

Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 5. Rhinocerotidae (Mammalia), Systematik und Ökologie

Von KURT HEISSIG¹⁾

Mit 2 Abbildungen und Tafel 3

Zusammenfassung

Die in der Fossilfundstelle Sandelzhausen besonders häufigen Rhinocerotidae gehören drei Gattungen mit jeweils einer Art an. Für die häufigste und kleinste, die sich durch plumpen Körperbau auszeichnet, wird die neue Gattung *Brachypodella* mit der Typusart *germanica* (WANG 1929) aufgestellt. Diese Art scheidet damit aus dem Verwandtschaftskreis von *Didermocerus sansaniensis* aus. Fast ebenso häufig ist eine mittelgroße Art, *Aceratherium (Dromoceratherium) fahlbuschi* n. sp., eine der primitivsten *Aceratherium*-Arten. Relativ selten ist demgegenüber die größte Art, *Didermocerus sansaniensis* (LARTET in LAURILLARD 1848). Die beiden Arten *germanica* und *fahlbuschi* müssen aufgrund primitiver Gebißmerkmale und des Auftretens in Braunkohlenfundstellen Biotopen mit hoher Feuchtigkeit zugeschrieben werden; demgegenüber dürfte *D. sansaniensis* weniger eng spezialisiert gewesen sein. Die Zerstreuung zusammengehöriger Stücke nach ihrer Einbringung in die Lagerstätte wird diskutiert.

Summary

The Rhinocerotidae are very abundant in the site of Sandelzhausen. They are represented by three genera and species. For the smallest and most abundant one, characterized by a low built body, it was necessary to erect a new genus, *Brachypodella*, with the type-species *germanica* (WANG 1929). So this species is excluded from the *Didermocerus sansaniensis*-group. *Aceratherium (Dromoceratherium) fahlbuschi* n. sp., a medium sized, slender species, is nearly as frequent as the former. It is one of the most primitive species of *Aceratherium*. The biggest form, *Didermocerus sansaniensis* (LARTET in LAURILLARD 1848), is scarcer than the two former species. Primitive characters of the molar-teeth and the occurrence of the species in lignite-sites, lead to the conclusion that *B. germanica* and *A. fahlbuschi* lived in a very moist environment; on the other hand *D. sansaniensis* may have been less specialised. The mode of the displacement and scattering of single pieces is discussed.

¹⁾ Dr. K. HEISSIG, Institut für Paläontologie und historische Geologie der Universität, 8 München 2, Richard-Wagner-Straße 10.

Inhalt

Einleitung	58
1. <i>Aceratherium (Dromoceratherium) fahlbuschi</i> n. sp.	59
2. <i>Brachypodella</i> n. gen. <i>germanica</i> (WANG 1929)	65
3. <i>Didermocerus sansaniensis</i> (LARTET in LAURILLARD 1848)	70
4. Ökologie	74
5. Hinweise zur Genese der Lagerstätte aus der Verteilung zusammengehöriger Stücke	78
Literatur	79

Einleitung

Unter den Großsäugern der Fossilagerstätte Sandelzhausen (zur Geologie s. FAHLBUSCH & GALL 1970 und FAHLBUSCH, GALL & SCHMIDT-KITTLER 1972) sind die Rhinocerotidae zahlenmäßig die weitaus häufigste Gruppe. Damit kommt ihnen zumindest ökologisch ein großes Gewicht zu. Ob stratigraphische Aussagen aufgrund der Rhinocerotidae möglich sind, wird eine eingehendere morphologische Bearbeitung zeigen, die erst nach dem endgültigen Abschluß der Grabungen erfolgen soll. Da bereits die bisherigen Grabungen über 1000 bestimmbare Nashornreste geliefert haben, ist zu erhoffen, daß noch ein zur statistischen Behandlung der Funde ausreichendes Material zusammenkommt.

Aus diesem Grunde wird im folgenden nur das behandelt, was aufgrund von neuem Material nicht modifiziert oder ergänzt werden muß. Dies ist für die systematischen und ökologischen Ergebnisse der Fall.

Das Material umfaßt alle Teile des Skelettes. Gelegentlich ließ die Fundverteilung auf die Zusammengehörigkeit von Einzelknochen schließen. Gegenüber den Resten des postcranialen Skelettes sind die Zähne durch ihre Erhaltung und bessere Bestimmbarkeit stark bevorzugt. Unter den Knochen sind die Wirbel deutlich unterrepräsentiert.

Mehr oder weniger vollständige Schädel liegen von allen drei Arten vor. Vollständige Unterkiefer sind dagegen noch nicht vorhanden, so daß die Kombination der unteren Incisiven mit den Backenzahnreihen auf Vergleichsstudien beruht.

Der größte Teil des dieser Arbeit zugrunde liegenden Materials, vor allem alle Schädel funde, stammen aus den, vom Sonderforschungsbereich 53 „Palökologie“ der Deutschen Forschungsgemeinschaft finanzierten Grabungen. Die vorliegende Arbeit trägt die Nr. XX der Publikationen des SFB 53 „Palökologie“ an der Universität Tübingen.

Das Material von der Fundstelle Sandelzhausen wird in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München aufbewahrt.

Für das System und die Terminologie der morphologischen Elemente an Zähnen und Knochen sei auf meine früheren Arbeiten verwiesen (HEISSIG 1969, 1972).

Herrn Prof. Dr. R. DEHM danke ich für die Überlassung des Materials, den Herren Dr. V. FAHLBUSCH, Dr. H. GALL, Dr. N. SCHMIDT-KITTLER und Dipl.-Geol. H. MAYR für wertvolle Informationen über die Fundstelle.

1. *Aceratherium (Dromoceratherium) fahlbuschi* n. sp.

Unterfamilie: Aceratheriinae DOLLO 1885

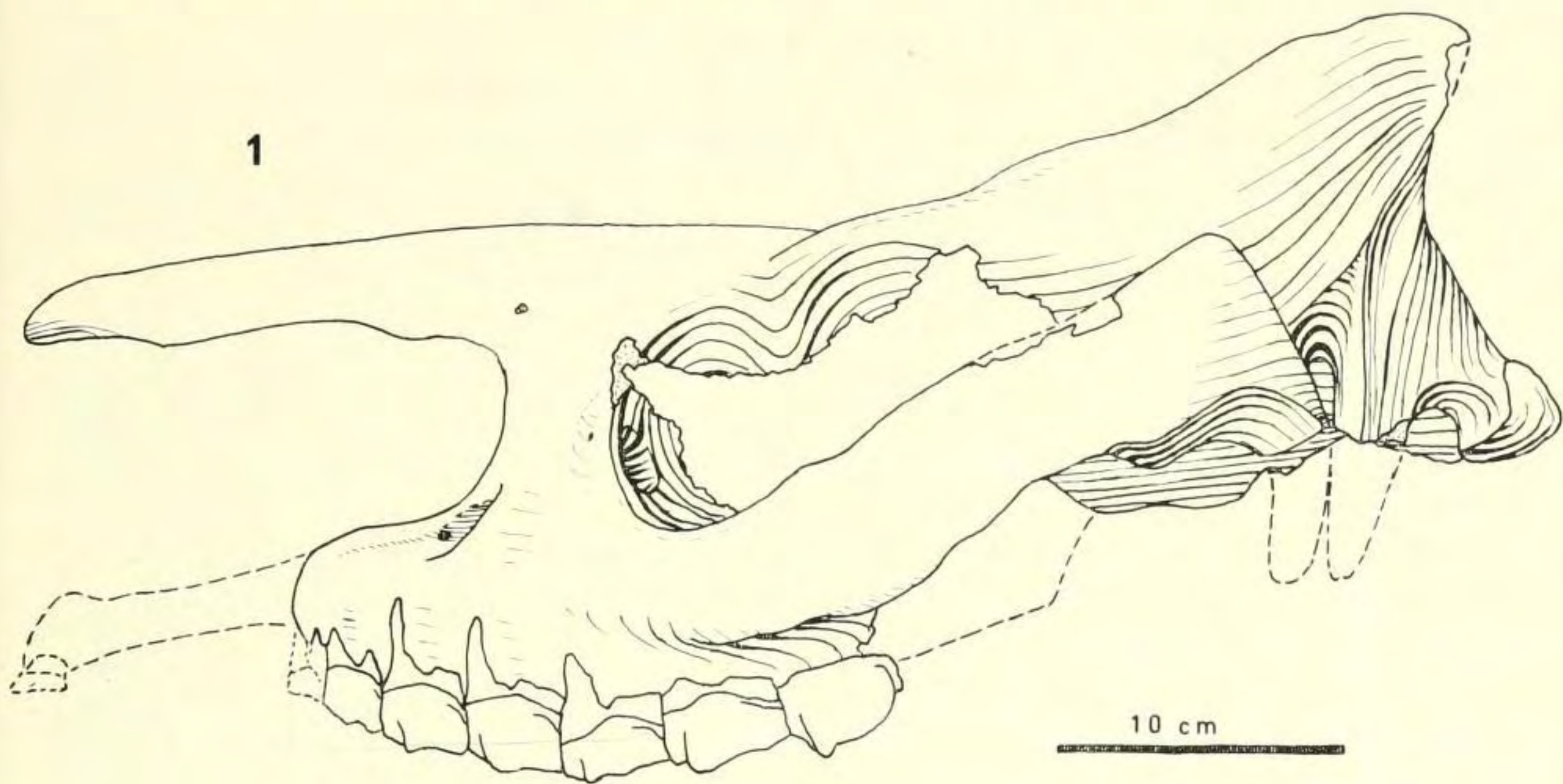
Tribus: Aceratherini DOLLO 1885

Gattung: *Aceratherium* KAUP 1832

Untergattung: *Dromoceratherium* CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS 1955

Diagnose der Untergattung (Neufassung): Untergattung der Gattung *Aceratherium* mit kaum reduziertem oberem I^1 , und schlankem, nur schwach gekrümmtem I_2 . Größenunterschiede zwischen den oberen P gering, Molarisierung vollständig. Untere P und M mit abgeplatteter Protoconidkante und seichter, aber scharfer Außenfurche. Cingula sind allgemein stark, oft klobig entwickelt.

1



2

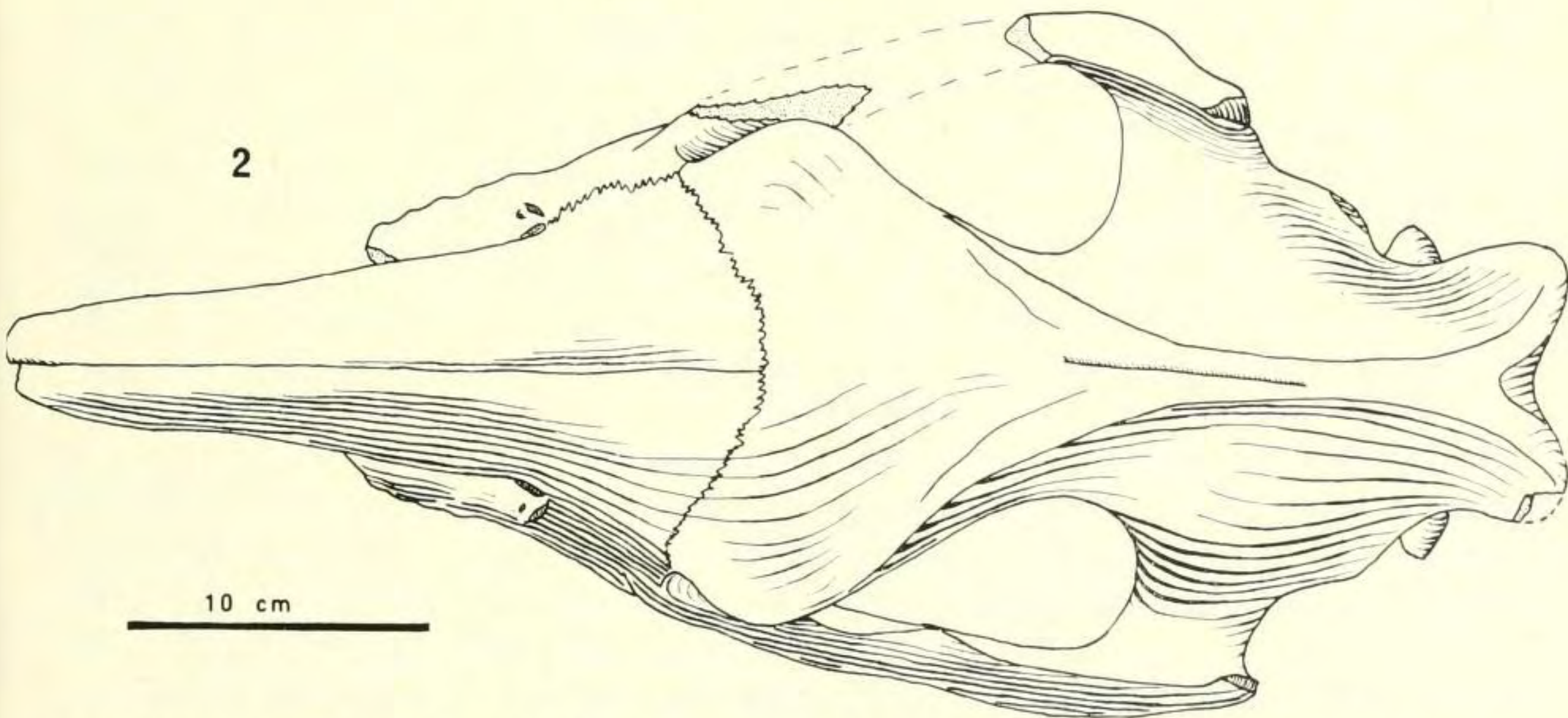


Abb. 1—2: *Aceratherium (Dromoceratherium) fahlbuschi* n. sp. Holotypus, Schädel 1959 II 400, verkleinert. Zeichnerisch ergänzte Teile sind gestrichelt. 1) von links, 2) von oben.

Aceratherium (Dromoceratherium) fahlbuschi n. sp.

- 1934 *Aceratherium* aff. *platyodon* MERMIER partim — ROMAN & VIRET, S. 29 ff.;
Abb. 11, 12; Taf. 8, Fig. 1, 2, 5, 6; Taf. 9, Fig. 1, 2, 5, 7; Taf. 11, Fig. 8—10
non 1934 *Aceratherium* aff. *platyodon* MERMIER partim — ROMAN & VIRET, Taf. 8, Fig. 3,
4; Taf. 9, Fig. 3, 4, 6
1934 *Ceratorhinus tagicus* ROMAN partim — ROMAN & VIRET, S. 36, Taf. 9, Fig. 10
1934 *Ceratorhinus* sp. — ROMAN & VIRET, Taf. 9, Fig. 12

Diagnose: Kleine Art der Untergattung *Dromoceratherium* mit primitivem, schlankem I¹ mit auffällig langer Wurzel aber relativ kleiner Krone.

Typlokalität: Sandelzhausen.

Stratum typicum: Obere Süßwassermolasse, untere und mittlere Serie.

Namengebung: Nach Dr. Volker Fahlbusch, der die Grabungen in Sandelzhausen leitete.

Holotypus: Schädel Nr. 1959 II 400, Abb. 1, 2; Taf. 3, Fig. 1.

Beschreibung des Holotypus: Schädel und Nasenbeine sind schmal und langgestreckt. Die Nasalia sind von vorn nach hinten kaum gewölbt und zeigen keine Spur eines Hornstuhles. Die Naht ist nicht verzahnt und im caudalen Bereich durch eine tiefe Rinne der Oberseite markiert. Die Nasalincisur reicht bis zwischen P³ und P⁴; ihr Hinterrand bildet mit den Nasalia einen rechten Winkel.

Die Stirn ist relativ breit, mit starken Überaugenwülsten. Die von diesen ausgehenden Cristae parietales konvergieren nach hinten außergewöhnlich stark und bilden eine sehr lange Crista sagittalis. Das Hinterhaupt ist dementsprechend schmal. Es bildet eine senkrechte Fläche, über die die Condylen stark vorragen. Die Jochbögen laden im Verhältnis zur Stirnbreite stark aus.

Die Orbita ist nicht so eng wie bei *A. incisivum*; sie reicht bis über die Mitte des M¹ nach vorn. Das For. infraorbitale liegt über P³. Der hintere Gaumenausschnitt reicht bis zur Mitte der M² nach vorn.

Die Backenzähne (das Vordergebiss fehlt) sind vom einfachen Bau aller primitiven *Aceratherini*. P¹ war persistent. Die anderen P sind molariform; ihre Außenwand ist verflacht. Der Paraconus ist stark nach hinten geneigt und nur bei P⁴ markant. Die Parastylfurche ist stumpf, stufenförmig. Das Außencingulum ist hinter dem Metaconus stark, sonst können Runzeln auftreten. Die Querjoche sind kaum schräggestellt, das Crochet ist schwach, eine Crista kaum angedeutet. Nur beim linken P² ist eine schwache Brücke vorhanden, bei P⁴ dagegen ein deutliches Antecrochet. Von den Furchen der Innenhöcker ist nur die hintere Protoconusfurche vorhanden, die bei P³ schwach, bei P⁴ deutlicher entwickelt ist. Bei beiden Zähnen fließt sie basal mit dem Medisinus zusammen. Die Postfossette ist eng, tief, mittellang und schlitzförmig. Das Innencingulum ist geschlossen, hoch über der Kronenbasis.

Die Molaren haben einen stärker vorspringenden Paraconus und eine scharfe Parastylfurche; nur der Paraconus des M¹ ist außen abgeplattet und nach hinten nur undeutlich begrenzt. Der Mesostyl ist schwach erkennbar. Die Querjoche sind parallel und schwach schräggestellt. Das Crochet ist sehr kurz, das Antecrochet kräftig, aber abgeplattet, so daß der Medisinus nur einmal kräftig geknickt ist. Er biegt basal kaum um das Crochet herum. Beide Protoconusfurchen sind stark und scharf, die vordere Hypoconusfurche ist schwach. Unabhängig vom Cingulum ist im Ausgang des Medisinus ein selbständiger Schmelzknoten oder Zapfen entwickelt, der bei M³ am stärksten ist. Die Postfossette ist tief, eng und schlitzförmig. Das Innencingu-

lum bildet nur im Ausgang des Medisinus einen v-förmigen Riegel relativ hoch über der Basis. Das Außencingulum reicht von hinten weit über die Hinterwurzel nach vorn; es bildet eine Leiste knapp über der Schmelzbasis.

Der M^3 hat einen langen Talon mit weit labial liegender Spitze und eine Andeutung der Ectolophkante.

Paratypen:

Symphysenbruchstück mit den I_2 . Nr. 1959 II 403

Die Symphyse ist schmal und relativ niedrig. Die I_2 stehen nahe beieinander und lassen keinen Raum für die I_1 , von denen keine Spur vorhanden ist. Symphyseunterseite und I_2 sind kaum aufwärts gebogen. Das Diastema ist kurz, die Symphyseoberseite flach rinnenförmig. Die I_2 sind mittelstark, lanzettförmig, sehr schwach in beiden Richtungen gekrümmt. Die Krone ist lang, mit sehr schwacher flügelartiger Verbreiterung an der Basis. Ihr Querschnitt ist dreieckig mit scharfem Distolabialwinkel. Basal ist eine schwache Distalschneide entwickelt. Die Lingualfläche trägt nur basal eine sehr schwache Schmelzbedeckung. Die Usurfläche ist verwaschen und trägt keine Thegosis-Striae.

Die Wurzel der I_2 reicht bis unter den Hinterrand von P_2 ; im selben Bereich liegt der Hinterrand der Symphyse und das hinterste Foramen mentale.

Oberer I^1 li. 1959 II 402

Der obere Incisiv ist relativ klein gegenüber dem unteren. Die Krone ist kurz, meißelförmig mit hinten stark abfallender Schneide. Sie ist labial stark geglättet, doch ohne klare Usurfläche. Lingual ist der Hinterrand des Primärkonus durch eine deutliche Kante markiert. Der Zahnhals ist kräftig eingeschnürt. Die Wurzel ist sehr lang und schlank.

Untere Zahnreihe P_2 — M_2 re, 1959 II 401

Die Prämolaren sind einfach gebaut, mit flachen, zugeschärften Zahngruben und sehr hoch über der Basis verlaufenden starken Cingula, die einen Riegel unter der Talonidgrube bilden. Der P_2 ist sehr lang und schmal und in seiner Größe gegenüber den übrigen P nicht reduziert. Die Prämolaren sind im Verhältnis zu den Molaren groß. Das wichtigste Merkmal ist die deutliche Verflachung der gesamten Außenwand, vor allem der Protoconidkante und der Außenseite des Hypolophids, die sogar eine schwache senkrechte Rinne trägt.

Die Molaren sind sehr primitiv und zeigen keine diagnostisch wertvollen Merkmale. Gegenüber den P fällt die abweichende Cingulum-Verteilung auf. Das Innencingulum unter der Talonidgrube fehlt beim M_2 ganz, beim M_1 fast ganz. Dagegen ist in der scharfen Außenfurche immer ein Cingulum-Riegel entwickelt, der bei den P fehlt.

Vergleiche mit *A. (Dromoceratherium) mirallesi* (CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS 1955), der Typusart der Untergattung.

Von dieser Art sind weder Reste des Schädels noch der oberen Backenzähne bekannt. Die unteren Backenzähne zeigen bei beiden Formen eine Übereinstimmung in der Abplattung der Außenwand der P. Da dieses Merkmal bei keiner anderen *Aceratherium*-Art auftritt, deutet es als Sonderbildung auf eine enge Verwandtschaft beider Formen hin. Die Unterschiede sind gering:

Aceratherium (D.) fahlbuschi ist kleiner (die P 10 — 20%, die M 15 — 25%), die Molarenreihe ist im Verhältnis zu den Prämolaren kürzer als bei *mirallesi*. Die Cingula sind bei *fahlbuschi* stärker, die Zahngruben liegen etwas höher über der Kronenbasis.

Die unteren I₂ bieten keine nennenswerten Unterschiede. Dagegen ist der obere I¹ bei *mirallesi* breiter und hat eine dickere, kürzere Wurzel.

Trotz dieser relativ unbedeutenden Verschiedenheiten sprechen folgende Gründe für die artliche Selbständigkeit von *A. (D.) fahlbuschi*:

Eine großwüchsige Form von *A. (Dromoceratherium)*, die in Georgensgmünd (Obermiozän) vorkommt, zeigt dieselbe Entwicklung des I¹ wie *mirallesi*. Das bedeutet, daß sich diese Form vom Burdigal bis zum Torton neben der kleineren Form (erstes Auftreten in La Romieu) gehalten hat. Das ist bei Rassen einer Art sehr unwahrscheinlich, noch dazu wenn sie in eng benachbarten Gebieten vorkommen.

Das System der Aceratherini und die Stellung der Untergattung *A. (Dromoceratherium)*

a. Schädelmorphologie:

Unter den Aceratherini lassen sich grundsätzlich zwei Schädeltypen unterscheiden: Ein primitiverer mit schmaler Stirn, schmalem Hinterhaupt und weit ausladenden Jochbögen und ein modernerer mit breiterer Stirn, breiterem Hinterhaupt und eng anliegenden Jochbögen. Dem entspricht bei der primitiveren Gruppe eine lange Sagittalcrista, während sie bei der modernen Gruppe kurz ist oder fehlt.

Zur ersten Gruppe gehören außer *A. (Dromoceratherium)* auch die *Aceratherium*-Arten *tetradactylum* (LARTET 1839), *depereti* BORISSIAK 1927, *acutirostratum* (DERANIYAGALA 1951)

Tabelle 1: Schädelmaße der Arten von Sandelzhausen und eines Vergleichsstückes

Maße in Projektion (in mm)	Sansan	Sandelzhausen		
	<i>Ac. tetradactylum</i> Paris 3378	<i>A. (D.) fahlbuschi</i> München 1959 II 400	<i>B. germanica</i> 404	<i>D. sansaniensis</i> 411
Länge Cr. occipital. — Spitze der Nasalia	530	516	(320)	596
L. Condyl. — P ₂ vorn	—	431	330	434
L. Orbita — Nasalincisur	55	43	47	116
L. freie Nasalia	180	172	85“	140
P ² —M ³	219	196	170	184
L. der Schläfengrube	130	112	85	116
Breite am Jochbogen	320	270	270	294
B. der Stirn	193	175	128	192
B. Hinterhaupt oben	141	(98)	127	182
B. über die Condylen	138	119	89	130
B. der Nasalia-Basis	137	86	58	144
Querdistanz der M ³	—	82	57	86
Höhe des Hinterhaupts	(174)	(161)	(142)“	—
H. der Nasalincisur über P ²	—	62	—	—
H. der Stirn über M ² -Basis	—	(148)	—	—

“: Maß von anderem Individuum.

Zur zweiten Gruppe gehören die *Aceratherium*-Arten *platyodon* MERMIER 1895, *simorrense* (LARTET 1848) und *incisivum* KAUP 1832, die Gattungen *Mesaceratherium*, *Aphelops* und alle Gattungen der *Chilotherium*-Gruppe.

Unbekannt ist die Schädelform von *A. belvederense* (WANG 1929a) und von *Plesiaceratherium*.

In beiden Gruppen verläuft die Reduktion der Nasalia und die Rückwärtsverlagerung der Nasalincisur etwa parallel, während der Übergang von der primitiven Schädelform zur moderneren höchstens bei einer Form noch beobachtet werden kann (*A. tetradactylum* — *incisivum*), bei allen anderen aber schon vollzogen ist oder ausbleibt.

Tabelle 2: Maße am Gebiß der Sandelzhausener Arten und einiger Vergleichsstücke

Maße:	Sansan	Sandelzhausen			Georgensgmd.
Nr.	<i>A. tetradactylum</i> Paris 3378	<i>A. (D.) fablbuschi</i> München 1959 II 400	<i>D. san- saniensis</i> 411	<i>Brachypodella germanica</i> 404	München A.S. 7 Holot.
P ² —M ³	219	196 re	184 li	170 li	188 li
P ² —P ⁴	102	87	83	73	80
M ¹ —M ³	130“	109	107	107	115
L:B P ²	28:37	24:33	24:30	21:28	—
L:B P ³	33:50	29:39	38:36	25:35	25:38
L:B P ⁴	—:53“	32:43	30:41	28:41	29:44
L:B M ¹	— —	32:44	31:42	31:40	33:45
L:B M ²	44:57“	36:47	36:44	37:41	42:50
L:B M ³	45:52“	41:42	33:42	36:40	41:48
Nr.	T	401	412	406	1902 I 2
P ₂ —M ₃	242	— re	202 li	167 re	177 li
P ₂ —P ₄	114	86	91	67	72
M ₁ —M ₃	128	—	111	100	105
L:B P ₂	26:18	26:16	27:18	17:14	19:14
L:B P ₃	32:22	30:19	30:22	25:18	26:18
L:B P ₄	36:25	32:22	33:25	27:23	27:22
L:B M ₁	36:25	32:22	34:24	30:24	32:23
L:B M ₂	41:26	37:22	38:26	34:22	36:23
L:B M ₃	42:25	—	40:27	39:22	38:23
Nr.		402		407	
I ¹ L:B Basis	—	30:11	—	40:18	—
Nr.	?	403	413	409	1902 I 2
I ₂ B:D Basis	37:25	31:20	22:15	32:17	21:13 (♀)
I ₂ -Distanz	—	19	—	—	—

“: Maß von anderem Individuum.

b. Vordergebiß:

Die Incisiven sind bei den Aceratherini besonders stark differenziert, doch sind vor allem die oberen selten im Zusammenhang mit den übrigen Resten erhalten.

Obere Incisiven sind erhalten bei *Mesaceratherium*, *A. (Dromoceratherium) fablbuschi* und *mirallesi* und *A. simorrense*.

Sie fehlen sicher bei *A. tetradactylum*, *acutirostratum*, *Aphelops* und allen Gattungen der *Chilotherium*-Gruppe.

Untere Incisiven bieten weniger Merkmale. Ihre Krümmung ist stark bei *Mesaceratherium*, *A. simorrense* und primitiven *Chilotherium*-Arten.

Mittelstark gekrümmte I_2 haben *A. (A.) tetradactylum* und *incisivum* und höher entwickelte *Chilotherium*-Arten.

Schwach gekrümmte I_2 haben die *A. (Dromoceratherium)*-Arten und *A. platyodon*.

c. Backenzähne:

Die oberen Backenzähne sind bei den primitiveren Aceratherini sehr uniform. Einzelne Formen zeigen Sondermerkmale oder eigenständige Modernisierung einzelner Merkmale, doch lassen sich keine generell wichtigen Merkmale finden. Die Molarisierung der oberen P unterliegt einer so starken Variabilität, daß nur Populationen miteinander verglichen werden können. Für *A. (Dromoceratherium) fablbuschi* wichtig ist die Tatsache, daß keine Modernisierungen auftreten, während bei *Aceratherium* s. str. z. B. eine beginnende Reduktion des Innencingulums der P zu beobachten ist. Auch in der Bildung von Furchen an den Innenhöckern der P geht bereits *A. tetradactylum* weiter. Die Abplattung des Paraconus ist ein Sondermerkmal, das der Abplattung der Außenwand der unteren P entspricht.

Bei den unteren Backenzähnen kann die Reduktion des P_2 als wichtiges Merkmal gewertet werden. *A. (Dromoceratherium)* verhält sich primitiv, da eine Reduktion nicht feststellbar ist. Ähnliche Verhältnisse finden sich bei *Mesaceratherium gaimersheimense* (HEISSIG 1969), *Aceratherium platyodon* und *belvederense*. Bei *A. tetradactylum* wird der P_2 zwar etwas verkleinert, bleibt aber lang und schlank. Ähnlich erfolgt die Verkleinerung bei *A. simorrense* und *Acerorhinus*. Kurz und gedrungen wird der P_2 bei *Plesiaceratherium*, *Chilotherium* und *A. incisivum*.

d. Extremitätenbau:

Extremitätenreste sind leider nur von einem Teil der Formen bekannt. Trotzdem läßt sich eine allgemeine Tendenz zur Extremitätenverkürzung feststellen, die im allgemeinen der Modernisierung in anderen Bereichen entspricht. Eine Ausnahme macht *Plesiaceratherium* mit besonders schlanken Extremitäten, das im Gebiß eher modern als primitiv ist.

Unter den übrigen Formen hat *A. (Dromoceratherium) fablbuschi* die schlanksten Metapodien, dann folgen *A. (D.) mirallesi*, *A. tetradactylum* und *depereti*. Besonders stark ist die Verkürzung bei der *Chilotherium*-Gruppe, die auch sonst besonders viele moderne Merkmale aufweist.

Aus diesen Gegenüberstellungen ergibt sich, daß die primitiven *Aceratherium*-Formen eine sehr eng geschlossene Gruppe bilden. Unter diesen behalten die Arten *mirallesi* und *fablbuschi* als einzige ihre oberen I^1 , während diese in den Linien

tetradactylum — *incisivum* und *acutirostratum* verloren gehen. Auch im übrigen zeigen beide Arten keine Tendenzen zur Modernisierung, während *tetradactylum-incisivum* und *acutirostratum* in mehreren Merkmalen moderner sind. Aus diesen Gründen ist eine Gegenüberstellung der Formenkreise als *Aceratherium* s. str. und *Aceratherium* (*Dromoceratherium*) berechtigt. Da jedoch außer der Abplattung der Außenwand bei den P keine Sondermerkmale die Untergattung *A.* (*Dromoceratherium*) gegenüber *Aceratherium* s. str. charakterisieren, halte ich eine Abtrennung als eigene Gattung nicht für angemessen.

In der Schwebe bleibt dagegen die Stellung mehrerer anderer *Aceratherium*-Arten:

A. platyodon und *A. simorrense* haben einen moderneren Schädelbau. Von *A. belvederense* sind überhaupt nur die Zahnreihen bekannt. *A. platyodon* könnte eine Seitenlinie von *Aceratherium* s. str. sein, deren Schädel frühzeitig modernisiert wurde. *A. simorrense* erinnert in der stärkeren Krümmung der I_2 und in der Größe der I^1 an die oligomiozäne Gattung *Mesaceratherium*, die ebenfalls einen moderneren Schädel hat (SPILLMANN 1969); allerdings ist *simorrense* eher etwas kleiner als *Mesaceratherium*. *A. belvederense* kann noch nicht näher beurteilt werden.

2. *Brachypodella* n. gen. *germanica* (WANG 1929)

Unterfamilie: Aceratheriinae
Tribus: Teleoceratini
Gattung: *Brachypodella* n. gen.

Diagnose der Gattung: Kleine bis mittelgroße Teleoceratini mit eingesatteltem Schädelprofil. Nasalia mittellang oder verkürzt, zumindest im männlichen Geschlecht horntragend. I^1 groß, hinten stark verbreitert. Prämolaren gegenüber den Molaren stark verkürzt, von P2—P4 stark an Größe zunehmend. Obere P sehr breit, mit deutlichem Metaconuswulst und gezähntem Crochet. Obere M mit deutlicher hinterer Hypoconusfurche. Unterer P₂ stark reduziert. Alle Extremitätenknochen sind stark verkürzt.

Typusart: *Brachypodella germanica* (WANG 1929)

Brachypodella germanica (WANG 1929)

- 1834 ohne Bestimmung — H. v. MEYER, Taf. 6, Fig. 50
- 1896a *Acerotherium platyodon* — MERMIER, S. 257—260
- v 1908 *Diceratherium Douvillei* partim — MAYET, S. 92, Abb. 27, Taf. 3, Fig. 4
- v 1909 *Rhinoceros (Ceratorhinus) sansaniensis* Lartet partim — ZDARSKY, S. 235 ff.; Taf. 6, Fig. 6—9
- v 1915 *Ceratorhinus sansaniensis* Lartet partim — TEPPNER, S. 27
- 1925 „*Rhinoceros turonensis* Bourgeois“ partim — STEHLIN & HELBING, S. 129 ff.
- v 1929 *Dicerorhinus germanicus* n. spec. — WANG, S. 191 ff.; Taf. 8, Fig. 1—4; Taf. 9, Fig. 1, 2; Abb. 2 B
- 1929 *Diceratherium steinheimense* (JAEGER) — WANG, S. 203; Taf. 8, Fig. 5—7
- v non 1929a *Dicerorhinus germanicus* nov. spec. — WANG, S. 4; Taf. 2, Fig. 5
- 1934 *Ceratorhinus tagicus* ROMAN partim — ROMAN & VIRET, S. 35; Taf. 9, Fig. 9, 11
- 1965 *Brachypotherium aurelianense* Nouel — BALLELIO, BATTETTA, DAVID & MEIN, S. 75; Taf. 7, Fig. 3a, 3b

H o l o t y p u s: Linkes Oberkieferstück P²—M³, Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol. München Nr. A. S. 7

L o c u s t y p i c u s: Georgensgmünd

S t r a t u m t y p i c u m: Obermiozän

D i a g n o s e (Neufassung): Typusart der Gattung *Brachypodella* mit besonders starker Entwicklung des Außencingulums an den oberen Backenzähnen. M³ mit stark reduziertem Talon. I¹ hinten sehr stark verbreitert, auffällig niederkronig. I₂ fast waagrecht eingepflanzt. P₁ klein, kegelförmig, nicht persistent.

B e m e r k u n g e n: WANG (1929), der seine neue Art aus nicht näher bezeichneten Gründen zu *Dicerorhinus* stellt, folgert daraus, daß die kleinen plumphen Extremitätenknochen von Georgensgmünd nicht zu dieser Art gehören können, da *Dicerorhinus* keine plumphen Extremitäten hat. Er stellte die Reste mit erheblichen Zweifeln zu „*Diceratherium steinheimense*“. Die neuen Funde von Sandelzhausen haben nun gezeigt, daß die als „*germanicus*“ bezeichneten Zähne tatsächlich zu den plumphen, kleinen Extremitätenknochen gehören, und daß damit diese Art, die kräftige obere Incisiven hat, zu den Teleoceratini zu stellen ist.

B e s c h r e i b u n g der neuen Funde:

S c h ä d e l Nr. 1959 II 404: Der vollständigste Schädel von Sandelzhausen stimmt in all den Merkmalen mit dem Holotypus überein, die am Holotypus noch zu erkennen sind, ist aber deutlich kleiner.

Das Stirnprofil ist stark eingebogen, wobei die Verdrückung die Sattelung verstärkt und die Nasalia stärker aufgerichtet hat. Diese sind hinten sehr breit und verschmälern sich rasch nach vorn. In der Medianlinie sind sie durch eine kräftige Furche getrennt. Die Spitze fehlt, so daß über Hornbildungen nichts gesagt werden kann. Ein weiterer, 1972 gefundener Schädel zeigt einen kleinen, kugeligen Hornstuhl. Die Stirn ist breit und bildet starke Wülste über den Orbitae. Nach hinten konvergieren die Cristae parietales zunächst schwach, dann stärker, um zu einer kurzen Sagittalcrista zusammenzulaufen. Das Hinterhaupt ist breit, kastenförmig; die Jochbögen laden sehr weit aus.

Die Nasalincisur endet über dem Vorderrand des P³, das For. infraorbitale liegt ebenfalls über P³. Die Orbita reicht bis über die Mitte des M¹ nach vorn. Der hintere Gaumenausschnitt erstreckt sich bis zur Vorderhälfte der M², beim flachgedrückten Schädel nur bis zum Hinterrand des M².

I n c i s i v e n: An den Incisiven ist bei dieser Art der stärkste Geschlechtsdimorphismus unter den drei Arten zu beobachten. Die oberen weiblichen I¹ erreichen etwa die Hälfte der Länge der männlichen. Bei den unteren I₂ erreichen die weiblichen etwas mehr als die halbe Breite der männlichen.

Die oberen I¹ sind auffällig geformt: Sie sind vorn sehr schmal, hinten dagegen stark nach labial verbreitert. Die Kronenhöhe ist sehr niedrig, so daß die Zahnkrone nicht mehr die bei Rhinocerotiden weit verbreitete Meißelform hat, sondern mehr bohnen- oder kappenförmig wird. Die Längsschneide wird zu einer aufgesetzten Kante. Die Abkautung erfolgt im wesentlichen im hinteren Kronenteil, wo immer kräftige Thegosis-Striae vorhanden sind. Die vordere Spitze zeigt meist nur eine diffuse Usur.

Die unteren I₂ sind stark gekrümmt, mit einer breit, flügelartig ausladenden

Kronenbasis und einer scharfen mesialen Schneide. Sie sind fast waagrecht im Unterkiefer eingepflanzt, krümmen sich aber stark nach oben. Von den I_1 sind nur die Alveolen bekannt.

B a c k e n z ä h n e : Die oberen Prämolaren sind im Verhältnis zu den Molaren stark verkürzt. Die Breite nimmt stark nach vorn ab, wobei schon der P^2 deutliche Zeichen einer Reduktion zeigt. Der P^1 ist sehr klein und fällt bald nach dem Zahnwechsel aus. P^2 — P^4 sind voll molariform, mit einem starken Antecrochet, das eine niedrige Innenschwelle bildet. Die Außenwand ist primitiv, mit einem schmalen, nach hinten geneigten Paraconus und einem relativ langen Parastyl. Der Mesostyl ist nur beim P^4 deutlicher, sonst nur bei frischen Zähnen erkennbar. Der Metaconus ist immer durch einen deutlichen Wulst markiert, der nach oben zu einer schmalen, flachen Rippe werden kann. Die Querjoche divergieren nach innen und sind nur schwach schräggestellt. Das schwache Crochet ist meist creneliert oder besteht aus mehreren Fältchen. Eine Crista fehlt immer. Vordere und hintere Protoconusfurche sind stark entwickelt. Die Postfossette ist dreieckig, trichterförmig. Das Innencingulum bildet meist nur einen Bogen zwischen den Höckern. Das Außencingulum kann über die ganze Außenseite als schwacher Saum an der Basis entwickelt sein, meist fehlt es streckenweise.

Die oberen Molaren sind sehr viel länger als die P. Der Parastyl ist kurz und immer durch eine scharfe und tiefe Furche vom Paraconus getrennt. Dieser ist schmal und markant. Mesostyl und Metaconus werden erst nahe der Kaufläche als schwache Wülste erkennbar. Die Querjoche sind stärker schräggestellt als bei den P und divergieren nur bei frischen Zähnen. Das auffallendste Element ist das runde, weit ausladende Antecrochet und die starke Schnürung des rundlichen Protoconus. Das Crochet ist kräftig, meist einfach. Obwohl gelegentlich eine Crista auftritt, hat das Crochet nie eine Verbindung mit dieser, sondern eher mit einer selten auftretenden kleinen Crochet-Gegenfalte. Zu einer vollständigen Verbindung mit dieser kommt es nur bei einem M^3 des Schädels von Sandelzhausen. Es sind beide Hypoconusfurchen entwickelt, meist zugespitzt, wenn auch schwächer als die des Protoconus. Die Postfossette ist oben dreieckig, in der Tiefe schlitzförmig. Das Außencingulum entspricht etwa dem der P, das Innencingulum bildet meist nur einen Zapfen im Medisinus, kann aber auch fehlen. Beim M^3 ist es als schwacher Riegel ausgebildet.

Der Talon des M^3 ist zu einer einfachen, schräg nach außen abfallenden Leiste reduziert, die sehr weit lingual liegt. Die Ectolophkante ist als Streifen angedeutet, aber meist nicht mehr klar von der Innenkante des Metalophs getrennt.

Die unteren Prämolaren sind ebenfalls gegenüber den Molaren stark verkürzt. Der P_1 tritt noch auf, erreicht die Kaufläche aber nicht. Er ist kegelförmig, einwurzelig. P_2 ist stark verkürzt. Das Paralophid bildet eine gerade, kurze Schneide nach vorn. Der hintere Abschnitt entspricht den übrigen P, unterscheidet sich aber durch die starke Schrägstellung des Metalophid-Innenschenkels, der meist das Endoconid erreicht und damit die Talonidgrube völlig abschließt. P_3 und P_4 sind bis auf wenige Merkmale den M völlig angeglichen. Die Hauptunterschiede sind die starke Protoconidfalte, die bei den M bis auf wenige M_3 fehlt, die vordere Außenfurche bei P_2 und P_3 und die schwächere Schrägstellung der Talonidgrube bei den P.

Alle unteren Backenzähne haben eine scharfe, tiefe Außenfurche. Meta- und Paralophid sind rechtwinklig geknickt. Das Paralophid bildet einen kurzen Haken,

der direkt oder nach einer kurzen Unterbrechung (bei den P) in die steil abfallende Cingulum-Leiste übergeht. Die Trigonidgrube ist stumpf und stark nach innen geneigt; sie liegt bei den P hoch über der Basis und geht lingual in eine steile Rinne über. Bei den M, vor allem bei M₂ und M₃, sitzt sie tiefer und endet lingual direkt im Cingulum. Die Kerbe zwischen den Jochen ist seicht, nur bei den hinteren M etwas tiefer. Das Hypolophid ist immer kräftig einfach geknickt, mit einem relativ kurzen Außenschenkel. Die Talonidgrube ist eng und hat einen stark zugeschärften Boden, der immer nach lingual abfällt. Bei den M kann die Kerbe nach einem scharfen Knick mit der Kerbe zwischen den Jochen verbunden sein. Das Außencingulum ist sehr schwach und meist nur in der Außenfurche oder dahinter entwickelt. Das Innencingulum kann unter der Talonidgrube ganz fehlen, meistens bildet es einen schwachen v-förmigen Riegel, tief unter deren Ausgang. Die vordere Cingulum-Leiste endet meist an der Rinne der Trigonidgrube, kann sich aber nahe der Kronenbasis bis weit unter das Metaconid fortsetzen.

Extremitätenknochen: Bei den Extremitätenknochen fällt die starke Verkürzung auf. Für die Zuordnung zu den Teleoceratini sind weiterhin wichtig: Die niedrige walzenförmige Form des Astragalus, mit einer Verschiebung der Trochlea nach lateral und einer Vergrößerung der Fibula-Facette; der hohe Processus calcanei; das Auftreten einer volaren Gelenkfläche zwischen Radiale und Intermedium.

Damit ist eine nähere Verwandtschaft mit kurzfüßigen Aceratherini (*Chilotherium*) ausgeschlossen. Auf weitere Einzelmerkmale soll nur im Zusammenhang mit nahe verwandten Formen eingegangen werden.

Das System der Teleoceratini und die Stellung der Gattung *Brachypodella* n. gen.

Schädelbau: Die wichtigsten Merkmale am Schädel der Teleoceratini sind die Form der Nasalia und die Krümmung des Stirnprofils.

Ausgehend von primitiven Formen des Oligozäns wie *Brachydiceratherium lemanense* (POMEL 1853), die lange, schmale Nasalia mit einem kleinen gespaltene Hornstuhl haben, und deren Schädelprofil noch fast gerade ist, bilden sich im Miozän zwei wichtige Typen heraus, denen beiden eine Verkürzung der Nasalia und eine Verbreiterung der Stirn gegenüber den älteren Formen gemeinsam ist.

Eine Gruppe, bei der der Hornstuhl verlorengelht, die Nasalia stark verkürzt werden und das Stirnprofil gerade bleibt, ist nur in ihrer Endform, der Gattung *Brachypotherium* bekannt. Die andere Gruppe mit stärker eingesattelter Stirn, etwas längeren Nasalia und bleibendem Hornstuhl endet mit *Teleoceras*, ist aber durch mehrere weitere Formen belegt, z. B. „*Brachypotherium*“ *aurelianense* (NOUEL 1866) und *Diaceratherium tomerdingense* DIETRICH 1931.

Brachypodella hat verkürzte Nasalia und ein stark durchgebogenes Schädelprofil, gehört also im Schädelbau in die Verwandtschaft von *Teleoceras*, nicht in die von *Brachypotherium*. Die Nasalincisur entspricht den Verhältnissen bei *aurelianense* und *lemanense*, verhält sich also primitiv.

Ein in seiner Stellung etwas zweifelhafter Fund, den WANG (1929) zu seiner Art *germanicus* stellt, ist ein Schädel ohne Fundangabe aus dem Museum von Nérac (ROMAN 1909). Er vereinigt die Gebißmerkmale von *Brachypodella* mit einem

schwach konkaven Schädelprofil und langen, primitiven Nasalia. Das Stück ist außerdem erheblich größer als *B. germanica*.

I n c i s i v e n : Die Incisiven sind bei den Teleoceratini nicht besonders differenziert, vor allem die unteren sind sehr einheitlich. Bei den oberen I¹ ist die für *Brachypodella* typische Form sonst nirgendwo anzutreffen, was nur als späte, eigenständige Spezialisierung dieser Gattung gedeutet werden kann.

B a c k e n z ä h n e : Wie im Schädelbau, so lassen sich auch bei den oberen Backenzähnen zwei Grundtypen unterscheiden: Ein Typ hat eine schwach gegliederte Außenwand der oberen P und allgemein starke Cingula, wozu *Brachydiceratherium* und *Brachypotherium* gehören.

Der zweite Typ umfaßt alle übrigen Teleoceratini und hat eine kräftigere Metaconusrippe an den oberen P und allgemein schwächere Cingula.

Unter den Formen der zweiten Gruppe sind *Teleoceras* und *Aprotodon* durch hochkronige Zähne ausgezeichnet, was für *Brachypodella* und die übrigen europäischen Formen nicht zutrifft.

Auch unter dieser Restgruppe lassen sich nochmals zwei Formenkreise ausgliedern: *Diceratherium tomerdingense* und die Art *aurelianense* haben stärkere Innencingula, schwach konvergente Querjoche und eine konvexe Außenwand der oberen P. Ein Außencingulum fehlt. *Brachypodella germanica*, der Schädel von Nérac und „*Diceratherium*“ *douvillei* OSBORN 1900, haben obere P mit einem sehr schwachen Innencingulum, divergenten Querjochen und einer stärkeren Metaconusrippe, so daß die Außenwand mehr konkav erscheint. *B. germanica* hat aber innerhalb der ganzen Gruppe eine Sonderstellung, als sie das stärkste Außencingulum hat und zugleich die kleinste und geologisch jüngste Form ist. Es kommt daher keine der bisher besprochenen Formen als Vorfahrenform für *B. germanica* in Frage.

Eine weitere Form, deren Oberkiefergebiß sich sehr gut an *Brachypodella* anschließen läßt, ist „*Dicerorhinus tagicus* (ROMAN 1907)“. Dies gilt allerdings nur für den Holotypus, von dem nur die oberen Backenzähne bekannt sind. Fast alle Formen anderer Lokalitäten, insbesondere älter als Burdigal, die zu dieser Art gestellt wurden, haben außer der geringen Größe keine gemeinsamen Merkmale. Meist handelt es sich um *Protaceratherium minutum* (CUVIER 1822).

Der Holotypus von *tagicus* hat denselben Typ der Außenwand und des Cingulums wie die P und M von *Brachypodella germanica*. Auch das Außencingulum ist stark entwickelt. Die Querjoche der P sind allerdings nicht divergent, sondern parallel oder schwach konvergent; fast alle P haben noch eine linguale Brücke. Der M³ hat noch einen langen Talon. Die P haben eine gut entwickelte Crista. Alle Zähne sind erheblich kleiner als bei *B. germanica*. Außer dem Auftreten einer Crista an den P können alle diese Merkmale als primitiver gedeutet werden und schließen damit eine Aszendenz nicht aus.

Eine Reihe von sehr charakteristischen Merkmalen findet sich bei beiden Arten: Die sehr scharfe Parastylfurche der M, die hintere Hypoconusfurche der M, die starken Breitenunterschiede der P, die geringe Größe der P gegenüber den M und die starke Horizontalskulptur des Schmelzes.

Die unteren Backenzähne ergeben im ganzen dasselbe Bild, bieten aber wesentlich weniger Merkmale. Die Verkürzung des P₂ und die relative Länge der übrigen P erlaubt es „*Diceratherium douvillei* OSBORN“ und *Brachypodella germanica* mit kurzen P den Formen mit langen P₃ und P₄ und mäßig verkürztem P₂ gegen-

überzustellen, zu denen *Diaceratherium tomerdingense* und „*Brachypotherium aurelianense*“ gehören.

Extremitätenknochen: Unter den Teleoceratini lassen sich grundsätzlich die älteren, vierzehigen und die jüngeren, dreizehigen Formen gegenüberstellen. Ein voll entwickeltes MC V haben noch *Brachydiceratherium*, *Diaceratherium tomerdingense* und „*Brachypotherium aurelianense*“. *Teleoceras* und *Brachypotherium* gehören zur jüngeren, dreizehigen Gruppe, bei denen das MC V zu einem kleinen, rundlichen Knochen ohne distale Gelenkfläche reduziert ist. *Brachypodella* nimmt eine Mittelstellung ein.

Unter diesen Formen ist dieser Knochen bei *Brachypotherium* stark seitlich oder sogar nach oben gekippt, während die Kippung bei *Brachypodella* und *Teleoceras* schwach bleibt.

Wie bei *Teleoceras* kann es auch bei *Brachypodella* zwischen Intermedium und Carpale 4 zu einer zusätzlichen hinteren Gelenkung kommen, die *Brachypotherium* fehlt.

Eine zusammenfassende Wertung aller dieser Befunde zeigt, daß die Gattung *Brachypodella* von allen anderen deutlich getrennt ist. Sie umfaßt vermutlich zwei Stammlinien, deren eine die Arten *B. tagica* (ROMAN 1907) und *B. germanica* (WANG 1929), die andere *B. douvillei* (OSBORN 1900) umfaßt. Der Schädel von Nérac ist vermutlich *B. douvillei* oder zumindest derselben Stammlinie zuzuordnen.

Die Gattung zeigt morphologisch engere Beziehungen zu *Teleoceras* und *Diaceratherium*, dem auch die Art *aurelianense* zuzuordnen ist, ist aber im Zahnbau primitiver als die erstere, im Extremitätenbau moderner als die zweite.

3. *Didermocerus sansaniensis* (LARTET 1848)

Unterfamilie: Rhinocerotinae GRAY 1821

Tribus: Rhinocerotini GRAY 1821

Gattung: *Didermocerus* BROOKES 1828

syn. *Dicerorhinus* GLOGER 1841

syn. *Ceratorhinus* GRAY 1867

Diagnose: Meist mittelgroße Rhinocerotini mit zwei medianen Hörnern. Mindestens je ein Paar Incisiven in Ober- und Unterkiefer. Schädel meist dolichocephal, mit mäßig ansteigendem Hinterhaupt. Unterkiefer mit gebogenem Unter- rand, der ohne Knick in die flach ansteigende Symphyse übergeht. Backenzähne brachydont, selten subhypsodont, mit den Merkmalen des Tribus.

Typusart: *Didermocerus sumatrensis* (FISCHER 1814)

Didermocerus sansaniensis (LARTET 1848)

- 1834 ohne Bestimmung — H. v. MEYER, S. 112, Fig. 95, Taf. 13
v 1848 *Rhinoceros sansaniensis* — LARTET in LAURILLARD, in d'ORBIGNY 11, S. 100
1851 *Rhinoceros sansaniensis* — LARTET, S. 29
1853 *Rhinoceros sansaniensis* — DUVERNOY, S. 4 ff.
1855 *Rhinoceros sansaniensis* Lartet — DUVERNOY, S. 31 ff.; Taf. 1, Fig. 1a; Taf. 3, Fig. 1b; Taf. 4, Fig. 1c
1891 *Rhinoceros sansaniensis* (Lartet) — FILHOL, S. 194; Taf. 13, 14