

DIE SÄUGETIERE AUS DEM UNTERMIOZÄN DES CHOMUTOV BECKENS – I. CHALICOTHERIIDAE (MAMMALIA, PERISSODACTYLA)

KURT HEISSIG

Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Richard-Wagner-Str. 10, D-80333 München, Deutschland;
e-mail: k.heissig@lrz.uni-muenchen.de

OLDŘICH FEJFAR

Karls Universität Prag, Naturwissenschaftliche Fakultät, Geologisch-Paläontologisches Institut, Albertov 6, Tschechische Republik; CZ-128 43 Prag 2,, e-mail: fejfar@natur.cuni.cz



Fejfar, O., Heissig, K. (2013): Die Säugetiere aus dem Untermiozän des Chomutov Beckens - I. Chalicotheriidae (Mammalia, Perissodactyla). – Acta Mus. Nat. Pragae, Ser. B Hist. Nat., 69(1-2): 7-64, Praha. ISSN 0036-5343

Zusammenfassung. Die Fundstelle im Braunkohleabbau Tušimice [Tuschmitz] Abbauebiet Merkur-Nord im Becken von Chomutov [Komotau] in Nordwestböhmen wird vorgestellt und als eigenständiges Säugetierniveau im Rahmen der Tertiärvorkommen der Tschechischen Republik definiert. Aus dieser Grube wird mit *Phyllostillon schlosseri* sp. nov. das bisher umfangreichste und vollständigste Chalicotheriidenmaterial aus dem Untermiozän Eurasiens im Detail beschrieben. Die Art ist durch die schmalen und scharfkantigeren oberen Molaren, sowie durch die deutliche Trennung von Metastylid und Metaconid der unteren Molaren als Vertreter der Unterfamilie Schizotheriinae charakterisiert. Auch die zwei nahezu gleich starken Querjochs der oberen Prämolaren unterscheiden sie von den Chalicotheriinae. Innerhalb der miozänen Schizotheriinae repräsentiert sie ein basales Evolutionsniveau, das durch den Verlust eines Hypoconulids der letzten unteren Molaren und die Fusion der Grund- und Mittelphalanx des zweiten Fingerstrahles von den oligozänen Gattungen unterschieden ist. Die eurasischen Fundkomplexe des Untermiozäns umfassen fast ausschließlich Gebissreste. Von den amerikanischen Formen *Moropus* und *Tylocephalonyx* unterscheidet sie sich durch die linguale Langstreckung, also die weiter fortgeschrittene Molarisierung der oberen Prämolaren. Gegenüber *Moropus* sind vor allem auch die deutlich kürzeren Metacarpalia, sowie zahlreiche Detailmerkmale der Autopodien charakteristisch. Gegenüber der Typusart der einzigen benannten eurasischen Gattung dieses Evolutionsniveaus *Phyllostillon*, *P. naricus* (PILGRIM, 1908) ist das stärker nach distal gerichtete Mesostyl des stärker verkürzten M3 und die schwächere Metaconstripe der oberen Molaren für die artliche Trennung ausschlaggebend. Wie weit andere Proportionsunterschiede durch Variabilität bedingt sind, lässt sich nicht beurteilen. Die sehr eigenständige, kleinere Art „*Chalicotherium*“ *wetzleri* KOWALEVSKY, 1874, wird auf Grund ihres Evolutionsniveaus zur aus Amerika bekannten Gattung *Moropus* gestellt. Von der vorliegenden Art ist sie sicher verschieden. Im Detail werden auch die Unterschiede zum ältesten Vertreter des moderneren Evolutionsniveaus, *Metaschizotherium bavaricum* KOENIGSWALD, 1932 herausgearbeitet. Der besondere Reichtum der Fauna an Chalicotheriidenresten stellt eine ökologisch bedingte Besonderheit dar, die in Kombination mit der Beurteilung des Florenspektrums Einblicke in die Lebens- und Ernährungsweise dieser Tiergruppe ermöglicht.

■ Säugetiere, Chalicotheriidae, Untermiozän, Komotauer Becken, Nordwestböhmen, Tschechische Republik

MAMMALS FROM THE EARLY MIOCENE OF THE CHOMUTOV BASIN – I. CHALICOTHERIIDAE (MAMMALIA, PERISSODACTYLA).

Abstract. The site described is the brown coal open pit mine Tušimice, part Merkur-North, Chomutov Basin in northwestern Bohemia. Its fauna is defined as a distinct level of the mammalian faunas of the Tertiary of the Czech Republic. From this quarry, the most complete and numerous material of Chalicotheriidae from the Early Miocene of Eurasia is described in detail as *Phyllostillon schlosseri* sp. nov. The species is characterized as a member of the subfamily Schizotheriinae by the sharp cusps of its narrow upper molars, and a clear separation of metaconid and metastylid of the lower molars. The nearly equal strength of protoloph and metaloph in the upper premolars is also markedly different from Chalicotheriinae. Within Miocene Schizotheriinae, the species represents a basal stage of evolution, distinguishable from the Oligocene genera by loss of the hypoconulid of its last lower molars, and the fusion of the first and second phalanges of the second digit to a duplex bone. Eurasian Early Miocene samples of this stage are almost exclusively dental remains. From the North American genera *Moropus* and *Tylocephalonyx*, the material under consideration is distinguished by the lingual lengthening, which means progressive molarisation of the upper premolars. In contrast to *Moropus*, the metacarpals are considerably shorter, combined with several other autopodial characters. The only Eurasian named genus of this stage is *Phyllostillon*, from the Lower Miocene of Baluchistan. The Bohemian species is distinguished from the type species *P. naricus* (PILGRIM, 1908) by the more distally projecting mesostyle of the more shortened M3, and the weaker metacone rib of the upper molars.

It has not been possible to determine whether differences of proportions in both species are caused by individual variability. The peculiar, somewhat smaller species „*Chalicotherium*“ *wetzleri* KOWALEVSKY, 1874 is ranged into the genus *Moropus* because of its evolutionary level. It is clearly different from *Phyllostillon schlosseri* sp. nov. The differences from the earliest representative of the more modern stage of evolution, *Metaschizotherium bavaricum* KOENIGSWALD, 1932 are also observed in detail. The high percentage of chalicotheres is a special trait of the fauna, probably caused by ecological conditions. Analysis of the flora may give new insights into the mode of life and nourishment of this mammalian family.

■ Mammalia, Chalicotheriidae, Early Miocene, Chomutov basin, North-Western Bohemia, Czech Republic.

Received May 5, 2013
Issued September, 2013

Einleitung

Eine erste Erwähnung von fossilen Säugetieren im nordböhmischen Tertiär findet sich im Bericht von Max Schlosser und Josef E. Hibsich aus dem Jahr 1902. Seltene Fossilien wurden im Liegenden des Braunkohleflözes beim Auffahren des Schachts Prokop in Skyřice [Skyřitz] bei Most [Brüx] gefunden. J. E. Hibsich bot deren Bearbeitung Max Schlosser von der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie in München an, da dieser schon die Fauna von Tuchořice [Tuchorschitz] bearbeitete. Dieser bestimmte Tapir- und Nashornarten (Abb. 1).

Hoffnungen auf weitere Funde erfüllten sich, als um 1960 eine umfangreiche Exploration mit Bohrungen zwischen Kadaň [Kaaden] und Chomutov [Komotau] erfolgte. Deren Ziel war es, die Ausdehnung des Vorkommens

und die Inhalte der Braunkohleflöze des Beckens für den nachfolgenden Tagebau festzustellen. Die Bohrungen am Nordrand, am Fuß des Erzgebirges in der Gegend der einstigen Gemeinden Kralupy [Kralup], Spořice [Sporitz] und Ahníkov [Hagensdorf] weckten die Aufmerksamkeit des Paläobotanikers František Holý (1935–84), zu dieser Zeit Angestellter des Geologický průzkum (Geologischer Dienst) in Teplice [Teplitz]. Durch Zufall wurde er mit ihrer Überwachung beauftragt.

In einer ganzen Reihe von Bohrkernen fand man knapp unter dem Hauptflöz immer wieder eine Schicht grauer, kalkreicher Mergel, immer mit zahlreichen Schalen von Süßwassermollusken und Samen und Früchten verschiedener Pflanzen. Diese neuen Funde befanden sich in der gleichen geologischen Position, d.h. ebenfalls im Liegenden des Braunkohleflözes, wie die Vorkommen im Prokop-

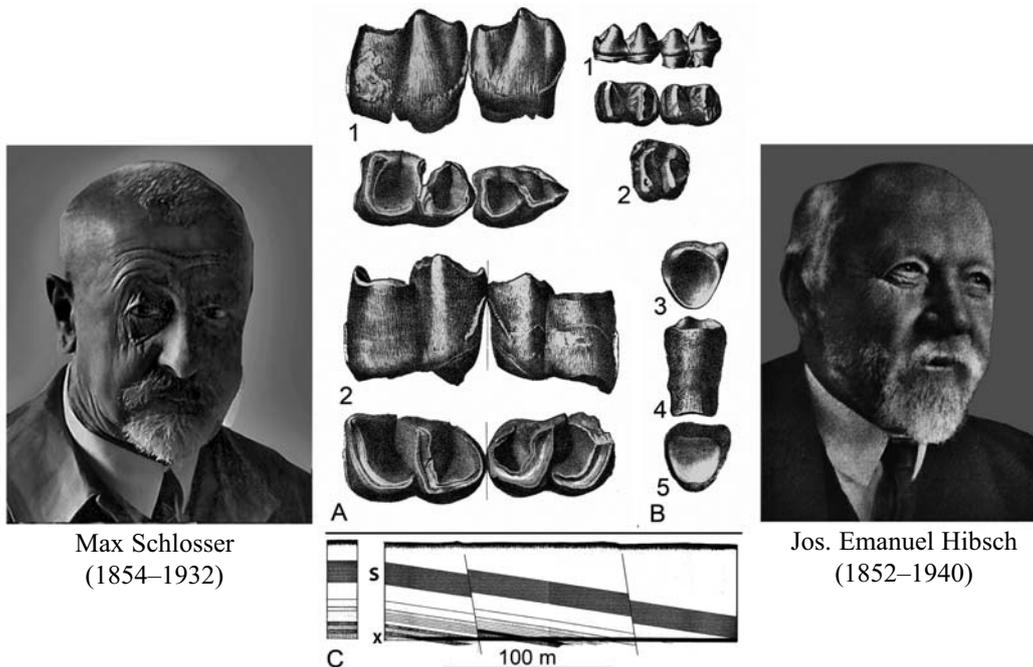


Abb. 1. Die Autoren der Abhandlung: „Eine untermiocäne Fauna aus dem Teplitzer Braunkohlenbecken (1902)“ links: Max Schlosse, rechts: Josef Emanuel Hibsich. Mitte: die Tafel 1 aus der Abhandlung, A: Zähne des Nashorns *Prosantorhinus laubei* HEISSIG et FEJFAR, 2007: 1 – untere rechte p3 und p4, oben von labial, unten von okklusal; 2 – untere rechte m 1(links) und linke p4 (rechts). B: *Tapirus intermedius*: 1 – untere rechte Molaren m1, m2; 2 – oberer linker Molar M2; 3 - 5 – Phalanx (II manus?) von proximal (3), von vorne (4) und von distal (5). C: Geologisches Profil der Abtiefung im J. 1902; die Knochenfunde stammten aus den umgelagerten tonigen Tuffiten (x) in der Tiefe 52 m, im Liegenden des Braunkohlenflözes (S)“.

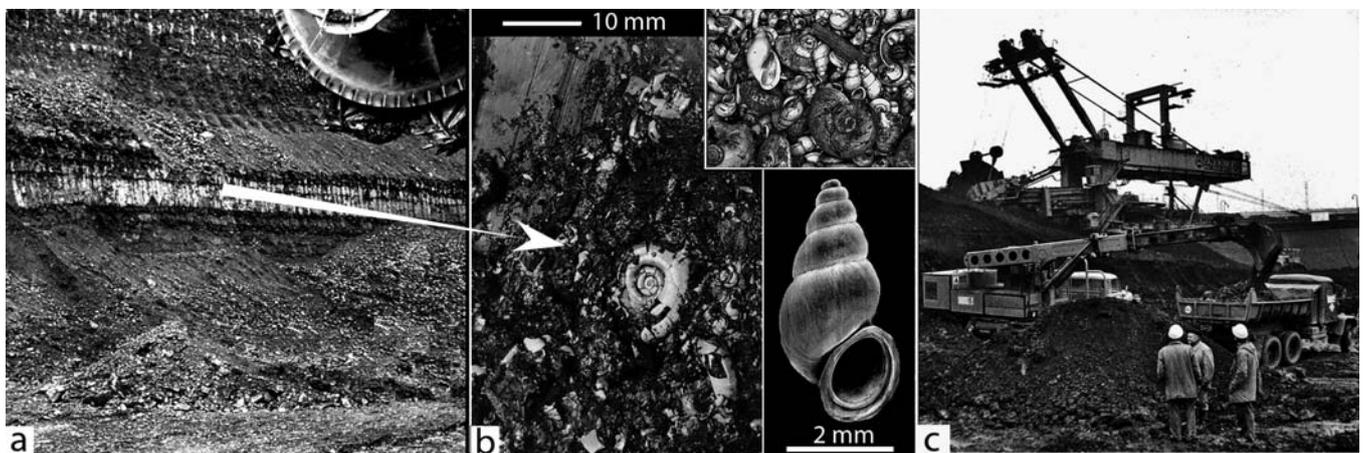


Abb. 2. Die Fundschicht im Anschnitt. a: die graue Lage unter dem Baggerrad, b: die fossilführende Mergelschicht, rechts oben: Detail der Schlämmprobe mit Mollusken, rechts unten: die Gattung *Nystia* ist typisch für die Basis des Flözes; c: Haufen im Vordergrund, wird aufgeladen und zur Schlämestelle transportiert.

/Mariannenschicht. Beim Schlämmen der Bohrproben erschienen auch Knochen und Zähne von Kleinsäugetern; deren verhältnismäßig zahlreiche Funde in dem kleinen Umfang der Bohrkerne (ca 2–5 kg) ein sehr reichhaltiges Vorkommen belegten. Dank der Bemühungen und dem Einsatz von F. Holý wurde so eine Fundschicht festgestellt, die später im Großen im Tagebau aufgeschlossen wurde. Die Untersuchung der Kleinsäugeterarten bestätigte schon am Beginn der Erforschung die Einstufung von Schlosser und Hibs (1902). Danach war das Hauptflöz im Untermiozän, also etwa vor 18 Millionen Jahren entstanden (Čtyrky et al. 1962).

Ideale Bedingungen für paläontologische Arbeiten ergaben sich beim Tagebau im Abbaugelände Merkur-Nord erst 1987, im Bereich der einstigen Gemeinden Ahníkov, Kralupy und Spořice. Die Mergelschicht der genannten Bohrungen wurde anfangs im Anschnitt aufgeschlossen (Abb. 2), später auf einer Fläche von 50 x 300 m freigelegt. Diese wurde in den Jahren 1988–2002 zum geschützten paläontologischen Fundort erklärt, der aber durch eine ausgedehnte Rutschung infolge des Abbaus unterging.

1. Stratigraphie und Ökologie der Fauna (O. Fejfar)

1.1. Stratigraphie des Tertiärs der Tschechischen Republik auf der Grundlage von Säugetierfaunen

Acht Säugetiergemeinschaften im Tertiär der Tschechischen Republik bilden eine Abfolge stratigraphischer Niveaus, die die Grundlage der biochronologischen Datierung kontinentaler Ablagerungen bilden (Fejfar 1990) (Abb. 3).

1. **Duppauer Gebirge – südlicher Rand:** Dvorce [Wärzen], Valeč [Waltsch], Dětaň [Gödesin]. Alter: Unteroligozän, Unter-Rupel/Stamp, Paratethys: Unter-Kiszell, Säugetierbiozone Unter-Suevium, Biozone MP 21/22.

2. **Komotauer Becken:** Tagebau Tušimice [Tuschmitz], Abbaugelände Merkur-Nord – Ahníkov [Hagensdorf] (das gleiche Niveau wurde schon früher erreicht: in den Gruben Marianna und Prokop, und bei den Probebohrungen bei Ahníkov, Chomutov und Kralupy). Alter: Untermiozän, Unter-Burdigal – Ober-Aquitän; Paratethys: Eggenburg – Ober-Eger, Säugetierstufe Unter-Orleanium, Biozone MN 3a.

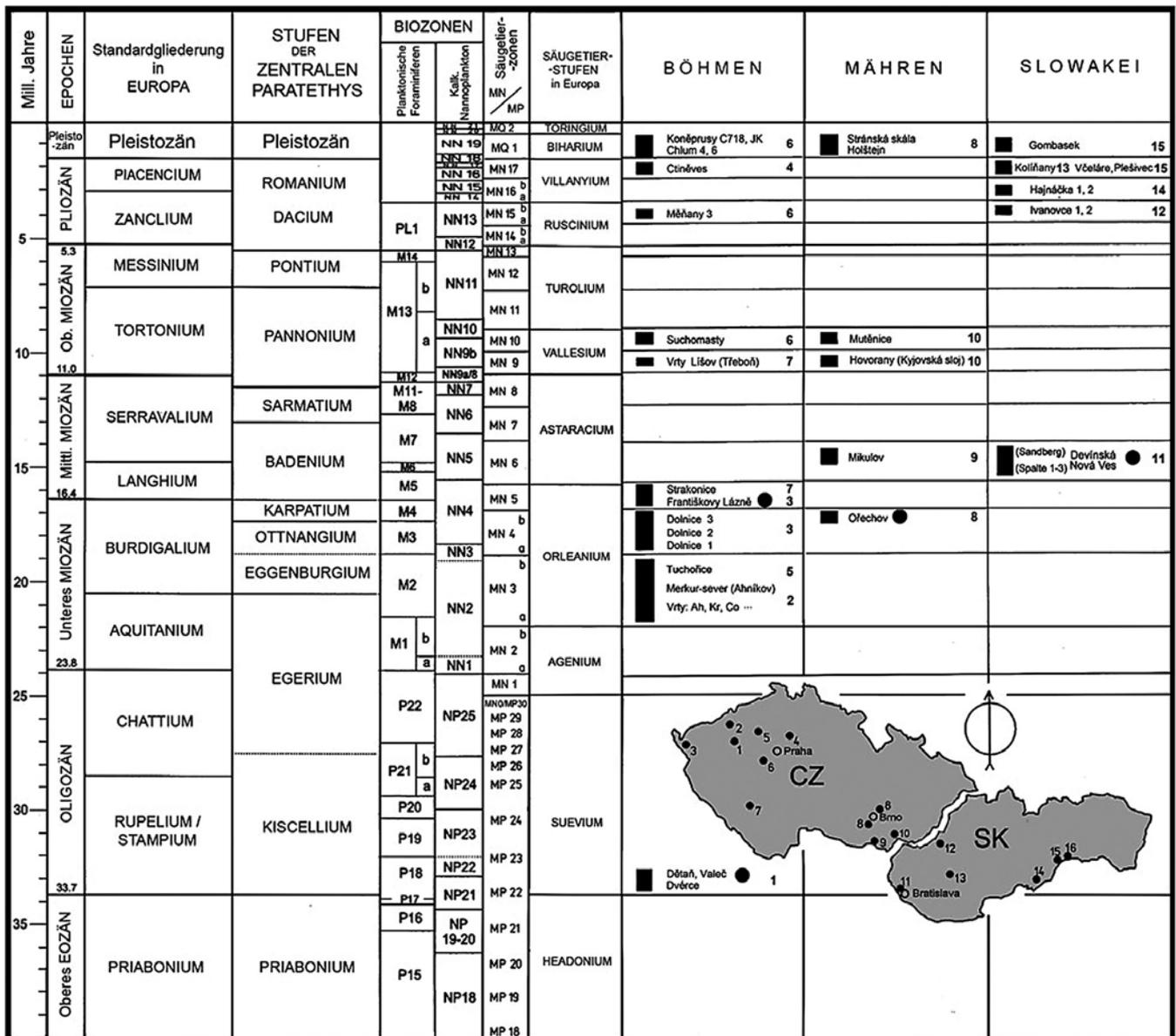


Abb. 3. Stratigraphische Position der Lokalitäten tertiärer fossiler Wirbeltiere der Tschechischen und der Slowakischen Republik.

3. **Tuchořice [Tuchorschitz] und Lipno [Groß Lippen] bei Louny [Laun]**, Travertine und Süßwasser-Plattenkalke (Ablagerungen von Thermaquellen in der südlichen Bruchzone des Egergrabens). Alter: Untermiozän, Unter-Burdigal – Ober-Aquitain; Paratethys: Eggenburg – Ober-Eger, Säugetierstufe Unter-Orleanium, Biozone MN 3b.

4. **Egerbecken, westlicher Rand**: Dolnice [Dölitz], Niveaus 1 – 3. Alter: Untermiozän, Ober-Burdigal; Paratethys: Ottang – Karpat, Säugetierstufe Ober-Orleanium, Biozone MN 4 a, b.

5. **Karpatische Vortiefe**: Ořechov [Groß Urhau] bei Brno [Brünn], littorale (? brackische) Rzehakia-Schichten, Alter: Untermiozän, Ober-Burdigal; Paratethys: Ottang – Karpat, Säugetierstufe Ober-Orleanium, Biozone MN 4 b.

6. **Egerbecken**: mittlerer Bereich, Františkovy Lázně [Franzensbad] (1957, Kalkmergel im Bereich des Fundaments der Schule im Stadtteil Horní Lomany [Ober Lohma]). Alter: Übergang vom Unter- zum Mittelmiozän, Lang – Burdigal; Paratethys-Stufe: Karpat, Säugetierstufe Ober-Orleanium, Biozone MN 5.

7. **Südböhmisches Tertiärbecken**, Strakonice. Alter: Übergang vom Unter- zum Mittelmiozän, Lang – Burdigal; Paratethys: Karpat – Unter-Baden, Säugetierstufe: Ober-Orleanium, Biozone MN 5.

8. **Hiatus**: Referenzniveau: Devínská Nová Ves [Neudorf an der March], Karstfüllungen (Slowakei). Alter: Mittelmiozän, Serravall; Paratethys: Mittel- bis Oberbaden, Säugetierstufe Unter-Astarac, Biozone MN 6/7.

9. **Hiatus**: Referenzniveau: La Grive, Karstfüllungen (Frankreich), Anwil (Schweiz). Alter: Mittelmiozän, Serravall; Paratethys: Sarmat, Säugetierstufe, Ober-Astarac, Biozone MN 8.

10. **Südböhmisches Tertiärbecken**, Líšov [Lischau] bei Třeboň [Wittingau], Alter: Obermiozän, Ober-Serravall – Unter-Torton; Paratethys: Übergang Sarmat und Pannon, Säugetierstufe Unter-Vallesium, Biozone MN 9.

11. **Suchomasty**, roter Steinbruch, Füllungen von Karsthohlräumen. Alter: Obermiozän, Ober-Torton; Paratethys: Pannon, Säugetierstufe Ober-Vallesium, Biozone MN 10.

1.2. Grundlagen der Korrelationen

1. Duppauer Gebirge – Südrand: Dvorce, Valeč, Dětaň. Die Bedeutung für die Korrelation liegt einerseits in der Vergesellschaftung mit den basalen vulkanischen Tuffen im Hangenden der Kaolinlagerstätte. Die Tuffe wurden in den 70-er Jahren durch Beseitigung des Abraums in Dětaň aufgeschlossen. Die Säugetierarten (Fejfar 1974, 1990, Fejfar und Storch 1994, Fejfar et al. 2003), enthalten für das Unteroligozän repräsentative Indexformen (Abb. 4). Die Biotitkristalle in den Tuffen (in der Fundlage ca 2 m über dem Kaolin) ergaben ein Datum von 35 Mio Jahren (Labor des Physikalischen Instituts der Universität Amsterdam); das Labor teilte jedoch mit, eine Altersbestimmung anhand von Biotiten sei meist nicht zuverlässig, in der Regel ergeben sich erhöhte Werte. Alter: Unteroligozän, Unter-Rupel/Stamp; Paratethys: Unter-Kiszell, Unter-Suevium, Biozone MP 21/22.

2. Karpatische Vortiefe: Ořechov bei Brno. In der Karpatischen Vortiefe beginnt die Sedimentation der Paratethys in der

Umgebung von Znojmo [Znaim] mit marinen Schichten mit einer Fauna, die im österreichischen Teil der Vortiefe dem Stratotyp der Untermiozänstufe Eggenburg entspricht. In den Bohrungen südlich von Brno bis zur Staatsgrenze ist eine allmähliche Aussüßung und Verflachung des untermiozänen Meeres zum Hangenden hin belegt. Die miozäne Serie endet hier mit brackischen, sog. Rzehakia- (oder Oncophora-) Schichten mit littoralen brachyhalinen bis oligohalinen Faunen mit der typischen Muschel der Gattung *Rzehakia*. Die Rzehakia-Schichten repräsentieren den Abschluss der Untermiozänstufe Ottangium. In der Gemeinde Ořechov sind transgressive Schotter bis chloritische Sande im Hangenden des örtlichen Kristallins entwickelt (der oligohaline Charakter der Schichten wird durch Funde von Congerien, Haifischzähnen und Seekuhrippen belegt). Die Säugetierfunde wurden 1960 beim Kartieren von Josef Šykora entdeckt; durch das Schlämmen von Feinsanden (1961–1967) wurde eine Fauna von Kleinsäußern mit einer Anzahl von Indexarten gewonnen. Sie entspricht dem oberen Burdigal und der kontinentalen Biozone MN 4 (Abb. 4). Die Fauna von Ořechov war die erste Säugetierfauna in Europa, die direkt mit der marinen Abfolge der Paratethys korreliert wurde – d.h. mit dem oberen Teil der Ottang-Stufe der Paratethys (Cicha et al. 1972, Fejfar und Roček 1986, Fejfar 1990).

Im gleichen Jahr wurde 1960 am westlichen Rand des Egerbeckens in Dolnice eine gleichartige Fauna in Kalkmergeln entdeckt, mit Süßwassermollusken und mit zahlreichen, von Algen aufgebauten Kalkkonkretionen (es wurden drei Faunengemeinschaften in drei Niveaus D 1 – 3 unterschieden). Durch mehrere Bohrungen in der Umgebung der Lokalitäten (im Raum Dolnice – Strážov [Dölitz – Triesenhof]) wurde die Position der Fundlagen im unmittelbaren Hangenden des Flözes festgestellt.

3. Egerbecken: mittlerer Teil, Františkovy Lázně (im Stadtteil Horní Lomany). Die Fauna wurde 1956 von Archäologen bei der Erkundung des Mesolithikums im Kurpark gefunden (Dr. Plesl); auf Funde von schwarz fossilisierten Knochen machten die Arbeiter beim Bau der neuen Schule aufmerksam. In der Baugrube (in einer Tiefe von 4–5 m) wurde Kalkmergel mit Schalen von Landschnecken (Gattung *Cepaea*) aufgeschlossen. Die Schichten sind ein Äquivalent der sog. Cypris-Schichten. Durch Schlämmen (1957–1959) wurde eine Kleinsäußerfauna gewonnen, deren Alter zuerst – noch vor Entdeckung der Faunen von Ořechov und Dolnice – in den Bereich des Untermiozäns eingestuft wurde. Erst die Entdeckung einer gleichartigen Fauna in der limnisch-littoralen Fazie des Paratethys-Stratotyps der Karpat-Stufe an der oberösterreichischen Fundstelle Teiritzberg 1987 (Sovis 1987, Daxner – Höck 1998) legte eine zuverlässige Korrelation fest.

Auf Anregung von Dr. Malecha wurde 1958 das Tertiärrelikt nördlich von Strakonice in der ehemaligen Ziegelei in Hostice untersucht; es handelte sich um Kalkmergel und Süßwasserkalke mit Molluskenfauna. Die relativ arme Säugetiergemeinschaft stimmt hier überein mit Funden aus Františkovy Lázně und Teiritzberg. – Das Alter dieser Faunen entspricht dem obersten Burdigal, d.h. im der Paratethys der Karpat-Stufe, Biozone MN 5.

4. Komotauer Becken: Tagebau Tušimice, Abbaugelände Merkur-Nord – Ahnikov. Das gleiche Niveau, jeweils im Liegenden des Hauptflözes oder an seiner Basis, wurde in

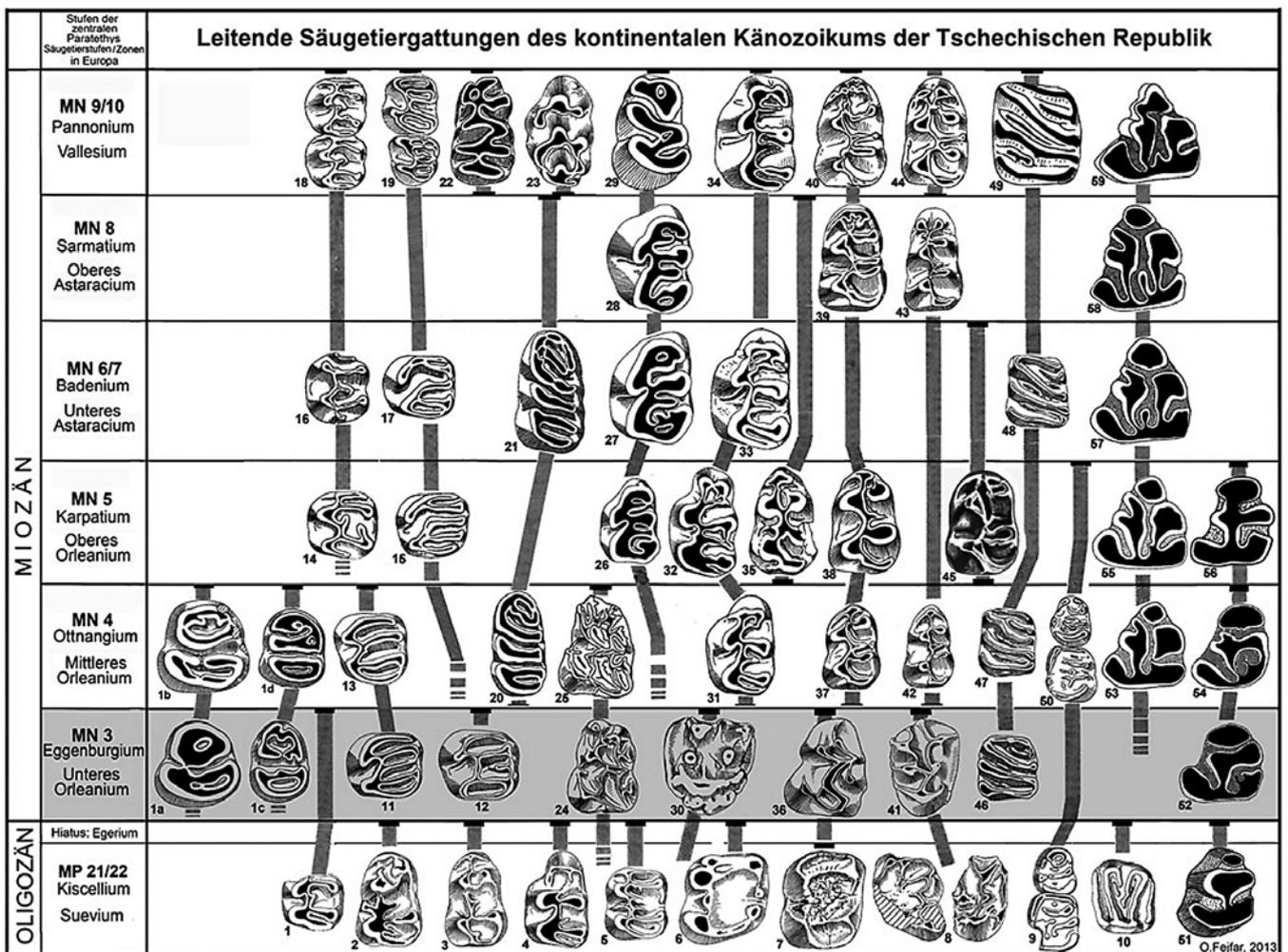


Abb. 4. Leit- (Index-) Gattungen von Säugetieren des kontinentalen Tertiärs der Tschechischen Republik (Unteroligozän – Obermiozän). 1-50: Rodentia und 51-59: Lagomorpha.

Unteroligozän, Biozone MP 21/22: 1 – *Eomys* (Fam. Eomyidae), 2 – *Paracricetodon*, 3, 4 – *Eucricetodon*, 5 – *Pseudocricetodon*, 6 – *Palaeosciurus*, 7 – *Suevosciurus*, 8 – *Plesispermophilus*, 9 – *Bransatoglis*, 10 – *Gliravus*, 51 – *Piezodus*. Untermiozän, Biozone MN 3a, b: 11 – *Pseudotheridomys*, 12 – *Ligerimys*, 24 – *Melissiodon*, 30 – *Paracitellus*, 36 – *Ameniscomys*, 41 – *Plesispermophilus*, 46 – *Myoglis*, 52 – *Ptychoprolagus*. Untermiozän, Biozone MN 4a, b: 13 – *Ligerimys*, 20 – *Neocometes*, 25 – *Melissiodon*, 31 – *Eumyarion*, 37 – *Democricetodon*, 42 – *Megacricetodon*, 47 – *Myoglis*, 50 – *Bransatoglis*, 53 – *Prolagus*, 54 – *Piezodus*. Unter- – Mittelmiozän (Übergang), Biozone MN 5: 14 – *Eomyops*, 15 – *Keramidomys*, 26 – *Anomalomys*, 32 – *Eumyarion*, 35 – *Cricetodon*, 38 – *Democricetodon*, 45 – *Karydomys*, 55 – *Prolagus*, 56 – *Lagopsis*. Mittelmiozän, Biozone MN 6/7: 16 – *Eomyops*, 17 – *Keramidomys*, 21 – *Neocometes*, 27 – *Anomalomys*, 33 – *Eumyarion*, 48 – *Myoglis*, 57 – *Prolagus*. Mittelmiozän, Biozone MN 8: 28 – *Anomalomys*, 39 – *Democricetodon*, 43 – *Megacricetodon*, 58 – *Prolagus*. Obermiozän, Biozone MN 9/10: 18 – *Eomyops*, 19 – *Keramidomys*, 22 – *Microtocrictetus*, 23 – *Parapodemus*, 29 – *Anomalomys*, 34 – *Eumyarion*, 40 – *Democricetodon*, 44 – *Kowalskia*, 49 – *Myoglis*, 59 – *Prolagus*.

der Vergangenheit bereits mehrmals angetroffen (Abb. 2). Das Alter konnte nur grob ins Untermiozän (Burdigal) eingestuft werden, eine genaue Korrelation ermöglichte erst die Entdeckung einer gleichartigen Gemeinschaft, direkt innerhalb des Paratethys-Stratotyps der Eggenburg-Stufe in randmarinen Sanden der Lokalität Maigen 1985 (Mein 1989, Daxner-Höck 1998). Alter: Untermiozän, Unterburdigal-Oberaquitän; Paratethys: Eggenburg, Säugetierstufe unteres Orleanium, Biozone MN 3a. Außerdem ermöglichte die Entdeckung der gleichartigen Fauna in der limnischen Füllung eines vulkanischen Maars bei Beaulieu im Rhonebecken in Frankreich im Jahr 1995 eine Korrelation verbunden mit einer genauen Altersdatierung, die ein Alter von 17,5 Mio Jahren ergab.

5. In Tuchořice und Lipno bei Louny ist schon seit langem eine Säugetier-Makrofauna aus dem Bereich des Untermiozäns (Slavík 1869, Fejfar 1990, Fejfar et al. 2003)

bekannt. Die Fundschichten sind Travertine, Linsen humoser Mergel und Süßwasserplattenkalke. Es handelt sich um Ablagerungen von Thermalquellen der Bruchzone. Die Erforschung (1968–1976) ergab eine Vervielfachung der vergesellschafteten Arten, die einen engen zeitlichen Bezug zu der genannten Fauna im Liegenden des Hauptflözes des Beckens von Chomutov aufweisen. Beide Vorkommen unterscheiden sich jedoch stark in ihrer Zusammensetzung und dem zahlenmäßigen Anteil der Arten infolge unterschiedlicher Milieubedingungen: die Fauna unter dem Flöz ist sehr artenreich, die Travertinf fauna ist im Gegenteil „monoton“ und arm an Arten, von denen manche unter dem Flöz vollständig fehlen. Alter: Untermiozän, unteres Burdigal – oberes Aquitan; Paratethys: Eggenburg-Obereger, Säugetierstufe unteres Orleanium, Biozone MN 3b.

6. Einen Sonderfall einer komplizierteren Korrelation bildet der Zeitabschnitt des Mittelmiozäns, d.h. der

Paratethysstufe Baden, die zwar in der Tschechischen Republik fehlt, aber häufig in stratigraphischen Überlegungen eine Rolle spielte. Es geht um zwei Faunengruppen der Biozone MN 6, die sich an zwei Fundstellen in der Umgebung von Devínská Nová Ves bei Bratislava erhalten haben. Es sind: A. Faunen von Karstfüllungen in den triassischen Kalken der Devínska Kobyla, und B. marine Faunen der Litoralzone des einstigen Meeres (in der Lokalität Sandberg). Beide Faunen stehen sich zeitlich nahe, sie unterscheiden sich jedoch in ihrer Zusammensetzung infolge eines unterschiedlichen Milieus, was ihre stratigraphische Auswertung erheblich erschwert. Es bietet sich ein einfaches Modell ihrer Entstehung im Rahmen der Baden-Stufe an: Die Karstfüllungen mit der relativ älteren Fauna (überwiegend Mikrofauna) wurden (unmittelbar ?) durch die Transgression des Mittel-Badens überdeckt, wobei Kiese und Sande eine ärmere Gemeinschaft von Säugetieren enthalten (hauptsächlich Makrofauna), die kaum mit der reichen Fauna der Füllungen verglichen werden kann. Die Schwierigkeit liegt darin, dass das Gebiet im Miozän tektonisch aktiv war, und dass es deshalb während des Mittel-Badens zu mehreren Transgressionen kam. Zwischen den Faunen der Füllungen und der Transgression liegt also vermutlich ein Hiatus. Als Alter der Fauna der Karstfüllungen der Biozone MN6 ergibt sich Unter-Baden; die litorale marine Fauna vom Sandberg ist jünger und gehört ins Mittel-Baden. Die älteren Faunen der Karpat-Stufe der Biozone MN5 (Typ Františkovy Lázně, Teiritzberg) haben ein deutlich niedrigeres Evolutionsniveau (Fejfar 1990; Fejfar und Schmidt-Kittler 1984).

1.3. Die Fossilgemeinschaft der Fundstelle

Erstmals gelang es durch den Tagebau den damaligen Uferbereich des Kohlebeckens ungestört frei zu legen, der sich an dieser Stelle trotz komplizierter geologischer Bedingungen erhalten hatte. Entsprechende Ablagerungen sind meistens durch tektonische Bewegungen und die nachfolgende Erosion gestört, oder verschwinden unbeachtet beim Abbau.

Die paläobotanischen Arbeiten von Čestmír Bůžek, František Holý und Zlatko Kvaček (Bůžek et al. 1987) lieferten Informationen über das Milieu des Kohlewaldes (Abb. 5). Während des Untermiozäns entstanden im Becken, dank eines hohen Grundwasserspiegels, ausgedehnte Moore, wo die mächtigen Stämme der Wasserfichte

(*Glyptostrobus*) überwogen, auf den Sandböden waren es dagegen Vertreter der Lorbeergewächse (Lauracea). An den Beckenrändern waren die Pflanzengemeinschaften vielfältiger und ihre Zusammensetzung hing direkt vom Chemosismus der Untergrundgesteine oder des Substrats ab (Kvaček und Theodoridis 2007, Kvaček et al. 2004).

So überwog auf den sauren Böden des Kristallins die Kiefer, während auf den Mergel- und alkalischen Böden vulkanischen Ursprungs neben Wasserfichten auch Sumpfeichen (*Quercus rhenana*), Weiden (*Salix varians*), Erlen (*Alnus*) und weitere, meist blattwerfende Laubbäume gediehen – z.B. die Gattungen Tupelobaum (*Nyssa*), Ahorn (*Acer*), Eschen (*Fraxinus*), oder Eiben (*Taxodium*). Ähnlich, wie im heutigen Bewuchs der Flussaue, bildeten auch hier Lianen und andere Schlingpflanzen undurchdringliche Dickichte. In diesem Milieu des subtropischen Urwaldes lebte in den verschiedenen Stockwerken eine reiche Fauna. Das Problem der Erhaltung von Knochenresten in einem Urwaldmilieu, wo ein saurer, humoser Boden dafür nicht günstig ist, besteht hier wohl infolge des alkalischen Vulkanismus nicht, der auch im Gebiet des nordböhmischen Rifts eine wichtige Rolle spielte.

Bemerkenswert ist das Fehlen von Rüsseltieren – der Mastodonten. Bei ihrer Migration aus Afrika über den Nahen Osten besiedelten diese erst in einer späteren Phase des Untermiozäns ganz Eurasien (Abb. 6). Der kurze Zeitabschnitt ihrer Einwanderung wird in der Stratigraphie des kontinentalen Miozäns als sog. Proboscidiendum bezeichnet. Bei uns sind sie erst in etwas jüngeren Faunen belegt, in Ořechov bei Brno und im Egerbecken in Dolnice. Die großen Pflanzenfresser werden deshalb nur durch einige Nashornarten vertreten und den letzten Vertreter der Anthracotherien in Europa, die im älteren Tertiär häufiger waren – die seltene Gattung *Brachyodus*, der in Tuchořice zahlreicher ist.

Bei der im Vergleich mit der Fauna von Tuchořice auffälligen Artenvielfalt von Kleinsäugetern (Abb. 7) handelte es sich wohl um Bewohner verschiedener Stockwerke des Waldes. Am häufigsten waren im „Erdgeschoss“, d.h. auf den Moorböden des Uferbereiche, verschiedene Schildkrötenarten, kleinere Alligatoren der Gattung *Diplocynodon*, Frösche der Gattungen *Latonia* und *Palaeobatrachus* und auch Kleinechsen, z.B. Glasschleichen der Gattung *Ophisaurus* sowie Chamäleons. Von den Säugetieren lebten auf dem Urwaldboden

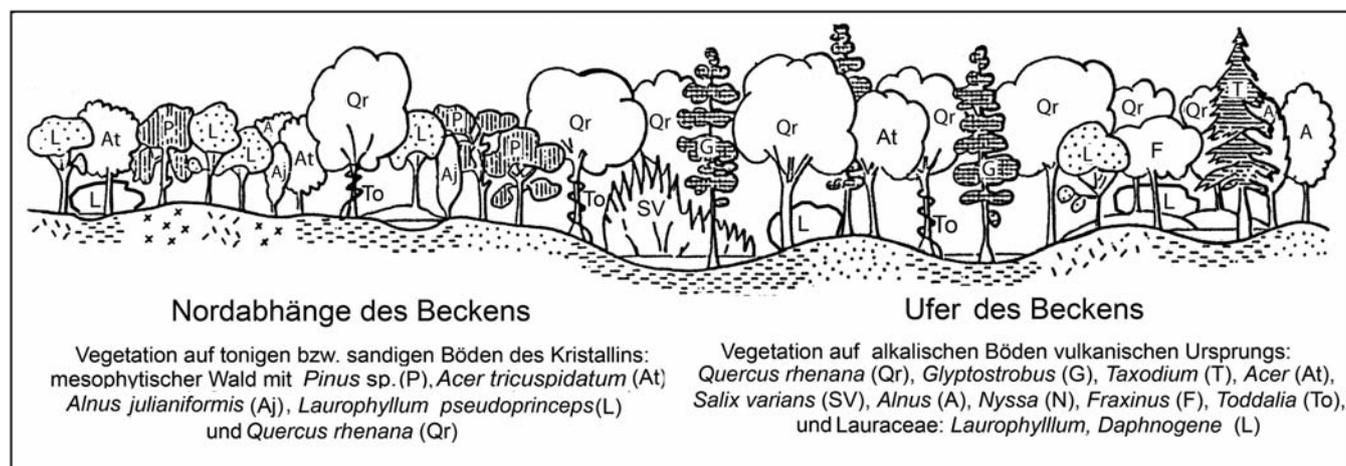


Abb. 5. Die Typen der Flora an der Basis des Kohlenflözes in Merkur-Nord.

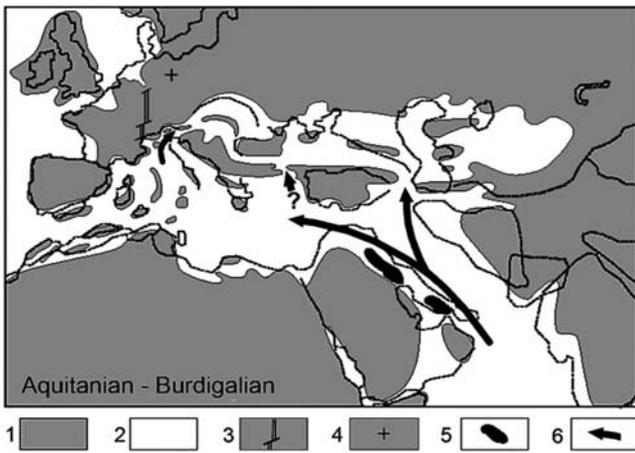


Abb. 6. Paläogeographische Karte Europas, Nordafrikas und des Nahen Ostens während des Untermiozäns vor ca 20 – 18 Mio Jahren (Aquitanium-Burdigalium). 1 – Festland, 2 – Meer, 3 – der Rheingraben, 4 – die Lage des Chomutov-Beckens und der Fundstelle Merkur-Nord (+), 5 – die Evaporiten-Insel, 6 – die Verbreitung der marinen Faunen in die Tethys und Paratethys durch die SÖ Verbindung mit dem Indo-Pazifischen Ozean (Pfeiler); die warme Strömung beeinflusste das milde Klima im Untermiozän Europas (Nach Roegl 1998).

Insectivoren mehrerer Familien und ein einziger Vertreter der Beuteltiere – die Beutelratte der Gattung *Peratherium*.

Im Uferbereich selbst lebten verschiedene Bibergattungen (der kleinere *Steneofiber* und der größere *Monosaulax*) und Hasenartige (Lagomorpha) – die Gattungen *Amphilagus* und *Prolagus*, denen ebenfalls das feuchte Milieu entsprach. Wir finden hier auch mehrere Gruppen von Paarhufern (ähnlich wie in Tuchořice die Gattungen *Amphitragulus*, *Amphimoschus*, *Procervulus* und *Palaeomeryx*) und Unpaarhufern, Nashörner (Gattung *Prosantorhinus*), seltener Tapire und einen Pferdeartigen (*Anchitherium aurelianense*).

Ein im Untermiozän bisher fast unbekannter Vertreter der unpaarhufigen Chalicotherien wurde hier vor kurzem in überraschend hoher Anzahl gefunden. Es handelt sich um eines der geologisch älteren Vorkommen in Europa.

In den ersten Jahren der Untersuchung fanden wir keine Belege von Raubtieren – das war interessant, weil in den Süßwasserkalken der Travertinkaskade von Tuchořice Raubtiere häufig vorkommen. Erst später fanden sich häufiger Belege, so dass wir einige Gattungen kennen – insbesondere *Palaeogale*, Bärenartige (Gattungen *Ballusia* und *Ursavus*) und auch größere, mit Bären- und Hundeartigen verwandte Raubtiere der Gattung *Amphicyon*.

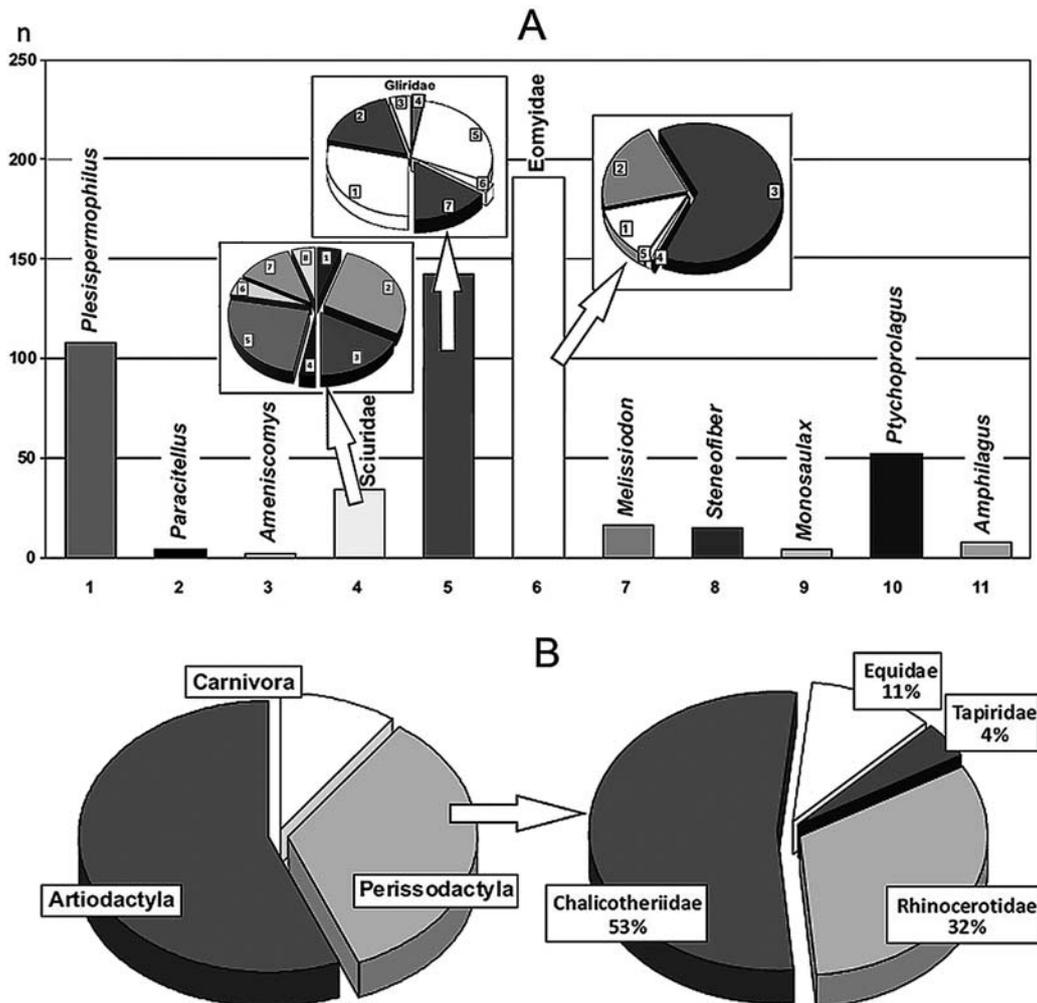


Abb. 7. Verteilung der Klein- (A) und Großsäugergattungen (B) in Merkur-Nord. Sciuridae: 1 - '*Sciurus*' *giganteus* (= *Ratufa* ? *obtusidens*) 5%; 2 - *Blackia miocaenica* 28%; 3 - *Palaeosciurus sutteri* 17%; 4 - *Heteroxerus* cf. *vireti* 3%; 5 - *Spermophilinus besanus* 25%; 6 - *Miopetaurista dehmi* 5%; 7 - *Forsythia gaudryi* 12%; 8 - *Oligopetes-Hylopetes-Pliopetes* group 5%. Gliridae: 1 - *Myoglis antecedens* 29%; 2 - *Glirudinus gracilis* 17%; 3 - *Paraglis* sp. 4%; 4 - *Bransatoglis* sp. 3%; 5 - *Microdyromys praemurinus* 29%; 6 - *Paraglrululus* sp. 3%; 7 - *Miodyromys* sp. 15%. [Der seltene Beleg (unterer m 1-2) von *Heteromyoxus schlosseri* Dehm wurde in der Probe aus der Tiefbohrung in demselben Gebiet gefunden]. Eomyidae: 1 - *Pentabuneomys* sp. I and II 13%; 2 - *Ligerimys lophidens* 21%; 3 - *Pseudotheridomys* sp. 64%; 4 - *Apeomys tuerkheimae* 1%; 5 - *Megapeomys lavocati* 1%.

Auf den höheren Stockwerken, in den Baumkronen lebten Chamäleons und verschiedene Nagetiere. Von diesen ist die ausgestorbene Gruppe der Eomyiden, die wenigstens zum Teil Gleitflieger waren, besonders häufig. Die Eomyiden sind für das ganze Tertiär typisch, aber ihr Höhepunkt fällt in das Untermiozän, in dem sie ein wichtiges Element der Fauna waren (Abb. 7).

Weitere häufige Elemente sind Schlafmäuse (Gliridae) und eine Reihe von Baum- und Flughörnchen (Sciuridae, Petauristidae). Echte Hamster fehlen noch. Andere Nagetiergattungen zählen zu den ungewöhnlichen Elementen im europäischen Untermiozän.

1.4. Besonderheiten unter den Nagetieren

Auch heute überdauern in den tropischen und subtropischen Wäldern zahlreiche Pflanzen- und Tierarten besonders lange, als Relikte von früher weit verbreiteten Gruppen, und das war in der Vergangenheit nicht anders. Die Fauna des Hauptflözes enthält eine Reihe von Besonderheiten unter allen Säugetierordnungen. Es geht insgesamt um archaische Relikte, die bereits im Miozän lebende Fossilien waren; sie konnten sich im konservativen Milieu des Kohlewaldes erhalten, wo sie zum letzten Mal auftreten.

Genannt seien hier einige Beispiele aus der Ordnung der Nagtiere (Rodentia): nur eine dieser Gruppen lebt bis heute in Nordamerika, alle anderen starben schon während des Miozäns aus. Die Verwandten des Bergbiber (Aplodontidae - Abb. 4, Nr. 36, 41) – die Vorgänger der gegenwärtigen nordamerikanischen Art *Aplodontia rufa* – waren im älteren Tertiär zahlreich in ganz Eurasien vertreten, z.B. in China und der Mongolei. Ihre Belege in der Fauna von Merkur-Ahnikov fand erstmals F. Holý in den Schlammproben der Bohrungen von 1960. Die Funde ermöglichten die Bestimmung von zwei Gattungen dieser altweltlichen Familie: *Plesispermophilus* und *Ameniscomys*. Später wurde das häufigere Vorkommen der ersten Gattung festgestellt, während die entwicklungsmäßig fortgeschrittenere *Ameniscomys* hier zu den größten Seltenheiten zählt. Beide Gattungen sind typisch für die Fauna des älteren Tertiärs der Nordhalbkugel. Bis heute hat sich *Aplodontia rufa* (Körperlänge 30–45 cm, Gewicht 0,9–1,8 kg) ihre Lebensweise im eher feuchteren Wäldern Nordamerikas erhalten, wo sie im Boden Baue anlegt. Der Nahrung folgt sie auch in die Baumkronen, in den Bergen kommt sie bis 2 200 m NN vor. Der heutige Bergbiber hat ständig nachwachsende Backenzähne; die fossilen Vertreter (vom Eozän bis zum Miozän) hatten Backenzähne mit beschränktem Wachstum, d.h. mit Wurzeln, mit einer typischen Anordnung der Schmelzleisten (Abb. 4, Nr. 36), die für eine Ernährung von Fruchtfleisch spricht.

Es ist interessant, dass zur gleichen Zeit auch eine ausgestorbene Gruppe von hamsterartigen Nagetieren (Gattung *Melissiodon*, Abb. 4, Nr. 31), die in der Fauna von Merkur verhältnismäßig oft auftritt, ähnlich gestaltete Backenzähne hatte. Es ist wahrscheinlich, dass ihre Nahrungsquellen die gleichen waren. Die Paläobotaniker vermuten, dass es sich z.B. um Früchte einer Baumart der Gattung *Nyssa* handeln könnte, die im Kohlebecken zur Flora des Ufers gehörte. Arten des Tupelobaumes *Nyssa* wachsen heute z.B. auf Florida und im südlichen Nordamerika.

Noch interessanter ist die Gattung *Paracitellus*. Der Gattungsname ist irreführend, es geht nur um eine entfernte

Ähnlichkeit des Gebisses mit dem heutigen Ziesel (*Citellus*). Beschrieben wurde dieses Nagetier 1950 aus der Karstfüllung von Wintershof-West in Bayern, mit einer unserer Braunkohlefundstelle ähnlichen Fauna. Der Bau des Gebisses (Abb. 4, Nr. 30) verrät die altweltliche Herkunft, zusammenhängend mit einer der ältesten Nagetiergruppen des Eozäns (55 Mio Jahre) – mit den Ailuraviden, die z.B. aus den Fundstellen Messel und Geiseltal in Deutschland bekannt sind. Die Gattung *Paracitellus* war also bereits im Untermiozän ein lebendes Fossil und seine Entdeckung war ein großes Ereignis.

Unter den moderneren Eomyiden kam es in unserer Fauna zur Entdeckung ihrer bisher unbekanntesten, größten Gattung *Megapeomys*, die kurz nach ihrer Entdeckung auch im japanischen (Fejfar et al. 1997a) und nordamerikanischen Miozän gefunden wurde. Das zeugt unter anderem von einer auffälligen Einheit und Verknüpfung der holarktischen Säugetiergemeinschaften des Miozäns.

2. Chalicotheriidae

Nachdem in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts die Zusammengehörigkeit typisch perissodactyler Backenzähne mit großen, krallenbewehrten Extremitäten geklärt wurde, (Filhol 1891: 295 ff., Depéret 1892: 63 ff.), waren gegen Ende dieses Jahrhunderts bereits mehrere Gattungen von Chalicotheriiden benannt (Kaup 1833, der die Krallen von *Chalicotherium* auf *Deinotherium giganteum* bezog, Blainville 1849, Lartet 1851, Gaudry 1862, Kowalevsky 1874, Marsh 1877), ohne dass die Zusammengehörigkeit der Zähne und der Extremitätenknochen geklärt war. Holland und Peterson (1914: 201) trennten die Schizotheriinae auf der Ebene von Unterfamilien von den Chalicotheriinae. Ihre Unterfamilie der Moropodinae wurde allerdings von jüngeren Autoren (Koenigswald 1932: 19) wieder mit den Schizotheriinae vereinigt, nachdem Matthew (1917: 576) das trennende Merkmal, eine Gelenkfacette, die Filhol (1894: 144) dem MC I zusprach, auf der Medialseite des MC II bei *Schizotherium* als Fläche für das Carpale I erkannt und damit das Auftreten eines MC I in Abrede gestellt hatte. Allerdings trennte er die niederkrönigen und die hochkrönigen Formen nur als zwei Serien seiner Unterfamilie Chalicotheriinae (Matthew 1929: 519). Koenigswald (1932: 22) erhob diese, anlässlich seiner Aufstellung der Gattung *Metaschizotherium* aus dem europäischen Mittelmiozän, wieder auf das Niveau von Unterfamilien und ordnete die damals bekannten Gattungen diesen in der heute noch anerkannten Weise zu. Trotz der Bearbeitung weiterer Fundkomplexe aus dem Miozän von Asien (Pilgrim 1908, 1912, Colbert 1934, 1935) und Europa, (Viret 1951, Belinchon und Montoya 1990) blieb die Kenntnis dieser Unterfamilie wegen deren geringen Stückzahlen sehr beschränkt. In neuerer Zeit haben sich Butler (1965) und insbesondere Coombs (1974, 1978, 1979, 1989, 2004, 2009, Schulz et al. 2007, Fahlke und Coombs 2009, Schulz und Falke 2009) mit schizotheriinen Chalicotheriiden systematisch auseinandergesetzt. Während die nordamerikanischen Gattungen und die eurasischen des mittleren und oberen Miozäns inzwischen meist gut belegt sind, liegen von den meisten oligozänen und untermiozänen Arten Europas nur so spärliche Fundkomplexe vor, dass sie als Basis für die Bestimmung vollständigeren Materials

kaum geeignet sind. Eine Ausnahme bildet das asiatische Material von *Borissiakia betpakdalensis* (Borissiak 1918, 1946, Flerov 1938). Das reichhaltige Material von Merkur-Nord erlaubt es nun erstmals, eine Art aus dem Untermiozän Europas vollständig zu charakterisieren.

Material

Das untersuchte Material stammt aus den Sammlungen: Oldřich Janeček und Pavel Coufal, DNT (Kennzeichen JC), Zdeněk Dvořák (ZD) und den schon 2013 am Nationalmuseum befindlichen von Oldřich Fejfar und Jiří Vykydal (NM).

Schädelfragmente, indet.	JC 40	MT II dex.	JC 23
Schädelfragment indet.	JC 44	MT II sin.	JC 13 , Taf. 6, Fig. 23
OZR P2, P3, M1-M2 dex., M2-M3 sin.	JC 39, Taf.1, Fig. 3, 5	MT II dex.	JC 15, Taf. 6, Fig. 4
Holotypus, OZR P2 sin., P3 dex., M1, M3 dex., M2 sin., 2 Zahnfragmente	ZD 29, Abb. 9, Taf.1, Fig. 2, 4, 6, 7	MT II sin,	ZD 100
P4 dex des Holotypus	ZD 31, Taf. 1, Fig. 8	MC II dex., prox. Fragment	ZD 98
Paratypoid, UZR p3-m1, m3 sin., m2 und 4 m-Fragm. dex.,	ZD 31, Taf. 2, Fig. 3, 4	MT III dex.	JC 22
Paratypoide i1 sin., i2 dex	ZD 30, Taf. 2, Fig. 5, 6a	MT III sin.	ZD 82
EZ P4 dex.	JC 65	MT III sin.	ZD 104, Taf.7, Fig. 1
EZ M sin. Fragment	ZD 60	MT III sin., prox. Fragment	JC 77
EZ M2 dex.	JC 95	MT III? dist. Fragment	JC 14
EZ D2 dex.	ZD 29, Taf. 1, Fig. 9		
EZ M2 sin.	JC 41, Taf. 1, Fig. 1	MT IV sin.	JC 12, Taf. 7, Fig. 2
Montierter UK mit Symphyse, p2-Alv-p4, m1-Fragment, M3 sin., p2-p4-Alv., m1-m2, m3-Alv. dex.	ZD 79, Taf. 1, Fig. 10, Taf. 2, Fig. 1, 2, 7	MT IV dex., juv. proximales Fragm.	JC 105
UZR p4, m1, m3-Fragm. sin., m2 dex und Kieferfragmente	JC 96	MT IV dex., dist. Fragment.	JC 45
Mandibelfragmente mit di1, p2 sin., p3 dex Fragment, m2-Fragmente sin., dex., m3 dex.-Fragment	ZD 132	MT IV? sin., dist. Fragment	JC 24
Mandibelfragm. sin., Alveolen p2-m2., dex.-Fragment indet	JC 61	MT indet., dist. Fragment	JC 104
EZ m1-Fragment sin.	JC 65	Metapodium dist. Fragment	ZD 83
EZ m2/3 dex.	JC 95	Metapodium dist. Fragment	ZD 86
EZ m2/3 dex.	ZD 16	Metapodium Epiphyse	ZD 78
Scapula dex. Fragment	ZD 92-95	Metapodium dist. Fragment	NM 30
Humerus Caput indet.dex.-Fragment	ZD 80	Metapodium, dist. Fragm. (2 Teile)	JC 38
Humerus Caput indet..	ZD 12	MT indet. dist. Fragment	JC 10
Humerus dist. Fragment indet.	JC 99	4 Sesamoide	JC 33
Ulna dex., prox. Fragment, Ulna sin., prox. Fragm. + Knochenfragm..	JC 63	2 Sesamoide	JC 38
Ulna sin., prox. Fragment.	JC 101	2 Sesamoide	JC 72
Ulna? prox. Fragment.	JC 97	Sesamoid	JC 75
Radius ? prox. Epiphyse, indet..	JC 103	2 Sesamoide	JC 106
Radius proximales Fragment	JC 73	Sesamoid	JC 80
Radiale sin..	ZD 13	Sesamoid	JC 82
Radiale dex.	ZD 123, Taf. 3, Fig. 1	Sesamoid	ZD 128
Intermedium dex.	ZD 101	Sesamoid	NM 31
Intermedium sin.	JC 31, Taf. 1, Fig. 2	Sesamoid	NM 7
Ulnare dex.	JC 57a, Taf. 3, Fig. 3	Sesamoid	NM 9
Ulnare sin.	ZD 129	Phalanx II/1+2 (duplex juv.) manus	JC 68, Taf. 8, Fig. 4
Ulnare-Fragment sin.	ZD 124	Phalanx II/1+2 (duplex), manus ?	ZD 130
Carpale 1 dex.	ZD 18	Phalanx II/1+2 (duplex) manus. sin., distales Fragment	JC 6
Carpale 2 sin.	ZD 19	Phalanx II/1+2 (duplex) manus sin.	JC 5, Taf. 8, Fig. 1
Carpale 3 dex.	ZD 22	Phalanx II/3 manus	JC 8, Taf. 9, Fig. 3
Carpale 4 sin.	ZD 21	Phalanx II/3 manus	JC 16.
Carpale 4 sin.	ZD 85, Taf. 3, Fig. 5	Phalanx II/1+2 (duplex), pedis	JC 17, Taf. 8, Fig. 3
Carpale 4 sin.	ZD 102, Taf. 3, Fig. 4	Phalanx II/1+2 (duplex), pedis	ZD 1
MC II sin.	JC 3, Taf. 3, Fig. 6	Phalanx/ III+2 (duplex), pedis	ZD 2
MC II sin.	JC 4, Taf. 4, Fig. 2	Phalanx II/1+2 (duplex), pedis	ZD 3
MC II sin., dist. Fragment.	JC 7	Phalanx II/1+2 (duplex) pedis	NM 4
MC II dex.	NM 12	Phalanx II/1+2 (duplex), pedis	ZD 8, Taf. 8, Fig. 2
MC III dex., prox. Fragment	NM 33	Phalanx II/1 pedis (juv. unvollst.)	JC 34, Taf. 8, Fig. 5
MC III sin., prox. Fragm., zu ZD 10	ZD 9	Phalanx 2/ pedis 1 (juv. unvollst.)	ZD 77

MC IV sin	JC 9, Taf. 4, Fig. 1	Phalanx II/3 pedis	NM 6, Taf. 9, Fig. 5
Femur Caput	JC 108	Phalanx II/3 pedis	NM 5
Femur, dist. Fragm.	JC 38	Phalanx III/1 pedis	JC 69
Femur Fragmente, zusammengehörig	ZD 74-76	Phalanx III/1 pedis	JC 73
Patella-Fragment ?	JC 84	Phalanx III/1 pedis	JC 76
Tibia dex., dist. Fragment	ZD 84	Phalanx /1	JC 11
Tibia sin., dist. Fragment	ZD 23	Phalanx /1	JC 27, Taf. 9, Fig. 1
Tibia sin., dist. Fragment	JC 67, Taf. 5, Fig. 1	Phalanx /1 Fragment.	JC 26
Astragalus sin.	JC 99, Taf. 5, Fig. 2	Phalanx /1	ZD 125
Astragalus sin., Fragment	ZD 90	Phalanx /2 , zu ZD 125	ZD 126
Astragalus sin., Fragment	ZD 105, Taf. 5, Fig. 3	Phalanx/1	JC 34
Calcaneus dex. Fragment	JC 21, Taf. 5, Fig. 4	Phalanx /1	JC 35
Calcaneus sin., Fragment	ZD 28	Phalanx /1	JC 29
Calcaneus sin., Fragment	ZD 68	Phalanx /2	ZD 15
Calcaneus dex., Fragment	ZD 99	Phalanx /2	JC 36, Taf. 9 , Fig. 2
Calcaneus dex. prox. Fragment	JC 66	2 Phalangen /2, klein	JC 71
Centrale sin.	ZD 127	Phalanx /2	JC 37
Centrale Fragment	JC 38	Phalanx /2 Fragment, 3 Teile pedis	JC 38
Centrale ? Fragment	JC 101	Phalanx /3 pedis	JC 18, Taf. 9, Fig. 4
Centrale Fragment	JC 75	Phalanx /3 pedis	JC 25
Tarsale 3 dex.	NM 32, Taf. 6, Fig. 2	Phalanx /3 pedis	JC 19
Tarsale 3 dex., Fragment	ZD 11	Phalanx /3 pedis	ZD 29
Tarsale 3 dex. Fragment	ZD 17	Phalanx /3 pedis Fragment	ZD 30
Tarsale 4 dex.	JC 32,	Phalanx /3	ZD 4
Tarsale 4 sin.	ZD 103, Taf. 6, Fig. 1	Phalanx/3 Fragment pedis	ZD 97
		Phalanx/3	ZD 5
		Phalanx/3	ZD 6
		Phalanx/3 Fragment	ZD 7
		Fragmente von Phalangen/3	JC 24
		Phalanx/3 Fragment	ZD 96
		Phalanx/3 Fragment	NM 11
		Phalanx-Fragment	NM 8

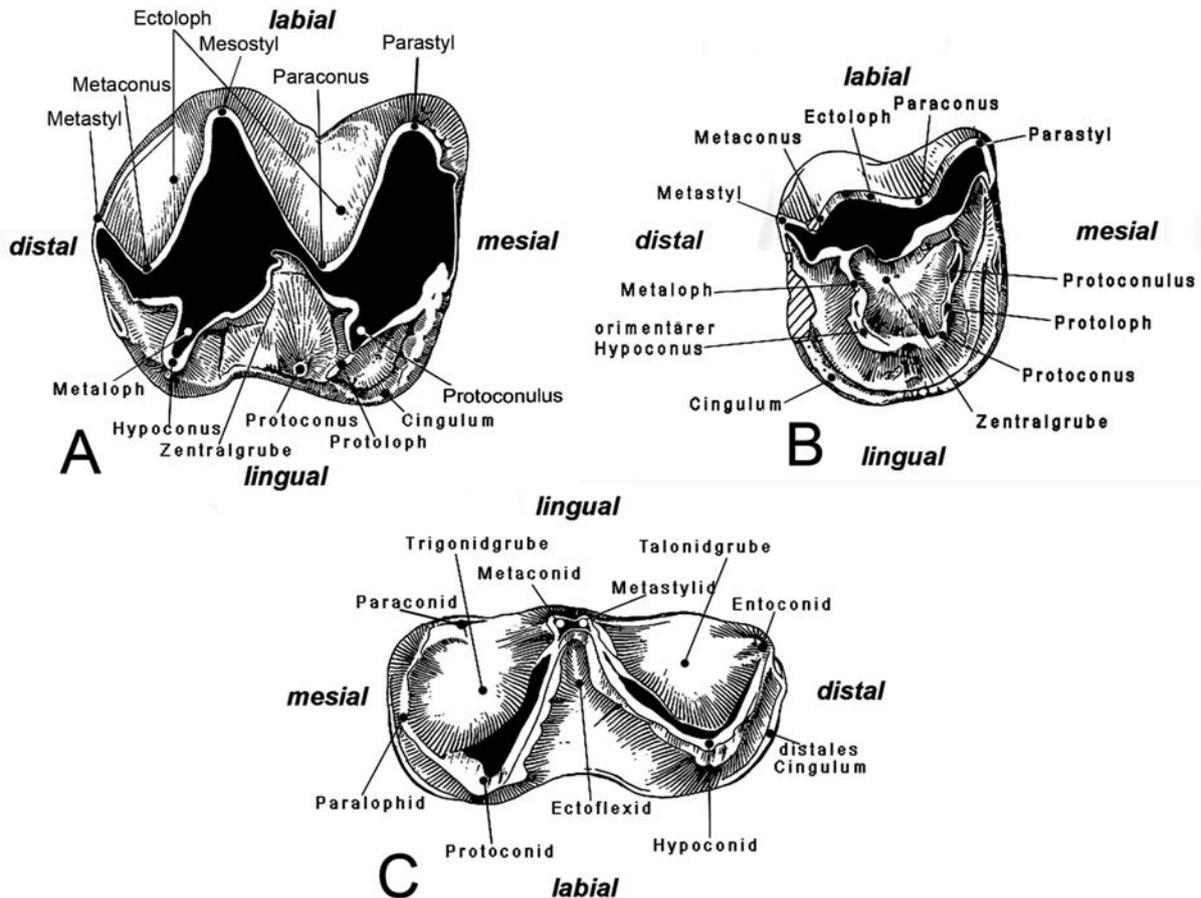


Abb. 8. Terminologie der Zahnelemente von Chalicotheriiden, A. Oberer Molar, B. Oberer Prämolare, C. Unterer Molar, (aus Coombs 1978, verändert).

Den folgenden Beschreibungen ist die morphologische Terminologie von Coombs (1978 : 15 ff.) und Fahlke und Coombs (2009) zu Grunde gelegt. Nähere Erläuterungen der Zahnmorphologie siehe Abb. 8. Die Skelettelemente werden mit den allgemeinen Bezeichnungen in abgekürzter Form benannt. Diese sind in Tab. 2 den traditionellen Bezeichnungen der Säugetiermorphologie gegenübergestellt. Die Abkürzungen ergeben sich aus Tabelle 1. Seitliche Richtungsangaben werden abweichend von Coombs (1978 etc.) mit medial und lateral anstelle von radial und ulnar resp. tibial und fibular bezeichnet.

Die Vergleiche wurden durchgeführt an Material von *Metaschizotherium bavaricum* von Sandelzhausen in der

Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie in München, an Material von *Moropus wetzleri* in derselben Staatssammlung, am Staatlichen Naturkundemuseum in Stuttgart und am Naturmuseum Augsburg.

Weiteren Vergleichen liegen die Abbildungen von mehreren *Moropus*-Arten und *Tylocephalonyx* aus den Arbeiten von Holland und Peterson (1914), und Coombs (1978, 2009), von *Phyllofillon naricus* aus den Arbeiten von Pilgrim (1908, 1912) und Forster-Cooper (1920), von *Metaschizotherium fraasi* aus den Arbeiten von Koenigswald (1932) und Fahlke und Coombs (2009) zu Grunde. Weitere Einzelstücke aus europäischen Faunen, die in Vergleiche einbezogen wurden, werden im Einzelfall angegeben.

Tabelle 1 : Abkürzungen.

Alv	Alveole	max	maximal, Maximalwert
AM	Pratt Museum, Amherst College	Mcl	Metaconulus
AMNH	American Museum Natural Hist.	Me	Metacon
B	Breite (mediolateral)	Med	Metaconid
biol	biologisch	med	medial
BMNH	British Museum of Natural Hist.	min	minimal, Minimalwert
Cap	Caput	Mld	Metalophid
cran	cranial	mes	mesial
caud	caudal	Mest	Metastyl
CM	Carnegie Museum, Pittsburgh	min	minimal
Coll	Collum	MHNL	Mus. d'Histoire Naturelle Lyon
Corp	Corpus	Mst	Mesostyl
D	Durchmesser (craniocaudal)	Mstd	Metastylid
D2	zweiter oberer Milchmolar	NMA	Naturmuseum Augsburg
d2	zweiter unterer Milchmolar	NMP	Nationalmuseum Prag
dex	dextral, rechts	NHMW	Naturhistorisches Museum Wien
di	Milchincisiv	OK	Oberkiefer
diag.	diagonal	OZR	obere Zahnreihe
Dist	Distanz	P	oberer Prämolare
dist	distal	p	unterer Prämolare
dors	dorsal	Pa	Paracon
Ed	Entoconid	Pad	Paraconid
EZ	Einzelzahn	Pald	Paralophid
Fac.	Gelenkfacette	Pr	Protocon
GPIT	Geologisch-Paläontologisches Institut Tübingen	Prcd	Protoconid
H	Höhe	Prl	Protoconulus
h	hinten	prox	proximal
Hld	Hypolophid	Pst	Parastyl
Hy	Hypocon	sin	sinistral, links
Hyd	Hypoconid	SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
i	Incisiv	sup	superior, oben
inf	inferior, unten	Tad	Talonid
juv	juvenil	Trd	Trigonid
L	Länge (mesiodistal oder proximodistal)	Tro	Trochlea
lab	labial	UK	Unterkiefer
lat	lateral	UZR	untere Zahnreihe
M	oberer Molar	v	vorn
m	unterer Molar	YPM	Yale Peabody Museum

Tabelle 2. Morphologische Terminologie der Skelettelemente.

Diese Arbeit	Abkürzung	Allgemeine Terminologie	Klassische Säugetier-Terminologie
Humerus	Hu	humerus	Humerus
Radius	R	radius	Radius
Ulna	Ul	ulna	Ulna
Radiale	Rl	os carpi radiale	Scaphoid(eum)
Intermedium	Int	os carpi intermedium	Lunatum, Semilunare
Ulnare	Ur	os carpi ulnare	Triquetrum, Pyramidale, Cuboid(eum)
Accessorium	Acc	os carpi accessorium	Pisiforme
Carpale 1	C1	os carpale primum	Trapezium
Carpale 2	C2	os carpale secundum	Trapezoid(eum)
Carpale 3	C3	os carpale tertium	Capitatum, Magnum, Multangulum
Carpale 4	C4	os carpale quartum	Hamatum, Unciforme
Metacarpale II etc.	MC II	os metacarpale secundum	Metacarpale II
Femur	Fem	os femoris	Femur
Patella	Pat	patella	Patella
Tibia	Ti	tibia	Tibia
Fibula	Fib	fibula	Fibula
Astragalus	Ast	os tarsi tibiale	Astragalus, Talus
Calcaneus	Ca	os tarsi fibulare	Calcaneu(s)(m)
Centrale	Ce	os tarsi centrale	Naviculare
Tarsale 1	T1	os tarsale primum	Entocuneiforme, Cuneiforme mediale
Tarsale 2	T2	os tarsale secundum	Mesocuneiforme, Cuneiforme intermedium
Tarsale 3	T3	os tarsale tertium	Ectocuneiforme, Cuneiforme laterale
Tarsale 4	T4	os tarsale quartum	Cuboideum
Metatarsale II etc.	MT II	os metatarsale secundum	Metatarsale II

Richtungsbezeichnungen an Autopodien.

(proximal und distal stimmen generell überein.)

Diese Arbeit	Abkürzung	allgemein	in Arbeiten von Coombs:
Medial	med	medial	radial, tibial
Lateral	lat	lateral	ulnar, fibular
Dorsal	dors	cranial	dorsal
Volar	vol	caudal	volar
Plantar	plant	caudal	volar

2.1. Systematik und Morphologie

Klasse: **Mammalia LINNAEUS, 1758**

Ordnung: **Perissodactyla OWEN, 1848**

Überfamilie: **Chalicotherioidea GILL, 1872**

Familie: **Chalicotheriidae GILL, 1872**

Unterfamilie **Schizotheriinae, HOLLAND et PETERSON, 1914**

Gattung: ***Phyllotillon* PILGRIM, 1912**

D i a g n o s e : Mittelgroßer, niederkröniger Schizotheriine mit langgestrecktem und mit einer Labialleiste versehenem Protoconus der oberen Prämolaren. Obere Molaren mäßig hochkrönig und langgestreckt, mit stark nach distal

verlagertem Protoconus und schwacher Metaconusrippe der Außenwand, ohne Crista und meist ohne Crochet.

A n m e r k u n g e n : Im Rahmen der allgemeinen Tendenz zunehmender Größe und verstärkter Langstreckung der Backenzähne nimmt *Phyllotillon* eine mittlere Position zwischen *Schizotherium* und *Ancylotherium* ein, die etwa dem gut bekannten *Moropus* Nordamerikas entspricht. Von dieser Gattung unterscheidet sich *Phyllotillon* durch den rechteckigen Umriss, also eine stärkere Molarisierung der oberen Prämolaren und die schwache Metaconusrippe der oberen Molaren, auch wenn über den systematischen Wert dieser Merkmale wenig bekannt ist. Da diese Form der Prämolaren einen stärkeren Trend zur Molarisierung anzeigt und mit jüngeren Gattungen wie *Metaschizotherium* und *Ancylotherium* übereinstimmt, scheint sie als Gattungsmerkmal zur Abtrennung von *Moropus* geeignet. Der Reduktionsgrad des Hintercingulums am m3 ist bei *Phyllotillon* geringer als bei *Moropus*.

Phyllotillon schlosseri sp. nov.

Taf. 1-9, Abb. 8-10

1997b *Metaschizotherium* cf. *wetzleri* (KOWALEWSKY), Fejfar et al. pp. 707-709, Abb. 1.

H o l o t y p u s : Obere Zahnreihe P2 dex., sin., P3 dex., M1 dex., M2 sin., M3 dex. Nr. ZD 29 und P4 dex. ZD 31 (Abb. 9, Taf. 1, Fig. 2, 4, 6-8); Privatsammlung Z. Dvořák.

P a r a t y p o i d e : Unterkieferfragment und Zähne p3-m1, m3 sin., m2 und 4 m-Fragmente dex. ZD 31 (Taf. 2, Fig. 3, 4) und i1 + i2 Nr. ZD 30 (Taf. 2, Fig. 5, 6); Privatsammlung Z. Dvořák.

D e r i v a t i o n o m i n i s : Zu Ehren des Münchner Paläontologen Max Schlosser, der als erster die fossilen Säugetiere der nordböhmischen Braunkohlengruben bearbeitete (Abb. 1).

L o c u s t y p i c u s : Braunkohlegrube Tušimice, Abbaugbiet Merkur-Nord im Komotauer Becken.

V e r b r e i t u n g : Bisher keine weiteren Vorkommen bekannt.

D i a g n o s e : Art von *Phyllotillon* mit schwacher Labialleiste des Protoconus der oberen Prämolaren und teilweise tief abgesenktem Protoloph der oberen Molaren. Labialleiste des Paraconus der oberen Molaren schwach, die des Metaconus meist fehlend. Protoconus teilweise ohne Verbindung zum Cingulum. Letzter oberer Molar mit vergleichsweise schwach nach lingual eingesenktem Paraconus, distal verkürzt und mit stark nach distal gekrümmtem Mesostyl. Extremitäten mit mittellangen Metapodien und spät verwachsendem Duplex des Fußes. Intratarsalgelenk mit geringer Wölbung.

2.1.1. Beschreibung und Vergleiche am Gebiss

2.1.1.1. Beschreibung des Holotypus

Der Holotypus besteht aus unvollständigen oberen Zahnreihen, die zusammen mit Fragmenten des Schädels und des Unterkiefers gemeinsam gefunden wurden. Die fragmentären Knochenreste sind für eine Beschreibung ungeeignet. Ein in der Nähe gefundener Unterkiefer bei dem auch der P4 des Holotypus lag, gehört wahrscheinlich dazu und wird als Paratypoid beschrieben.

Die **oberen Molaren** (Abb. 9, Taf. 1, Fig. 2, 4) entsprechen sich grundsätzlich im Bauplan, doch verschieben sich einige Merkmale vom M1 bis zum M3, der in der Gestaltung der Distalseite deutlich abweicht. Alle Molaren

sind dreiwurzellig, erheblich größer als die Prämolaren und haben einen langgestreckt rechteckigen bis trapezoidalen Umriss. M2 ist der größte Zahn der Reihe, erheblich größer als M1 und etwas größer als M3. Die größte Breite der Zähne liegt am M1 und am M3 am Parastyl, am M2 ist sie über beide Style etwa gleich. Beide Haupthöcker der Außenwand sind weit nach lingual geneigt. Der Abstand zwischen Parastyl und Mesostyl ist wesentlich länger als der Abstand von diesem zu dem weit weniger vortretenden Metastyl. Die Ungleichheit der Distanz nimmt von M1 zu M3 zu. Bei M3 ist der Paraconus deutlich weniger nach lingual eingesenkt als bei den vorderen Molaren. Gegen die Spitze hin ist der Paraconus durch eine deutliche aber flache äußere Rippe markiert. Eine entsprechende des Metaconus ist nur am M1 erkennbar. Parastyl und Mesostyl treten als massive Pfeiler hervor, die erst zur Spitze hin schärfer werden, während das Metastyl eine scharfe Kante bildet, die gegenüber den beiden anderen Stylen weiter lingual liegt aber dennoch nach distolabial gerichtet ist. Bei M3 ist es gerade nach distal gerichtet. Sein Mesostyl springt nach distolabial vor und die Außenwand des Metaconus ist transversal ausgerichtet, so dass das Metastyl weiter lingual liegt aber dennoch nach distolabial gerichtet ist. So reicht das Mesostyl etwa ebenso weit nach distal wie der Hypoconus.

Der Protoloph ist meist vollständig, wird jedoch lingual vom Protoconulus sehr dünn. Der Protoconus ist gegenüber dem Protoloph nach distal verschoben, von M1 zu M3 rückt er immer mehr nach lingual, so dass nur bei M3 das linguale Cingulum fast unterdrückt wird. Er ist durch eine schräg nach mesial zum Cingulum verlaufende Leiste mit diesem verbunden. Der Protoloph verbindet sich lingual entweder mit dem Cingulum, oder mit der Leiste zwischen Protoconus und Cingulum. Das von der Vorderseite auf die Lingualseite umlaufende Cingulum ist unter dem Protoconus des M3 durch eine Perlenreihe ersetzt. Bei den vorderen Molaren läuft es lingual vom Protoconus durch. Distal vom Protoconus schließt es die breite Depression ab und endet immer knapp vor der Basis des Hypoconus, von dem es durch eine tiefe Kerbe getrennt bleibt. Dort bildet es einen Wulst, der mehr oder weniger weit nach labial in den Zwischenraum von Proto- und Hypoconus reicht. Der niedrige Protoconus ist lingual steil, labial flach abgedacht. Metaloph und Hypoconus sind nicht gegeneinander abgesetzt. Der Metaloph kann labial unvollständig sein, wo seine freie Spitze knapp vor die Metaconusspitze zeigt oder er ist durch eine schwache Leiste mit dieser verbunden. Lingual bildet der Metaloph den Vorderarm des v-förmigen Hypoconus, dessen

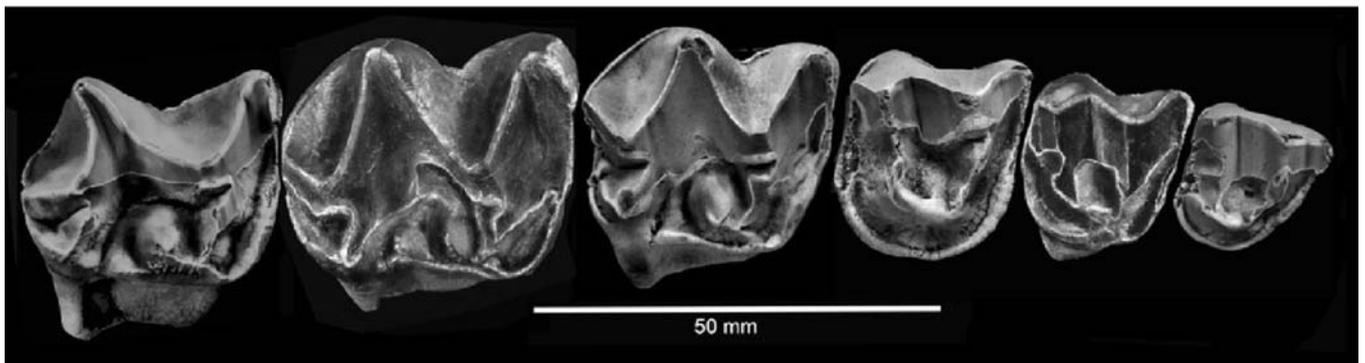


Abb. 9. *Phyllotillon schlosseri* sp. nov.

Holotypus, obere Zahnreihe kombiniert aus Zähnen der rechten und linken Seite.

schwächerer Hinterarm bei M1 vom Cingulum unabhängig ist, bei den hinteren Molaren aber von diesem gebildet wird. Beide Arme schließen zusammen mit dem Metastyl eine seichte, dreieckige Postfossette ein. Eine Crista ist nicht entwickelt. Das Haupttal ist sehr breit und flach, mit einer besonders tiefen, schlitzförmigen Grube labial vom Protoconus. Dieser liegt fast ganz am Vorderrand des Tales, von dem nur ein seichter Ausläufer labial am Protoconus vorbei greift. Die tiefe Abkantung der vorderen Molaren umfasst auch schon schwache Wülste innerhalb der Zentralgrube zwischen Protoconus und Metaloph, die ein Crochet vortäuschen. Das Cingulum ist auf der Labialseite meist am Vorderrand des Mesostyls unterbrochen, während es vom Parastyl absteigend meist eine kurze oder längere, schwache Leiste entlang der Basis bilden kann. Auch vom Metastyl steigt eine mehr oder weniger zarte Cingulum-Leiste ab, die die Rückseite des Mesostyls erreicht. Auf der Mesialseite zieht ein sehr kräftiges Cingulum mindestens bis zum Vorderrand des Protoconus. Dort kann es aussetzen oder lingual an ihm vorbei laufen. Das rückwärtige Cingulum verbindet nur die Basis des Metastyls mit dem Hypoconus und verschließt so die Postfossette.

Die Abnutzung der Molaren beginnt an der Außenwand und verläuft großflächig parallel zu den Kanten der tief eingesenkten Labialhöcker.

Die **oberen Prämolaren** (Abb. 9, Taf. 1, Fig. 6-8) sind gegenüber den Molaren auffällig klein und unterscheiden sich untereinander deutlicher als die Molaren. Alle zeigen in einer Langstreckung des Protoconus und einem hervortretenden Mesostyl den Beginn einer Molarisierung, bei der, ähnlich den Molaren, der Paraconus erheblich länger ist als der Metaconus.

Der **P2** (Taf. 1, Fig. 6) hat einen trapezoidalen Umriss und ist stärker asymmetrisch als die beiden folgenden Prämolaren. Seine Außenwand ist nahezu gerade, ohne linguale Kippung von Höckern. Ein Mesostyl ist nicht entwickelt. Zwei flache, kaum getrennte Wülste der Außenwand zeigen den Aufbau aus zwei Haupthöckern. Deutlich hinter dem weit vorgestreckten Parastyl gehen vom Ectoloph zwei zarte Fältchen aus, die sich zum ebenso dünnen Protoloph vereinigen. Dieser ist durch eine tiefe Einsattelung vom Protoconus getrennt. Dieser erhebt sich als kräftiger, massiver Innenpfeiler und hat keine Verbindung zum Cingulum. Distal setzt er sich in einen kräftigen Hinterarm und einen schwächeren Metaloph fort. Dieser biegt transversal zum Ectoloph. Der Hinterarm trägt eine schwache Andeutung eines Hypoconus und zieht zum Cingulum. Die Postfossette ist weit und seichter als die Zentralgrube. Das Cingulum ist auf der Lingualseite vollständig geschlossen. Labial sind nur zwei dünne Leisten vorhanden, die vom Parastyl und vom Metastyl absteigen.

P3 und P4 sind untereinander ähnlich. Der P4 (Taf. 1, Fig. 8) ist eher symmetrisch, der P3 (Taf. 1, Fig. 7) deutlicher asymmetrisch geformt.

Der Umriss ist quergestreckt rechteckig oder trapezoid, bei P3 mit stärker verkürzter Lingualseite. Es sind zwei Wurzeln vorhanden, von denen die hintere deutlicher verbreitert ist. Beide haben nur ein schwach vortretendes Mesostyl aber zwei flache vertikale Wülste der Außenwand, die den beiden Primärhöckern entsprechen. Der Paraconus

ist bei P4 tiefer nach lingual eingesenkt als bei P3. Der Metaconuswulst liegt bei P3 weiter hinten und endet über dem Hinterrand der Hinterwurzel im aufsteigenden Cingulum, während er bei P4 direkt über der Hinterwurzel und der Basis des Cingulum-Bogens endet. Das Parastyl ist deutlich nach labial herausgestellt, bei P3 kantig, bei P4 eher wulstig. Beide Querjoche sind zart und weit lingual eingekerbt, kurz bevor sie die Innenhöcker erreichen. Beide Grate setzen deutlich unterhalb der Ectolophkante an. Ein gratförmiger Protoconulus ist beim P3 relativ weit labial leicht abgegliedert. Ein Metaconulus ist nicht entwickelt, doch ist an seiner Stelle beim P3 eine zarte Kante gegen das distale Cingulum gerichtet. Beide Quergrate sind lingual durch einen geschlossenen Bogen verbunden, auf dem sich eine Teilung in zwei Höcker kaum abzeichnet. Vom Protoconus des P4 zieht eine wulstige Kante labial in die zentrale Zahngrube, nicht aber bei P3. Das Cingulum der Labialseite ist dünn und folgt direkt der Basis. Es ist mit dem Metastyl verbunden und läuft an der Parastylbasis aus, wo es nur beim P3 seine kantige Form behält. Auf der Lingualseite ist ein stärkeres Cingulum entwickelt, das beim P4 einen geschlossenen hohen Rand bildet. Beim P3 ist es unter dem Protoconus unterbrochen und durch aufsteigende Kanten mit dem Höcker direkt verbunden.

2.1.1.2. Beschreibung der Paratypoide

Im **Unterkiefer** (Taf. 2, Fig. 3-6) entsprechen sich die **Prämolaren und Molaren** stärker im Bauplan als im Oberkiefer. Stärke und Verteilung der Cingula sind sehr variabel, folgen aber bei Molaren und Prämolaren verschiedenen Mustern. Eine Alveole für einen p1 ist nicht vorhanden.

Die unteren Molaren (Taf. 2, Fig. 3, 4) sind grundsätzlich gleichförmig gebaut. Im Gegensatz zur oberen Zahnreihe ist der letzte Molar der Reihe der größte, verschmälert sich aber deutlich nach distal. Die Krone besteht labial aus zwei bogenförmigen Graten, die jeweils eine lingual geöffnete Grube einschließen. Sie sind durch das nur an der Spitze getrennte Höckerpaar Metaconid und Metastylid lingual miteinander verbunden. Beide Bögen sind gleich hoch und spitzwinklig, wobei das Parolophid lingual etwas zurück gebogen ist. Dadurch ist der Talonidbogen weiter geöffnet, die Talonidgrube tiefer. Das Metaconid und das wenig niedrigere Metastylid bilden an frischen Zähnen eine Doppelspitze, die durch eine seichte Kerbe getrennt ist, auf die die Tiefenlinie des Ectoflexids ausläuft. Diese Spitzen sind bei m1 infolge der Abnutzung eingeebnet. Das Paraconid erreicht die Lingualseite des Zahnes, ist aber deutlich niedriger als das Metaconid. Das Entoconid ist dagegen gleich hoch. Auf der Lingualseite sind nahezu keine Cingula entwickelt, lediglich unter der Trigonidgrube verschließt ein kurzer Riegel deren Ausgang. Von der Rückseite her greift das hintere Cingulum bis auf die Lingualwölbung des Entoconids herum. Auf der Labialseite ist ein kräftiges Außencingulum vorhanden, das von vorne bis auf die Wölbung des Hypoconids zieht. Das distale Cingulum ist besonders kräftig und mit der steilen Hinterkante des Entoconids verbunden, die sehr stark werden kann. Ein Hypoconulid ist nicht entwickelt, doch ist am m3 das distale Cingulum noch etwas weiter nach distal ausgebaut als bei den anderen Molaren.

Die **unteren Prämolaren** (Taf. 2, Fig. 3, 4) sind deutlich kleiner als die Molaren. Das Trigonid ist deutlich höher als das Talonid und nach vorn verschmälert. Der Talonidbogen ist gegenüber den Molaren deutlich asymmetrisch, mit einem nach distal gerückten Hypoconid. Das Entoconid ist durch eine Abschwächung des Grates mehr oder weniger deutlich abgesetzt, ein Zeichen geringerer Molarisierung. Die Trennung von Metaconid und Metastylid ist meist weniger ausgeprägt als bei den Molaren. Das Paraloiphid ist bei p3 nur kurz, bei p4 länger nach lingual gerichtet, doch kürzer als bei den Molaren. Nur bei diesem Zahn bildet die Basis der Trigonidgrube eine scharf eingeschnittene transversale Kerbe. Das Außencingulum ist im Bereich des Trigonids oft schwächer entwickelt und öfter unterbrochen als bei den Molaren, unter dem Talonid ist es den Molaren ähnlich. Von der Paraconidspitze aus absteigend zieht das Cingulum beim p4 weiter auf die Lingualseite als bei den Molaren. Das distale Cingulum zieht nicht auf die Lingualseite weiter.

Die **zwei unteren Incisiven** ZD 30 (Taf. 2, Fig. 5, 6) wurden nahe den Bruchstücken des Unterkiefers gefunden. Sie haben einfache, spatelförmige Kronen, die auf verschiedene Weise asymmetrisch sind. Ihre einfachen Wurzeln mit ovalem Querschnitt sind erheblich länger aber etwas schmaler als die Krone. Der größere, linke wird in Analogie zu anderen Schizotheriinae als i1 betrachtet. Er ist labial konvex, lingual flach konkav. Auf seinem umlaufenden Längsgrat sind zwei kaum vortretende Spitzen erkennbar, denen jeweils auf Labial- und Lingualseite zwei flache Rippen entsprechen. Auf beiden Seiten der Krone geht der Längsgrat in kurze Cingulum-Ansätze über, die nach lingual konvergieren, sich jedoch nicht erreichen. Die Kronenbasis steht schräg auf der Längsachse der Wurzel. Die Schneide des Zahnes ist von der Nahrung etwas poliert. Der kleinere rechte Incisiv ist weniger asymmetrisch. Er wird als i2 betrachtet. Seine Schneide ist fast gleichmäßig gebogen und zeigt keinerlei Andeutung einer Zweispitzigkeit. Lediglich auf der konkaven Lingualseite lassen sich zwei schwache vertikale Wülste erkennen. Die Cingulum-Ansätze kommen

einander näher als beim i1. Die Kronenbasis steht rechtwinkelig auf der Längsachse der Wurzel. Diese ist mehr gerundet als die des i1. Die Schneide des Zahnes ist stärker abgenutzt als die des i1, doch tritt nirgends das Dentin zu Tage. Auch ein großer Teil der Labialseite ist poliert.“

2.1.1.3. Merkmale anderer Individuen

Obere Molaren

Die Variabilität der Backenzähne ist, von der Größe abgesehen, gering. Variabel sind die Stärke der Cingula, die sagittale Distanz des Protoconus zum Protoiphid, die Ausbildung eines vom Cingulum unabhängigen Hinterarms am Hypoconus und die Verbindung des lingualen Cingulums zum Protoiphid und/oder Protoconus. Am stärksten variiert der linguale Abschnitt des Protoiphids, der hoch und schmal, tief abgesenkt oder nahezu verschwunden sein kann. Die Größe variiert im Rahmen des deutlichen Geschlechtsdimorphismus, wenn auch weniger als bei manchen Extremitätenknochen.

Der **M3** (JC 39, Taf. 1, Fig. 5), der nahe den Zähnen des Holotypus gefunden wurde, gehört seiner stärkeren Abnutzung nach nicht zu diesen. Er unterscheidet sich von den vorderen Molaren stärker als der des Holotypus. Er ist kleiner und im distalen Bereich noch stärker verkürzt. Dadurch liegt der Protoconus dem Hinterrand des Protoiphids direkt an, was auch beim M1 derselben Zahnreihe der Fall ist. Sein Mesostyl ist so stark nach distolabial gerichtet, dass der Hypoconus des M3 weniger weit distal liegt als das Mesostyl. Dadurch verläuft die Außenwand des Metaconus transversal und das Metastyl rückt weiter nach lingual als beim Holotyp. Der Metaiphid ist direkt zum Metaconus gerichtet und mit diesem direkt verbunden. Die Postfossette ist beim M3 durch das weiter lingual liegenden Metastyl viel stärker eingeengt als bei den vorderen Molaren

Obere Prämolaren

Trotz der geringen Zahl der Objekte ist eine erhebliche Variabilität zu beobachten. So ist die Stärke des Protoiphids am P2 sehr unterschiedlich. Bei den P3 und P4 ist nicht nur die mehr oder weniger deutliche Teilung des Innenhöckers,

Tabelle 3. Vergleichende Maße an oberen Backenzähnen: (Maße aus * Forster-Cooper 1920).

Art	Nr. \ Maß	P2L	B	H	P3L	B	P4L	B	M1L	B	M2L	B	H	M3L	B	H
<i>Phyllotillon schlosseri</i>	JC39 dex.	16,6	15,9	13,6	20,5				27,3	25,4	38,8	32,1	--			
	” sin.					22,9					37,2	32,9	--	34,7	31,6	22,8
	JC41 sin.										39,9	33,9	--			
	JC95 dex.										39,8	32,5	22,4			
	JC65 dex.						21	25,1								
(Holotypus)	ZD29 dex.	17,5	18,6	13,5	20,1	21,3			30,9	28,2	--	--		32,0	30,0	23,6
	ZD29 juv	15,1	11,8													
(Holotypus)	ZD29 sin.										34,4	30,3	22,8			
(Holotypus)	ZD31 dex.						22,1	26,9								
<i>Ph. naricus</i>	BMNH*				23	23	25	26						48	36	
	BMNH*				23		25	27	32	-30	47	37				
<i>Metaschizoth. bavaricum</i> 1959 II	11973 dex.				18	20,5	21,4	24,8								
	11613 sin.				18,4	20,4										
	11628 sin.						18,6	22,0								
	11612 sin.										34,8	29,7				

verbunden mit einer entsprechenden Abflachung der Innenwand, variabel. Die am P3 des Holotypus entwickelte nach distal gerichtete Kante des Metalophs tritt auch bei einem isolierten P4 auf. Das Cingulum der Lingualseite kann auch bei den P4 am Protoconus unterbrochen oder durch aufsteigende Kanten mit dem Höcker direkt verbunden sein. Gelegentlich verbinden sich Hinter- und Vorderwurzel eines P4 auf der Lingualseite.

Tabelle 4. Maße an unteren Backenzähnen.

Nr.	ZD 79	ZD 31	ZD 132	ZD 16	JC 95	JC 96
p2L			12,9 sin.			
p2B			6,7 sin.			
p2H		dex/ sin.	11,6 sin.			
p3L	18,6	19,9				
p3Bv	11,0	10,8				
p3Bh	12,7	11,4				
p3H	11,4	(14,2)				
p4L	23,5	23,2 22,8	--			23,1 sin.
p4Bv	14,0	12,5 12,9	13,9 dex			13,9 sin.
p4Bh	13,6 sin.	13,7 13,8	--			14,3 sin.
p4H	16,6 sin.	17,7 19,4	17,7 dex			19,4 sin.
m1L	27,5 dex	28,4 --	--			28,6 sin.
m1Bv	14,6 dex	14,8 --				--
m1Bh	16,7 dex	16,4 --				17,0 sin.
m1H	15,2 dex	14,1 --				--
m2L	36,6 dex	-- 38,2	--		39,4	37,6 sin.
m2Bv	19,5 dex	-- 19,7	--		20,0	19,9 sin.
m2Bh	19,5 dex	19,4 18,4	20,5 sin.		20,5	20,5 sin.
m2H	21,5 dex	-- 20,7	21,9 sin.		23,0	23,6 sin.
m3L	42,2 sin.	39,7 --	--	39,2		(39,6)dex.
m3Bv	21,5 sin.	18,8 20,2	--	--		20,2 dex.
m3Bh	21,4 sin.	17,4 19,4	20,4 sin.	18,2		--
m3H	23,6 sin.	22,8 --	--	22,8		24,7 dex.

Untere Molaren

Die Merkmalsarmut der unteren Molaren erlaubt wenig an Variationen. Lediglich in der Stärke der Cingula und in der Spaltung zwischen Metaconid und Metastylid sind geringe Unterschiede erkennbar.

Untere Prämolaren

Der einzige p2 unterscheidet sich von den nachfolgenden Prämolaren durch die starke Verkürzung des Trigonids, dessen Paraconid gerade nach vorn gerichtet ist. Die nachfolgenden Prämolaren nehmen an Größe, vor allem an Breite zu. An einem der p3 bildet das Ectoflexid eine sehr scharfe, schräg verlaufende Kerbe, unter der das Außencingulum unterbrochen ist. Eine vom Entoconid absteigende Leiste kann einen niedrigen Riegel im Ausgang der Talonidgrube bilden. Bei dem p4 des Kieferfragments ZD 79 (Taf. 2, Fig. 1) ist das

lange Paralophid in zwei Äste gespalten, ähnlich wie dies bei den d3 anderer niederkroniger Perissodactylen vorkommt. Der Zahn kann aber wegen der Dicke seines Schmelzes nicht als Milchmolar betrachtet werden. Auch hier ist die Trigonidgrube des p3 flacher, bei p4 als scharfe Kerbe entwickelt.“

Vordergebiss

Es liegen insgesamt vier untere **Incisiven** vor, die drei verschiedenen Typen entsprechen. Der schlecht erhaltene Incisiv ZD 29 entspricht dem Typ des i1, ist aber deutlich größer. Beide Enden des Längsgrats bilden kleine Pfeiler, die sowohl lingual als auch labial in kurze Cingulum-Ansätze auslaufen. Der Doppelwulst der Labialseite ist deutlicher entwickelt, die Mitte der Lingualseite ist nicht erhalten. Die Kronenbasis ist schräg. Eine Politur der Schneide ist kaum angedeutet.

Das winzige Zähnchen ZD 132 wird als **di1** gedeutet, da es mehrere Merkmale mit dem i1 gemeinsam hat. Die breite Krone lässt zwei Spitzen erkennen, von denen aber nur die mesiale einem Wulst der Lingualseite entspricht, während beide je einem Wulst der Labialseite entsprechen. Die Kronenbasis steht schräg auf der Längsachse der Wurzel. Ansonsten sind die Unterschiede zum i1 erheblich. Der Zahn ist erheblich kleiner. Die Krone ist breiter als hoch. Die Enden des Längsgrats bilden massive Pfeiler, die fast dieselbe Höhe erreichen wie die beiden mittleren Spitzen. Die Wurzel ist drehrund und zeigt lingual die beginnende Resorption, Die Labialseite der Krone lässt eine leichte Politur erkennen.

Tabelle 5. Maße an Incisiven.

Strecke // Pos., Nr.	i1 sin., ZD 29	i1 sin., ZD 30	i2 dex., ZD 30	di1 sin., ZD 132
Kronenbreite	11,3	10,5	9,1	7,3
Kronendicke	6,8	6,3	6,2	4,7
Kronenhöhe	13,5	12,5	11,6	4,9
Wurzellänge	--	30,7	27,5	5,3
Wurzelbreite	8,8	8,3	7,4	5,3
Wurzeldicke	6,7	6,4	7,3	4,6

Lacteale Backenzähne

Ein Zahn aus der Serie JC 29 (Taf. 1, Fig. 9) ist möglicherweise der einzige vertretene Milchmolar, wofür die geringe Schmelzdicke spricht. Auch die gespreizten Wurzeln, die geringere Größe und die niedrige Krone mit komplizierteren Elementen entsprechen wohl einem Milchzahn, dem **D2 dex**.

Der Umriss ist etwa dreieckig. Von den zwei Wurzeln ist die hintere verbreitert. Die Labialwand ist insgesamt flach gerundet, mit einer schwachen Furche, die über der Rückseite der Vorderwurzel eine schmalere hintere von einer breiteren vorderen Wölbung abgrenzt. Dies könnte zwei eng benachbarten Spitzen auf dem Längsgrat entsprechen, zwischen denen der Metaloph entspringt. Der längere, vordere Teil des Ectolophs biegt leicht einwärts zu der Stelle, wo der Protoloph ansetzt und geht dann zur Spitze des kleinen, über die Außenwand vortretenden Parastyls weiter. Diese Spitze erhebt sich nur etwas über den Längsgrat. Aus der Außenkante des Parastyls geht ein

kontinuierliches Cingulum hervor, das direkt der Zahnbasis aufsitzt und sich hinten zum Metastyl verdickt, das direkt ins Hintercingulum weitergeht. Vom kürzeren, hinteren Teil des Längsgrates geht ein breiter lingualer Wulst aus, der als erstes von der Abnutzung des Zahnes überschliffen wird.

Der Metaloph ist zart und verbindet die Oberkante der Außenwand geradlinig transversal mit dem Hinterrand des Lingualhöckers. Der Protoloph ist noch schwächer und beginnt etwas unter der Kante des Längsgrates. Er zieht etwas gebogen zu einer Aufwölbung des lingualen Cingulums. Auf der Vorderseite des Zahnes wird der geschlossene, hohe Rand vom Cingulum gebildet, das direkt in den Vorderrand des leicht geteilten Lingualhöckers übergeht. Zwischen den beiden Teilen des Protoconus bildet das Cingulum unter dem Lingualgrat einen v-förmigen Bogen, der vom Vorderrand des Protoconus ausgeht. Das Haupttal zwischen den Quergraten ist weit. Die Präfossette ist schmal. Die etwas breitere und lange Postfossette legt sich leicht gebogen um den Wulst des Ectolophs herum.

Mandibel

Die meisten Mandibelfragmente zeigen keine besonderen Merkmale. Lediglich das Fragment ZD 79 (Taf. 1, Fig. 10, Taf. 2, Fig. 7) das offenbar zu einem relativ schwachen Individuum gehört, bietet einige Informationen. Der Unterrand des Corpus ist gerade und beginnt im Bereich von p4 nach vorn anzusteigen. Der Hinterrand der Symphyse liegt neben der Mitte des p2. Das Foramen mentale liegt beidseitig deutlich vor p2, links weiter vorn als rechts. Dahinter folgt auf jeder Seite ein kleineres Foramen, links unter der Vorderwurzel des p2, rechts unter der Hinterwurzel des p3. Lediglich am Vorderrand des linken Astes lässt sich der Rest einer Incisiven-Alveole erkennen. Addiert man dazu die Länge des i1, so ergibt sich etwa eine Symphysenlänge von 67 mm. Der Symphysenwinkel ist nicht rekonstruierbar.

Tabelle 6. Maße der Mandibel ZD 79.

Strecke // Seite	sin.	dex.
Höhe unter m3	51,3	50,6
Breite unter m3	26,8	26,4
Höhe unter p4/m1	47,0	46,2
Breite unter p4/m1	23,1	22,0
Höhe unter p3 v.	41,9	43,2
Breite unter p3 v.	20,0	21,2

Tabelle 7. Größenvergleiche an oberen Backenzähnen (Nach Maßen aus: * Coombs 2009, Tab. 1; # Coombs 1978, Tab.1, ° Fahlke und Coombs 2009, x Forster-Cooper 1920: 361). Die Nummern der verwendeten Objekte siehe Tab. 8.

Art	Maß	P3L	P3B	P4L	P4B	M1L	M1B	M2L	M2B	M3L	M3B
<i>Phyllotillon schlosseri</i>	Mittelwert	20,1	21,3	20,9	21,6	29,1	26,8	35,7	32,3	34,7	31,7
<i>Moropus elatus</i> #	Mittelwert	22,7	21,2	25,1	31,1	37,5	35,4	52,5	42,6	55,0	46,6
<i>Moropus wetzleri</i>		19,0	24,2	16,9	20,0			37,8	32,3		
<i>Phyllotillon naricus</i> ^x	Mittelwert große Ex	22,0	21,8	22,8	25,1	33,5	32,7	47,5	35,3	48,3	38,2
	Mittelwert kleine Ex							41,0	33,3	42,8	36,1
<i>Metaschizotherium bavaricum</i> *	Mittelwert große Ex	18,2	20,5	21,4	24,8						
	Mittelwert kleine Ex			18,6	22,0			34,8	29,7		
<i>Metasch. fraasi</i> °	Mittelwert	17,5	21,0	22,0	25,0	32,0	36,0	44,8	32,5	41,0	35,0
<i>Metaschizotherium</i>	Mittelwert große Ex					37,5	32,8	50,4	38,7	53,3	44,5
vel <i>Ancyl. La Grive</i> *	Mittelwert kleine Ex							45,4	38,1	47,6	44,7

Ebenso ist keine Zahnreihe so vollständig, dass über die Länge der Zahnreihen etwas gesagt werden kann. Der Angulus mandibulae ist sehr dünn, ohne verstärkten Rand.

2.1.1.4. Gebissvergleiche

Da von den Arten, die zum Vergleich herangezogen werden, teilweise nur Gebissreste bekannt sind, werden die Zahnmerkmale hier gesondert verglichen. Dabei spielen die Tendenzen zur Langstreckung der Molaren und zur Molarisierung der Prämolaren eine wichtige Rolle, auch wenn die Schwankungsbreite innerhalb der Arten die Artunterschiede oft übertrifft.

Metrische Vergleiche

Zwischen den verglichenen Arten gibt es nur geringe Größenunterschiede (Tab. 7, 9), die durch die Schwankungsbreiten und den Geschlechtsdimorphismus innerhalb der einzelnen Arten weit übertroffen werden. Auch bei den Längen-Breiten-Indices der oberen Molaren (Tab. 8) überlappen sich die Schwankungsbreiten erheblich. Betrachtet man die jeweiligen Minimal- und Maximalwerte, dann lässt sich zumindest bei den oberen Backenzähnen eine gewisse Gruppierung erkennen. *Moropus elatus*, die größte Art dieser nordamerikanischen Gattung ist größer als alle eurasischen Schizotheriinae des Unter- und Mittelmiozäns. Unter den eurasischen Formen ist *Phyllotillon naricus* wenig größer als *Phyllotillon schlosseri*. Noch etwas kleiner ist *Metaschizotherium bavaricum* im tiefen Mittelmiozän, dessen jüngere Schwesterart *M. fraasi* die Größe der *Phyllotillon*-Arten erreicht und in manchen Zahnpositionen übertrifft.

Die Art *wetzleri*, die schon zu verschiedenen Gattungen gestellt wurde, ist etwa so groß wie die kleineren Exemplare von *Phyllotillon* und die größeren von *Metaschizotherium*.

Besser lassen sich die einzelnen Fundkomplexe nach den Längen-Breiten-Indices der oberen Molaren charakterisieren. In der Langstreckung der Molaren entspricht *Phyllotillon naricus* etwa *Moropus elatus*, während *Phyllotillon schlosseri* etwas weniger langgestreckte Molaren hat. Dies gilt insbesondere für den letzten Molaren, der bei dieser Art stärker von distal verkürzt ist als bei den anderen. Die beiden Arten von *Metaschizotherium* übertreffen *Phyllotillon schlosseri* deutlich in der Langstreckung der Molaren, während nur die Molaren von *M. fraasi* sowohl in der Größe als auch in der Längenentwicklung die Werte von *Phyllotillon naricus* erreichen. Das von Viret (1961: 57) zu

Tabelle 8. L:B Indices oberer Molaren (Nach Maßen aus: * Coombs 2009, Tab. 2; # Coombs 1978, Tab.1, ° Fahlke und Coombs 2009, × Forster-Cooper 1920: 361).

Art	Nr.	P3	P4	M1	M2	M3
<i>Moropus elatus</i>	CM 2103 #			1,17	1,30	1,23
	AM 9923 #			0,95	1,02	1,06
	AMNH 11322 #			0,99	1,26	1,21
	AMNH 14427 #			1,14	1,36	1,23
<i>Moropus wetzleri</i>	SMNS WT29.9.87	0,79			1,17	
<i>Phyllotillon naricus</i>	302-3 ^x		0,96	1,24		1,25
	304 ^x		1,09			
	305 ^x		0,84	1,07		
	310 ^x				1,29	1,29
	BMNH 12159 + 1262 *	0,96	0,85	1,02	1,35	1,26
	BMNH 12160 + 1263 dex. *	1,06	0,96			1,20
	BMNH 12161 + 12163 sin. *	1,01			1,23	1,16
<i>Phyllotillon schlosseri</i>	JC 39 dex.			1,07	1,21	
	JC 39 sin.				1,13	1,10
	JC 41 sin.				1,18	
	JC 95 dex.				1,22	
	ZD 29 dex.			1,10		
	ZD 29 sin.				1,14	
	Mittelwerte			1,11	1,18	(1,10)
<i>Metaschizotherium vel Anylotherium</i> La Grive	MNHL 1002, 1001 *			1,14	1,19	
	MNHL 1007, 1006 *				1,30	1,04
	MNHL 3121 *					1,20
<i>Metaschizotherium bavaricum</i> Sandelzhausen Häder Stätzing ? Viehhausen*	BSPG 1959 II 2507*	0,92	0,90	1,17	1,22	
	BSPG 1959 II 11613+11621*	0,97			1,27	
	BSPG 1959 II 11573+11630+11571*+11612*	0,97	0,96	1,13	1,17	
	NMA 457/1915, 92553/761*			1,22		
	NMA 86-372*		1,00			
<i>Metaschizotherium fraasi</i>	SMNS 9861, 5351°	0,86			1,32	1,17
	GPIT Nr.?, NMB Sth 701°		0,88	1,23		
	SMNS 4851°				1,28	

Tabelle 9. Größenvergleiche unterer Backenzähne, (Nach Maßen aus: *Coombs 2009, Tab. 2, # Holland und Peterson: 248 f.).

Art	Maß	p3L	p3B	p4L	p4B	m1L	m1B	m2L	m2B	m3L	m3B
<i>Phyllotillon schlosseri</i>	Mittelwert	19,3	12,1	23,2	13,9	28,2	16,7	38,0	20,0	37,7	19,8
<i>Moropus elatus</i> #	CM 1604	25,0	16,0	28,0	20,0	36,0	24,0	47,0	27,0	53,0	29,0
<i>Moropus wetzleri</i>	1867 XII 5 / 1881 IX 37	20,1	(13,0)	21,2	14,1	27,5	14,1	38,0	(20,5)	39,3	29,7
<i>Phyllotillon naricus</i> *	Mittelwert große Ex	18,9		23,1	14,5	28,0	15,9	39,8	20,7	46,4	22,6
	Mittelwert kleine Ex	15,7		22,7	12,2					43,6	21,1
<i>Metaschizotherium bavaricum</i> *	Mittelwert große Ex	19,4	11,5	22,8	13,1	29,1	15,7	38,3	20,1	35,3	19,0
	Kleineres Exemplar	16,4	9,2			26,0	14,3	35,4	19,5	33,6	18,1
<i>Metasch. fraasi</i> *	Mittelwert					30,9	17,4	41,5	21,4		
<i>M. vel A. La Grive</i> *	Mittelwert			25,1	14,0	33,7	18,2	44,5			

Phyllotillon naricus gestellte Material von La Grive übertrifft diese Art sowohl als auch *Metaschizotherium fraasi* teilweise an Größe, während die Langstreckung der Molaren etwa beiden entspricht. Eine Entscheidung über die Zuordnung dieser Form kann nur anhand der morphologischen Merkmale erfolgen.

Vergleicht man die Größenmaße der beiden hinteren Molaren, so zeigen sich dabei ebenfalls relevante Unterschiede (Tab. 11), die schon Coombs (2009:109) als Merkmal

aufführt. Bei *Moropus elatus* ist der letzte Molar größer als der vorletzte. Dies trifft auch für *Phyllotillon naricus* zu, während bei *Phyllotillon schlosseri* der letzte Molar kleiner ist. Dies ist auch bei *Metaschizotherium bavaricum* der Fall, während bei *M. fraasi*, wenigstens die Breite des letzten oberen Molaren die des vorletzten meist übertrifft. Bei der Fundgruppe von La Grive ist im Gegensatz zu allen anderen Formen der letzte Molar gegenüber dem vorletzten erheblich vergrößert.

Tabelle 10. L:B Indices unterer Backenzähne (Nach Maßen aus: *Coombs 2009, Tab. 2, # Holland und Peterson: 248 f.).

Art	Nr.	P2	P3	P4	m1	m2	m3
<i>Moropus elatus</i>	CM 1604 #	1,58	1,56	1,40	1,50	1,74	1,83
<i>Moropus wetzleri</i>	BSPG 1867 XII 5/6		1,50	1,63		2,13	1,96
<i>Phyllotillon naricus</i>	12164 A*			1,60	1,79	2,03	
	12165 B*			1,59	1,55	1,83	2,07
	12165 C*						1,89
<i>Phyllotillon schlosseri</i>	ZD 79		1,46	1,68	1,65	1,70	1,96
	ZD 31 dex.		1,75	1,69	1,73		1,60
	ZD 31 sin.			1,65		1,94	
	ZD 132 sin.	1,11					
	ZD 16 dex.						2,15
	JC 95 dex. JC 96 sin.				1,62	1,68	1,83
<i>Metaschizotherium bavaricum</i>	BSPG 1959 II 2508 dex. *	1,65	1,80	1,74	1,86	1,96	
	BSPG 1959 II 11606 *	1,60	1,63	1,63	1,78	1,82	1,85
	BSPG 1959 II 2509 sin. *	1,55	1,70	1,64	1,78	1,92	
	BSPG 1959 II 11605 dex.*				2,01	1,98	
<i>Metaschizotherium fraasi</i>	NMA 86-373/SMNS 4773*				1,78	1,95	
<i>Metaschizotherium vel</i>	MNHL o.Nr./ 3112*			1,77	1,93		
<i>Ancyloth. La Grive</i>	MNHL o.Nr / 3119*			1,81	1,88		

Tabelle 11. Längen- und Breitenverhältnisse der hintersten Molaren in Ober- und Unterkiefer (Nach Maßen aus: * Coombs 2009, Tab. 1; # Coombs 1978, Tab.1, *Forster-Cooper 1920: 361).

Art	Objekt	M3/M2 L	M3/M2 B	Objekt	m3/m2 L	m3/m2 B
<i>Phyllotillon schlosseri</i>	JC 39	0,93	0,96	ZD 79	1,15	1,10
	ZD 29	0,93	0,99	JC 96	1,05	0,99
				ZD 31	1,04	1,00
<i>Moropus elatus</i>	Mittelwert #	1,05	1,09	CM 1604 #	1,13	1,07
<i>Phyllotillon naricus</i>	Mittelwert große Ex ^x	1,02	1,08	Mittelwert große Ex*	1,17	1,09
	Mittelwert kleine Ex ^x	1,04	1,08			
<i>Moropus wetzleri</i>				1867 XII 5	1,03	0,99
<i>Metaschizotherium bavaricum</i>				Mittelwert große Ex*	0,92	0,95
				BSPG 1959 II 11607*	0,95	0,93
<i>Metaschizotherium fraasi</i>	Mittelwert*	0,92	1,07			
<i>Meta./Anc. ? La Grive</i>	Mittelwert große Ex*	1,06	1,14			
	Mittelwert kleine Ex*	1,05	1,17			

Besser als die metrischen Verhältnisse erlauben es einzelne Merkmale die Arten zu unterscheiden.

Vergleich mit *Phyllotillon naricus*

Gegenüber *Phyllotillon naricus* zeichnet sich *Ph. schlosseri* durch eine stärkere Verkürzung der letzten oberen Molaren aus. Dadurch wird das Metastyl weiter nach lingual gerückt als bei allen verglichenen Arten und der Hypoconus liegt etwa gleichauf oder weiter mesial als das nach distolabial gerichtete Mesostyl. Dieses Merkmal kommt weder *Ph. naricus* noch irgendeiner anderen Vergleichsart zu. Gegenüber dieser Art ist der Protoconus des P4 deutlich länger gestreckt, während sein labialer Wulst nicht zu einem Grat ausgebaut ist wie bei der Vergleichsart. Dies mag aber, wie ein Vergleich mit der Population von Sandelzhausen zeigt, auf individueller Variation beruhen. Auf der Abbildung bei Forster-Cooper

(1920: Taf. 1) ist eine Metaconusrippe auch am M2 zu erkennen, die bei *Ph. schlosseri* fehlt.

Vergleich mit *Moropus elatus*

Im Oberkiefergebiss unterscheiden sich beide Arten von *Phyllotillon* vor allem in den Prämolaren, die stärker molarisiert sind als bei *Moropus*. Bei dieser und anderen nordamerikanischen Arten konvergieren beide Querjoche in einem zugespitzten Protoconus dessen labialer Wulst oder Grat mit *Phyllotillon* übereinstimmt, jedoch verlaufen dessen Querjoche etwa parallel und sind durch einen langgestreckten oder leicht geteilten Protoconus verbunden, der einen labialen Wulst oder Grat trägt.

Vergleich mit *Moropus wetzleri*

Von der Art aus dem tieferen Untermiozän von Ulm (MN 2) unterscheidet sich *Phyllotillon schlosseri* durch die etwas größeren Maße und vor allem durch die beginnende

Molarisierung der oberen Prämolaren durch Verlängerung des Protoconus und linguales Auseinanderrücken der Transversalgrate. Bei *Phyllotillon schlosseri* fehlen dafür die mesiale und die distale Leiste am Protoconus, die bei *M. wetzleri* zu einer Verlängerung dieses Höckers ohne Spaltungstendenz führen. Dazu kommt die stärkere Verkürzung des oberen M3. Das mesiale Cingulum des m3 ist dagegen noch weiter ausladend.

Vergleiche mit *Metaschizotherium bavaricum* von Sandelzhausen:

P3 und P4 von *Phyllotillon schlosseri* sind größer und stärker voneinander verschieden als bei *Metaschizotherium bavaricum*, da der Umriss des P3 stärker asymmetrisch ist. Das Parastyl ist weiter nach labial ausgestellt und immer kantig entwickelt ohne eine distinkte Parastylfurche. Das labiale Cingulum ist länger und höchstens am Parastyl unterbrochen. Die Lingualhöcker sind weniger weit voneinander getrennt und lingual abgeflacht, nicht eingeschnürt wie bei den meisten Stücken von *Metaschizotherium bavaricum*. Die Paraconusrippe ist wesentlich schwächer als bei den Stücken von Sandelzhausen.

Gegenüber den **Molaren** von *Metaschizotherium bavaricum* fehlt bei *Phyllotillon schlosseri* die Metaconusrippe bei M2 und M3. Die Paraconusrippe ist schwächer. Auffällig ist, dass der Abstand vom Mesostyl zum Metastyl speziell beim M2 deutlich kürzer ist als bei *M. bavaricum*. Der Protoconus ist schlanker; sein mesiodistaler Abstand zum Protoloph ist bei *M. bavaricum* generell enger, während dies bei *Phyllotillon schlosseri* nur bei einzelnen Individuen vorkommt. Die tiefe linguale Absenkung des Protoloph, die *M. bavaricum* auszeichnet, ist bei *Phyllotillon schlosseri* weniger ausgeprägt. Der letzte Molar dieser Art ist stärker verkürzt als bei allen Vergleichsarten mit nahezu transversal gestelltem Metastyl und nach distolabial gestreckten Mesostyl. Das mesiale Cingulum des m3 ist noch deutlich weiter nach mesial ausladend, auch wenn dieses Merkmal offenbar einer gewissen individuellen Variation unterliegt.

2.1.2 Beschreibung und Vergleiche postcranialer Skelettelemente

Die Reste des Stammskeletts sind nur durch fragmentarische Rippen und Wirbel repräsentiert und in diesem Zustand von anderen großen Perissodactylen, insbesondere Rhinocerotiden nicht zu unterscheiden. Da auch nur von *Moropus* gesichertes Vergleichsmaterial vorliegt, wird auf ihre Beschreibung hier verzichtet.

2.1.2.1 Vorderextremität

Von den proximalen Elementen der Vorderextremität liegen nur einige Fragmente vor, die wenig Informationen bieten. Zwei proximale Fragmente einer rechten und einer linken **Ulna** (JC 63) haben Teile der Incisura semilunaris erhalten, die Merkmale der Subfamilie erkennen lassen. Der Tuber olecrani ist durch ein schlankes, vor allem schmales Collum abgesetzt. Bei beiden Stücken ist die weit ausladende Medialeseite der Incisura semilunaris erhalten, während die kürzere laterale Seite beschädigt ist. Dort befindet sich teilweise anstatt der Gelenkfläche eine Synovialgrube. Medial liegt die Fläche auf einem weit über den Schaft heraustretenden Fortsatz. Ihr Oberrand ist durch eine deutliche Einziehung vom Processus anconaeus abgesetzt, der nicht erhalten ist. Der Medialrand ist breit

gerundet. Cranial ist die Fläche durch eine scharfe, etwa rechtwinklige Kante gegen die Incisura radialis ulnae abgegrenzt. Diese stark nach distal gerichtete Gelenkfläche dreht sich unter dem Rollkamm der Incisura semilunaris noch weiter nach distal, so dass ihr lateraler Abschnitt ganz nach distal weist. Zugleich wird die Fläche breiter und greift tief in eine Aushöhlung der Cranialeseite hinein, so dass die Ulna dort weit auf das Capitulum radii übergreift. Dieser Teil der Incisura radialis ist in craniocaudaler Richtung konvex gewölbt. Unterhalb des Medialrandes der Incisura semilunaris erstreckt sich eine markante Muskelansatzstelle nach distal auf den Schaft.

Es ist kein Exemplar erhalten, das eine Fusion zwischen Radius und Ulna belegt.

Vergleiche an der Ulna:

Ähnlich wie bei *Metaschizotherium bavaricum* ist die Gelenkfläche der Incisura semilunaris durch eine breite Synovialgrube unterbrochen, die einen kleinen distolateralen Teil abtrennt. Bei *Ancylotherium* ist dieser Teil vollends reduziert, so dass sich die Gelenkfläche nicht auf den Processus coronoideus lateralis erstreckt. Der ausgedehnte mediale Teil der Fläche ist bei *Phyllotillon* weniger tief von caudal eingebuchtet als bei *Moropus*, bei *Ancylotherium* und *Metaschizotherium*, bei dem die Einbuchtung ganz fehlen kann, noch weniger.

Bei den jüngeren Vergleichsgattungen ist die Incisura radialis ebenso tief in die craniale Höhlung der Ulna eingesenkt wie bei *Phyllotillon schlosseri*, dreht sich aber lateral davon nochmals abrupt um 90°, so dass ihr lateraler Abschnitt auf dem Processus coronoideus lateralis etwa senkrecht steht. Dieser Teil ist bei den Ulna-Fragmenten von *Phyllotillon schlosseri* nicht erhalten. Der eingesenkte Teil der Incisura radialis ist bei *Ancylotherium* am stärksten über die horizontale Position hinaus gedreht, bei *Phyllotillon* und *Metaschizotherium* etwas weniger. Ebenso ist er bei *Ancylotherium* am breitesten. Bei dieser Gattung ist der Processus anconaeus breiter, seine transversale Wölbung etwas weiter als bei den älteren.

Carpus

Das einzige gut erhaltene **Radiale** (ZD 123), Taf. 3, Fig. 1, in dem Material ist im Vergleich zu den übrigen Knochen sehr groß. Proximal trägt es die kaum gewölbte ausgedehnte Gelenkfläche für den Radius, die volar von einem balkonartig vorspringenden Tuber weit überragt wird. Die Fläche ist medial sehr tief, wird aber lateral von der Mitte durch eine tiefe volare Incisur stark verschmälert. Am Boden der Incisur öffnet sich ein großes Foramen. Die Dorsalseite der Fläche biegt am Lateralrand abrupt zu einer tiefen Halbmulde ab, hinter der die große proximale Lateralfläche für das Intermedium beginnt. Sie reicht etwas weiter nach volar als die Schmalseite der Proximalfläche.

Nur ein schmaler Saum entlang der Carpale-3-Facette ist als distale Lateralfläche erkennbar. Distal liegt die große, sattelförmige Gelenkfläche für das Carpale 2, die lateral fast bis zur Senkrechten abbiegt. Während sie transversal tief konkav ist, wechselt ihre dorsovolare Wölbung von medial schwach konkav zu einem lateral schräg verlaufenden konvexen Rollkamm. Ihr senkrechter Lateralabschnitt bildet mit der schmalen Fläche für das Carpale 3 eine scharfe, hohe Kante. Die Carpale-3-Facette steht ebenfalls steil und weist mit etwa 50° nach lateral. Sie ist dorsovolar

Tabelle 12. Maße an der Ulna.

Art	<i>Phyllotillon schlosseri</i>				<i>Met. bavaricum</i>		<i>A. pentelici</i>
	JC 63 sin.	JC 63 dex.	JC 101 sin.	JC 91 sin.	1959 II 11644	11645	BSPGAS II 152
Breite des Collum		26,4			22,5	(30,2)	46,3
Tiefe des Collum		57,0			(59,9)	(59,5)	82,8
T. Inc. semilun. med.	39,0	36,2	39,5	49,8	41,7	41,7	42,3
H Inc. radialis med.	12,6	14,6	14,5	17,2	12,4	17,8	
H Inc. radialis lat.	22,2	22,0	20,6	24,1	15,1	19,4	24,2

Tabelle 13. Maße am Radiale (* Maße aus Coombs 1978, # Maße aus Fahlke und Coombs 2009).

Art	<i>Ph. schlosseri</i>	<i>Met. bavaricus</i>	<i>Met. fraasi</i> [#]		<i>Moropus elatus</i> [*]		<i>M. hollandi</i> [*]
	ZD 123	1959 II 11578	142	98	CM 1604	CM 1700	CM 1424
Breite	58,4	35,9	42,7	44,8	54,0		40,0
Tiefe	63,0	34,6	55,6	51,2	62,0		52,0
Höhe	57,7	31,8	37,5	31,7	54,0		40,0
B der Radius-Facette	54,0	35,8					
T der Radius-Facette	51,4	(32,0)					
B der Carpale-3-Fac.	28,7	13,2					
T. der Carpale-3-Fac.	45,2	32,2					
B. der Carpale-4-Fac.	43,9	31,1					
T. der Carpale-4-Fac.	45,8	25,6					

wechselnd, transversal nicht gewölbt. Eine besondere Gelenkfläche für das Carpale 1 ist nicht abgegliedert, da die entsprechende Fläche des Carpale 1 in gleicher Ebene die proximale Fläche des Carpale 2 fortsetzt, so dass das Radiale sich medial über beide Flächen bewegen kann.

Vergleiche am Radiale

Metaschizotherium

Das Radiale ist bei *Phyllotillon schlosseri* insgesamt sehr viel größer und stärker umgestaltet als bei beiden Arten von *Metaschizotherium*, wo es noch an die allgemeine Morphologie anderer Perissodactylen erinnert. Die Proximalfläche ist noch flacher als die etwas konvexe von *Metaschizotherium*. Eine Einengung der Fläche nach lateral ist bei *Metaschizotherium bavaricum* nicht, bei *Metaschizotherium fraasi* deutlich entwickelt. Die Abbiegung der Dorsolateralecke bei *Metaschizotherium* ist weniger extrem und erreicht nur etwa 45°. Sie bildet dort nur einen schmalen, etwas umgebogenen Saum. Im Verhältnis zur Größe des Knochens ist die Lateralseite des Knochens eher niedriger als bei *Metaschizotherium*. Die Carpale-3-Facette ist breit und kürzer, ohne die wechselnden Wölbungen der schmalen und tieferen Fläche von *Metaschizotherium bavaricum*. Der Fläche für das Carpale 2 mit ihrem lappigen Umriss und ihrer tief konkaven Wölbung steht bei *Metaschizotherium bavaricum* ein einfach tropfenförmiger Umriss und eine fast einfache, weniger tief konkave Wölbung gegenüber. Bei *Metaschizotherium fraasi* sind Umriss und Wölbung komplizierter. Der distale Fortsatz richtet sich bei *Phyllotillon schlosseri* und *Metaschizotherium fraasi* mehr nach distal, bei *Metaschizotherium bavaricum* mehr nach lateral. Mediodistal stößt eine nach medial gerichtete, kleine Gelenkfläche bei *Metaschizotherium bavaricum* etwa rechtwinklig an die Carpale-2-Fläche an, die möglicherweise einer Gelenkung mit dem Carpale 1 diene. Eine solche Fläche ist weder bei *Phyllotillon schlosseri* noch bei *Metaschizotherium fraasi* abgetrennt.

Moropus elatus

Die Proportionen des Knochens stimmen am ehesten mit *Moropus* überein, auch wenn der Knochen etwas niedriger ist. Die starke Mulde am Dorsolateralrand der Proximalfläche ist bei *Moropus* ebenfalls vorhanden, doch fehlt bei dieser Gattung die tiefe volare Einziehung der Proximalfläche. Der kräftige Laterodistalfortsatz ist bei *Moropus* weniger extrem entwickelt. Eine Gelenkung für das Carpale 1, die bei *Moropus* deutlich abgegliedert ist, ist hier nicht erkennbar. Die Gelenkfläche für das Carpale 3 ist bei *Moropus* plan und gleichförmig rechteckig, während sie bei allen anderen Formen gegliedert ist.

Es sind zwei Exemplare des **Intermedium**, Taf. 3, Fig. 2, vorhanden, die beide einen relativ langen Volarfortsatz zeigen, der jedoch kaum über die große Distalfacette für das Carpale 3 vorsteht. Die Dorsalseite ist pentagonal mit einer distalen Spitze, die sich wie ein Keil zwischen Carpale 3 und Carpale 4 einschiebt. Die proximale Fläche für den Radius ist kurz und zylindrisch gewölbt. Volar endet sie hoch über der Oberkante des Volarfortsatzes. Der Dorsalrand zeigt im lateralen Drittel einen Einschnitt von distal. Beide Seiten der Dorsalfläche werden von rauen Kanten gebildet, von denen die laterale distal die Carpale-4-Facette erreicht. Die mediale endet mit einem Vorsprung hoch über den distalen Facetten. Zwei Facetten auf der Medialseite dienen dem Kontakt mit dem Radiale. Ihre Ebenen sind etwa um 20° gegeneinander gedreht. Die proximale ist hoch und kurz. Sie schließt die Radius-Fläche rechwinklig ab. Die distale ist leicht nach proximal gedreht und bildet einen schmalen Saum entlang der Carpale-3-Facette, ist aber volar deutlich kürzer als diese. Die Facetten der Lateralfäche sind bei den beiden Stücken recht unterschiedlich. Ihre Ebenen stehen etwa senkrecht aber parallel gegeneinander versetzt, wobei die distale beim kleineren Exemplar weiter nach lateral heraustritt. Die proximale ist in Kontakt mit der volaren Hälfte der Radius-Facette und steht etwas über diese vor. Sie ist beim größeren Stück deutlich kleiner als die distale. Diese

ist beim kleineren Exemplar (JC 31) kurz und halbkreisförmig und beschränkt sich fast ganz auf den Rand der Carpale-4-Facette. Beim größeren Stück ist sie groß, halbmondförmig und erstreckt sich über den Rand der Carpale-4-Facette nach volar, wo sie auch den Rand der Carpale-3-Facette begleitet. Sie liegt in derselben Ebene wie die proximale. Die Distalseite wird fast ganz von der großen Facette für das Carpale 3 eingenommen, die sich breit vom Dorsalrand bis fast ans Ende des Volarfortsatzes erstreckt. Sie ist volar bikonkav gewölbt, dreht sich aber im dorsalen Drittel nach medial, so dass die dorsovolar Wölbung konvex wird. Lateral wird sie in weniger als der Hälfte ihrer Tiefe von der steil stehenden Facette für das Carpale 4 begleitet und erreicht neben deren Volarrand ihre größte Breite. Die Carpale-4-Facette teilt sich in einen konkaven, größeren Volarabschnitt und einen kleineren auf die Dorsalseite abbiegenden Dorsalteil für den Dorsalfortsatz des Carpale 4. Der Volarfortsatz ist kräftig entwickelt. Sein etwas aufgetriebenes, rauhes Volarende ist leicht nach medial gewendet. Auf der Oberseite zieht eine laterale Kante von der proximalen Gelenkfläche der Lateralseite zu den Rauigkeiten des Fortsatzes. Nur beim größeren Stück ist auf der Medialseite eine ähnliche Kante entwickelt, so dass der Fortsatz einen rechteckigen Querschnitt bekommt.

Vergleiche am Intermedium

Metaschizotherium bavaricum

Das Intermedium von *Phyllotillon schlosseri* ist deutlich höher und schmaler als das von *Metaschizotherium*, bei dem der Volarfortsatz von ähnlicher Stärke, aber völlig gerade ist. Die kräftige Lateralkante der Dorsalseite, die auch das zu *Phyllotillon naricus* gestellte Exemplar von Buñol (Belinchon und Montoya 1990: Taf. 1, Fig. 3) auszeichnet, fehlt bei *Metaschizotherium*, die mediale ist bei beiden Gattungen verstärkt aber deutlich kürzer. Die Flächen der Medialseite sind beim größeren Stück ähnlich *Metaschizotherium* ausgebildet. Die der Lateralseite sind dagegen deutlich niedriger. Die distale Fläche für das Carpale 3 ist prinzipiell ähnlich, bleibt bei *Metaschizotherium bavaricum* aber auf die ganze Tiefe etwa gleich breit. Die Fläche für das Carpale 4 ist bei *Metaschizotherium bavaricum*

erheblich größer und reicht etwa auf 2/3 der Carpale-3-Fläche nach volar. Ihr Dorsalabschnitt ist erheblich größer. Bei dieser Art schließt sich an den konkaven Hauptteil der Fläche volar noch ein relativ breiter konvexer Abschnitt an, der bei *Phyllotillon schlosseri* nur einen schmalen Saum bildet. Die volare Verbreiterung des Volarfortsatzes ist bei *Metaschizotherium* nicht entwickelt. Auf dessen Oberseite trägt diese Art keine Kanten.

Moropus elatus

Die Proportionen des Intermediums von *Phyllotillon schlosseri* sind *Moropus elatus* ähnlich, ebenso die kräftige Lateralkante der Vorderseite, doch ist der Volarfortsatz deutlich länger als bei *Moropus*. Die beiden lateralen Gelenkflächen sind bei *Phyllotillon schlosseri* weiter voneinander entfernt, da bei *Moropus elatus* die proximale erheblich ausgedehnter ist. Auf der Distalseite sind beide Flächen bei *Phyllotillon schlosseri* weiter in die Tiefe gestreckt, doch ist die für das Carpale 4 bei *Moropus elatus* ebenso dreiteilig wie bei *Metaschizotherium bavaricum*.

Ancylotherium pentelicum

Dem mittelstarken Volarfortsatz bei *Phyllotillon schlosseri* steht bei *Ancylotherium* ein erheblich kürzerer Fortsatz gegenüber.

Zwei vollständige und ein fragmentäres **Ulnare**, Taf. 3, Fig. 3, etwas verschiedener Größe sind vorhanden. Der niedrige Knochen hat einen gerundet dreieckigen Umriss. Über die proximalen Gelenkflächen für die Ulna und das Accessorium, die miteinander eine lange Kante bilden, steht ein dicker Lateraltuber vor, der mit der Größe des Knochens variiert. Die Gelenkfläche für die Ulna liegt dorsal von der für das Accessorium und ist schwach dorsovolar konkav gewölbt. Ihr Umriss ist deutlich breiter als tief und sehr variabel. Die transversal oder in beiden Richtungen konvexe Fläche für das Accessorium ist deutlich nach volar geneigt. Auf der Medialseite sind zwei Flächen für das Intermedium entwickelt, die etwa senkrecht stehen, aber in verschiedenen Ebenen liegen können. Die proximale liegt weiter dorsal als die größere distale, die bis zum Volarrand des Knochens reicht. Auf der Distalseite

Tabelle 14. Maße am Intermedium (Maße aus * Holland und Peterson 1914: 341, ° Belinchon und Montoya 1990: 173, # Fahlke und Coombs 2009).

Art	<i>Phyllotillon schlosseri</i>		<i>Phyllotillon</i> sp.		<i>Metaschizoth. bavaricum</i>		<i>M. fraasi</i>	<i>Moropus elatus</i>		
	JC 31	ZD 101	Buñol°	Lumiar°	1959 II	11563	11564	P/71-97 #	CMI604*	1700*
Breite proximal	35,8	41,2	38,0	37,0	40,9		33,1	42,3	50,0	41,0
Höhe dorsal	44,1	49,7	52,0	47,0	42,9		38,5	51,3	60,0	34,0
Tiefe max.	49,8	--	--	47,0	53,9		43,6	52,6	68,0	46,0
Tiefe der Radius-Fac.	26,3	28,6			31,0		23,6			
Breite distal	32,5	35,8	40,0	42,0	35,1		27,6			
Höhe volar	15,9	(16,8)			19,3		18,8			
Breite volar	24,5	28,2			24,0		19,8			
Distanz der med. Fac.	10,8	11,0			8,6		7,1			
Distanz der lat. Fac.	7,6	(10,8)			7,3		6,7			
Breite der C3-Fac.	26,5	29,3			25,1		21,9			
Tiefe der C3-Fac.	41,6	(43,3)			46,9		37,1			
Breite der C4-Fac.	19,0	16,8			24,0		20,2			
Tiefe der C4-Fac.	27,2	25,8			39,6		30,2			

Tabelle 15. Maße am Ulnare (Maße aus * Coombs 1978, # Fahlke und Coombs 2009).

Art	<i>Phyllotillon schlosseri</i>			<i>Metasch. bavaricum</i>	<i>Metasch. fraasi</i> [#]		<i>Moropus elatus</i>	
	JC 57a	ZD 129	ZD 124	1959 II 11556	P/71-115	P/71-110	CM1604*	CM1700*
Breite	33,7	33,6	(40,2)	32,2	32,5	32,5	46,0	30,0
Höhe	31,8	26,8	(33,9)	31,4	26,0	30,0	43,0	30,0
Tiefe	43,3	39,9	--	(47,8)	47,0	55,2	69,0	49,0
T Ulna-Fac. diagonal	20,2	22,3	(20,3)	26,7				
B Ulna-Fac. diagonal	35,0	32,2	--	40,9				
Distanz der med. Fac.	6,8	5,1	--	3,3				
B Accessorium-Fac.	25,4	27,3	--	33,6				
T Accessorium-Fac.	22,5	16,6	(22,4)	15,2				
Breite der C4-Facette	29,0	26,6	31,4	26,5				
Tiefe der C4-Facette	26,2	25,6	--	30,0				

liegt die tief zylindrisch konkave Gelenkfläche für das Carpale 4, die in die Breite gestreckt ist und deren transversale Achse nach lateral ansteigt. Ihre Medialkante mit der distalen Facette für das Intermedium ist etwas kürzer als diese. Nach lateral verschmälert sich die Fläche etwas. Der Lateraltuber variiert von einer leichten Ausbeulung bis zu einem dicken, knolligen Fortsatz, der von den proximalen Facetten durch eine Rinne getrennt ist.

Vergleiche am Ulnare

Metaschizotherium bavaricum

Das Ulnare von *Phyllotillon schlosseri* ist dem von *Metaschizotherium fraasi* ähnlicher als dem von *M. bavaricum*, aber deutlich weniger in die Tiefe gestreckt als bei beiden Arten. Wie bei *Metaschizotherium fraasi* tritt der Lateraltuber nicht so deutlich aus dem flachen, rauen Band hervor, das die dorsale und laterale Seite umgibt wie bei *Metaschizotherium bavaricum*. Die Größe der beiden proximalen Flächen ist bei *Phyllotillon schlosseri* nicht so verschieden wie bei *Metaschizotherium bavaricum*, ähnlich wie bei *Metaschizotherium fraasi*. Die distale Fläche für das Carpale 4 ist bei allen Stücken stärker gewölbt als bei *Metaschizotherium*. Bei diesem hat die Fläche zudem einen volar konvex umgekippten Saum der bei *Phyllotillon schlosseri* nicht vorkommt.

Moropus elatus:

Die Proportionen der Knochen sind deutlich niedriger als bei *Moropus elatus* und damit eher mit *Ancylotherium* vergleichbar. Bei dieser Gattung ist aber die Ulna-Facette deutlich größer als die für das Accessorium, was wieder mit *Metaschizotherium bavaricum* übereinstimmt.

Ein kleiner, dick tropfenförmiger Knochen (ZD 18) erwies sich als rechtes **Carpale 1**. Es ist lateral etwas in die Tiefe gestreckt, während es medial zwei Tuberkel trägt, einen dicken, kugeligen dorsal und einen schlankeren volar. Beide treffen sich auf der Medialseite, wo sie durch seichte Rinnen von beiden Seiten eingengt sind. Die Gelenkflächen sind proximal und distal durch flache Rinnen oder Mulden von den Tuberkeln getrennt. Dorsal und volar liegen sie diesen auf. Distal sind zwei Gelenkflächen vorhanden. Die für das MC II ist zweiteilig. Ein schmaler, etwa senkrecht gestellter, nach volar gestreckter Teil ist durch eine schräg verlaufende, stumpf gerundete Kante von dem kleineren, kurzen und breiten Teil abgesetzt, der stärker nach distal gerichtet ist. Beide Teile

haben keine Wölbung. Entlang dem volaren Teil der Fläche verläuft die ebenso schmale Fläche für das Radiale in gleicher Ebene. Beide Flächen sind durch eine kaum spürbare erhabene Linie voneinander abgesetzt. Die proximale Fläche ist rund und auf die dorsale Hälfte des Knochens beschränkt. Sie ist ganz nach proximal gerichtet und bildet mit dem volaren Teil der distalen Fläche eine stumpfwinklige Kante. Sie berührt den dorsalen Teil der distalen Fläche nur in einem Punkt.

Tabelle 16. Maße am Carpale 1 (Maße aus # Holland und Peterson 1914: 344).

Gattung	<i>Phyllotillon schlosseri</i>	<i>Moropus elatus</i>
Strecke // Nr.	ZD 18	CM1604#
Breite	33,7	28,0
Höhe	25,3	30,0
Tiefe	40,0	46,0
Tiefe der Carpale 2-Facette	19,3	
Breite der Carpale 2-Facette	17,0	
Breite der MC II-Facette hinten	8,6	
Tiefe der MC II-Facette	31,6	
Breite der MC II-Facette vorn	15,8	
Breite der Radiale-Facette	10,8	
Tiefe der Radiale-Facette	23,0	

Vergleiche am Carpale 1

Ein Carpale 1 ist weder von *Metaschizotherium bavaricum* noch von *Metaschizotherium fraasi* bekannt. Im Gegensatz zu dem schmalen und höheren Knochen von *Moropus* ist die Gelenkfläche für das Radiale mit der für das Carpale 2 vereinigt. Die Gelenkung mit dem MC II ist eben oder sogar konvex, während sie bei *Moropus* konkav ist. Bei *Ancylotherium* ist das Carpale 1 mit dem MC II verwachsen.

Ein linkes **Carpale 2** (ZD 19) passt in Größe und Erhaltung zu dem großen Radiale (ZD 123). Es ist im Vergleich zu den anderen distalen Carpalia recht groß, vor allem breit. Seine Dorsalseite ist gerundet dreieckig. Sie ist medial durch einen dicken Wulst, lateral durch eine schmale Kante begrenzt. Beide stehen kaum nach dorsal vor. Proximal und medial bildet die sehr stark gewölbte Fläche für das Radiale die Oberfläche. Auf der Medialseite

trifft sie mit der distalen Fläche für das MC II in einer langen Kante zusammen. Die dorsovolare Konkavität der Radiale-Facette nimmt von medial bis zum proximalen Scheitelpunkt ab und verstärkt sich nach lateral wieder. Die konvexe Transversalwölbung der Radiale-Facette ist dorsal am schwächsten, volar erheblich stärker. Volar ist die Fläche durch eine diagonal über die Proximalseite von dorsolateral nach mediovolar ziehende Linie begrenzt. Entlang dieser Linie verläuft auf der Lateralseite dorsal eine schmale, saumförmige Seitenfläche für das Carpale 3, die sich nach volar rasch verliert. Ihr tritt eine ähnliche Fläche entlang der Distalfläche gegenüber. An diese schließt weiter volar eine zweite Lateralfäche an, die deutlich höher und nahezu halbkreisförmig ist. Sie ist leicht nach oben und hinten gewendet. Die Fläche zwischen den proximalen und distalen Facetten ist lateral und volar vertieft. Unterhalb der Dorsomedialecke der Radiale-Facette ist vom dorsalen Teil ihres nach medial gewendeten Abschnitts eine hochovale nicht gewölbte Gelenkfläche für das Carpale 1 abgegliedert, die ebenfalls nach distomedial gerichtet ist und die distale Fläche für das MC II in einem Punkt berührt. Die Distalfläche für das MC II hat einen löffelförmigen Umriss und ist im schmaleren, volaren Abschnitt leicht dorsovolar konkav. Mit einer transversal konvexen Wölbung dreht sich der dorsale, breitere Abschnitt nach lateral, wo er die distale Hälfte der Lateralseite einnimmt. Die distale Fläche tritt gegenüber der Dorsalfläche etwas zurück, vor allem am medialen Kontakt mit der Proximalfäche. Dort tritt die Dorsalfläche mit dem einzigen Tuberkel des Knochens, einem massiven, stumpfen Wulst, über beide Flächen vor.

Vergleiche am Carpale 2

Metaschizotherium bavaricum

Der Knochen ist deutlich höher und schmaler als sein Gegenstück von Sandelzhausen. Seine Dorsalfläche, ein gerundetes Dreieck unterscheidet sich von der pentagonalen der Vergleichsstücke, bei denen beide begrenzenden Kanten schmal sind und nach distal stark konvergieren. Gegenüber den durchweg transversal konvexen und dorsovolar konkaven Wölbungen der Radiale-Fläche zeigen die Stücke von *Metaschizotherium bavaricum* eine deutliche Gliederung dieser Fläche, ein breiter Dorsalteil, wo sich an eine aufgewölbte Mittelachse zwei konkave Abschnitte medial und lateral anschließen, nach volar dann ein schmalerer

Fortsatz, der sich nach medial wendet und dabei auch dorsovolar leicht konvex wird, und eine klar begrenzte, auf der Medialseite liegende Mulde, die an die gemeinsame Kante mit der Distalfläche anschließt. Zusätzlich zu den saumförmigen Lateralfächen im dorsalen Bereich trägt die Lateralseite im volaren Bereich nicht nur eine breitere Fläche distal, sondern auch am proximalen Rand. Da der Knochen von Sandelzhausen im volaren Bereich viel mehr an Höhe abnimmt als der von Merkur-Nord ist bei dem von Sandelzhausen keine eigentliche Volarfläche entwickelt. Die Distalfläche ist bei beiden Knochen sehr ähnlich entwickelt, nimmt nur beim Sandelzhauser Stück gleichmäßiger nach volar an Breite ab. Ein Carpale 2 ist unter dem Material von *Metaschizotherium fraasi* nicht überliefert.

Der Knochen ist deutlich höher und schmaler als bei *Moropus* und hat keine Ähnlichkeit zu *Ancylotherium*. Der vorliegende Knochen ist zudem viel mehr in die Tiefe gestreckt.

Das Carpale 2 von *Tylocephalonyx* zeigt dieselben Unterschiede zu *Phyllotillon schlosseri* wie *Metaschizotherium bavaricum*, mit dem es viele Gemeinsamkeiten hat.

Das einzige **Carpale 3** (ZD 22) ist durch Bissspuren beschädigt, lässt aber die wesentlichen Merkmale erkennen. Seine Größe entspricht den stärkeren Carpal- und Metacarpalelementen. Der Knochen ist schmal und in die Tiefe gestreckt. Die niedrigere Dorsalseite ragt weit über alle Gelenkflächen vor. Ihr Sockel ist hochoval und etwas aufgetrieben und trägt nur medial einen Teil der MC II-Facette. Ein breiter Volarfortsatz überragt alle Gelenkflächen. Seine proximale Seite wird von einem dicken, schräg von medioproximal nach distolateral orientierten Wulst dominiert. Dessen proximales Ende ist nur schwach von der Volarspitze der proximalen Gelenkflächen abgesetzt, während sein distales Ende die Volarspitze der distalen Gelenkfläche trägt. Die zwei proximalen Gelenkflächen sind weit vom Vorderrand des Knochens nach volar zurückgesetzt. Sie bedecken den größten Teil der Proximalseite. Die breitere für das Intermedium fällt vorn nach lateral ein. Der hintere Hauptteil ist dorsovolar hoch aufgewölbt. Davor liegt nur ein kürzerer, breiter, schwach konkav dagegen gewölbter Abschnitt. Die Transversalwölbung ist schwach konvex. Mit einer langen Kante grenzt daran die mediale, steil nach medial gerichtete Gelenkfläche für das Radiale, die dorsal ohne Wölbung ist, volar aber deutlich konvex zusammen mit der Intermedium-Fläche

Tabelle 17. Maße am Carpale 2 (Maße aus # Holland und Peterson 1914: 346).

Art	<i>P. schlosseri</i>	<i>Metasch. bavaricum</i>		<i>Moropus elatus</i> #	
		ZD 19	1959 II 11559	11560	CM1604
Strecke \ \ Nr.					
Breite	48,4	44	47,1	56	48
Höhe	44,1	37,1	37,8	48	35
Tiefe	48,3	45,4	46,2	55	41
T der Radiale-Facette	45,9	44	44,7		
B der Radiale-Facette oben	45,3	37,7	39,7		
Distanz der lat. Facetten	6,6	8,6	4		
med. H der Radiale-Facette	25,5	22,1	25,1		
Breite der MC II-Facette	30,4	29,9	24,8		
Tiefe der MC II-Facette	49	47,3	41,1		

nach distal abbiegt. Eine spitzwinklige Incisur schiebt sich von dorsal zwischen beide Proximalflächen. Auf der Medialseite verläuft entlang der Radiale-Facette eine schmale, saumartige Gelenkfläche für das Carpale 2, die leicht nach distal gewendet ist. Getrennt von dieser liegt volar und weiter distal eine zweite Fläche für das Carpale 2, die kurz und rundlich ist und sich leicht nach proximal wendet. Die Lateralseite des Knochens ist schräg nach proximal gerichtet und trägt etwa in der Mitte die Hauptfläche für das Carpale 4, die mit einer stumpfen Kante an die Proximalfläche grenzt, von der Distalfläche aber durch einen schmalen Zwischenraum getrennt bleibt. Sie ist in beiden Richtungen konkav, doch verliert sich die dorsovolare Wölbung nach distolateral. An das proximovolare Ende der Fläche schließt sich, nach volar über eine Kante geknickt, ein kurzer Fortsatz an. Er folgt als kurzer, relativ breiter Streifen dem Rand der Proximalfläche und steht etwa senkrecht. Unter dieser Fläche breitet sich die große raue Lateralseite des Volarfortsatzes aus. Es sind drei große Gelenkflächen der Distalseite vorhanden. Die Hauptfläche für das MC III ist sehr schmal und dorsovolar tief konkav, transversal konvex. Sie ist dorsal breiter als volar und dort etwa eben nach distal gerichtet, während sie volar, wo ihre Hauptwölbung liegt, stärker nach medial ansteigt. Dort schließt sich mit einer schwachen Kante die ebenso nach distomedial gerichtete, große volare Fläche für das MC II an, die wiederum mit der distalen Fläche für das Carpale 2 eine kurze, etwa rechtwinklige Kante bildet. Die MC II Facette besteht aus zwei Abschnitten, die an einer deutlichen Verschmälerung gegeneinander verdreht sind. Der vordere Teil liegt auf der Medialseite des dorsalen Tuberkels. Er ist oval, stärker nach medial gedreht und ohne Wölbung, während der größere hintere Abschnitt eher nach distomedial gerichtet ist, mit einer mediolateral leicht konkaven, dorsovolar mit einer schwachen, wechselnden Wölbung.

Vergleiche am Carpale 3

Metaschizotherium bavaricum

Ein juveniles und stark beschädigtes Carpale 3 von Sandelzhausen lässt doch einige Unterschiede erkennen, die wohl auch für adulte zutreffen dürften. Die Intermedium-Facette ist bei *Phyllotillon schlosseri* generell stärker gewölbt als beim Vergleichsstück. Sie endet weniger hoch über dem Volarfortsatz. Ihr Vorderabschnitt ist stärker nach lateral gewendet als beim Vergleichsstück. Die laterale Fläche für das Carpale 4 nimmt einen kleineren Teil der Lateralseite ein als beim Stück von Sandelzhausen, bei dem sie sogar die Distalfläche erreicht. Vor allem ihre Kante mit der Proximalfläche ist deutlich kürzer als beim Vergleichsstück. Der volare Fortsatz ist im Gegensatz zu diesem Stück abgeknickt. Während beim vorliegenden Stück die distale Fläche für das MC III fast ganz einheitlich konkav ist, wird sie beim Vergleichsstück durch einen etwa in der Mitte verlaufenden konvexen Querwulst in zwei gleich tiefe konkave Abschnitte geteilt, die allerdings erheblich schwächer gewölbt sind als beim vorliegenden Stück. Die größte Breite der Facette liegt beim Vergleichsstück dorsal vom Querwulst, beim vorliegenden Stück volar von dem konvexen Vorderabschnitt, in beiden Fällen aber unter der lateralen Gelenkfläche für das Carpale 4. Die Gelenkfläche für das MC II ist beim vorliegenden Stück vor allem dorsal schmaler als beim Vergleichsstück, wo sie dort breiter ist als volar. Dieses zeigt auch keine Teilung in zwei Abschnitte, dagegen aber eine stärkere transversal konkave Wölbung, die nach dorsal allmählich ausläuft. Die geringe Größe der medialen Flächen für das Carpale 2 des Vergleichsstückes dürfte auf dessen jugendliches Alter zurückzuführen sein.

Das fragmentäre Carpale 3 von *Metaschizotherium fraasi* bietet keine verwertbaren Merkmale.

Moropus elatus

Im Vergleich zu *Moropus elatus* zeigen *Phyllotillon* und *Metaschizotherium* gleichartige Proportionsunterschiede.

Tabelle 18. Maße am Carpale 3 (Maße aus * Holland und Peterson 1914, # Belinchon und Montoya 1990).

Art	<i>Ph. schlosseri</i>	<i>Phyllotillon</i> sp. [#]		<i>Metasch. bavaricum</i>	<i>Moropus elatus</i> *
	ZD 22, sin.	Buñol	Lumiar	1959 II 11578 dex.	CM1604
Strecke \ \ Nr., Seite					
Breite	42,0	28,0	44,0	(36,0)	43,0
Höhe	57,3	48,0	55,0	40,7	62,0
Tiefe	70,1	72,0	89,0	--	85,0
T der Intermedium-Facette	51,8			37,6	
B der Intermedium-Facette	32,0			20,6	
T der Radiale-Facette	(44,0)			(34,0)	
B der Radiale-Facette	18,0			11,8	
Distanz der med. Facetten	8,5			8,9	
T der lat. Hauptfacette	26,6			(25,0)	
B der lat. Hauptfacette	27,8			21,2	
B der MC II Facette hinten	24,0			19,5	
B der MC II Facette vorn	19,5			19,8	
T der MC II Facette gesamt	60,4			(41,0)	
Breite der MC III-Facette	25,9			20,2	
Tiefe der MC III-Facette	43,3			42,3	

Beide sind breiter, niedriger und stärker verkippt. Ihre proximalen Gelenkflächen sind weiter nach volar zurückgesetzt als bei *Moropus*. Bei keinem der europäischen Stücke dreht sich die Fläche für das Radiale im volaren Teil so deutlich nach proximal wie bei *Moropus*, bei dem dadurch die Fläche für das Intermedium nicht nach lateral gedrängt ist. Die Verbreiterung der Gelenkfläche für das Metacarpale II nach dorsal, die *Moropus* zeigt, ist nur beim Stück von Sandelzhausen zu sehen, während sie sich beim vorliegenden Stück nach volar verbreitert. Sie ist zudem stärker in sich verdreht als bei beiden Vergleichsstücken. Der Kontakt der Lateralfäche mit der Distalfäche, der bei *Moropus* eine lange Kante bildet, ist bei dem Stück von Sandelzhausen nur kurz, beim vorliegenden Stück nicht entwickelt.

Bei *Ancylotherium* sind die proximalen Gelenkflächen noch weiter nach volar verschoben als bei den vorliegenden Stücken.

Drei Exemplare des **Carpale 4**, Taf. 43, Fig. 4, 5, der linken Seite repräsentieren beide Größengruppen. Alle sind dorsal schmal und volar etwas breiter mit einer ausgedehnten Laterodorsalfäche. Der dorsale Fortsatz bildet eine schmale, hohe Kante. Die Proximalseite trägt zwei Gelenkflächen. Medial liegt die schmale, lanzettförmige Fläche für das Intermedium, die nach proximal gerichtet ist, während ihr langer Fortsatz auf die Dorsalkante sich etwas nach medial wendet. Die Fläche ist hauptsächlich flach konvex, doch ist ihr dorsaler Fortsatz mit einer starken, konkaven Wölbung hakenartig nach proximal gebogen. Mit einer fast sagittal verlaufenden stumpfwinkligen aber klaren Kante schließt sich lateral die breitere, dreieckige Fläche für das Ulnare an, die von dorsolateral nach mediovolar stark zylindrisch konvex ist. Ihr volarer Rand ist stark nach distal abgebogen. Bei einem der Exemplare (ZD 102) setzt er sich dort in einen lappenförmigen konkaven Anhang noch etwas auf den Volarhöcker fort. Beim zweiten kleineren Stück (ZD 85) und beim größeren Stück (ZD 21) fehlt dieser Anhang. Die Medialfläche wird von den beiden in einander übergehenden großen Gelenkflächen für das Carpale 3 und das MC III eingenommen. Die Facette für das Carpale 3 erstreckt sich nicht auf den Dorsalfortsatz, der vor das Carpale 3 gestreckt ist, jedoch dort keine Gelenkfläche mehr aufweist. Sie bildet eine schwach konkave Hauptfläche mit einem proximovolaren, schmaleren Fortsatz der gegen den Hauptteil der Fläche konvex abgebogen ist. Die Fläche und ihr Anhang bilden mit der Intermedium-Facette eine lange, nicht ganz rechtwinklige Kante, die an der gemeinsamen Kante der beiden Proximalfächen endet. Die Facette für das MC III liegt etwa in derselben Ebene, kann aber auf verschiedene Weise etwas abgesetzt sein. Zwischen den Flächen kann eine schwache Stufe vermitteln, die dorsal oder volar von leichten Incisuren begleitet sein kann. Die Wölbung der Fläche, die bis an den Vorderrand reicht, ist generell sehr schwach, sie kann dorsovolar leicht konkav, proximodistal leicht konvex sein. Die Fläche kann sich entlang der Distalfäche in einen konvex gewölbten, schmalen Fortsatz nach volar verlängern. An dessen Stelle kann aber auch eine getrennte kleine Fläche auftreten, die von der Hauptfläche durch eine Kerbe getrennt ist. Distal grenzt die Fläche mit einer gerundet stumpfen Kante an die Distalfäche, auf der nur eine Fläche für das MC IV entwickelt ist. Deren Umriss ist tief oval bis gerundet dreieckig. Ihre Wölbung ist dorsovolar konkav, transversal

etwas schwächer konvex, wobei sie nach medial etwas ansteigt, lateral aber in einen ebenen Bereich übergeht. Hinter dem laterovolaren Tuber der Dorsalfäche kann ein Foramen liegen, unter dem die Fläche leicht eingekerbt ist. Direkt über der Distalfäche tritt ein kleiner, knolliger Tuberkel kaum über diese nach volar heraus. Er kann flacher oder dicker entwickelt sein.

Vergleiche am Carpale 4

Metaschizotherium

Bei allen vorliegenden Stücken ist die Intermedium-Fäche wesentlich schmaler als bei den Vergleichsstücken. Dasselbe gilt auch für den dorsalen Fortsatz der Fläche. Er ist generell nach proximal aufgebogen, bei einem der Stücke von *Metaschizotherium bavaricum* jedoch scharf abgelenkt. Alle Vergleichsstücke haben einen volaren Anhang der Ulnare-Fäche, der aber kürzer ist als bei einem der vorliegenden Stücke. Der volare Fortsatz der Carpale 3 Facette fehlt den Vergleichsstücken, bei denen die Fläche stärker konkav eingewölbt ist. Sie ist bei den Vergleichsstücken durch tiefe Incisuren stärker von der MC III Facette abgesetzt. Die abgetrennte kleinere Gelenkfläche hinter der Hauptfläche bei *Metaschizotherium bavaricum* entspricht einem der vorliegenden Stücke. Beim anderen fehlt sie wie bei *Metaschizotherium fraasi*. Die Fläche für das MC IV ist bei den vorliegenden Stücken volar schmaler, aber weiter nach volar gestreckt, während sie bei den Vergleichsstücken volar breit und quer abgeschnitten ist. Zugleich mit der volaren Verlängerung der MC IV Facette fehlt auch der volare Vorsprung auf den sie sich bei den vorliegenden Stücken stützt.

Moropus elatus

Moropus entspricht in der Entwicklung eines laterovolaren Fortsatzes, auf dem die MC IV-Facette aufliegt, den vorliegenden Stücken, während die breite Intermedium Facette eher *Metaschizotherium* entspricht. Ein volarer Fortsatz der Carpale-3-Facette kommt, wie bei den Stücken von Sandelzhausen bei *Moropus* nicht vor. Im Gegensatz zu beiden Gattungen ist aber die volare Fläche für das MC III bei *Moropus* weit von der dorsalen Hauptfläche getrennt.

Bei *Ancylotherium* ist der Knochen so stark umgestaltet, dass ein Vergleich kaum mehr möglich ist. Das Fehlen des laterovolaren Fortsatzes bei dieser Gattung spricht dafür, dass dies auch bei *Metaschizotherium* als moderneres Merkmal zu werten ist.

Metacarpus

Generell ist *Phyllotillon schlosseri* sp. nov. durch eine geringere Neigung der wichtigsten carpometacarpalen Gelenkflächen gegenüber den ursprünglicheren Gattungen *Moropus* und *Schizotherium* gekennzeichnet, was dem Tragen eines höheren Körpergewichts dient.

Drei vollständige und zwei fragmentarische Exemplare des **Metacarpale II**, Taf. 3, Fig. 6, Taf. 4, Fig. 2, repräsentieren zwei Größengruppen. Die kleinere ist allerdings nur durch ein proximales Fragment vertreten (ZD 98). Sie sind die massivsten, aber nicht die längsten Knochen der Metacarpalreihe. Sie gelenken proximal mit drei Knochen der distalen Carpalreihe, mit Carpale 1, 2 und 3. Über die dafür benötigte Breite hinaus ist das Proximalende noch durch einen weit ausladenden,

balkonartigen Medialtuber verbreitert, der die Facette für das Carpale 1 weit nach medial überragt. Diese Fläche ist sehr variabel. Ihr lateraler Teil folgt der Nachbarfacette entlang einer scharfen Kante und ist steil nach medial geneigt. Dorsal kann sich daran ein kürzerer Vorderast anschließen, der medial etwa horizontal liegt und sich ein kurzes Stück auf den Medialtuber ausdehnt. Die Hauptfacette für das Carpale 2 ist eine tief transversal konkav eingesenkte Rinne von unregelmäßigem Umriss. Eine dorsovolare Wölbung ist, wenn vorhanden, schwach konvex. Die Fläche ist dorsal am breitesten, wo sie medial etwas vom Dorsalrand des Knochens zurücktritt. Sie endet dort mit einer scharfen Spitze auf der Kante gegen die Fläche für das Carpale 1. Lateral schiebt sich der Dorsalrand der Fläche bis an den Dorsalrand des Knochens vor und biegt dort mit einer weiten Rundung in die Kante zur Gelenkfläche des Carpale 3 ein. Diese besteht aus zwei verbundenen Abschnitten und ist wenig gewölbt. Der dorsale Abschnitt ist etwa rautenförmig, mit ca. 45° nach lateral geneigt und bildet mit der Fläche für das Carpale 2 eine fast rechtwinkelige, gerade Kante. Der volare Abschnitt ist durch eine stumpfe Kante oder einen Wulst vom dorsalen abgesetzt und ungefähr nach proximal gerichtet. Er schiebt sich weit medial hinter die Facette für das Carpale 2, gegen die er entlang einer gebogenen Stufe etwas vertieft ist. Die Facette für das Carpale 2 wird dadurch volar stark eingengt und endet quer abgestutzt am Mediocaudalrand des Knochens. Die Dorsalkante des Medialtubers setzt sich auf die Dorsalseite als rauer, allmählich auslaufender Grat bis unter die Mitte der Gelenkfläche für das Carpale 2 fort. Auch auf der Lateralseite trägt das Proximalende einen kräftigen Tuber, dessen Achse allerdings vertikal ausgerichtet ist. Die Laterovolarseite des Knochens ist proximal tief ausgehöhlt. Der proximale und der dorsale Rand der Höhlung wird von den Gelenkflächen für das MC III eingenommen, die über einen Querwulst miteinander verbunden sind. Die dorsale ist schmal und hoch, etwa nierenförmig im Umriss, nach lateral gewendet und in beiden Richtungen konkav. Ihre konkave Biegung geht mehr oder weniger direkt in die der

volaren Fläche über, die fast ganz nach distal gewendet ist, wo das MC II auf das MC III übergreift. Auch diese Fläche ist schmal und in beiden Richtungen konkav. Die mediovolare Seite des dreieckigen Proximalendes entspricht in ihrer Lage der Volarseite der Trochlea, die etwas gegen die Basis des Knochens gedreht ist. Diese Seite wird medial vom Sockel des Medialtubers begrenzt, an die sich lateral eine mehr oder weniger weite Einsenkung anschließt. Etwa unter dem Volarrand der Facette für das Carpale 2 folgt eine scharf begrenzte Grube, an die sich volar der Volarpfeiler des Proximalendes anschließt, der den volaren Rand der Gelenkfläche für das Carpale 3 trägt. Auf ihm endet auch die lange, scharfe Kante zwischen dieser und der Gelenkfläche für das MC III.

Unter dieser Gelenkfläche reicht die Rauigkeit für das intermetacarpale Band auf 1/3 der Schaftlänge hinab. Darunter ist der Schaft meist etwa drehrund. Nur bei einem der Stücke (JC 4) zieht eine Kante dorsal von der Mitte des Proximalendes zum lateralen Epicondylus. Die Achse der Trochlea ist gegenüber dem Proximalende etwas nach lateral verdreht und stark in dem Sinne geneigt, dass sie nach lateral abfällt. Daher steht die fast kugelige Hauptgelenkung mit den Phalangen lateral weit nach distal vor, während medial die Rinne der Sesamoidgelenkung bis an den Vorderrand durchläuft. Beide Sesamoidgelenke sind etwa gleich breit und durch einen stumpfen Rollkamm getrennt. Sie sind nach dorsal nicht deutlich begrenzt und steigen volar erheblich höher nach proximal auf als die dorsale Gelenkrolle auf der Dorsalseite. Volar wird der Rollkamm von zwei Incisuren der Gelenkfläche begrenzt, von denen die laterale manchmal sehr tief eingeschnitten ist. Oberhalb der Trochlea sind auf der Volarseite nur geringe Rauigkeiten entwickelt. Dorsal liegt oberhalb der Trochlea lateral eine weite Grube, über der ein dicker Epicondylus weit vorspringt. Von ihm geht ein schräg nach medial bis zur Mittellinie des Knochens aufsteigender Wulst aus, unter dem die Vorderseite durch Gruben oder senkrechte Furchen gegliedert ist. Medial fehlen epicondylare Strukturen ganz.

Tabelle 19. Maße am Carpale 4 (Maße aus * Fahlke und Coombs 2009).

Art	<i>Phyllotillon schlosseri</i>			<i>Metaschizotherium bavaricum</i>		<i>M. fraasi*</i>		<i>Ancyloth.</i>
	ZD 21	ZD 85	ZD 102	1959 II 11544	1959 II 11565	100	104	
Strecke // Nr.								AS II 616
Breite	37,6	36,6	34,7	30,8	32,0	32,5	34,0	49,4
Höhe	45,2	44,3	41,7	48,5	47,6	43,5	47,5	53,8
Tiefe	57,8	49,7	50,4	--	51,1	56,0	62,0	66,7
T der Intermedium-Fac.	36,2	34,6	40,3	--	39,4			51,3
B der Intermedium-Fac.	20,3	19,1	16,3	23,5	22,1			29,0
T der Ulnare-Facette o.F.	33,1	29,9	31,8	30,3	31,5			
B der Ulnare-Facette	30,4	28,8	30,9	--	26,8			
T der Carpale 3 Facette	31,7	33,6	29,4	--	18,2			
H der Carpale 3 Facette	29,4	23,3	27,2	(23)	19,6			
T der MC III Facette	21,8	21,3	34,4	--	19,8			
H der MC III Facette	20,1	21,8	22,4	--	24,1			
B der MC IV Facette	28,6	25,7	28,1	--	23,4			
T der MC IV Facette	32,3	32,4	32,5	(34)	28,3			

Tabelle 20. Maße am MC II (Maße aus * Fahlke und Coombs 2009, # Holland und Peterson 1914).

Art	<i>Phyllotillon schlosseri</i>					<i>Metaschizotherium bavaricum</i>					<i>Metasch. fraasi*</i>		<i>M. elatus#</i>
	NM12	JC 3	JC 4	JC 7	ZD 98	1959 II	11567	11639	11633	11603	P/71-72	P/71-74	CM1604
Länge maximal	201,5	181,0	183,0	--	--	--	--	--	168	146	141	230,0	
Länge anatomisch	--	179,0	178,0	--	--	--	(161)	124	163				
Breite proximal	90,2	81,6	84,7	--	--	70,6	68,3	62,1	56,9	70	57,5	66,0	
Tiefe proximal	64,3	56,5	56,9	--	--	51,5	--	38,6	59,9			43	
T der Carpale-1-Facette	34,5	33,4	36,2	--	(27)	22,7	23,5	--	--				
B der Carpale-1-Facette	22,8	21,2	19,4	--	19,7	20,0	24,3	--	15,0				
T der Carpale-2-Facette	--	41,8	40,7	--	--	42,1	--	34,5	--				
B der Carpale-2-Facette	--	35,4	35,5	--	33,2	31,8	--	21,6	--				
T der Carpale 3 Facette	--	53,2	52,8	--	--	46,7	--	40,8	--				
B der C. 3 Facette volar	--	34,1	24,9	--	17,7	20,6	--	15,2	19,6				
T der MC III Facetten	47,5	47,4	44,4	--	--	48,3	--	37,9	48,2				
H der dors. MC III Fac.	25,8	25,1	23,8	--	27,6	30,3	(25)	18,9	34,1				
B der dors. MC III Fac.	33,0	23,0	24,7	--	23,7	23,4	(26)	18,5	22,3				
Schaftbreite minimal	42,8	39,5	37,0	(42,5)	--	37,8	36,6	33,1	(30)	35,2	36,0		
Schafttiefe minimal	37,7	34,8	35,9	(40,4)	--	--	31,8	--	(31)				
Breite distal	85,5	64,5	64,0	72,0	--	--	58,3	--	61,5	57,7	57,5	53,0	
Tiefe der Trochlea	64,4	58,3	61,0	66,0	--	--	--	--	51,4			45,0	
Breite der Trochlea	66,5	66,3	63,0	66,0	--	--	--	--	59,0				

Vergleiche am MC II

Metaschizotherium

Am Proximalende ist bei den vorliegenden Stücken der Medialtuber etwas stärker entwickelt, doch ist die Fläche für das Carpale 1 deutlich kleiner, da sie weniger als die Hälfte der medialen Ausladung des Tubers bedeckt. Bei *Metaschizotherium* trägt dagegen mehr als die Hälfte oder die ganze Proximalseite des Tubers eine Gelenkfläche. Die Kante dieser Fläche mit der für das Carpale 2 ist erheblich länger als bei den Vergleichsstücken, da bei diesen medial die Dorsalseite der Carpale 2 Fläche viel mehr vom Vorderrand zurücktritt. Bei den vorliegenden Stücken verläuft die Achse der Carpale 2 Fläche nahezu senkrecht zum Dorsalrand des Knochens, während sie bei den Vergleichsstücken einen Winkel von 45°–60° mit diesem bildet. Die volare Einengung der Fläche durch den Volarabschnitt der Carpale 3 Fläche ist daher bei den Vergleichsstücken geringer. Die Neigung der Carpale 3 Fläche ist bei den vorliegenden Stücken auch dorsal deutlich geringer als bei den Vergleichsstücken. Daher ist bei diesen die Kante zur Carpale 2 Fläche erheblich schärfer. Die Abschnitte der Carpale 3 Fläche sind bei den vorliegenden Stücken viel schärfer gegeneinander abgegrenzt als bei den Vergleichsstücken, der volare Abschnitt ist dabei viel breiter als der dorsale, während bei den Vergleichsstücken der Unterschied gering ist. Bei den vorliegenden Stücken sind die beiden lateralen Flächen für das MC III noch deutlich gegeneinander begrenzt und viel stärker konkav als bei den Vergleichsstücken, wo sie völlig zu einer Einheit geworden sind. Eine den vorliegenden Stücken entsprechende Gliederung der Mediovolarseite ist bei den Vergleichsstücken nicht erkennbar. Bei diesen reicht die Rauigkeit für das

intermetacarpale Band nur beim kleinsten der Stücke deutlich weiter nach distal.

Moropus elatus

Bei *Moropus* ist der Lateraltuber der Dorsalseite viel stärker nach distal gerückt als bei den vorliegenden Stücken, so dass die Carpale 3 Fläche dorsal viel steiler stehen kann. Während die Carpale 2 Fläche bei den europäischen Stücken kaum eine konvexe Wölbung zeigt, ist sie bei *Moropus* hoch aufgewölbt und zieht volar auf einen Volarfortsatz hinunter, der den europäischen Stücken fehlt. Anstelle eines dorsomedialen Tubers, der *Moropus* fehlt, ist dort ein Mediovolutuber entwickelt. Die Carpale 1 Fläche ist daher bei *Moropus* sehr steil an die Medialwand angeschliffen. Der Umriss des Proximalendes ist daher bei *Moropus* in die Tiefe, bei den europäischen Formen in die Breite gestreckt.

Bei *Tylocephalonyx* ist der Knochen breiter angelegt als bei *Moropus* und zeigt sowohl die Auflagerung der Carpale 1 Facette auf den Medialtuber als auch die Gliederung der Carpale 3 Facette entsprechend den vorliegenden Stücken.

Ancylotherium ist hingegen mit seinem kantigen Schaft weit entfernt, könnte aber durch die beschriebene Verwachsung des Carpale 1 mit dem MC II auf den Grundplan der vorliegenden Stücke zurückgeführt werden. Besonders die beim alten Stück JC 4 erkennbare schräge Kante der Vorderseite ist auch bei *Ancylotherium* bekannt.

Vom **Metacarpale III** liegen lediglich zwei verschieden große proximale Fragmente vor, Das besser erhaltene größere (ZD 9) lässt sich gut an die größeren MC II anpassen. Die proximale Seite zeigt drei Gelenkflächen, von denen die mediale für das MC II stark auf die Dorsalseite herunterbiegt. An sie schließt sich, durch eine niedrige Kante begrenzt, die breite, sattelförmige Fläche für das Carpale 3 an. Sie ist kräftig dorsovolar konvex und

schwach transversal konkav. Ihre Sagittalrinne endet dorsal in einem durch einen hochgezogenen Rand geschlossenen Grübchen. Die Achse der Fläche verläuft etwas schräg nach mediolar, so dass die MC II Fläche volar immer schmaler wird. Der hochgezogene Lateralrand der Hauptfläche bildet mit der kurzen, steil nach lateral weisenden Fläche für das Carpale 4 eine scharfe, etwa rechtwinklige Kante. Diese Fläche ist dorsovolar konvex, transversal konkav. Mit einer ebenfalls rechtwinkligen Kante grenzt an sie distal die hohe Lateralfläche für das MC IV. Sie ist in beiden Richtungen konkav. Mögliche weitere Lateralflächen sind nicht erhalten.

Das kleinere Stück (NM 33) weicht deutlich von dieser Morphologie ab, ist aber sehr schlecht erhalten. So ist die

Tabelle 21. Maße am MC III (Maße aus * Fahlke und Coombs 2009, # Holland und Peterson 1914).

Art	Ph. schlosseri		Met. fraasi*	Moropus elatus
	ZD 9	NM 33	P/71-71	CM1604#
Strecke // Nr.				
Länge maximal	--	--	--	274
Länge anatomisch	--	--	--	
Breite proximal	49,7	(43)	40	54
Tiefe proximal	44,3	(40)		55
T der MC-II-Facette	33,6	--		
B der MC-II-Facette	11,6	19,4		
T der Carpale-3-Facette	40,8	(31,0)		
B der Carpale-3-Facette	24,3	(16,0)		
T der Carpale 4 Facette	22,0	19,2		
H der Carpale 4 Facette	21,7	--		
T der dors. MC IV Facette	20,7	17,8		
H der dors. MC IV Facette	24,7	23,0		
T gesamt der MC IV Facette	--	33,7		
Schaftbreite minimal	(31)	(24)	24,5	
Schafttiefe minimal	(28)	18,5		

Medialfläche für das MC II auffällig breit, während die für das Carpale 3 sehr schmal ist. Lateral ist die dorsale Fläche für das MC IV sehr viel stärker konkav. Sie setzt sich in einen langen volaren Fortsatz, analog zu dem des MC II fort. Beide Stücke zeigen auf der Vorderseite zwei auffällige Höcker. Der weiter lateral liegende ist etwa auf der Höhe, wo die Medialfläche endet, unterhalb der Carpale 3 Fläche. Der mediale sitzt tiefer am Schaft, etwa unterhalb des Lateralrandes der Medialfacette. Er hat etwa die Lage einer Extensor-Beule, doch könnte auch der lateroproximal davon liegende Höcker diesem Ansatz gedient haben. Unter den Lateralfacetten ist die Lateralseite tief ausgehöhlt. Der Volarrand dieser Höhlung bildet eine starke Volarkante, die weit am Schaft hinabzieht. Etwa in der Mitte der Medialseite zieht etwas distal von den Facetten eine ähnliche Kante auf den Schaft.

Vergleiche am MC III

Metaschizotherium

Gegenüber dem Fragment von *Metaschizotherium fraasi* (von *M. bavaricum* liegen keine Fundstücke vor) ist die zentrale Gelenkfläche für das Carpale 3 deutlich breiter und schwächer transversal konkav. Die Gelenkfläche für

das Carpale 4 ist deutlicher konkav als beim Vergleichsstück. Die überhängende Gelenkfläche für das MC IV ist einheitlich, während sie beim Vergleichsstück in einen größeren dorsalen und einen kleineren volaren Abschnitt geteilt ist.

Moropus elatus

Die vorliegenden Stücke weichen deutlich von *Moropus* ab, bei dem die Carpale-3-Fläche mehr nach medial geneigt und dorsoplantar schwächer konvex gewölbt ist, während ihr eine transversale Wölbung weitgehend fehlt. Die Kante zwischen dieser und der MC-II-Fläche, die bei beiden vorliegenden Stücken kräftig entwickelt ist, fehlt bei *Moropus*. Die Fläche für das Carpale 4 ist bei den vorliegenden Stücken nicht so tief wie bei den Vergleichsstücken, sonst aber ähnlich, wenn sie auch steiler abfällt. Die überhängende Fläche für das MC IV, die mit einer scharfen Kante an die vorige stößt, kann einheitlich sein, während sie bei *Moropus* aus zwei getrennten oder gegeneinander abgesetzten Teilen besteht.

Bei aller sonstigen Verschiedenheit stimmt *Ancylotherium* in der Trennung der beiden Lateralflächen mit *Moropus* und *Metaschizotherium*, nicht aber mit *Phyllotillon schlosseri* überein.

Die zwei Exemplare des MC IV, Taf. 4, Fig. 1, unterscheiden sich deutlich in der Größe. Das größere (ZD 10) lässt sich leicht an das MC III Fragment derselben Seite anpassen. Beide Knochen sind lang und sehr schlank. Die Proximalseite wird vor allem von der stark dorsovolar gestreckten Gelenkfläche für das Carpale 4 eingenommen. Diese ist beim größeren Stück dreieckig und verbreitert sich stark nach dorsal, während sie beim kleineren Stück dorsal und volar gleich breit und in der Mitte etwas eingengt ist. Sie ist dorsovolar kaum konvex, transversal konkav. Auf der Medialseite liegen zwei Gelenkflächen für das MC III, die beim größeren Stück vollständig getrennt, beim kleineren an einer kurzen senkrechten Kante verbunden sind. Die dorsale der beiden Flächen ist hoch und in proximodistaler Richtung konvex, proximal stark nach proximal gerichtet und distal immer mehr nach medial gewendet. Die volare Fläche ist tiefer und niedriger und fast ohne Wölbung, beim größeren Stück kaum transversal konvex, beim kleineren konkav. Sie steht beim kleineren Stück fast senkrecht, beim größeren ist sie mit etwa 60° nach medioproximal gerichtet. Während diese Fläche mit der für das Carpale 4 eine einfache, gerade Kante bildet, ist die Kante mit der dorsalen Fläche niedriger und konvex gegen die Carpale 4 Fläche ausgebogen, so dass diese im dorsalen Teil vor allem beim kleineren Stück etwas eingengt ist. Das größere Stück zeigt am Volarrand der Lateralseite eine schmale, hochovale Fläche für das MC V, die beim kleineren Stück nicht erhalten ist. Die Dorsalseite beider Stücke zeigt einen hohen Lateraltuber, auf dem der Lateralrand der proximalen Gelenkfläche aufliegt. Von ihm zieht sich ein aufgerautes Band schräg nach mediodistal über die Dorsalseite. Es verschmälert sich nach medial und endet an den Rugositäten dieser Seite. Volar ist ein knolliger Vorsprung entwickelt, der nur beim größeren Stück über die proximale Gelenkfläche vorsteht. Beim kleineren liegt ihm die Fläche unmittelbar auf. Distal geht der Volartuber in eine raue Fläche über, die weit am Schaft hinunterzieht und zwischen den Flächen für die intermetacarpalen Bänder vermittelt.

Diese bedecken auf beiden Seiten etwa das obere Drittel des Schaftes. Der Schaft hat einen rundlichen Querschnitt und verbreitert sich schwach nach distal. Unmittelbar über dem Dorsalrand der Trochlea endet die Dorsalseite des Schaftes in zwei nach dorsal vortretenden Tuberkeln, die durch eine tiefe, nach proximal einschneidende Grube getrennt sind, so dass sie ein umgekehrtes v formen. Während der mediale kaum über die Mediaalseite vorspringt, bildet der laterale den relativ flachen, dorsal gelegenen lateralen Epicondylus. Distal und volar von diesem liegen leichte Mulden über dem Rand der Trochlea. Medial ist dagegen eine deutlich tiefere Grube entwickelt. Die Trochlea ist asymmetrisch mit einer nach medial abfallenden Achse. Ihr Dorsalteil wirkt durch eine kräftige Transversalwölbung kugelig, während der volare, höher aufsteigende Abschnitt sehr viel flacher gewölbt ist und nur einen schwachen Rollkamm zeigt. Der Volarrand der Trochlea ist bei beiden Stücken stark beschädigt. Ihr Dorsalrand greift mit starker Wölbung in den distalen Teil der Grube am Distalende des Schaftes hinein.

Vergleiche am MC IV

Metaschizotherium bavaricum

Von *Metaschizotherium bavaricum* von Sandelzhausen sind nur ein gut erhaltenes proximales Fragment und ein schlecht erhaltenes vollständiges Stück vorhanden, von denen sich die vorliegenden Stücke durch zwei wesentliche Merkmale unterscheiden. Beim größeren der vorliegenden Stücke ist lateral noch eine Gelenkfläche für das rudimentäre MC V vorhanden, die bei *Metaschizotherium bavaricum* viel kleiner ist, auch wenn dort ausgeprägte aber verkürzte Rauigkeiten für ein intermetacarpales Band vorhanden sind. Die beiden Medialflächen für das MC III sind bei den vorliegenden Stücken getrennt bzw. stark voneinander abgesetzt, während sie bei *Metaschizotherium bavaricum* nur mit einer leichten Biegung in einander

übergehen. Die Carpale 4 Fläche ist wesentlich stärker transversal konkav und ihr Dorsalrand steht etwa quer auf der dorsovolaren Achse, während er bei den Vergleichsstücken mit dieser etwa einen Winkel von 45° bildet. Die schräg nach medial fallende, raue Leiste der Dorsalseite schwächt sich nach mediodistal ab, während sie bei den Vergleichsstücken weniger steil abfällt und in einem dicken medialen Tuberkel endet. Der Volartuber ist dick und knollig entwickelt, während beim Vergleichsstück starke Rauigkeiten vorhanden sind, die sich nach distal am Schaft in eine dünne Kante fortsetzen, jedoch kein proximaler Vorsprung. Die mediale Ansatzfläche für das intermetacarpale Band ist wesentlich stärker aufgeraut und reicht weiter distal als beim Vergleichsstück.

Moropus elatus

In der starken Trennung der beiden Medialfacetten stimmen die vorliegenden Stücke mit *Moropus* überein, doch hat dieser einen starken Lateralfortsatz, auf dem volar die relativ große Gelenkfläche für das MC V sitzt. Dieser Fortsatz fehlt den vorliegenden Stücken und die Facette des MC V ist rudimentär.

Auch bei *Acylotherium* trägt das Proximalende des Knochens einen weit ausladenden Lateralfortsatz, allerdings ohne Gelenkfläche für ein MC V, das wohl verloren ging. Ansonsten ist der Knochen dort stark umgestaltet.

2.1.2.2 Hinterextremität

Die einzigen identifizierbaren Fragmente des Stylopodiums sind drei distale Fragmente der **Tibia**, Taf. 5, Fig. 1. Sie lassen sich leicht an der kleinen Gelenkfläche am Vorderrand des Malleolus tibiae erkennen, die mit der medialen Extension der Trochlea am Astragalus gelenkt. Der Schaft ist dreikantig, wobei die sehr scharfe Lateralkante distal auf eine kleine, dreieckige Anlagerungsfläche für die

Tabelle 22. Maße am MC IV (Maße aus #Holland und Peterson 1914).

Art	<i>Ph. schlosseri</i>		<i>Metaschizoth. bavaricum</i>		<i>Mor. elatus</i> [#]
	JC 9	ZD 10	1959 II 11566	11602	CM 1604
Strecke // Nr.,					
Länge maximal	170,0	184,0	--	179,0	221,0
Länge anatomisch	168,0	177,0	--	170,0	
Breite proximal	33,1	38,1	37,5	32,5	50,0
Tiefe proximal	39,7	39,0	46,0	48,6	58,0
T der Carpale-4-Facette	35,2	33,0	39,1	40,1	
B der Carpale-4-Facette	20,4	27,1	22,5	26,2	
T der vord. MC III-Facette	20,6	19,8	24,5	29,1	
B der vord. MC III-Facette	22,3	26,9	30,8	14,6	
T der MC III Facetten	38,5	(42,8)	42,9	46,1	
T der volaren. MC III Facette	13,0	(22,8)	27,1	26,4	
H der volaren MC III Facette	18,3	16,7	15,4	20,1	
Schaftbreite minimal	21,6	24,2	(24,4)	(26,0)	
Schafttiefe minimal	22,7	24,9	(24,6)	(18,5)	
Breite distal	34,4	39,7	--	(29,5)	62,0
Tiefe der Trochlea	38,8	--	--	36,6	55,0
Breite der Trochlea schräg	34,8	40,3	--	(27,0)	

Fibula trifft, auf der eine noch kleinere Gelenkfläche stark nach distal gerichtet ist, die saumartig am Lateralrand der Cochlea tibiae entlang läuft. Es sind also keine Tendenzen zu einer distalen Verwachsung von Tibia und Fibula zu erkennen. Die Gelenkfläche für den Astragalus ist transversal ausgedehnt, rechteckig, mit zwei craniocaudal ausgerichteten, nicht oder kaum schräggestellten Mulden, einer tief konkaven medialen und einer seichteren, flacher konkaven, deutlich breiteren lateralen. Zwischen beiden erhebt sich der relativ flache Rollkamm, dessen breite caudale Spitze deutlich höher ist als die craniale aber niedriger als der Malleolus tibiae. Dieser biegt distal hakenartig nach lateral um und umfasst so den medialen Rollkamm des Astragalus. Etwa entlang der Symphysenfuge umzieht ein Band von Rauigkeiten das Distalende des Knochens, das nur hinter dem medialen Rollkamm unterbrochen ist. Auf der breiten Medialseite kann eine schwache vertikale Rinne auftreten, die in einem Grübchen auf der Medialseite des Malleolus tibiae endet, das bei allen Individuen vorhanden ist.

Vergleiche an der Tibia:

Abgesehen von den Größenunterschieden bietet die Tibia nur ein Merkmal, in dem sich die verschiedenen Arten unterscheiden, die kleine Gelenkfläche auf dem Vorderrand des Malleolus tibiae für den medialen Fortsatz der Trochlea des Astragalus. Sie ist bei *Phyllotillon schlosseri* am stärksten entwickelt, bei *Moropus elatus* etwas schwächer, während sie *Tylocephalonyx* und *Metaschizotherium fraasi* fehlt. Da dieses Merkmal ursprünglich eine Anpassung an kletternde Lebensweise war (Heissig 1993: 175 f.), ist ihr Abbau bei den großen, bodenlebenden Schizotheriinen als apomorph zu werten.

Tarsus

Es sind nur zwei mediale Fragmente von linken **Astragali**, Taf. 65, Fig. 2, 3, erhalten. Beide zeigen einen hohen, schmalen medialen Rollkamm der Trochlea, der auf einen hohen Astragalus hindeutet. Die Führungsrinne ist allerdings deutlich asymmetrisch gebaut, so dass der laterale Rollkamm niedriger gewesen sein könnte. Plantar vom Proximalrand der Trochlea springt medial ein mächtiger, knolliger Fortsatz nach plantar vor. Die Trochlea endet hier weit vor dem Plantarrand des Knochens und erreicht diesen erst über dem Rand der proximolateralen Fläche für den Calcaneus. Diese ist durch eine tiefe Rinne vom Fortsatz getrennt, die sich allerdings nach distal

rasch verflacht. Wie das aufgebrochene Stück zeigt, stehen die Foramina auf dem Grund der Rinne mit einem Kanal im Inneren des Fortsatzes in Verbindung, doch ist, wie bei Huftieren allgemein, kein Foramen astragali entwickelt. Die proximolaterale Fläche für den Calcaneus ist tief zylindrisch konkav gewölbt, mit einer schräg nach proximolateral ansteigenden Achse. Der Medialrand der Trochlea ist weit umgeschlagen und geht distal in einen rechtwinklig nach medial abgespreizten Fortsatz über, der mit dem Malleolus tibiae gelenkt. Er sitzt einem sehr flachen Medialtuber auf, der distal einen Teil der Distalfläche trägt. Diese dehnt sich daher nicht stärker auf die Medialseite des Knochens aus. Sie ist bei keinem der Stücke vollständig erhalten, doch ist soviel von ihrem Lateralrand sichtbar, dass ein Kontakt des Astragalus mit dem Tarsale 4 ausgeschlossen werden kann. Das Collum ist auf der medialen Vorderseite auf wenige Millimeter eingeeengt und sehr wenig vertieft.

Vergleiche am Astragalus

Metaschizotherium bavaricum

Es liegen vier vergleichbare Astragali von *Metaschizotherium bavaricum* von Sandelzhausen vor. Die vorliegenden Stücke sind größer und haben einen schmalen und höheren medialen Rollkamm. Dessen nach medial weisender Teil der Trochlea ist deutlich breiter als bei *Metaschizotherium bavaricum*. Ihr Collum ist medial noch nicht ganz verloren wie dies bei den Vergleichsstücken der Fall ist. Der proximomediale Fortsatz ist stärker nach medial gerichtet und nicht, wie bei den Vergleichsstücken durch eine Rinne vom Rand der Trochlea getrennt, die mit der Rinne lateral des Fortsatzes direkt verbunden ist. Diese Rinne ist weiter als bei den Vergleichsstücken. Die Achse der proximolateralen Gelenkfläche ist geneigt, nicht transversal wie bei *Metaschizotherium bavaricum* von Sandelzhausen. Der mediodistale Fortsatz der Trochlea für den Malleolus tibiae ist bei *Phyllotillon schlosseri* stark und nahezu horizontal, während er bei *Metaschizotherium* ebenso wie bei *Ancylotherium* und den Chalicotheriinae ganz fehlt. Der distomediale Tuber als Sockel desselben ist daher zwar flach niedergedrückt aber doch gut entwickelt, während er bei den Vergleichsstücken nicht mehr über die Distalfläche vorsteht. Diese ist weniger gewölbt als bei den Vergleichsstücken, bei denen sie nach caudomedial verlängert ist. Dort ist sie bei *Metaschizotherium* stark gewölbt und steigt hoch, bis an den Unterrand des proximomedialen Tuberkels auf und hat

Tabelle 23. Maße an der Tibia (Maße aus * Fahlke und Coombs 2009, # aus Holland und Peterson 1914).

Art	<i>Phyllotillon schlosseri</i>			<i>Met. fraasi</i>	<i>Mor. elatus</i>
	JC 67	ZD 23	ZD 84	P/39A-0001*	CM1704 #
Minimale Schaftbreite	42,8	40,2	--	48,8	
Minimale Schaftdicke	41,7	31,0	--		
Breite distal	96,0	82,4	98,0	80,7	126,0
Tiefe distal	57,0	48,5	63,0	55,1	85,0
Breite der Cochlea	68,3	68,2	77,4	72,5	
Tiefe der Cochlea	54,0	49,0	55,3	46,1	
Länge des Rollkamms	33,4	36,7	42,9	38,3	

Tabelle 24. Maße am Astragalus (Maße aus * Coombs 1978).

Art	<i>Ph. schlosseri</i>		<i>Metaschizotherium bavaricum</i>				<i>Moropus elatus*</i>
	JC 99	ZD 105	1959 II 11568	11599	11600	11601	Mini.-Maximum
Höhe medial	63,7	56,1	48,9	49,8	--	50,0	62,5 – 77,2
Höhe Mitte	--	41,4	35,8	35,3	33,6	38,1	
Höhe lateral	--	--	--	47,7	51,0	50,2	
Tiefe medial	--	67,0	48,3	48,9	45,1	--	
Breite maximal	--	--	--	81,0	(70,0)	75,3	81,1 – 98,0
B der Trochlea incl. Fibula	--	--	64,4	59,4	59,1	70,0	
B distal	--	--	71,1	71,6	--	75,1	
B Distalfläche	--	52,1	--	49,5	--	49,0	
Tiefe der Distalfläche	34,4	37,9	36,2	34,6	--	(35,0)	

einen Fortsatz bis zum Medialrand der Sustentacularfacette. Bei *Metaschizotherium fraasi* ist nur die laterale Seite des Astragalus erhalten, so dass die Merkmale der Medialseite nur indirekt erschlossen werden können. So zeigt das Centrale einen hoch aufragenden plantaren Fortsatz, dessen Gelenkfläche für den Astragalus dafür spricht, dass der medioplantare Fortsatz der Distalfacette ebenso gestaltet war wie bei *Metaschizotherium bavaricum*.

Moropus elatus

Gegenüber *Moropus elatus*, der einen deutlich höheren Astragalus hat, ist insbesondere der proximomediale Tuber stärker ausgebaut, wodurch die Trochlea weiter vom Hinterrand des Knochens entfernt ist. Der distale Medialtuber ist stärker, dessen Gelenkfläche für den Malleolus tibiae schärfer gegen die Trochlea abgeknickt als bei *Moropus elatus*. Die Distalfläche steigt caudal ebenso wenig auf wie bei *Moropus*. *Moropus* fehlen alle die Sondermerkmale von *Metaschizotherium bavaricum*.

Tylocephalonyx

Die vorliegenden Stücke unterscheiden sich von der amerikanischen Gattung in denselben wesentlichen Merkmalen wie von *Metaschizotherium bavaricum*, d. h. die besondere Gelenkung mit dem Malleolus tibiae ist im Gegensatz zum Vergleichsstück vorhanden und die distale Gelenkfläche hat medioplantar einen kaum gewölbten und nicht hochgebogenen Fortsatz.

Ancylotherium pentelicum

Die Tendenz zu einem immer niedrigeren Astragalus hat sich bei *Ancylotherium* weiter fortgesetzt, so dass das Collum völlig reduziert ist und die Trochlea eine noch flachere Führungsrinne aufweist. Der breite, medial über den Rollkamm umgeschlagene Rand der Trochlea ist bei *Ancylotherium* erheblich schmaler. Der caudomediale Anstieg der Distalfläche ist bei beiden Formen etwa gleich hoch, da er bei *Ancylotherium* durch die Verkürzung des Astragalus stärker begrenzt ist als bei *Metaschizotherium*.

Alle fünf **Calcanei**, Taf. 5, Fig. 4, sind fragmentär erhalten. Der Processus hat einen ovalen Querschnitt. Er ist lang und schmal und trägt einen ebenfalls schmalen Tuber, der plantar eine hohe, etwas aufgetriebene Beule trägt. Diese wird von einer transversal über die Proximalfläche verlaufende Rinne von dem schmaleren Dorsalfortsatz abgegliedert. Die dreieckige Fläche, die die drei dorsalen Gelenkflächen trägt, ist nur etwa halb so hoch wie der Processus und stark in die Breite gedehnt. Das Sustentaculum

ist bei keinem der Stücke erhalten. Die laterodorsale Hauptfacette für den Astragalus ist in ihrem proximalen Anteil als breite Walze ausgebildet, deren Wölbung oben nach dorsal, unten nach distal weist. Ihre Ausdehnung nach proximal ist bei beiden Stücken recht unterschiedlich. Nach einer transversal verlaufenden Synovialgrube, die bei einem Stück (ZD 28) als schmale Kerbe entwickelt ist, die den Grund einer tiefen, lateral geschlossenen Grube bildet, folgt ein langer, schmalerer distaler Abschnitt, der nach dorsal gerichtet ist und keine Wölbung aufweist. Er erreicht in einem Punkt die distale Gelenkfläche. Proximal kann an die proximolaterale Fläche als schmaler Saum eine Gelenkfläche für die Tibia angeschlossen sein. Am Lateralrand liegt in Höhe der stärksten Umbiegung eine kleine dreieckige Fläche für die Fibula. Unter dieser ist der Processus coracoideus als kleine aber deutliche Muskelnarbe eingetieft, die sich in eine mehr oder weniger lange Rinne nach proximal fortsetzen kann. Eine dritte schmale Gelenkfläche für den Astragalus, die nach dorsal gerichtet ist, folgt mit einer scharfen Kante dem Rand der Distalfläche. Sie hat weder mit der Hauptfacette noch mit der Sustentacularfläche Kontakt. Die breite und tiefe Distalfläche ist schwach und unregelmäßig gewölbt. Sie steigt relativ flach nach medial an.

Vergleiche am Calcaneus

Metaschizotherium bavaricum

Dem noch nicht ganz adulten Stück von Sandelzhausen fehlt der Tuber. Die vorliegenden Stücke haben alle eine kleine aber deutliche Fibula-Gelenkung, die dem Vergleichsstück fehlt. Die schmale Fläche für die Tibia ist bei den vorliegenden Stücken nach proximal gerichtet, beim Vergleichsstück nach proximodorsal, wobei sie zugleich etwas stärker nach medial verschoben ist. Im Gegensatz zum Vergleichsstück haben alle vorliegenden Stücke eine selbständige dritte distale Gelenkfläche für den Astragalus. Der Hauptteil der Proximolateralfacette ist bei allen vorliegenden Stücken walzenförmig, mit in der Achse verstärkter Wölbung entwickelt, während sie beim Vergleichsstück aus zwei fast ebenen Teilen und einem gerundeten Knick zwischen deren Ebenen besteht. Soweit sich feststellen lässt, entsprechen die Merkmale des Calcaneus von *Metaschizotherium fraasi* denen von *Metaschizotherium bavaricum*.

Moropus elatus

Coombs (1978: 34) beschreibt die zwei Teile der proximolateralen Facette als zwei getrennte, eine ectale und

Tabelle 25. Maße am Calcaneus (Maße aus * Fahlke und Coombs 2009, # Holland und Peterson 1914).

Art	<i>Phyllotillon schlosseri</i>			<i>Met. bavaricum</i>	<i>Met. fraasi</i>	<i>Mor. elatus</i>
	JC 66	ZD 99	ZD 28	1959 II 11569	P/71-109*	CM 1706a #
Höhe maximal	(105,0)	--	--	--	--	186,0
Tiefe des Tuber	50,1	--	--	--	--	
Breite des Tuber	35,9	--	--	--	--	
Tiefe des Processus	41,9	37,5	40,4	39,8	45,4	
Breite des Processus	27,6	24,0	22,0	28,6	27,5	
H d. Articulationsdreiecks	--	52,0	47,3	47,7	--	128,0
H Proximalateralgelenk	39,0	50,5	46,4	47,5	--	
B Proximalateralgelenk	--	41,9	43,7	38,4	--	
Tiefe der Distalfläche	--	27,8	(27,0)	31,7	--	
Breite der Distalfläche	--	--	44,3	(42,5)	--	

eine calcaneale. Das ändert nichts daran, dass die Morphologie den vorliegenden Stücken gut entspricht. Allein der Abschnitt proximal von der Hauptwölbung der Walze ist bei den vorliegenden Stücken deutlich niedriger als bei *Moropus*. Dieser Gattung fehlt die dritte, distale Astragalus-Fläche, ähnlich wie bei dem Exemplar von Sandelzhausen. Die Tibia-Fläche ist bei beiden Formen in Variation.

Ancylotherium

Ancylotherium hat den distalen, gelenktragenden Teil des Calcaneus zusammen mit dem Astragalus noch stärker verkürzt als *Metaschizotherium*, wodurch die Unterschiede gegenüber den vorliegenden Stücken noch extremer sind. Das stärker nach distal geneigte Sustentaculum ist ebenfalls eine Eigenheit dieser modernsten Gattung der Schizotheriinae.

Ein linkes (ZD 127), Taf. 6, Fig. 5, und die Hälfte eines rechten **Centrale** (JC 101) sind bestimmbar. Beide zeigen die bei Chalicotheriiden generell stark abgeplattete Form. Die etwas raue Dorsalseite geht in weitem Bogen in die Medialseite über, an deren Plantarrand ein flacher Plantartuberkel durch eine schwache distodorsale Rinne abgegliedert ist. Die Lateralseite trägt zwei vorspringende Wülste, vor denen die laterale Gelenkfläche sitzt. Die proximale Gelenkfläche für den Astragalus ist sehr ausgedehnt und kräftig dorsoplantar konkav, so dass sie plantar deutlich ansteigt. Durch eine flache Einziehung der Lateralseite ist ihr Umriss etwa halbmondförmig. Lateral liegt weit dorsal die Gelenkfläche für das Tarsale 4, die mit einer stumpfen Kante an die Distalfläche grenzt. Sie kontaktiert die Proximalfläche nicht. Sie ist halbkreisförmig und nach distolateral gewendet. Auf der Distalseite sind die Gelenkflächen für die Cuneiformia erkennbar. Die kleine für das Tarsale 1 ist beim vollständigen Stück kaum gegen die für das Tarsale 2 abgegrenzt. Beim größeren Fragment liegt sie ebenso medioplantar von der Tarsale-2-Fläche und bildet mit dieser eine stumpfe Kante. Sie ist nicht ganz nach distal, sondern auch etwas nach medial gerichtet. Die Tarsale-2-Fläche ist tief dreieckig mit einer gerundeten Plantarspitze. Ihre konvexe Wölbung geht beim vollständigen Stück nach medial durch einen etwas aufgeworfenen Mediodorsalrand in eine leicht konkave über. Beim Fragment ist sie gleichmäßiger und flacher. Eine niedrige Kante mit Incisuren auf der dorsalen und plantaren Seite trennt die Tarsale-2-Fläche von der größten Distalfläche, der für das

Tarsale 3. Diese ist queroval und ganz nach distal gerichtet. Sie ist dorsal leicht dorsoplantar konkav, plantar davon setzt sich die konvexe Wölbung der Tarsale-2-Fläche abgeschwächt nach lateral fort. Plantar davon formt der Hinterrand der Fläche eine Mulde.

Vergleiche am Centrale

Metaschizotherium fraasi

Es ist kein Centrale von *Metaschizotherium bavaricum* vorhanden. Das von *Metaschizotherium fraasi* ist deutlich flacher als die vorliegenden Stücke. Bei diesen ist es dorsal breiter als plantar, bei *Metaschizotherium fraasi* umgekehrt. Die proximale Gelenkung mit dem Astragalus ist bei den vorliegenden Stücken flacher und gleichmäßiger konkav als bei *Metaschizotherium fraasi*, bei dem sie dorsal abgeplattet ist und plantar zu einem höheren Plantarfortsatz aufsteigt. Die Tarsale-4-Facette ist bei den vorliegenden Stücken hochoval, bei *Metaschizotherium fraasi* bandartig in die Tiefe gestreckt, so dass plantar davon nicht zwei, wie bei *Phyllotillon schlosseri*, sondern nur noch ein lateraler Vorsprung auftritt, der auf der lateralen Seite des Plantarfortsatzes liegt. Distal ist eine Gelenkfläche für das Tarsale 1 entwickelt, die *Metaschizotherium fraasi* fehlt.

Moropus elatus

Die vorliegenden Centralia sind höher und weniger plattenförmig als bei *Moropus elatus*. Es ist eine Gelenkfläche für das Tarsale 1 vorhanden, die *Moropus* fehlt. Zugleich ist die für das Tarsale 2 breiter und reicht weiter nach mediodorsal. Der Tarsale-3-Fläche fehlt die starke konkave Transversalwölbung, die *Moropus elatus* auszeichnet. Gegenüber *Moropus* ist der Plantarfortsatz flacher und kleiner. Es ist kein Abstand zwischen der Tarsale-3-Fläche und dem Tuberkel vorhanden wie er bei *Moropus* vorhanden ist. Der hohen und kurzen Gelenkfläche für das Tarsale 4 steht bei *Moropus* eine niedrige, in die Tiefe gestreckte gegenüber.

Eine Verbreiterung der Gelenkfläche für das Tarsale 4, wie sie bei *Tylocephalonyx* entwickelt ist, fehlt völlig.

Es sind weder Tarsale 1 noch Tarsale 2 erhalten.

Wie das Centrale ist auch das **Tarsale 3**, Taf. 6, Fig. 2, ein flach plattenförmiger Knochen, von dem ein vollständiges und zwei fragmentarische Exemplare vorhanden sind. Der Knochen hat einen gerundeten, subquadratischen Umriss. Die Dorsalseite ist niedrig und breit und trägt einen

bandartigen rauhen Vorsprung. Die Proximalseite wird ganz von der dorsoplantar konkaven Gelenkfläche für das Centrale eingenommen. Trotz ihrer geringen Höhe trägt die Medialseite zwei Gelenkflächen übereinander, die etwas plantar vom Dorsalrand des Knochens beginnen und bandartig weit nach plantar ziehen. Die distale der beiden Flächen gelenkt mit dem MT II und ist dementsprechend nach distomedial gerichtet, wobei sie in sich etwas gedreht ist. Die proximale für das Tarsale 2 ist niedriger und beginnt sich oft erst in der plantaren Hälfte zwischen die distomediale und die proximale Fläche einzuschieben, kann aber auch bis zum Dorsalrand der distomedialen Fläche reichen. Sie ist nach proximomedial gerichtet und daher mit einer scharfen, spitzwinkligen Kante gegen die distomediale Fläche begrenzt. Die Lateralseite wird ebenfalls von zwei bandartigen Flächen eingenommen, die gegeneinander aber deutlich stumpfwinkliger geknickt sind und steiler stehen. Die proximale gelenkt mit dem Tarsale 4, die distale mit dem MT IV. Beide sind in sich etwas gedreht und sehr unregelmäßig gewölbt. Beide beginnen am Dorsalrand des Knochens und reichen weit nach plantar. Dort steht ein schmaler, hoher Fortsatz etwas über alle Flächen über. Die Distalfläche wird von der großen Gelenkfläche für das MT III eingenommen. Sie ist kaum gewölbt und direkt nach distal gerichtet. Ihr Umriss ist tief dreieckig, mit einer kleinen lateralen Einziehung, die der des Centrale und des MT III entspricht.

Vergleiche am Tarsale 3

Metaschizotherium

Es ist kein Tarsale 3 von *Metaschizotherium bavaricum* vorhanden. Die wichtigsten Unterschiede der vorliegenden Stücke gegenüber *Metaschizotherium fraasi* sind die größere und etwas mehr nach lateral weisende Gelenkfläche für das MT IV und die dreieckige Gelenkfläche für das MT III, während diese bei *Metaschizotherium fraasi* etwa quadratisch ist. Die Anordnung der Gelenkflächen auf der Medialseite ist bei beiden Arten sehr ähnlich.

Moropus elatus

Im Gegensatz zu *Moropus elatus*, wo der plantare Fortsatz deutlich kräftiger ist, ist dieser und damit auch die Proximalfläche viel weniger nach plantoproximal verlängert. Auch insgesamt ist der Knochen deutlich höher. Die proximale Lateralfäche für das Tarsale 4 ist nicht in zwei erkennbare Abschnitte gegliedert sondern einheitlich und in sich gedreht. Die laterale Fläche für das MT IV ist bei

beiden Gattungen ähnlich entwickelt. Die Gelenkfläche für das MT II beginnt nicht am Dorsalrand des Knochens wie bei *Moropus elatus*.

Moropus wetzleri

Bei einem stark beschädigten Tarsale 3 von der Westtangente ist nur ein Teil der Gelenkflächen erkennbar. Während bei den vorliegenden Stücken die beiden Flächen der lateralen Seite etwa gleich hoch sind, ist beim Vergleichsstück die Fläche für das MT IV erheblich höher als die proximale für das Tarsale 4 und reicht, sich drehend, weit unter den Plantartuber. Der Lateraltuber der Dorsalseite ist im Gegensatz zu beiden *Moropus*-Arten, bei denen er vorspringt und über fast die Hälfte der Dorsalseite reicht, schwächer, mehr bandartig. Insgesamt ist der Knochen bei *Moropus wetzleri* ebenso flach wie die von Merkur, also niedriger als bei *Moropus elatus*.

Tylocephalonyx

Gegenüber *Tylocephalonyx* ist der Knochen weit weniger tief und hat einen erheblich kleineren Plantarfortsatz, auf den die Proximalfläche bei den vorliegenden Stücken im Gegensatz zu dieser Gattung verlängert ist. Die Gelenkung mit dem MT IV fehlt bei dieser Gattung (Coombs 1979: 46).

Zwei große und ein kleineres **Tarsale 4**, Taf. 6, Fig. 1, sind vorhanden. Dieser kräftigste Knochen der distalen Tarsalreihe ist sehr stark in die Tiefe gestreckt und plantar deutlich höher als dorsal. Die Dorsalfläche bildet ein breites Trapez mit nach medial ausladender Distalkante. Entlang seiner Distalkante verläuft ein glattes Band über dem sehr variable Vorsprünge entwickelt sind, die in einem starken lateralen oder auch in einem schwächeren medialen Tuberkel enden können. Insgesamt ist die Fläche etwas geneigt, da die Distalfläche weiter dorsal liegt als die proximale. Die Neigung ist bei den stärkeren Stücken deutlicher als beim schwachen. Die proximale Seite wird zum größten Teil von einer einheitlichen Gelenkfläche für den Calcaneus eingenommen. Ein Kontakt mit dem Astragalus existiert nicht. Die Fläche ist in die Tiefe gestreckt, mit gerundeter Dorsal- und Plantarseite, plantar etwas schmaler als dorsal. Sie kann etwa in der Mitte von medial oder auch von beiden Seiten etwas eingeengt sein. Ihre Wölbung ist dorsal in dorsoplantarer Richtung flach konkav und geht in eine plantare flach konvexe Wölbung über. Eine Querwölbung ist kaum spürbar. Auf der Medialseite sind übereinander zwei große Gelenkflächen angeordnet. Die proximale ist höher als tief und gelenkt mit

Tabelle 26. Maße am Centrale (Maße aus * Fahlke und Coombs 2009, # Holland und Peterson 1914).

Art	<i>Phyllotillon schlosseri</i>		<i>Moropus elatus</i> #		<i>Met. fraasi</i>
	ZD 127	JC 101	CM1706a	CM1701	P/71-143*
Strecke // Nr.					
Höhe maximal	22,3	--	15,0	10,0	16,0
Höhe in der Mitte	14,3	13,0			
Breite	52,1	--	74,0	54,0	40,7
Tiefe	48,6	--	55,0	41,0	58,5
B der Tarsale-2-Fläche schräg	20,1	24,3			
T der Tarsale-1+2-Fläche schräg	34,2	29,3			
B der Tarsale-3-Fläche	39,1	--			
T der Tarsale-3-Fläche	32,4	--			

dem Centrale. Sie ist nach proximomedial gerichtet und kann die Proximalfläche erreichen Die tiefere für das Tarsale 3 ist bandförmig in die Tiefe gestreckt und stark in sich verdreht. Sie ist nach distomedial gerichtet und bildet daher mit der proximalen Gelenkfläche eine starke Kante, die aber erst plantar spitzwinkelig wird. Sie reicht plantar weiter auf den Plantarfortsatz als die Distalfläche, mit der sie nur dorsal ein Stück weit verbunden ist. Der Plantarfortsatz ist meist knollig und ragt nach plantar, lateral und etwas nach distal vor. Er variiert stark entsprechend der Stärke der Individuen. Distal liegt in den dorsalen 2/3 die Gelenkfläche für das MT IV. Ihr Umriss ist meist gerundet dreieckig mit breit ausgebogener Vorderkante. Ihr Plantarrand kann spitzig oder gerundet abgeschnitten sein. Die transversale Wölbung ist medial flach konvex, lateral flach konkav. Dorsoplantar kann eine leicht konkave Wölbung dazukommen. Nach lateroplantar ist die Fläche durch eine tiefe, mehr oder weniger scharfe Rinne vom Plantartuber getrennt.

Vergleiche am Tarsale 4

Metaschizotherium bavaricum

Das Tarsale 4 von Sandelzhausen ist kaum kleiner aber wesentlich stärker proximodistal komprimiert als die vorliegenden Stücke. Bei den vorliegenden Stücken ist die Neigung der Dorsalfläche wesentlich geringer als beim Vergleichsstück. Proximale und distale Gelenkfläche sind auch lateral gegeneinander weniger verschoben als beim Vergleichsstück. Bei allen ist die proximale Gelenkfläche viel mehr in die Tiefe gestreckt als beim Stück von Sandelzhausen. Gegenüber dem Vergleichsstück steht die Centrale-Fläche steiler und kommt der proximalen Fläche näher, wenn sie nicht mit ihr zusammentrifft. Eine zusätzliche, schmal dreieckige Fläche zwischen der Tarsale-3-Fläche und der Distalfläche, wie sie beim Vergleichsstück auftritt, fehlt den vorliegenden Stücken. Sie gelenkt mit dem MT III und zeigt an, dass die Endflächen von MT III und MT IV bei *Metaschizotherium bavaricum* in einer Ebene liegen und das MT III gegenüber *Phyllotillon schlosseri*, aber auch *Moropus* etwas nach lateral gerückt ist, in diesem Fall sogar über eine serielle Stellung hinaus. Auch die Distalfläche ist gegenüber dem Vergleichsstück stärker in die Tiefe gestreckt. Sie ist vom Plantarfortsatz stark abgegliedert, was beim Vergleichsstück nicht der Fall ist, da jener schlanker ist und nicht nach distal übersteht.

Moropus elatus

Die vorliegenden Stücke entsprechen *Moropus elatus* in der Tatsache, dass bei ihnen der Kontakt zwischen Tarsale 3

und MT IV einen Kontakt von Tarsale 4 und MT III ausschließt. Gegenüber dieser Gattung ist jedoch der Plantarfortsatz erheblich nach plantar verlängert und meist auch stärker ausgebaut.

Metatarsus

Es sind vier Exemplare und ein distales Fragment des **MT II**, Taf. 6, Fig. 3, 4, vorhanden, die zwei Größengruppen repräsentieren. Der Knochen ist der kürzeste der Metatarsalia und gedrunken. Er verbreitert sich bei den größeren Stücken deutlich nach distal. Die Breite des Proximalendes variiert mehr als die des Distalendes. Sie wird in erster Linie bestimmt durch die Breite der Gelenkfläche für das Tarsale 2, in zweiter durch den über diese Fläche herausragenden Medialtuber, der sogar ganz fehlen kann. Die Tarsale-2-Fläche ist tief dreieckig und transversal schwach, in einem Fall aber stärker konkav gewölbt, mit einer dorsoplantaren Achse. Die Wölbung verliert sich meist nach medial, wo die Fläche mehr oder weniger ausgebreitet sein kann. An diese Fläche schließt sich entlang einer gebogenen Kante die bandartig dorsoplantar gestreckte Fläche für das Tarsale 3 an. Sie ist nach proximolateral gerichtet, in beiden Richtungen konkav und reicht bis auf den dorsalen und plantaren Fortsatz hinaus, wobei diese Fortsätze nur bei den größeren Stücken über die Enden der Fläche hinausreichen können. Distal schließen sich zwei kleinere, weit getrennte Flächen an die Tarsale-3-Fläche an, die ebenfalls auf dem dorsalen und plantaren Fortsatz liegen und der Gelenkung mit dem MT III dienen. Sie stehen etwa senkrecht und sind gegeneinander geneigt. Der dorsale und der plantare Fortsatz sind bei den größeren Stücken etwas aufgetrieben, bei den kleineren (JC 23, ZD 100) nicht. Die Rauigkeiten für das intermetatarsale Band enden knapp unterhalb der Fortsätze als eine raue Kante, die über den glatten Schaft vorsteht. Der Schaft ist queroval im Querschnitt und trägt auf der Medialseite eine raue Muskelansatzfläche, die knapp unter dem Medialtuber oder etwas tiefer beginnen kann und meist oberhalb des medialen Epicondylus endet. Das Distalende ist gegenüber dem proximalen etwas verdreht. Beidseitig stehen oberhalb der Trochlea kräftige Epicondylus vor, von denen der mediale meist schlanker, der laterale dicker ist. Unterhalb von ihnen sind beidseitig Gruben oder Mulden eingesenkt, die über eine Rinne entlang des Trochlea-Dorsalrandes miteinander verbunden sind. Die Trochlea ist dorsal kugelig, plantar reicht sie mit schwächerer Wölbung weiter am Knochen hinauf, ist aber kürzer als bei den anderen

Tabelle 27. Maße am Tarsale 3 (Maße aus * Fahlke und Coombs 2009, # Holland und Peterson 1914).

Art	<i>Phyllotillon schlosseri</i>			<i>Met. fraasi</i> *	<i>Mor. wetzleri</i>	<i>Mor. elatus</i>
	ZD 11	ZD 17	NHMP CF	P/71-120	Westtangente	CM1706a [#]
Strecke // Nr.						
Höhe maximal	18,3	--	20,5	16,2	18,5	10,0
Höhe in der Mitte	13,3	10,0	13,1		13,8	
Breite	36,4	(39,0)	33,5	26,6	(40,0)	45,0
Tiefe	--	--	40,9	46,5	38,7	60,0
Breite der Centrale-Fac.	34,1	38,2	33,2		--	
Breite der MT-III-Fac.	--	(35,0)	31,7		--	
Tiefe der MT-III-Fac.	35,9	--	31,0		--	

Tabelle 28. Maße am Tarsale 4 (Maße aus * Fahlke und Coombs 2009, # Holland und Peterson 1914, ° Belinchon und Montoya 1990).

Art	<i>Phyllotillon schlosseri</i>			<i>Phyllotillon</i> sp.	<i>Met. bavaricum</i>	<i>Metaschiz. fraasi</i> *		<i>Moropus elatus</i> #	
	JC 32	ZD 103	BSPG	Buñol°	1959 II 21557	P/71-117	P/71-114	1706a	1701
Höhe maximal, plantar	32,9	36,4	36,5	39,0	26,6	30,5	28,8	37,0	25,0
Höhe dorsal	22,4	26,1	23,7		22,8				
Breite dorsal	40,5	44,3	44,2	39,0	46,3	46,8	40,9	55,0	37,0
Breite plantar	31,6	42,0	38,1		35,3				
Tiefe	54,0	69,7	62,3	61,0	62,1	56,6	47,5	85,0	49,0
Breite Calcaneus-Fac.	32,7	33,7	35,9		31,7				
Tiefe Calcaneus-Fac.	39,4	57,6	54,5		37,7				
Höhe Centrale-Facette	19,6	23,2	20,2		15,9				
Tiefe Centrale-Facette	21,8	20,2	24,8		23,0				
Tiefe Tarsale-3-Facette	37,3	39,4	40,5		35,6				
Breite MT-IV-Facette	38,4	42,6	41,5		39,2				
Tiefe MT-IV-Facette	32,1	36,0	40,1		37,4				

Metatarsalia. Dort sind die Gelenkflächen für die Sesamoide gut markiert und werden von einem kräftigen Rollkamm getrennt. Der Plantarrand der Trochlea liegt dem Schaft eng an. Beidseitig neben dem Rollkamm ist die Gelenkfläche leicht eingeschnitten.

Vergleiche am MT II

Metaschizotherium

Ein Vergleichsstück von Sandelzhausen ist nicht vorhanden. Ein proximales Fragment von *Metaschizotherium bavaricum* vom Mühlberg bei Stätzing stimmt weitgehend mit *Metaschizotherium fraasi* überein. Beide sind etwas kleiner als das kleinere der vorliegenden Stücke. Sie stimmen sonst in allen erkennbaren Merkmalen überein. Lediglich die Höhe der Bandansatzfläche der Lateralseite ist etwas größer. Die Muskelnarbe der Medialseite ist vertieft, nicht erhaben wie bei den vorliegenden Stücken. Der eigenartige Vorsprung über dem Dorsalrand der Trochlea bei *M. fraasi* fehlt bei den vorliegenden Stücken. Er dürfte eine individuelle Bildung sein.

Moropus elatus

Die vorliegenden Stücke sind gegenüber *Moropus elatus* deutlich kürzer und gedrungener. Ihre Dorsalseite ist proximal viel weniger schräggestellt als bei dieser Gattung. Sie ist breiter als die Plantarseite, während es bei *Moropus* umgekehrt ist. Eine Verbindung von Medialtuber und Plantarfortsatz wie bei *Moropus* tritt nur bei einem der vorliegenden Stücke auf.

Es sind zwei linke und ein rechtes **MT III**, Taf. 7, Fig. 1, sowie ein proximales und zwei distale Fragmente vorhanden. Die Knochen sind relativ schlank aber kurz. Die linken, vollständigen Knochen repräsentieren wohl beide die kleinere Größengruppe, das rechte die größere. Ihre Proximalenden unterscheiden sich deutlich in der Breite und Tiefe. Die Proximalfläche ist kaum transversal konkav und ohne Neigung nach proximal gerichtet. Sie ist dorsal am breitesten in der Mitte etwas von lateral, manchmal auch von medial eingengt und plantar mehr nach lateroplantar gedreht. Auf beiden Seiten sind je zwei kleine Flächen für die Nachbarmetapodien an der Proximalfläche

angehängt. Das mediale Flächenpaar ist bei den kleinen Formen kleiner, bei der größeren etwa gleich groß. Die Medialflächen sind bei den kleineren Stücken etwas nach medioproximal gerichtet und mehr oder weniger weit getrennt, beim größeren senkrecht und schwach miteinander verbunden. Die plantare Fläche der Medialseite kann fast ganz reduziert sein. Die lateralen Flächen sind höher und senkrecht oder überhängend. Sie sind eben oder proximodistal, manchmal auch dorsoplantar deutlich konkav. Sie können sich treffen oder deutlich getrennt bleiben. Auf der Dorsalseite folgt dem Rand der Proximalfläche eine schmale, seichte Rinne, unter der ein Band von Rauigkeiten je nach Stärke des Stücks mehr oder weniger vorspringt und distal rasch verflacht. Plantar liegt deutlich unterhalb der Proximalfläche der Plantarfortsatz, der beim größeren Stück knollig vorspringt, bei den kleineren nur ein schwacher, kaum vorspringender Tuberkel ist. Auf ihm liegt lateral die plantare der Seitenfacetten. Die Rauigkeiten für die Bänder beider Seiten sind medial kurz, lateral je nach der Stärke des Stücks wenig oder erheblich länger. Der Schaft hat einen querovalen Querschnitt und ist glatt. Nur in der Mitte der Plantarseite kann eine schwache Kante auftreten. Beim größeren Stück kommt dazu eine dorsale raue Kante, die fast über die ganze Länge des Schaftes nach distal zieht und dort allmählich zum lateralen Epicondylus abbiegt. Die Drehung des Distalendes gegenüber dem proximalen ist minimal. Oberhalb der Trochlea stehen auf beiden Seiten kräftige, scharfe Epicondyli nach dorsal vor. Von ihnen ausgehende Wülste konvergieren nach oben zur Mitte, so dass ähnlich wie bei den Metacarpalia ein Wulst entsteht, der sich über eine Grube erhebt. Die Gruben beider Seiten sind durch eine Rinne entlang dem Vorderrand der Trochlea mit dieser Grube und so auch miteinander verbunden. Der kugelige Dorsalteil der Trochlea ist bei den meisten Stücken mehr walzenförmig, mit geringerer Querwölbung. Auf dem plantaren Teil trennt ein kräftiger Rollkamm die gut markierten Flächen für die Sesamoide. Die Plantarseite der Fläche steht etwas über den Schaft vor und hat beidseitig vom Rollkamm kurze Einschnitte.

Tabelle 29. Maße am MT II (Maße aus * Coombs 1978, # Holland und Peterson 1914, ° Fahlke und Coombs 2009).

Art	<i>Phyllotillon schlosseri</i>					<i>Schizoth. priscum</i> *	<i>Moropus</i> sp. St.Gérand*	<i>Moropus elatus</i> #		<i>Morpus wetzleri</i>	<i>Metaschizotherium</i>	
	JC15	JC13	JC23	ZD100	JC10			1706	2193	Westtg.	Mühlbg	fraasi
Strecke // Nr.	JC15	JC13	JC23	ZD100	JC10			1706	2193	Westtg.	Mühlbg	P/71-68°
Länge maximal	100,5	102,1	--	94,4	--	95,0	88,9	137,0	134,0	--	--	91,5
Länge anatomisch	100,0	96,3	97,5	90,1	--	--	--	--	--	--	--	
Breite proximal	34,5	42,3	(31,0)	34,8	--	15,1	29,4	40,0	36,0	--	28,6	31,0
Tiefe proximal	42,0	41,8	35,6	35,2	--	20,0	--	48,0	49,0	--	34,9	
B Tarsale-2-Fac.	22,7	26,2	--	32,4	--	--	--	--	--	--	--	
T Tarsale-2-Fac.	33,6	33,5	--	30,4	--	--	--	--	--	--	--	
B Tarsale-3-Fac.	18,3	17,1	(14,0)	13,2	--	--	--	--	--	--	12,5	
T Tarsale-3-Fac.	25,9	35,9	32,4	34,0	--	--	--	--	--	--	30,6	
Schaftbreite min.	31,6	31,2	25,9	24,9	30,3	15,0	19,8	--	--	--	21,7	27,5
Schafttiefe min.	30,0	24,5	29,6	31,3	23,2	--	--	--	--	--	23,4	
Breite distal	50,1	47,8	39,8	40,9	41,9	19,0	28,0	46,0	38,0	27,9	--	38,0
Breite d. Trochlea	45,4	47,8	41,1	36,5	40,6	--	--	--	--	27,9	--	
Tiefe der Trochlea	42,1	41,4	40,3	38,4	--	23,0	--	48,0	41,0	33,4	--	

Vergleiche am MT III

Metaschizotherium bavaricum

Der Vergleich mit dem stark beschädigten Vergleichsstück ist schwierig. Das wesentliche Merkmal der vorliegenden Stücke ist das Fehlen einer Kontaktfläche zum Tarsale 4, die bei *Metaschizotherium bavaricum* vorhanden ist. Die Proximalfläche ist beim Vergleichsstück nicht dreieckig wie bei den vorliegenden Stücken sondern plantar verkürzt und quer abgestutzt. Der Plantartuber ist meist deutlich stärker als beim Vergleichsstück, bei dem er nur nach lateral gerichtet ist. Die Ansatzflächen der Bänder sind noch kürzer.

Moropus elatus

Moropus elatus ist den vorliegenden Stücken ähnlicher als *Metaschizotherium bavaricum*, da ein Kontakt mit dem

Tarsale 4 bei ihm ebenfalls fehlt. Die Proximalfläche ist beiden ähnlich, doch ist der Knochen insgesamt erheblich länger. Der Plantartuber sitzt bei *Moropus elatus* noch tiefer unter dem Proximalende und trägt keine Seitenfacette.

Tylocephalonyx

Ein Einzelstück von *Tylocephalonyx* (Coombs 1979; fig. 24 E) zeigt jedoch einen Kontakt des MT III mit dem Tarsale 4, was offenbar auch mit dem Längenverhältnis der Metapodien zusammenhängt. Bei dieser Gattung ist das Auftreten dieser Fläche offenbar in Variation.

Es sind ein linkes MT IV, Taf. 7, Fig. 2, und zwei distale Fragmente vorhanden, von denen eines die kleinere Größengruppe repräsentiert. Der Knochen ist der längste in der Reihe der Metatarsalia. Sein Proximalende ist erheblich stärker verbreitert als das distale. Es trägt einen dicken

Tabelle 30. Maße am MT III (Maße aus # Holland und Peterson 1914, ° Coombs 1978, ^ Coombs 1979, x Exemplar der BSPG, 1965 XIV 112 gemessen).

Art	<i>Phyllotillon schlosseri</i>						<i>M. bavaricum</i>	<i>Schiz.</i>	<i>Mor.elatus</i>	<i>Tylocephalonyx</i> ^
	ZD 82	ZD 104	ZD 22	JC 77	ZD 14	NM29	1959 II 11555	prise °	min - max	FAM und UCM
Länge maximal	109,2	102,6	124,7	--	--	146,5	--	118,0	124,9 – 156,0^	104,7 – 131,7
Länge anatomisch	107,9	101,0	123,5	--	--	144,9	--		149,0 ^x	
Breite proximal	34,2	37,6	36,9	38,7	--	34,9	(36,0)		45,0 – 48,0°	
Tiefe proximal	38,4	35,4	51,5	43,1	--	29,1	31,6		40,0 – 54,0°	
B der Tarsale-3-Fac.	33,2	35,3	35,5	34,0	--	32,9	30,2		29,4 ^x	
T der Tarsale-3-Fac.	34,6	31,9	42,8	33,0	--	29,1	29,8		25,0 ^x	
H der dors. MT-II-Fac.	7,1	10,8	17,7	7,3	--	--	4,9		15,3°	
T der dors. MT-II-Fac.	11,0	16,8	24,4	12,7	--	--	9,3		12,4°	-
H der dors. MT-IV-Fc.	15,1	16,2	--	19,2	--	10,5	17,4		20,4°	
T der dors. MT-IV-Fac.	15,7	18,2	17,0	18,2	--	13,8	15,7		23,9°	
Schaftbreite minimal	28,3	25,8	30,0	--	(32,0)	26,3	24,9	15,0	23,7* – 30,4*	25,5 – 37,6
Schafttiefe minimal	23,2	19,9	25,0	--	(29,0)	16,5	(27,0)		27,8°	
Breite distal	39,9	39,3	50,4	--	47,1	35,0	21,7	19,0	38,7 – 45,0*	35,2 – 51,5
Breite der Trochlea	38,7	37,2	42,5	--	40,5	31,3	--		37,5°	
Tiefe der Trochlea	37,7	38,8	47,7	--	46,6	28,7	--		38,0 – 54,0°	

Plantartuber, der über alle Gelenkflächen nach plantar vorsteht. Die proximale Gelenkfläche ist dreieckig mit breit gerundeter Dorsalseite. Sie ist insgesamt leicht nach dorsolateral geneigt. Ihre Wölbung ist im Hauptteil sehr schwach konkav mit hochgezogenem Medialrand, wo sich die Konkavität verstärkt. Plantar von einer schwach dorsoplantar konvexen Schwelle wird die Schmalseite des Dreiecks von einer bikonkaven Grube eingenommen, die von einem hochgezogenen Plantarrand abgeschlossen wird. Mediodorsal ist mit einer scharfen Kante eine schmale Kontaktfläche für das Tarsale 3 angehängt, die nach proximomedial gerichtet ist. Mit einer stumpfen Kante grenzt medial an diese die sehr hohe Fläche für das MT III, die in sich noch einmal kräftig geknickt ist. Ihr proximaler Teil ist steil nach proximomedial, der distale ganz nach medial gerichtet. Die zweite, plantare Fläche für das MT III ist rundlich und völlig isoliert. Sie ist flach bikonkav und tritt auf einem Sockel etwas nach medial heraus. Sie ist dadurch durch Rinnen von der dorsalen Medialfläche und vom Plantartuber getrennt. Der Schaft hat einen ovalen Querschnitt mit einer kräftigen lateralen Kante, die mit dem lateralen Epicondylus verbunden ist. Nur bei den größeren Stücken verbreitert sie sich oberhalb von diesem. Die beiden Epicondyli sind asymmetrisch. Der mediale steht mehr nach dorsal, der laterale mehr nach lateral heraus. Unterhalb der Vorsprünge liegt auf der Medialseite eine vertiefte Grube über der Trochlea, auf der lateralen nur eine glatte Fläche. Die Trochlea ist dorsal kugelig, nach plantar schmaler als bei den anderen Metatarsalia und hoch nach proximal verlängert. Der Rollkamm der vorliegenden Stücke ist relativ stumpf. Beide Flanken der Trochlea reichen plantar weiter nach proximal als der Rollkamm, der mit seinen Einschnitten dazwischen zurückbleibt.

Vergleiche am MT IV

Metaschizotherium bavaricum

Die vorliegenden Stücke sind erheblich robuster als die Vergleichsstücke, von denen wenigstens eines erst subadult ist. Der knollige Plantartuber des vorliegenden Stücks ist bei den Vergleichsstücken nicht einmal angedeutet. Der ausgeprägt muldenförmige plantare Abschnitt der Proximalfläche fehlt dem Vergleichsstück ebenfalls, wodurch die Tarsale-4-Fläche erheblich breiter als tief und ganz auf ihren flachen, kaum transversal konkaven Dorsalteil beschränkt ist. Die beim vorliegenden Stück vorhandene Kontaktfläche zum Tarsale 3 fehlt dem Vergleichsstück ganz. Die dorsale MT III-Fläche ist nur bei einem der Vergleichsstücke in sich geknickt wie beim vorliegenden Stück. Die plantare MT III-Fläche ist beim vorliegenden Stück bikonkav, bei den Vergleichsstücken ebenso flach bikonvex. Bei diesen stoßen beide Flächen direkt aneinander, nur durch eine feine Rinne getrennt. Die plantare der Flächen hat bei den Vergleichsstücken keinen eigenen Sockel und ist auch von der Proximalfläche kaum getrennt. Zusätzlich zu der auch bei den Vergleichsstücken vorhandenen Lateralkante ist bei diesen noch dorsomedial distal von der MT III Fläche eine Muskelnarbe erkennbar.

Moropus und *Tylocephalonyx*

In dem Kontakt zwischen MT IV und Tarsale 3 stimmt das vorliegende Stück mit *Moropus* überein, wogegen *Tylocephalonyx* diesen Kontakt nicht hat. Ebenso stimmen

die plantare Streckung der proximalen Gelenkfläche und die Entwicklung eines Plantartubers bei den vorliegenden Stücken mit *Moropus* überein, während *Tylocephalonyx* ähnlich wie *Metaschizotherium* plantar verkürzt und ohne Plantartuber ist.

2.1.2.3 Phalangen

Der charakteristischste Knochen der Schizotheriinae ist der sog. **Duplex**, Taf. 8. Fig. 1-5, ein Fusionsprodukt der Grund- und Mittelphalanx am zweiten Strahl der Hand und des Fußes (Abb. 10). Diese Fusion unterscheidet die höher entwickelten Schizotheriinae von den Chalicotheriinae. Von dem Knochen der Hand, Taf. 8, Fig. 1, 3, liegen drei Exemplare vor, die sich klarer als alle anderen Knochen in zwei Größengruppen trennen lassen. Der Knochen ist lang und massiv. Proximal liegt die breit schüsselförmige Gelenkfläche für die Artikulation mit dem dorsalen Teil der Trochlea des MC II. Sie ist in den proximalen Teil der Dorsalfläche eingetieft. Entsprechend der Asymmetrie der Trochlea trägt die Fläche proximomedial einen konvex nach medial abgebogenen Abschnitt, der in die mediale Führungsrinne der Trochlea eingreift. Coombs (2009: 121) bezeichnet den Fortsatz als „radial tongue“. Volar von der Gelenkfläche ist die Volarseite als breite, transversal konkave Fläche zwischen zwei Vorsprüngen entwickelt. Der mediale Vorsprung ist auf seine nach volar vorspringende Kante beschränkt, während der laterale nach lateral ausladend verlängert ist. Der Schaft hat einen rundlichen, bei den kleinen Exemplaren einen tiefovalen Querschnitt. Auf seiner Dorsalseite liegt in der Distalhälfte etwa im Bereich der Verwachsung eine stark nach dorsal vortretende Extensor-Beule, die dem Rückzieh-Mechanismus der Krallen dient. Die distale Doppelrolle für die Gelenkung des Krallengliedes ist überwiegend nach volar gerichtet. Sie ist schmal, mit einer scharfen Kerbe zwischen den Rollkämmen. Im Verlauf ihrer Wölbung wechseln stark und schwach gewölbte Strecken, was auf eine relativ geringe Beweglichkeit schließen lässt. Nach volar schließen sich zwei raue und platte, durch eine breite Rinne getrennte Flächen an, die gegen die Rollkämme geknickt sind. Sie fixieren wohl das Krallenglied in Flexionsstellung. Auf beiden Seiten treten über der Rolle Bandhöcker heraus, unter denen seichte Gruben eingetieft sind. Eines der kleineren Stücke ist noch nicht ganz zum Duplex verwachsen und zeigt noch eine raue Endfläche, die der entsprechenden Gelenkfläche anderer Grundphalangen gleicht.

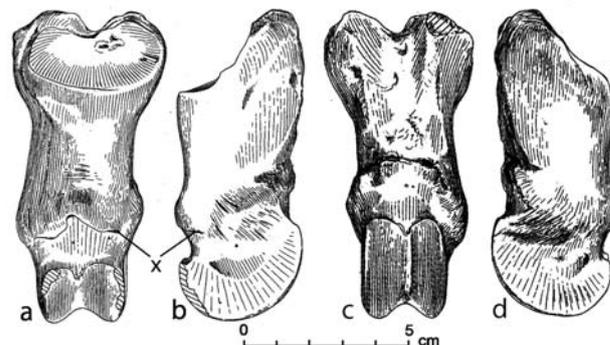


Abb. 10. Der Duplex, ein Fusionsprodukt der Grund- und Mittelphalanx am zweiten Strahl der Hand und des Fußes ist der charakteristischste Knochen der Schizotheriinae. x = = Reste der Verwachsungsnaht.

Tabelle 31. Maße am MT IV (Maße aus * Fahlke und Coombs 2009, x Coombs 1974, ° Coombs 1978, # Holland und Peterson 1914, v Kaya 1993).

Art	<i>Phyllotillon schlosseri</i>			<i>Metasch.bav.</i>		<i>Metasch.fraasi*</i>		<i>Moropus sp.^x</i>	<i>Schizot.</i>	<i>Mor.elatus</i>	<i>Moropus ?</i>
	JC12	JC24	JC45	11598	11597	P/71-65	71-73	St. Gérard	<i>priscum</i> °	min. – max.	Anatolien ^x
Länge maximal	127,5	--	--	--	--	106,8	115,2	88,9	118,0	123,9-164,8°	123,0
Länge anatomisch	122,3	--	--	--	--			--			
Breite proximal	47,9	--	--	41,6	39,3	45,2	48,7	29,4		35 – 57 [#]	38,0
Tiefe proximal	43,1	--	--	31,2	31,0					35 - 48 [#]	34,8
B der Tarsale-4-Fac.	39,3	--	--	34,7	36,7						
T der Tarsale-4-Fac.	35,4	--	--	28,1	29,0						
B der Tarsale-3-Fac.	9,8	--	--	0,0	-						
T der Tarsale-3-Fac.	16,7	--	--	0,0	-						
H dors. MT-III-Fac.	17,9	--	--	20,1	(15,0)						
T dors. MT-III-Fac.	18,2	--	--	17,6	18,7						
Schaftbreite min.	30,9	32,1	--	19,8	--	30,0	28,0	19,8	23,2	23,2 – 36,0°	23,0
Schafttiefe min.	29,4	27,2	--	24,2	--						23,3
Breite distal	47,0	45,3	33,2	--	--	37,0	40,2	28,0	24,0	34,9 – 51,2°	39,2
Breite der Trochlea	41,2	38,3	34,5	--	--						
Tiefe der Trochlea	44,9	44,3	38,7	--	--					38 - 53 [#]	37,1

Vergleiche am Duplex manus

Metaschizotherium bavaricum

Die beiden Vergleichsstücke von Sandelzhausen sind beschädigt und verdrückt. Dagegen ist ein kaum beschädigtes Vergleichsstück von Thannhausen derselben Art zuzurechnen. Gegenüber diesen Stücken ist *Phyllotillon schlosseri* deutlich größer, auch die kleineren Exemplare. Sein Proximalende ist deutlich massiver und die proximale Endfläche etwas weniger stark nach dorsal gewendet. Von der kräftigen Extensorbeule der Dorsalseite ist bei den Vergleichsstücken kaum mehr eine Spur vorhanden. Der Knochen ist symmetrischer gebaut als bei den Vergleichsstücken. Die Kippung der Trochlea nach lateral ist kaum spürbar. Die Ausdehnung der proximalen Endfläche nach medial ist bei den vorliegenden Stücken viel schwächer. Beide Abschnitte der Trochlea sind kräftig gewölbt; daher bildet der Übergang zwischen beiden keinen so scharfen Knick wie bei den Vergleichsstücken. Die volaren Enden der Trochlea sind zwar durch einen Einschnitt getrennt, doch streben sie nicht so weit auseinander wie bei *Metaschizotherium bavaricum*.

Metaschizotherium fraasi

Ein Stück von Buchdorf ist größer und gedrungener als die entsprechenden von *Metaschizotherium bavaricum* und entspricht in der Größe etwa *Phyllotillon schlosseri*. Die von dieser Art abweichenden Merkmale sind allerdings noch deutlicher ausgeprägt als die entsprechenden von *Metaschizotherium bavaricum*.

Moropus elatus

Im Vergleich zu *Moropus* ist der Knochen in beiden Geschlechtern wesentlich massiver. Im Unterschied zu *Moropus* ist die Proximalfacette jedoch leicht asymmetrisch, mit einem medialen konvexen Anhang, der *Moropus* fehlt. Der volare Abschnitt der Trochlea ist den vorliegenden Stücken ähnlicher als *Metaschizotherium*.

Tylocephalonyx

Zum Duplex von *Tylocephalonyx* zeigen die vorliegenden Stücke weniger Unterschiede, da auch bei dieser Gattung

ein radialer Fortsatz der Proximalfläche vorhanden ist. Dagegen ist die distale Trochlea in derselben Weise unterschieden wie bei *Metaschizotherium*.

Der **Duplex des Fußes**, Taf. 9, Fig. 2, 4, 5, hat distal nur eine Gelenkung für ein normal großes Krallenglied. Auch seine Extensorbeule ist weniger ausgeprägt als beim Duplex der Hand. Proximal ist der Einschnitt für den Rollkamm des MT II tiefer als bei der Hand. Ein medialer konvexer Anhang fehlt der Proximalfläche, die nicht so stark wie bei der Hand nach dorsal gerichtet ist. Sie ist bikonkav und rundlich mit einem proximoplantaren Einschnitt. Über diesen stehen zwei Tuberkel nach proximal vor, die durch den Einschnitt getrennt sind. Zwischen ihnen breitet sich auf der Plantarseite eine glatte Fläche aus, die beim größeren, adulten Stück durch eine flache Querrinne von einem distalen Höcker der Plantarseite getrennt wird, während sie bei kleineren und juvenilen Stücken bis an den Hinterrand der Verwachsungsstelle reicht. Bei vielen Stücken war die Verwachsung noch unvollständig, so dass die Trochlea fehlt. Dies wird als Anzeichen dafür gewertet, dass wie bei *Moropus* die Fusion später erfolgt als bei der Hand. Diese Stücke werden hier als juvenil bezeichnet. Die Stücke mit unvollständiger Fusion zeigen, dass als Erstes sich eine äußere Knochenverbindung entwickelt, bevor die überknorpelten Gelenkflächen im Inneren des Knochens abgebaut werden und ebenfalls fusionieren. Daher bricht diese Schwachstelle bei unvollständig verbundenen Stücken oft ab und es bleibt ein dünner Knochenrand stehen, der anzeigt, dass es sich um einen fragmentären Duplex handelt. Beim größeren Stück ist die Trochlea relativ kurz und durch einen Knick zweigeteilt, der sie nahezu immobil macht. Beidseitig liegen direkt über der Trochlea flache Gruben, über die sich jeweils Vorsprünge erheben.

Vergleiche am Duplex pedis

Phyllotillon naricus von Buñol

Die von Belinchon und Montoya (1990) beschriebene Fundgruppe aus dem Untermiozän von Buñol, die als

Tabelle 32. Maße am Duplex der Hand (Maße aus * Fahlke und Coombs 2009, # Holland und Peterson 1914).

Gattung/Art	<i>Phyllotillon schlosseri</i>			<i>Metaschizotherium bavaricum</i>			<i>Metaschizotherium fraasi</i>		<i>M. elatus</i>
	Merkur Nord			Sandelzhausen	Thannhs		Buchdorf	Petersbuch*	Agate Spr.
Strecke // Nr.	JC 5	JC 6	JC 69	1959II 11583	11561	1974 I 24	1961 I 485	P/71-41	min – max [#]
L. maximal	--	--	--	94,3	(106,0)	105,5	116,0	112,5	95 – 129
L. anatomisch	95,8	108,7	--	60,0	72,1	68,3	70,6		
B. proximal	(58,0)	(60,0)	50,2	41,0	48,2	51,1	53,8	52,0	40 – 60
B. Schaft	44,7	47,5	30,9	31,6	33,5	35,7	38,8	41,4	
T. Schaft	46,7	47,6	34,8	32,4	34,4	32,2	40,1		
T. distal	65,4	70,1	--	(36,0)	--	48,1	54,1	51,0	46 – 66
B. distal	51,3	54,5	--	(39,0)	43,7	40,1	47,4		31 – 43
B. Trochlea	38,0	39,2	--	32,3	(27,0)	29,0	34,3		
L. Trochlea	72,1	72,4	--	45,5	(50,0)	(53,0)	62,0		

Tabelle 33. Maße am Duplex des Fußes (Maße aus *Belinchon und Montoya 1990).

Art	<i>Phyllotillon schlosseri</i>												<i>Phyll. sp.</i>	<i>Met.bav.</i>
	ZD 8	ZD 3	ZD 2	ZD 1	JC 17	JC 38	JC 36 j.	JC 37 j.	JC 29 j.	JC 34 j.	JC 35 j.	JC 76 j.	Buñol*	11562
L. maximal	114,3	85,5	83,2	79,1	108,6	87,5	--	--	--	--	--	--	75,0	65,5
L. anatom.	87,2	61,9	64,1	--	86,7	58,2	--	--	--	--	--	--		51,2
B. proximal	51,3	49,6	46,9	45,4	48,4	48,0	--	--	39,4	41,6	33,8	45,3	>28	31,8
B. Schaft	36,0	36,1	35,4	33,3	30,3	33,1	--	--	30,1	25,3	26,0	31,5		21,5
T. Schaft	39,2	33,3	34,7	33,6	36,6	--	--	--	31,4	62,8	21,6	33,1		21,0
Tiefe distal	48,7	34,4	40,5	37,8	45,0	34,7	31,1	26,9	--	--	--	--		25,8
B. distal	42,6	40,2	40,2	38,9	34,5	37,0	31,2	26,3	--	--	--	--	23,0	26,8
B. Trochlea	30,6	28,9	31,6	29,3	--	27,0	24,1	20,4	--	--	--	--		21,6
L. Trochlea	59,6	41,4	36,7	--	55,7	36,3	33,0	26,8	--	--	--	--	31,0	22,0

Phyllotillon naricus beschrieben wurde, umfasst auch einen Duplex des Fußes. Das Stück ist etwas kleiner als die vorliegenden Stücke und bietet keine wesentlichen Unterschiede. Das macht die Bestimmung als *Phyllotillon* wahrscheinlich.

Metaschizotherium bavaricum

Es ist ein Stück von Sandelzhausen vorhanden, das in der weniger dorsal ausgerichteten Proximalfläche und deren plantarem Einschnitt klar von den entsprechenden Knochen der Hand unterschieden ist. Diesem Stück gegenüber sind alle Exemplare von *Phyllotillon schlosseri* deutlich größer. Die glatte Fläche der Rückseite, die als Sperre gegen Hyperextension gedeutet wird, fehlt diesem Stück, auch wenn eine Querrinne oberhalb der Fusionsstelle vorhanden ist. Der Knick in der Wölbung der Trochlea fehlt dem Stück von Sandelzhausen.

Moropus

Die von Coombs (1978: fig 21 D, fig. 22 F) abgebildeten Stücke sind deutlich schlanker als die vorliegenden. Sie lassen keine deutlicheren Merkmalsunterschiede erkennen.

Grundphalangen

Die **Grundphalangen** der übrigen Fingerstrahlen der **Hand** unterscheiden sich durch die geringere Einziehung für den Rollkamm der Metapodien von denen des Fußes. Speziell bei schlechter Erhaltung können sie keinem Fingerstrahl zweifelsfrei zugeordnet werden.

Die Grundphalanx des dritten Strahles der Hand unterscheidet sich von der des vierten vor allem durch das

stärker verbreiterte Proximalende und durch eine glatte Artikulationsfläche distal von der Proximalfläche, die von Coombs (1978:43) als Stopfstelle gedeutet wird, die eine Hyperextension verhindern sollte. Die Proximalfacette ist bei den Grundphalangen des dritten und vierten Strahles weniger nach dorsal gerichtet als beim Duplex. Beide Facetten sind etwas asymmetrisch. Die Phalangen mit stärker verbreitertem Proximalende werden als die des breiteren dritten Strahles angesehen. Es sind nur zwei **Grundphalangen** des dritten Strahls des Fußes, Taf. 10, Fig. 1, vorhanden, die beide eine relativ starke Verbreiterung des Proximalendes zeigen. Die plantare Incisur des Proximalendes ist tief und die Proximalfläche eher breit als tief. Sie ist etwa so stark nach proximodorsal geneigt wie die des Duplex. Beim kleineren Stück reicht die Gelenkfläche bis auf die nach proximal gerichteten Fortsätze, beim größeren endet sie bereits deutlich distal davon. Der Schaft ist deutlich schmaler als das Proximalende und auf drei Seiten glatt. Nur auf der Rückseite gehen die Rauigkeiten von den Proximalhöckern beim größeren Stück bis an den Rand der Trochlea, beim kleineren etwas weniger weit. Sie vereinigen sich distal in der Mitte und schließen die glatte Fläche ein.

Vergleiche an Grundphalangen

Metaschizotherium bavaricum

Beide Vergleichsstücke von Sandelzhausen gehören wohl der Hand an, ihr breites Proximalende lässt den dritten Strahl vermuten. Die vorliegenden Grundphalangen übertreffen

Tabelle 34. Maße an Grundphalangen der Hand.

Art	<i>Phyllotillon schlosseri</i>				<i>Metasch. bavaricum</i>	
	Strecke // Nr., Strahl	JC 68, III	ZD 130, III	ZD 77, III juv.	ZD 125, IV.	1959 II 11608
Länge maximal	76,7	77,7	--	63,5	57,5	59,9
Länge anatomisch	50,6	56,2	38,5	41,3	34,4	36,2
Breite proximal	53,7	50,5	39,9	38,5	35,9	36,5
Schaftbreite	30,9	28,7	23,5	30,3	22,4	22,5
Schafttiefe	28,6	25,2	23,2	25,5	18,8	19,2
Tiefe distal	29,1	28,6	25,6	30,1	17,0	20,0
Breite distal	29,2	29,5	26,8	31,0	26,3	26,4
Breite der Trochlea	26,0	28,2	23,8	28,9	23,7	24,7
Länge der Trochlea	33,9	30,6	27,4	37,7	26,0	24,5

Tabelle 35. Maße an Grundphalangen des Fußes.

Art	<i>Phyllotillon schlosseri</i>	
	Strecke // Nr.	JC 11
Länge maximal	64,2	78,3
Länge anatomisch	45,2	57,1
Breite proximal	47,4	51,7
Prox. Schaftbreite	26,7	28,1
Prox. Schafttiefe	26,4	32,3
Tiefe distal	22,8	31,0
Breite distal	26,1	29,9
Breite der Trochlea	27,5	29,7
Länge der Trochlea	29,6	36,0

die Vergleichsstücke an Größe deutlich. Eine glatte Artikulationsfläche distal von der Proximalfläche fehlt den Vergleichsstücken. Bei diesen teilt sich die Trochlea in einen kurzen distalen Abschnitt und einen längeren plantaren, bei dem die Rinne durch eine Synovialgrube ersetzt ist, die die beiden Kämme teilt. Diese sind dem Schaft angeschliffen.

Mittelphalangen

Die mittleren Phalangen Taf. 10, Fig. 2, der Strahlen III und IV lassen sich in ihrer Lage nur bestimmen, wenn sie im Zusammenhang gefunden wurden. Sie bestehen lediglich aus einer proximalen Cochlea und einer distalen Trochlea, deren Epicondylen zugleich den Rand der Cochlea bilden. Es ist kein Schaft entwickelt.

Vergleiche an Mittelphalangen

Metaschizotherium bavaricum

Den vorliegenden Mittelphalangen fehlt der dorsale Sporn des Rollkamms, der bei *Metaschizotherium bavaricum* dem plantaren Sporn äquivalent ist oder ihn sogar überragt. Sowohl die Cochlea als auch die Trochlea sind ungleichmäßig gewölbt, während diese bei *Metaschizotherium* gleichmäßig gewölbt sind.

Endphalangen

Die Krallenglieder der Finger lassen sich in ihrer Position meist nicht bestimmen. Eine Ausnahme macht die Phalanx II/3 der Hand, die durch ihre außergewöhnliche Größe auffällt.

Phalanx II/3 der Hand

Zwei vollständige, Taf., 10, Fig. 3, und drei Fragmente dieses ungewöhnlichen Knochens liegen vor. Sie sind so

symmetrisch gebaut, dass sich die Körperseite nicht mehr bestimmen lässt. Der Knochen ist schmal und distal tief gespalten. Die lang ausgedehnte proximale Gelenkfläche besteht aus zwei Teilen, einem kurzen distalen, der der Fixierung der Adduktionsstellung dient und einem längeren proximalen Fortsatz, der für die Extension dient. Beide Teile bestehen aus schmalen Rinnen, die von einem zentralen Führungskamm getrennt werden. Distal wird die Fläche bei den größeren Stücken von einer tiefen Querrinne begrenzt, über die sie mit einer Spitze nach proximal vorsteht. Beim kleineren Stück sitzt distal dieser Spitze noch ein kleiner, spitziger Tuberkel. Beidseitig der Rinne öffnen sich große Foramina, die durch den Knochen bis ins Innere der Spalte ziehen. Distal von der Rinne nimmt das dicke Tuberculum für den Extensor die Dorsalseite bis zur Spaltung ein. Die Dorsalseite ist zwischen der Spaltung und dem proximalen Ende des Dorsalfortsatzes eng gewölbt und etwas aufgetrieben. Knapp vor dem Ende des Dorsalfortsatzes endet diese Verdickung mit einer kleinen proximalen Stufe. Beide Seitenflächen sind rau und stark von Gefäßen für die Ernährung der Hornkrallenbasis durchsetzt. Eine starke Krümmung der Dorsalkante und eine schwächere der Volarseite bedingen die bekannte Krümmung der Krallenbasis. Die Dorsalkante jeder Seite ist scharf, während die Volarseite an der breitesten Stelle jeder Krallenflanke quer abgeflacht ist. Die Spitze ist bei allen Exemplaren etwas beschädigt. Der Krallenspalt nimmt etwa 2/3 der Knochenlänge ein und verbreitert sich schwach nach distal. Distal des Tuberculum ist seine Unterseite durch einen kurzen Boden verschlossen, da er oberhalb bis über den Tuberkel reicht.

Weitere Endphalangen, Taf. 10, Fig. 4, 5: Es sind keine vollständigen **Endphalangen anderer Fingerstrahlen** vorhanden, da diese Knochen meist durch Sedimentdruck oder Verwitterung in der Mittellinie gespalten wurden. Von den 10 Fragmenten bietet nur die Hälfte messbare Strecken. Die beiden vollständigsten Stücke werden als Endphalangen des Fußes betrachtet, da sie kurz und gedrungen sind. Sie sind weniger lateral komprimiert als die Phalanx II/3 der Hand. Es fehlt ein ausgedehnter Dorsalfortsatz und die Cochlea ist einheitlich. Bei einem der Stücke ist unterhalb der Cochlea nur ein Foramen an der Querrinne entwickelt. Beim anderen fehlt ein vorspringendes Tuberculum. Die kürzere Krallenbasis hat eine nahezu ebene Plantarseite. Die Spalte verbreitert sich nach distal stärker als bei der Phalanx II/3 der Hand.

Tabelle 36. Maße an Mittelphalangen.

Art	<i>Phyllotillon schlosseri</i>						<i>Metaschizotherium bavaricum</i>						
	Strecke // Nr.	JC 38	JC 71	JC 71b	ZD 15	JC 36	JC 37	1959 II	11579	11609	11581	11562	11580
Länge maximal	44,5	35,6	39,6	40,1	47,5	45,3		33,0	30,2	32,9	27,8		(32)
Länge anatomisch	25,4	21,0	24,6	26,7	34,2	31,4		23,0	25,0	27,0	25,6		24,9
Breite	35,7	28,4	27,9	26,1	31,1	26,9		28,6	27,3	25,2	23,5		24,2
Tiefe	28,6	25,7	(26)	29,6	31,2	26,3		34,6	32,8	33,5	28,4		--
Breite der Trochlea	28,4	21,9	22,4	22,1	24,1	20,4		25,4	24,2	24,4	22,8		22,4
Länge der Trochlea	36,8	25,8	27,5	32,8	33,0	26,8		27,6	26,9	28,8	27,8		29,6

Tabelle 37. Maße an der Phalanx II/3 der Hand und anderen Endphalangen.

Art	<i>Phyllotillon schlosseri</i>								
	Strecke // Nr., Position	JC 8 II/3	JC 16 II/3	ZD 6 II/3	JC 25	ZD 4	ZD 29	ZD 29bis	ZD 30
Länge maximal	(155,0)	132,5	--	--	--	--	--	(74,0)	--
Breite der Cochlea	32,5	30,9	34,4	28,0	(28,0)	30,7	(25,0)	--	--
Breite am Tuberculum	39,1	34,5	46,8	28,6	33,1	31,5	(29,0)	34,5	--
Länge der Cochlea	60,6	53,7	--	38,2	--	--	30,0	--	--
Tiefe der Spalte	(83,0)	69,6	(76,0)	--	38,1	--	41,6	36,5	--
B Spalte an der Spitze	(12,0)	(12,0)	--	--	8,8	--	--	--	--

Es sind keine vollständigen Endphalangen von *Metaschizotherium bavaricum* erhalten.

2.1.3 Diskussion

Phyllotillon schlosseri kann nicht zu *Moropus* gestellt werden, obwohl die Art in den meisten Merkmalen einem ähnlichen Evolutionsniveau entspricht. Moderner als bei *Moropus* ist die Form der oberen Prämolaren, die in der Langstreckung des Protoconus und einer Tendenz zur Aufspaltung dieses Höckers, sowie in der Parallelstellung der Querjoche eine weiter fortgeschrittene Molarisierung zeigen. Im Extremitätenskelett ist generell eine Entwicklung zu kürzeren und massiveren Autopodien erkennbar, wie sie allerdings auch bei den jüngeren Arten von *Moropus* auftritt. Dazu ist die Entwicklung einer medialen Ausweitung der Proximalfacette am Duplex der Hand eine Apomorphie, die die Art mit allen späteren Schizotheriinen gemeinsam hat.

Die nahezu rechtwinklige Abspreizung der Gelenkfläche für den Malleolus tibiae an der Trochlea des Astragalus ist als ursprüngliche Anpassung an eine kletternde Lebensweise (Heissig 1993: 175) als Plesiomorphie zu werten und damit primitiver als der kürzere und stärker schräg gestellte Anhang bei *Moropus* und das Fehlen dieser Fläche bei späteren Gattungen. Ursprünglicher als bei *Moropus* ist die geringste plantare Aufwärtsbiegung der Centrale- Facette des Astragalus unter allen post-oligozänen Schizotheriinen. Im Gebiss ist die stärkere Ausladung des distalen Cingulum des m3 primitiver als bei *Moropus* und allen späteren Gattungen.

Die Stellung von *Phyllotillon schlosseri* zur Typusart der Gattung, *Phyllotillon naricus* kann dagegen ohne Kenntnis der Skelettelemente dieser Art nur unzureichend und damit vorläufig definiert werden. Im Gebiss stellt die gleichartige Molarisierungstendenz der Prämolaren sicher, dass beide Arten dasselbe Evolutionsniveau belegen. Der einzige sichere Unterschied beider Arten ist die Verkürzung des letzten oberen Molaren bei *Phyllotillon schlosseri*, was

dazu führt, dass das Mesostyl des M3 gelegentlich sogar weiter nach distal reicht als der Hypoconus.

Damit bietet *Phyllotillon schlosseri* eine gute Basis zur Charakterisierung der Gattung *Phyllotillon*, obwohl möglicherweise die Typusart auch im Extremitätenskelett einige Unterschiede aufweist. Auf dieser Basis kann nun auch eine andere Art aus dem europäischen Untermiozän in ihrer systematischen Position genauer definiert werden. Es handelt sich um *Moropus wetzleri* aus dem tieferen Untermiozän von Ulm (MN 2). Diese Art wurde von verschiedenen Autoren auf Grund ihres stratigraphisch frühen Auftretens zu verschiedenen Gattungen gestellt, darunter *Chalicotherium* (Kowalevsky 1874: 456, Taf. 8, Fig. 74), *Schizotherium* (Holland und Peterson 1914: 216, Koenigswald 1932: 22) und *Metaschizotherium* (Fejfar et al. 1997b: 707). Die bisher vorliegenden Gebissreste belegen einerseits die Stellung zu den Schizotheriinae, insbesondere durch die Langstreckung der Molaren und die deutliche Spaltung des Metaconids, andererseits die Unterschiede gegenüber *Phyllotillon*, da die oberen Prämolaren weniger und anders molarisiert sind als bei dieser Gattung. Gegenüber der kleineren oligozänen Gattung *Schizotherium* fehlt dem letzten unteren Molaren das ausgebaute Hypoconulid. Auch das distale Cingulum dieses Zahnes ist weniger ausladend als bei *Phyllotillon*. In der Konvergenz der Querjoche bei dem einzigen bisher gut erhaltenen oberen Prämolaren gleicht die Art den amerikanischen *Moropus*-Arten, unterscheidet sich jedoch durch zwei vom Cingulum unabhängige, starke Kanten, die vom Protoconus nach mesial und distal gerichtet sind und so zu dessen Verlängerung beitragen, ohne aber eine Tendenz zur Bildung eines Hypoconus zu zeigen. Dieser Unterschied gegenüber *Moropus elatus* zeigt eine gewisse eigenständige Tendenz zur Molarisierung an, die aber mit der anderer Schizotheriinae nicht übereinstimmt. Die Art kann also, solange das geringe und fast ausschließlich Gebissreste umfassende Material keine weiteren Unterschiede

zu *Moropus* erkennen lässt, als Seitenlinie zu dieser Gattung gestellt werden.

Gegenüber *Phyllotillon schlosseri* zeigt die jüngere europäische Gattung *Metaschizotherium* eine Reihe modernerer Merkmale. Diese betreffen weniger das Gebiss, wo die Molarisierung der oberen Prämolaren etwa *Phyllotillon schlosseri* entspricht, sondern das Extremitätenskelett, vor allem des Fußes. Am Astragalus ist keine distale, ausgestellte Gelenkfläche für den Malleolus tibiae vorhanden. Außerdem ist die distale Gelenkfläche des Astragalus für das Centrale nach mediocaudal verlängert und so stark aufwärts gewölbt, dass sie, am Rest des reduzierten Medialtubers vorbei medial mit der Sustentacularfacette in Kontakt tritt. Bei *Metaschizotherium bavaricum* kann eine seitliche Verlagerung der Metatarsalia gegenüber den Tarsalia einen Kontakt des Tarsale 4 mit dem MT III ermöglichen, der den Kontakt von Tarsale 3 mit dem MT IV ausschließt, der bei *Moropus* und *Phyllotillon* als plesiomorphes Merkmal vorhanden ist. Allerdings ist dieser Kontakt zwischen Tarsale 4 und MT III kein konstantes Merkmal, sondern verbleibt in der individuellen Variation. Fahlke und Coombs (2009: 82-83) beschreiben bei *Metaschizotherium fraasi* sowohl am Tarsale 3 als auch am MT IV einen Kontakt, der der plesiomorphen Gelenkung dieser Knochen entspricht. Danach würde sich die Typusart der Gattung *Metaschizotherium* in diesem Merkmal primitiver verhalten als das ältere und kleinere *Metaschizotherium bavaricum*.

Auch die amerikanische Gattung *Tylocephalonyx* (Coombs 1979) zeigt alle genannten Apomorphien. Zwar kann die stark konvexe Wölbung im medioplantaren Bereich der Centrale-Facette des Astragalus an den Abbildungen nicht zweifelsfrei erkannt werden, doch spricht die Höhe des Plantarfortsatzes am Centrale, die gut zu erkennen ist für diese Entwicklung. Die oberen Prämolaren dieser Gattung haben einen verlängerten Protoconus, der sie von denen von *Moropus* unterscheidet. Es existiert weder ein Kontakt zwischen Tarsale 3 und MT IV noch zwischen Tarsale 4 und MT III. Da nun auch bei *Ancylotherium* ein Schädel mit aufgetriebenem Frontale (Geraads et al. 2007) gefunden wurde, ist die Annahme nicht unbegründet, dass *Tylocephalonyx* auf eine gemeinsame eurasische Wurzel mit *Ancylotherium* zurückgeht. Ob auch *Metaschizotherium*, das einige gemeinsame Merkmale mit *Tylocephalonyx* zeigt, bereits eine Pneumatisierung des Frontale als Synapomorphie besaß, ist noch nicht durch entsprechende Funde beleg- oder widerlegbar.

3. Ergebnisse

3. 1. Systematische Ergebnisse

Das vorliegende Material, das bisher vollständigste aus dem Untermiozän Eurasiens, erlaubt eine eindeutige Abgrenzung der Gattung *Phyllotillon* gegenüber dem gleichzeitigen *Moropus* Nordamerikas und den älteren und jüngeren Gattungen Eurasiens. Die Abgrenzung von *Phyllotillon naricus* auf Artebene ist infolge des geringen Materials dieser Art lediglich auf Gebissmerkmale gestützt. Diese erlauben es, die neue Art *Phyllotillon schlosseri* n. sp. auf das nordwestböhmische Material zu begründen. Das

wichtigste dieser Merkmale, die Verkürzung des letzten oberen Molaren, sowie die Verlagerung von dessen Mesostyl nach distal bei *Phyllotillon schlosseri*, sind Merkmale, die klar auf der Ebene von Species liegen.

3. 2. Morphologische Ergebnisse

Die zeitliche Abfolge der Gattungen der Schizotheriinae lässt mehrere Entwicklungstrends erkennen. Allgemein ist ein allmähliches Größenwachstum erkennbar. Im Gebiss nehmen Hochkronigkeit und Langstreckung der Molaren zu, während des unteren und mittleren Miozäns noch relativ wenig und erst im Obermiozän deutlicher. Bei den oberen Prämolaren sind unterschiedliche Tendenzen zur Molarisierung erkennbar, die sich vor allem in der Langstreckung des Protoconus äußern, doch wird die vollständige Abspaltung eines Hypoconus aus dem ursprünglich einspitzigen Protoconus nicht erreicht. Das Unterkiefergebiss bleibt konservativ. Lediglich der Rest eines Hypoconulids am m3, das schon von Anfang an reduziert war, bei *Borissiakia* aber noch rudimentär erkennbar ist, wird vollends abgebaut und das distale Cingulum des m3 dem der anderen Molaren angeglichen.

Im Extremitätenskelett ist der Radius nicht gegen die Ulna drehbar, doch erfolgt eine Verwachsung beider Knochen vor allem distal nach den bisherigen Befunden bei den meisten Formen erst im voll adulten Stadium, das selten erhalten ist. Dass diese Fusion bei den reicheren Materialien von *Moropus* und *Ancylotherium* beobachtet wurde (Coombs 1978: 25, Zapfe 1979: 129) sagt wenig über die zeitliche Entwicklung dieses Merkmals unter den Schizotheriinae.

Generell besteht eine Tendenz die ursprünglich langen, schlanken Metapodien zu verstärken, so dass jüngere Formen eher robuste Metapodien haben, die aber niemals so plump werden wie die der Chalicotheriinae.

In der Hand ist der zweite Strahl verstärkt. Bei allen post-oligozänen Schizotheriidae kommt es in diesem Strahl zur Verwachsung von Grund- und Mittelphalanx zum sog. Duplex (Holland und Peterson 1914: 223, Coombs 1978: 11, Fahlke und Coombs 2009: 78). Diese Fusion ist bei den oligozänen Gattungen *Schizotherium* und *Borissiakia* noch nicht entwickelt, findet sich aber bei allen miozänen Arten. Sie beginnt erst nach der vollständigen Verwachsung der Epiphysenfugen (Coombs und Rothschild 1999). Diese Entwicklung betrifft bei *Moropus* und *Phyllotillon* auch den zweiten Strahl des Fußes, doch oft mit erheblicher ontogenetischer Verzögerung (Coombs 1978:45), was auch am vorliegenden Material durch die zahlreichen unvollständig fusionierten Phalangen II des Fußes belegt wird. Die allgemeine Tendenz geht zur Zunahme dieser Verwachsungen.

Eine distale Gelenkung des Astragalus mit dem Malleolus tibiae muss als plesiomorphes Merkmal angesehen werden, handelt es sich doch um eine primär vorhandene Anpassung an eine kletternde Lebensweise (Heissig 1993: 175). Dieses Merkmal ist bei untermiozänen Formen noch vorhanden, verschwindet aber noch im Mittelmiozän.

Die distale Gelenkfläche des Astragalus für das Centrale entwickelt eine medioplantare Verlängerung, die plantar stark konvex aufwärts gebogen ist und sogar die Sustentacularfacette kontaktieren kann. Diese Entwicklung führt zu einem Intratarsalgelenk, wird aber im Zuge der

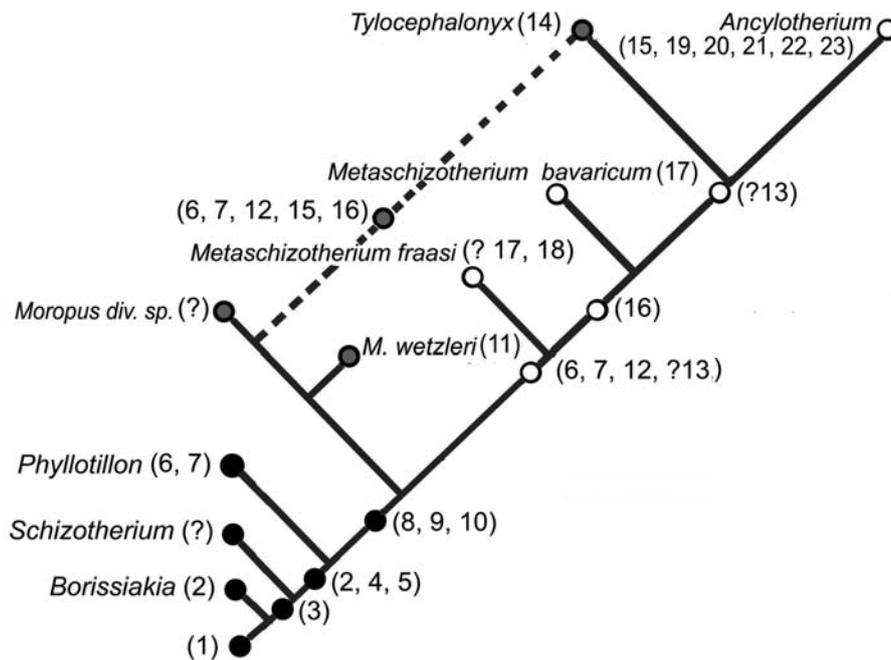


Abb. 11. Cladistische Analyse der wichtigsten Gattungen der Schizotheriinae.

weiteren Verkürzung des Astragalus im Obermiozän wieder etwas zurückgenommen.

Die ursprüngliche Gelenkung des Tarsale 3 mit dem MT IV geht bei vielen moderneren Gattungen verloren. Der Kontakt zwischen Tarsale 4 und MT III scheint dagegen nur innerhalb der Variabilität dieser Gattungen vorzukommen. Entscheidend ist als Merkmal nur das Fehlen der korrespondierenden Gelenkflächen am Tarsale 3 und am MT IV.

3. 3. Phylogenetische Ergebnisse, Abb. 11

Merkmalsliste zum Kladogramm

Die Merkmale 1 - 4 werden nach Coombs (1979: 57) angegeben aber anders gewertet. So können die Gelenkung des Astragalus mit dem Tarsale 4 als allgemein perissodactyles Merkmal der gemeinsamen Stammgruppe der Chalicotheriinae und der Schizotheriinae und das Auftreten einer Crista, die ebenfalls bei vielen Perissodactylen auftritt, als plesiomorph gewertet werden.

1. Beginnende Langstreckung der Molaren, Trennung der Spitzen von Metaconid und Metastyloid
2. Verstärkte Langstreckung der Molaren, Verlust des Hypoconulids am m3.
3. Verlust der Gelenkung zwischen Astragalus und Tarsale 4.
4. Reduktion und Verlust der Crista an den oberen Molaren.
5. Fusion der Grund und Mittelphalanx des zweiten Fingerstrahls der Hand und späte Fusion desselben am Fuß.
6. Medialfortsatz der proximalen Gelenkfläche des Duplex.
7. Verlängerung des Protoconus der oberen Prämolaren mit Tendenz zur Abspaltung eines Hypoconus.
8. Schrägstellung und Verkürzung der distalen Gelenkfläche für den Malleolus tibiae am Astragalus.

9. Verlängerung und Verstärkung der Konvexität des mediocaudalen Anhangs der Centrale-Fläche am Astragalus.
10. Angleichung des distalen Cingulums des m3 an das der übrigen unteren Molaren.
11. Verlängerung des Protoconus der oberen Prämolaren durch symmetrische mesiale und distale Leisten ohne Tendenz zur Aufspaltung.
12. Verlust der distalen Gelenkfläche für den Malleolus tibiae am Astragalus.
13. Pneumatisierung des Frontale.
14. Bildung eines frontalen „Doms“-
15. Gleichzeitige Fusion der Phalangen im 2. Strahl von Fuß und Hand zum Duplex.
16. Verlust der Gelenkung zwischen Tarsale 3 und MT IV
17. Mediocaudaler Fortsatz der Tarsale-4-Fläche des Astragalus bis zur Sustentacular-Fläche aufgebogen.
18. Proximale Gelenkfläche des MT IV transversal deutlich konkav.
19. Obere Molaren mit Crochet
20. Vorderseite der Metapodien konkav.
21. Extreme Verkürzung des Astragalus.
22. Fusion des Carpale 1 mit dem MC II
23. Extremes Größenwachstum.

Schizotherium und *Borissiakia* lassen sich wohl als Stammgruppen-Schizotheriinen betrachten, bei denen die Metapodien lang und schlank sind und die Phalangen des zweiten Strahls nicht verschmelzen (Butler 1965: 225, Coombs 1989: 440). Die Hand hat noch vier voll entwickelte Fingerstrahlen. Der letzte untere Molar hat noch Reste eines rudimentären Hypoconulids oder ein stark ausgebautes distales Cingulum. Dabei ist die Gelenkung des Astragalus mit dem Tarsale 4 bei *Borissiakia* ein plesiomorphes Merkmal der Perissodactylen, das diese Gattung noch mit den Chalicotheriinae gemeinsam hat.

Unter den miozänen und späteren Gattungen der Schizotheriinae lassen sich drei Evolutionsniveaus unterscheiden:

Dem ursprünglichsten Evolutionsniveau gehören neben der gut dokumentierten Gattung *Moropus* aus Nordamerika, die bisher fast nur durch Gebissreste dokumentierte Gattung *Phyllotillon* und einige kleinere Fundkomplexe aus Eurasien an, die von manchen Autoren zu *Moropus* (Coombs 1973, Kaya 1993) oder auch zu *Phyllotillon* (Viret 1951, Antunes 1966, Belinchon und Montoya 1990) gestellt wurden. Dieses Niveau ist charakterisiert durch die Fusion der Phalangen des zweiten Strahles der Hand (Holland und Peterson 1914: 223) und die spätere oder weniger feste Fusion derselben Phalangen am Fuß (Coombs 1978: 45). Der fünfte Fingerstrahl der Hand ist mehr oder weniger (Coombs 1978: 31) reduziert und nur sehr selten überliefert (Coombs 1979:33). Es herrscht eine generelle Tendenz zur Verkürzung und Verstärkung der Metapodien bei den späteren Arten von *Moropus*.

Dabei verhält sich *Phyllotillon schlosseri* gegenüber *Moropus* in der Molarisierung der oberen Prämolaren und dem Auftreten eines medialen Fortsatzes an der Proximalfacette des Duplex fortschrittlicher. Die Reduktion der distalen Gelenkfläche für den Malleolus tibiae und die Durchwölbung der distalen Gelenkfläche für das Centrale am Astragalus sind jedoch noch weniger weit entwickelt.

Das mittlere Evolutionsniveau wird von *Tylocephalonyx* und *Metaschizotherium* repräsentiert. Beide Formen ähneln sich im Bau des Carpale 2. Bei beiden wird die Fusion der Phalangen des zweiten Strahles zum Duplex auch am Fuß ontogenetisch früh vollzogen. Zusätzlich zu den modernen Merkmalen des ursprünglicheren Niveaus kommt es zu einer seitlichen Verlagerung der Metapodien am Fuß, so dass bei *Tylocephalonyx* (Coombs 1979: 46) die Gelenkung zwischen Tarsale 3 und MT IV verloren geht, bei *Metaschizotherium bavaricum* sogar das MT III mit dem Tarsale 4 gelenkt (Coombs 2009). Dieses Merkmal ist durch die Funde von Sandelzhausen belegt (Coombs 2009: 120), doch ist diese stärkste Verschiebung bei *Metaschizotherium fraasi* nicht entwickelt. Bei dieser Art ist noch die ursprüngliche Gelenkung zwischen Tarsale 3 und MT IV erhalten. Ein weiteres gemeinsames Merkmal dieser Gruppe ist eine dorsomediale Verlängerung der distalen Gelenkfläche des Astragalus, die stark konvex aufwärts gebogen ist und mit dem plantaren Fortsatz des Centrale gelenkt. Sie ist unter den Arten von *Moropus* nur bei der kleinen Art *M. distans* entwickelt.

Am modernsten ist die obermiozäne Gattung *Ancylotherium*, die auch in der Größenentwicklung die älteren Gattungen übertrifft. Dazu kommt auch die stärkste Langstreckung und Hochkronigkeit der Molaren. Von den Merkmalen des mittleren Evolutionsniveaus ist die serielle Stellung von MT III und MT IV unter den Tarsalia 3 und 4 erhalten. Es ist weder eine Gelenkung zwischen Tarsale 3 und MT IV noch eine zwischen Tarsale 4 und MT III vorhanden (Coombs 1978:13,47, 2009: 120). Infolge der stärkeren Verkürzung des Astragalus ist der konvexe plantare Fortsatz der Gelenkfläche für das Centrale bei *Ancylotherium* (Zapfe 1979: Abb. 121 d) kürzer als bei *Metaschizotherium bavaricum*.

3. 4. Taxonomische Ergebnisse

3. 4. 1. *Phyllotillon schlosseri* sp. nov.

Die gut dokumentierte Art *Phyllotillon schlosseri* aus dem Untermiozän Nordböhmens wird zur Gattung *Phyllotillon* gestellt, da ihre Unterschiede zu den Gebissresten der Typusart *P. naricus* (PILGRIM, 1908) nicht über das Maß von Spezies-Merkmalen hinausgehen. Das von Forster-Cooper (1920: 364) abgebildete Metatarsale gehört vermutlich nicht zu *P. naricus* sondern zu einem Chalicotheriinen und muss daher außer Betracht bleiben. Trotzdem erlaubt das umfangreiche Extremitätenmaterial aus Nordböhmen nun eine bessere Definition der Gattung *Phyllotillon* und ein Verständnis der einzelnen Skelettmerkmale im Rahmen der Evolution der Schizotheriinae.

3. 4. 2. *Moropus wetzleri* (KOWALEVSKY, 1874)

Die etwas kleinere und geologisch ältere Art *Chalicotherium wetzleri* KOWALEVSKY, 1874 aus dem frühen Untermiozän der Umgebung von Ulm gehört nach Fejfar et al. (1997b: 707) zu den Schizotheriinae. Weder die Zuordnung zur Gattung *Metaschizotherium* noch die Identifikation des vorliegenden Materials mit *M. wetzleri* können jedoch aufrecht erhalten werden.

Auffällig ist, dass die Art *wetzleri* sich gegenüber der vorliegenden, geologisch jüngeren Art in der relativ größeren Länge der Molaren progressiver verhält. Der einzige erhaltene obere Prämolare zeigt sich jedoch in der lingualen Konvergenz der Transversalgrate deutlich weniger molarisiert als die Prämolaren von *Phyllotillon*. Die Art stimmt in diesem Merkmal mit *Moropus* überein und wird daher zu dieser Gattung gestellt. Das macht eine Neufassung der Diagnose notwendig:

Diagnose von *Moropus wetzleri* (KOWALEVSKY, 1874), Neufassung:

Mittelgroße Art der Gattung *Moropus* MARSH, 1877 mit mesialer und distaler Leiste am Protoconus des P4 und geringerer Entwicklung labialer Cingula an den oberen Backenzähnen.

Die sowohl in der Größe als auch im geologischen Alter mit *Moropus wetzleri* übereinstimmende Milchzahnreihe von St. Gérard Le Puy, die von Coombs (1974) zu *Moropus* gestellt wurde, unterscheidet sich in keinem Merkmal von den Zähnen von *Moropus wetzleri*. Zieht man das von Coombs (1974: Taf. 2) beschriebene MT IV von derselben Fundstelle hinzu, so entsprechen dessen gedrungene Proportionen einer etwas kleineren aber fortgeschrittenen Art von *Moropus*. Da auch *Moropus wetzleri* gegenüber den älteren amerikanischen *Moropus*-Arten durch die symmetrische Verlängerung des Protoconus am P4 etwas fortschrittlicher erscheint, dürfte auch dieses Stück zwanglos zu dieser Art gestellt werden. Weshalb Butler (1965; 170 f.) die Stücke von St. Gérard als verschieden von *wetzleri* ansieht, wird leider dort nicht ausgeführt.

3. 4. 3. Weitere Funde von *Moropus* oder *Phyllotillon* in Europa und Vorderasien

Mit der genaueren Unterscheidung zwischen *Moropus* und *Phyllotillon* lassen sich auch die vereinzelt Funde aus dem Untermiozän Europas mit größerer Sicherheit zuordnen.

Ein einzelnes MT IV von Areeiro do José de Graça (Charneca do Lumiar) aus dem späten Untermiozän (MN 4b)

wurde von Antunes (1966: 171) zu *Phyllotillon naricus* gestellt. Da der Knochen, der etwas kleiner ist als der entsprechende von *Phyllotillon schlosseri*, mit dem Tarsale 3 gelenkt, kommen als Bestimmung ohnehin nur *Moropus* und *Phyllotillon* in Frage. Die stärkere konkave Wölbung der proximalen Gelenkfläche und die relativ gedrungenen Proportionen entsprechen eher *Phyllotillon*.

Etwas umfangreicher ist das Fundmaterial aus dem Untermiozän von Buñol, das Belinchon und Montoya (1990) zu *Phyllotillon* stellten. Leider sind die Abbildungen so ungenügend, dass nur das Carpale 3 und das Tarsale 4 einige Merkmale erkennen lassen. Das Tarsale 4 kommt in den Proportionen *Phyllotillon* deutlich näher als *Moropus*, ist aber etwas höher. Eine Bestimmung als *Phyllotillon* sp. scheint daher gerechtfertigt. Eine Artbestimmung kann aber nicht mit Sicherheit getroffen werden.

Das einzelne MT IV von Seyitömer in Anatolien, das Kaya (1993: 191) definitiv zu *Moropus elatus* stellt, stimmt mit dieser Art tatsächlich in den Proportionen gut überein. Ein deutlicher Unterschied gegenüber der amerikanischen Art liegt allerdings in der stark konkav gewölbten proximalen Gelenkfläche, deren medialer und lateroplantarer Rand hochgezogen sind. Zudem ist die Fläche deutlich schmaler als bei den meisten anderen Schizotheriinae. Dieses Merkmal entspricht eher den moderneren Formen wie *Metaschizotherium fraasi* oder *Ancylotherium pentelici*, doch lassen die Proportionen eine derartige Bestimmung nicht zu. Wenn die biostratigraphische Einstufung in ein höheres Mittelmiozän richtig ist, ist das Einzelstück ein Beleg dafür, dass in Asien mit weiteren Entwicklungslinien der Schizotheriinae gerechnet werden muss.

Die von Viret (1951) zu *Phyllotillon* gestellten Stücke von La Grive können wegen der starken Entwicklung eines Crochet an den oberen Molaren, die selbst bei den P4 noch angedeutet ist, nicht auf diese Gattung bezogen werden. Sie sind auch moderner als *Metaschizotherium fraasi*, dem sie zeitlich nahe stehen. Möglicherweise handelt es sich um frühe Vertreter der typisch obermiozänen Gattung *Ancylotherium*.

4. Danksagung

Unser herzlicher Dank geht an die Herren Zdeněk Dvořák, Oldřich Janeček, Pavel Coufal und Jiří Vykydal für ihre umfangreichen Aufsammlungen im Abbaugelände Merkur-Nord im Becken von Chomutov, im Braunkohletagebau Tušimice auf den Aufschlüssen der Fundschicht; die Sammlungen dauerten über mehrere Jahre an. Großer Dank gilt auch Frau Eva Kadlecová, Jana Nedomová und den Herren Martin Mazuch, Boris Ekrt, Jan Wagner und Stanislav Čermák für ihre Hilfe an der Fundstelle beim Ausschlämmen und beim Auslesen der Proben. Bei Frau Gudrun Heissig bedanken wir uns für die Übersetzung der tschechischen Texte. Ganz herzlicher Dank gilt der Paläontologischen Abteilung des National Museum in Prag, wo die beschriebenen Funde aufbewahrt sind.

Literatur

Antunes, M. T. (1966): Notes sur la géologie et la paléontologie du Miocène de Lisbonne V. Un schizotheriné du genre *Phyllotillon* (Chalicotherioidea,

Perissodactyla) dans l'Helvétien V-b de Charneca du Lumiar. Remarques écologiques sur la faune de mammifères. – Boletim de la Sociedad Geologica de Portugal, 16 (1-2): 159-178, 2 Abb., 2 Tab., 1 Taf., Lissabon.

Belinchon, M. und Montoya, P. (1990). Presencia de *Phyllotillon naricus* Pilgrim, 1910 (Chalicotheriidae, Perissodactyla, Mammalia) en el Aragoniense de Buñol. Breve síntesis de los calicotéridos en el registro español. – Paleontologia i evolució, 23: 171-180, 3 Abb., 1 Taf.

Blainville, D. de (1849): Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des Mammifères récents et fossiles pour servir de base à la zoologie et la géologie, 4: Lieferung Anoplotherium, 155 pp., insgesamt 35 Taf., Paris.

Borissiak, A. (1918): The remains of Chalicotherioidea from the Oligocene deposits of Turgai. – Eshtshegodnik Russkij Paleontologii, Obščestva, 3: 43-51, 1 Abb., 1 Taf., Petersburg.

Borissiak, A. (1946): A new chalicothere from the Tertiary of Kazakhstan (russisch). – Trudy Paleontolog. Inst. Akad. Nauk SSSR. – 13 (3); 1-133, 37 Abb., 14 Taf., Moskau-Leningrad.

Butler, P. M. (1965): Fossil Mammals of Africa 18: East African Miocene and Pleistocene Chalicotheres. – Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology, 10 (7): 165-237, 26 Abb., 10 Tab., London.

Bůžek, Č., Holý, F., Kvaček, Z. (1987): Evolution to main vegetation types in the Lower Miocene of NW Bohemia – In: Pokorný, V. (ed.), Contribution of Czechoslovak Palaeontology to Evolutionary Science 1945-1985, pp. 150-161, Charles University, Prague.

Cicha, I., Fahlbusch, V., Fejfar, O. (1972): Die biostratigraphische Korrelation einiger jungtertiärer Wirbeltierfaunen Mitteleuropas. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, 140 (2): 129-145, 2 Tab., Stuttgart.

Colbert, E. H. (1934): Chalicotheres from Mongolia and China in the American Museum. – Bulletin of the American Museum of Natural History, 67 (8): 353-387, 15 Abb., New York.

Colbert, E. H. (1935): Distributional and phylogenetic studies on Indian fossil mammals III. A classification of the Chalicotherioidea, – American Museum Novitates, 798: 1-16, 1 Abb., New York.

Coombs, M. C. (1973): The Schizotheriinae (Mammalia, Perissodactyla, Chalicotheriidae), with Emphasis on the Genus *Moropus*. – Memoirs, Museum of Natural History, Pittsburgh.

Coombs, M. C. (1974): Ein Vertreter von *Moropus* aus dem europäischen Aquitanien und eine Zusammenfassung der europäischen, postoligozänen Schizotheriinae (Mammalia, Perissodactyla, Chalicotheriidae). – Sitzungsberichte der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, 182: 273-288, 2 Abb., 1 Tab., 3 Taf., Wien.

Coombs, M. C. (1978): Reevaluation of early Miocene North American *Moropus* (Perissodactyla, Chalicotheriidae, Schizotheriinae). – Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History, 4: 1-62, 28 Abb., 6 Tab., Pittsburgh.

- Coombs, M. C. (1979): *Tylocephalonyx*, a new genus of North American dome-skulled Chalicotheres (Mammalia, Perissodactyla). – Bulletin of the American Museum of Natural History, 164 (1): 1-64, 30 Abb., 12 Tab., New York.
- Coombs, M. C. (1989): Interrelationships and diversity in the Chalicotheriidae. – In: Prothero, C. R., Schoch, R. M. (Eds.): The Evolution of Perissodactyls. – Oxford Monographs on Geology and Geophysics, 15:438-457, 4 Abb., 1 Tab., New York.
- Coombs, M. C. (2004): *Moropus merriami* in the early Barstovian Lower Snake Creek fauna of Nebraska, with comments on biogeography of North American chalicotheres. – Bulletin of the American Museum of Natural History 285: 191-208, 7 Abb., 1 Tab., New York.
- Coombs, M. C. (2009): The chalicotherine *Metaschizotherium bavaricum* (Perissodactyla, Chalicotheriidae, Schizotheriinae) from the Miocene (MN5) Lagerstätte of Sandelzhausen (Germany): description, comparison, and paleoecological significance. – Paläontologische Zeitschrift, 83 (1): 85-129, 15 Abb., 8 Tab., Berlin-Heidelberg.
- Coombs, M. C., Rothschild, B. M (1999): Phalangeal evolution in schizotheriine Chalicotheres (Mammalia, Perissodactyla). – Journal of Paleontology, 73 (4): 682-690, 7 Abb., 1 Tab., New York.
- Čtyroký, P., Fejfar, O., Holý, F. (1962): Neue paläontologische Funde im Untermiozän des böhmischen Braunkohlenbeckens. – Neues Jahrbuch f. Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, 119 (2): 134-156, 11 Abb., 6 Tab., 2 App., Stuttgart.
- Daxner - Höck, G. (1998): Säugetiere (Mammalia) aus dem Karpat des Korneuburger Beckens. 3. Rodentia und Carnivora. – Beiträge zur Paläontologie, 23: 367-407, 10 Abb., 24 Tab., 7 Taf., Wien.
- Depéret, Ch. (1892): La faune de mammifères Miocènes de La Grive-St. Alban (Isère) . – Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon, 5 (2): 1-93, 4 Taf., Lyon.
- Fahlke J. M., Coombs, M. C. (2009): Dentition and first postcranial description of *Metaschizotherium fraasi* KOENIGSWALD, 1932 (Perissodactyla: Chalicotheriidae) and its occurrence on a karstic plateau – new insights into schizotheriine morphology, relationships and ecology. – Palaeontographica, 290 (1-3): 65-129, 6 Abb., 9 Anh., 12 Taf., Stuttgart.
- Fejfar, O. (1974): Die Eomyiden und Cricetiden (Rodentia, Mammalia) des Miozäns der Tschechoslowakei. – Palaeontographica Abt. A, 146: 100-180, 1 Tab., 35 Text-Fig, 2 Anh., 1 Taf., Stuttgart.
- Fejfar, O. (1990): The Neogene Vertebrate Paleontology sites of Czechoslovakia: A contribution to the Neogene terrestrial Biostratigraphy of Europe based on Rodents. – In: Lindsay, E. H., Fahlbusch, V., Mein, P. (eds.), Proceedings of a NATO Advanced Research workshop on European Neogene Mammal Chronology, Reimsburg 1988, pp. 211-236, 15 figs., Plenum Press, New York.
- Fejfar, O., Dvořák, Z., Kadlecová, E. (2003): New record of Early Miocene (MN3a) mammals in the open brown coal pit Merkur, North Bohemia, Czech Republic. – In: Reumer, J. W. F., Wessels, W. (eds.) – Distribution and migration of Tertiary Mammals in Eurasia, H. de Bruijn Festschrift, Deinsea 10: 163-182, 10 Abb., 5 Taf., Rotterdam.
- Fejfar, O., Engesser, B., Tomida, Y. (1997a): New eomyid genus and species of *Apeomys* Fahlbusch 1968 (Eomyidae (?), Rodentia, Mammalia) affinity from the early Miocene (MN zones 3 and 4) of Europe and Japan. – In: Aguilar, J. P., Legendre, S. & Michaux, J. (eds.), Actes du Congrès BioChroM'97, Mém. Trav. E.P.E.H. Inst. Montpellier 21: 705-706, 1 Abb., Montpellier.
- Fejfar, O., Heizmann, E. P. J., Major, P. (1997b): *Metaschizotherium* cf. *wetzleri* (KOWALEWSKY) from the Early Miocene of Czech Republic and South Germany. – In: Aguilar, J. P., Legendre, S., Michaux, J. (eds.) Actes du Congrès BioChroM'97, Mémoires et travaux de l'E.P.H.E. Institute, Montpellier, 21: 707-709, 3 Abb., Montpellier.
- Filhol, H. (1891): Études sur les Mammifères fossils de Sansan. – Annales des Sciences Géologiques 21 (1): 1-319, 2 Abb., 46 Taf., Paris/Masson.
- Filhol, H. (1894): Observations concernant quelques mammifères fossiles nouveaux du Quercy. – Annales des Sciences naturelles, Zoologie (sér. 7) 16 (9): 129-150, 21 Abb., 1 Tab., Paris.
- Flerov, K., K. (1938): On the remains of Ungulate from Betpakdala (in russ.). – Doklady Akademii Nauk, 21 (1-2): 94-96, 1 Abb., Moskau.
- Forster-Cooper, C. (1920): Chalicotheroidea from Baluchistan. – Proceedings of the Zoological Society of London, 1920 (3): 357-366, 7 Abb., 1 Tab., 1 Taf., London.
- Gaudry, A. (1862): Animaux fossiles et géologie de l'Attique d'après les recherches faites en 1855-1856 et en 1860. – Librairie de la Société géologique de France, 474 pp., 5 Abb., 3 Tab., 76 Taf., Paris.
- Geraads, D., Tsoukala, E., Spassov, N. (2007): A skull of *Ancylotherium* (Chalicotheriidae, Mammalia) from the late Miocene of Thermopigi (Serres, N. Greece) and the relationships of the genus. – Journal of Vertebrate Paleontology, 27 (2): 461-466, 4 Abb., New York.
- Heissig, K. (1993): The Astragalus in Anoplotheres and Oreodonts. Phylogenetical and paleogeographical implications. – Kaupia, 3: 173-178, 26 Abb., Darmstadt.
- Heissig, K., Fejfar, O. (2007): Die Säugetiere aus dem Untermiozän von Tuchořice in Nordwestböhmen. – 1. Die fossilen Nashörner (Mammalia, Rhinocerotidae). – Acta Musei Nationalis Pragae Ser. B – Historia Naturalis, 63 (1): 19-64, 7 Abb., 47 Tab., Praha.
- Holland, W. J., Peterson, O. A. (1914): The osteology of the Chalicotheroidea. – Memoirs of the Carnegie Museum, 3 (2): 189-406, 115 Abb., 39 Taf., Pittsburgh.
- Kaup, J. J. (1833): Description d'ossements fossiles de mammifères inconnus jusqu'à présent qui se trouvent au Muséum grand ducal de Darmstadt 2, pp. 1-31, 2 Taf. Darmstadt (Heyer).
- Kaya, T. (1993): First record of *Moropus elatus* (Chalicotheriidae-Perissodactyla) in Turkey (Seyitömer-Kütahya). – Turkish Journal of Earth Sciences, 2: 189-194, 8 Abb., 1 Tab., Ankara.
- Koenigswald, G. H. R. v. (1932): *Metaschizotherium fraasi* n. g. n. sp., ein neuer Chalicotheriide aus dem Obermiozän

- von Steinheim a. Albuch. – *Palaeontographica*, Suppl. 8 (8): 1-24, 1 Abb., Stuttgart.
- Kowalevsky, W. (1874): Monographie der Gattung *Anthracotherium* Cuv. und Versuch einer natürlichen Classification der fossilen Hufthiere. – *Palaeontographica* (n. ser.) 22: 131-346, 22 Abb., 8 Tab., 11 Taf., Stuttgart.
- Kvaček, Z., Dvořák, Z., Mach, K., Sakala, J. (2004): Třetihorní rostliny severočeské hnědouhelné pánve. – *Severočeské doly, Granit, Praha*, 158 pp.
- Kvaček, Z., Theodoridis, V. (2007): Tertiary macrofloras of the Bohemian Massif: a review with correlations within Boreal and Central Europe. – *Bulletin of Geosciences*, 82 (4): 383-408.
- Lartet, E. (1851): Notice sur la colline de Sansan. – *Annuaire du département du Gers*, 1851: 1-45, Auch.
- Marsh, O. C. (1877): Notice of some new vertebrate fossils. – *American Journal of Science*, 14: 249-256, New York.
- Matthew, W. D. (1917): Absence of the Pollex in Perissodactyla. – *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 37 (21): 573-577, New York.
- Matthew, W. D. (1929): Critical Observations Upon Sivalik Mammals. – *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 56 (7): 437-560, 55 Abb., New York.
- Mein, P. (1989): Die Kleinsäugerfauna des Untermiozäns (Eggenburgien) von Maigen, Niederösterreich. – *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 90A: 49-58, 2 Abb., 2 Taf., Wien.
- Pilgrim, G.E. (1908). The Tertiary and Post-Tertiary Freshwater Deposits of Baluchistan and Sind with notices on new Vertebrates. – *Records of the Geological Survey of India*, 37 (2): 139-166, 3 Taf., Calcutta.
- Pilgrim, G.E. (1912): The Vertebrate Fauna of the Gaj Series in the Bugti Hills and the Punjab. – *Memoirs of the Geological Survey of India n. ser.*, 4 (2): 1-83, 31 Taf., Calcutta.
- Rögl, F. (1998): Palaeogeographic considerations for Mediterranean and Paratethys Seaways (Oligocene to Miocene). – *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 99A: 279-310, Wien.
- Schlosser, M., Hibsich, J. E.: (1902): Eine untermiocäne Fauna aus dem Teplitzer Braunkohlenbecken. – *Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe* 111 (1): 1123-1152, 2 Taf., Wien.
- Schulz, E., Fahlke, J.M. (2009): The diet of *Metaschizotherium bavaricum* (Chalicotheriidae, Mammalia) from the MN 5 of Sandelzhausen (Germany) implied by the mesowear method. – *Paläontologische Zeitschrift*, 83 (1): 175-181, 1 Abb., 2 Tab., Heidelberg.
- Schulz, E., Fahlke, J.M., Merceron, G., Kaiser T.M. (2007): Feeding ecology of the Chalicotheriidae (Mammalia, Perissodactyla, Ancylopoda). Results from dental micro- and mesowear analyses. – *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg, N. F.*, 43: 5-31, 6 Abb., 7 Tab., 3 Anh., Hamburg.
- Slavík, A. (1869): Neuer Beitrag zur Kenntnis der tertiären Süßwasserkalkschichten von Tuchořic. – *Archiv für die naturwissenschaftliche Landesdurchforschung von Böhmen*, 1: 260-275, Praha.
- Sovis, W. (1987): Projekt "Teiritzberg". Fossilien aus dem Karpat des Korneuburger Beckens. – *Ausstellungskatalog*: 3-25, Stockerau.
- Viret, J. (1951): Catalogue critique de la faune des mammifères de La Grive Saint-Alban (Isère). – *Nouvelles Archives du Musée d'Histoire Naturelle de Lyon*, 6 (3): 53-81, 1 Taf., Lyon.
- Zapfe, H. (1979): *Chalicotherium grande* (BLAINV.) aus der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Devinská Nová Ves), Tschechoslowakei. – *Neue Denkschriften des Naturhistorischen Museums Wien*, 2: 1-282, 156 Abb., 3 Taf., Wien.

Tafelerläuterungen

Mit Ausnahmen der Phalangen ist bei allen proximalen und distalen Ansichten von Skelettknochen jeweils die Dorsalseite nach unten orientiert.

TAFEL 1

Phyllotillon schlosseri HEISSIG et FEJFAR sp. nov.

1. M2 sin., (Nr. JC 41) okklusal;
2. M3 sin. Holotypus (Nr. ZD 29) okklusal;
3. M3 sin. (Nr. JC 39a) okklusal;
4. M1 dex. Holotypus (Nr. ZD 29) okklusal;
5. M3 sin. (Nr. JC 39b) okklusal
6. P2 sin. Holotypus (Nr. ZD 29) okklusal;
7. P3 dex. (Nr. ZD 29) okklusal;
8. P4 dex. Holotypus (Nr. ZD 31), a – okklusal; b – lingual;
9. D2 dex. (Nr. ZD 29) okklusal;
10. Mandibelfragment dex (Nr. ZD 79b) a – okklusal, b – labial.

TAFEL 2

Phyllotillon schlosseri HEISSIG et FEJFAR sp. nov.

1. p3-p4 sin. (Nr. ZD 79a) okklusal;
2. m1-m2 dex. (Nr. ZD 79b) okklusal (inv.);
3. p3-m3 dex. Paratypoid (Nr. ZD 31) okklusal;
4. dieselbe Zahnreihe labial;
5. i2 dex. Paratypoid (Nr. ZD 30) a – lingual, b – labial;
6. i1 sin. Paratypoid (Nr. ZD 30) a – lingual, b – labial;
7. Mandibelfragment mit p3-p4 sin. (Nr. ZD 79a) lateral.

TAFEL 3

Phyllotillon schlosseri HEISSIG et FEJFAR sp. nov.

1. Radiale dex. (Nr. ZD 123) a – dorsal, b – proximal, c – distal, d – medial;
2. Intermedium sin. (Nr. JC 31) a – dorsal, b – proximal, c – distal, d – medial, e – lateral;
3. Ulnare dex. (Nr. JC 57a) a – dorsal, b – proximal, c – distal, d – medial;
4. Carpale 4 sin. (Nr. ZD 85) a – medial, b – lateral, c – proximal, d – distal;

5. Carpale 4 sin. (Nr. ZD 102) dorsal
6. MC II sin. (Nr. JC 3) a – dorsal, b – volar, c – medial, d – lateral, e – proximal, f – distal.

TAFEL 4

Phyllotillon schlosseri HEISSIG et FEJFAR sp. nov.

1. MC IV sin. (Nr. JC 9) a – volar, b – dorsal; c – medial, d – lateral, e – proximal, f – distal
2. MC II sin. (Nr. JC 4) a – dorsal, b – volar, c – medial, d – lateral, e – proximal, f – distal

TAFEL 5

Phyllotillon schlosseri HEISSIG et FEJFAR sp. nov.

1. Tibia distales Fragment sin. (Nr. JC 67) a – cranial, b – distal;
2. Astragalus-Fragment sin. (Nr. JC 99) a – lateral, b – medial, c – distal;
3. Astragalus-Fragment sin. (Nr. ZD 105) a – dorsal, b – medial;
4. Calcaneus-Fragment dex. (Nr. JC 21) a – lateral, b – medial, c – dorsal, d – distal, e – plantar,
5. Centrale sin. (Nr. ZD 127) a – dorsal b – medial, c – proximal, d – distal.

TAFEL 6

Phyllotillon schlosseri HEISSIG et FEJFAR sp. nov.

1. Tarsale 4 sin. (Nr. JC 13) a – dorsal, b – lateral, c – medial, d – distal, e – proximal
2. Tarsale 3 dex. (Nr. ZD 103) a – proximal, b – distal, c – medial, d – dorsal, e – lateral;
3. Metatarsale II dex. (Nr. JC 15) a – dorsal, b – lateral, c – proximal,
4. Metatarsale II sin. (Nr. JC 13) a – dorsal, b – medial, c – lateral, d – proximal, e – plantar.

TAFEL 7

Phyllotillon schlosseri HEISSIG et FEJFAR sp. nov.

1. MT III sin. (Nr. ZD 104) a – dorsal, b – plantar, c – lateral, d – medial, e – proximal;
2. MT IV sin. (Nr. JC 12) a – dorsal, b – plantar, c – lateral, d – proximal, e – distal.

TAFEL 8

Phyllotillon schlosseri HEISSIG et FEJFAR sp. nov.

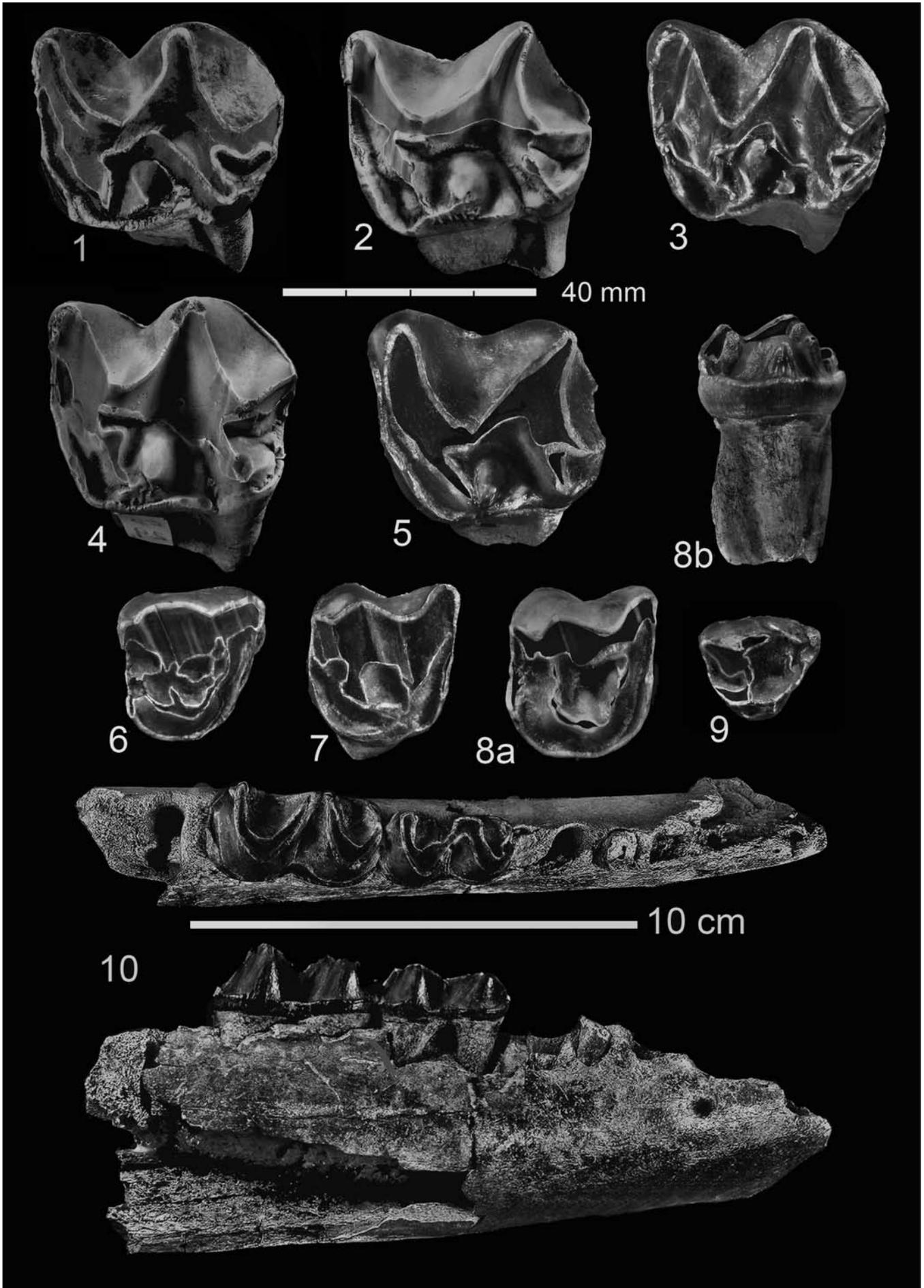
1. Duplex (Phalanx II 1+2) manus großes Exemplar (Nr. JC 5) a – dorsal, b – medial, c – lateral, d – plantar, e – distal;
2. Duplex (Phalanx II 1+2) pedis (Nr. ZD 8) a – dorsal, b – plantar, c – lateral;
3. Duplex (Phalanx II 1+2) pedis großes Exemplar (Nr. JC 17) a – dorsal, b – plantar, c – medial, d – distal;
4. Duplex (Phalanx II 1+2) manus unvollständig verwachsener proximaler Teil (Nr. JC 68) a – dorsal, b – distal, c – medial;
5. Duplex (Phalanx II 1+2) pedis unvollständig verwachsener proximaler Teil (Nr. JC 34) a – dorsal, b – plantar, c – distal, d – lateral.

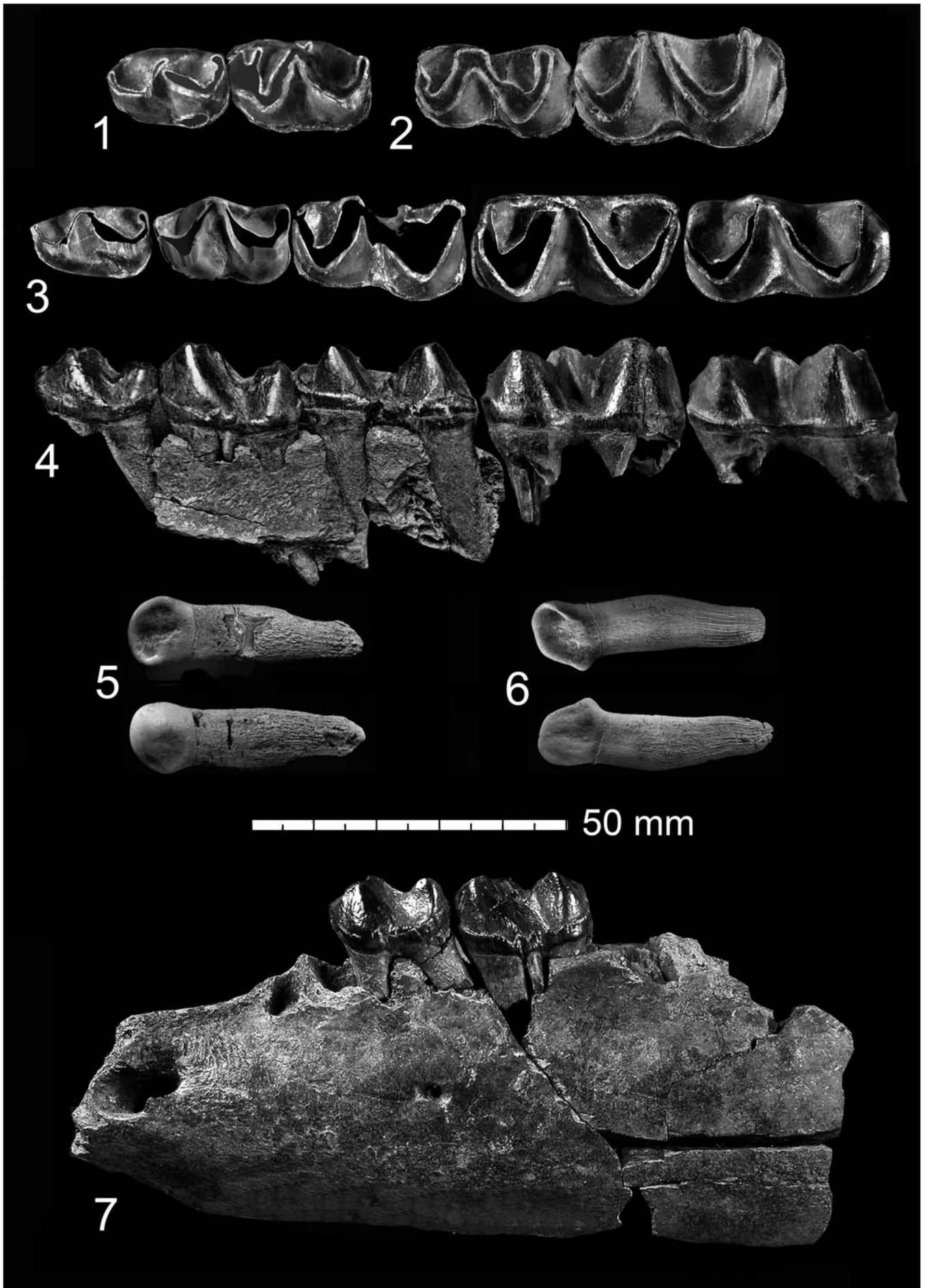
TAFEL 9

Phyllotillon schlosseri HEISSIG et FEJFAR sp. nov.

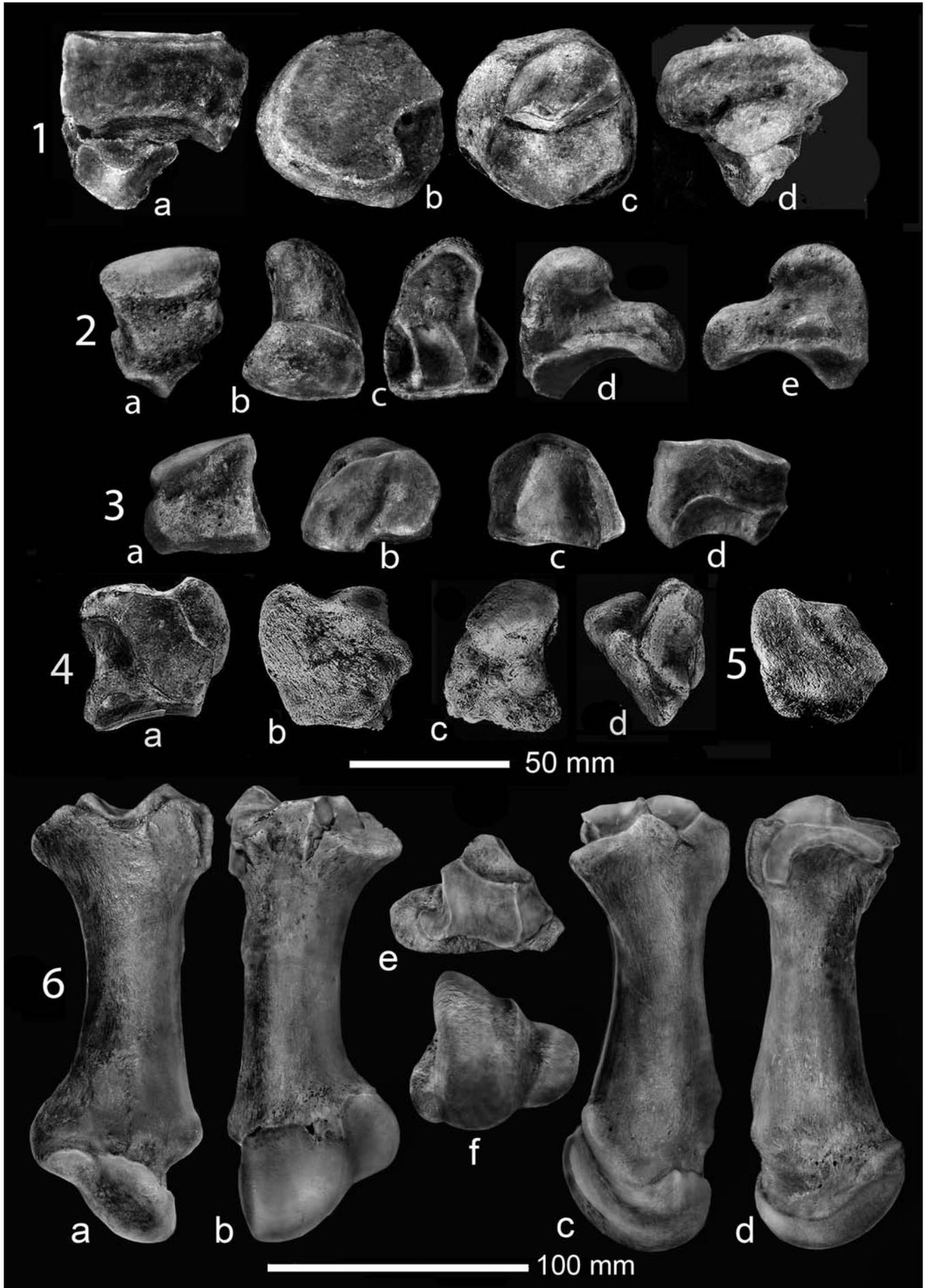
1. Grundphalanx (pes?) (Nr. JC 27) a – dorsal, b – plantar, c – medial, d – distal;
2. Mittelphalanx (Nr. JC 36) a – proximal, b – plantar, c – medial;
3. Endphalange, Phalanx II/3 manus (Nr. JC 8) a – seitlich, b – proximal, c – plantar; d – dorsal.
4. Endphalange (? II/3 pedis) (Nr. JC 18) a – seitlich, b – dorsal, c – plantar.
5. Endphalange (? II/3 pedis) (Nr. NM 6) a – plantar, b – proximal, c – seitlich.

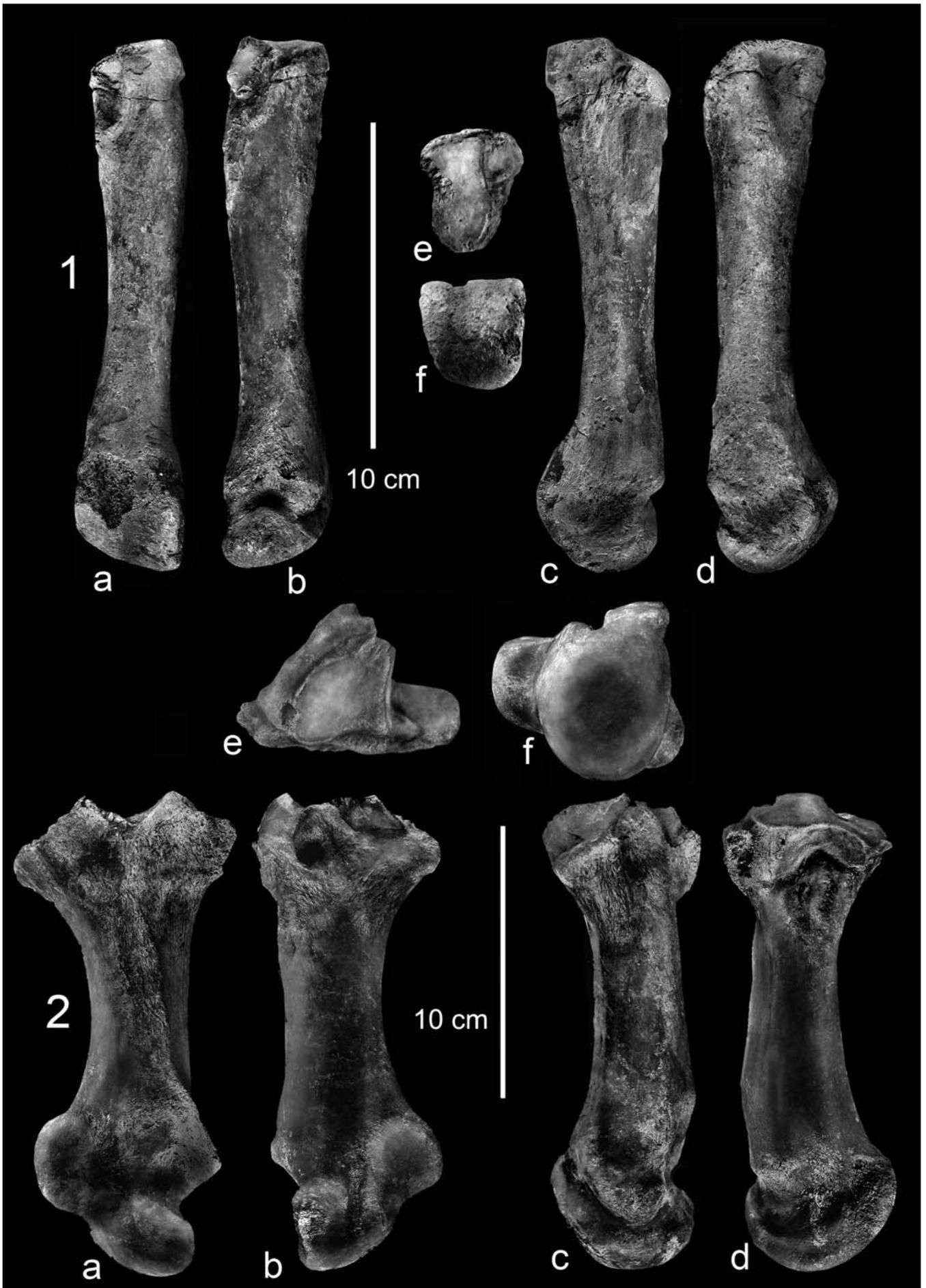
TAFEL 1

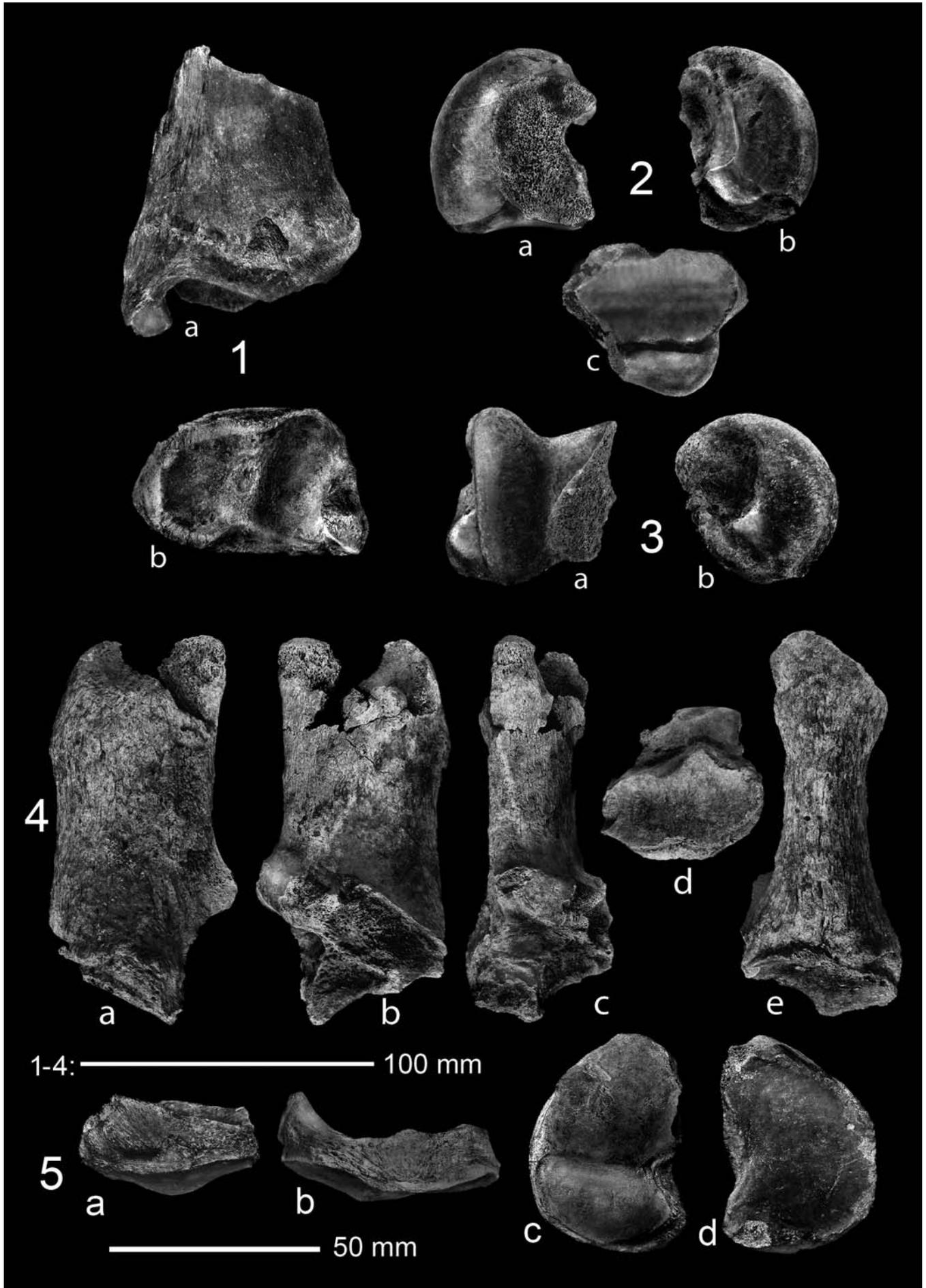


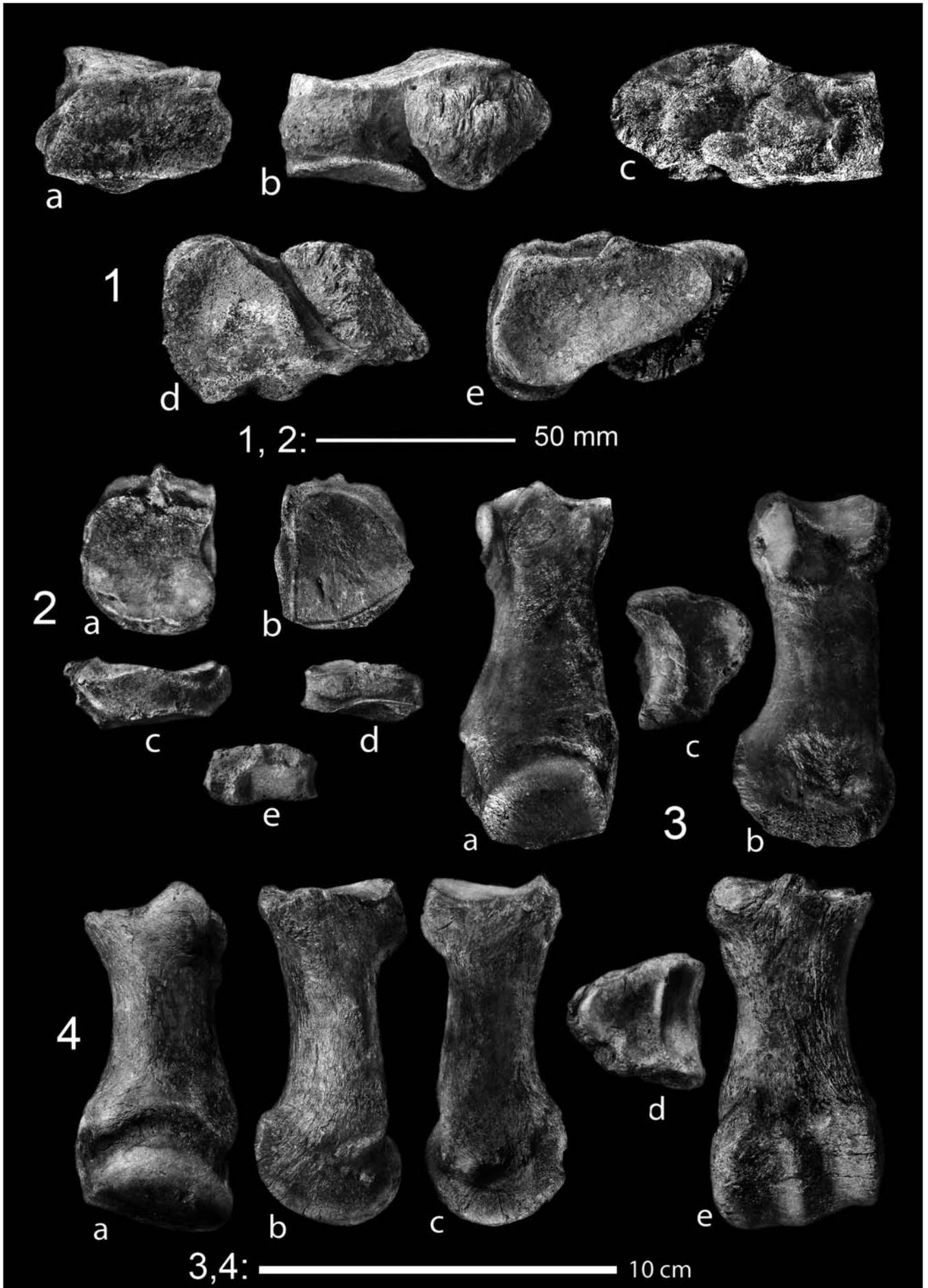


TAFEL 3

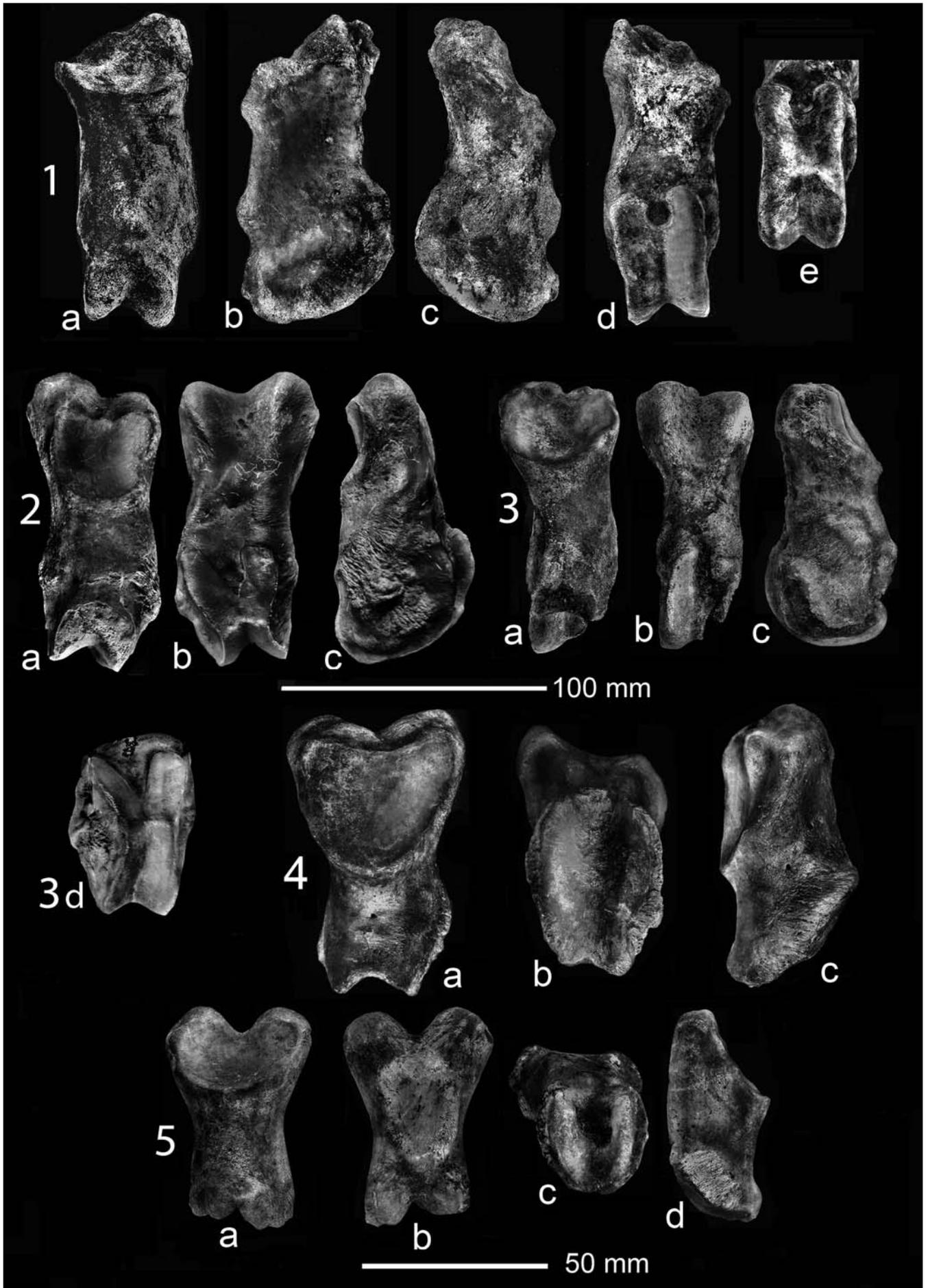












TAFEL 9

