts auf die Medialseite der Vorderextremität, wie aus den Proportionen der beiden Knochen hervorgeht. Das Radiale ist um etwa ein Drittel, das Carpale 4 aber nur etwa um ein Viertel kleiner als bei dem größeren *Paraceratherium*, wobei der Größenunterschied vor allem die Tiefenerstreckung betrifft, ein Zeichen für die weiter fortgeschrittene Monodactylie-Tendenz der größeren Art.

Als einziger mittelgroßer Indricotheriide ist bisher aus dem Oligozän die Gattung *Benaratherium* bekannt. Daher werden die vorliegenden Reste vorläufig zu dieser Gattung gestellt, obgleich ein direkter Vergleich nicht möglich ist. Die Typus-Art wurde ins mittlere Oligozän gestellt. Da heute nur noch Unter- und Oberoligozän unterschieden werden, entspräche dies einem tieferen Oberoligozän. Da *Benaratherium* aber bisher noch von keinen anderen Fundstellen bekannt wurde, ist dies der einzige Hinweis auf die Einstufung der Fundstelle.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Familie Rhinocerotidae OWEN, 1845

Unterfamilie Aceratheriinae DOLLO, 1885

Tribus Aceratheriini DOLLO, 1885

Gattung: *Aceratherium* KAUP, 1832

B e m e r k u n g e n : Eine kleinere und ältere Art dieser auf die obermiozäne Art *A. incisivum* KAUP, 1832 begründeten Gattung wurde in der Untergattung *Aceratherium* (*Alicornops*) GINSBURG & GUÉRIN, 1979 als deren Typusart *simorrense* (LARTET in LAURILLARD, 1848) abgetrennt. Diese Entwicklungslinie ließ sich bis zur Art *A. pauliacense* (RICHARD, 1937) ins Untermiozän zurückverfolgen.

Aceratherium (*Alicornops*) cf. *pauliacense* (RICHARD, 1937)
(Abb. 5)

F u n d o r t : Profil RHN-A/8 (eine Umlagerung aus hangaufwärts anstehenden jüngeren Schichten ist nicht auszuschließen), Tavan Ovoony Deng (Tal der Gobiseen, Mongolei)

F o r m a t i o n : Loh-Formation

M a t e r i a l : NHMW 2000z0151/0001 (Linker Unterkiefer, p_3-m_2, rechter p_2, linker i_2)

M a ß e (in mm) :

linker i_2	Länge	L Krone	B:D Krone	B:D Collum	B:Dmx Wurzel
NHMW 2000z0151/0001	(150)	(70)	(30,0):16,0	24,0:17,0	26,0:17,5

untere Backenzähne															
2000z0151/0001															
p_2L	Bv	Bh	**p_3**L li.	Bv	Bh	**p_4**L	Bv	Bh	**m_1**L	Bv	Bh	**m_2**L	Bv	Bh	H
24,5	12,0	15,0	30,0	19,0	20,5	30,5	21,0	24,5	31,0	22,0	23,0	35,0	22,0	22,0	23,5
zum Vergleich:															
Aceratherium (*Alicornops*) *pauliacense* (Pyrimont)															
25,0	11,0	14,0	30,0	15,0	20,0	32,0	18,5	22,0	34,0	21,0	22,0	38,0	21,0	25,0	18,0
Protaceratherium minutum (Ulm)															
24,5	13,0	16,0	24,5	17,0	18,5	25,0	19,5	19,5	28,0	19,0	20,0	32,0	20,0	19,0	17,5
Plesiaceratherium fahlbuschi (1959 II 3575)															
27,0	14,5	14,5	28,5	18,5	19,0	31,5	21,0	22,0	31,0	21,5	21,0	37,0	23,5	22,5	18,5

B e s c h r e i b u n g : Der Unterkieferast ist durch Pflanzenwurzeln, Verwitterung und Konkretionsbildung im mergeligen Nebengestein stark zerrüttet und zeigt keine osteologischen Merkmale.

Der fragmentäre untere I n c i s i v hat eine langgestreckte Krone, ein schwaches Collum und keinen Zahnschmelz der Lingualseite. Damit ist er als männlich zu bestimmen. Auffällig ist die geringe Krümmung sowohl der Wurzel als auch der Krone. Beide sind relativ stark abgeplattet.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

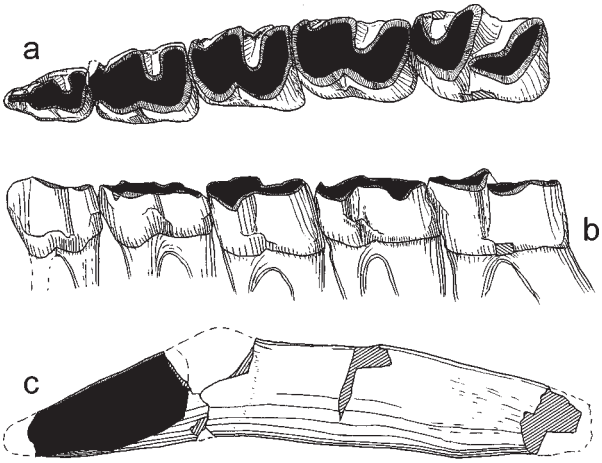

Abb. 5: *Aceratherium* (*Alicornops*) cf. *pauliacense* (RICHARD, 1937) NHMW 2000z0151/0001, Tavan Ovoony Deng, RHN-A/8; a: Linke untere Zahnreihe, p_3 – m_2, ergänzt durch den invertierten rechten p_2, okklusal, b: Linke untere Zahnreihe, p_3 – m_2, ergänzt durch den invertierten rechten p_2, labial, c: i_2 li. Fragment, lingual, ½ nat. Gr.

Alle Backenzähne sind bereits kräftig abgenutzt, so dass nur mehr beim m_2 die ursprüngliche Höhe im Bereich der Außenfurche erkennbar ist. Alle haben linguale und labiale Cingula, die zwar nicht kontinuierlich durchgehen, aber jeweils im Bereich der Außenfurche und der Talonidgrube kräftig entwickelt sind. Bei allen Zähnen ist die Talonidgrube sehr eng und steilwandig, was auf relativ hohe Zahnkronen schließen lässt.

Der isoliert vorliegende p_2 ist im Vergleich zu den anderen Prämolaren auffällig lang und schlank. Sein gerade nach vorn gerichtetes Paraconid ist kaum abgeschliffen, ein Zeichen für den frühen Verlust des oberen P^1. Es ist als schmale Schneide auf beiden Seiten durch fast gleich starke Furchen von dem dicken, spitzkegeligen Protoconid abgegliedert. Die linguale Trigonidgrube fällt ebenso wie die vordere Außenfurche gerade und ungegliedert bis ins Cingulum. Nur lingual bildet das Cingulum dort einen kleinen Trichter. Die Protoconidkante ist nicht zugeschärft. Die Talonidgrube bildet lingual eine enge, steil abfallende Kerbe und erweitert sich weit oberhalb des Cingulums trichterförmig. Sie endet an einem tiefer liegenden, kräftigen, horizontalen Cingulum-Riegel, der die Hinterkante des Zahnes nicht erreicht. Ob er nach vorn mit dem V-förmigen Cingulum unter der Trigoidgrube verbunden war, ist wegen einer Beschädigung nicht erkennbar. Auch das Außencingulum bildet vorn einen Bogen, setzt sich aber über das breit gerundete Protoconid bis in die Außenfurche fort. Dahinter folgt eine breite Unterbrechung. Die Außenfurche ist wenig tiefer als die vordere Außenfurche und schwach zugeschärft. Sie ist etwa parallel zur Hinterwand des Zahnes geneigt und setzt sich auch unterhalb des Cingulums abgeschwächt bis zur Basis fort, wo sie über der Mitte der Hinterwurzel endet. An der Vorderkante des Zahnes belegt eine Usurmarke die Anwesenheit eines tief sitzenden p_1.

Im Gegensatz zum p_2 sind p_3 und p_4 kurz und breit. Die Talonidgrube ist labial etwas trichterförmig erweitert, bildet aber insgesamt einen engen Schlitz, dessen zentrale Kerbe gleichmäßig nach lingual ins Cingulum fällt. Dieses bildet einen massiven v-förmigen Riegel. Von der Trigonidgrube ist nur der basale Rest erhalten, der als senkrechte Rinne in eine kleine Grube des Cingulums fällt. Dieses bildet vorn nur einen kurzen Bogen, der weit von dem der Talonidgrube getrennt ist. Labial fällt die Außenfurche beim p_3 schräg nach hinten, während sie beim p_4 steiler steht. Bei diesem Zahn ist sie

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

tiefer und liegt weiter vorn. Bei beiden ist ihre zentrale Kerbe inkonstant, wechselt die Richtung oder wird von Parallelkerben begleitet. Der vordere und hintere Cingulum-Bogen setzen sich nicht auf die Labialseite fort. Dagegen wird die Basis der Außenfurche von einem kräftigen, schräg von der gerundeten Protoconidkante nach hinten fallenden Riegel blockiert.

Die beiden erhaltenen Molaren sind den Prämolaren ähnlich, doch ist das Hypolophid stärker nach hinten gestreckt und offener gekrümmt. Die steilwandige Talonidgrube fällt nicht gleichmäßig nach lingual, sondern bildet eine kleine Stufe lingual des Trichterzentrums, nach der sie wieder steiler ins Cingulum zieht. Dieses ist etwas schwächer als bei den Prämolaren und weniger hoch über der Basis, vor allem am m_2. Die Trigonidgrube lässt am m_2 erkennen, dass auch sie nach labial flacher geneigt ist, wo sie ein kleines, hoch sitzendes Grübchen bildet, von dem die linguale Rinne ausgeht. Der Cingulum-Bogen, der sie aufnimmt, ist beim m_2 deutlich länger als beim m_1 und den hinteren Prämolaren. Die Protoconidkante ist enger geknickt als bei den Prämolaren und durch eine zusätzliche Erweiterung der Außenfurche eingeengt. Diese fällt schräg nach vorn, wo sie im Cingulum-Riegel einen kleinen Trichter bildet. Dieser Riegel besteht aus zwei durch eine kleine Kerbe abgegliederten Teilen, die beide nach hinten abfallen, der vordere von der Protoconidkante aus, der hintere von einem basalen Wulst hinter der Außenfurche. Nur beim m_2 setzt sich auch der vordere Cingulum-Bogen etwas auf die Außenseite fort.

V e r g l e i c h e : Drei Tribus der Rhinocerotiden können untere Backenzähne mit relativ starken Cingula ausbilden: Aceratheriini, Teleoceratini und Menoceratini. Unter diesen zeigen die bekannten Menoceratini beim p_2, gelegentlich auch beim p_3 eine scharfe, flügelartige Leiste der Protoconidkante, unter die die Außenfurche schräg nach vorn einschneidet. Die frühen Teleoceratini sind fast alle großwüchsig, während die kleineren Formen höhere Zahnkronen und reduzierte vorderste Prämolaren zeigen. Alle Teleoceratini haben kräftig gekrümmte untere Incisiven. Beide Tribus können deshalb wohl ausgeschlossen werden. Bei der primitiveren Linie der Aceratheriini liegt das Cingulum, wo es entwickelt ist, deutlich höher über der Basis. *Mesaceratherium gaimersheimense* HEISSIG, 1969, das möglicherweise zu diesem Tribus zu stellen ist und eine entsprechende Größe hätte, hat noch ein isoliertes Entoconid des p_2 und kein Außencingulum.

Eine weitere Form der Aceratheriini, *Aceratherium* (*Alicornops*) *pauliacense* (RICHARD, 1937), mit der *Mesaceratherium gaimersheimense* bisher aufgrund der ähnlichen oberen Backenzähne synonymisiert wurde, zeigt diese unterscheidenden Merkmale nicht. Während von der Typlokalität keine Abbildung und nur eine sehr oberflächliche Beschreibung vorliegt (BONIS 1973: 140) konnte ein kleinerer Unterkiefer von Pyrimont (DEPÉRET 1902: Taf. 5, Fig. 5) zu dieser Art gestellt und zum Vergleich herangezogen werden. Es ist ein kräftiges Außencingulum vorhanden und das Entoconid des p_2 ist im Hypolophid integriert. Darüber hinaus zeigt diese Form eine senkrechte oder gar nach vorn fallende Außenfurche der vorderen Molaren, die unten mit der Protoconidkante konvergiert und in einer Grube des Cingulums endet. Der Incisiv dieser Art ist von BONIS (1973: 140) so oberflächlich beschrieben, dass über die Krümmung nichts gesagt werden kann. Der flach dreieckige Kronenquerschnitt mit ausgezogener Mesialkante entspricht dem vorliegenden Incisiven, dessen schwache Krümmung mit *Plesiaceratherium* übereinstimmt, nicht aber mit dem späteren *Aceratherium* (*Alicornops*) *simorrense* (LARTET in LAURILLARD, 1848). Auch die stärkere Runzelung der Außenseite der Prämo-

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

laren erinnert mehr an *Plesiaceratherium*. Das Cingulum liegt aber weniger hoch über der Basis als bei dieser Gattung.

Diese Merkmale genügen nicht für die eindeutige Zuordnung zu *Aceratherium* (*Alicornops*) *pauliacense* (RICHARD, 1937). Sie belegen aber, dass es sich um eine Art der frühen Aceratheriini handelt. Die Kombination von Merkmalen beider Entwicklungslinien spricht für eine Form nahe dem gemeinsamen Ursprung, die aber von *Plesiaceratherium* und *Protaceratherium* stärker verschieden ist als von *Aceratherium* (*Alicornops*) *pauliacense.*

Diese Art würde ein tief-untermiozänes Alter des Fundpunktes vermuten lassen, doch sprechen die abweichenden Merkmale für ein etwas höheres Alter.

cf. *Hoploaceratherium gobiense* (BELIAJEVA, 1960)
(Abb. 6–11)

F u n d o r t e : Hotuliin Teeg (Oberflächenfunde, Probe HTE-O) [2000z0155/0001-3], Oberflächenfunde aus Unkheltseg [2000z0157/0001-5]

F o r m a t i o n : Loh-Formation

M a t e r i a l : Hotuliin Teeg: NHMW 2000z0155/0001 (Radius re. proximales Fragment, Abb. 8), 2000z0155/0002 (Astragalus li., Abb. 6), 2000z0155/0003 (Scapula distales Fragment); Unkheltseg: NHMW 2000z0157/0003 (Astragalus li., Abb. 7), 2000z0157/0001 (M^3-Fragment li.), 2000z0157/0002 (Patella li., Abb. 11), 2000z0157/0004 (Metatarsale III re. px Fragment, Abb. 10), 2000z0157/0005 (Intermedium li. juv., Abb. 9)

M a ß e (in mm) :

Inv.-Nr.	B:D px	B:D px artik.	C i-oss - px Ende	L Sp ioss	B:D min Schaft
NHMW 2000z0155/0001 Radius px.	72,0:50,0	70,5:49,0	(77,0)	21,0	42,0:30,0
zum Vergleich:					
Plesiac. fahlbuschi (Sandelzhs.)	70,0:50,0	68,0:45,0	93,0	30,0	37,0:31,0
Hoploaceratherium tetradactylum	85,3:56,6	83,3:49,4	—	30,9	47,6:36,5
Acerath. incisivum (Höwenegg)	78,0:50,0	73,0:41,0	(88,0)	(25,0)	48,0:35,0

Astragalus li.	B mx	B tro.	B di	H md	H mitt	H lt	D mx:min	B:H Ca-Fc	B:D Ce-Fc
NHMW 2000z0155/0002	82,0	74,0	70,0	70,0	65,0	75,0	67,0:49,0	37,0:38,0	60,0:—
NHMW 2000z0157/0003	(76,0)	(72,0)	63,0	65,0	59,0	66,0	55,0:—	—:—	51,0:—
zum Vergleich:									
Plesiac. fahlb. (Sandelzhs.)	71,0	(60,0)	59,0	59,0	55,0	58,0	(48,0):41,0	35,0:42,0	50,0:38,0
Plesiacerather. mirallesi	—	73,0	58,0	67,0	—	78,0	—:—	33,0:47,0	—:—
Hopl. tetrad. (Sansan) Ø	82,5	70,3	69,3	74,0	65,6	62,9	55,1:41,8	42,0:43,3	—:40,4
Acer. incis. (Höwenegg)	78,0	64,0	69,0	60,0	—	62,0	54,0:—	31,0:—	—:37,0

NHMW 2000z0155/0003 Scapula dist Fragment	keine Maße möglich

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Patella li.	Bmx	Hmx	Dmx	B artik	H artik
NHMW 2000z0157/0002	71,0	78,0	44,0	61,5	62,0
zum Vergleich:					
Plesiac. fahlbuschi. (Sand. NB 18.7.96)	72,0	79,5	45,0	60,0	73,0
Plesiac. fahlbuschi. (Sand. NB 17.7.96)	64,0	74,0	39,0	53,0	(65,0)
Hoploacerath. tetradactylum (Sansan)	89,0	87,0	46,0		
Aceratherium incisivum (Höwenegg)	83,0	84,0	47,0	—	69,0

NHMW 2000z0157/0001 M^3-Fragment li.	einziger Messwert: Höhe am Paraconus: 41 mm

	B:D proximal	B:D px Fl	B:D min Schaft
NHMW 2000z0157/0004 MT III re. prox. Frg.	41,5:41,5	38,5:34,5	28,0:23,0
zum Vergleich:			
Plesiaceratherium fahlbuschi (Sandelzh.)	39,0:36,0	37,0:33,5	28,5:22,0
Plesiaceratherium mirallesi	52,5:—	—:—	—:—
Hoploaceratherium tetradactylum (Sansan)	47,0:42,5	42,0:39,0	40,0:18,0

Intermedium li	B:H dors	B:T prx-Fc	T max	B:T C4-Fc
NHMW 2000z0157/0005 (?juv.)	33,0:39,0	32,5:22,0	(50)	20,0:24,5
zum Vergleich:				
Plesiac. fahlbuschi (Sandelzh.) 1967 M	37,0:43,0	37,0:23,5	53,5	20,0:29,0
Plesiac. fahlbuschi (Sandelzh.) 8-L 125 üB	43,0:44,0	43,0:24,0	57,5	22,5:27,5
Plesiac. fahlbuschi (Sandelzh.) 2577	34,5:41,5	33,0:24,0	50	19,0:25,0
Hoploac. tetradactylum (Sansan) Ø	43,0:47,5	42,0:29,5	60,5	24,5:29,5

Beschreibung und Vergleiche: Unter den messbaren Resten zeigen die Astragali die meisten verwertbaren Merkmale. Der Knochen ist ausgesprochen robust gebaut und zeigt mit der isolierten Sustentacular-Facette und der transversal leicht konvexen Fibula-Fläche typische Merkmale der Aceratheriini. Das Fehlen eines distalen Fortsatzes der lateroproximalen Calcaneus-Fläche passt innerhalb dieses Tribus am besten zu den Gattungen *Hoploaceratherium* und *Plesiaceratherium*, doch ist der Astragalus bei der ersten Gattung breiter, bei den meisten Arten der zweiten kleiner. Lediglich *Plesiaceratherium mirallesi* (CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS, 1955) ist etwa gleich groß. Die wenigen Messstrecken des Astragalus-Fragments passen gut zu dem größeren der vorliegenden Stücke. Der wichtigste morphologische Unterschied beider Stücke zu *Plesiaceratherium fahlbuschi*, der größere Abstand der Sustentakularfacette zur lateroproximalen Calcaneus-Fläche zeichnet auch *Plesiaceratherium mirallesi* und die meisten Stücke von *Hoploaceratherium tetradactylum* aus. Ein besonderes Merkmal, das mit dem letztgenannten in Zusammenhang steht, ist der geringe Abstand der Sustentakular-Facette zum Medialrand des Knochens. Während sich bei *Plesiaceratherium fahlbuschi* HEISSIG, 1972[a] zwischen diese und den Rand des Knochens noch eine Kante einschiebt, die vom medioproximalen Tuberkel der Rückseite nach distal verläuft, bricht hier der Knochen unmittelbar mit dem Rand der Facette ab. Der Tuberkel setzt sich in einen Wulst auf die Medialseite fort, der ihn mit dem Medialtuber verbindet. Dieser ist bei beiden Stücken, vor allem beim kleineren auffällig schlank und sitzt hoch über der Gelenkfläche für das Centrale. Diese Merkmale können am Vergleichs-Fragment von *Plesiaceratherium mirallesi* nicht beobachtet werden. *Hoploaceratherium tetradactylum*

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

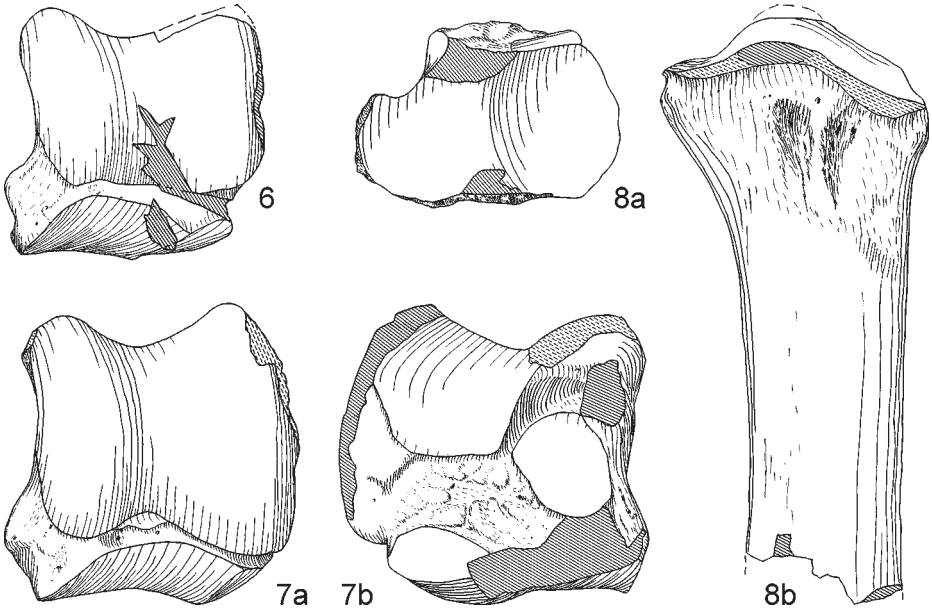

Abb. 6–8: cf. *Hoploaceratherium gobiense* (BELIAJEVA, 1960). (6) Astragalus li., NHMW 2000z0155/0002, Hotuliin Teeg; cranial, ½ nat. Gr. (7) Astragalus li., NHMW 2000z0157/0003, Unkheltseg; a: cranial, b: caudal. (8) Radius re. proximales Fragment, NHMW 2000z0155/0001, Hotuliin Teeg; a: proximal; b: cranial. Alle ½ nat. Gr.

entspricht darin den kleinen Arten von *Plesiaceratherium*. Bei *Plesiaceratherium fahlbuschi* stößt der Medialtuber direkt an die Centrale-Fläche, bei *Hoploaceratherium* liegt er höher, ist aber massiv.

Das R a d i u s -Fragment entspricht ganz der Morphologie einfacherer Aceratheriini mit nicht verkürzten Extremitäten. Die Brachialis-Narbe ist vertieft, mit einzelnen tiefen Gruben, und die Circumferentia ulnaris ist in zwei getrennte Gelenkflächen mit starkem Querprofil aufgelöst. Die Rauhigkeiten unter der Circumferentia sind relativ hoch, darunter aber liegt ein Spatium interosseum, das deutlich kürzer ist als bei *Plesiaceratherium fahlbuschi*. Wie bei fast allen Aceratheriini liegt am Proximalende der Crista interossea ein Foramen nutritium. Der Knochen entspricht in den Maßen, mit Ausnahme des Spatium interosseum, das aber bei Aceratherien sehr variabel sein kann, weitgehend *Plesiaceratherium fahlbuschi*, könnte also ein kleineres Individuum repräsentieren als der Astragalus. Es spricht aber nichts gegen die Zugehörigkeit zu derselben Art wie die übrigen Stücke.

Das S c a p u l a -Fragment zeigt keine diagnostisch wichtigen Merkmale.

Der zweite Fundkomplex besteht aus einem Molarfragment, einem Astragalus, einem Intermedium und einem proximalen Fragment eines Metacarpale III von Unkheltseg.

Das M o l a r f r a g m e n t umfasst nur die Vorderaußenecke eines linken M^3, der noch nicht angekaut ist. Eine breite, plumpe Paraconusrippe, die nach beiden Seiten gut begrenzt ist, eine tiefe aber stumpfe Paraconusfurche und ein kurzes, nach unten

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

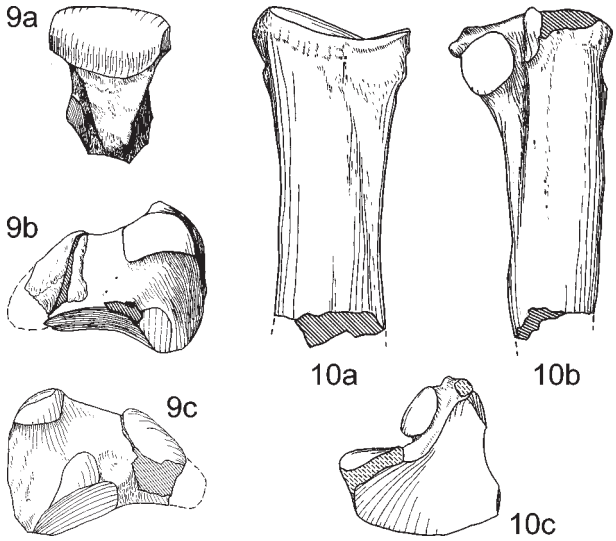

Abb. 9, 10: cf. *Hoploaceratherium gobiense* (BELIAJEVA, 1960). (9) Intermedium li., NHMW 2000z0157/0005, Unkheltseg; a: dorsal, b: medial, c: lateral. (10) Metatarsale III re. proximales Fragment, NHMW 2000z0157/0004, Unkheltseg; a: dorsal, b: lateral, c: proximal. Alle ½ nat. Gr.

verdicktes Parastyl entsprechen niederkronigen Aceratheriini aus der Verwandtschaft von *Plesiaceratherium* und *Hoploaceratherium*. Ein so stark nach oben schwindendes Parastyl findet sich nur bei den M^3 von *Hoploaceratherium*.

Der Astragalus ist deutlich kleiner als der von Hotuliin Teeg. Er wurde wegen seiner spezifischen Ähnlichkeiten mit diesem größeren Stück mit ihm zusammen beschrieben.

Das Intermedium ist ein relativ zierlicher Knochen, dessen auffällig poröse Gelenkflächen wohl auf ein juveniles Alter hindeuten. Die Dorsalfläche ist schmal, hoch und dreieckig mit einer schwach abgestutzten Distalspitze. Auffällige Tuberositäten fehlen. Die proximale Fläche für den Radius ist walzenartig konvex mit einer ganz schwach konvexen Querwölbung. Der auf der Medialseite liegende konkave Fortsatz nach hinten ist breit. Eine Fläche für die Ulna fehlt. Der Palmarfortsatz ist hinten beschädigt. Die nach proximocaudal gerichtete ovale Muskelansatzfläche ist durch Sedimentdruck nach vorn verschoben. Beide Distalflächen sind schmal. Die für das Carpale 3 erreicht den Vorderrand nicht, da die für das Carpale 4 mit der distalen Radiale-Fc. eine lange scharfe Kante bildet. Die Ebenen der beiden Seitenflächen für das Radiale schließen einen Winkel von ca 45° ein. Die proximale ist breit und in die Tiefe gestreckt, die distale hoch, halbkreisförmig. Die beiden lateralen Seitenflächen liegen nicht in einer Ebene. Die kleine proximale steht weit nach lateral vor, während die größere distale zurücktritt und nach hinten verlagert ist, wo sie fast den Hinterrand der Carpale-4-Fc. erreicht.

Das Fehlen einer caudalen Gelenkung mit dem Radiale schließt die Rhinocerotini und die Teleoceratini aus, das Fehlen einer Gelenkung mit der Ulna die Rhinocerotini und die Elasmotheriini. Bei anderen Arten der Aceratheriini kommt die Beschränkung der Fläche für das Carpale 3 auf den Palmarfortsatz nur selten als individuelle Variation vor. Die auffällige Schlankheit des Knochens deutet ebenfalls auf ein juveniles Stück hin. Seine Dimensionen stimmen mit den kleineren Exemplaren von *Plesiaceratherium fahlbuschi* überein, die ebenfalls sehr schlank sein können. Bei *Hoploaceratherium tetradactylum* sind selbst die Mittelwerte deutlich größer.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

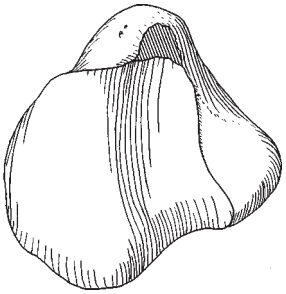

Abb. 11: cf. *Hoploaceratherium gobiense* (BELIAJEVA, 1960), Patella li., NHMW 2000z0157/0002, Unkheltseg; caudal, ½ nat. Gr.

Das proximale Fragment eines Metatarsale III ist ein auffällig schmaler und dicker Knochen. Von den Elasmotheriini und Rhinocerotini unterscheidet er sich durch die tiefere Lateralincisur der Proximalfläche und deren schmalen, langen hinteren Fortsatz. Die Fläche ist transversal konkav. Die craniocaudale Wölbung geht von einem konkaven vorderen in einen konvexen hinteren Abschnitt über. Im Gegensatz zu *Plesiaceratherium fahlbuschi* schließt sich daran aber noch eine weiter hinten liegende konkave Partie an. Dadurch bildet die hintere der beiden medialen Flächen für das MT II mit der Proximalfläche eine scharfe Kante, während sie bei den kleineren Arten von *Plesiaceratherium* nur einen stumpfen Winkel bildet. Diese kleine, halbkreisförmige Fläche ist etwas größer als die vordere und kaum gegen diese gewinkelt. Sie steht nicht ganz senkrecht und tritt leicht aus der Medialseite heraus. Sie reicht weiter nach hinten als die Proximalfläche und erreicht fast die Spitze des Plantarfortsatzes. Die beiden rundlichen lateralen Flächen für das MT IV stehen dagegen in einem Winkel von etwa 45° zueinander. Die vordere steht fast senkrecht und ist nach laterocaudal gerichtet. Ihr Kontakt mit der Proximalfläche ist abgerieben, war also vermutlich eine erhabene Kante. Die hintere Fläche ist nach lateral gerichtet, aber mit ca. 30° gegen die Senkrechte nach oben gedreht. Sie ist von der proximalen Fläche deutlich getrennt und reicht, wie die mediale, fast bis zur Spitze des Plantarfortsatzes. Dieser bildet zwischen den beiden Flächen nur ein kleines Spitzchen. Diese Konfiguration entspricht sowohl den kleineren Arten von *Plesiaceratherium* als auch *Hoploaceratherium tetradactylum*. Im Unterschied zu diesen Formen ist aber die Dorsalseite lateral viel stärker umgeknickt, was eine stärkere Rotation der Seitenstrahlen nach hinten andeutet.

Die gut erhaltene Patella passt in der Größe etwa zu den übrigen Funden. Der Knochen ist, wie bei allen Aceratheriini flacher als bei den übrigen Tribus. Dazu hat er die charakteristische konkave Einbiegung am Unterrand, medial vom Apex, die ebenfalls typisch für Aceratheriini ist und bei *Plesiaceratherium* besonders markant wirkt. Der Führungskamm ist kräftig und teilt die Gelenkfläche in zwei ungleiche Teile, von denen auch der schmalere laterale Abschnitt eine kräftige konkave Transversalwölbung hat, also im Gegensatz zu frühen Rhinocerotini rinnenförmig entwickelt ist. Diese Wölbung ist stärker als bei *Plesiaceratherium fahlbuschi*. Auch die mediale Rinne ist tiefer eingesenkt als bei dieser Art, jedoch nicht so tief wie bei *Hispanotherium grimmi*. Wie bei den meisten Aceratheriini greift die Gelenkfläche entlang dem Unterrand des Knochens ein Stück weit auf den Medialfortsatz hinaus. Die Verlängerung der Fläche nach proximal, medial des Führungskammes, die bei *Plesiaceratherium fahlbuschi* fast bis zur Spitze der Basis reicht, ist beim vorliegenden Stück deutlich kürzer. Daher ist die Spitze der Basis beim vorliegenden Stück nicht nur breiter, sondern auch weiter von

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

der Gelenkfläche abgesetzt. Die Gliederung der Dorsalfläche ist nicht nur unter den Aceratherien sehr ähnlich, sondern auch innerhalb einer Art sehr variabel. Somit kann der individuellen Ausgestaltung eines Stücks wenig diagnostischer Wert zuerkannt werden. Die Ähnlichkeit des vorliegenden Stückes in dieser Hinsicht mit *Aceratherium* ist größer als mit den Stücken von *Plesiaceratherium fahlbuschi*, obwohl die Proportionen des relativ hohen Knochens eher *Plesiaceratherium* entsprechen. Die proximale Beule ist stumpf und breit, die Kante, die sie mit den distalen Vorsprüngen verbindet, schwach ausgeprägt. Etwas unter der Mitte des Knochens breitet sich eine große, ovale Narbe aus, die flacher ist als bei *Plesiaceratherium fahlbuschi* und weniger interne Strukturen aufweist. Zwischen ihr und dem Apex erstreckt sich eine glatte Fläche, wo bei den meisten Rhinocerotiden eine scharf begrenzte, vertiefte kleinere Narbe erkennbar ist. Die Dorsalseite des Medialfortsatzes ist auffällig glatt.

Die vorliegende Art wird entweder als großer Vertreter der Gattung *Plesiaceratherium* aus der Verwandtschaft von *P. mirallesi* (CRUSAFONT, TRUYOLS & VILLALTA, 1955) oder als primitivere Art von *Hoploaceratherium* betrachtet. Gegenüber den bekannten Arten beider Gattungen weisen die Stücke einige Sonderentwicklungen auf. Es sind weder Nasalia noch Incisiven bekannt sind, die für die Gattungsbestimmung wichtig wären. Als einzige Art dieses Formenkreises ist aus Zentralasien bisher *"Aceratherium" gobiense* BELIAJEVA, 1960 beschrieben worden. Von dieser Art aus der Loh-Formation von Beger Nur sind Schädel, Unterkiefer (ohne Incisiven), Scapula und Radiale bekannt. Die Nasalia sind unvollständig, lassen aber noch auf eine relativ lange, schlanke Form schließen, wie sie bei *Plesiaceratherium* und *Hoploaceratherium tetradactylum* bekannt ist. Die Form der Unterkiefersymphyse spricht für deutlich aufwärts gekrümmte Incisiven, wie sie *Hoploaceratherium* im Gegesatz zu *Plesiaceratherium* auszeichnen. So kann *"Aceratherium" gobiense* auch ohne Kenntnis der Nasenspitze zu *Hoploaceratherium* gestellt werden. Obgleich ein direkter Vergleich der vorliegenden Reste mit der Typusserie dieser Art nicht möglich ist, werden sie wegen der ähnlichen phylogenetischen Stellung vorläufig hierhergestellt. Trotz der Größenunterschiede zwischen den Einzelstücken spricht nichts für das Vorkommen von zwei verschiedenen Arten.

Solche primitiveren Aceratheriini sind aus Europa vom späten Unter- bis zum frühen Obermiozän bekannt (MN 4–9). Da *Hoploaceratherium* als Einwanderer aus Asien im MN 6 nach Europa kommt, können dort auch frühere Funde möglich sein. Eine spätere Zeit als Mittelmiozän (MN 6) ist aufgrund des relativ einfachen Baues der mongolischen Funde nicht wahrscheinlich.

Unterfamilie Rhinocerotinae OWEN, 1845

Tribus Elasmotheriini BONAPARTE, 1845

B e m e r k u n g e n : Seit der Feststellung näherer Beziehungen zwischen Menoceratini und Elasmotheriini (ANTOINE 2002: 301 ff.) und der Beschreibung der Extremitätenknochen von *Bugtirhinus praecursor* ANTOINE & WELCOMME, 2000 muss angenommen werden, dass die Differenzierung der Elasmotheriini und der Rhinocerotini aus primitiveren Menoceratini irgendwann im Oligozän stattgefunden hat. Da manche sehr charakteristischen Merkmale der Extremitätenknochen bei *Menoceras* über die Ausprägung beider nachfolgenden Tribus hinweg variieren, ist eine Zuordnung von oligo-miozänen Extremitätenresten zu einem der Tribus kaum möglich.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Elasmotheriini vel Menoceratini indet.
(Abb. 12)

F u n d o r t : Profil RHN A/7, Tavan Ovoony Deng

F o r m a t i o n : Loh-Formation

M a t e r i a l : NHMW 2000z0154/0001 (Metacarpale II li., proximales Fragment, Abb. 12)

M a ß e (in mm) :

	B:Dpx	B:DC2-Fc	H:DC3+MCIII-Fc	B:HC1-Fc	B:DSchaft
NHMW 2000z0154/0001 MC II li., px. Frg.	23,0:33,0	18:30	20,0:30,0	9:8	26,0:14,5
zum Vergleich:					
Gobitherium caucasicum (Belometschetsk)	26,0:35,0	23:34	—:32,5	14:13	31,0:14,5
Hispanotherium grimmi (Sofça)	24,5:36,0	21:34	19,0:30,0	13:11	29,0:17,5

B e s c h r e i b u n g u n d V e r g l e i c h : Das proximale Fragment eines linken M e t a c a r p a l e II ist ein schmaler, zierlicher Knochen, dessen proximale Gelenkfläche sattelförmig gewölbt ist. Sie verschmälert sich kaum nach hinten. Während die konvexe sagittale Wölbung gleichmäßig bleibt, verflacht sich die konkave Querwölbung im hinteren Teil der Fläche. Vorn ist sie ungleichmäßig, mit einer rinnenartigen Verstärkung in der Mitte. Weit hinten findet sich nahe dem Hinterrand eine kleine aber deutliche Gelenkfläche für das Carpale 1. Sie ist dreieckig, ohne Wölbung und hängt etwas über. Lateral bildet die fast senkrecht stehende Fläche für das Carpale 3 mit der für das MC III eine geschlossene Fläche, auf der die Untergliederung nicht erkennbar ist. Aus dem rauhen Mediopalmarrand des Knochens geht oben eine verdickte Medialbeule hervor, von der sich niedrige, wulstige Rauhigkeiten quer über die Dorsomedialfläche bis zu einer verstärkten lateralen Vorderkante ziehen. Über dieser Kante sind die proximale und die laterale Gelenkfläche durch einen tiefen, spitzigen Einschnitt getrennt, der bis zum höchsten Punkt des Knochens am Vorderende der Kante zwischen beiden Flächen hinaufreicht. Die Rückseite des Knochens trägt einen kurzen, hoch sitzenden Pfeiler im Winkel zwischen der lateralen und der proximalen Gelenkfläche. Die ganze Lateralseite des Schaftes ist, soweit erhalten, für die intermetacarpalen Bänder aufgerauht. Die Vorderkante dieser Fläche endet proximal in der oben beschriebenen verstärkten Kante, der Hinterrand ist wulstig und schwach von dem rückseitigen Pfeilerchen abgesetzt.

Die Kombination einer senkrechten Lateralgelenkung mit einer gut ausgebildeten Gelenkfläche für das Carpale 1, verbunden mit der Verflachung der konkaven Wölbung der Proximalfläche kommt in dieser Kombination nur bei Elasmotheriini vor, doch ist die Wölbung der Proximalfläche auch bei *Menoceras* schon relativ gering. Die Arten des Mittelmiozäns sind allerdings bereits deutlich größer und die Rauhigkeiten der Vorderseite sind flacher. Die rinnenartige Vertiefung dieser Wölbung nach vorn ist unter den bekannten Formen nur noch bei *Gobitherium caucasicum* zu erkennen und erinnert noch an die ähnliche Form bei frühen Rhinocerotini, bei denen allerdings die Lateralfläche nicht senkrecht steht. Trotzdem steigt der scharfe Lateralrand der Fläche nicht so stark an, wie bei Rhinocerotini oder Aceratheriini, sondern biegt etwa parallel

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

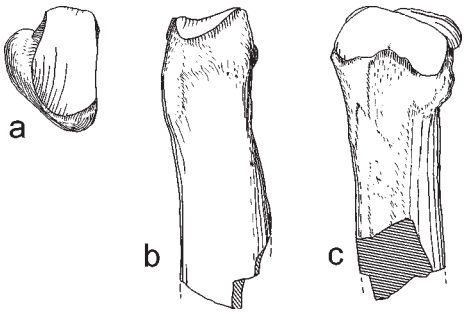

Abb. 12: Elasmotheriini vel Menoceratini indet. Metacarpale II li. proximales Fragment, NHMW 2000z0154/0001, Tavan Ovoony Deng, RHN-A/7; a: proximal, b: dorsal, c: lateral, ½ nat. Gr.

zum Medialrand der Fläche nach vorn zur Horizontale um. Gegenüber dem Stück von *Gobitherium* von Unkheltseg ist dieses ältere und kleinere Stück in diesen Merkmalen noch ursprünglicher, kann aber, da dieser Knochen von *Bugtirhinus*, der aus dem Untermiozän beschriebenen kleineren Art, noch nicht bekannt ist, zunächst nicht genauer bestimmt werden.

Das Vorkommen eines frühen Angehörigen der Elasmotheriini im Oberoligozän wäre zwar überraschend, doch spricht auch die systematische Vielfalt der Gruppe bei ihrem ersten Auftreten im hohen Untermiozän für einen frühen Ursprung.

Gattung: *Gobitherium* KRETZOI, 1943

B e m e r k u n g e n : Unter den zahlreichen Namen, die für mittelgroße Elasmotheriini des Mittelmiozäns vergeben wurden, ist der Gattungsname *Gobitherium* KRETZOI einer der frühesten. Der von ANTOINE (2002: 51) MATTHEW (1931) zugeschriebene Name *Procoelodonta* erscheint zwar ohne Kommentar in MATTHEWs phylogentischer Tabelle (Fig. 2), ist aber nicht explizit als Gattungsname aufgestellt worden und damit nicht verfügbar. Obgleich aus dem Text hervorgeht, welches Objekt MATTHEW in die Aszendenz zu *Coelodonta* stellt, fehlt im Text jede Erwähnung des Names, der auch in der Aufschlüsselung der Genera fehlt. KRETZOI hat daher recht, wenn er den Namen als nomen nudum betrachtet und die Gattung *Gobitherium* nov. gen. auf dasselbe Stück, mit der Typusart *mongoliense* OSBORN, 1924 begründet. Was ANTOINE (2002) unter *Procoelodonta* MATTHEW, 1931 anführt, ist also als *Gobitherium* KRETZOI, 1943 zu bezeichnen. Da diese und viele weitere beschriebene Formen auf schlecht repräsentierten Einzelindividuen beruhen, ist die Taxonomie erst nach Kenntnis größerer Materialmengen zu klären. Auch der jüngste Versuch von ANTOINE (2002), mit Hilfe computercladistischer Untersuchungen zu verlässlichen Aussagen zu kommen, hat wegen der Merkmalsarmut der meist monotypischen Taxa und wegen der zahlreichen miteinander korrelierten Parallelismen keine abschließende Klärung gebracht. Merkmalsüberkreuzungen und Reversionen lassen erkennen, dass seine Vorstellung einer klaren Anagenese noch auf zu vielen Annahmen beruht und auch anders gelesen werden könnte. Immerhin ist seiner Vorstellung beizupflichten, dass das Taxon *Procoelodonta* (wenn auch mit der richtigeren Bezeichnung *Gobitherium*) auch auf weitere Arten anzuwenden ist, darunter auch die, die von FORTELIUS & HEISSIG (1989) als *Begertherium* BELIAJEVA, 1971 bezeichnet wurden. Die Bestimmung des vorliegenden Fundes wird im Abschnitt Vergleiche erläutert.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Gobitherium sp.
(Abb. 13, 14)

F u n d o r t : Profil LOH-A/2, Loh

F o r m a t i o n : Loh-Formation

M a t e r i a l : NHMW 2000z0158/0001 (UK-Fragment d_4-Fragm.- m_1-Keim li., Abb. 13), 2000z0158/0002 (Metacarpale II re. proximales. Fragment, Abb. 14)

M a ß e (in mm) :

	d_4L	Bh	Hmin	m_1L	Bv	Hmin	Hmx
NHMW 2000z0158/0001 UK-Fragment d_4-Frg – m_1-Keim li	(32,0)	20	(24)	39	18,5	30	48
zum Vergleich:							
Caementodon oettingenae (m2)				31	20,5	25	37
Gobitherium tekkayai (Pasalar)	37,0	20	19	38	23,0	25	46
Hispanotherium grimmi (Yaylacilar)	36,5	21	22	38	22,0	28	55
Gobitherium caucasicum (Belometschetsk)	30,0	20	>14	34	21,0	(26)	—

	B:D px	B:D C2-Fc	H:D C3+ MCIII-Fc	B:H C1-Fc	B:D Schaft
NHMW 2000z0158/0002 MC II re., px Frg.	26,0:37,0	21:35	21,0:33,0	11:13	(30,0):(19,0)
zum Vergleich:					
Gobitherium caucasicum (Belometschetsk)	26,0:35,0	23:34	—:32,5	14:13	31,0:14,5
Hispanotherium grimmi (Sofça)	24,5:36,0	21:34	19,0:30,0	13:11	29,0:17,5

B e s c h r e i b u n g : Das vorliegende juvenile U n t e r k i e f e r b r u c h s t ü c k bietet als einziges Merkmal einen gekrümmten Unterrand, wie er für Jungtiere fast aller Rhinocerotiden typisch ist. An Zähnen ist ein schwach abgenutzter d_4 und der fertig ausgebildete Keim eines m_1 erhalten. Beide Zähne sind ohne Reste von Zahnzement. Dieser fehlt normalerweise bei Zahnkeimen, beim Milchzahn könnte er der schlechten Erhaltung zum Opfer gefallen sein. Die basale Einschnürung des d_4 ist deutlich und liegt relativ hoch über der Basis. Das allein erhaltene Hypolophid zeigt drei deutliche, senkrechte Furchen: Je eine auf der Außen- und Rückseite des Hypoconids arbeiten dieses zu einem schlanken Pfeiler heraus. Eine dritte auf der Lingualseite des Entoconids teilt dessen breite Basis in einen schlanken Pfeiler und einen nach vorn gegen die Rinne der Taloidgrube strebenden Wulst. Auf der Rückseite des Entoconids sind weitere flache Rinnen angedeutet.

Der m_1-Keim ist hochkronig, doch sind beide Grate über der Außenfurche durch einen tiefen Schlitz getrennt. Die Außenfurche ist tief, so dass der Zahn aus zwei lingual ausgehöhlten Pfeilern zusammengesetzt erscheint, die sich von einer kurzen Basis her nach oben steil trichterartig erweitern. Drei weitere kräftige Kerben auf den Graten gliedern die Haupthöcker voneinander ab. Von diesen Kerben ziehen jeweils deutliche Rinnen in die beiden Zahngruben, nur von der zwischen Proto- und Paraconid auch eine kurze auf die Außenseite. Beide Querjoche sind relativ stark schräggestellt. Dazu kommt ein langes nach lingual gerichtetes Paralophid, das kaum nach lingual abfällt. Es geht bogenförmig aus dem Metalophid hervor. Die Trigonidgrube ist quer gestreckt und liegt

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

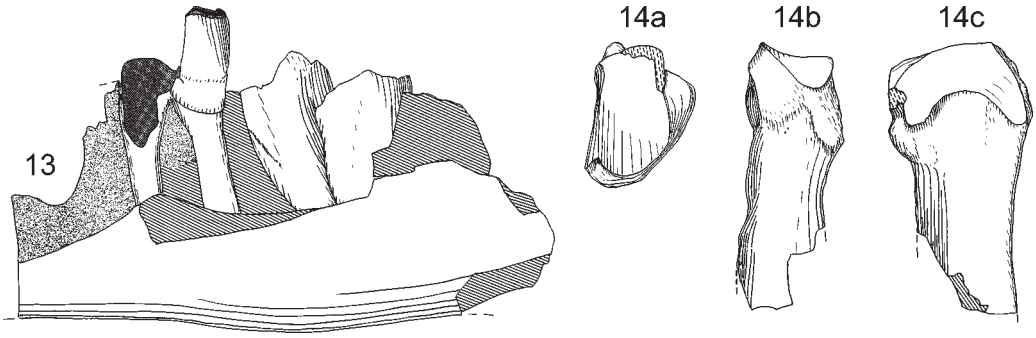

Abb. 13, 14: cf. *Gobitherium* sp. (13) juveniles Unterkieferfragment li. d_4 Fragment – m_1-Keim, NHMW 2000z0158/0001, Loh. LOH-A/2; lateral (aufgeschnitten). (14) Metacarpale II re. proximales Fragment, NHMW 2000z0158/0002, Loh, LOH-A/2; a: proximal, b: dorsal, c: lateral. Alle ½ nat. Gr.

hoch über der Basis, fällt aber lingual als schmale Rinne parallel zur Paralophidkante ab. Die zwei Rinnen, die von den Kerben des Grates in die Trigonidgrube ziehen gliedern eine markante, wulstige Protoconidfalte ab. Das Metaconid trägt nahe der Spitze eine Vorder- und Hinterkante, die beide rasch in den Flanken eines steilen Kegels auslaufen. Labial wird die Protoconidkante durch eine unmittelbar dahinter folgende Kerbe parallel zur Außenfurche betont, die sich nach oben verliert. Der vordere Cingulumbogen ist lingual kurz, labial setzt er sich in eine zarte Leiste fort, die parallel zur Vorderkante steil abfällt.

Die Talonidgrube ist erheblich tiefer als die Trigonidgrube und weiter geöffnet. Sie ist trichterförmig ohne Querstreckung. Ihre Hauptkerbe ist labial stark nach vorn gerichtet. Die weitere Gliederung wird durch Beschädigungen verwischt. Das Hypoconid tritt auf der Außenseite als kegelförmiger Wulst in Erscheinung, der zumindest nach vorn durch eine Rinne begrenzt ist. Diese ist flacher als beim Milchzahn. Weitere Furchen und Rinnen in diesem Bereich sind verdeckt. Lediglich die Rinne in der lingualen Basis des Entoconids ist schwach erkennbar.

Das proximale Fragment eines rechten M e t a c a r p a l e II von derselben Lokalität ist schmal und in die Tiefe gestreckt. Die Dorsomedialfläche trägt proximal zwei kräftige Beulen, die sich in der Mitte verbinden. Die höher sitzende laterale springt weit vor, ist klein und knollig und berührt die proximale und die laterale Gelenkfläche. Die mediale ist breit mit schräggestellter Achse, die nach mediodistal abfällt. Auf der Medialkante liegt ihr Ende so tief, dass darüber noch ein kleinerer Vorsprung unter dem aufgebogenen Rand der Proximalfläche Platz findet. Die Proximalfläche ist sattelförmig gewölbt, mit einer kräftigen, craniocaudal konvexen und einer nach hinten abgeschwächten, transversal konkaven Biegung. Sie nimmt nach hinten kaum an Breite ab. Auf der Lateralseite schließt sich die senkrecht stehende Fläche für das Carpale 3 mit einer scharfen Kante an, an deren Vorderrand eine tiefe Incisur die beiden Flächen trennt. Die Lateralfläche bildet ein breites, gebogenes Band, das craniocaudal leicht konkav ist. Vorne ist durch eine deutliche Kante die darunter liegende Gelenkfläche für das MC III abgegliedert. Sie ist schmal und hoch, leicht konkav gewölbt und hängt etwas über. Caudal schließt sich an die Proximalfläche weit hinten die kleine Fläche für das Carpale 1 an, die senk-

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

recht steht und fast ganz nach hinten gewendet ist. Auf der Rückseite springt lateral ein kleiner hochovaler Vorsprung heraus, der von allen Gelenkflächen scharf abgesetzt ist. Auch von den senkrechten Leisten der Lateralseite ist er durch eine Rinne getrennt. Der Schaft hat einen dreieckigen Querschnitt, da die rauhe Lateralseite für das Ligamentum metacarpale relativ breit ist.

V e r g l e i c h e : Hohe Zahnkronen, eine tiefe Außenfurche und ein langes Paralophid kennzeichnen den Fund zweifelsfrei als Angehörigen der Elasmotheriini. Die mittlere Größe und die noch mäßige Hochkronigkeit schließen die fortgeschrittenen Formen des Obermiozäns von vorn herein aus. Innerhalb der verwirrenden Vielfalt der mittelmiozänen Formen gehört die vorliegende Art zu den größeren. Soweit überhaupt untere Molaren bekannt sind, lassen sich zwei verschiedene Tendenzen unterscheiden: Einerseits gibt es Formen, bei denen keine Kerben auf den Graten entwickelt sind und denen eine innere Gliederung der Zahngruben fehlt; dazu gehören *Caementodon oettingenae* und verschiedene Arten von *Hispanotherium*. Bei diesen Formen ist die Außenfurche extrem tief und das Hypolophid am m_1 noch kräftig gekrümmt. Eine zweite Gruppe zeigt stärkere Tendenzen zur Bildung von Kerben und Furchen, nicht nur innerhalb der Gruben, sondern auch zur Modellierung der Höcker auf der Außenseite der Biegungen. Hierher gehören *Gobitherium tekkayai* als primitive Form und *"Dicerorhinus" caucasicus* Borissiak, 1935 als höher entwickelte. Diese Formen haben eine tiefe, aber nicht so extrem tiefe Außenfurche und ein etwas weiter offenes Hypolophid. Das ist der Grund, weshalb mir heute die Stellung der Art *caucasicus* zu *Gobitherium* sinnvoller erscheint als die zu *Caementodon,* ein eigener Gattungsname (*Beliajevina* Heissig, 1974) erscheint mir nicht mehr gerechtfertigt. Zu dieser Gruppe gehört auch die vorliegende Form, ohne dass sie direkt mit einer der Arten zu identifizieren ist. Wenigstens zwei Arten der Gattung konnten untere Molaren noch nicht sicher zugeordnet werden. Dazu gehört auch der Typusschädel der Gattung, der wie das vorliegende Stück aus der Loh-Formation stammt. Im Gegensatz zu dieser Gattung verbietet die höhere Entwicklungsdynamik der Elasmotheriini eine artliche Bestimmung so geringer Reste.

Die Entwicklungshöhe, insbesondere die Kronenhöhe und die starke Ausformung aller Kerben und der Protoconidfalte sprechen für eine relativ späte Form dieser Linie. Sie könnte am ehesten für ein höheres Mittelmiozän sprechen, doch kann dieses damit allein nicht zweifelsfrei belegt werden.

Wie beim Metacarpale II von Tavan Ovoony Deng ist die Kombination einer senkrechten Lateralgelenkung mit einer gut ausgebildeten Gelenkfläche für das Carpale 1, verbunden mit der Verflachung der konkaven Wölbung der Proximalfläche eindeutig für die Bestimmung als Vertreter der Elasmotheriini. Die meisten Arten des Mittelmiozäns sind allerdings bereits größer und die Rauhigkeiten der Vorderseite sind flacher. Die rinnenartige Vertiefung dieser Wölbung nach vorn ist ein ursprüngliches Merkmal und ist unter den bekannten Formen nur noch bei *Gobitherium caucasicum* zu erkennen. Der scharfe Lateralrand der Fläche steigt noch weniger nach vorn an, als bei dem Stück von Tavan Ovoony Deng. Das vorliegende Stück ist in der Größe kleineren Stücken von *Hispanotherium grimmi* aus dem Mittelmiozän Anatoliens schon recht ähnlich, doch ist seine Proximalfläche in beiden Richtungen noch stärker gewölbt. Bei *Caementodon*, der kleinsten Form aus dem Mittelmiozän ist die Transversalwölbung der Proximalfläche noch stärker. So kommt als Bestimmung nur *Gobitherium* infrage.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

cf. *Caementodon* sp.
(Abb. 15–20)

F u n d o r t e : Profil Ulaan Tolgoi [2000z0156/0001-6], Unkheltseg [2000z0161/0001]

F o r m a t i o n : Loh-Formation

M a t e r i a l : Unkheltseg: NHMW 2000z0161/0001 (Radiale re., Abb. 20); Ulaan Tolgoi: NHMW 2000z0156/0001 (Radius li. proximales Fragment, Abb. 16), 2000z0156/0002 (Ulna re. proximales Fragment, Abb. 15); 2000z0156/0003 (Metacarpale IV re. proximales Fragment, Abb. 17), 2000z0156/0004 (Tibia+Fibula re. distale Fragmente); 2000z0156/0005 (Astragalus re., Abb. 18); 2000z0156/0006 (Metatarsale IV li. proximales Fragment, Abb. 19)

M a ß e (in mm) :

	B:D px	Dist C i-oss - px Ende	B:D Schaft
NHMW 2000z0156/0001 Radius li.	(55,0):42,0	(60,0)	35,0:24,0
zum Vergleich:			
Hispanotherium grimmi (Candir)	90,0:61,0	94,0	50,0:41,0
Hispanotherium grimmi (Yaylacilar)	83,0:52,5	—	—:—

	B:D px	H Inc semil lt:md	B:D min Proc ol
NHMW 2000z0156/0002 Ulna re.	52,0:67,0	45,0:40,0	21,0:54,0
zum Vergleich:			
Hispanotherium grimmi (Yaylacilar)	(65,0):(88,0)	62,0:65,5	24,0:(67,0)
Hispanotherium grimmi (Candir)	70,0:(95,0)	—:65,0	18,5:(74,0)

	B:D px	B:D px.Fc.	D:H medio-caud.Fc.	B:D min Schaft
NHMW 2000z0156/0003 Metacarpale IV px. Frg re.	(33):27	(31):25	13,5:16	(25):(17)
zum Vergleich:				
Hispanotherium grimmi (Sofça)	36:36,5	30:33	16:22	26:16
Hispanotherium grimmi (Catakbagyaka)	36:37	30:35	16:17	27:18
Gobitherium caucasicum (Belometschetsk)	36:38	31:32	—:—	31:14

	B gesamt	B:D Tibia di	D Fibula di
NHMW 2000z0156/0004 Tibia+Fibula distales Fragment re.	79	69:54	34

	B mx:tro:di	H md:mitt:lt	D mx:min	B:H Ca-Fc1	B:D Ce-Fc
NHMW 2000z0156/0005 Astragalus re.	56,0:(48,0):53,0	53,0:49,0:57,0	39,0:32,0	29,0:(36,0)	46,0:32,0
zum Vergleich:					
Menoceras arikarense (Agate)	49,0:45,0:40,0	44,0:39,0:44,0	38,0:32,0	24,0:21,0	33,0:24,0
Gobitherium caucasicum	82,0:77,0:71,0	63,5:55,0:69,0	58,0:43,0	46,0:44,0	51,0:42,0

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

	B:D px	B:D px Fc	md Fc Dist.	D:H med.-caud.Fc	B:D Schaft
NNHMW 2000z0156/0006 MT IV px Frg li.	32,0:31,5	28,5:(30,0)	5	14,0:14,0	(24,0):(22,0)
zum Vergleich:					
Hispanotherium grimmi (Sofça)	40,0:43,0	29,0:36,0	7	14,0:15,0	24,0:22,0
Gobitherium caucasicum	37,0:40,0	34,0:36,0	5	16,5:17,0	23,0:20,0
Caementodon oettingenae (Pirawalaban)	34,0:31,0	26,0:24,0	6	15,0:16,0	—:—

	B:D mx	H md:lt:min	H:D md Tub	B:D px-Fc	B:D C2-Fc
NHMW 2000z0161/0001 Radiale re.	53,0:32,0	45,0:40,0:36,0	42,0:17,0	33,5:31,0	21,5:19,0
zum Vergleich:					
Menoceras arikarense	37,0:—	—:—:32,0	—:—	—:—	18,0:14,0
Caementodon oettingenae	56,0:38,0	44,0:35,0:30,0	41,0:15,0	35,0:35,0	21,0:20,0
Caementodon oettingenae Frg.	—:31,0	—:41,5:37,0	—:—	33,0:29,0	—:—

B e s c h r e i b u n g u n d V e r g l e i c h : Eine Gruppe von neun stark korrodierten Knochenresten von Ulaan Tolgoi gehört offenbar zu einem Individuum, da sie in ihren Proportionen gut zusammenpassen. Damit können ihre Merkmale gemeinsam gewertet werden. Alle Knochen sind stark von Sprüngen durchzogen, die nachträglich mit stark verhärtetem Mergel gefüllt wurden, so dass es zu einer nicht kalkulierbaren Vergrößerung der Maße kommt (analog zur konkretionären Blähung).

Brauchbare Merkmale zeigt das proximale U l n a -Fragment. Die beiden Teile der Incisura radialis ulnae sind weit voneinander getrennt wie bei *Gobitherium caucasicum, Hispanotherium grimmi* und fast allen Aceratheriinae, doch geht die trennende Grube nach proximal in eine weite und tiefe Synovialgrube über, die *Plesiaceratherium* fehlt, während sie bei *Hispanotherium grimmi* vorhanden ist. Mit dieser Gattung bestehen auch sonst mehrere Übereinstimmungen. So ist die craniale Kante des Processus olecrani wie bei vielen Rhinocerotinae breiter gerundet als bei Aceratherien. Der scharfe, flügelartige Medialrand der Incisura semilunaris ist mehr nach medial und weniger nach caudal herausgestreckt so dass seine Medialfläche weniger ausgehöhlt wirkt und in gleichmäßiger Biegung in die Wand des Processus übergeht. Das geht Hand in Hand mit einer weniger scharfen konvexen Querwölbung der Incisura, so dass deren proximaler Rand um den Processus anconaeus in einem viel offeneren Winkel herumbiegt, also nur mit ca 120°, während dieser bei *Plesiaceratherium* nahezu 180° beträgt und beide Flanken nahezu parallel liegen. Aus dem unteren Teil der Incisura semilunaris zieht durch deren Lateralrand eine Rinne nach lateral aus der Fläche heraus, die wie bei *Hispanotherium grimmi* etwa auf der halben Höhe liegt, während sie sonst meist tiefer liegt. Die craniale Kante des Processus olecrani ist stumpfer als bei Aceratherien, reicht aber weiter auf die konkave Oberseite des Processus anconaeus als bei *Hispanotherium grimmi* und vielen Rhinocerotini.

Das proximale R a d i u s -Fragment ist relativ schlecht erhalten, so dass sich oft nicht einmal der Umriss der Gelenkflächen genau erkennen lässt. Der Knochen ist, wie die Tibia schmal und dick. Die Vergleichsmaße zeigen, dass die Aceratheriini – unter der Berücksichtigung der Regel, dass kleinere Arten relativ zur Breite dicker sind als große – ein breiteres Proximalende haben als die Elasmotheriini. Nur zwei Merkmale sind genauer erkennbar. Die vorn liegende Brachialis-Insertion ist als Narbe mit einzelnen

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

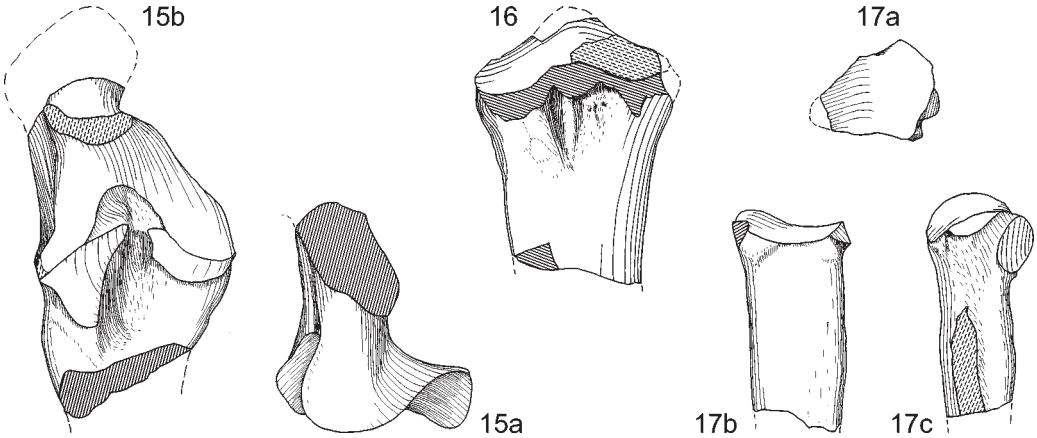

Abb. 15–17: cf. *Caementodon* sp. (15) Ulna re. proximales Fragment, NHMW 2000z0156/0002, Ulaan Tolgoi; a: cranial; b: proximal. (16) Radius li. proximales Fragment, NHMW 2000z0156/0001, Ulaan Tolgoi; cranial. (17) Metacarpale IV re. proximales Fragment, NHMW 2000z0156/0003, Ulaan Tolgoi; a: proximal, b: dorsal, c: medial.Alle ½ nat. Gr.

vertieften Gruben entwickelt wie bei Aceratheriini und Elasmotheriini, während sie bei den Rhinocerotini eine flache Rauhigkeit oder gar eine Beule bildet. Diese Narbe liegt jedoch sehr viel weiter lateral als bei allen Tribus der Rhinocerotiden außer den Elasmotheriini und ist durch einen verdickten Pfeiler vom Medialrand getrennt, während sie vom Lateraltuber durch einen schlankeren Pfeiler getrennt ist. Auf der Rückseite ist die aufgerauhte Fläche unter der Circumferentia ulnaris radii sehr kurz, so dass das Spatium interosseum, das ebenfalls verkürzt ist, weit proximal liegt. Darunter ist gerade noch der Beginn der Crista interossea erkennbar. Diese Proportionen entsprechen etwa *Hispanotherium grimmi*. Sie finden sich bei anderen Tribus nur bei Arten mit Extremitätenverkürzung. Auf der Rückseite des Knochens ist gerade noch eine nach hinten gerichtete Spitze zwischen den beiden Teilen der Circumferentia ulnaris erkennbar, was dafür spricht, dass ähnlich wie bei *Hispanotherium grimmi* der laterale Teil dieser Fläche sehr tief konkav war. Dieses Merkmal kommt auch bei Aceratheriini vor.

Besonders wichtig für die systematische Zuordnung ist das Metacarpale IV, da es bei den Rhinocerotinae und Aceratheriinae verschieden gebaut ist. Während sich bei den Aceratheriinae die Medialseite weit in die Tiefe erstreckt, ist sie bei den Rhinocerotinae verkürzt. Dadurch hat die proximale Gelenkfläche bei den Aceratheriinae einen pentagonalen, bei den Rhinocerotinae einen dreieckigen Umriss. Dieser charakterisiert auch das vorliegende Stück. Dementsprechend liegen die beiden medialen Gelenkflächen nahe beieinander. Sie bleiben jedoch deutlich getrennt. Die vordere ist auffällig klein. Sie ist deutlich nach oben gekippt, während die hintere leicht überhängt. Diese ist hochoval und bildet mit der proximalen Fläche eine gemeinsame Kante. Ihr Hinterrand bildet die Hinterkante des Proximalendes. Die dreieckige Proximalfläche ist transversal flach konkav und fällt deutlich nach vorn ab, während sie hinten in eine konvexe craniocaudale Wölbung übergeht. Hinter der Lateralfläche, die ihre laterale Seitenkante bildet, ist sie etwas ausgeschnitten. Die Lateralfläche für das MC V ist sehr schmal, eben und fast senkrecht. Gegenüber den besser bekannten Formen der Rhinocerotini unterschei-

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

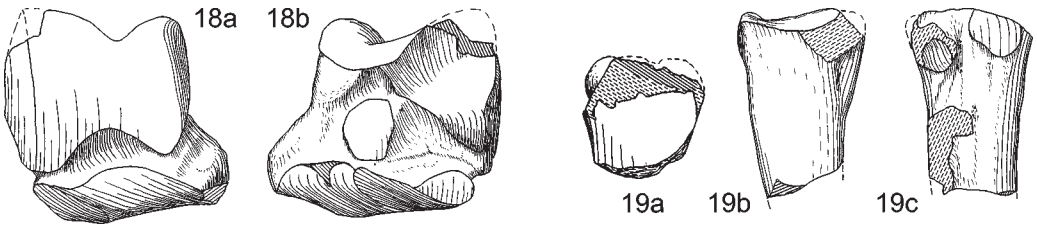

Abb. 18, 19: cf. *Caementodon* sp. (18) Astragalus re., NHMW 2000z0156/0005, Ulaan Tolgoi; a: cranial, b: caudal. (19) Metatarsale IV li. proximales Fragment, NHMW 2000z0156/0006, Ulaan Tolgoi; a: proximal, b: dorsal, c: medial. Alle ½ nat. Gr.

det sich der Knochen durch die nur schwach konvexe Wölbung der Proximalfläche im hinteren Abschnitt, worin er mit den Elasmotheriini übereinstimmt. Diese Fläche hat jedoch bei den Elasmotheriini, wie auch bei *Dicerorhinus sumatrensis* eine stärker craniocaudal gestreckte Dreiecksform, während sie beim vorliegenden Stück vor allem verbreitert ist. Der Schaft ist gegenüber anderen Elasmotheriini auffällig schmal und dick. Gegenüber den vorliegenden Vergleichsstücken ist es kleiner und in den Proportionen so verschieden, dass eine Zuordnung zur einer bekannten Art unmöglich ist.

Obgleich die miteinander artikuliert vorliegenden Distalenden von T i b i a und F i b u l a größer wirken, passen sie, nach Abzug der mit Sediment gefüllten Sprünge, gut zum vorliegenden Astragalus. Auch dieser Knochen ist relativ schmal und dick. Die starke Deformation hat allerdings zahlreiche Merkmale verwischt. So wirkt der Malleolus tibiae massiver als er ursprünglich war. Auf der Medialseite teilt eine vertikale Sehnenrinne die Rauhigkeiten wie dies bei vielen Elasmotheriini, nicht aber bei *Elasmotherium* selbst der Fall ist. Der Fibula-Kopf ist etwas nach hinten verrutscht und stärker schräggestellt. Er ist relativ schlank und trägt auf der lateralen Außenseite eine kräftige Sehnenrinne. Diese Morphologie widerspricht der Bestimmung des Astragalus nicht, auch wenn sie selbst für eine Bestimmung nicht ausreichen würde.

Besonders merkmalsreich ist der A s t r a g a l u s , für den auch besonders vielfältiges Vergleichsmaterial vorliegt. Er ist schmaler und höher als bei allen bekannten Elasmotheriini, mit verhältnismäßig hohem, dorsal ausgehöhltem Collum. Im Gegensatz zu *Menoceras* ist die Trochlea gegen die distalen Flächen nicht gekippt und weniger gedreht. Die Fibula-Fläche steht relativ steil und ist transversal nicht gewölbt. Mit ihrer fehlenden konkaven Wölbung kann unter den Elasmotheriini eine nähere Beziehung zu *Hispanotherium* (*Aegyrcitherium*) ausgeschlossen werden, während ihre geringe Neigung mit der Höhe des Knochens korreliert ist. Hinter der Fibula-Fläche liegt ein Grübchen, das bei allen anderen Tribus der Rhinocerotiden vorkommt, bei Elasmotheriini jedoch fast immer fehlt. Die lateroproximale Fläche für den Calcaneus hat einen langen, schmalen distalen Fortsatz, wie er bei einigen Elasmotheriini, nicht aber bei *Hispanotherium grimmi* und *Caementodon oettingenae* vorkommt. Darüber ist die Fläche tief konkav. Die Verbindung der Sustentakularfläche mit der laterodistalen Calcaneus-Fläche ist durch eine Beschädigung nicht mehr erkennbar. Andererseits verbindet sie eine schmale, nicht überknorpelte Leiste mit der lateroproximalen Calcaneus-Fläche, mit der sie in einer Ebene liegt. Dieses Merkmal kommt oft bei Aceratheriinae, aber auch bei *Gobitherium caucasicum* vor. Der kräftige Medialtuber liegt tief. Die Centrale-Facette

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

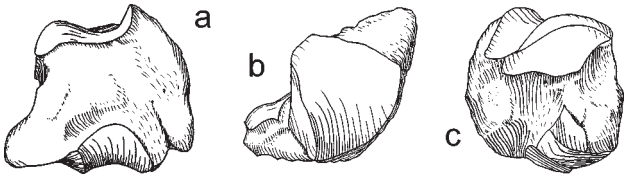

Abb. 20: cf. *Caementodon* sp. Radiale re., NHMW 2000z0161/0001, Unkheltseg; a: proximal, b: dorsal, c: lateral, ½ nat. Gr.

ist gleichmäßig zylindrisch gewölbt und, wie bei *Hispanotherium grimmi* und *Gobitherium caucasicum* stärker in die Tiefe ausgebreitet als bei *Caementodon oettingenae*. Eine distale Spitze scheint gefehlt zu haben, doch ist dieser Punkt beschädigt.

Innerhalb der Elasmotheriini sind Astragali dieser schlanken Proportionen bisher nicht bekannt. Auch die ursprünglichsten Formen haben einen breiteren Astragalus. Sollte die Ableitung von Menoceratini (ANTOINE 2002: 301 ff.) zutreffen, handelt es sich bei dieser hohen Form um ein ursprüngliches Merkmal. Manche Merkmale des vorliegenden Stücks finden sich bei den späteren Formen, wie etwa der lange Distalfortsatz der lateroproximalen Fläche für den Calcaneus, der bei frühen Formen noch nicht so ausgebildet ist.

Dem proximalen Fragment eines Metatarsale IV lassen sich wenige Merkmale abgewinnen. Die hinteren Vorsprünge des Proximalendes sind abgebrochen. Die rundliche Proximalfläche ist transversal leicht konkav; eine craniocaudal konvexe Wölbung ist kaum feststellbar. Da auch der Hinterrand der Fläche fehlt, ist ihre Tiefenerstreckung nicht fassbar. Die beiden Medialflächen sind relativ weit voneinander getrennt. Die hintere ist kleiner als die vordere und nur schwach überhängend. Dieses Merkmal findet sich bei vielen Elasmotheriini, nicht jedoch bei *Caementodon oettingenae*. Ihre geringe Tiefe lässt auf eine insgesamt geringe Tiefenerstreckung des Proximalendes schließen, was unter den kleineren Elasmotheriinae nur bei *Caementodon oettingenae* vorkommt. Auf der Lateralseite lässt sich eine schwache vertikale Rinne erkennen, die nur bei *Gobitherium caucasicum* und *Caementodon oettingenae* beobachtet werden konnte, wo sie etwas weiter vorn liegt. Der Schaft ist, wie bei Rhinocerotinae allgemein, rundlich im Querschnitt. Darüber hinaus trägt der Knochen nicht zur Bestimmung bei.

Ein Wirbelfragment, ein Beckenfragment und ein unbestimmbarer Rest eines juvenilen Langknochens sind nicht messbar und zeigen keine verwertbaren Merkmale.

Einzelne, sehr spezifische Merkmale des Radius und vor allem des MC IV stellen eine Zugehörigkeit zu den Elasmotheriini sicher. Geringe Größe und hohe, schmale Proportionen lassen innerhalb dieses Tribus an eine relativ frühe Form denken, die mit keiner der jüngeren Hauptlinien eine nähere Verwandtschaft erkennen lässt. Ein solcher Fund ist wohl am ehesten im Untermiozän zu erwarten. Die bisher kleinsten Elasmotheriini gehören zu den Gattungen *Bugtirhinus* (ANTOINE & WELCOMME, 2000) und *Caementodon*. Trotz der Proportionsunterschiede und einigen von der Typusart erheblich abweichenden Merkmalen wird die Form provisorisch in die Nähe von *Caementodon* gestellt.

Ein isoliertes rechtes Radiale von Unkheltseg kann vielleicht auf diese Art bezogen werden, da es zu allen anderen kleinen Nashornarten charakteristische Unterschiede zeigt. Das Fehlen einer posterolateralen Fläche für das Intermedium schließt die Teleoceratini und Rhinocerotini aus. Der verbleibende Höcker ist jedoch flacher und weiter

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

von der Proximalflache entfernt als bei *Caementodon* und *Protaceratherium*. Ein weiterer Unterschied zu diesen Gattungen ist der geringe Höhenunterschied des Lateral- und Medialrandes der proximalen Gelenkfläche. Dieses Merkmal unterscheidet das Stück aber auch von den bekannten unter- und mittelmiozänen Aceratheriini. Der Medialtuber ist schlank und hoch und verdickt sich nach oben kaum, ähnlich wie bei *Caementodon oettingenae*. Im Gegensatz zum vollständigsten Stück dieser Art ist die distale Fläche für das Carpale 1 von der Basis des Tubers durch eine Rinne getrennt. Sie ist transversal konkav, wie bei den meisten Rhinocerotiden aber nicht so weit nach medial gestreckt wie beim Vergleichsstück. Die mittlere Distalfläche für das Carpale 2 ist relativ schmal, sattelförmig gewölbt und in die Tiefe gestreckt. Die konvexe Wölbung ist wie bei den meisten Rhinocerotinae gleichmäßig, doch zieht die Fläche nicht so weit an der Vorderseite hinauf wie bei *Caementodon oettingenae*. Die Fläche für das Carpale 3 ist, wie beim Vergleichsstück von *Caementodon oettingenae* transversal schwach konkav, während sie bei dem Fragment derselben Art erheblich stärker eingewölbt ist. Die craniocaudal konvexe Wölbung, die *Hispanotherium grimmi* auszeichnet, fehlt beim vorliegenden Stück und beiden Stücken von *Caementodon oettingenae*. Die Distalflächen sind vorn durch eine durchgehende Rinne von den Rauhigkeiten der Dorsalfläche getrennt, die nicht, wie bei *Caementodon oettingenae* über der Carpale-2-Fläche unterbrochen ist. Die Gliederung der dorsalen Rauhigkeiten ist schwach.

Eine stratigraphische Aussage kann aufgrund dieses Knochens nicht getroffen werden.

cf. *Iranotherium* sp.
(Abb. 21–24)

F u n d o r t : Builstyn Khudag

F o r m a t i o n : Loh-Formation

M a t e r i a l : NHMW 2000z0160/0001 (m_1, m_2 u.a. Zahnfragmente li., Abb. 21), 2000z0160/0002 (Ulnare li., Abb. 22), 2000z0160/0003 (Carpale 3 re., Abb. 23), 2000z0160/0004 (Carpale 4 li. Fragment), 2000z0160/0005 (Tarsale 4 li. Fragment), 2000z0160/0006 (Metatarsale IV re., Abb. 24), 2000z0160/0007 (Phalanx III, 1), 2000z0160/0008 (Phalanx II/IV, 2), 2000z0160/0009 (Rippenfragment, 3 Wirbelfragmente, 4 Knochenfragmente indet.), 2000z0160/0010 (Axis-Fragment)

M a ß e (in mm) :

		Bv	Bh	H		Bv	H
NHMW 2000z0160/0001 untere Zähne	**m_1** li. Fragment	24	28	(38)	**m_2** li. Fragm.	39,0	(38)
zum Vergleich:							
Hispanotherium. grimmi (Yaylacilar)		22	24	33		29,5	––

	Hv	Bv	D md	B:D px Fc	B:D di Fc	H:D px lt Fc	H di ltFc
NHMW 2000z0160/0002 Ulnare li.	51,0	53,0	41,0	40,0:32,0	34,0:––	12,0:29,0	16,0
zum Vergleich:							
Hispanotherium grimmi (Sofça)	39,5	37,0	36,0	25,0:25,0	24,0:24,0	6,0:20,0	13,5
Caem. oettingenae (Bhuriwala)	37,5	36,0	32,0	32,0:22,0	23,0:24,0	4,5:17,5	12,5

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

	D:Hmx	B:H do	B:D Rad.-Fc	B:D Int.Fc	B:D MCIII-Fc	D:H C2 Fc
NHMW 2000z0160/0003 Carpale 3 re.	(95,0):56,0	42,0:35,0	32,0:50,0	18,5:52,0	36,0:47,0	42,5:20,0
zum Vergleich:						
Hispanotherium grimmi (Yaylacilar)	85,0:58,0	42,0:35,5	27,0:46,0	20,0:52,0	38,5:42,0	36,0:19,0
Caementodon oettingenae	––:42,0	29,0:23,0	21,0:30,0	11,0:41,5	25,0:31,0	29,0:12,5

NHMW 2000z0160/0004 Carpale 4 li Frg – nicht messbar

	Hv	H mx	D mx	B px Fc	B:D di Fc
NHMW 2000z0160/0005 Tarsale 4 li. Fragment	(43,0)	(52,0)	64,0	33,5	30,0:(36,0)
zum Vergleich:					
Hispanotherium grimmi (Sofça)	36,0	53,0	63,5	36,0	30,0:33,5

	Lmx	Lbiol	B:D px	B:D px.Fc	Dist md.Fc	B:D Schaft	B di	B:D troch
NHMW 2000z0160/0006 MT IV re	173,0	168,0	45,5:52,0	36,0:43,0	5,0	29,0:26,0	35,0	35,0:36,0
zum Vergleich:								
Caementodon oettingenae	––	––	34,0:31,5	25,5:24,0	7,5	––:––	––	––:––
Gobitherium caucasicum	144,0	141,0	38,0:40,0	34,5:36,0	5,0	23,5:20,0	30,0	29,0:32,0
Hispanotherium grimmi (Sofça)	147,0	143,5	40,0:44,0	28,0:36,0	6,5	24,0:22,0	30,0	28,0:33,5

	H mx	H biol	B:D px	B:D px Fc	B:D di	B:D di Fc
NHMW 2000z0160/0007 Phalanx III,3	33,0	30,0	42,0:29,0	38,5:––	36,0:––	30,0:––
NHMW 2000z0160/0008 Phalanx II/IV, 2	27,0	24,0	34,5:22,5	31,0:21,0	32,0:20,0	32,0:20,0

NHMW 2000z0160/0009 Rippenfragment, 3 Wirbelfragmente, 4 unbestimmte Knochenfragmente sind nicht messbar.

NHMW 2000z0169/0010 Axis-Fragment	Gesamtbreite der cranialen Articulation geschätzt: 168 mm
	B x H der linken cranialen Lateralfläche: (66) x 33 mm

B e s c h r e i b u n g u n d V e r g l e i c h : Reste einer u n t e r e n Z a h n r e i h e mit teilweise messbaren Fragmenten von M_1 und M_2 lassen erkennen, dass es sich bei den Fundstücken von Builstyn Khudag um eine hochkronige Art der Elasmotheriini handelt, allerdings um eine andere Form als das *Gobitherium* von Unkheltseg. Beide Molaren sind größer und vor allem höher und zeigen weder die Kerbung der Querjoche noch weitere zusätzliche senkrechte Furchen. Die Außenfurche ist erheblich tiefer, da beide Joche stärker eingekrümmt sind. Diese Merkmale stimmen sowohl mit *Hispanotherium grimmi* als auch mit *Iranotherium morgani* überein. Zu diesen Arten passt auch die erhebliche Größenzunahme von m_1 zu m_2. Im Gegensatz zu *Iranotherium morgani* sind beide Joche jedoch noch winkelig und nicht voll gerundet. Die Zähne sind jedoch deutlich größer als die spätesten Funde von *Hispanotherium grimmi* aus Yaylacilar, mit denen sie hier verglichen wurden. Reste von Zahnzement wurden nicht gefunden, was wohl auf die Verwitterung der Funde zurückgeführt werden kann. Zahlreiche Splitter von Prä- oder Milchmolaren zeigen keine verwertbaren Merkmale.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

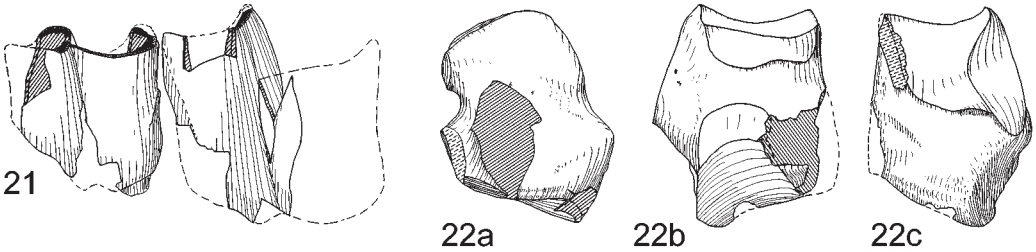

Abb. 21, 22: cf. *Iranotherium* sp. (21) m_1, m_2 li. Fragmente, NHMW 2000z0160/0001, Builstyn Khudag; labial. (22) Ulnare li., NHMW 2000z0160/0002, Builstyn Khudag; a: dorsal, b: medial, c: lateral. ½ nat. Gr.

Das vorliegende U l n a r e ist erheblich größer als das Vergleichsstück von *Hispanotherium grimmi* von Sofça. Es ist dick, schmal und relativ hoch. Die sattelförmige Proximalfläche für die Ulna greift weit nach lateral herunter, ohne sich dabei zu verschmälern, was sie sehr stark vom Vergleichsstück aber auch von *Caementodon* unterscheidet. Dennoch kann an der Zugehörigkeit zu den Elasmotheriini nicht gezweifelt werden, da deren wichtigstes Merkmal vorhanden ist: Die distale Medialfläche ist erheblich höher als die proximale, während es sich bei allen anderen neogenen Tribus der Rhinocerotiden entgegengesetzt verhält. Beide Flächen sind nicht gewölbt und liegen in parallelen Ebenen, die gegeneinander versetzt sind, da die distale der Flächen weiter nach medial heraustritt. Ihre größte Höhe liegt weit hinten. Die breite Fläche für das Accessorium begleitet die Proximalfläche entlang einer stumpfen Kante, die in der Mitte fast verschwindet. Sie zeigt wechselnde flache Wölbungen und ist insgesamt etwa eben. Der Lateraltuber ist stumpf, ungegliedert und ausgedehnt, tritt aber nicht weit vor, während er bei *Hispanotherium grimmi* zweigeteilt ist. Darin ist das vorliegende Stück *Caementodon* ähnlicher. Wie immer ist seine Oberkante durch einen Wulst mit dem Ende der Accessorium-Fläche verbunden, von wo der Wulst bis zu einem medialen Tuber der Rückseite weiterzieht. Dieser ist aber, wie bei allen Elasmotheriini, im Gegensatz zu den Rhinocerotini durch eine Rinne von der distalen Medialfläche getrennt. Die dreieckige Distalfläche für das Carpale 4 ist relativ schmal und zylindrisch konkav gewölbt. Sie bildet mit der distalen Medialfläche einen stumpfen Winkel. Die mediale Vorderkante ist abgebrochen.

Das fast vollständig erhaltene C a r p a l e 3 ist stärker in die Tiefe gestreckt aber sonst kaum größer als das des spätesten *Hispanotherium grimmi* von Yaylacilar. Diese Streckung betrifft den Palmarfortsatz, die Distalfläche und die medialen Seitenflächen. Die Dorsalfläche ist niedriger. Während die Gelenkfläche für das Radiale bei *Caementodon oettingenae* bikonvex ist, ist sie beim vorliegenden Stück wie bei *Hispanotherium grimmi* schwach sattelförmig gewölbt, doch ist die transversal konkave Wölbung schwächer, die craniocaudal konvexe stärker als bei dieser Art. Sie fällt weniger steil nach vorne ab als beim Vergleichsstück. Auch die Fläche für das Intermedium ist vorn weniger steil und weniger deutlich gegen ihren Hinterabschnitt geknickt. Dieser ist etwas flacher gewölbt als beim Vergleichsstück und reicht daher weit nach hinten. Beide Proximalflächen bilden vorn miteinander eine hohe, scharfe Kante, die *Hispanotherium grimmi* fehlt. Sie tritt jedoch bei *Gobitherium caucasicum, Menoceras* und manchen Rhinocerotini auf. Die beiden medialen Flächen sind wie bei *Hispanotherium grimmi*

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

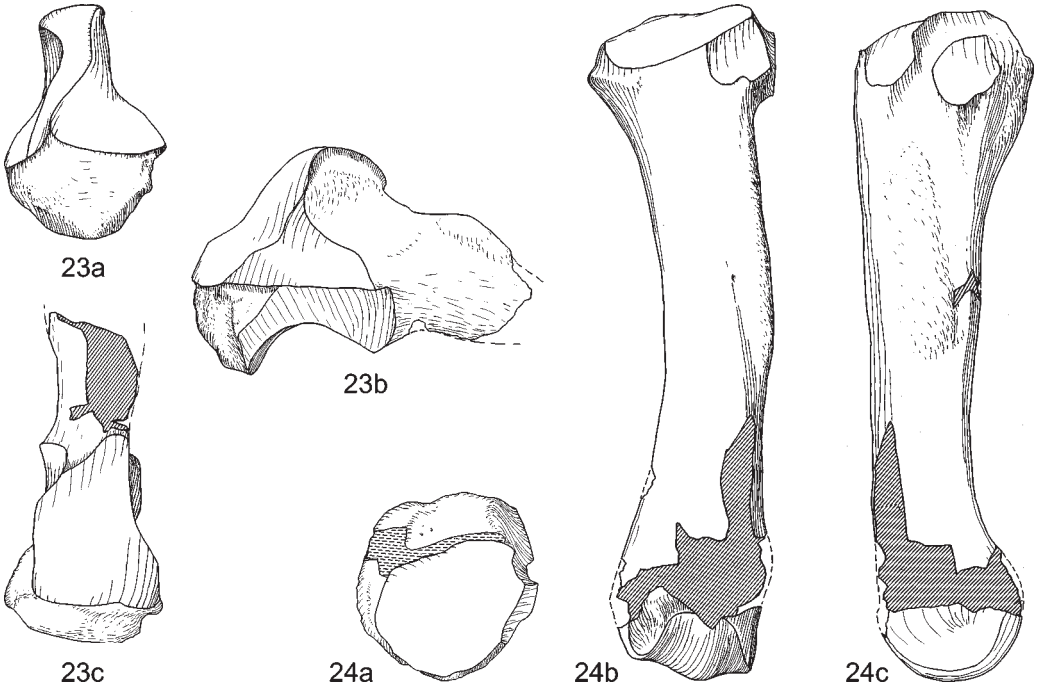

Abb. 23, 24: cf. *Iranotherium* sp. (23) Carpale 3 re., NHMW 2000z0160/0003, Builstyn Khudag; a: dorsal, b: medial, c: distal. (24) Metatarsale IV re., NHMW 2000z0160/0006, Builstyn Khudag; a: proximal, b: dorsal, c: medial. ½ nat. Gr.

stark gegeneinander gewölbt, die für das Carpale 2 konkav, die für das MC II konvex. Beide stehen etwa senkrecht und bilden daher miteinander nur eine sehr stumpfe Kante. Vorne schiebt sich zwischen die Flächen eine Incisur ein, die tiefer ist als bei *Hispanotherium grimmi*. Die Gelenkfläche für das Carpale 4 ist deutlich kleiner, vor allem niedriger als bei *Hispanotherium grimmi*. Dafür ist ihre distale Kante gegen die MC III Fläche etwas länger. Diese Fläche ist vorn breit und verschmälert sich rasch zu ihrem weit in die Tiefe gestreckten Hinterabschnitt. Sie ist insgesamt sattelförmig gewölbt, mit einer durchgehend starken, konkaven Craniocaudalwölbung und einer schwächeren konvexen Querwölbung vorn, die sich im Hinterabschnitt verliert. Der Palmarfortsatz ist unvollständig erhalten. Die Achse seines ovalen Querschnitts ist im Gegensatz zu *Hispanotherium grimmi* fast senkrecht gedreht wie bei manchen Aceratheriini.

Das Fragment eines C a r p a l e 4 lässt erkennen, dass die Kante zwischen den beiden proximalen Gelenkflächen bis zum Vorderrand stumpf ist, wie bei allen Rhinocerotinae. Die Ulnare-Facette ist relativ schmal und dreieckig und stimmt, wie auch die Größe, gut mit einem Exemplar von *Hispanotherium grimmi* von Sofça überein. Weitere Merkmale und Messwerte können nicht beobachtet werden.

Das linke T a r s a l e 4 ist stark beschädigt, vor allem auf der Medialseite. Es ist höher als ein vergleichbares Stück von *Hispanotherium grimmi* von Sofça. Die beiden proximalen Gelenkflächen für den Astragalus und den Calcaneus bilden eine lange

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Kante miteinander, da sie nicht ganz in einer Ebene liegen. Beide sind craniocaudal kräftig konkav und steigen nach hinten hoch an, wenn auch nicht so stark wie beim Vergleichsstück. Eine transversale Wölbung fehlt, wohl mit Ausnahme des nicht erhaltenen Lateralrandes der Calcaneus-Fläche. Die medialen Gelenkflächen sind nicht erhalten. Die Vorderseite ist schmal und hoch und trägt lediglich einen gut erhaltenen, wenig vorragenden laterodistalen Knoten. Ansonsten hat sie ein geringes Relief. Der Plantarfortsatz tritt nach hinten, lateral und distal heraus. Sein hoher lateraler Oberrand ist von der proximalen Gelenkung weit entfernt. Eine breite Rinne trennt ihn auch von der distalen Gelenkfläche für das MT IV. Diese Fläche ist relativ schmal und in die Tiefe gestreckt. Sie ist sehr schwach sattelförmig gewölbt, transversal konvex, craniocaudal konkav. Alle diese Merkmale stimmen mit dem Vergleichsstück überein außer der vorderen Höhe, die bei diesem deutlich geringer ist.

Das Metatarsale IV ist in ganzer Länge erhalten und zeigt merkwürdige Proportionen. Es ist auffällig lang und das proximale Ende ist sehr viel massiver gebaut als das distale. Dabei erstreckt sich diese Verdickung nicht nur auf die stark ausgebauten proximalen Vorsprünge der Lateral- und Rückseite, sondern auch auf die proximalen Anteile der Diaphyse. Dies ist mir unter den Rhinocerotiden nur von *Gobitherium caucasicum* und auch dort nicht in dieser Stärke bekannt. Die sehr geringe Wölbung der Proximalfläche ließe an einen Elefantenknochen denken, doch verbietet sich das aufgrund der übrigen Proportionen und Merkmale. Die Fläche ist nur transversal schwach konkav und nach medial und noch stärker als bei *Gobitherium caucasicum* nach cranial geneigt. Bei *Hispanotherium grimmi* ist diese Neigung kaum spürbar. Die Fläche ist breit aber noch mehr nach hinten ausgedehnt, ähnlich wie bei *Gobitherium caucasicum*, während sie bei *Hispanotherium grimmi* schmaler, bei *Caementodon oettingenae* breiter und kürzer ist. Wie bei *Gobitherium caucasicum* ist die vordere der beiden Medialflächen vom Vorderrand nach hinten gerückt, was bei anderen Rhinocerotiden nicht vorkommt. Sie ist, wie bei den meisten Elasmotheriini, nicht aber bei *Caementodon oettingenae*, größer als die hintere und im Gegensatz zu allen Vergleichsstücken, schwach konkav. Die hintere ist ebenfalls schwach konkav und gleicht darin nur *Gobitherium caucasicum*. Mit dieser Fläche beginnt hinten ein bandartiger Wulst, der balkonartig vorspringt und sich mit dem Lateraltuber verbindet. Dieser setzt sich nach unten in einen dicken Pfeiler fort, der erst allmählich in den Schaft übergeht und die überproportionale Dicke des Proximalendes bedingt. Sein Oberrand ist beschädigt, so dass seine Höhe gegenüber dem Rand der Gelenkfläche nicht erkennbar ist. Im Gegensatz zu den verglichenen Elasmotheriini setzt er sich in ein rauhes Band quer über die ganze Vorderseite fort, wie es bei manchen Aceratherien angedeutet ist. Die Rauhigkeiten der Medialseite für das Ligamentum metacarpale ziehen nicht ganz so weit nach distal wie bei den Vergleichsstücken. Das Distalende ist stärker beschädigt, lässt aber eine gegenüber den kleineren Arten stärkere Verbreiterung der Trochlea nach hinten erkennen. Der Rollkamm ist breiter gerundet, aber nicht schwächer. Der schmalere Medialabschnitt ist transversal leicht konkav, wie bei *Gobitherium caucasicum*, während er bei *Hispanotherium grimmi* eben ist. In Übereinstimmung mit dieser Art ist nicht nur die Hinterkante des medialen, sondern auch die des lateralen Epicondylus kurz, während sie bei *Gobitherium caucasicum* weit am Schaft hinaufzieht.

Das Fragment eines großen Axis gehört vermutlich zu dieser Art. In Ermangelung von gutem Vergleichsmaterial (selbst ANTOINE 2002 gibt keine Merkmale des Axis an)

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

können die wenigen Merkmale nicht gewertet werden. Erkennbar sind eine relativ niedrige, weit ausladende Lateralfläche für den Atlas mit schwacher Transversalwölbung, eine sehr tief ausgehöhlte hintere Terminalfläche und stark eingezogene Flanken des Corpus, zwischen denen die hohe Crista ventralis allerdings abgebrochen ist. Diese verbindet den Unterrand des (abgebrochenen) Dens mit dem hohen, wulstigen Rand der Caudalfläche.

Die übrigen Knochenreste, unter denen jeweils drei Fragmente von Wirbeln, ein Rippenfragment, zwei Phalangen, ein MC III-, ein MT III- und ein Humerus-Fragment, sowie ein nicht näher bestimmbares Gelenkfragment erkennbar sind, lassen eine genauere Bestimmung nicht zu. Obwohl Elefantenreste im Knochenmaterial zeigen, dass dieses nicht einheitlich ist, belegt keines der Stücke zwingend das Vorkommen einer weiteren Nashorn-Art. Die Stücke können alle zwanglos auf eine Art bezogen werden.

Diese unterscheidet sich von allen Elasmotheriini des Mittelmiozäns durch ihre Größe, vor allem im postcranialen Skelett. Die Zähne übertreffen die größten Individuen von *Hispanotherium grimmi*, erreichen aber die Morphologie von *Iranotherium morgani* noch nicht. Die postkranialen Skelettelemente zeigen eher Ähnlichkeiten mit *Gobitherium caucasicum* als mit *Hispanotherium grimmi*, ein Hinweis auf die komplizierte Stammesgeschichte der Gruppe. Beim gegenwärtigen Kenntnisstand kann am ehesten eine primitivere Art von *Iranotherium* aus dem tiefen Obermiozän (MN 9) angenommen werden.

Rhinocerotidae indet.

(Abb. 25)

Lokalität: Unkheltseg, Oberflächenfund

Formation: Loh-Formation

Material: NHMW 2000z0159/0001 (di_2 re. Fragment, Abb. 25)

Maße (in mm):

	Krone H mes	B:D Wurzel
NHMW 2000z0159/0001	10.5	12,5:9,0

Beschreibung: Der fast ganz frische Zahn ist distal (=lateral) stark beschädigt; die Spitze der Wurzel fehlt. Die Krone ist nur an der Spitze leicht angeschliffen, doch ist der Schmelz fast ganz abgeplatzt. Ein kleines Fragment auf der Lingualseite zeigt, dass der Schmelz lingual nur sehr dünn war. Die Kronenform ist spatelförmig mit einer scharfen mesialen Kante, die bogenförmig über die Kronenspitze hinwegläuft. Sie steht schwach nach lingual über. Die Kronenbasis bildet ein schräges Oval, das distal weiter auf die Wurzel absteigt als mesial. Darunter ist der Zahn in der Breite zu einem Collum eingeengt, das aber nicht messbar ist. Die Stärke bleibt im erhaltenen Wurzelteil gleich. Der Wurzelquerschnitt ist ein mesial leicht zugespitztes Queroval. Eine Krümmung ist nicht erkennbar.

Bestimmung: Die Morphologie entspricht weder einem kleinen Zwischenincisiven (i_1) einer relativ großen Art noch einem reduzierten i_2 einer kleineren Art. Beide Zahntypen haben meist keine so scharfe Mesialkante. Die einfach ovale und schrägste-

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

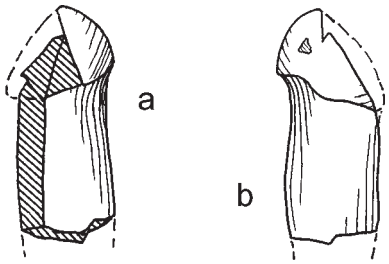

Abb. 25: Rhinocerotidae indet. di_2 re. Fragment, NHMW 2000z0159/0001, Unkheltseg; a: labial, b: lingual, nat. Gr.

hende Kronenbasis spräche eher für einen i_1, der lingual verdünnte Schmelz für einen i_2. Diese Merkmalskombination spricht am ehesten für einen Milchzahn und zwar für einen di_2. Diese Zähne sind jedoch so selten überliefert, dass eine Bestimmung mangels Vergleichsmaterials nicht möglich ist.

Ergebnisse

Stratigraphische Ergebnisse

Die ältesten Rhinocerotoidea stammen aus dem Profil von Tavan Ovoony Deng, von wo mehrere Stücke im stratigraphischen Zusammenhang vorliegen. Sie alle lassen sich zwanglos in ein Profil vom Oberoligozän bis ins Untermiozän einstufen. Das passt dazu, dass sie im Umkreis einer Kleinsäugerfauna der Faunenzone C1 (Höck et al. 1999: 116) auftreten. Sicher ins Oligozän gehört der Fundpunkt RHN-A/6 mit zwei Indricotheriiden (cf. *Paraceratherium* sp. 1 und cf. *Benaratherium* sp.). Diese Kombination spricht eher für ein tiefes Oberoligozän.

Etwas jünger ist ein Fund von der Stelle RHN-A/7, im Kleinsäugerhorizont C1, der ins Oberoligozän gestellt wird. Es kann sich nach der Morphologie des Knochenfragments um einen Angehörigen der Menoceratini oder um den bisher ältesten Fund der Elasmotheriini handeln. Da beide Gruppen nahe verwandt sind (siehe S. 249) ist dies nicht entscheidbar. Der Fund belegt, dass im späteren Entwicklungszentrum der Elasmotheriini, in Zentralasien entweder schon so früh die ersten Vertreter dieser Gruppe vorhanden waren, oder dass dort bereits Menoceratini vorkamen, von denen sich die Elasmotheriini ableiten lassen.

Weniger sicher ist dagegen das Alter der Funde im Bereich des Bachbetts am Fundpunkt RHN-A/8, da die Möglichkeit einer Umlagerung aus jüngeren Schichten in Betracht gezogen werden muss. Dafür spräche, dass *Aceratherium* in Europa erst mit Beginn des Untermiozäns erscheint, dagegen plesiomorphe Merkmale des Stückes selbst.

Aceratherium (*Alicornops*) *pauliacense* ist vom tiefen Untermiozän an bekannt. Das vorliegende Stück unterscheidet sich allerdings von den bekannten Stücken der Art und der Untergattung durch einige Merkmale, die die weniger fortschrittliche Entwicklungslinie der Aceratherien kennzeichnen, steht also der gemeinsamen Wurzel wohl noch näher. Das spricht, im Einklang mit der Kleinsäugerstratigraphie des Profils für ein etwas höheres Alter vermutlich also Oberoligozän. Damit wäre die Annahme einer Umlagerung nicht nötig.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Der Fundpunkt Unkheltseg hat zwei Arten geliefert, die das Nebeneinander von Elasmotheriini und Aceratheriini belegen (cf. *Caementodon* sp. und cf. *Hoploaceratherium gobiense* (BELIAJEVA, 1960)). Ein unterer Milchincisiv (Rhinocerotidae indet.) von dieser Lokalität, lässt sich wegen der Seltenheit vergleichbarer Stücke nicht näher bestimmen. Der Größe nach könnte er zu *Hoploaceratherium* gehören.

Oberflächenfunde N des Taatsin-Gol Plateaus (rechtes Ufer) belegen eine Fauna ähnlichen Alters wie Unkheltseg. Die Funde sind einem größeren Vertreter der Aceratheriini zuzurechnen (cf. *Hoploaceratherium gobiense* (BELIAJEVA, 1960)). Beide Fundgruppen lassen aufgrund des Auftretens ihres Verwandtschaftskreises an Unter-, spätestens jedoch Mittelmiozän denken. Alle jüngeren Fundstellen haben ausschließlich Elasmotheriini geliefert.

Das Profil Ulaan Tolgoi hat eine zusammengehörige Gruppe von Knochen geliefert (cf. *Caementodon* sp.), die der kleinen Art von Unkheltseg ähnlich sind. Nach der Entwicklungshöhe kann auch diese Form ins ins Unter- bis Mittelmiozän gehören.

Zwei Fossilreste (*Gobitherium* sp.) aus dem Profil von Loh (LOH-A/2) sind jedoch deutlich höher entwickelt. Ihre Größe passt gut zu den meisten Gattungen des höheren Unter- bis Mittelmiozäns, die in großer Formenfülle von Ostasien bis Westeuropa verbreitet sind.

Noch jünger sind wahrscheinlich die Gebiss-und Knochenreste (cf. *Iranotherium* sp.) von Builstyn Khudag, die einen weiteren Schritt in der Größenentwicklung der Elasmotheriini belegen und damit kaum mehr ins Mittelmiozän gehören können. Die Morphologie der unteren Molaren liegt zwischen *Hispanotherium grimmi* und *Iranotherium*, das MT IV zeigt eher Beziehungen zu *Gobitherium caucasicum*. Obwohl Elefantenreste belegen, dass die Fundgruppe nicht nur ein Individuum umfasst, scheinen die Nashornreste artlich einheitlich zu sein.

Phylogenetische Ergebnisse

Die Funde aus dem Tal der Gobi-Seen belegen für die Zeit vom Oberoligozän bis zum Beginn des Obermiozäns nur wenige sicher unterscheidbare Nashornarten. Das erstmals festgestellte gemeinsame Vorkommen von mittelgroßen und großen Indricotheriiden zeigt, dass sich die verschiedenen Arten des großen *Paraceratherium* nicht notwendig aus dem kleineren *Benaratherium* entwickelt haben müssen. Nach dem Verschwinden der letzten Indricotheriidae am Ende des Oligozäns entwickelten sich hier vor allem die Tribus Aceratheriini und Elasmotheriini. Dabei lösen die Elasmotherien die Aceratherien noch im Untermiozän ab, was wohl klimatische Ursachen hat.

Die Aceratherien sind mit zwei Formen vertreten. Trotz der erkennbaren Verwandtschaft mit europäischen Gattungen des Unter- und Mittelmiozäns lässt die eigenständige Kombination von Merkmalen, erkennen, dass die ältere (*Alicornops*) der gemeinsamen Wurzel der beiden Entwicklungslinien des Tribus noch nahe steht. Die jüngere (*Hoploaceratherium*) gehört eindeutig zur weniger progressiven dieser Linien, erweist sich aber in der Kombination von Merkmalen von zwei verschiedenen europäischen Gattungen als lokale Entwicklung aus deren gemeinsamer Wurzel.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Das mögliche Auftreten von frühen Elasmotherien oder ihrer Vorläufer bereits im Oberoligozän zeigt, dass sie ihre Entwicklung vor allem in den kontinentalen Gebieten Asiens genommen haben, in deren Umgebung auch sonst die meisten Funde dieser Gruppe liegen. Die Entwicklung ihrer Körpergröße, vor allem aber der Hochkronigkeit ihrer Backenzähne entspricht dem, was außerhalb dieser Region durch besseres Material bereits belegt ist.

Literatur

ANTOINE, P.-O. (2002): Origine et différenciation des Elasmotheriina parmi les Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla): Analyse cladistique et implications biostratigraphiques et paléobiogéographiques. – Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., **188**: 1-359. – Paris.

—— & WELCOMME, J.-L. (2000): A new rhinoceros from the Bugti Hills, Baluchistan, Pakistan: the earliest elasmotheriine. – Palaeontology, **43** (5): 795-816. – London.

BELIAJEVA, E. I. (1960): Ob Azeraterijach Mongolii (über die Aceratherien der Mongolei). – Trudy PIN Akad. Nauk SSSR, **77** (4): 108-127. – Moskau.

BORISSIAK, A. (1923): O rod *Indricotherium* N. G. (sem. Rhinocerotidae). – Zapiski Ross. Akad. Nauk, (8) **35** (6):1-128. – Moskau.

—— (1935): Neue Materialien zur Phylogenie der Dicerorhinae. – Dokl. Akad. Nauk SSSR, **3** (8): 381-384. – Moskau.

CHIU, C. (1973): A new genus of rhinoceros from the Oligocene of Dzungaria, Sinkiang. – Vert. PalAsiatica, **11**: 182-191. – Peking.

CHOW, M. & CHIU, C. (1964): An Eocene giant rhinoceros. – Vert. PalAsiatica, **8**: 264-267. – Peking.

COLBERT, E. H. (1934): A new Rhinoceros from the Siwalik beds of India. – American Museum Novitates, **749**: 1-13. – New York.

CRUSAFONT, M., VILLALTA, J. F., & TRUYOLS, Y. J. (1955): El Burdigaliense continental de la cuenca des Vallés-Penedés. – Mém. Commun. Inst. Geol. Barcelona, **12**: 1-272. – Barcelona.

DEPÉRET, CH. (1902): Les vertébrés oligocènes de Pyrimont-Challonges (Savoie). – Abh. Schweiz. Pal. Ges., **29**: 1-90. – Genf.

FORSTER-COOPER, C. (1911): *Paraceratherium bugtiense*, a new genus of Rhinocerotidae from Bugti Hills of Baluchistan – preliminary notice. – Ann. Mag. Nat. Hist., (8) **8**: 711-716. – London.

FORTELIUS, M. & HEISSIG, K. (1989): The phylogenetic relationships of the Elasmotherini (Rhinocerotidae, Mammalia). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **29**: 227-233. – München.

GABUNIA, L. (1955): O svoebraznom pred stavitele Indricotheriidae iz Oligotsena Gruzii. – Dok. Akad. Nauk Armen. SSR, **21**: 177-181. – Baku.

GINSBURG, L. (1974): Les Rhinocérotidés du Miocène de Sansan (Gers). – C. R. Acad. Sci. Paris, **278D**: 597-600. – Paris.

—— & GUÉRIN, C. (1979): Sur l'origine et l'extension stratigraphique du petit Rhinocérotidé Miocène *Aceratherium* (*Alicornops*) *simorrense* (Lartet, 1851), nov. subgen. – Compte rendu somm.Soc.Géol. France, Paris, **1979** (3): 114-116. – Paris

GROVES, C. P. (1983): Phylogeny of the living species of rhinoceroses. – Zeitschr. f. zoolog. Systemat. Evolutionsforschg., **21** (4): 293-313. – Hamburg.

©Naturhistorisches Museum Wien, download unter www.biologiezentrum.at

GUÉRIN, C. (1980): Les Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pleistocène supérieur en Europe occidental. – Doc. Lab. Géol. Lyon, **79** (1-3): 1-1185. – Lyon.

HEISSIG, K. (1969): Die Rhinocerotidae (Mammalia) aus der oberoligozänen Spaltenfüllung von Gaimersheim bei Ingolstadt in Bayern und ihre phylogenetische Stellung. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-Naturw. Kl. N.F., **138**: 133 S., 5 Taf. – München.

—— (1972a): Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen 5. Rhinocerotidae (Mammalia), Systematik und Ökologie. – Mitt. Bayer.Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **12**: 57-81. – München.

—— (1972b): Paläontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan 5. Rhinocerotidae (Mamm.) aus den unteren und mittleren Siwalik-Schichten. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math-naturw. Kl. N. F., **152**: 1-112. – München.

—— (1973): Die Unterfamilien und Tribus der rezenten und fossilen Rhinocerotidae (Mammalia). – Säugetierkundl. Mitt., **21**: 25-30. – München.

—— (1974): Neue Elasmotherini (Rhinocerotidae, Mammalia) aus dem Obermiozän Anatoliens. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **14**: 21-25. – München.

HÜNERMANN, K. A. (1989): Die Nashornskelette (*Aceratherium incisivum* KAUP 1832) aus dem Jungtertiär vom Höwenegg im Hegau (Südwestdeutschland). – Andrias, **6**: 5-116. – Karlsruhe.

HÖCK, V., DAXNER-HÖCK, G., SCHMID, H. P., BADAMGARAV, D., FRANK, W., FURTMÜLLER, G., MONTAG, O., BARSBOLD, R., KHAND, Y. & SODOV, J. (1999): Oligocene-Miocene sediments, fossils and basalts from the Valley of Lakes (Central Mongolia) – An integrated study. – Mitt. Österr. Geol. Ges., **90** (1997): 83-125. – Wien.

KRETZOI, M. (1943): *Gobitherium* n. g. (Mamm. Rhinoc.). – Földt. Közl., **73**: 268-271. – Budapest.

LARTET, E. (1851): Notice sur la colline de Sansan. – 45 S. – Auch (Portes).

LAURILLARD, F. (1848): Rhinocéros fossiles. – In: CH. d'ORBIGNY: Dictionnaire universel d'Histoire naturelle, **11**: 99-102 – Paris (Renard, Martinet & Cie.).

LUCAS, S. G., SCHOCH, R. M. & MANNING, E, (1981): The systematics of *Forstercooperia*, a middle to late Eocene hyracodont (Perissodactyla, Rhinocerotoidea) from Asia and western North America. – J. Paleont., **55**: 826-841. – New York.

—— & SOBUS, J. C. (1989): The systematics of indricotheres. – In: PROTHERO, D. R & SCHOCH, R. M. (Hrsg.): The Evolution of Perissodactyls. – Oxfd. Monogr. Geol. Geophys., **15**: 1-537. – New York-Oxford.

MATTHEW, W. D (1931): Critical observations on the phylogeny of the rhinoceroses. – Univ. Calif. Publ. Dept. Geol. Sc., **20**: 1-9. – Berkeley.

OSBORN, H. F. (1924) *Serridentinus* and *Baluchitherium* Loh formation Mongolia. – Am. Mus. Novitates, **148**: 1-5. – New York.

PAVLOVA, M. (1922): *Indricotherium transouralicum* n.s. provenant du district de Tourgay. – Bull. Soc. Natural. Moscou Sect. Geol., (2) **31**: 95-116. – Moskau.

PILGRIM, G. (1908): The Tertiary and post Tertiary fresh-water deposits of Baluchistan and Sind, with notices of new vertebrates. – Rec. Geol. Surv. India, **37**: 63-71. – Calcutta.

REPELIN, J. (1917): Les Rhinocérotidés de l'Aquitanien de l'Agenais. – Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille, **16**: 1-45. – Marseille.

RICHARD, M. (1937): Une nouvelle espèce de Rhinocéridé aquitanien: *Diaceratherium pauliacensis*. – Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, **71**: 165-170. – Toulouse.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien

Jahr/Year: 2007

Band/Volume: 108A

Autor(en)/Author(s): Heissig [Heißig] Kurt

Artikel/Article: 8. Rhinocerotidae (Perissodactyla, Mammalia). In: Daxner-Höck, Gudrun ed. Oligocene-Miocene Vertebrates from the Valley of Lakes (Central Mongolia): Morphology, phylogenetic and stratigraphic implications 233-269