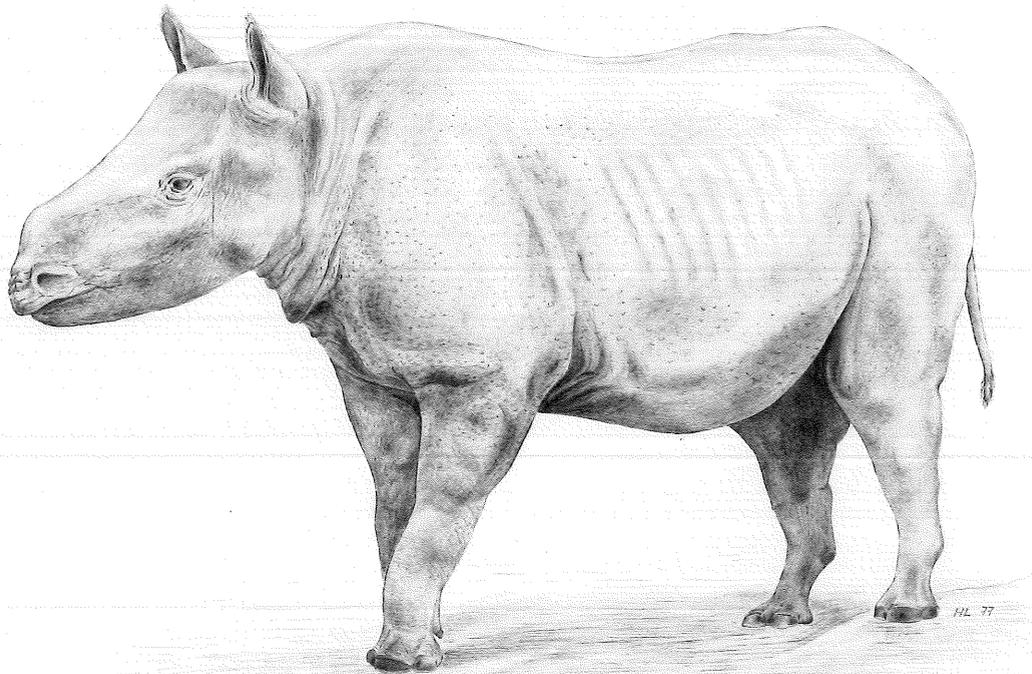


## Erwin Jörg

(10. 1. 1917 – 11. 2. 1977)

dem unvergeßlichen Förderer und sorgsamem Heger  
der Höwenegg-Grabungen  
in dankbarer Verehrung



Rekonstruktion des Höwenegg-Aceratherium. Zeichnung: HANS LANZ.

KARL ALBAN HÜNERMANN

## Die Nashornskelette (*Aceratherium incisivum* KAUP 1832) aus dem Jungtertiär vom Höwenegg im Hegau (Südwestdeutschland)

### Kurzfassung

Aus Süßwasserablagerungen der jungtertiären Fossilfundstätte Höwenegg im Hegau (SW-Deutschland) werden zwei vollständige Skelette von Rhinocerotidae beschrieben und zu *Aceratherium incisivum* KAUP gestellt. Die Skelette sind als Standard für die Bestimmung von Einzelknochen geeignet. Die Entstehung einer zeichnerischen Rekonstruktion wird eingehend geschildert. Dabei werden Besonderheiten am Kopf und an den Gliedmaßen des Höwenegg-Aceratherium diskutiert.

### Abstract

From freshwater deposits of the Upper Tertiary Fossilagerstätte Höwenegg (Hegau, SW-Germany) two complete skeletons of Rhinocerotidae are described and assigned to *Aceratherium incisivum* KAUP. The skeletons are suited to be a standard for determination of isolated bones. Development of a reconstruction by drawings is described in detail, whilst characteristic features of skull and limbs of the Höwenegg-Aceratherium are discussed.

### Resumé

Deux squelettes complets des Rhinocerotidae venant des couches d'eau douce du gisement Höwenegg (Tertiaire Supérieure; Hegau, Allemagne du Sudouest) sont décrits et classés sous le nom *Aceratherium incisivum* KAUP. Les squelettes sont appropriés comme standard pour la détermination des os isolés. On trace le développement d'une reconstruction par dessins, en discutant les particularités du crâne et des membres de l'*Aceratherium* de la localité de Höwenegg.

### Autor

Dr. K. A. HÜNERMANN, Konservator, Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich, Künstlergasse 16, CH-8006 Zürich.

### Inhalt

1. Vorwort	6
2. Fundort: Höwenegg	6
3. Bergung, Erhaltungszustand und Präparation der Skelette	8
4. Terminologie und Meßmethoden (mit Tabelle 1–4)	10
5. Morphologische Beschreibung (mit den Maßtabellen 5–26)	11
5.1 Schädel	11
5.2 Gebiß	22
5.3 Wirbelsäule, Rippen und Gürtel	25
5.4 Gliedmaßen	27
6. Systematische Bestimmung (mit Tabelle 27–30)	89
6.1 Überfamilie	91
6.2 Familie	91
6.3 Unterfamilie	91
6.4 Tribus	94
6.5 Gattung	94
6.6 Arten	96
7. Verbreitung von <i>Aceratherium</i>	100
8. Beziehungen und Vergleiche der Gliedmaßen	105
9. Rekonstruktion der Gliedmaßen	106
10. Gesamtrekonstruktion	109
11. Zusammenfassung	113
12. Literatur	113
Anhang: Tabelle 31	

## 1. Vorwort

Erste Anregungen zu dieser Arbeit erhielt ich während meiner Tätigkeit als Hilfsassistent am Hessischen Landesmuseum in Darmstadt. In dieser Zeit konnte ich unter der Anleitung von Prof. Dr. H. TOBIEN mehrmals an Grabungskampagnen am Höwenegg teilnehmen sowie die Präparations- und Konservierungsarbeiten an zahlreichen Säugetierfunden in den Museums-Werkstätten mitbetreuen. Die handwerklichen Arbeiten an den Funden im Gelände und in den Werkstätten wurden damals von Präparator EMIL FINSTER und seinen Mitarbeitern mit großer Sorgfalt und Sachkenntnis ausgeführt.

Im Winter 1965/66 erhielt ich von Prof. H. TOBIEN, dem damaligen Leiter der Höwenegg-Grabungen, das reizvolle Angebot, die Nashörner dieses Fundortes wissenschaftlich zu bearbeiten. Danach sprach sich Prof. Dr. E. KUHN-SCHNYDER, früherer Direktor des Paläontologischen Institutes und Museums der Universität Zürich – bei dem ich damals als Assistent tätig war – für meinen Plan aus, dieses weitgespannte Thema in Angriff zu nehmen. Beide Professoren befürworteten auch meinen Antrag an die Deutsche Forschungsgemeinschaft um Subvention.

Nach einer ersten Durchsicht des gesamten Nashornmaterials vom Höwenegg in verschiedenen Museen stellte sich heraus, daß in den umfangreichen Skelettresten zwei Skelette derselben Nashornart eine hervorragende Stellung einnehmen. Es sind die einzigen vollständigen Skelette von Nashörnern aus dem europäischen Tertiär überhaupt. Deshalb ist die vorliegende Arbeit ihrer Beschreibung und Interpretation gewidmet. Um jedoch die Skelette mit der erforderlichen Genauigkeit im System der Rhinocerotidea einordnen zu können, wurden ausnahmsweise einige gut erhaltene Einzelfunde vom Höwenegg, insbesondere zwei isolierte Schädel, herangezogen. Darüber hinaus verlockte die Vollständigkeit der Skelette zur Rekonstruktion dieses Höwenegg-Nashorns.

Bei der Bereitstellung von Vergleichsmaterial und Literatur waren mir in außerordentlich zuvorkommender Weise behilflich die Herren: Prof. Dr. K.-D. ADAM, Ludwigsburg, Prof. Dr. A. AZZAROLI, Florenz, Prof. Dr. D. E. BERG, Mainz, Prof. Dr. H. BURLA, Zürich, Dr. C. CLAUDE, Zürich, Prof. Dr. R. DEHM, München, Dr. B. ENGESSER, Basel, Prof. Dr. V. FAHLBUSCH, München, Dr. C. GUÉRIN, Lyon, Dr. R. HEIL, Darmstadt, Prof. Dr. K. HEISSIG, München, Dr. E. P. J. HEIZMANN, Stuttgart, Prof. Dr. D. A. HOIJER, Leiden, Dozent Dr. J. HÜRZELER, Basel, Dr. E. JÖRG, Karlsruhe, Dr. B. G. KLAITS, Lake Orion, Prof. Dr. W. v. KOENIGSWALD, Bonn, Prof. Dr. S. E. KUSS, Freiburg i. Brsg., Dr. P. MEIN, Lyon, Dr. H. SCHAEFER, Basel, und Dr. R. WILD, Stuttgart. Alle Zahn- und Knochenabbildungen zeichnete mit vorzüglichem anatomischem Einfühlungsvermögen Herr OTTO GARRAUX, Basel. Präparator H. LANZ, Zürich, fotografierte die Zeichnungen, war um die Kopien für die Abbildungen bemüht und zeichnete mit viel Geschick und Geduld das Lebensbild des hornlosen Nashorns: *Aceratherium incisivum*.

Allen genannten Herren danke ich aufrichtig. An dieser Stelle möchte ich auch meinen Dank an die Deutsche Forschungsge-

meinschaft zum Ausdruck bringen. Sie leistete mir durch die Subvention Hu 98/2 an die Reisekosten und zur Anfertigung der Zeichnungen großzügig finanzielle Hilfe.

Ein ganz besonderer Dank gilt den Herren Prof. Dr. V. FAHLBUSCH, Prof. Dr. K. HEISSIG, Dr. E. JÖRG, Prof. Dr. E. KUHN-SCHNYDER, Prof. Dr. H. RIEBER, Prof. Dr. S. RIETSCHEL, Prof. Dr. K. ROTHAUSEN und Prof. Dr. H. TOBIEN für viele freundliche Ratschläge und für ihr kollegiales Wohlwollen.

Zürich, 9. August 1988

## 2. Fundort: Höwenegg

Der Höwenegg ist der nördlichste der basaltischen Vulkane des Hegau. Er liegt 10 km südwestlich der württembergischen Kreisstadt Tuttlingen und unmittelbar nördlich der badischen Gemeinde Mauenheim (Abb. 1). Von der Südseite des 814 m hohen Vulkankegels erwähnte bereits DEEKE (1917: 477, 507–508) Pflanzenspreu mit Blättern, Gräsern und Algen sowie Landschnecken und Wirbeltierknochen. Die organischen Reste stammen aus Süßwasserkalkmergeln, die im Hangenden von Tuffen anstehen. Diese Schichten stellt man nach WITTMANN (1937: 9) allgemein in die obermiozäne Oehninger Stufe der Oberen Süßwassermolasse. Als 1936 die ersten bestimmbareren Belege für das dreizehige Steppenpferd *Hipparion* entdeckt und 1938 von TOBIEN beschrieben wurden, kamen Zweifel an der bisherigen stratigraphischen Einstufung auf. *Hipparion* galt damals bereits allgemein als Zeitmarke für das Pliozän. Dieser neue *Hipparion*-Fund belebte denn auch die Diskussion um das Alter der Süßwasserablagerungen, der Tuffe und des Basaltes vom Höwenegg (JÖRG 1956, TOBIEN 1957). Die Bedeutung biostratigraphisch brauchbarer Säugetiere – wie *Hipparion* – für die zeitliche Einstufung des Hegau-Vulkanismus sowie die Chance, aus der etwa 15 m mächtigen Mergel-Tuff-Schichtfolge am Höwenegg durch systematische Ausgrabungen wertvolles Fossilmaterial in größerem Umfang gewinnen zu können, wurde von den damals informierten Geologen und Paläontologen natürlich sofort erkannt. Jedoch erst von 1950 ab konnten Grabungen organisiert werden (TOBIEN 1951).

Die beiden Nashornskelette (Abb. 2) wurden aus der Schicht 20 der „Fisch-Schichten“ (Skelett-Nr. F 54) und aus der Mergelschicht 23 (Skelett-Nr. I-53) des Profils von JÖRG (1953) geborgen. Sie stammen also aus dem oberen Abschnitt des ca. 15 m mächtigen Schichtstoßes der „Höwenegg-Schichten“ (JÖRG 1956, TOBIEN 1986: Tab. 2).

Obwohl bis 1963 eine artenreiche, typische *Hipparion*-Fauna geborgen wurde (TOBIEN 1968), konnte die stratigraphische Interpretation der geologischen Situation am Höwenegg noch nicht einhellig geklärt werden. Einen zusammenfassenden Überblick über den derzeitigen Kenntnisstand gibt TOBIEN (1986). Danach ist die *Hipparion*-Fauna der Höwenegg-Schichten innerhalb des Obermiozäns in das untere Vallesium (Säugerzone MN 9) einzustufen (siehe auch FAHLBUSCH 1981).

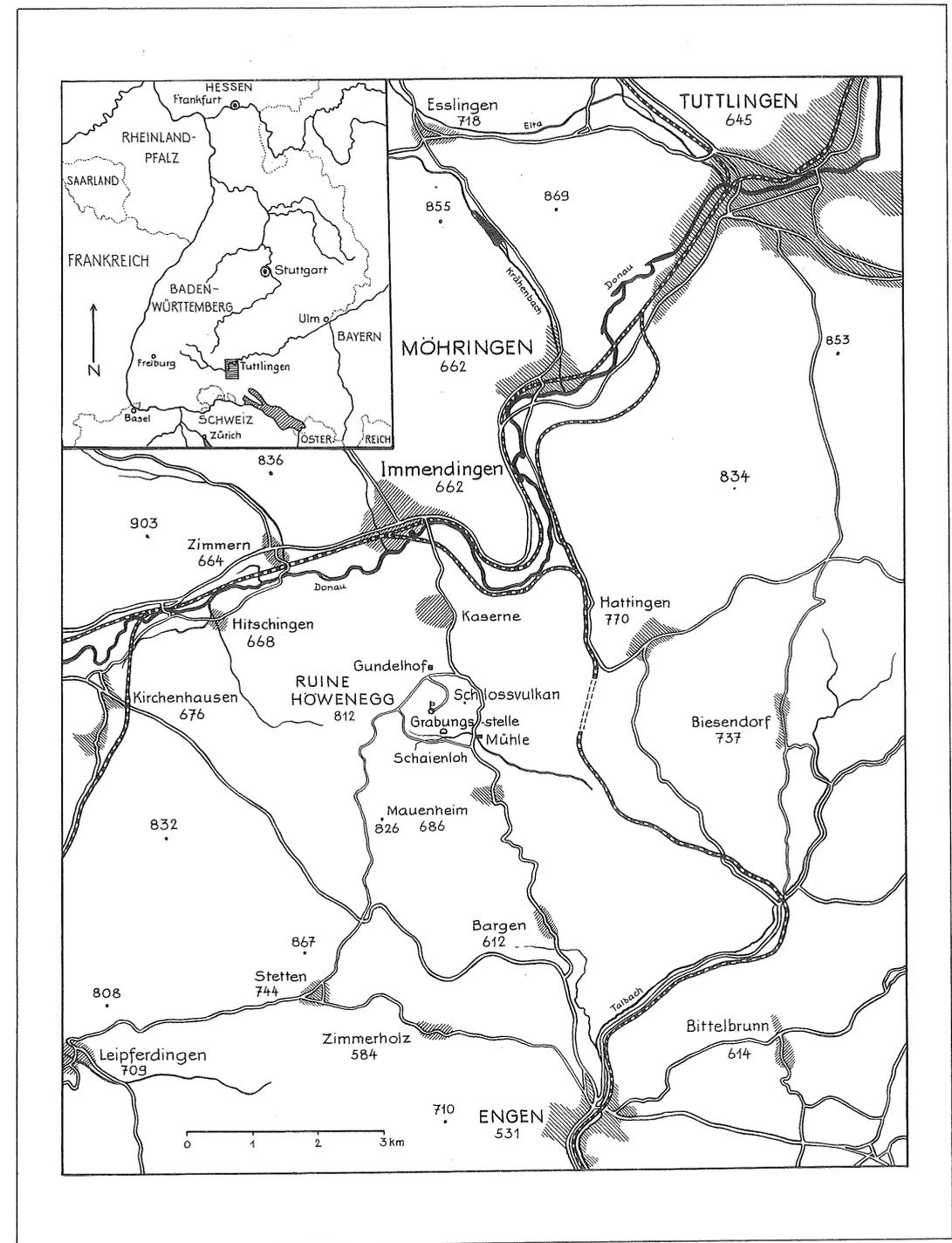


Abbildung 1. Lageskizze der jungtertiären Fossilfundstelle Höwenegg im Hegau, SW-Deutschland.

### 3. Bergung, Erhaltungszustand und Präparation der Skelette

Die beiden Skelette von Nashörnern wurden in den Grabungskampagnen 1953 – Skelett I 1953 – und 1954 – Skelett F 1954 – entdeckt. Über die Position der Skelette auf den jeweiligen Grabungsflächen orientiert die Abbildung 2. 1953 war das erste Grabungsjahr, in dem am Höwenegg vollständige, im Verband erhaltene Skelette gefunden wurden. Wie die Skizze der Grabungsflächen zeigt, lag das Skelett I 1953 außerhalb des systematischen Abbaues. Einige Meter nördlich der eigentlichen Grabungsstelle waren dort durch eine Hangrutschung im Frühjahr Knochen freigelegt worden. Bei der Bergung dieser Knochen entdeckte man – zusammen mit einem Antilopenskelett – das Nashornskelett. Das Skelett I 1953 ist also trotz gezielter Grabungen eigentlich ein „Zufallsfund“.

Das Skelett F 1954 wurde mit einem *Hipparion*-Skelett zusammenliegend gefunden.

Das Hauptproblem der Bergung bestand darin, die Skelette in Fundsituation so weit zu festigen, daß sie ohne Kran oder maschinelle Hilfsmittel vom Untergrund abgehoben sowie mehrere hundert Meter weit durch unwegsames Gelände zum nächsten befahrbaren Feld-

weg transportiert werden konnten. Die dabei angewandten Methoden und aufgetretenen Schwierigkeiten sind von JÖRG, REST & TOBIEN 1955 geschildert worden. Zum Verständnis des Erhaltungszustandes muß jedoch hier auf einige Arbeitsgänge näher eingegangen werden.

Zunächst wurden die Skelette oberflächlich freigelegt, um ihre Lagerung genau feststellen zu können. Dies war besonders wichtig, weil jedes Skelett ja dicht mit einem anderen zusammenlag. Als Vorbereitung für den Transport war es außerdem erforderlich, die Skelette einzugipsen. Um das Gewicht dieser Gipskappen im tragbaren Bereich zu halten, unterteilte man jedes Skelett in die folgenden fünf Abschnitte: Schädel, Halswirbelsäule, Schulter – Thorax – Vordergliedmaßen – Lendenwirbelsäule, Becken, Schwanzwirbel, Proximalabschnitt der Hintergliedmaßen – distale Hintergliedmaßen. Die Abgrenzung erfolgte durch schmale, sorgfältig angelegte Schürfgaben. Dabei waren jedoch gewisse Beschädigungen unvermeidbar. Man achtete aber darauf, daß die Gräben an solchen Stellen durchzogen, an denen der Erhaltungszustand der Knochen ohnehin schlecht war. Jede einzelne Region wurde anschließend randlich unterhöhlt, um stabile Unterschneidungen der Gipskappen zu gewährleisten. Vor dem Einbetten in die Gips-

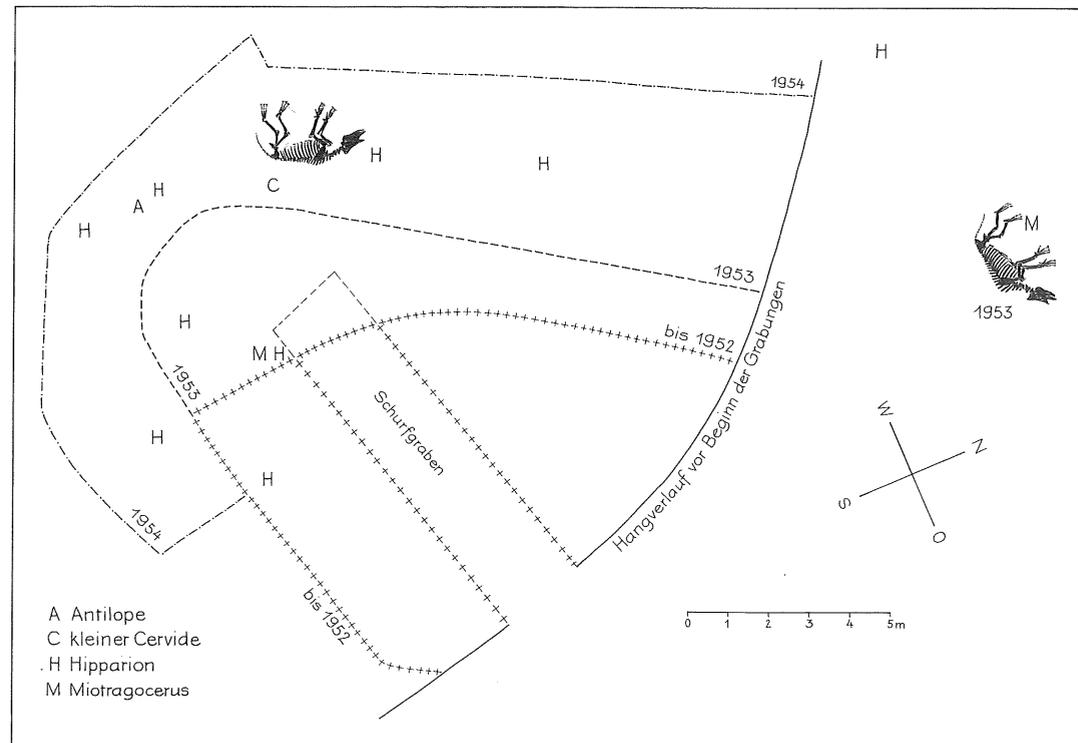


Abbildung 2. Lageskizze der beiden Funde von Nashornskeletten, I 1953, F 1954. Auszug nach JÖRG, REST & TOBIEN (1955: Abb. 4) und TOBIEN & JÖRG (1959: Abb. 1) kombiniert.



Tafel 1. Schädel, Halswirbelsäule und Schulterblatt vom Skelett F 1954 in Fundlage. Ansicht von rechts (= Unterseite in Fundlage). Hess. Landesmuseum Darmstadt, x 0,175.

kappen war das empfindliche Knochenlager mit einer Schutzschicht aus nassen Zeitungen versehen worden. Nach dem Trocknen des leinwandverstärkten Gipses konnten die einige Zentner schweren Blöcke vom Untergrund abgerissen, umgedreht und über den Boden gezogen werden bis zu der Stelle, von der der Abtransport mit Fahrzeugen vorgenommen werden konnte. Beide Skelette lagen auf der rechten Körperseite. Erst bei der Freilegung von der Fundunterseite her zeigten sich Einzelheiten des Erhaltungszustandes. An beiden Skeletten konnte man die vollständige Überlieferung erkennen. Die Knochen waren jedoch, vor allem im Bereich des Achsenskelettes, so weitgehend in kleinste Fragmente zerfallen, daß die Einzelpräparation nur in ganz wenigen Fällen möglich war. Als Ausweg aus diesem ungünstigen Erhaltungszustand sind Schädel und Teile des Rumpfskelettes in Platten aus Kreidewachs eingegossen und anschließend von der Fundoberseite präpariert worden.

Die Gliedmaßenknochen sind hingegen durchweg gut und körperlich erhalten. Tabelle 5 zeigt, daß fast alle Einzelknochen an jedem Extremitätenskelett wenigstens einmal belegt sind. Infolgedessen konnte man bei jedem Einzelknochen die anatomische Position genau festhalten und ihn dann freilegen und konservieren. Soweit möglich wurden fehlende Teile mit Kreidewachs ergänzt. Dabei achtete man darauf, daß zwischen Knochenoberfläche und ergänzten Teilen ein deutlicher Farbunterschied entstand. Nach vollendeter Präparation und Konservierung wurden die Knochen numeriert und wieder in Fundstellung gebracht.

Auf einer weiteren Serie Übersichtsphotos sind sodann die Nummern eingetragen worden, wobei ich die Gelegenheit hatte, den Ablauf dieser Arbeitsgänge in der Werkstatt des Hessischen Landesmuseums, Darmstadt, zu verfolgen und die Kontrollarbeiten selbst durchzuführen. Damit sind Verwechslungen praktisch völlig ausgeschlossen. Nur auf diese Weise ist es möglich geworden, für zahlreiche Sesamoide und einige Wurzelknochen, die nur im Skelettverband exakt bestimmbar sind, im Rahmen der morphologischen Beschreibung Bestimmungsschlüssel aufzustellen. Es stellte sich auch heraus, daß für solche Bestimmungsarbeiten die Rekonstruktion des gesamten Skelettes von unschätzbarem Wert ist.

#### 4. Terminologie und Meßmethoden

Die wichtigsten Fachausdrücke, die in der morphologischen Beschreibung verwendet werden, sind hier in tabellarischen Übersichten zusammengestellt worden. Um die Orientierung zu erleichtern, wurde bei der Knochenterminologie der Gliedmaßen eine gesonderte Tabelle für die Synonymie im Basipodium (= Synonymie der Wurzelemente) gegeben. Während manche Autoren auch bei Säugetieren auf die für Tetrapoden allgemein anwendbare Terminologie zurückgreifen, werden in dieser Arbeit (nach Übereinkunft mit den anderen Be-

arbeitern der Höwenegg-Fauna) die Bezeichnungen der Säugetierosteologie benützt, wie sie auch in der Veterinär-anatomie gebräuchlich sind.

Die Vermessung der Knochen wurde soweit wie möglich nach der Methode von DUERST (1926) durchgeführt. Merklich abweichende Meßstrecken werden im Text erläutert.

Für die Vermessung der Zähne habe ich mich der Methode von HEISSIG (1969: 9) angeschlossen.

Tabelle 1. Richtungsbezeichnungen am Schädel

aboral	rumpfwärts von der Mundhöhle weg
dorsal	nach oben
lateral	zur Seite, randlich
medial	zur Mitte (= mediane Sagittalebene) hin, mitten
oral	zur Mundhöhle hin
rostral	zur Schnauzenspitze hin
transversal	quer zur Längsachse
ventral	nach unten
vertikal	senkrecht

Tabelle 2. Richtungsbezeichnungen an den Gliedmaßenknochen der Skelette

anterior	vorn am Stylopodium und Zeugopodium
distal	vom Rumpf weg, als Richtungsangabe in der Längsachse der Gliedmaßen
dorsal	vorn, an Vorder- und Hintergliedmaßen vom Bereich der Wurzelknochen bis zu den Hufknochen
lateral	zur Seite hin, als Richtungsangabe auf die mediane Sagittalebene des gesamten Skelettes (nicht der einzelnen Gliedmaße) bezogen
marginal	zum Rand hin bzw. randlich gelegen, als Richtungsangabe bzw. Lagebeziehung zur Längsachse der einzelnen Gliedmaße
medial	zur Mitte hin, siehe lateral
median	mitten bzw. nahe der Mitte gelegen, siehe marginal
plantar	hinten, siehe dorsal
posterior	hinten, siehe anterior
proximal	zum Rumpf hin, siehe distal

(Von der Alternative: superior = oberhalb und inferior = unterhalb wird am postcranialen Skelett kein Gebrauch gemacht)

Tabelle 3. Synonymie der Wurzelemente

Tetrapoden allgemein		Säugetier-Osteologie
	Carpus	
Os radiale		Scaphoid
Os intermedium		Lunatum
Os ulnare		Cuneiforme
Os carpi accessorium		Pisiforme
Os carpi primum		Trapezium
Os carpi secundum		Trapezoid
Os carpi tertium		Magnum
Os carpi quartum (et quintum)		Unciforme
	Tarsus	
Os tibiale		Astragalus
Os fibulare		Calcaneus
Os centrale		Naviculare
Os tarsi primum		Entocuneiforme
Os tarsi secundum		Mesocuneiforme
Os tarsi tertium		Ectocuneiforme
Os tarsi quartum (et quintum)		Cuboid

Tabelle 4. Morphologische Bezeichnungen an den Backenzähnen (im Anschluß an HEISSIG 1969: 11, Abb. 2) des Oberkiefers:

Antecrochet	Metaconulus
Brücke der Prämolaren	Metaconus
Cingulum	Metaloph
Crista	Metastyl
Crochet	Paraconus
Ectoloph	Parastyl
hintere Protoconusfurche	Parastylfalte
Hypoconus	Postfossette
Hypoconusfurche	Präfossette
Hypostyl	Protoloph
Medifossette	Protoconulus
Medisinus	Protoconus
Mesostyl	vordere Protoconusfurche

### 5. Morphologische Beschreibung

#### 5.1 Schädel (Abb. 3–8)

Die Schädel der beiden Skelette (I 1953 und F 1954) sind infolge der starken seitlichen Kompression während der Fossilisation so stark zerbröckelt, daß sie nicht körperlich präpariert werden konnten. Deshalb wird als Grundlage für die Schädelbeschreibung des Höwenegg-*Aceratherium* vorwiegend der Karlsruher Schädel (Hö 25/55) herangezogen. Unter den isolierten Schädeln ist er das am besten erhaltene Exemplar. Außer dem wesentlich unvollständigeren Darmstädter Stück (Hö 56/7) ist der Karlsruher Schädel das einzige Exemplar, dessen Erhaltungszustand die körperliche Konservierung erlaubt.

Zu dem Karlsruher Calvarium (im Sinne von DUERST, 1926: 231) ist unter dem gesamten Fundgut der Höwenegg-Grabungen kein Unterkiefer zu finden, den man als „passend“ oder „unter Vorbehalt dazugehörend“ bezeichnen könnte. Am Oberkiefer des Calvariums fehlt das Praemaxillare zum Teil und damit der obere Schneidezahn. Abgesehen vom hintersten Abschnitt der Schädelbasis sind im übrigen alle Details wenigstens einseitig erhalten. Da der Schädel dorso-ventral durch Gebirgsdruck etwas gestaucht wurde, ist er transversal ein wenig gespreizt und infolgedessen breiter als ursprünglich. Die für die Bestimmung wichtige Position des Hinterhauptes und des Nasenbeines ist jedoch einwandfrei zu ermitteln. Auf den gesamten Knochenoberflächen des Schädels sind nirgendwo die Schädelsturen bzw. Knochengrenzen erkennbar.

Aufgrund des geschilderten Erhaltungszustandes kann man Form und Lage der diagnostisch wichtigsten Knochen in großen Zügen beschreiben.

#### Nasale

Das keilförmige Nasale ist nach rostral zugespitzt. Seine dorsale Wölbung verläuft transversal konvex und sagittal konkav. Die Nasalia beider Seiten ergänzen sich zu einer Art First, der zusammen mit den freistehenden, vertikalen Kanten der Maxillaria einen hohen Naseneinschnitt bildet. Der Naseneinschnitt beginnt über der

transversalen Verbindungslinie der ersten Praemolaren und endet in der Transversalebene zwischen Praemolar- und Molarreihen.

#### Frontale

Im Frontale setzt sich die Dorsalkonkavität fort. Mit zunehmender Entfernung vom Nasale wird das Frontale breiter. Über der Orbita wird die größte Breite des Knochens durch einen wulstartigen Vorsprung zusätzlich betont. Vom Dach der Orbita an verjüngt sich das Frontale und geht ohne erkennbare Suturen in das Parietale über. Da kein Processus postorbitalis superior ausgebildet wurde, ist auch der Übergang von der Orbita zur Fossa temporalis am Rand des Schädeldaches nicht abgesetzt.

Die Knochenoberflächen der Nasalia und der Frontalia sind vollkommen glatt. Es ist nicht die Spur einer Rauigkeit, geschweige denn einer Höckerbildung wahrnehmbar. Es ist daher mit Sicherheit anzunehmen, daß weder Nasen- noch Frontalhörner ausgebildet waren.

#### Parietale

Die Knochengrenzen sind nicht erkennbar. Vom Übergangsbereich zwischen Frontalia und Parietalia an nimmt die Dorsalkonkavität an Stärke zu. Hinzu kommt eine transversal konvexe Wölbung über dem Hirnschädel. Am hintersten Abschnitt des Schädeldaches ist über eine kurze Strecke eine Crista sagittalis ausgebildet. Die Crista sagittalis mündet am Übergang vom Schädeldach zum Hinterhaupt in die Linea nuchalis terminalis. An der Übergangsstelle kommt es nicht zur hügelartigen Aufwölbung des Akrokraniums. Statt dessen steigt die Linea nuchalis terminalis beiderseits zum kantigen Opisthokranion an.

#### Praemaxillare

Das Praemaxillare ist beiderseits unvollständig. Die beiden Fragmente ragen über die Spitze der Nasalia hinaus nach rostral. Da sich an den ventralen Kanten keinerlei Reste von Alveolen erkennen lassen, andererseits die unmittelbare Region der Bruchstelle nicht verjüngt ist, muß angenommen werden, daß der Alveolarbereich mit dem Incisiven des Oberkiefers abgebrochen ist. Das bedeutet jedoch eine weit über das Nasale hinaus nach rostral vorragende Oberkieferregion.

#### Maxillare

Dieser große, weitverzweigte Knochen ist zwar vollständig erhalten, jedoch im Dorsalabschnitt seines facialen Teiles beiderseits eingedrückt. Dennoch ist in der Region zwischen dem Naseneinschnitt und der vorderen Außenwurzel des ersten Molaren ein niedriges, schmales Foramen infraorbitale erkennbar. Die Alveolenränder sämtlicher Backenzähne, die vor der Abzweigung des Jochbogens liegen (P<sup>1</sup>–M<sup>1</sup>), sind buccal resorbiert, so daß die Außenseiten der lateralen Wurzeln dieser Zähne frei in der Schädelwand liegen. Die Maxillaria sind an den Schädeln der beiden Skelette genauso aus-

gebildet. Das Freiliegen der Wurzeln liefert zusammen mit dem Grad der Usur der Backenzahn-Kronen die besten Indikatoren dafür, daß es sich in allen drei Fällen um adulte Individuen handelt. In der Regio lacrimalis am Vorderrand der Orbita befindet sich eine ca. 15 mm hohe und ebenso breite, rundliche Incisura lacrimalis. Sie geht intraorbital in den teilweise erhaltenen Sulcus lacrimalis über.

#### Die übrigen Schädelregionen

Da infolge des individuellen Alters des Schädels in den übrigen Schädelregionen keine erkennbaren Knochengrenzen zu erwarten sind, können die Einzelknochen aus diesen Bereichen nicht gesondert beschrieben werden. Deshalb werden im folgenden von der Seitenwand des Hirnschädels, dem Hinterhaupt und der Schädelbasis auffallende Merkmale im Zusammenhang beschrieben.

#### Jochbogen und Temporalregion

Unmittelbar unter dem Sulcus lacrimalis beginnt im Maxillare der Jochbogen. Diese hohe, schmale Knochenbrücke steigt mit konvexer Ventral- und gerader Dorsalkante allmählich nach hinten an. In seinem temporalen Abschnitt biegt der Processus jugalis squamosi scharf nach medial um. Somit steht er quer zur Längsachse des Schädels. In diesem Bereich bildet die Fossa glenoidea den ventralen Rand des Jochbogens.

Die schädelseitige Gelenkfläche des Kiefergelenkes ist walzenförmig ausgebildet. Dabei steht die Längsachse transversal. Die Walze weist lateral den größten Durchmesser auf, ist in der Mitte eingeschnürt und erweitert sich im medialen Abschnitt wieder. Diese charakteristische Ausbildung der squamosalen Gelenkfläche läßt Rückschlüsse auf die Form des Gelenkkopfes am Unterkiefer zu: Der Processus articularis mandibulae muß die Form eines Doppelkegels gehabt haben.

Über dem Kiefergelenk ist der Dorsalrand des Jochbogens als scheibenförmiger, scharfkantiger Fortsatz ausgebildet. Zwischen ihm und der Temporalwand des Schädels öffnet ein tiefer Einschnitt den Übergang von der Fossa temporalis zur Oticalregion. Hinter dem Kiefergelenk, am Übergang vom Jochbogen zur Oticalregion, ragt der außerordentlich robuste, lange Processus retroarticularis (= postglenoideus) nach ventral vor. Da sich an ihm keinerlei Gelenkflächenregion abhebt, hat es nicht den Anschein, als ob dieser Fortsatz gelenkigen Kontakt mit dem Unterkiefer gehabt hätte.

Unmittelbar hinter dem Processus retroarticularis senkt sich der dreieckige Porus acusticus externus tief in den Schädel ein. Sein nach hinten ansteigendes Dach wird von der Begrenzungskante zwischen Fossa temporalis und Hinterhaupt gebildet. Sein Hinterrand ist dadurch entstanden, daß der Processus posttympanicus des Squamosum eine lateral ausladende Platte bildet. Ventral vom Porus acusticus externus berühren sich Processus retroarticularis und Processus posttympanicus. Der Übergang des Randes der Fossa temporalis in die

Linea nuchalis terminalis ist nicht erhalten geblieben. Ventral dieses Bereiches und medial an den Processus posttympanicus anschließend, ragt der schlanke Processus paroccipitalis nach ventral. Er ist fast genauso lang wie der Processus retroarticularis, jedoch viel grazier gebaut. Durch einen schräg nach medial zur Schädelbasis hin verlaufenden, bemerkenswert tiefen Einschnitt wird der Processus paroccipitalis vom Condylus occipitalis getrennt.

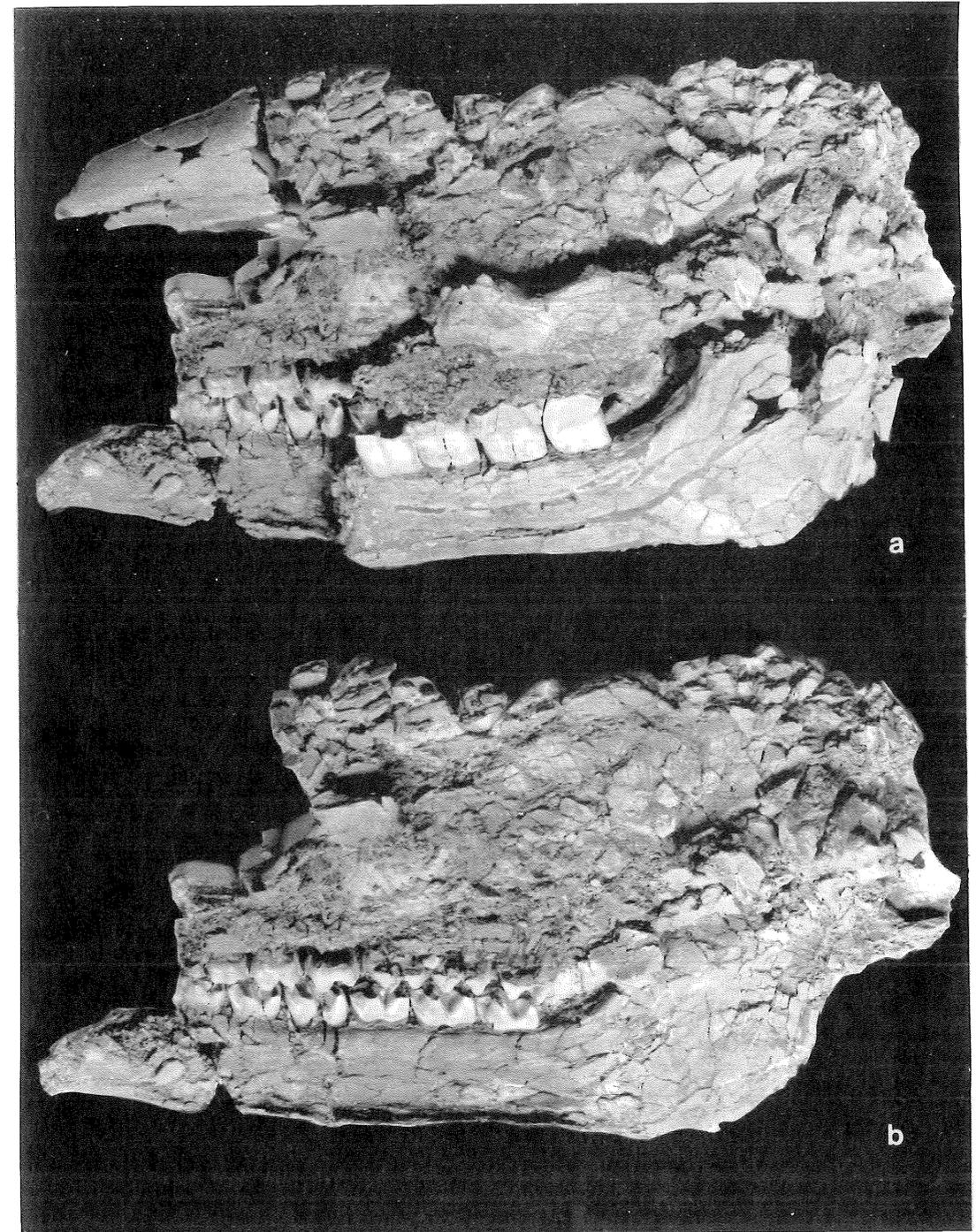
#### Hinterhaupt

Der obere Abschnitt des Hinterhauptes steht senkrecht. Nur unmittelbar unterhalb der Linea nuchalis terminalis ist er eingesenkt. Aus dem mittleren Teil der Occipitalwand ragt ein Wulst vor, der in Richtung auf das Foramen magnum stärker wird. In bemerkenswert großem Abstand von der Schädelbasis ist der Wulst giebelartig aufgespalten. Infolgedessen ist das Foramen magnum nur ventral sowie zwischen den Condyli occipitales rundlich. Nach dorsal hingegen, unter den Giebel, keilt es spitz aus. Eine schlitzförmige dorsale Fortsetzung des Foramen magnum findet sich im allgemeinen nur am Hinterhaupt von Jungtieren, bei denen die Verknöcherung des Schädels noch nicht abgeschlossen ist. Diese Möglichkeit ist in unserem Falle jedoch vollkommen auszuschließen, da es sich hierbei – wie wir am Maxillare gesehen haben – bestimmt um ein bereits längere Zeit ausgewachsenes Individuum handelt. Die beiden Condyli occipitales ragen gegenüber dem Opisthocranium nur sehr wenig nach caudal vor. Das ist nur teilweise darauf zurückzuführen, daß das Hinterhaupt in Richtung der Schädellängsachse etwas gestaucht ist. Der Hinterhauptabfall ist ursprünglich auch schon recht steil gewesen. Die flachen Condyli occipitales sind steil nach ventral abgewinkelt.

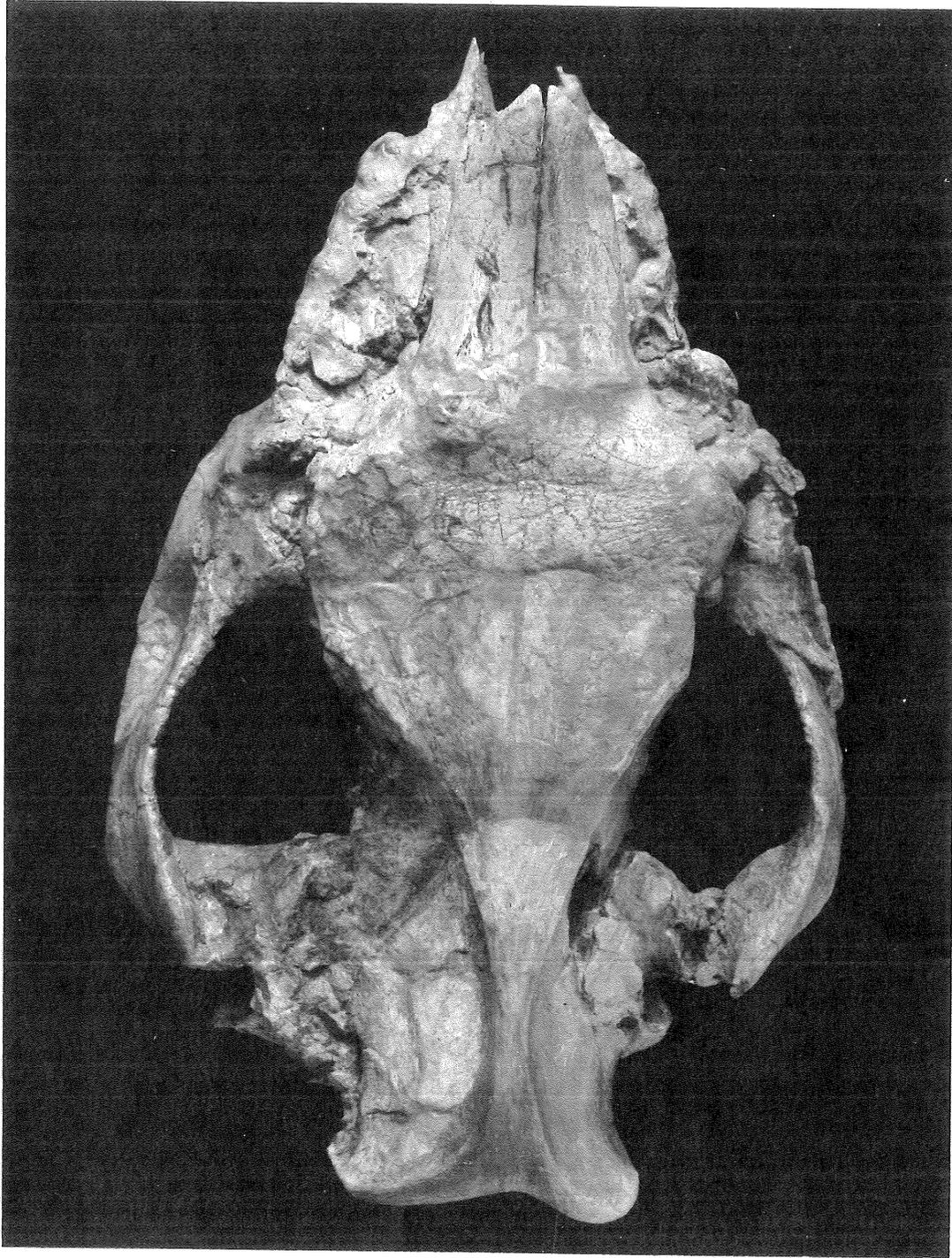
#### Schädelbasis

An der Schädelbasis ist das Munddach vollständig erhalten. Anschließend beginnt der palatinale Rand der Choanen in der Grenzebene zwischen den beiden letzten Molaren. Er zieht in schlank-elliptischem Bogen zwischen den Pterygoiden hindurch noch ein kleines Stück caudal und verliert sich in der Basisphenoid-Region. Die vor der Praesphenoid-Region erkennbare Ruine ist ein Fragment des Vomer. Im Übergangsbereich zwischen Pterygoid und Sphenoid befindet sich ein Knochenkanal, dessen vordere und hintere Öffnung als Foramen alare orale und aborale gedeutet werden. Es würde sich demnach um den Canalis alaris (= Alisphenoidkanal) handeln. Die hintere Öffnung dieses Kanals, die auch als Foramen pterygoideum bezeichnet wird, ist auch in Seitenansicht des Schädels in typischer Position erkennbar (siehe Abb. 5).

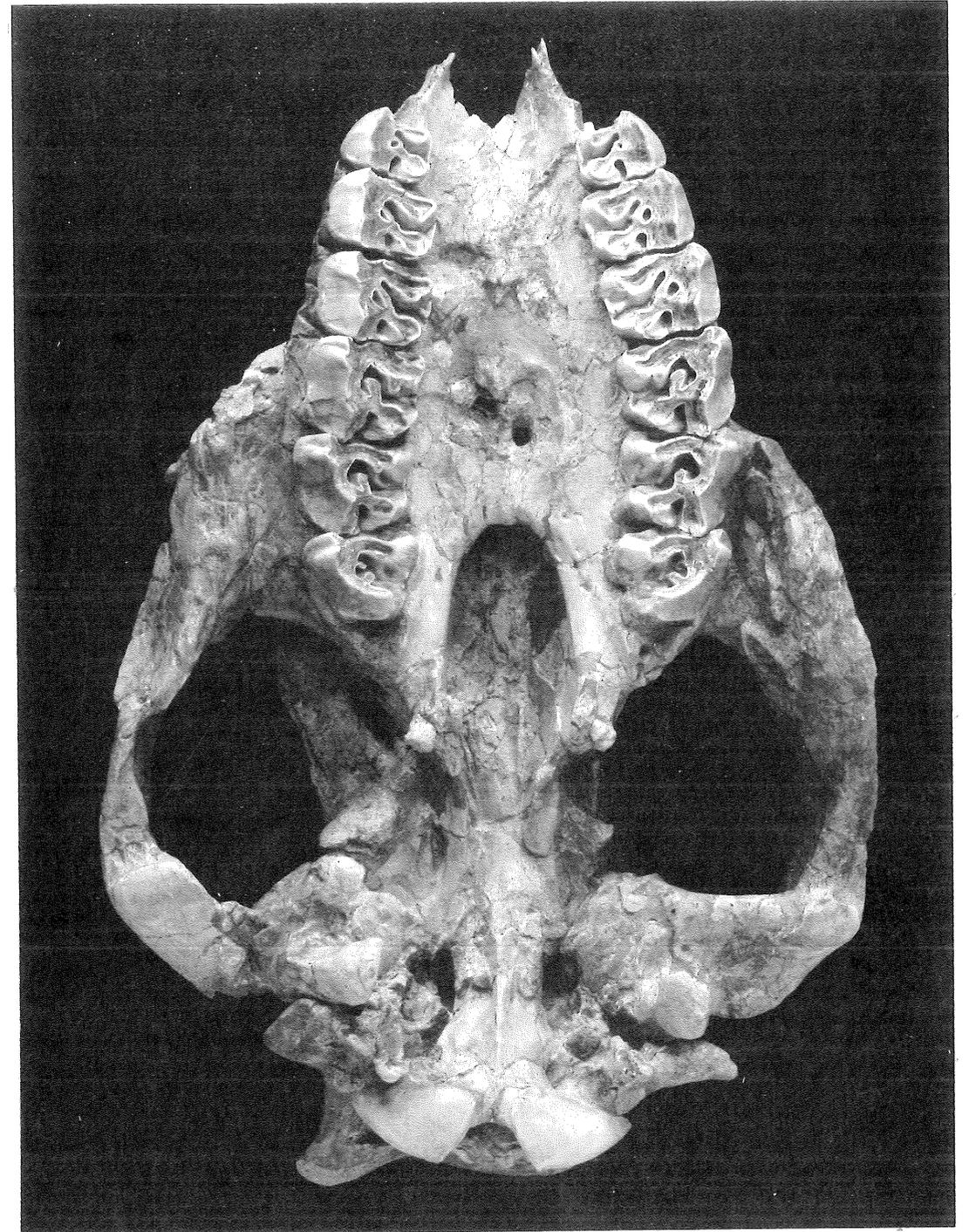
Umrahmt von den basalen Grenzregionen des Temporale, Sphenoid und Occipitale findet sich eine ausgedehnte Schädelöffnung. Aufgrund ihrer Position und ihrer unregelmäßigen Umrandung ist sie als Verschmelzungsprodukt des Foramen ovale mit dem Foramen ca-



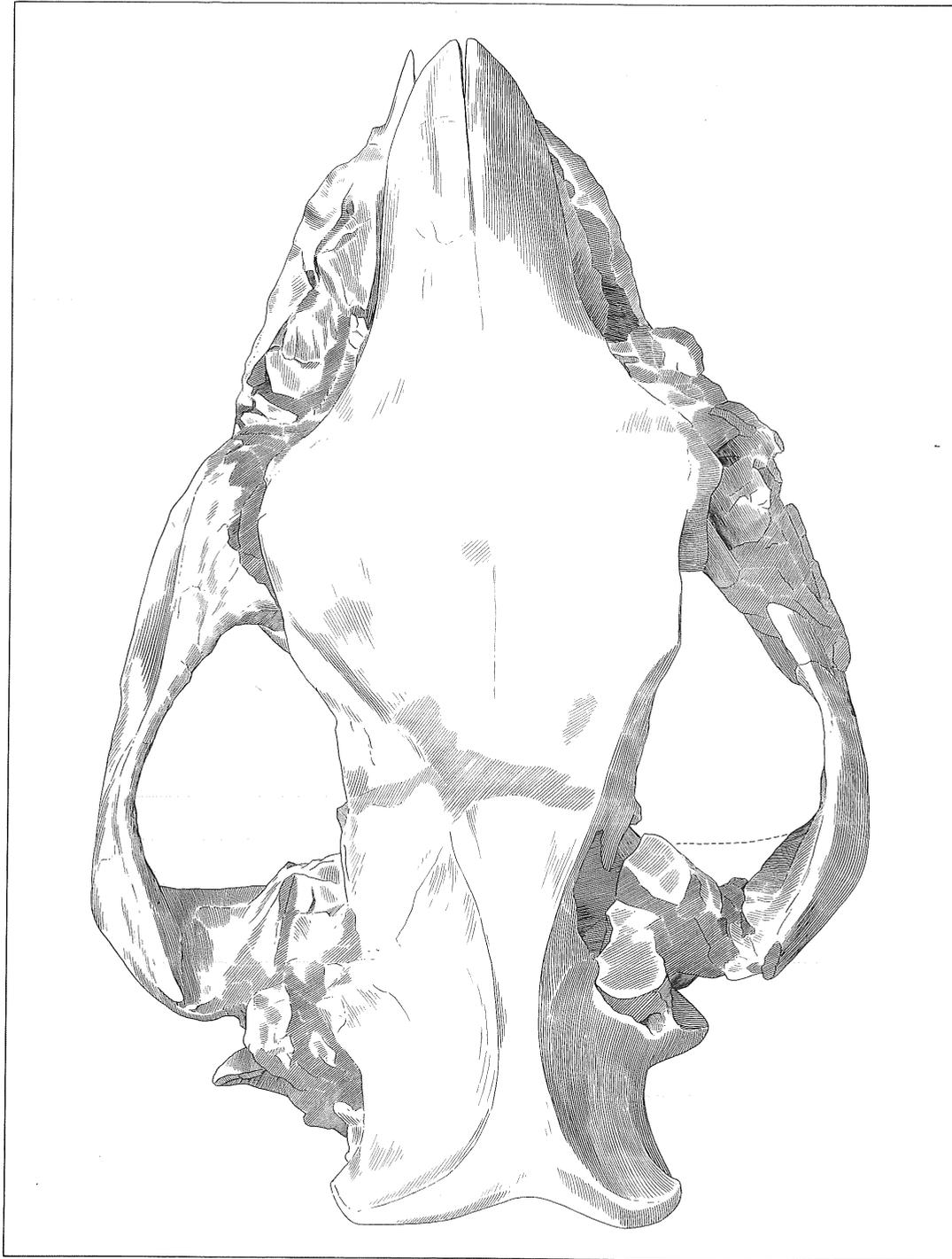
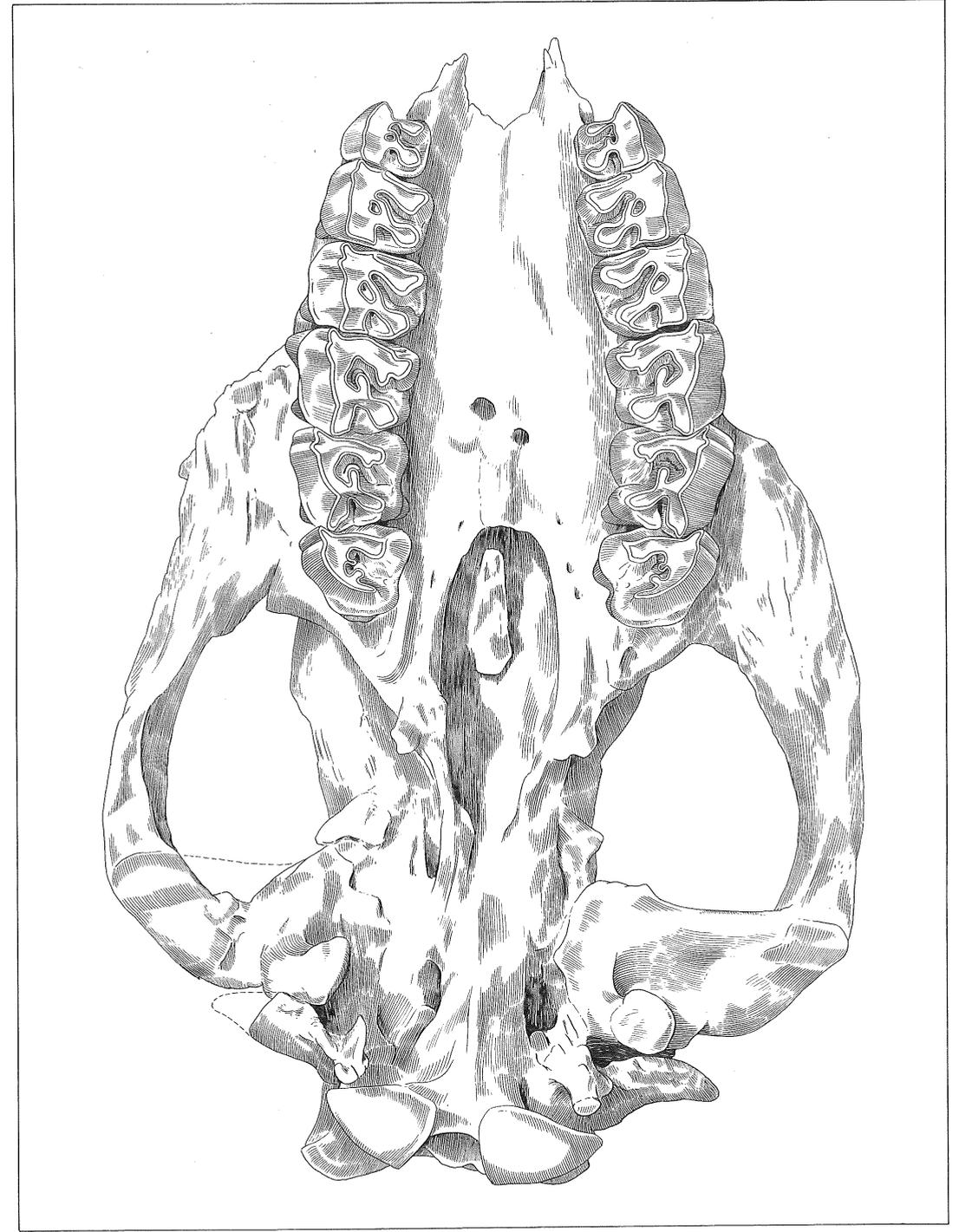
Tafel 2. Schädel des Skelettes I 1953, in Kreidewachs eingegossen, Ansicht von links (= Oberseite in Fundlage), a) alle konservierten Teile in Fundlage, b) nach Entfernung der isoliert präparierten Reste des linken Ober- und Unterkiefers sowie des Nasale. Hess. Landesmuseum Darmstadt, x 0,212.

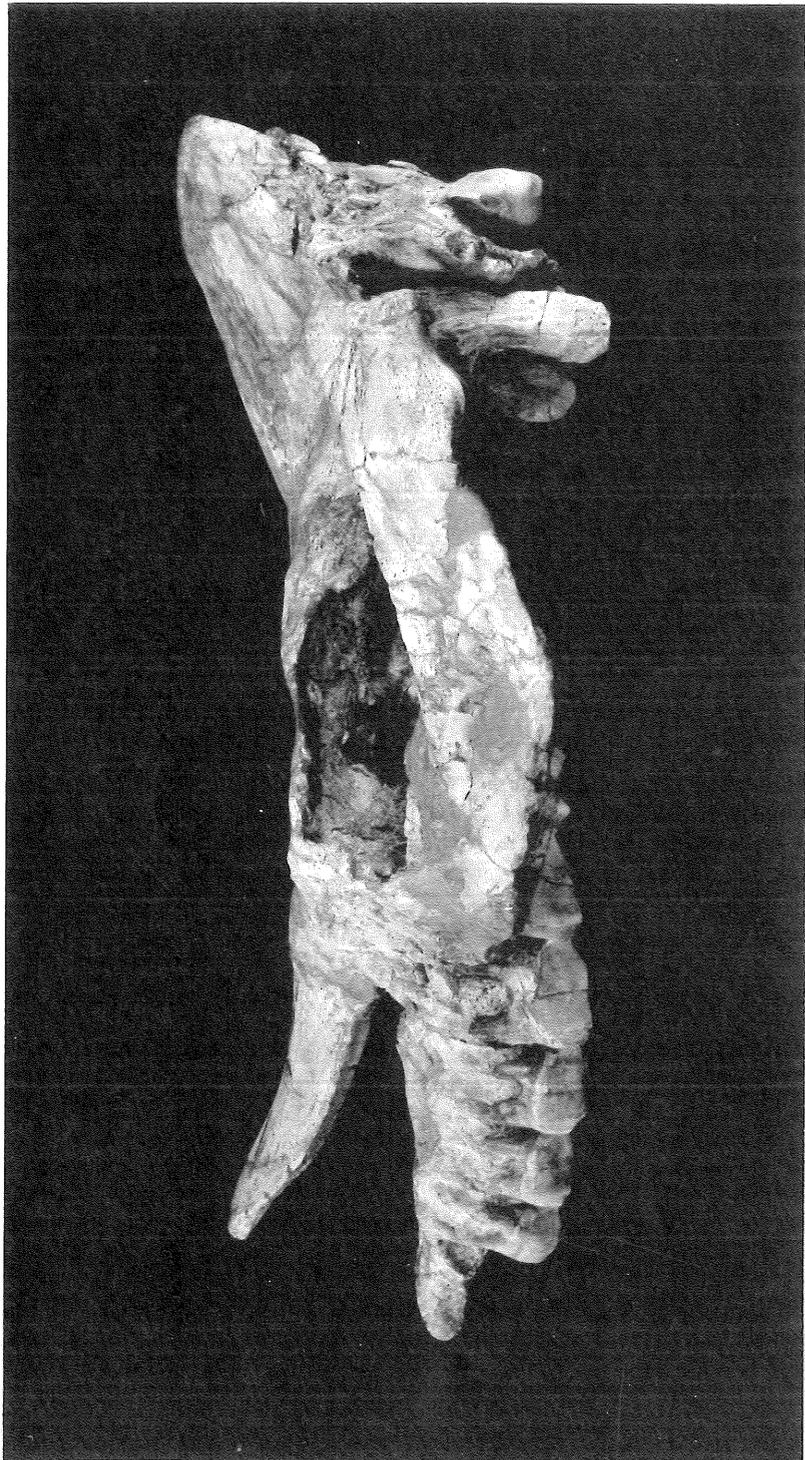


Tafel 3. Schädel des *Aceratherium* von Höwenegg fragmentär, Dorsalansicht, te-pli 12, Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe, x 0,315.

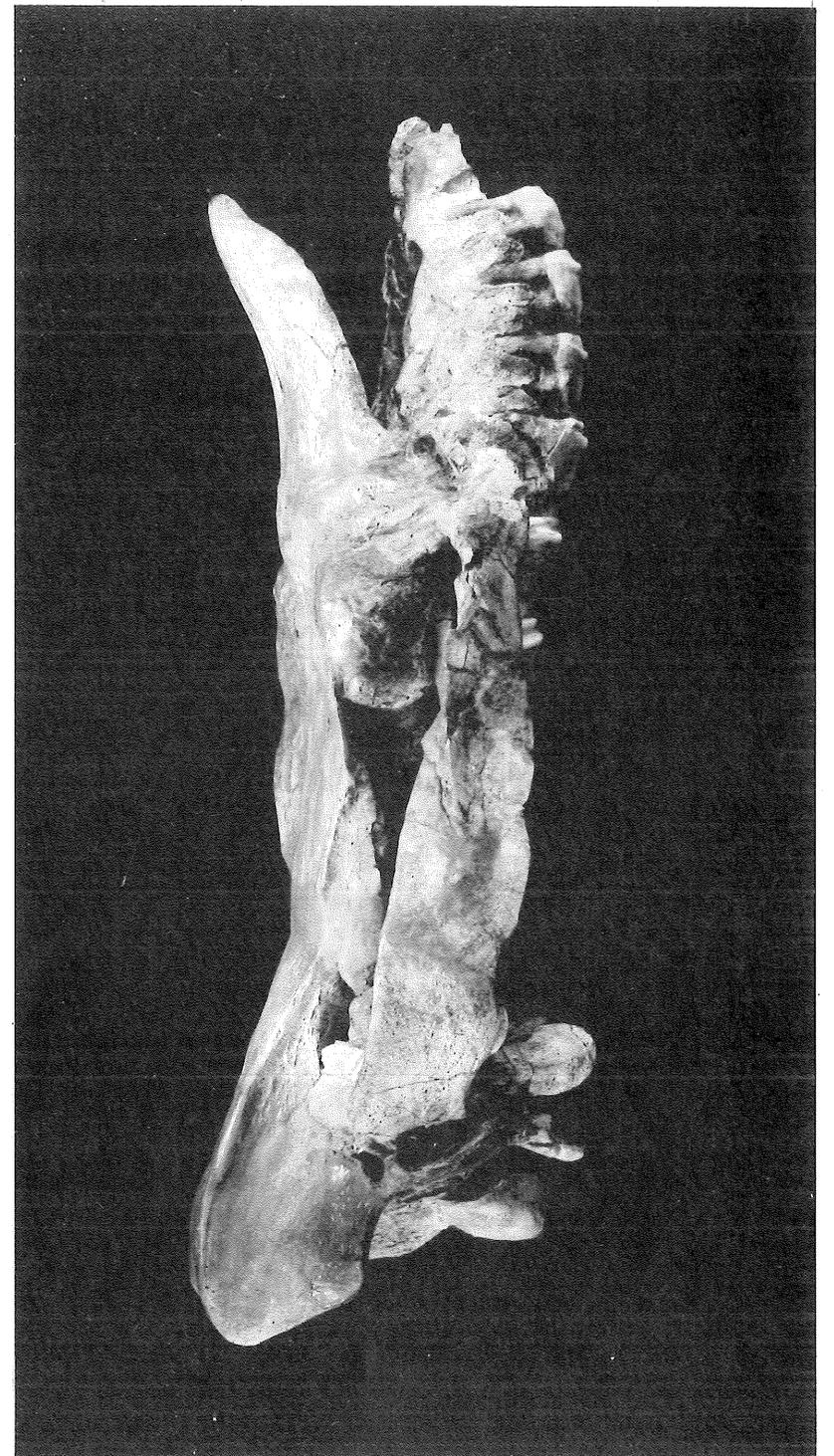


Tafel 4. Schädel des *Aceratherium* von Höwenegg fragmentär, Basisansicht, te-pli 12, Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe, x 0,315.

Abbildung 3. Schädel von *Aceratherium*, Ansicht von dorsal, x 0,315.Abbildung 4. Schädel von *Aceratherium*, Ansicht von ventral (Basisansicht), x 0,315.



Tafel 5. Schädel des *Acera-therium*, Ansicht von links, te-pil 12, Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe, x 0,315.



Tafel 6. Schädel des *Acera-therium*, Ansicht von rechts, te-pil 12, Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe, x 0,315.



Abbildung 5. Schädel von *Aceratherium*, Ansicht von links, x 0,315.

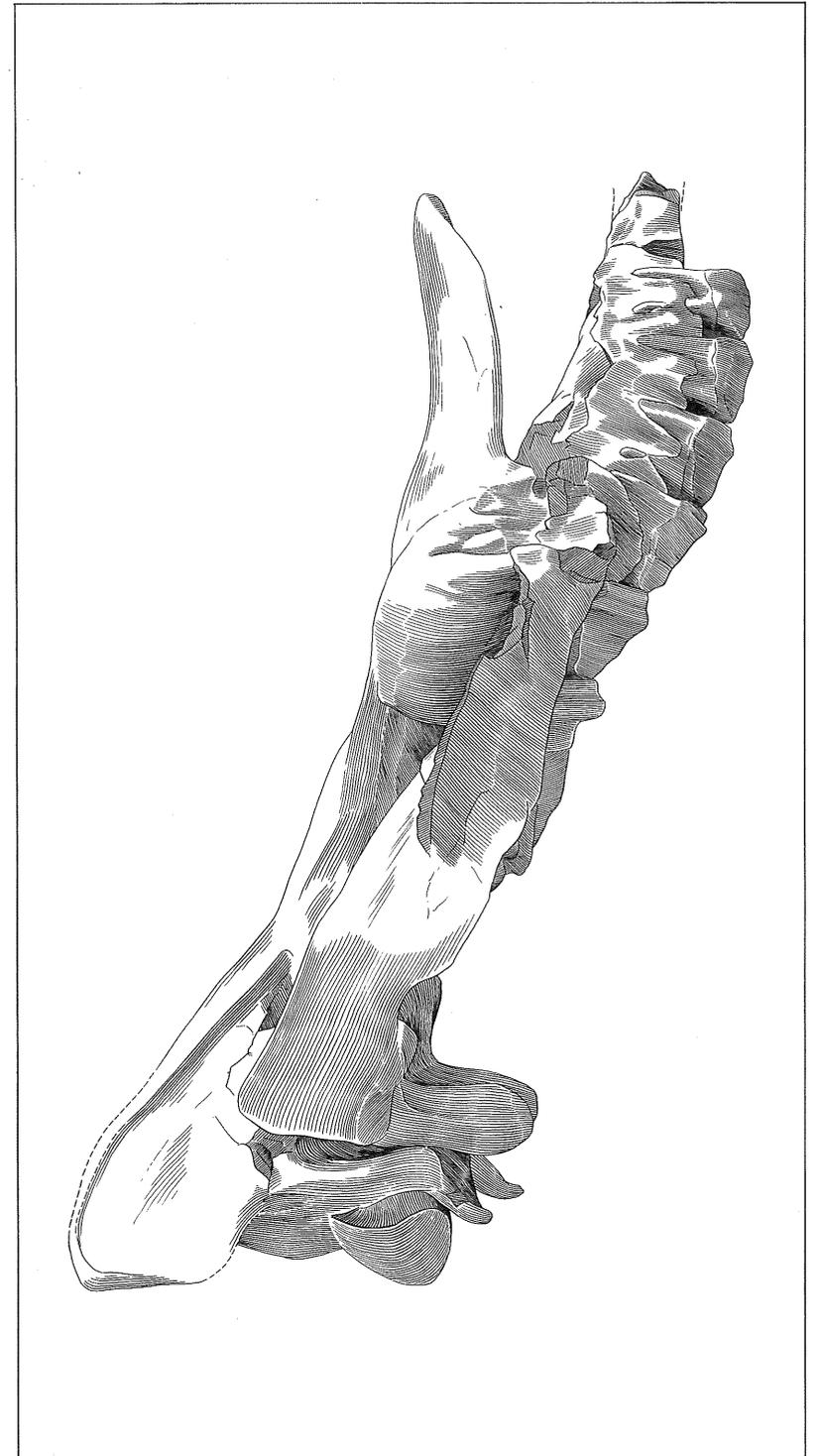


Abbildung 6. Schädel von *Aceratherium*, Ansicht von rechts, x 0,315.

roticum und dem Foramen jugulare zu definieren. Anschließend ist das kleine Foramen condyloideum sive Foramen nervi hypoglossi beiderseits auf der Schädelbasis sichtbar.

Lateral vom Foramen condyloideum verläuft ein in transversaler Richtung breit ausgehender Spalt zwischen Processus retroarticularis und Processus paroccipitalis nach cranial bis zum Meatus acusticus externus. Der äußere Rand dieses für Nashörner typischen Spaltes wird auch als Meatus spurius (= „falscher Gehörgang“) bezeichnet.

### 5.2 Gebiß

Die Zähne an den Schädeln der beiden Skelette sind alle fragmentär oder aus vielen kleinen Fragmenten zu-

sammengesetzt. Deshalb werden zur Beschreibung der Backenzähne auch die beiden sehr gut erhaltenen Zahnreihen am Karlsruher Schädel herangezogen. Das Vordergebiß kann nur nach den an den Schädeln der Skelette erhaltenen Fragmente rekonstruiert werden. Aus diesen Belegen folgt jedoch, daß die Skelette vom Höwenegg die Gebißformel aufweisen, die bei den Rhinocerotidae des Jungtertiärs am weitesten verbreitet war:

$$\frac{1 \cdot 0 \cdot 4 \cdot 3}{2 \cdot 0 \cdot 4 \cdot 3}$$

#### Vordergebiß

Der  $I^1$  ist nur an dem stark zertrümmerten Schädel des Skelettes F 1954 nachweisbar. Bei seiner Freilegung kamen vor der Backenzahnreihe des Oberkiefers und über dem Vordergebiß des Unterkiefers die Knochen-

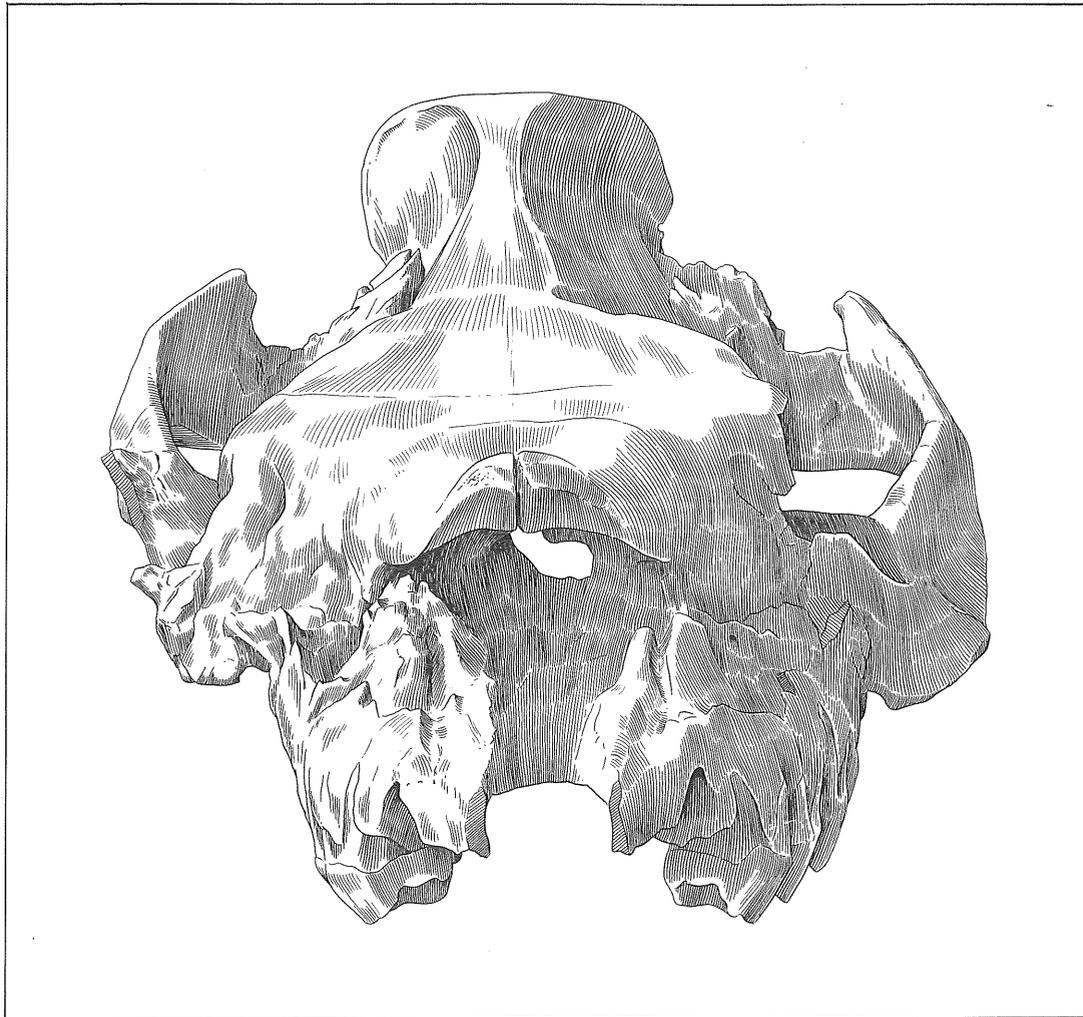


Abbildung 7. Schädel von *Aceratherium*, Ansicht von vorn, x 0,4.

fragmente der Prämaxillarregion zusammen mit einigen Zahnsplittern zum Vorschein. Diese Zahnsplitter stammen weder von Backenzähnen, noch vom Vordergebiß des Unterkiefers. Daher betrachte ich diese Splitter als Hinweis auf einen  $I^1$ , der vermutlich nur schwach entwickelt war. Der schlanke Processus praemaxillaris, der an allen drei Schädeln fragmentär nachweisbar ist, spricht ebenfalls dafür, daß der obere Incisivus nur schwach entwickelt war.

Von den Schneidezähnen des Unterkiefers ist der  $I_1$  ein winziger Zahn mit kugeliger Krone und einer walzenförmigen Wurzel. Der robuste  $I_2$  ist hochkronig. Sein Querschnitt ist sowohl an der Kronenbasis als auch an der Wurzel rundlich. Die Krone weist lingual eine ausgehende Usur auf. Infolgedessen ist sie keilförmig zuge-

schliffen. Das relativ kurze Oval der Usur zeigt außerdem, daß der Zahn ziemlich steil im Kiefer eingepflanzt gewesen sein muß. Die gewölbte Labialseite der Krone ist von glattem Schmelz überzogen.

#### Backenzähne (Abb. 9)

Die Backenzahnreihe besteht im Ober- und Unterkiefer aus 4 Prämolaren und 3 Molaren. Der  $P^1$  ist jedoch nur an dem Darmstädter Schädel Hö 56/7 nachweisbar, während der  $P_1$  lediglich am Unterkiefer des Skelettes F 1954 belegt ist. Diese beiden vordersten Backenzähne sind so weitgehend reduziert, daß sie viel kleiner sind als die nachfolgenden zweiten Prämolaren. In der Terminologie der Backenzähne folge ich K. HEISSIG (1969: 10–12, Abb. 1–3).



Abbildung 8. Schädel von *Aceratherium*, Ansicht von hinten, x 0,4.

## Backenzähne des Oberkiefers

Der kleine P<sup>1</sup> hat einen dreieckigen Grundriß. Die hervortretenden Kronenelemente sind Ectoloph und Metaloph, über denen eine durchgehende Usurfläche liegt. Der Ectoloph ist mesial zu einem schwachen Parastyl verdickt. Die Regionen des Paraconus und Metaconus kann man nicht voneinander unterscheiden. Vor dem Metaloph entspringt eine schlanke Crista. Sie verläuft steil abfallend nach lingual und mündet in ein basales Cingulum. Distal vom kurzen, gedrunghenen Metaloph biegt der Ectoloph nach lingual um. Es läßt sich daher nicht eindeutig entscheiden, ob es sich bei der distalen Verdickung um ein Metastyl oder Hypostyl handelt. Die linguale Mündung des dreiseitigen, von Ectoloph und Metaloph entspringenden Tales wird von einem schlanken, jedoch ausgeprägten Basalcingulum abgeschlossen. Die dreikantige Wurzel des P<sup>1</sup> trägt lingual und distal je eine Einschnürung. Diese deuten darauf hin, daß es sich hier infolge Reduktion um drei verschmolzene Wurzelpartien handelt. Diese Wurzelform ist auch an der P<sup>1</sup>-Alveole des Karlsruher Schädels erkennbar. Die dreikantige Mündung dieser Alveole läßt lingual und di-

stal je einen scharfkantigen Vorsprung erkennen, was auf Einschnürungen der Wurzel hinweist.

Die übrigen Prämolaren (P<sup>2</sup>-P<sup>4</sup>) sind molarform ausgebildet (im Sinne von HEISSIG 1969: 15, Abb. 4d). Sie nehmen von mesial nach distal an Größe, vor allem an Breite zu. Während der P<sup>2</sup> seine größte Breite über dem Metaloph an der Kronenbasis hat, sind die beiden hinteren Prämolaren über dem Protoloph am breitesten. Während die Hypoconusfurche an allen drei Prämolaren ausgebildet ist, fehlen die Protoconusfurchen an P<sup>2</sup>, an P<sup>3</sup> sind sie nur schwach entwickelt und an P<sup>4</sup> deutlich ausgeprägt. Die hintere Protoconusfurche ist dabei jeweils tiefer eingeschnitten als die vordere. Der Metaloph der drei Prämolaren nimmt in der Zahnreihe von mesial nach distal an Länge gegenüber dem Protoloph ab. Da er länger oder ebensolang wie der Protoloph ist, haben die Prämolaren etwa rechteckige Grundrisse, wobei die längere Seite transversal verläuft. Das vom Metaloph nach mesial abzweigende Crochet ist an den beiden hinteren Prämolaren so stark entwickelt, daß es sich in einem mittleren Uurstadium bereits mit dem Ectoloph vereinigt hat. Infolgedessen ist es bei diesen beiden

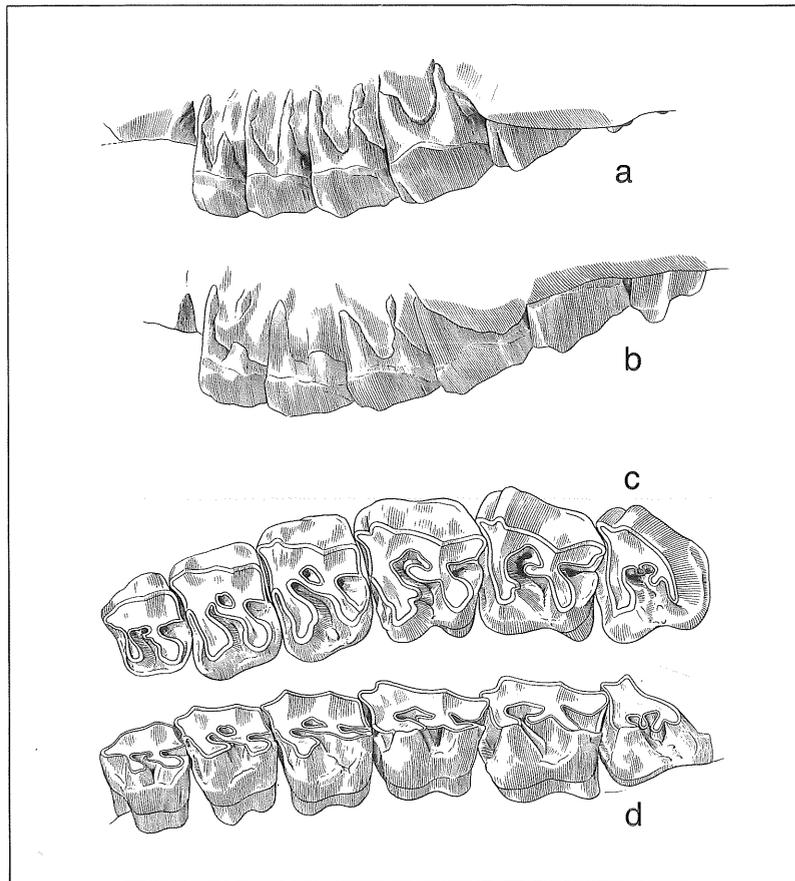


Abbildung 9. a) *Aceratherium*, Backenzahnreihe des linken Oberkiefers von buccal. b) *Aceratherium*, Backenzahnreihe des rechten Oberkiefers von buccal (spiegelbildlich). c) *Aceratherium*, Backenzahnreihe des linken Oberkiefers, Ansicht von occlusal. d) *Aceratherium*, Backenzahnreihe des linken Oberkiefers, Ansicht schräg von medio-ventral, x 0,315.

Zähnen auch zur Ausbildung einer Medifossette gekommen. Auch die Ausbildung von basalen Cingula nimmt in der Zahnreihe von mesial nach distal ab. Die Krone des P<sup>2</sup> ist von einem durchziehenden Cingulum umrahmt, welches nur die Buccalseite freiläßt. An den beiden hinteren Prämolaren ist die Cingulumbildung auf den Abschluß des Tales des Medisinus auf der Lingualseite beschränkt. Dazu kommt beim letzten Prämolaren in der Talsohle vor dem cingulären Abschluß noch eine niedrige accessorische Höckerbildung.

Über die Größe der Einzelzähne in der Backenzahnreihe des Oberkiefers geben die Maße von P<sup>2</sup>-M<sup>3</sup> am Karlsruher Schädel Auskunft. Nur an diesem Schädel sind die Backenzähne so gut erhalten, daß keine Meßfehler infolge des Präparations- und Konservierungszustandes zu erwarten sind. Es wurden jeweils die größte Länge und größte Breite gemessen und zwar nach der Methode von HEISSIG (1969: 9-10 und Abb. 1). Alle Maße sind in Millimetern angegeben.

linke Zahnreihe			rechte Zahnreihe		
Zahn	Länge	Breite	Länge	Breite	
P <sup>2</sup>	26,5	39,5	27,5	40,0	
P <sup>3</sup>	33,0	49,0	32,5	49,0	
P <sup>4</sup>	34,0	52,5	35,5	53,0	
M <sup>1</sup>	42,0	53,0	42,0	55,0	
M <sup>2</sup>	42,0	55,5	43,0	54,5	
M <sup>3</sup>	42,0	53,0	42,0	51,5	

Von den drei Molaren zeigen die beiden vorderen einen nahezu vollkommen übereinstimmenden Bauplan. Im Gegensatz zu den übrigen Backenzähnen ist ihr Grundriß trapezförmig. Ihre größte Länge haben sie an der Außenseite. Das ist auf die bemerkenswerte Länge des Ectolophs zurückzuführen. Ihre größte Breite liegt über dem Protoloph. Der Metaloph ist nahezu gleich lang wie der Protoloph. Das Crochet ist stark entwickelt. Außerdem ist am Protoloph noch ein kleines Antecrochet ausgebildet. Infolgedessen sind die Protoconusfurchen, vor allem die hintere, besonders deutlich ausgeprägt. Die Hypoconusfurche scheint hingegen keine regelmäßig vorhandene Bildung zu sein. Am hier dargestellten Gebiß fehlt sie, während sie am Darmstädter Schädel an P<sup>3</sup>-M<sup>2</sup> ausgebildet ist. Zu einer eigentlichen Cingulumbildung ist es an den beiden vorderen Molaren nicht gekommen. Lediglich in der Talsohle an der lingualen Mündung des Medisinus stehen einige kleine Basalwarzen.

Im Gegensatz zu den Prämolaren sind an allen drei Molaren die buccalen Wände von Paraconus und Parastyl durch eine tief eingesenkte Parastylfalte voneinander abgesetzt. Im übrigen zeigt der letzte Molar einen von den beiden vorderen Molaren abweichenden Bauplan. Der Grundriß des Zahnes ähnelt eher einem Dreieck als einem Trapez, da die Außenwand auf einen sehr kurzen Abschnitt beschränkt ist. Sie besteht im wesentlichen

nur aus der Parastyl-Paraconus-Region. Der Protoloph verläuft nahezu transversal, während sich der Metaloph von der Paraconus-Region aus nach disto-lingual erstreckt. Der Protoloph ist nicht weiter untergliedert. Der Metaloph hat ein kleines Crochet ausgebildet. Diesem ragt vom buccalen Talrand des Medisinus aus ein kleinerer Wulst entgegen. An der Distalwand ist basal ein schwaches Cingulum ausgebildet.

## Backenzähne des Unterkiefers

Der vorderste Prämolare (P<sub>1</sub>) ist sehr niedrig und schmal. Die Krone besteht im wesentlichen aus einem längs verlaufenden Grat, der am Distalende nach lingual umgebogen ist. Der reduzierte Zahn wurde vermutlich nicht in die Kaufunktion einbezogen.

Die übrigen Backenzähne des Unterkiefers an den Schädeln der beiden Skelette sind in so viele Fragmente zerbrochen, daß keine exakten morphologischen Besonderheiten zur näheren Kennzeichnung der vorliegenden Rhinocerotidenform dazugewonnen werden können. Aus diesem Grunde wurde auch auf die Vermessung verzichtet.

## 5.3 Wirbelsäule, Rippen und Gürtel

Die Wirbelsäule, der Brustkorb sowie der Schulter- und Beckengürtel sind an keinem der beiden Skelette vollständig erhalten geblieben. Dennoch kann man sich anhand der vorliegenden Reste eine Vorstellung von diesen Regionen des Skelettes machen.

## Wirbelsäule und Rippen

Die Halswirbelsäule des Skelettes von 1954 wurde zusammen mit dem Schädel, Resten der Schulterblätter sowie dem vordersten Teil des Thorax in derselben Gipskappe (54/F5) geborgen. Unter dem sehr weitgehend in kleine Bruchstücke zerfallenen Knochenmaterial sind Reste von allen sieben Halswirbeln erkennbar. Die Wirbelkörper des fünften bis siebten Halswirbels liegen noch im ursprünglichen Verband. Die Halswirbelsäule des Skelettes von 1953 befindet sich in der Platte 53/13. Über die Zusammensetzung des Thorax lassen sich an den beiden Plattenpräparaten 53/13 und 54/F3 nähere Anhaltspunkte gewinnen. Der Übergang von der Halswirbelsäule zur Thoracalwirbelsäule ist teilweise vom Fragment des linken Schulterblattes verdeckt. Unter dem Margo thoracicus scapulae erkennt man noch eben die Zygapophysen der Gelenkverbindung zwischen siebtem Halswirbel und erstem Thoracalwirbel. Darauf folgen nach rechts sieben durch Rippenköpfe verdeckte Wirbelkörper von Thoracalwirbeln mit langen Dornfortsätzen. An den beiden vordersten Thoracalwirbeln sind die Spitzen der Dornfortsätze abgebrochen. Am vierten Thoracalwirbel ist die Spitze infolge mehrerer Querbrüche im Dornfortsatz nach oben aus der Reihe heraus verschoben worden. Unterhalb der Wirbel sind sechzehn Rippen von der rechten und weniger Rippenreste von der linken Körperseite auszumachen. Im Plattenpräparat 54/F3 liegen zehn Wirbel vor. Je-

doch von nur vier Wirbeln sind die niedrigen Dornfortsätze erhalten. Die randliche Lage der übrigen Wirbelkörper im Präparat zeigt, daß deren nicht konservierte Dornfortsätze ebenfalls niedrig waren. Ventral der Wirbelkörper liegen die Reste von mindestens 14 Rippenpaaren. Außer diesen Belegen für Wirbelsäule und Thorax liegen nur noch zwei Schwanzwirbel des Skelettes von 1953 vor, die neben den distalen Abschnitten der Femora gefunden worden sind.

Obwohl die beiden Plattenpräparate 53/13 und 54/F3 nicht von demselben Individuum stammen, lassen sie sich aneinander anschließen. Aus dieser Präparate-Kombination weitere Schlüsse zu ziehen ist wohl deshalb erlaubt, weil die beiden Skelette sicher von derselben Spezies stammen und die Variationsbreite im Rumpfskelett ohnehin nicht sonderlich groß ist. Vor eine Aussage über die Anzahl der Wirbel und Rippen im Achsenskelett müssen einige allgemeine Beobachtungen an Nashörnern gestellt werden:

In der Wirbelsäule von Nashörnern hat der zweite Thoracalwirbel den längsten Dornfortsatz. Nach cranial erfolgt eine steil abfallende Längenabnahme über den ersten Thoracal- und siebten Cervicalwirbel. Im weiteren Verlauf über die sechs vorderen Halswirbel wird die Länge allmählich weiter reduziert. Atlas und Epistropheus besitzen keine Dornfortsätze. Nach caudal nimmt die Länge der Dornfortsätze vom zweiten bis zum zehnten Thoracalwirbel ab. Im darauffolgenden Teil der Thoracal- und Lendenwirbelsäule bleiben die Längen der Dornfortsätze ungefähr gleich und nehmen nur gegen das Kreuzbein hin wieder ein wenig zu. Über das Kreuzbein in den Bereich der Schwanzwurzel nimmt die Länge der Dornfortsätze wieder ab. Mit der Reduktion des Wirbelbogens verschwinden die Dornfortsätze vom fünften oder sechsten Schwanzwirbel ab. Die Wirbelkörper im Rumpfbereich sind an ihrer Facies terminalis cranialis und caudalis jeweils etwa gleich hoch. Die einzige Ausnahme macht der vorletzte – im allgemeinen der dritte – Lendenwirbel. An seinem Wirbelkörper ist die Facies terminalis cranialis so hoch wie der Wirbelkörper seines Vorgängers, und die Facies terminalis caudalis ist so niedrig wie der Wirbelkörper des letzten Lendenwirbels sowie die Facies terminalis cranialis des Kreuzbeines. Außerdem weisen die beiden letzten Lendenwirbel die für *Perissodactyla* typische Besonderheit auf, daß sich an den stark verdickten Querfortsätzen Gelenkflächen befinden, die dem zusätzlichen Kontakt untereinander bzw. zwischen dem letzten Lendenwirbel und dem Kreuzbein dienen.

Bei den Rippen nimmt von cranial nach caudal in auffälliger Weise die Breite des Ventralendes ab. An der ersten Rippe ist nämlich das Ventralende ganz erheblich breiter als der Dorsalabschnitt unter den Gelenkköpfen. Diese Breitendifferenz verringert sich bis etwa zur achten Rippe, so daß die achte bis zehnte oder elfte Rippe auf ihrer ganzen Längserstreckung ungefähr gleich breit sind. Von hier ab nach caudal werden die Rippen in zunehmendem Maße ventral schmaler als dorsal. Die Rip-

pen acht bis zehn sind auch die längsten. Von ihnen aus nimmt die Rippenlänge sowohl nach cranial als auch nach caudal ab. Entsprechend verhält es sich mit dem Querschnitt im Mittelteil der Rippen, der bei diesen (8–10) rund-oval ist. Cranial und caudal werden die Querschnitte immer flacher und damit spitz-oval bis pfriemenförmig.

Auf der Grundlage der vorangegangenen, allgemein morphologischen Beobachtungen am Achsenskelett von Nashörnern kann mit ziemlich großer Sicherheit aus den beiden Plattenpräparaten das Rumpfskelett des Höwenegg-Nashorns interpretiert werden. In der Platte 53/13 befinden sich Thoracalwirbel mit langen Dornfortsätzen. Sie gehören in die craniale Hälfte des Thorax. Die Rippen mit den rundlichsten Querschnitten liegen dagegen im mittleren Teil des Rippenbereiches der rechten Körperseite. Das verwundert nicht, da viel mehr Rippenpaare als Thoracalwirbel in dieser Platte zu erkennen sind. Unter der Voraussetzung, daß die Rippen der rechten Körperseite vollzählig sind, tritt der vorderste rund-ovale Querschnitt bei der achten Rippe auf. In der Platte 54/F3 ist die vorderste Rippe mit rund-ovalem Querschnitt die dritte von vorn (an der Platte links). Darauf folgen noch mindestens elf Rippen. Nimmt man nun an, daß es sich bei der vordersten Rippe mit rund-ovalem Querschnitt auch hier um die achte handelt, so bestünde der Thorax der Höwenegg-Skelette aus 19 Rippenpaaren sowie 19 Thoracalwirbeln.

Im Plattenpräparat 54/F3 befindet sich auch der Übergang von der Thoracal- zur Lumbalregion der Wirbelsäule. Von den vier Wirbeln mit Dornfortsätzen unterscheiden sich die zwei cranialen von den beiden caudalen durch die Form ihrer Dornfortsätze. An den caudalen Wirbeln stehen die Gelenkflächen der Prae- und Postzygapophysen nicht nur sehr steil, sondern sie setzen auch ziemlich hoch an. Diese für Lumbalwirbel typische Lage der Gelenkflächen läßt vermuten, daß es sich bei den beiden Wirbeln um den ersten und zweiten Lendenwirbel handelt. Das darunterliegende Knochenfragment sieht auch eher einem Querfortsatz als einem Rippenstück ähnlich. Der letzte der zehn in der Platte liegenden Wirbelkörper weist als einziger in Längsrichtung einen deutlichen Höhenunterschied auf. Deshalb kann man ihn als dritten bzw. vorletzten Lendenwirbel ansprechen. Somit dürften an den Skeletten vier Lendenwirbel vorhanden gewesen sein.

Die Kreuzbeinregionen wurden zusammen mit den Becken (siehe dort) zugunsten diagnostisch wichtigerer Skelettabschnitte geopfert. Bei rezenten Nashörnern ist das Sacrum aus mindestens vier Wirbelelementen verschmolzen. Von den Schwanzwirbeln entspricht der kleinste ziemlich gut dem 15. Schwanzwirbel eines rezenten Javanashorns (Zoologisches Museum der Universität Zürich, Nr. 10927). Die Schwanzwirbelsäule dieses Skelettes besteht aus 21 oder 22 Wirbeln. Da außerdem W. H. FLOWER (1888: 83) für asiatische Nashörner 20–22 Schwanzwirbel angibt, wurden für unsere Skelette 21 Schwanzwirbel angenommen.

Alle diese Erörterungen über die Wirbelsäule und insbesondere den Thorax sind für die systematische Bestimmung und phylogenetische Eingliederung sowie ökologische und funktionelle Folgerungen belanglos. Sie bilden jedoch eine unentbehrliche Voraussetzung für die Rekonstruktion des gesamten Skelettes, wenn diese einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit widerspiegeln soll. In der Rekonstruktion des Skelettes (Abb. 89) wurde deshalb die Gliederung der Wirbelsäule festgelegt auf sieben Halswirbel, 19 Thoracalwirbel mit 19 Rippenpaaren, vier Lendenwirbel, vier Verschmelzungselemente im Kreuzbein und 21 Schwanzwirbel.

#### Gürtel

Von den Schulterblättern der beiden Skelette ist keines vollständig erhalten. Am Skelett von 1953 fehlt die Scapula dextra vollständig, während von der Scapula sinistra ein großer Teil im Plattenpräparat 53/13 erhalten ist. In der Gipskappe 54/F5 sind hingegen Reste von beiden Schulterblättern erhalten geblieben. Obwohl beide Skelette auf der rechten Seite gelegen haben, ist in beiden Fällen von den Schulterblättern der linken Seite, also der Fundoberseite, mehr erhalten geblieben als von der durchweg besser konservierten Fundunterseite. Trotz ihrer fragmentarischen Überlieferung kann man sich eine ungefähre Vorstellung von der Form der Scapula machen (siehe Rekonstruktion, Abb. 89).

Die sehr breite Scapula trägt eine Spina, die sowohl von der Basis des Angulus articularis als auch vom Margo vertebralis aus allmählich ansteigt. Etwa in der Mitte ihres Verlaufes ist eine sehr starke Tuberositas spinae ausgebildet. Sie biegt als dreieckiger Fortsatz nach caudal um und überdacht den Mittelabschnitt der Fossa infra spinam bis zum Margo thoracicus. Insgesamt trennt die Spina scapulae zwei Muskelgruppen bedeutend unterschiedlicher Größe voneinander, indem die Fossa infra spinam erheblich breiter ist als die Fossa supra spinam. Der Verlauf der Ränder des Schulterblattes ist nur im Bereich des Angulus articularis und des Collum spinae genau zu verfolgen: Über der Cavitas glenoidalis (= Fossa articularis) scapulae ist das Tuberculum supra-glenoidale als kräftiger Tuber scapulae ausgebildet. Gegen den Rand der Gelenkpfanne ist er durch eine breite Rinne (= Incisura fossae articularis) abgesetzt. Die Incisura wird medial nicht durch den Processus coracoides begrenzt, sondern zieht auch auf der Medialseite durch. Vom Tuber Scapulae aus verläuft der Margo cervicalis in einem schwach konkaven Bogen nach dorsal. Eine Incisura scapulae ist nicht ausgeprägt.

Da die Beckenknochen beider Skelette bereits vor der Ausgrabung weitgehend zerstört waren, sind sie für anatomische Betrachtungen nicht zu gebrauchen (s. S. 8).

#### 5.4 Gliedmaßen

Humerus (Abb. 10, Tab. 5)

An den beiden Skeletten ist keiner der Humeri vollständig erhalten. Das liegt vermutlich daran, daß diese Kör-

perregion während der Fossilisation infolge ihrer großen Breitenausdehnung besonders stark zusammengesenken ist. Darauf folgte wohl eine außerordentlich intensive Zertrümmerung einzelner Knochenabschnitte. Diese Verhältnisse wurden bereits bei der Entdeckung der Skelette in situ bemerkt (siehe 3. Bergung). Dennoch ist es möglich, aus den Fragmenten einen vollständigen Humerus zu rekonstruieren. Da es sich hier um die Kombination mehrerer Humeri von zwei Individuen handelt, wurde im proximalen Teil die Darstellung allgemein gehalten und auf die Interpretation von Details weitgehend verzichtet. Die Grundlage für den distalen Abschnitt des Humerus bildet in der Abbildung hauptsächlich die spiegelbildliche Darstellung des rechten Humerusfragmentes I 81 des Skelettes von 1953. Außerdem wurden für Einzelheiten die beiden Humeri F 53 und F 85 des Skelettes von 1954 benutzt.

Von diesen beiden Knochen liegen mehrere Fragmente vor. Zur Überarbeitung bei der Gesamtrekonstruktion der Gliedmaße (Abb. 90 und 92) dienten außerdem einige Einzelfunde von Humeri, die besser erhalten sind als die der Skelette. Es wurde vor allem das Karlsruher Exemplar, der linke Humerus 53/16 herangezogen sowie die beiden rechten Humerusfragmente 56/75 und 56/87 der Darmstädter Sammlung.

Die Ausbildung des Tuberculum majus und minus sowie der Tuberositas deltoidea konnte aus den eingangs erwähnten Gründen nur annähernd dargestellt werden. An mehreren Humerusfragmenten ist jedoch erkennbar, daß die Rinne für den Musculus biceps, der Sulcus intertubercularis, breit ausläßt und tief eingeschnitten ist und daß die Tuberositas deltoidea equidenartig weit distal liegt. An der distalen Epiphyse ist besonders bemerkenswert, daß die beiden Bandhöcker auf dem Epicondylus medial und lateral sehr weit vortragen. Aufgrund dieser Merkmalsausprägung weisen die Epiphysen sowie der proximale Teil der Diaphyse eine relativ große transversale Breite auf. Der distale Diaphysenabschnitt ist dagegen schmal. Auch die Trochlea humeri und die Fossa olecrani sind schmal ausgebildet. Die geringe Breite der Trochlea ist vor allem auf deren sehr schmalen fibularen Abschnitt zurückzuführen. Der radiale und der fibulare Anteil der Trochlea stehen bei den Höwenegg-Nashörnern in einem Breitenverhältnis von 3:2. In Lateralansicht erscheint der Humerus recht schlank, und die Epiphysen laden antero-posterior nur wenig aus, was auf den geringen Werten der Durchmesser beruht. Insgesamt ist das Relief des Knochens relativ wenig kontrastreich.

Radius (Abb. 11, 14 b, c, Tab. 6)

Als Grundlage für die Abbildung diente fast ausschließlich der sehr gut erhaltene linke Radius I 34 des Skelettes von 1953. Lediglich einige kleine Bereiche in den Marginalregionen der proximalen Gelenkflächen wurden nach dem rechten Radius F 86 des Skelettes von 1954 ergänzt. Der Radius I 34 läßt keinerlei Spuren von Formveränderung infolge der Fossilisation erkennen.

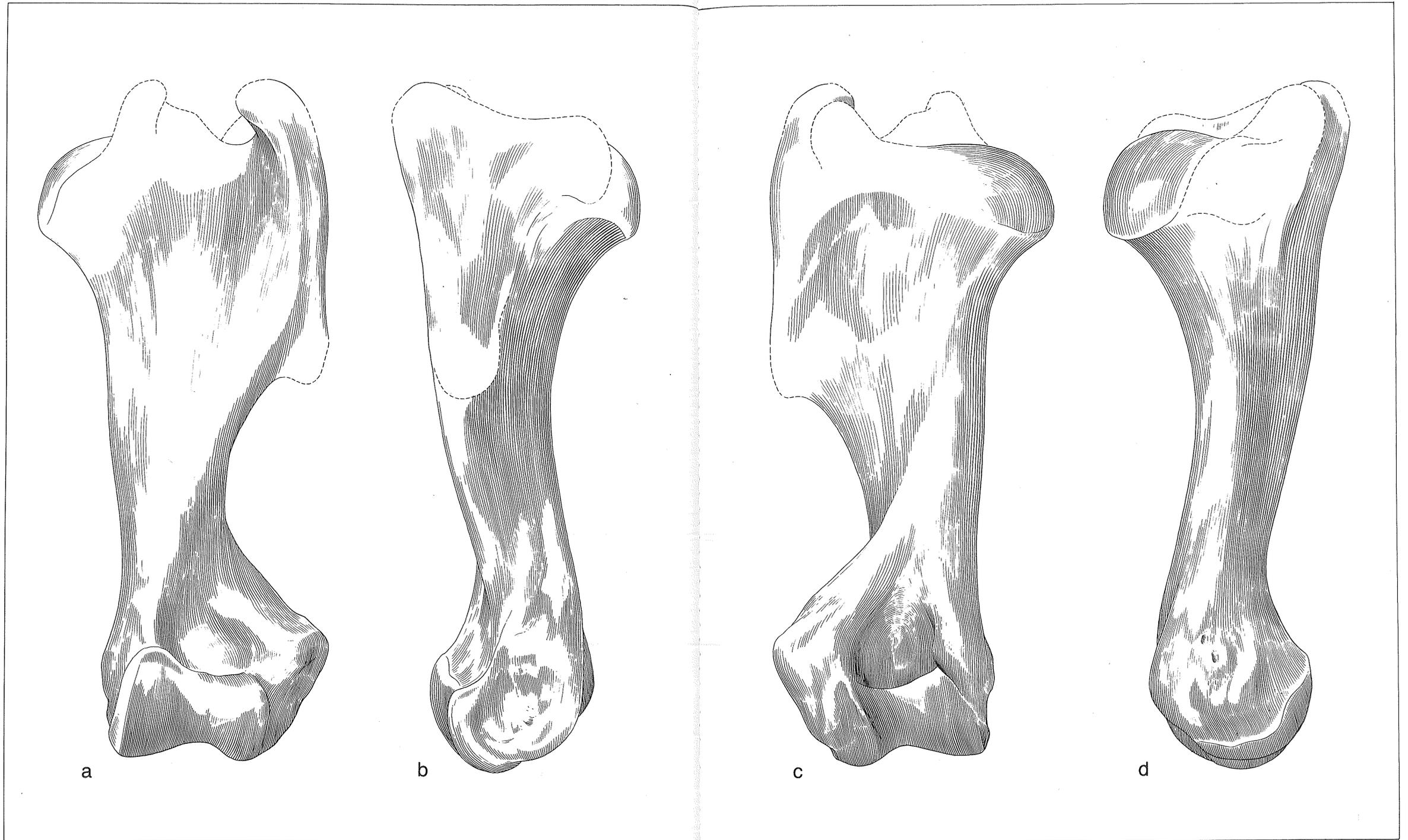


Abbildung 10. Humerus sinister: a) anterior, b) lateral, c) posterior, d) medial, x 0,4.

Tabelle 5. Humerus

	F 53	F 85	I 81	53/16	56/75	56/87
Größte Länge	—	—	—	390	—	380
Kleinste Breite der Diaphyse	—	—	50	—	59	—
Größte distale Epiphysenbreite	—	—	—	—	107	120
Breite der Trochlea	82	82	85	—	85	87
Breite der Fossa olecrani	—	—	43	—	37	44
Kleinster Durchmesser der Diaphyse	—	—	50	—	49	54
Medio-distaler Durchmesser	85	—	93	—	87	86
Latero-distaler Durchmesser	—	—	—	88	—	72
Größter sagittaler Durchmesser des Caput	80	—	—	85	—	80
Größter transversaler Durchmesser des Caput	—	72	—	73	—	—
Kleinster Durchmesser der Trochlea	42	41	42	40	39	40
Tiefe der Fossa olecrani	—	—	—	—	46	—

nen. Daher konnte dieses wichtige Element der Vordergliedmaße mit aller wünschbaren Genauigkeit wiedergegeben werden.

Der Diaphysenschaft ist im Vergleich zu den Epiphysen recht robust. Die geringste Breite der Diaphyse liegt etwa in der Mitte. Die proximale Breite des Radius zwischen medialem und lateralem Epicondylus ist nur ein wenig geringer als die Breite der distalen Epiphyse. Diese beiden Knochenenden laden, vor allem nach lateral, wenig aus. Die geringe proximale Breite ist, entspre-

Tabelle 6. Radius

	I 34	I 83	F 54	F 86
Physiologische Länge	275	—	—	—
Größte Länge	305	—	305	290
Laterale Länge	284	—	—	—
Länge an der Mittellinie der Vorderfläche	280	—	—	—
Länge an der Innenfläche	295	—	—	—
Proximale Breite	78	—	—	79
Breite an der proximalen Gelenkgrube	73	—	—	76
Kleinste Diaphysenbreite in der Mitte	48	43	—	46
Distale Epiphysenbreite	83	83	—	76
Breite der Carpalgelenkfläche	71	73	—	69
Breite des Radiushalses	52	—	—	—
Durchmesser des Capitulum	50	—	—	49
Durchmesser der proximalen Gelenkgrube	—	—	—	41
Durchmesser der Diaphyse in der Mitte	35	31	—	33
Durchmesser der distalen Epiphyse	49	50	—	49
Durchmesser der distalen Gelenkfläche	34	36	36	36
Umfang des Radius	127	122	—	—

chend den Verhältnissen am Humerus, vor allem auf den schmalen Lateralabschnitt der proximalen Gelenkfläche, der Fovea articularis capituli, zurückzuführen. Die kleine, sichelförmige Gelenkfläche für den Processus coronoideus medialis ulnae geht über eine scharfe Kante in die Fovea articularis capituli über, während sie in allen vorliegenden Beispielen vom Höwenegg von der schmalen, hohen Gelenkfläche für den Processus coronoideus lateralis ulnae deutlich getrennt ist.

Besonders auffallend ist die Ausdehnung der Tuberositas radii auf der plantaren Fläche des proximalen Teiles. Diese Rauigkeit nimmt fast die gesamte Breite des Knochens ein. In ihrem lateralen Abschnitt verläuft eine scharfe Kante schräg nach medio-distal. Im mittleren Drittel des Knochens biegt sie nach medial um. Sie mündet dort in eine schwächere Kante, die, aus dem medialen Teil nach distal verlaufend, sich auf der Knochenoberfläche allmählich verliert. Beide Kanten rahmen ein Feld ein, dessen proximaler Bereich aus Gruben unterschiedlicher Tiefe und Ausdehnung besteht. Das distale Dreieck ist hingegen auffallend glatt und eben. Eine derart ausgedehnte Tuberositas radii verdient Beachtung. Die Knochenleiste für die Verbindung zur Ulna ist nur in einem kurzen, proximalen Abschnitt

	I 34/35
Länge der Verwachsungsstelle an der Diaphyse	135
Länge des freien Teiles	27
Höhe des Spatium interosseum	12
Tiefe der proximalen Gelenkgrube	29
Durchmesser von Radius und Ulna proximal	99
Durchmesser von Radius und Ulna in der Mitte	74
Durchmesser von Radius und Ulna distal	60
Größte Breite der distalen Epiphyse	101

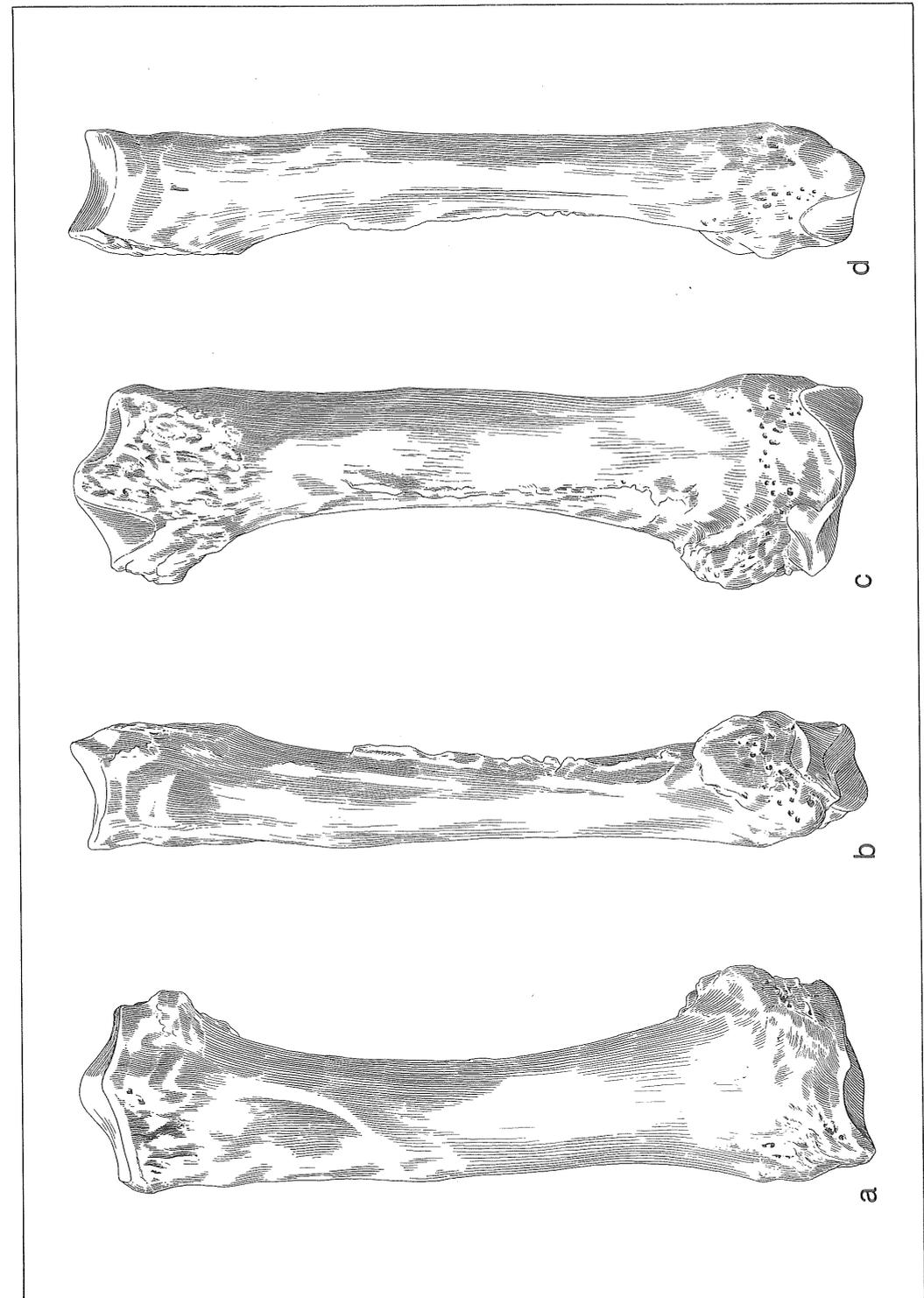


Abbildung 11. Radius sinister: a) anterior, b) lateral, c) posterior, d) medial, x 0,4.

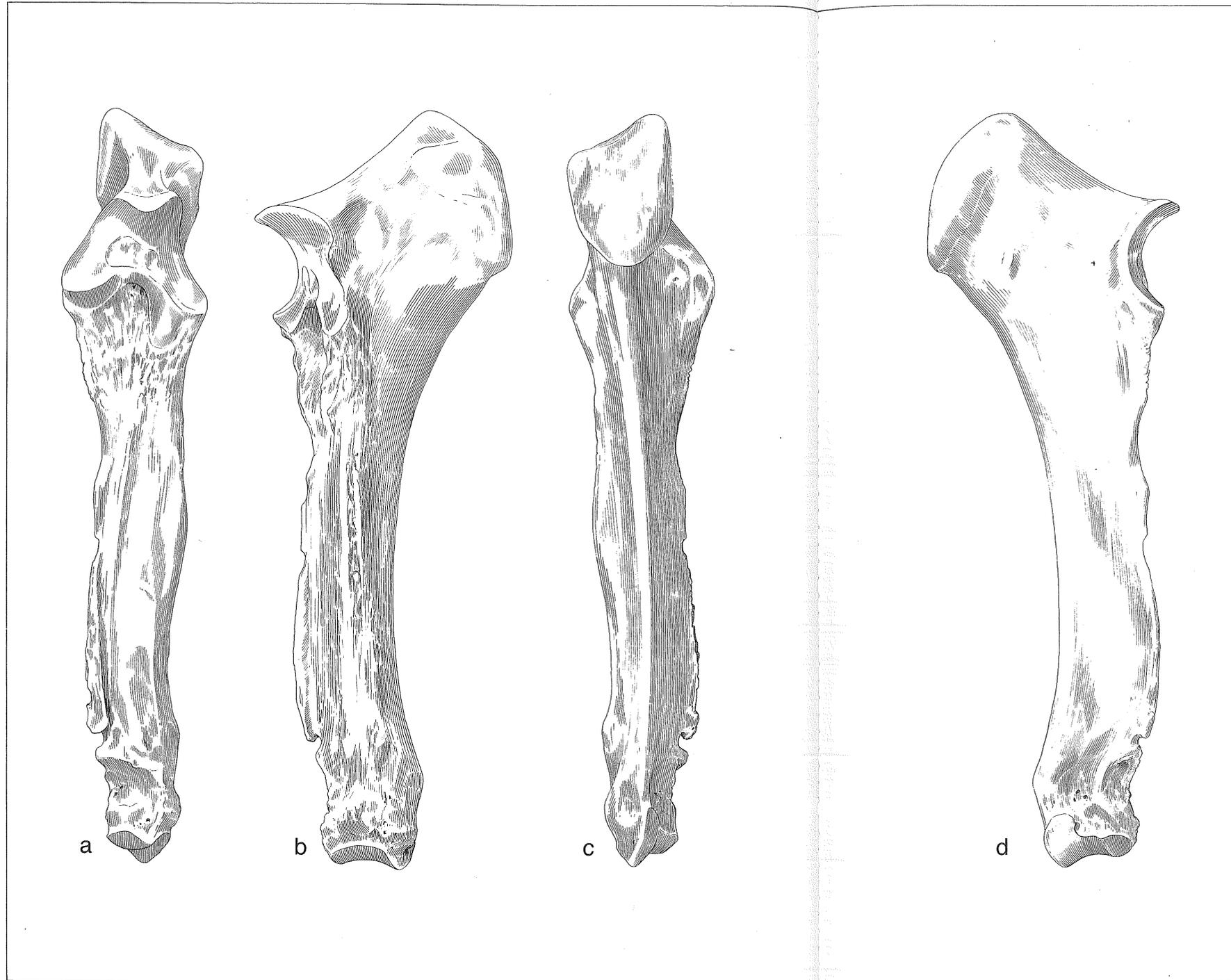


Abbildung 12. Ulna sinister: a) anterior, b) lateral, c) posterior, d) medial, x 0,4.

durch das Spatium interosseum antebrachii unterbrochen.

Ulna (Abb. 12, 14 d, e, Tab. 8)

Die Abbildung des Schaftteiles sowie der Gelenkflächen entstand auf Grundlage der linken Ulna I 35. Das Olecranon ulnae wurde nach den beiden rechten Ulnae I 82 und F 87 spiegelbildlich ergänzt.

Auch dieser Unterarmknochen ist ziemlich robust gebaut. Die schmalste Stelle des Schaftes liegt im Bereich des Spatium interosseum antebrachii. Das kurze Spatium befindet sich nur ein wenig proximal der Mitte des Knochens. Auch an der Ulna ist der Fortsatz für die knöcherne Verbindung mit dem Radius vollständig erhalten.

Die konkaven Gelenkflächen für den Humerus sind tief ausgehöhlt. Dem entspricht ein weites Vorragen des Processus anconaeus ulnae. Es ist ungewöhnlich, daß die Gelenkflächen für den Humerus genauso breit sind wie die Gelenkflächen der Trochlea humeri. Die beiden Gelenkflächen für den Radius am Processus coronoides medialis und lateralis sind durch einen transversal gestreckten Wulst voneinander getrennt.

Das Olecranon ist schmal, kurz und hoch. Es ragt jedoch nicht sonderlich steil proximal auf. Es endet proximal in einem kräftigen, dreikantigen Tuber olecrani.

Am Distalende der Ulna läuft die schmale Gelenkfläche für das Cuneiforme lateral in einen schlanken, weit nach distal vorragenden Processus styloides aus. Medial schließt sich daran die sehr niedrige, im Durchmesser jedoch recht ausgedehnte Gelenkfläche für den Radius an. Die lateral isoliert liegende und nach disto-caudal weisende Gelenkfläche für das Pisiforme ist sehr schmal und ungewöhnlich hoch.

Radius und Ulna im Verband (Abb. 13, 14 a, f, Tab. 7)

Im Verhältnis zum Radius ist die Masse der Ulna ziemlich groß. In der funktionellen Einheit von Radius und Ulna als Unterarm korrespondiert morphologisch die Tiefe der proximalen Gelenkfläche mit dem kleinen Durchmesser der Trochlea humeri.

Die Breite der distalen Gelenkfläche des Unterarms ist erheblich größer als die proximale Gelenkfläche des Radius, obwohl die ulnare Gelenkfläche für das Cuneiforme sehr schmal ist. Dieser auffallende Größenunterschied allein läßt schon auf ein sehr kräftig entwickeltes Autopodium schließen. Die Gesamtrekonstruktion der Gliedmaße (Abb. 92) zeigt, daß der Bau des langen Unterarmes und insbesondere die Lage seiner proximalen und distalen Gelenkfläche zueinander den Verlauf der gesamten Gliedmaße ausschlaggebend beeinflußt.

Die Handwurzel (Abb. 32, Tab. 9)

Die Handwurzel besteht aus acht einzelnen Knochen. Davon bilden jedoch nur sechs die beiden Handwurzelreihen. Die proximale Reihe besteht von medial nach lateral aus Scaphoid, Lunatum und Cuneiforme. In der distalen Reihe folgen in derselben transversalen Richtung