

- v 1893 *Aceratherium incisivum* Kaup partim — HOFMANN, S. 53 ff.; Taf. 10, Fig. 1, 3, 5
- 1898 *Rhinoceros sansaniensis*, Lartet — ROGER, S. 21
- v 1900 *Rhinoceros sansaniensis*, Lartet — ROGER, S. 49; Taf. 1, Fig. 1
- 1900 *Rhinoceros sansaniensis* — OSBORN, S. 256 ff.; Abb. 13 A, 14 A
- v 1929a *Dicerorhinus germanicus* nov. spec. — WANG, S. 4; Taf. 2, Fig. 5
- v 1970 *Dicerorhinus sansaniensis-germanicus* Gruppe partim — MOTTTL, S. 85, 89, 98, 102
- v 1970 *Aceratherium tetradactylum* (LART.) partim — MOTTTL, S. 108

**D i a g n o s e** (Neufassung): Große europäische Art der Gattung *Didermoceerus*. Schädel breit, hinterer Hornstuhl schwach bis fehlend. Backenzähne klein, sehr brachydont, meist ohne inneres und äußeres Cingulum. Rippen der Außenwand bei den oberen P deutlich konvergent, ungleich stark. Obere M mit deutlichem Antecrochet. Untere P<sub>1</sub> und P<sub>2</sub> relativ groß. Extremitäten im Vergleich mit *D. sumatrensis* langgestreckt.

**B e s c h r e i b u n g**: Da die Art gut bekannt ist, beschränke ich mich hier auf Schädel- und Gebißreste. Die Extremitätenknochen sind bei den Rhinocerotini so uniform, daß sie zur Systematik wenig beitragen.

Der **S c h ä d e l** ist größer als der Typusschädel von Sansan, obwohl die Zahnreihen etwa gleich lang sind. Das bedeutet, daß beim Schädel von Sandelzhausen die Zähne im Verhältnis zur Größe des Schädels sehr klein sind. Im übrigen lassen sich die beiden Schädel nur schwer vergleichen, da der Typusschädel stark lateral, der von Sandelzhausen dagegen vertikal verdrückt ist.

Die **Nasalia** sind breit, der seitliche Flansch der Unterseite ist schwach. Der vordere Hornstuhl ist groß und spitz, der hintere fehlt, während er beim Schädel von Sansan gut entwickelt ist. Die Stirn ist kaum breiter als die Nasalia. Die Cristae parietales konvergieren nach hinten nur schwach und bleiben durch einen schmalen Zwischenraum getrennt. Das Hinterhaupt ist breit und rechteckig. Die Crista occipitalis überragt die Condylen nach hinten, was aber vermutlich auf die Verdrückung zurückzuführen ist.

Die **Nasalincisur** endet beim P<sup>1</sup>, das For. infraorbitale liegt über P<sup>2</sup>, die Orbita reicht bis zum M<sup>1</sup> nach vorn. Der Jochbogen ist relativ schwach abgespreizt. Der hintere Gaumenausschnitt reicht bis zur vorderen Hälfte des M<sup>2</sup>. Die Ohrregion zeigt keinen durch Verwachsung geschlossenen falschen äußeren Gehörgang. Der Proc. posttympanicus greift aber mit einem plattenartigen Fortsatz seitlich über den Proc. postglenoidalis nach vorn, so daß er den Hinterrand der Gelenkpfanne erreicht. Damit liegen beide Fortsätze nicht nur ganz eng beieinander, sondern der Schlitz zwischen ihnen ist zudem noch geknickt. Diese Konstruktion entspricht voll und ganz der Verwachsung beider Fortsätze bei den „brachycephalen“ Rhinocerotini. Das freie Ende des Proc. posttympanicus ist etwas länger als der Proc. postglenoideus.

**I n c i s i v e n** sind bisher mit Sicherheit nur aus dem Unterkiefer vorhanden. Sie zeigen, wie auch beim rezenten *D. sumatrensis*, einen sehr geringen Geschlechtsdimorphismus. Männliche und weibliche I<sub>2</sub> unterscheiden sich nur in der Stärke, aber nicht in der Länge. Krone und Wurzel sind fast nur nach außen gebogen; der Unterrand zeigt eine schwache Krümmung nach oben der Oberrand ist völlig flach. Die Wurzel hat einen breit ovalen Querschnitt, dessen Breite zur Wurzelspitze kaum abnimmt. Der Zahnhals ist im Gegensatz zu den Aceratheriinae bei beiden Geschlechtern stark eingeschnürt. Die Krone ist kurz, spitz-dreieckig, mit einer scharfen mesialen und einer starken distalen Schneide, die sich hoch über der

Basis in zwei kräftige Leisten teilt. Die Labialseite trägt eine starke Schmelzschicht, die auf der Lingualseite fast ganz fehlt. Sie ist nur an der Basis vorhanden und kann ein Innencingulum bilden. Ein Außencingulum fehlt.

Ein einzelner  $I_1$  wird hierher gestellt, da seine Wurzel zu dick für die bisher bei *Brachypodella* bekannten  $I_1$ -Alveolen ist. Die Wurzel ist lang, stiftförmig, drehrund. Der Zahnhals ist etwas eingeschnürt. Die Krone ist schief kugelig, stark geglättet, aber ohne Schliffspuren.

Die *B a c k e n z ä h n e* des Schädels sind die kleinsten und primitivsten der Art. Unter dem Material von Sandelzhausen finden sich aber auch größere und höher entwickelte. Die Prämolaren sind meist paramolariform,  $P^2$  gelegentlich noch submolariform, während in Sansan noch submolariforme  $P^3$  vorkommen. Beide Querjoche haben einen sehr geringen Abstand. Ihre Schrägstellung ist geringer als bei den späteren Stücken von Sansan, Massenhausen und Steinheim. Die Postfossette ist daher relativ kurz. Sie ist wesentlich seichter als der Medisinus und reicht kaum unter das Niveau des Cingulums — ebenfalls ein primitives Merkmal.

Die Außenwand der P ist stark geneigt. Der Parastyl ist lang, die Furche stumpf. Der scharfe Paraconus ist immer stark nach hinten geneigt. Bei  $P^2$  und  $P^3$  konvergiert er nach oben stark mit der etwas schwächeren Metaconusrippe; nur bei  $P^4$  ist dazwischen noch eine deutliche Mesostylrippe erkennbar. Kein P von Sandelzhausen zeigt Spuren eines Innen- oder Außencingulums.

Die Molaren haben ebenfalls eine stark geneigte Außenwand mit markantem Paraconus, aber relativ kurzem Parastyl. Die Parastylfurche ist beim  $M^1$  scharf, beim  $M^3$  stumpf. Mesostyl und Metaconusrippe sind bei  $M^1$  und  $M^2$  schwach entwickelt. Die Querjoche sind stärker schräggestellt als bei den P. Die Protoconusfurchen und die vordere Hypoconusfurchen sind nur beim  $M^1$  stärker, bei den übrigen M schwach entwickelt. Der Ausgang des Medisinus ist beim  $M^1$  eng und scharf, bei den hinteren M breit und stumpf. Die Postfossette ist seicht, wenn auch tiefer als bei den P. Der Talon des  $M^3$  ist schwach und liegt relativ weit labial, wie allgemein bei *D. sansaniensis*.

Alle unteren Backenzähne haben eine tiefe Außenfurche und ein mittellanges Paralophid. Der  $P_1$  ist groß und zweiwurzellig, leider nicht erhalten. Innencingula fehlen bis auf eine kurze vordere Leiste; Spuren eines Außencingulums finden sich in der Außenfurche des  $M_1$ . Die Molaren haben einfach kräftig geknickte Joche. Die Zahngruben sind rinnenförmig, mit relativ weiten, nur schwach nach lingual fallenden Böden.

Die unteren Prämolaren sind groß und zeigen keine Spur einer Reduktion. Ihr Hypolophid ist stärker gekrümmt als das der M.  $P_2$  hat ein voll entwickeltes eingekrümmtes Paralophid, dessen Knick zu einer vorderen Außenkante verstärkt ist. Das Metalophid ist bei  $P_2$  stark schräggestellt, bei den übrigen weniger. Die Protoconidfalte liegt weit lingual, ihre Stärke nimmt von  $P_2$  zu  $P_4$  ab. Die Protoconidkante steht bei  $P_2$  als Leiste über die Außenfurche vor, bei den übrigen P ist sie gerundet. Eine vordere Außenfurche ist nur bei  $P_2$  entwickelt. Die Zahngruben sind trichterförmig mit einem engen Schlitz nach lingual, der steil abfällt und weit an der Innenwand herabläuft. Bei  $P_2$  ist die Talonidgrube durch eine schwache Innenschwelle verschlossen, bei  $P_4$  durch einen zusätzlichen Schmelzgrat eingeengt.

Der *U n t e r k i e f e r*: Es ist nur eine Hälfte erhalten, die Symphyse fehlt. Das Corpus ist mäßig schlank, mittelhoch und hat einen völlig geraden Unterrand. Es ist relativ höher als bei *D. sumatrensis*. Der Ramus ist sehr niedrig, der Angulus

weit ausgewölbt. Die Symphyse beginnt bei  $P_2$ , das hinterste For. mentale liegt unter der vorderen Hälfte von  $P_3$ . Die Alveole des  $I_2$  endet weit vor  $P_1$ . Das For. mandibulare liegt weit unter der Ebene der Zahnbasen.

### Die Stellung von *Didermocerus sansaniensis* im System der Rhinocerotini

a. Schädelbau: Die Gattung *Didermocerus* ist die primitivste der Rhinocerotini. Der Schädel steht zwischen den kurzen Schädeln mit stark gesatteltem Profil, wie sie *Rhinoceros* und *Eurhinoceros* zeigen, und den langen Schädeln von *Diceros*, *Ceratotherium*, *Stephanorhinus* und *Coelodonta*, deren Profil gerade oder schwach gesattelt ist.

Die Nasalincisur endet weit vorn, während sie bei *Rhinoceros* und *Eurhinoceros* wenig, bei *Diceros* und *Stephanorhinus* stärker und bei *Coelodonta* sehr weit nach hinten verschoben ist. Beim Schädel von Sansan liegt die Incisur weiter hinten als bei dem von Sandelzhausen, was möglicherweise auf eine ähnliche Modernisierungstendenz innerhalb der Art *sansaniensis* hinweist.

b. Incisiven: *Didermocerus* gehört zu den Formen, bei denen das Incisivegebiss erhalten bleibt. Ob allerdings bei *D. sansaniensis* der  $I^2$  noch erhalten ist, wie bei *D. schleiermacheri* (KAUP 1832) und *Rhinoceros (Ghindatherium)*, ist nicht bekannt.

c. Backenzähne: Die auffallend geringe Größe der Backenzähne ist beim Schädel von Sansan weniger ausgeprägt; noch schwächer ist sie bei *D. sumatrensis* und *Eurhinoceros* entwickelt. Die Kronenhöhe ist im Vergleich mit *D. sumatrensis* geringer; die oberen P zeigen eine schwächere Schrägstellung der Querjochs und eine seichtere Postfossette.

Modernere Merkmale bieten die völlige Reduktion des Innen- und Außencingulums und die weit fortgeschrittene Molarisierung der oberen P. Diese Merkmale sind allerdings nicht nur durch die Entwicklungshöhe bedingt, sondern sie verhalten sich in den verschiedenen Stämmen der Rhinocerotini verschieden. Beide Merkmale finden sich bei *D. sumatrensis*. Frühzeitige Molarisierung kommt außerdem noch bei *Eurhinoceros* vor, der frühe Verlust des Cingulums bei *Rhinoceros* s. l. Bei den übrigen Formen erfolgen beide Entwicklungen später, wenn sie nicht ganz ausbleiben.

Weniger bedeutende Merkmale sind die deutliche Entwicklung der Protoconusfurchen und des Antecrochets an den oberen Molaren, die vollständige Ausbildung der unteren P, mit mittellangem Paralophid. Es handelt sich dabei um primitive Merkmale, in denen sich bereits *D. sumatrensis* moderner verhält.

Insgesamt schließt sich *D. sansaniensis* eng an *D. sumatrensis* an, ist aber in den meisten Merkmalen primitiver. Ausnahmen sind die Reduktion des hinteren Hornstuhles und evtl. eine schwache Rückwärtsverlagerung der Nasalincisur.

Die Gattung *Didermocerus*, der bei enger Fassung nur diese beiden Arten zugeordnet werden können, ist die primitivste Gattung der Rhinocerotini, die aber einige frühzeitig modernisierte Merkmale aufweist.

## 4. Ökologie

### a. Die ökologischen Ansprüche der Arten

Um Schlüsse auf das ökologische Verhalten fossiler Formen zu ziehen sind mehrere Verfahrensweisen möglich:

Sind verwandte Formen in der lebenden Tierwelt vorhanden, so kann deren Ökologie als Richtschnur dienen, wobei die morphologischen Unterschiede der fossilen Form mit berücksichtigt werden müssen.

Einen weiteren Gesichtspunkt bietet das Vorkommen einer Form an verschiedenen Fundstellen, über deren Ökologie bereits Vorstellungen bestehen.

Wenn Verwandte in der Rezentfauna fehlen, können auch Schlüsse aus der Stellung der Form innerhalb ihrer Gruppe gezogen werden, insbesondere wenn geeignete Spezialisierungen am fossilen Material erkennbar sind.

Die erste Methode kann unter den drei Arten nur auf *Didermocerus sansanien-sis* angewendet werden. Für die beiden häufigeren Arten bleiben nur die zweite und dritte.

Das Auftreten der fossilen Formen als Indiz für deren ökologische Ansprüche.

Die Hauptschwierigkeit bei der Beurteilung fossiler Lebensräume ist, daß der Nachweis trockener Umgebung kaum je zu führen ist, da am Zustandekommen der Fundstellen immer Wasser beteiligt war. Da aber auch immer Tiere trockener Gebiete an die Wasserstellen kommen, kann auch das Vorhandensein von Wasser allein kein Hinweis auf einen feuchten Biotop sein.

Im allgemeinen müssen stehende Gewässer und ihre Ablagerungen wie Braunkohlen und Süßwasserkalke und -mergel als Hinweis auf einen hohen Grundwasserstand und damit auf hohe Bodenfeuchtigkeit der Umgebung gewertet werden. Fließende Gewässer hingegen rekrutieren ihre Gerölle, und damit auch eingelagerte Fossilien aus allen Gebieten, die sie durchströmen. Sie können also auch Faunenelemente der benachbarten trockeneren Gebiete enthalten.

Das Vorkommen von *Aceratherium (Dromoceratherium) fahlbuschi*:

1. Obere Süßwassermolasse: Abgesehen von Einzelfunden ist die Art auf Fundstellen mit reicher Fauna beschränkt. Sie kommt nur in der unteren und mittleren Serie DEHMS vor. Mit Ausnahme der limnischen Kalke und Mergel von Engelswies sind alle Fundstellen fluviatil gebildet.

2. La Romieu: Mergellinsen in fluviatilen Sanden und Mergel im Liegenden der Sande. Es dürfte sich um Bildungen im Grenzbereich limnisch-fluviatil handeln.

Die Seltenheit der Art verbietet es, aus ihrem Fehlen an allen übrigen Lokalitäten Schlüsse zu ziehen. Das Vorkommen bietet ebenfalls keine Hinweise zur Ökologie.

Das Vorkommen von *Brachypodella germanica*:

1. Georgensmünd: Limnische Kalke und Mergel mit Sandlinsen

2. Steiermark: Zahlreiche Braunkohlenvorkommen in morphologisch stark gegliederter Umgebung.

3. La Romieu: Mergel im limnisch-fluviatilen Grenzbereich

4. Obere Süßwassermolasse: Fluviale Ablagerungen der unteren und mittleren Serie, limnische Sedimente von Engelswies. Nur Fundstellen mit reicher Fauna.
5. Sables de l'Orléanais (selten): Fluviale Sande mit sehr reicher Fauna.

Der Schwerpunkt der Verteilung liegt offenbar auf limnischen Sedimenten, so daß man die Form als wasserliebend ansehen kann.

Das Vorkommen von *Didermocerus sansaniensis*:

1. Sansan: Lakustrine Kalke und Mergel.
2. Georgensgmünd (selten): Süßwasserkalke und Mergel mit Sandlinsen.
3. Steinheim am Albuch: Süßwasserkalke eines Kratersees in trockener, verkarsteter Umgebung.
4. Obere Süßwassermolasse: Reichere fluviatile Faunen und Süßwasserkalke und -mergel von Engelswies.
5. Braunkohlen der Steiermark: Eine der häufigsten Formen.
6. Wiener Becken (sehr selten): Fluviale Schotter
7. Regensburger Braunkohlen: Nur ein Stück.
8. La Grive (selten): Spaltenfüllungen im verkarsteten Jura.

Trotz der zahlreichen Funde dieser geologisch langlebigen Art ist eine eindeutige Aussage über den Lebensraum nicht möglich. Es scheint vielmehr eine Form zu sein, die ohne spezielle Anpassungen in verschiedenen Biotopen leben konnte.

Das Fehlen anderer, gleichzeitiger Nashornarten in einer so reichen Fauna kann ebenfalls ökologische Ursachen haben. Dabei handelt es sich in erster Linie um *Brachypotherium brachypus*, das von THENIUS (1951) als Vertreter einer „Trockenwald-Gemeinschaft“ angesehen wird. Dabei kann aber auch die Möglichkeit nicht außer Acht gelassen werden, daß das Fehlen dieser Art stratigraphische oder lokal-stratigraphische Ursachen hat.

Für diese zweite Deutung spricht die Tatsache, daß *Brachypotherium* wie *Dinotherium* bisher erst von der mittleren Serie an in der OSM (DEHM, 1955) auftreten und, daß *Dinotherium* in Sandelzhausen ebenfalls fehlt, obwohl Mastodonten vorkommen. In anderen Fundstellen der nächsten Umgebung sind beide Gattungen nachgewiesen, so daß sie zumindest in Schicht A, deren abgerollte Knochen- und Zahnreste für einen Teil der Stücke weiteren Transport belegen, vorkommen müßten, wenn die Vorkommen gleichzeitig wären.

Dabei muß aber die Frage offen bleiben, ob das Fehlen dieser Formen, speziell in der unteren Serie, nicht letzten Endes auf weiträumige ökologische Bedingungen zurückgeht. Wenn dies der Fall ist, bieten zumindest die Rhinocerotidae nicht mehr die Möglichkeit, örtliche Gegebenheiten innerhalb des Großraumes klarer zu charakterisieren.

Von den übrigen fehlenden Arten kommt die seltene Art „*Dicerorhinus*“ *steinheimensis* erst von der mittleren Serie an, *Aceratherium simorreense* und *Aceratherium tetradactylum incisivum* erst von der Hangendserie an vor.

Daß andere Arten der vertretenen Gattungen fehlen, ist natürlich, da sie sich im allgemeinen wechselseitig vertreten. Beachtung verdient, daß sowohl von *Aceratherium* (*Dromoceratherium*) als auch von *Brachypodella* jeweils die kleinere Art in Sandelzhausen auftritt.

Die besonderen Spezialisierungen der Arten und ihre Stellung innerhalb verwandter Formen.

Alle drei Arten haben brachydonte Backenzähne. Damit ist keine der Arten fähig, Steppengräser oder trockenes Buschwerk als Grundnahrung zu verwerten. Ein gelegentliches Ausweichen auf eine solche Nahrung wäre damit aber noch nicht ausgeschlossen. Da aber Formen mit typischer Anpassung an Hartnahrung, wie sie gleichzeitig in Asien vorkommen (z. B. *Elasmotherini*, *Aprotodon*) in ganz Mitteleuropa fehlen, muß angenommen werden, daß solche Biotope überhaupt fehlten. Schwieriger ist es, festzustellen, welchen Grad der Feuchtigkeit (Feuchtigkeit ist die Vorbedingung für die dauerhafte Existenz weichblättriger Pflanzen in warmen Klimaten) die einzelnen Arten bevorzugten.

*Aceratherium* (*Dromoceratherium*) *fahlbuschi* n. sp. ist innerhalb der *Aceratherini* eine der primitivsten Formen. Nur die Molarisierung der oberen P ist relativ weit fortgeschritten. Auch die nächsten Verwandten kommen vor allem in limnischen Sedimenten vor.

Die einzige modernere Entwicklung, die Molarisierung der P, findet sich unter den *Rhinocerotidae* vor allem bei unangepaßten Formen, während Formen, die an trockenere Klimate angepaßt waren, eine verzögerte Molarisierung der P zeigen.

Damit kann *Aceratherium* (*D.*) *fahlbuschi* als eine Form feuchter Biotope angesehen werden. Die geringe Verbreitung kann auf einen geringen ökologischen Spielraum hinweisen, wird aber möglicherweise auch durch die schwierige Bestimmbarkeit der primitiven *Aceratherium*-Arten vorgetäuscht.

*Brachypodella germanica* (WANG 1929) gehört einer Gruppe mit sehr vielfältiger Aufsplitterung und sehr verschiedenen Anpassungen an. So klar die ökologischen Verhältnisse der jüngeren Formen sind, so wenig ist bei den älteren Vertretern der *Teleoceratini* darüber bekannt.

Außer *Teleoceras* und *Aprotodon* haben alle *Teleoceratini* brachydonte Gebisse, was aber nicht ausschließt, daß *Brachypotherium* eine Trockenwaldform (THENIUS 1951) ist. Damit kann die Brachydontie nicht allein als Indiz verwendet werden.

Das Verhalten der oberen P entspricht dem von Formen, die saftige, weiche Nahrung bevorzugen: Das ursprünglich starke Innencingulum wird reduziert, die Molarisierung ist nicht nur vollständig, sondern geht sogar bis zur Divergenz der Joche. Möglicherweise ist auch die geringe Kronenhöhe der  $I^1$  ein Hinweis auf den geringen Widerstand, den die zu schneidende Nahrung bot.

Die Verkürzung der Extremitäten und die Reduktion des MC V kommen allen modernen *Teleoceratini* ohne Rücksicht auf den Lebensraum zu.

Damit bestätigen diese Hinweise das aus der Verteilung der Funde gewonnene Bild, daß es sich bei *Brachypodella germanica* um eine sehr feuchtigkeitsliebende Form handelt.

*Didermocerus sansaniensis* (LARTET 1848) hat als einzige der drei Arten noch eine nahe verwandte rezente Form. Diese, *Didermocerus sumatrensis*, ist ein typischer Vertreter des tropischen Regenwaldes, steigt aber auch hoch ins Gebirge auf, wo dieses entsprechend bewaldet ist. Erfahrungen mit der Zoonhaltung (KRUMBIEGEL 1965) zeigen, daß die Art tatsächlich hohe Temperaturen und hohe Feuchtigkeit benötigt. Der heutige Biotop ist also nicht oder nur wenig durch Bejagung verfälscht.

*Didermocerus sansaniensis* hat als wichtigste Unterschiede eine geringere Hö-

he der Zahnkronen und schlankere Extremitäten. Beide Merkmale sind primitiver und entsprechen dem geologischen Alter. Die Verstärkung des Nasenhornes und die Reduktion des Stirnhornes sind ökologisch bedeutungslos. *D. sansaniensis* könnte also durchaus die Lebensweise von *D. sumatrensis* gehabt haben.

Betrachtet man das Vorkommen der Art unter diesem Blickwinkel, so fällt sofort die besondere Häufigkeit der Art in den Braunkohlen der Steiermark und im Süßwasserkalk von Steinheim am Albuch auf. Beide Fundstellen liegen inmitten von Hoch- oder Gebirgländern.

Die Art hat also möglicherweise nicht ständig in unmittelbarer Nähe der Gewässer gelebt, sondern ist als Element der feuchten, aber nicht extrem feuchten Umgebung zu betrachten, wobei sie offenbar hügeliges Gelände bevorzugte.

#### b. Die Verteilung der Funde auf die verschiedenen Schichten

Die Fundstelle zeigt in den unteren Horizonten eine nahezu gleichbleibende Fundhäufigkeit. Demgegenüber sind in der Schicht D (Profile bei FAHLBUSCH & GALL 1970 und FAHLBUSCH & SCHMIDT-KITTLER 1972) nur mehr wenige Einzelfunde, in höheren Schichten keine Funde mehr zu verzeichnen.

Ausgewertet wurden die Funde aus den Grabungskampagnen 1969 bis 1971, da bei älteren Funden die Horizontierung nicht klar festliegt. Für alle Fundschichten wurden die Mindestindividuenzahlen unter Berücksichtigung der Abkautungsverhältnisse ermittelt.

Die Funde verteilen sich wie folgt, von oben nach unten:

Schicht D	<i>A. f.</i>	1 adultes		Individuum
	<i>B. g.</i>	2 adulte,	1 juveniles	Individuum
	<i>D. s.</i>	1 adultes		Individuum
Schicht C	<i>A. f.</i>	1 adultes,	5 juvenile	Individuen
	<i>B. g.</i>	5 adulte,	7 juvenile	Individuen
	<i>D. s.</i>	—	1 juveniles	Individuum
Schicht B <sub>2</sub>	<i>A. f.</i>	3 adulte,	6 juvenile	Individuen
	<i>B. g.</i>	13 adulte,	12 juvenile	Individuen
	<i>D. s.</i>	1 adultes,	2 juvenile	Individuen
Schicht B <sub>1</sub>	<i>A. f.</i>	9 adulte,	8 juvenile	Individuen
	<i>B. g.</i>	7 adulte,	5 juvenile	Individuen
	<i>D. s.</i>	4 adulte,	1 juveniles	Individuum
Schicht A	<i>A. f.</i>	9 adulte,	3 juvenile	Individuen
	<i>B. g.</i>	3 adulte,	1 juveniles	Individuum
	<i>D. s.</i>	1 adultes	1 juveniles	Individuum

Die geringen Häufigkeitsschwankungen in den unteren Schichten hängen mit der unterschiedlichen Schichtmächtigkeit zusammen. Die geringe Häufigkeit der Jungtiere in den Schichten A und B<sub>1</sub> hängt sicher mit der verstärkten Geröllführung dieser Schichten zusammen, da die Gerölle die zarteren Milchgebisse rasch zerstörten.

Das Vorherrschen der feuchtigkeitsliebenden Formen *Aceratherium* (*Dromoceratherium*) *fablbuschi* und *Brachypodella germanica* und die relative Seltenheit der weniger von der Bodenfeuchtigkeit abhängenden Form *Didermocerus sansaniensis*

weisen darauf hin, daß die Umgebung oder das Einzugsgebiet der Fundstelle sich gegenüber der weiteren Umgebung durch besondere Feuchtigkeit ausgezeichnet hat.

Die allmähliche Häufigkeitsverschiebung der Arten *Aceratherium* (D.) *fahlbuschi* und *Brachypodella germanica* zu Gunsten der letzteren hat nur dann eine besondere Bedeutung, wenn man für die Bildung der Lagerstätte einen längeren Zeitraum annimmt. Dagegen spricht, daß keine der beobachteten Schichtgrenzen eine echte Schüttungsgrenze ist, mit Ausnahme der kohligen Lage C<sub>2</sub>. Nimmt man aber einen kurzen Bildungszeitraum an, so spiegelt die Verschiebung nur die normale Fluktuation der Tiere wieder.

## 5. Hinweise zur Genese der Lagerstätte aus der Verteilung zusammengehöriger Stücke

### Horizontale Zerstreuung

Häufig finden sich zum gleichen Individuum gehörige Einzelstücke in benachbarten Planquadraten (FAHLBUSCH, GALL & SCHMIDT-KITTLER 1972), während andere weit verschleppt wurden. Das betrifft Stücke aller Größenordnungen, wobei bei Einzelzähnen größere Transportweiten nachgewiesen werden konnten als bei größeren Knochen. Sogar Splitter ein und desselben Zahnes sind über mehr als einen Quadratmeter Fläche zerstreut worden. Da derartige Feststellungen davon abhängig sind, daß auch Zahnsplitter bei der Grabung mit aufgesammelt wurden, ist es erklärlich, daß nur wenige Beispiele für die Zusammengehörigkeit von Splintern vorhanden sind, während zahlreiche Splitter isoliert bleiben.

Daß die Zerteilung der größeren und kleineren Stücke nach deren Einbringung in die Lagerstätte erfolgte, wird dadurch belegt, daß weite Streufelder zusammengehöriger Stücke seltener sind als enge.

Beispiele für derartige Zerteilungen sind:

Teile eines *Aceratherium*-Schädels (1959 II 400), die sich auf den Planquadraten 7E und 7F (Schicht A) fanden. Es fehlten nur ein Teil des rechten Jochbogens, die beiden P<sup>1</sup> und die Prämaxillen.

Teile einer Hinterextremität von *Didermocerus*, die auf die Planquadrate 4N, 5N, 6N, 6O, 7N verteilt waren (Schicht B<sub>1</sub>). Die Extremität ist vom Femur bis zu den Metapodien fast komplett, es fehlen der Astragalus und des Tarsale 1. Allerdings wurde auf den benachbarten Planquadraten 6P und 7O bereits nicht mehr gegraben.

Zähne eines adulten Individuums von *Didermocerus* fanden sich auf folgenden Planquadraten der Schicht A und B<sub>1</sub>: I<sub>2</sub>r: 8E, P<sup>2</sup>r: 9L, P<sup>2</sup>l: 14K, P<sup>3</sup>r: 5 G, P<sup>3</sup>l: 8K, P<sup>4</sup>l: 9E, M<sup>2</sup>R: 7H, M<sup>3</sup>r: 11G, M<sup>3</sup>l: 10K, P<sub>2</sub>l: 9K, P<sub>3</sub>l: 2 F, P<sub>4</sub>r: 9F, M<sub>1</sub>r: 12H, M<sub>2</sub>r: 6E, M<sub>2</sub>l: 15H, M<sub>3</sub>r: 9L und 12 H, M<sub>3</sub>l: 11 G, in älteren Grabungen ohne Planquadrate fanden sich noch der P<sup>4</sup>r und der M<sub>1</sub>l derselben Zahnreihen. Die maximale Entfernung einzelner Stücke beträgt um 14 m. Daß Ober- und Unterkiefer gemeinsam in die Lagerstätte geraten sind, bedeutet, daß die Stücke sehr vollständig in die Lagerstätte gekommen sind.

Splitter eines einzelnen Zahnes von *Brachypodella* fanden sich auf den Planquadraten 7K, 7I, 9I und 11K. Die Zahnkrone konnte vollständig zusammengesetzt werden. Der Zahn war in der Weise zerbrochen, daß sich von einem erhalten gebliebenen Kern Teile des Ectolophs und die Vorderseite des Protolophs in der Mit-



tellinie der Joche, also an der schwächsten Stelle abgespalten haben. Diese Art der Aufteilung läßt sich kaum durch Druck oder Aufprall erklären, da weder eine Schlagstelle, noch eine stärkere Zersplitterung einer der Bruchstellen erkennbar ist. Es handelt sich um einfache glatte Brüche, wie sie bei der Verwitterung, insbesondere bei der Austrocknung frei liegender Zähne vorkommen. Ob das auf ein zeitweiliges Austrocknen des Gewässers oder auf andere innere Spannungen des Zahnes hinweist, muß noch geklärt werden.

### Vertikale Verteilung:

Höhenunterschiede zwischen zusammengehörigen Stücken sind insofern schwieriger nachzuweisen, als Individuen zunächst nach Schichten getrennt zusammengestellt wurden. Es hat sich aber gezeigt, daß alle „Schichtgrenzen“ von einzelnen Individuen überschritten werden, mit Ausnahme der Kohlenlage C<sub>2</sub>.

Für die Schichten A und B<sub>1</sub> bietet das oben aufgeführte Stück von *Didermocerus* ein gutes Beispiel, da die Einzelzähne sich von 5—35 cm über der Basis in beiden Schichten fanden, wobei die Höhenunterschiede im selben Planquadrat maximal 20 cm betragen.

Für B<sub>1</sub> und B<sub>2</sub> kann ein weiteres Stück von *Didermocerus* angeführt werden, dessen Zähne sich in Höhen von 60—95 cm in den beiden Schichten fanden. Der höchste und der tiefste Wert stammen aus benachbarten Planquadraten.

Für B<sub>2</sub> und C<sub>1</sub> kann der oben erwähnte zersplitterte Zahn angeführt werden. Einer der Splitter fand sich in C, die übrigen in B<sub>2</sub>. Die Höhenwerte liegen 90—115 cm über der Basis.

Damit zeigt sich, daß keine der Schichtgrenzen unter C<sub>2</sub> eine echte Schüttungsgrenze darstellt (s. a. FAHLBUSCH, GALL & SCHMIDT-KITTLER 1972, S. 339).

Die Höhenunterschiede zwischen zusammengehörigen Stücken betragen maximal 35—40 cm, so daß man die Reliefunterschiede des Grundes während der Schüttung etwa in dieser Größenordnung annehmen muß. Da sich diese Beträge auch innerhalb eines Planquadrates finden, muß das Relief steil und unruhig gewesen sein.

Bei der sekundären Verfrachtung der zerfallenen Stücke könnte an eine mehrfache, kleinräumige Umlagerung gedacht werden (FAHLBUSCH, GALL & SCHMIDT-KITTLER 1972 S. 340). Die Art der Zerteilung größerer und robuster Stücke nach ihrer Einbringung in die Lagerstätte muß noch geklärt werden.

### Literatur

- BALLESIO, R., BATTETTA, J.; DAVID, L. & MEIN, P.: Mise au point sur *Aceratherium platyodon* Mermier, 1895. — Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, 9, 51—80, 8 Taf., Lyon 1965.
- BORISSIAK, A., A.: *Aceratherium Depereti* n. sp. from the Jilančik beds. — Bull. Acad. Sci. USSR, 6. Ser., 21, 769—786, 2 Abb., Moskau 1927.
- CRUSAFONT, M.; VILLALTA, J. F. & TRUYOLS, Y. J.: El Burdigaliense continental de la Cuenca del Vallés-Penedés. — Mem. Comm. Inst. Geol. Diput. Prov. Barcelona, 12, 272 S., 55 Abb., 11 Taf., Barcelona 1955.
- DEHM, R.: Die Säugetier-Faunen in der Oberen Süßwassermolasse und ihre Bedeutung für die Gliederung. — Erläut. Geol. Übersichtsk. der Süddeutsch. Molasse. Bayer. Geol. Landesamt München, 81—88, München 1955.
- DERANIYAGALA, P. E. P.: A new Genus and Species of hornless Mio-Pliocene Rhinoceros. — Proc. Ceylon. Assoc. Sc. Ann. Congr., 7, 2, S. 24, Colombo 1951.

- DIETRICH, W. O.: Neue Nashornreste aus Schwaben (*Diaceratherium tomerdingense* n. g. n. sp.). — Z. f. Säugetierkde., 6, 5, 203—220, 15 Abb., Taf. 22—23, Berlin 1931.
- DUVERNOY, M.: Nouvelles études sur les Rhinocéros fossiles. — C. rend. Sé. Ac. Sc., 36, 17. Jan., 10 S., Paris 1853.
- DUVERNOY, M.: Des espèces de Rhinocéros fossiles . . . — Arch. Mus. hist. Nat., 7, 1—104, Taf. 1—8, Paris 1855.
- FAHLBUSCH, V. & GALL, H.: Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 1. Entdeckung, Geologie, Faunenübersicht und Grabungsbericht für 1969. — Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 10, 365—396, 9 Abb., 1 Taf., München 1970.
- FAHLBUSCH, V.; GALL, H. & SCHMIDT-KITTLER, N.: Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 2. Sediment und Fossilinhalt — Probleme der Genese und Ökologie. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1972, 6, 331—343, 1 Abb., Stuttgart 1972.
- FILHOL, H.: Etudes sur les mammifères fossiles de Sansan. — Ann. Sc. Géol., 21, 1, 1—319, Taf. 1—46, Paris 1891.
- GALL, H.: Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 4. Die Molluskenfauna (Lamellibranchiata, Gastropoda) und ihre stratigraphische und ökologische Bedeutung. — Dieses Heft, S. 3—32, 2 Abb., 2 Tab., München 1972.
- HEISSIG, K.: Die Rhinocerotidae (Mammalia) aus der oberoligozänen Spaltenfüllung von Gaimersheim . . . — Abh. Bay. Ak. Wiss., Math. Nat. Kl., N. F., 138, 1—133, 5 Taf., 34 Abb., 24 Tab., München 1969.
- HEISSIG, K.: Paläontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan. 5. Rhinocerotidae (Mamm.) aus den unteren und mittleren Siwalik-Schichten. — Abh. Bay. Ak. Wiss., Math. Nat. Kl., N. F., 152, 1—113, 3 Abb., 41 Tab., 25 Taf., München 1972.
- HEROLD, R. & IBRAHIM, A.: Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 7. Untersuchungen über die Einregelung der Fossilien. — Dieses Heft, S. 125—135, 2 Abb., 3 Tab., München 1972.
- HOFMANN, A.: Die Fauna von Göriach. — Abh. k. k. geol. R. A., 15, 6, 1—87, Taf. 1—17, Wien 1893.
- KAUP, J. J.: Über *Rhinoceros incisivus* Cuv. und eine neue Art, *Rhinoceros Schleiermachersi*. — Isis, 8, 898—904, Taf. 18, Fig. 1—2, Leipzig 1832.
- KRUMBIEGEL, I.: Das Kopenhagener Sumatranashorn, *Didermocerus sumatrensis* (Fischer, 1814). — Säugetierkundl. Mitt., 13, 3, 97—100, 6 Abb., München 1965.
- LARTET, E.: Nomenclature des mammifères et des coquilles qu'il a trouvés dans un terrain d'eau douce près de Simorre et de Sansan (Gers). — Bull. Soc. Géol. France, (1) 7, 217—220, Paris 1839.
- LARTET, E.: Notice sur la colline de Sansan . . . — Annuaire Dépt. Gers, 1851, 45 S., Auch 1851.
- MAYET, L.: Etude des Mammifères miocènes des Sables de l'Orléanais et des Faluns de la Touraine. — Ann. Univ. Lyon, N. S. 24, 1—336, 100 Abb., 12 Taf., Lyon 1908.
- MERMIER, E.: Sur la découverte d'une nouvelle espèce d'*Acerotherium* dans la molasse burdigalienne du Royans. — Ann. Soc. Linn. Lyon, 42, 1—31, 1 Abb., Taf. 1, Lyon 1895.
- MERMIER, E.: Etude complémentaire sur l'*Acerotherium platyodon*. — Ann. Soc. Linn. Lyon, 43, 1—18, Taf. 1—2, Lyon 1896.
- MERMIER, E.: Nouvelles observations sur l'*Acerotherium platyodon* . . . — Ann. Soc. Linn. Lyon, 43, 4 S., Lyon 1896a.
- MEYER, H. v.: Die fossilen Zähne und Knochen und ihre Ablagerungen in der Gegend von Georgensgmünd in Bayern. — 130 S., 14 Taf., Frankfurt a. M. 1834.
- MOTTL, M.: Die jungtertiären Säugetierfaunen der Steiermark, Südösterreichs. — Mitt. Mus. Bergbau, Geol. Technik, 31, 1—92, 7 Taf., 3 Abb., Graz 1970.
- NOUEL, M.: Mémoire sur un nouveau Rhinocéros fossile. — Mém. Soc. Agricult. Bell. Lett. Art. Orléans, 8, 1 Abb., 5 S., Orléans 1866.

- ORBIGNY, C. d.: Dictionnaire universel d'histoire naturelle. — 13 Bd., 3 Atl., Paris 1842—1849.
- OSBORN, H., F.: Phylogeny of the Rhinoceroses of Europe. — Bull. Am. Mus. Nat. Hist. **13**, 229—267, 16 Abb., New York 1900.
- POMEL, A.: Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire . . . — 193 S., Clermont-Ferrand 1853.
- RINNERT, P.: Die Huftiere aus dem Braunkohlenmiozän der Oberpfalz. — Palaeontogr., **107**, Abt. A, 65 S., 6 Taf., Stuttgart 1956.
- ROGER, O.: Wirbelthierreste aus dem Dinotheriensande der bayerisch-schwäbischen Hochebene. — Ber. Naturw. Ver. Schwaben Neuburg, **33**, 1—46, Taf. 1—3, Augsburg 1898.
- ROGER, O.: Ueber Rhinoceros Goldfussi, Kaup und die anderen gleichzeitigen Rhinocerosarten. — Ber. Naturw. Ver. Schwaben Neuburg, **34**, 1—52, Taf. 1—2, Augsburg 1900.
- ROMAN, F.: Le Néogène continental dans la Basse Vallée du Tage (Rive droite), 1. Paléontologie. — Comm. Serv. Geol. Portugal, **4**, 1—88, 7 Abb., Taf. 1—5, Lissabon 1907.
- ROMAN, F.: Sur un crâne de Rhinocéros conservé au Musée de Nérac (Lot-et-Garonne). — Ann. Soc. Linn. Lyon, **1909**, 16 S., 3 Abb., 1 Taf., Lyon 1909.
- ROMAN, F. & VIRET, J.: La faune de mammifères du Burdigalien de La Romieu (Gers). — Mém. Soc. Géol. France, N. S., **21**, 67 S., 12 Taf., 25 Abb., Paris 1934.
- SCHMIDT-KITTLER, N.: Die obermiozäne Fossilagerstätte Sandelzhausen. 3. Suidae (Artiodactyla, Mammalia). — Mitt. Bayer. Staatssammlg. Paläont. hist. Geol., **11**, 129—170, 23 Abb., 2 Taf., München 1971.
- SCHMIDT-KITTLER, N.: Die obermiozäne Fossilagerstätte Sandelzhausen. 6. Proboscidea (Mammalia). — Dieses Heft, S. 83—95, Taf. 4—5, 3 Abb., München 1972.
- SPILLMANN, F.: Neue Rhinocerotiden aus den oligozänen Sanden des Linzer Beckens. — Jb. Oberösterreich. Musealver. **114**, Abh. 201—254, 16 Abb., Taf. 15—22, Linz 1969.
- STEHLIN, H. G. & HELBING, H.: Catalogue des ossements de Mammifères tertiaires de la Collection Bourgeois. — Bull. Soc. Hist. Nat. Anthrop. Loir-et-Cher., **18**, 77—277, 31 Abb., Blois 1925.
- TEPPNER, W.: Ein Beitrag zur Kenntnis der neogenen Rhinocerotiden der Steiermark. — Mitt. Naturw. Ver. Steiermark, **51**, 28. S., 2 Taf., Graz 1915.
- THENIUS, E.: Die Rhinocerotiden (Mammalia) des Wiener Jungtertiärs (Vorl. Mitt.). — Anz. Öst. Ak. Wiss., math. naturw. Kl., **1951**, 13, 343—347, Wien 1951.
- WANG, K. M.: Die obermiozänen Rhinocerotiden von Bayern. — Pal. Z., **10**, 184—212, 3 Abb., 4 Taf., Berlin 1929.
- WANG, K. M.: Die fossilen Rhinocerotiden des Wiener Beckens. — Mem. Geol. Inst. China, **7**, 7 S., 3 Taf., Schanghai 1929a.
- ZDARSKY, A.: Die miozäne Säugetierfauna von Leoben. — Jb. k. k. geol. R. A., **59**, 246 bis 288, 3 Taf., 1 Abb., Wien 1909.

## Tafelerläuterungen

### Tafel 3

- Fig. 1—3: *Aceratherium* (*Dromoceratherium*) *fahlbuschi* n. sp., Sandelzhausen.  
 1: Holotypus, 1959 II 400, P<sup>2</sup>—M<sup>3</sup> re, okklusal,  $\frac{3}{4}$  nat. Gr.  
 2: Paratypus, 1959 II 401, P<sub>2</sub>—M<sub>2</sub> re, labial,  $\frac{3}{4}$  nat. Gr.  
 3: Paratypus, 1959 II 402, I<sup>1</sup> li, lingual,  $\frac{3}{4}$  nat. Gr.

