

Abbildung 62. Metatarsus zusammengesetzt: a) proximal, b) dorsal, c) plantar, x 0,6.

gemeinen auch breiter als die Metatarsalia in der entsprechenden Position. Der Größenunterschied nimmt jedoch von medial nach lateral ab. Das heißt, das Metacarpale II ist wesentlich länger und breiter als das Metatarsale II. Das Metacarpale II ist länger und proximal viel breiter als das Metatarsale III. Die distalen Gelenkrollen von Metacarpale III und Metatarsale III sind hingegen nahezu gleich breit. Das Metacarpale IV ist nur wenig länger und an der distalen Gelenkrolle etwas breiter als das Metatarsale IV, während am Proximalende das Metatarsale IV breiter ist als das Metacarpale IV. Außerdem unterscheidet sich die Gesamtheit der proximalen Gelenkflächen der Metapodien gegen die Wurzelknochen am Vorder- und Hinterbein ganz auffallend dadurch, daß diese am Metacarpus große Reliefunterschiede aufweisen, während sie am Metatarsus nur an den Rändern etwas gewölbt, im übrigen nahezu plan verlaufen. Diese meist relativen Angaben reichen im allgemeinen aus, um einzelne Metapodien zu bestimmen.

Die Phalangen der Hintergliedmaßen  
Phalanx proximalis digiti III (Abb. 72, Tab. 17)

Die Grundphalanx hat trapezförmigen Längsschnitt, d. h. sie verjüngt sich nach distal. Der Durchmesser des Knochens ist proximal größer als distal. In der Mitte der Plantarseite tritt am Corpus der Phalanx eine Stufe auf. Infolgedessen unterscheiden sich die nahezu gleich breiten Grundflächen der proximalen und distalen Gelenkfläche ebenfalls im Durchmesser, wobei der größte Durchmesser jeweils in der medialen Knochenhälfte liegt. Die beiden Gelenkflächen haben nierenförmige Umrisse mit der Konkavität am plantaren Rand. Die muldenförmig eingetieftete Gelenkfläche der Phalanx für das Metatarsale III an der Basis ist dorso-plantar in der gesamten Breite gleichmäßig konkav. Im transversalen Verlauf ist nur der Mittelabschnitt leicht konkav, da er das Distalende des Rollkammes aufnimmt. Die beiden Seitenteile der Gelenkfläche sind hingegen nahezu plan. Die distale Gelenkfläche für die Phalanx media bildet keine Trochlea. Sie besteht aus zwei ovalen, fast vollkommen ebenen Seitenteilen. Dazwischen verläuft dorso-plantar eine sehr flache, sanduhrförmige Rinne. Die gelenkflächenfreie Knochenoberfläche besteht überwiegend aus regionalen Tuberositäten, durchsetzt mit Gefäßlöchern.

Phalanx media digiti III (Abb. 75, Tab. 18)

Das mittlere Zehenglied ist doppelt so breit wie lang. Sein Durchmesser ist an der Gelenkfläche für die Grundphalanx am größten und an der dorso-plantaren Einschnürung zwischen Basis und Trochlea am kleinsten. An den seitlich vorragenden Rauigkeiten befindet sich die größte Breite der Phalanx.

Die nierenförmige Gelenkfläche für die Grundphalanx ist nahezu eben und transversal flach dachartig abgewinkelt. Die distale Gelenkrolle ist in der Mitte dorso-plantar eingeschnürt und greift seitlich davon in zwei Bogen auf die Plantarseite über. Die Trochlea ist dorso-

plantar konvex, transversal sattelartig gewölbt.

Die plantare Randpartie der Gelenkrolle ist fast unmerklich abgesetzt. Diese nur im streifenden Licht erkennbare Sonderung dient als Gelenkfläche für das Strahlbein. Im allgemeinen, jedoch nicht regelmäßig, reicht an den Phalangen I und II des dritten Strahles die proximale Gelenkfläche lateral, die distale Gelenkfläche medial etwas weiter nach plantar.

Phalanx distalis digiti III (Abb. 77, Tab. 19)

Die Hufphalanx ist nach distal verbreitert und dorso-plantar keilförmig zugespitzt. An der Basis trägt sie die flach nierenförmige Gelenkfläche für die Phalanx II. Die schlüsselförmig vertieften Seitenabschnitte der Gelenkfläche gehen zur Mitte hin in einen dorso-plantar konkaven Sattel über. Von einem Kontakt mit dem Strahlbein ist an diesem Knochen nichts erkennbar.

Die unregelmäßig gefornnte und von sehr vielen Gefäßlöchern durchsetzte Dorsal- und Plantarseite des Hufgiedes dient größtenteils als Tuberositas unguularis der Verankerung des Hornhufes. In der Mitte der Plantarseite

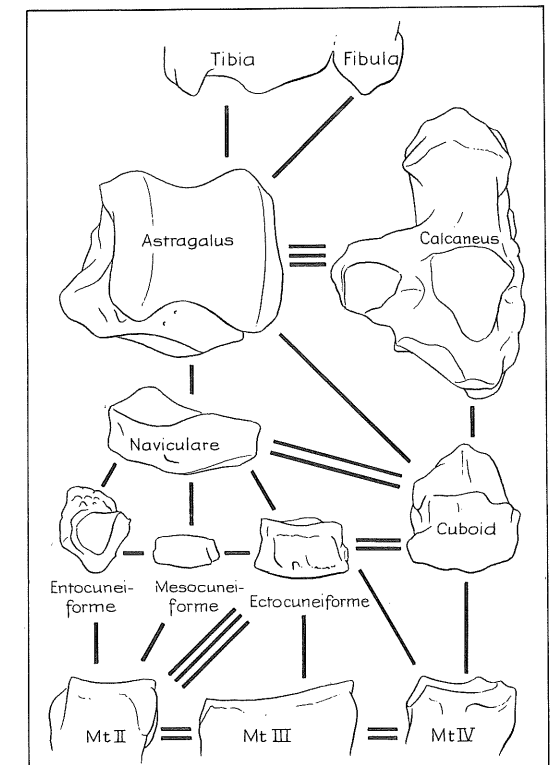


Abbildung 63. Gelenkflächenschema des Tarsus sinister in Dorsalansicht. Dazu wurden die Umrise der Dorsalansichten aus den Abbildungen 51–58, 64, 66 und 67 verwendet. Die Verbindungslinien geben die Zahl der Gelenkflächen an, durch welche die Knochen untereinander in Verbindung stehen, x 0,4.

te verläuft transversal als gebogene Leiste der Ansatz des *Musculus flexor digitorum profundus*.

#### Phalanx proximalis digiti II (Abb. 71, Tab. 20)

Der kurze, gedrungene Knochen ist asymmetrisch. Die basale Gelenkfläche für das Metatarsale II ist an der Plantarseite gerade, an den übrigen Seiten rundlich umrandet. In der muldenförmigen Vertiefung, die dorso-plantar stärker konkav ist als transversal, ist plantar eine ganz niedrige Stufe erkennbar. Infolgedessen ist der mediale Teil des plantaren Gelenkflächenabschnittes gegenüber dem lateralen etwas nach proximal angehoben. (Diese Stufe ist sehr wichtig für die Bestimmung, weil sie an den übrigen Grundphalangen der Seitenzehen der Vorder- und Hinterbeine nicht auftritt.) Der größte Durchmesser, sowohl der Gelenkfläche als auch des ganzen Knochens, liegt an der Basis medial. Unter dem plantaren Rand der proximalen Gelenkfläche ragt medial ein größerer, lateral ein kleinerer Höcker hervor. Auf die Höcker folgt distal eine nach dorsal eingeschnittene

Stufe, die von lateral nach medial tiefer wird.

Die bogenförmige Gelenkfläche für die Phalanx 2 verläuft vom distalen Lateralrand zunächst eine kurze Strecke schräg nach dorso-medial, dann nach medial und von ihrer Mitte ab nach medio-plantar. Dabei wird sie im medialen Drittel zusehends schmaler. Außerdem ist sie von latero-dorsal nach medio-plantar gleichmäßig schwach konvex gewölbt. Senkrecht dazu verläuft eine sehr schwache Konkavität.

An den distalen Gelenkflächen der Grundphalangen macht sich die Torsion der Seitenstrahlen, die an den Metapodien nur schwach angedeutet ist und nach distal hin immer stärker wird, erstmals recht deutlich bemerkbar. Das geht auch aus den Richtungsbeschreibungen hervor, die gegenüber jenen an den vorher beschriebenen Knochen des Autopodiums den Eindruck von Diagonalen erwecken könnten.

#### Phalanx media digiti II (Abb. 74, Tab. 22)

Der sehr kurze, asymmetrische Knochen hat seinen

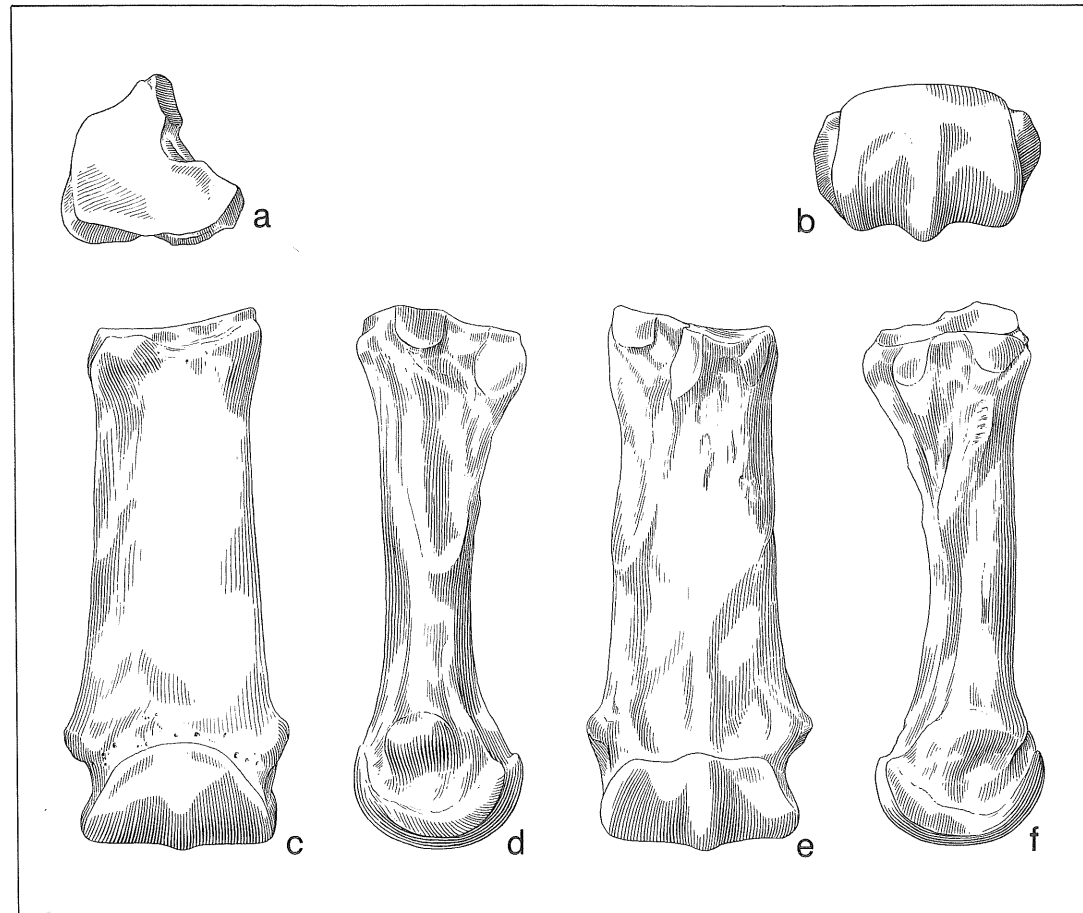


Abbildung 64. Metatarsale III: a) proximal, b) distal, c) dorsal, d) lateral, e) plantar, f) medial, x 0,6.

größten Durchmesser am proximalen Medialrand und seine größte Breite an den Tuberositäten zwischen Basis und Trochlea. Die rundliche Gelenkfläche an der Basis hat am medio-plantaren Rand eine zungenförmige Ausbuchtung. Dorso-plantar ist sie in der gesamten Breite schwach konkav und transversal größtenteils plan. Nur die laterale Randpartie ist ein wenig konvex gebogen, was vor allem im latero-plantaren Bereich deutlich wird.

Die Trochlea ist in der Mitte, vor allem an der Plantarseite, eingeschnürt. Medial zieht sie an der Plantarseite weiter nach proximal hinauf als lateral. In diesem medio-plantaren Gelenkrollenbereich liegt, auch nur im streifenden Licht andeutungsweise erkennbar, die Kontaktstelle für das Strahlbein.

Zwischen Basis und Trochlea ist an der Plantarseite eine entsprechende Stufe ausgebildet wie an der Grundphalanx. Die gelenkflächenfreie Knochenoberfläche ist rau und von einigen Gefäßkanälchen durchsetzt.

#### Phalanx distalis digiti II (Abb. 77, Tab. 24)

Die asymmetrische Hufphalanx ist dorso-plantar nach distal keilförmig zugespitzt (siehe Schnittbild). Ihre größte Breite liegt unmittelbar distal der Gelenkfläche. Die Verbreiterung erfolgt nur in einer Richtung schräg nach medio-caudal. Diese Richtung ist verständlich, wenn man berücksichtigt, daß die Seitenhufe infolge der fortschreitenden Torsion der Seitenstrahlen nach distal, im rechten Winkel zum Huf des dritten Strahles stehen. Entsprechend dem ganzen Knochen wird die Gelenkfläche von lateral nach medial ebenfalls in medio-caudaler Richtung breiter. Sie ist über die gesamte Breite hinweg gleichmäßig konkav. Der kleine latero-plantare Abschnitt ist außerdem in dorso-plantarer Richtung nahezu plan und gegen den großen, flach schüsselförmigen

Medialteil durch einen sanft sattelförmigen Wulst abgesetzt.

#### Phalanx proximalis digiti IV (Abb. 73, Tab. 21)

Diesen Knochen kann man nur an den beiden Gelenkflächen von der Grundphalanx der zweiten Zehe unterscheiden. Die basale Gelenkfläche ist etwas kantiger umrandet, so daß ihr Umriß ein unregelmäßiges, gerundetes Fünfeck bildet. Die am weitesten nach dorsal und plantar vorspringenden Ecken liegen in der lateralen Hälfte. Von ihrer Verbindungslinie aus nach lateral ist die Gelenkfläche ein wenig nach distal umgebogen. Daher tritt in diesem Bereich eine transversal gerichtete Konvexität auf. Eine Grube für den Rollenkamm des Metatarsale fehlt vollständig.

An der Trochlea besteht der einzige Unterschied zum zweiten Strahl darin, daß der laterale, schmale Abschnitt der Gelenkfläche weiter nach proximal hinaufzieht. Von diesen Unterschieden abgesehen, stimmen die Grundphalangen der beiden Seitenzehen desselben Fußes spiegelbildlich überein.

#### Phalanx media digiti IV (Abb. 76, Tab. 23)

Die Phalanx 2 stimmt am Seitenstrahl II und IV vollkommen überein. Bisher konnte noch kein Merkmal zu deren Unterscheidung gefunden werden.

#### Phalanx distalis digiti IV (Abb. 77, Tab. 25)

Die Hufphalangen der Seitenstrahlen II und IV sind spiegelbildlich symmetrisch. Die in den Abbildungen erkennbaren, kleinen Unterschiede an den Gelenkflächen und in den transversalen Längsschnitten sind individuelle Varianten, die zur Unterscheidung nicht herangezogen werden können.

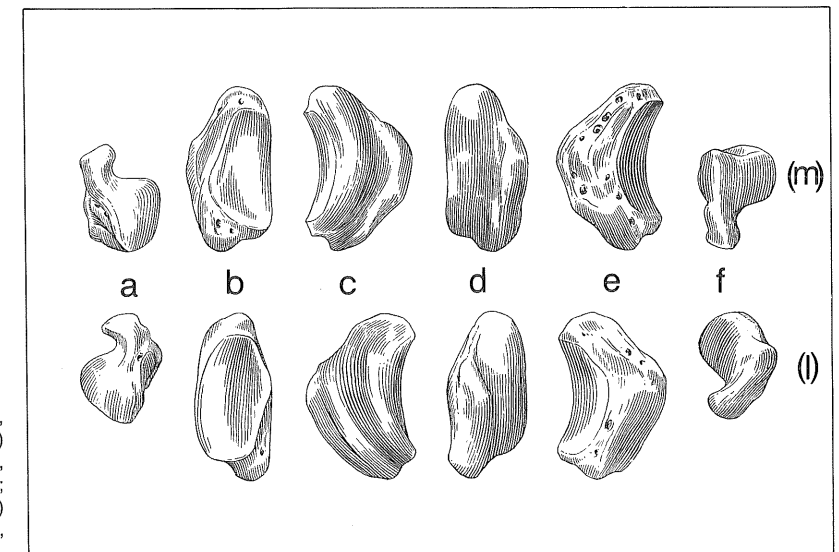


Abbildung 65. Sesamoid III, posterior, (m) = medial: a) proximal, b) dorsal, c) lateral, d) plantar, e) medial, f) distal; (l) = lateral: a) proximal, b) dorsal, c) medial, d) plantar, e) lateral, f) distal, x 0,6.

**Sesamum ungulare (Abb. 70)**

Die Anwesenheit des Strahlbeines (F 27) an der vierten Zehe des linken Hinterbeines des Skelettes von 1954 beweist, daß zumindest an den zweiten, dritten und vierten Strahlen der Vorder- und Hintergliedmaßen Strahlbeine ausgebildet waren, wie das bei rezenten Nashörnern der Fall ist. Obwohl die Strahlbeine erheblich kleiner sind als die der Pferde, befinden sie sich in gleicher Position und weisen gleichartige morphologische Merkmale auf. Infolgedessen dürfte auch in der Funktion weitestgehende Übereinstimmung bestehen. Daher wird angenommen, daß in diesen Punkten auch Übereinstimmung zwischen den rezenten und fossilen Nashörnern besteht.

Das Strahlbein liegt von plantar an die Gelenkflächen von Phalanx media und distalis (= Fesselbein und Hufbein) angelehnt. Mit seiner Dorsalseite hat es Gelenkkontakt mit dem Fesselbein und mit einem ganz schmalen dorsalen Streifen der Distalseite mit dem Plantar-

rand des Hufbeines. Durch Bänder wird es in dieser Position festgehalten. Somit vergrößert es die Gelenkfläche des Hufbeines.

Die proximale Fläche des Strahlbeines (= Margo liber) dient der Anheftung des Ligamentum sesamoideum collaterale (= Fesselbein-Strahlbein-Hufbeinband). An diesem Band ist das Strahlbein aufgehängt. Zwischen der distalen Gelenkfläche des Strahlbeines für das Hufbein und der disto-plantaren Kante des Strahlbeines liegt vertieft der stark durchlöcherichte Margo ligamenti. Von dort aus ziehen die starken Faserzüge des Ligamentum phalangos sesamoideum (= Strahlbein-Hufbeinband) zum plantaren Rand der Gelenkfläche des Hufbeines. Dieses Band verankert nicht nur das Strahlbein in seiner Stellung, sondern es dient auch zur Verstärkung der Gelenkkapsel in diesem Bereich (ELLENBERGER & BAUM 1915: 139, 158 und NICKEL, SCHUMMER & SEIFERLE 1961: 90, 209).

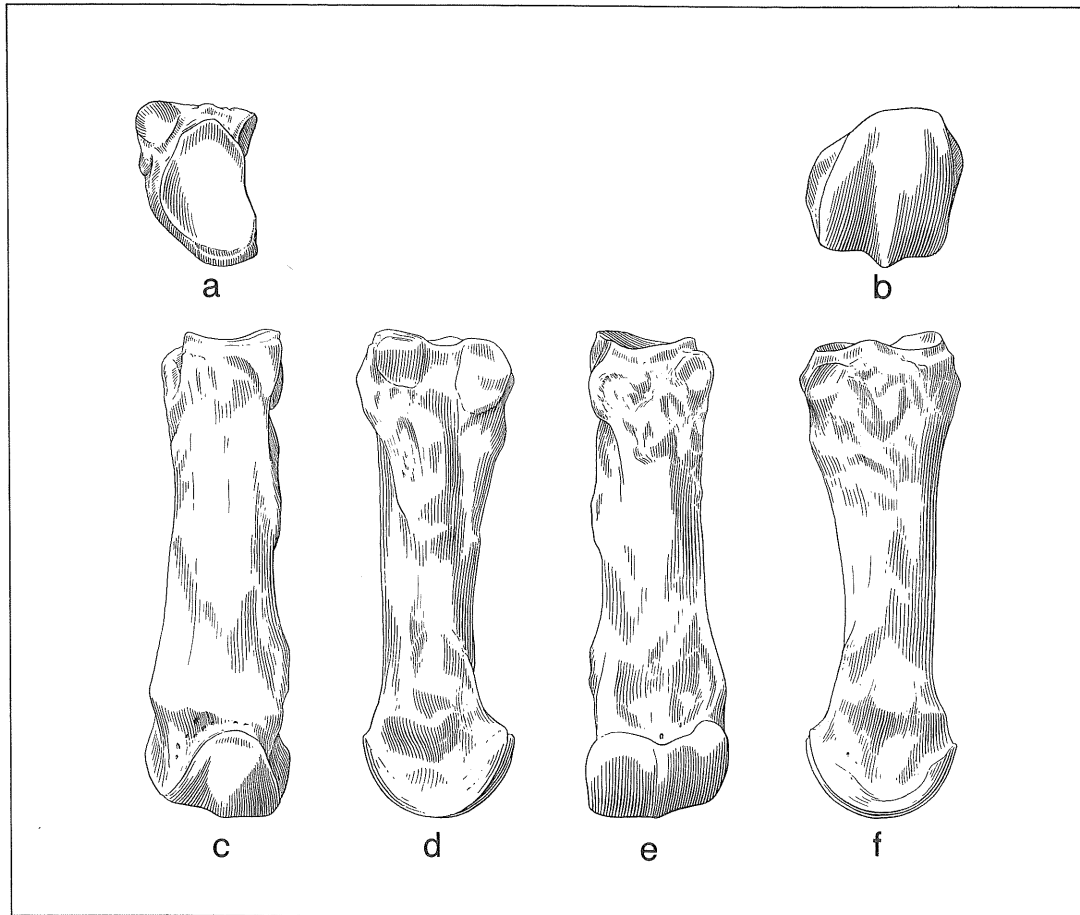


Abbildung 66. Metatarsale II: a) proximal, b) distal, c) dorsal, d) lateral, e) plantar, f) medial, x 0,6.

**6. Systematische Bestimmung**

Obwohl vom Höwenegg zwei nahezu vollständige Nashorn-Skelette derselben Spezies vorliegen, ist deren Bestimmung nicht mit wünschbarer Genauigkeit möglich. Das liegt vor allem daran, daß die nashornartigen Unpaarhufer in den einzelnen Stämmen vielfach parallele Entwicklungswege eingeschlagen haben. Infolgedessen sind nur wenige Merkmalskombinationen diagnostisch verwendbar. Zum andern sind diese Merkmale durchweg an isolierten Zähnen, Zahnreihen oder Schädeln definiert, die zudem oft nur als Fragmente vorliegen.

Die Zuordnung von Elementen des postcranialen Skelettes zum dazugehörigen Schädel- oder Gebißtyp ist im allgemeinen nicht möglich, da an den einzelnen Fundorten durchweg mehrere Nashornarten nebeneinander vorkommen und bisher keine allgemein brauchbaren Kriterien von systematischem Gewicht für isolier-

te Knochen entwickelt werden konnten.

Aus diesen Gründen sind die Nashorn-Skelette einerseits außerordentlich wertvoll. Andererseits können sie für die systematische Bestimmung nicht als Ganzes herangezogen werden. Erschwerend kommt hinzu, daß ausgerechnet die Schädel die am weitesten zerfallenen Partien der Skelette sind. Deshalb muß die Bestimmung der systematischen Position der Nashorn-Skelette vom Höwenegg im wesentlichen auf Schädel- und Gebißvergleiche beschränkt bleiben. Dazu werden Bestimmungsmerkmale folgender Einheiten herangezogen:

Überfamilie: Rhinoceroidea GILL, 1872

Familie: Rhinocerotidae GRAY, 1821 (= OWEN 1845)

Unterfamilien: Rhinocerotinae DOLLO 1885

Diceratheriinae DOLLO 1885

Aceratheriinae DOLLO 1885

Tribus: Teleoceratini HAY 1902

Aceratherini DOLLO 1885

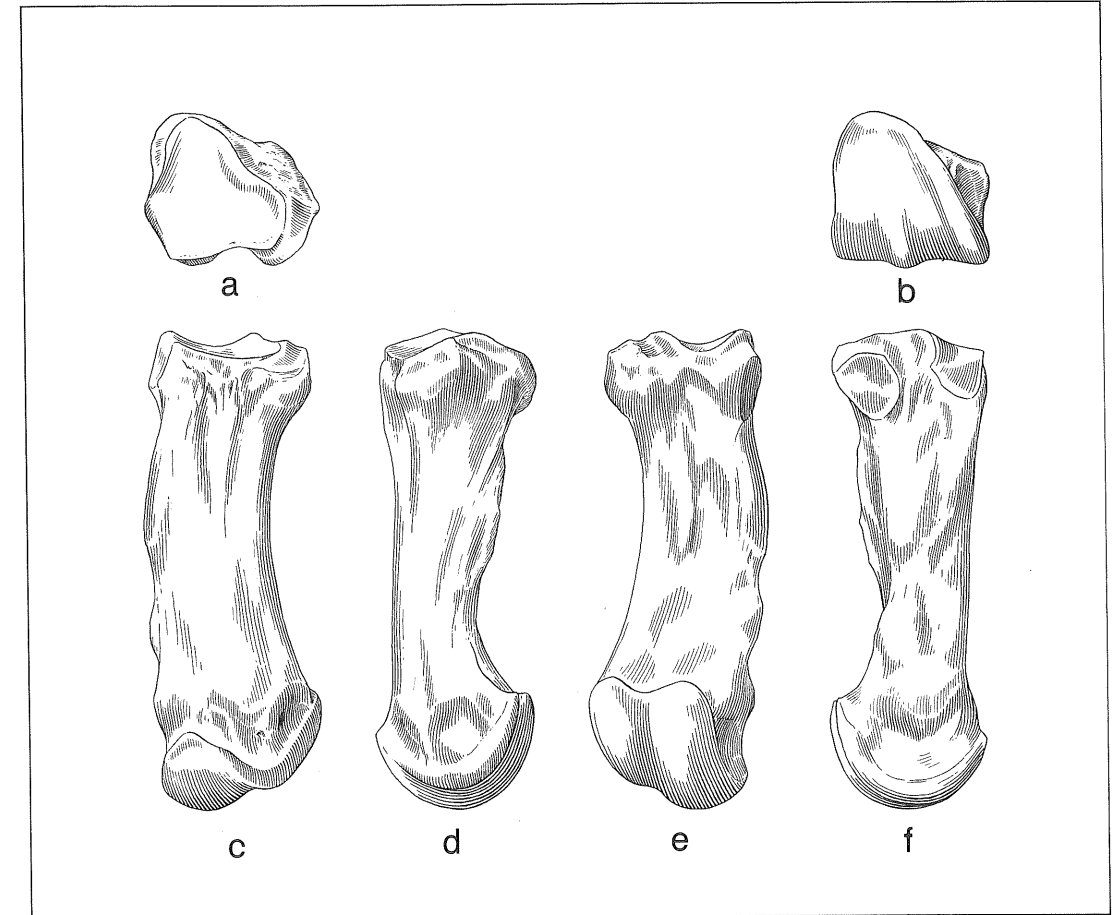


Abbildung 67. Metatarsale IV: a) proximal, b) distal, c) dorsal, d) lateral, e) plantar, f) medial, x 0,6.

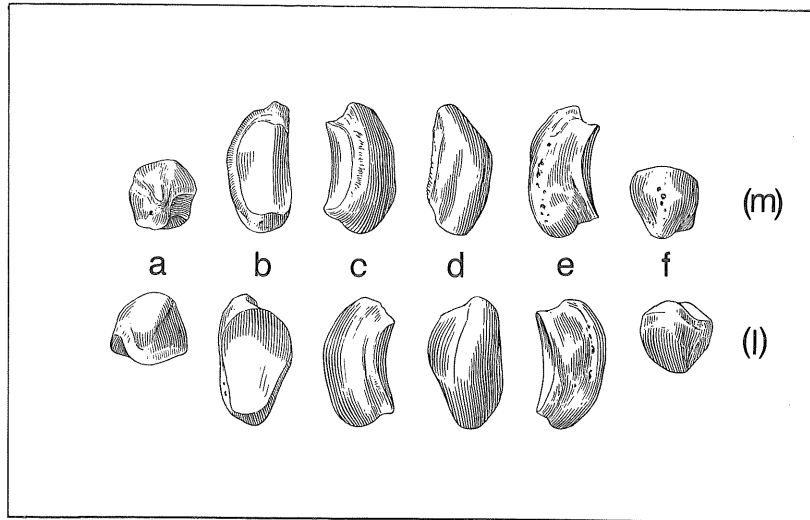


Abbildung 68. Sesamoid II, posterior, (m) = medial: a) proximal, b) dorsal, c) lateral, d) plantar, e) medial, f) distal; (l) = lateral: a) proximal, b) dorsal, c) medial, d) plantar, e) lateral, f) distal, x 0,6.

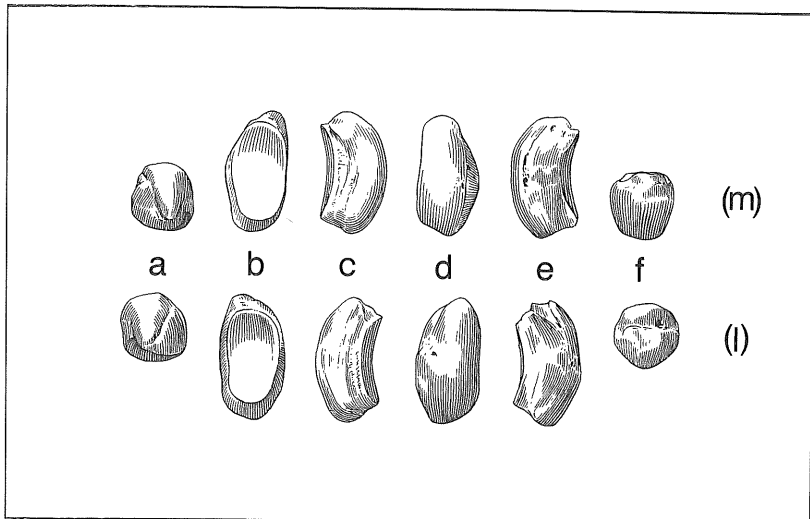


Abbildung 69. Sesamoid IV, posterior, (m) = medial: a) proximal, b) dorsal, c) lateral, d) plantar, e) medial, f) distal; (l) = lateral: a) proximal, b) dorsal, c) medial, d) plantar, e) lateral, f) distal, x 0,6.

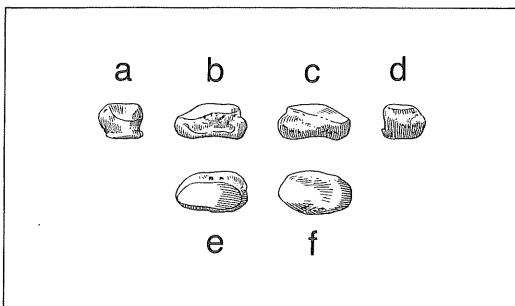


Abbildung 70. Strahlbein IV, posterior (zwischen Phalanx 2 u. 3): a) medial, b) distal, c) proximal, d) lateral, e) dorsal, f) plantar, x 0,6.

Gattungen: *Chilotherium* RINGSTRÖM 1924  
*Aceratherium* KAUP 1832  
*Aceratherium incisivum* KAUP 1832 (nec CUVIER 1821)  
*Aceratherium tetradactylum* (LARTET 1839)  
*Aceratherium simorreense* (LARTET 1848)  
*Aceratherium platyodon* (MERMIEU 1895)

Diagnosen zur Bestimmung der Nashorn-Skelette vom Höwenegg, im folgenden als „Höwenegg-Nashorn“ bezeichnet.

(Bei der Zusammenstellung der Diagnosen boten die Arbeiten von K. HEISSIG – siehe Literaturverzeichnis – die wertvollsten Unterlagen.)

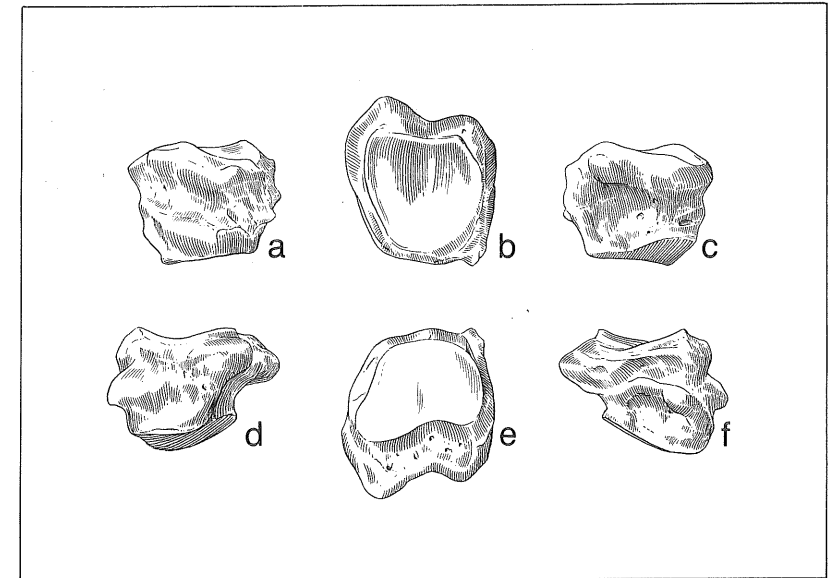


Abbildung 71. Digitus II posterior, Phalanx 1: a) dorsal, b) proximal, c) plantar, d) lateral, e) distal, f) medial, x 0,6.

**6.1 Überfamilie**

Das Höwenegg-Nashorn ist ein Vertreter der Überfamilie Rhinoceroidea, da der rhinocerotid-lophodonte Molartyp im Oberkiefer mit mesaxonen Gliedmaßenformen kombiniert auftritt. Der Kronenbau des M<sup>1</sup> und M<sup>2</sup> besteht aus einer kräftigen Außenwand als höchstem Kronenelement, mit deutlich hervortretendem Parastyl. Von der Außenwand ziehen zwei Querjoche schräg nach innen hinten. Im Meta- und Acropodium der Vorder- und Hinterextremität ist der Mittelstrahl erheblich stärker ausgebildet als die Seitenstrahlen.

**6.2 Familie**

Folgende Merkmale der Familie Rhinocerotidae treffen

auf das Höwenegg-Nashorn zu: Das Vordergebiss ist mindestens auf die Schneidezähne I<sup>1</sup>, I<sub>1</sub> + I<sub>2</sub> oder noch weiter reduziert. Der I<sub>2</sub> ist der stärkste Schneidezahn. Er ist schräg bis flach nach vorn gerichtet. Hornstühle auf dem Nasale und/oder Frontale können fehlen. Das Acropodium der Vorderextremität ist vier- oder dreizehig, dasjenige der Hinterextremität immer dreizehig. Der Schädel ist nach caudal stark verbreitert und daher keilförmig.

**6.3 Unterfamilie**

Folgende Merkmale der Unterfamilie Aceratheriinae sind für das Höwenegg-Nashorn von diagnostischer Bedeutung:

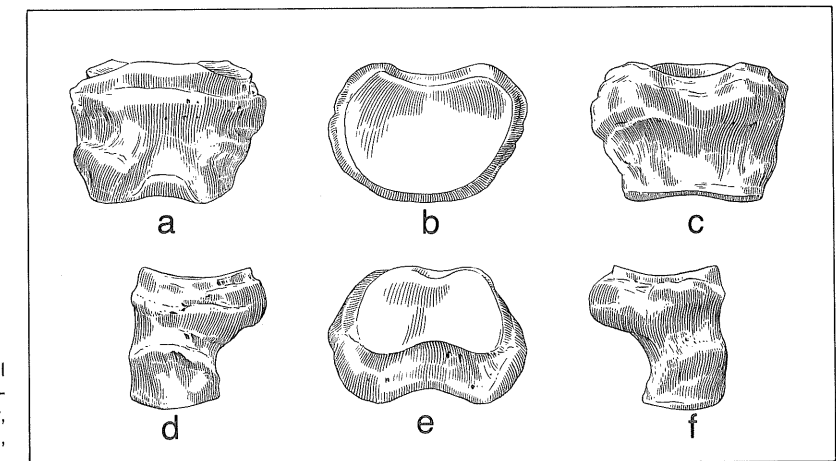


Abbildung 72. Digitus III posterior, Phalanx 1: a) dorsal, b) proximal, c) plantar, d) lateral, e) distal, f) medial, x 0,6.

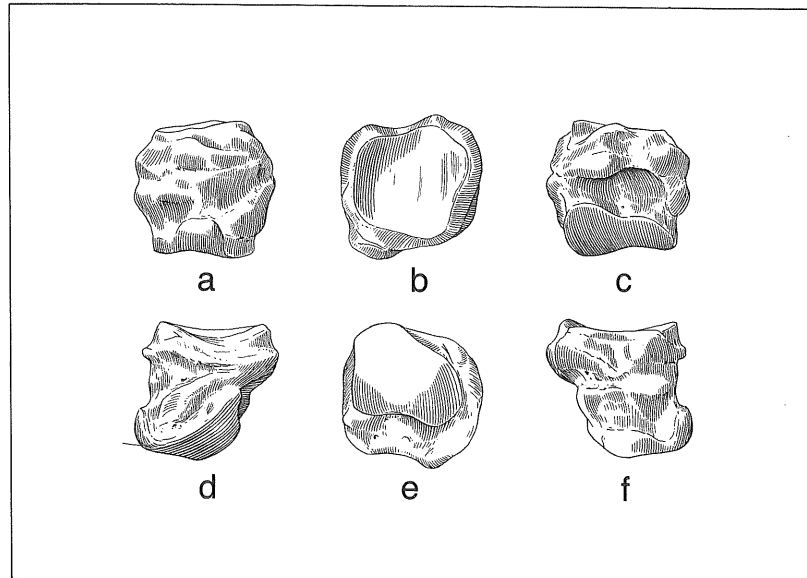


Abbildung 73. Digitus IV posterior, Phalanx 1: a) dorsal, b) proximal, c) plantar, d) lateral, e) distal, f) medial, x 0,6.

- Schädel mit hochliegenden Orbitae und flacher Stirnpartie.
- hornlos, d. h. Nasalia und Frontalia mit vollkommen glatter Oberfläche, selten ist ein schwacher Hornstuhl auf dem Frontale vorhanden.
- Nasalia schwach, meist kurz.
- Unterkiefer mit kurzer Symphyse.
- $I_2$  stark entwickelt und ziemlich steil eingepflanzt.
- Prämolaren des Oberkiefers verbreitert, ohne oder mit nur flacher Metaconusrippe, von  $P^2$  nach  $P^4$  in zu-

- nehmendem Maße molariform.
- Molaren des Oberkiefers mit Antecrochet.
- Cingula an P sup. deutlicher als an M sup., insgesamt sehr variabel, jedoch nie sehr stark ausgeprägt.
- Der Radius hat mit dem Cuneiforme gelenkigen Kontakt. – Dieses für die Aceratheriinae offenbar sehr bedeutsame Merkmal (RINGSTRÖM 1924: 74, HOOIJER 1971: 367, HEISSIG 1973: 27) ist bei dem Höwenegg-Nashorn nicht ausgeprägt. Man kann hier allenfalls von einem „Kantenkontakt“ sprechen (Abb. 32).

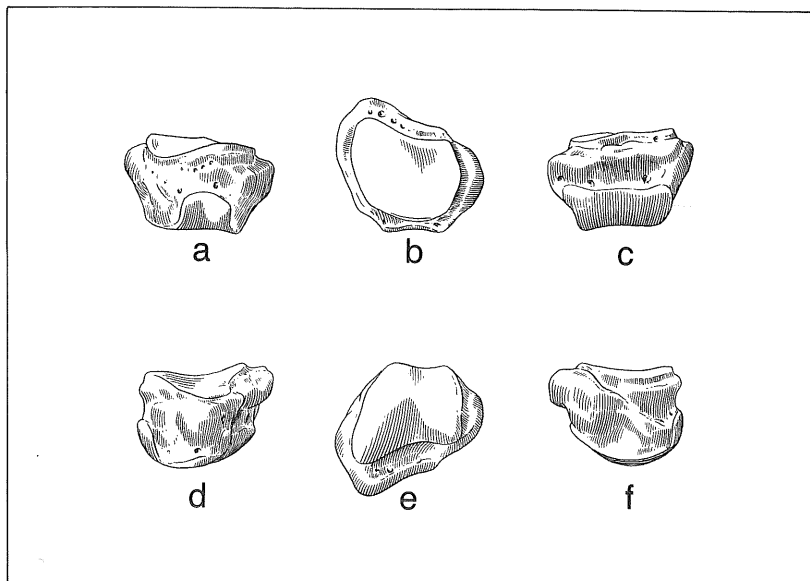


Abbildung 74. Digitus II posterior, Phalanx 2: a) dorsal, b) proximal, c) plantar, d) lateral, e) distal, f) medial, x 0,6.

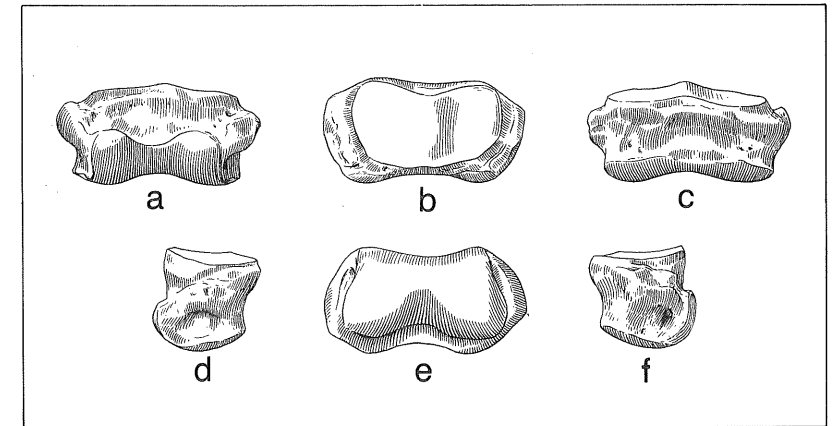


Abbildung 75. Digitus III posterior, Phalanx 2: a) dorsal, b) proximal, c) plantar, d) lateral, e) distal, f) medial, x 0,6.

- Gelegentlich kommt auch Gelenkkontakt zwischen Ulna und Lunare vor. – Dieser Kontakt ist bei dem Höwenegg-Nashorn nicht möglich gewesen, da dessen Ulna dafür zu kurz ist.
- Die dorso-volaren bzw. dorso-plantaren Wölbungen der Gelenkflächen im Basipodium verlaufen nicht gleichsinnig. Das heißt, oft wechselt an einem Carpale oder Tarsale in derselben Gelenkfläche die Wölbungsrichtung zwischen konvex und konkav. Durch dieses Merkmal kann man bestimmte Wurzelknochen (Scaphoid, Magnum, Astragalus, Naviculare) von Aceratheriinae auch als Fragment sofort von Rhinocerotiden der übrigen Unterfamilien unterscheiden.
- Die Vordergliedmaßen sind vier- bis dreizehig. Bei dem Höwenegg-Nashorn sind an den Vorderglied-

maßen die Strahlen II bis V ausgebildet. Obwohl der V. Strahl viel kleiner ist als II–IV, weist der doch alle Elemente eines vollständigen Strahles auf.

- Die Tendenz zur Verkürzung der Gliedmaßen (Niederläufigkeit) ist verbreitet.

Abgrenzung der Unterfamilie Aceratheriinae gegen die übrigen Unterfamilien:

Am besten sind die Aceratheriinae gegen die Rhinocerotinae abgrenzbar; denn bei den Rhinocerotinae treten die in Tabelle 27 zusammengestellten Merkmale auf, welche vergleichsweise am Höwenegg-Nashorn nachprüfbar sind.

Die Unterfamilie Diceratheriinae weist als Basisgruppe der Rhinocerotidae nur wenige augenfällige Merkmale auf, die systematisch ins Gewicht fallen. Die gewichtige-

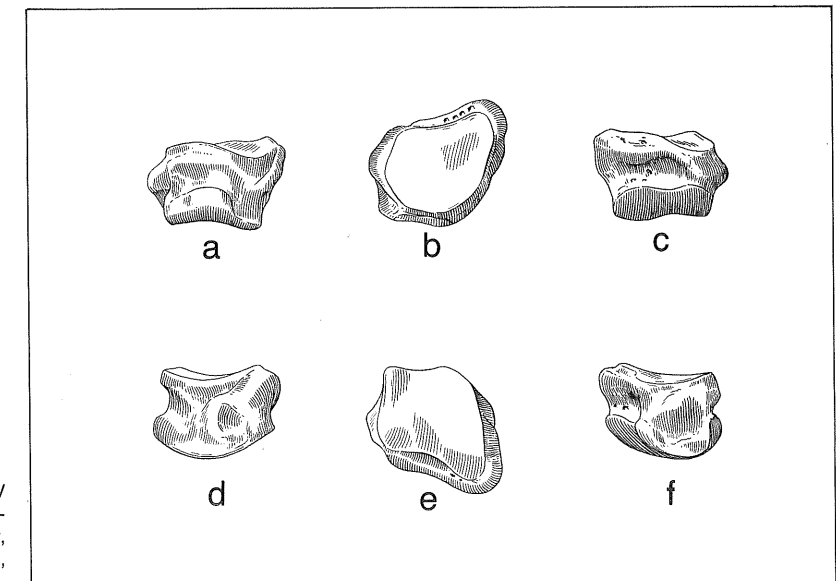


Abbildung 76. Digitus IV posterior, Phalanx 2: a) dorsal, b) proximal, c) plantar, d) lateral, e) distal, f) medial, x 0,6.

ren Merkmale finden sich bei den beiden Tribus der Unterfamilie:

- Der  $I_2$  ist stärker als bei den Rhinocerotinae und schwächer, vor allem schmaler als bei den Aceratheriinae.
- An den Backenzähnen sind die Cingula stark entwickelt.
- Bei den hornlosen Diceratherien (Caenopini) befindet sich die Molarisierung der Prämolaren erst in den Anfangsstadien.
- Bei den horntragenden Diceratherien (Diceratherini) stehen zwei Hörner nebeneinander auf einem spitzen Hornstuhl. Außerdem sind bei ihnen die Vordergliedmaßen immer dreizehig.

Aufgrund der Merkmalskombinationen der Unterfamilien ist das Höwenegg-Nashorn eindeutig als Aceratheriinae zu klassifizieren.

#### 6.4 Tribus

Innerhalb der Unterfamilie Aceratheriinae bestehen zwei Tribus. Die Tabelle 28 zeigt, daß alle diagnostischen Merkmale des Tribus Aceratherini auf das Höwenegg-Nashorn zutreffen.

#### 6.5 Gattung

Innerhalb des Tribus Aceratherini müssen lediglich die beiden Gattungen *Chilotherium* und *Aceratherium* gegeneinander abgegrenzt werden, weil nur sie gleichzeitig im europäischen Pliozän vorkommen. Die Differenzialdiagnose gibt Tabelle 29 wieder. Daraus ist ersichtlich, daß es sich bei dem Höwenegg-Nashorn um *Aceratherium* handelt. Innerhalb dieser Gattung kann der Vergleich sich auf die europäischen Spezies beschränken.

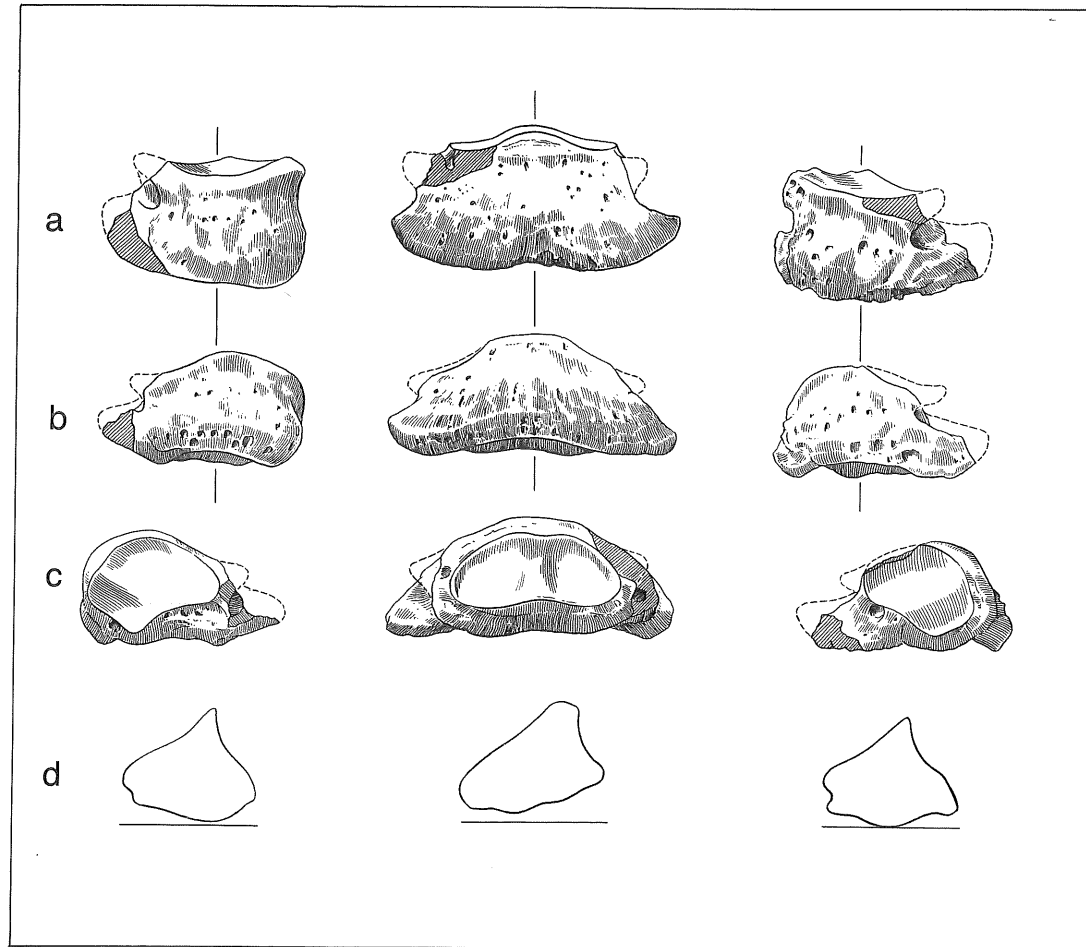


Abbildung 77. Digitus II–IV posterior, Phalanx 3: a) dorsal, b) plantar, c) proximal, d) Sagittalabschnitt, x 0,6.

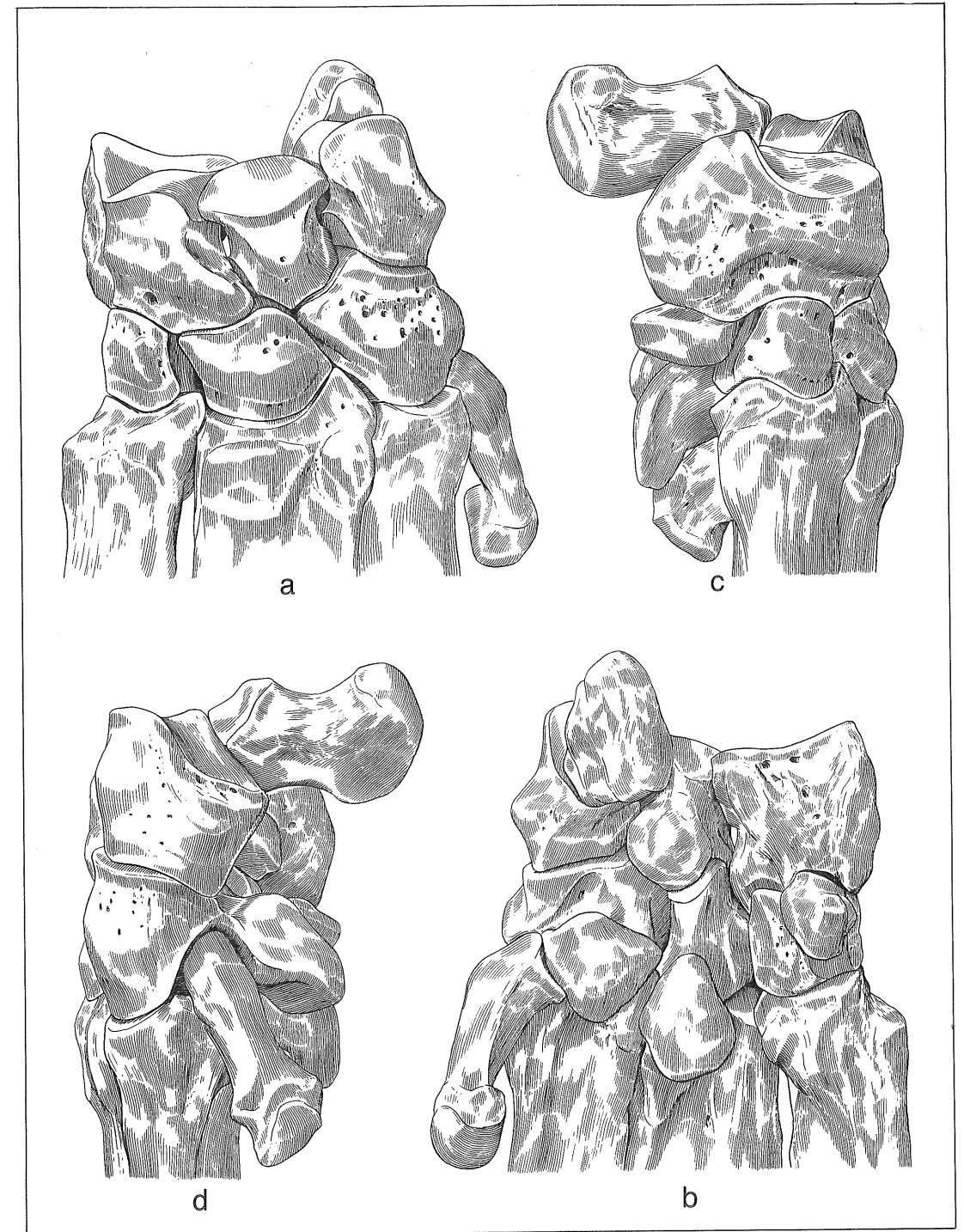


Abbildung 78. Rekonstruktion des Carpus und des proximalen Metacarpus sinister: a) dorsal, b) plantar, c) medial, d) lateral, x 0,4725.

## 6.6 Arten

Im Jungtertiär Europas sind 4 Arten von *Aceratherium* s. str. vertreten:

*Aceratherium incisivum* KAUP 1832

*Aceratherium tetradactylum* (LARTET 1839)

*Aceratherium simorreense* (LARTET 1848)

*Aceratherium platyodon* (MERMIER 1895)

Von diesen Arten sind die beiden erstgenannten besonders oft in der Literatur verglichen worden, weil vielfach ein genealogischer Zusammenhang zwischen ihnen vermutet wurde. So unterscheidet sich *A. incisivum* von seinem obermiozänen Vorläufer *A. tetradactylum* nach BACH (1909: 1) „lediglich durch den Mangel eines Basalwulstes und durch größere Dimensionen“. Nun stellt der Autor selbst fest, daß es in bezug auf die Ausbildung oder das Fehlen von Basalwulsten (= Cingula) an den Backenzähnen des Oberkiefers Übergangstypen gibt. Außerdem können am selben Fundort Formen mit und ohne Cingula nebeneinander vorkommen, so z. B. in Görriach/Steiermark (BACH 1909: 2). Die unterschiedliche Ausbildung der Cingula vermittelt also einen fast vollkommen fließenden Übergang zwischen *A. tetradactylum* und *A. incisivum*. In diese Variationsbreite fügt sich das Höwenegg-Nashorn gut ein. Bei ihm sind die Cingula fast genau in der gleichen Weise entwickelt wie beim *A. incisivum* von Eppelsheim/Rheinhausen (KAUP 1834: Taf. 14, Fig. 5). Das Höwenegg-Nashorn zeigt auch, daß in der Größenvariation der Backenzähne des Oberkiefers fließende Übergänge bestehen. So gibt FILHOL (1891: 204, Tab. 21) für die Molaren des Oberkiefers beim *A. tetradactylum* von Sansan/Dep. Gers, Längen von 40, 44 und 42 mm sowie dazugehörige Breiten von 55, 55 und 51 mm an. Diese Werte passen vorzüglich zum Höwenegg-Nashorn. Ebenso gute Vergleichsmaße gibt WANG (1929: 53) für die Backenzahnreihe ( $P^2-M^3$ ) des *A. tetradactylum* von der Türkenschanze/Wiener Becken an, die mit denen von Georgensmünd/Bayern und dem *A. incisivum* von Eppelsheim (MEYER 1834: 74, Taf. 5 und 6) in den Dimensionen sehr gut übereinstimmen. Schließlich stellte auch MERMIER (1896: 233) für die Backenzahnreihe von *A. tetradactylum* und *A. incisivum* vollkommen übereinstimmende Längenwerte fest. Deshalb konnte auch OSBORN (1900: 242, Fig. 8, 248) zur Ansicht gelangen, daß *A. incisivum* von Eppelsheim in seinen Zahnmerkmalen sehr eng mit seinem Vorläufer verknüpft ist. Auch die beiden anderen europäischen Arten: *A. platyodon* und *A. simorreense* lassen sich von den beiden vorgenannten an den Backenzähnen des Oberkiefers nicht unterscheiden. An den Unterkieferbackenzähnen liefert lediglich der Reduktionsgrad des  $P_2$  das Kriterium für graduelle Unterschiede (HEISSIG 1972: 64). Dieser Zahn ist bei *A. platyodon* normal groß ausgebildet (MERMIER 1895: 21). Bei *A. tetradactylum* (MERMIER 1895: 25–26) und *A. simorreense* (OSBORN 1900: 258) und bei *A. incisivum* ist er kurz und gedrunken (KAUP 1834: Taf. 14, Fig. 9). Beim Höwenegg-Nashorn ist dieser Zahn eher wie bei *A. tetradactylum* entwickelt. Das zeigt besonders deutlich der Schädel des Skelettes I 1953. Problematisch sind diagnostische Merkmale auch am Vordergebiss. Nach HEISSIG (1972: 64) ist der Schneidezahn des Oberkiefers ( $I^1$ ) bei *A. simorreense* groß, und bei *A. tetradactylum* fehlt er sicher. Für die beiden anderen Spezies ist noch nicht schlüssig bewiesen, ob er vorhanden war oder nicht. Im Unterkiefer nimmt der Krümmungsgrad des  $I_2$  in dieser Reihenfolge zu: *A. platyodon*, *A. incisivum*, *A. tetradactylum*, *A. simorreense*. Auch zu diesem Merkmale verhält sich das Höwenegg-Nashorn indifferent. Wenn ein  $I^1$  ausgebildet war, dann sicher schwach, und der  $I_2$  ist mäßig aufgebogen, wie beim Eppelsheimer Unterkiefer. Zusammenfassend muß also festgehalten werden, daß die europäischen *Aceratherium*-Arten am Gebiß nicht eindeutig zu unterscheiden sind. Nun lassen sich nach HEISSIG (1972: 62) bei den Aceratherini zwei Schädelty-

pelsheim (MEYER 1834: 74, Taf. 5 und 6) in den Dimensionen sehr gut übereinstimmen.

Schließlich stellte auch MERMIER (1896: 233) für die Backenzahnreihe von *A. tetradactylum* und *A. incisivum* vollkommen übereinstimmende Längenwerte fest. Deshalb konnte auch OSBORN (1900: 242, Fig. 8, 248) zur Ansicht gelangen, daß *A. incisivum* von Eppelsheim in seinen Zahnmerkmalen sehr eng mit seinem Vorläufer verknüpft ist.

Auch die beiden anderen europäischen Arten: *A. platyodon* und *A. simorreense* lassen sich von den beiden vorgenannten an den Backenzähnen des Oberkiefers nicht unterscheiden. An den Unterkieferbackenzähnen liefert lediglich der Reduktionsgrad des  $P_2$  das Kriterium für graduelle Unterschiede (HEISSIG 1972: 64). Dieser Zahn ist bei *A. platyodon* normal groß ausgebildet (MERMIER 1895: 21). Bei *A. tetradactylum* (MERMIER 1895: 25–26) und *A. simorreense* (OSBORN 1900: 258) und bei *A. incisivum* ist er kurz und gedrunken (KAUP 1834: Taf. 14, Fig. 9). Beim Höwenegg-Nashorn ist dieser Zahn eher wie bei *A. tetradactylum* entwickelt. Das zeigt besonders deutlich der Schädel des Skelettes I 1953.

Problematisch sind diagnostische Merkmale auch am Vordergebiss. Nach HEISSIG (1972: 64) ist der Schneidezahn des Oberkiefers ( $I^1$ ) bei *A. simorreense* groß, und bei *A. tetradactylum* fehlt er sicher. Für die beiden anderen Spezies ist noch nicht schlüssig bewiesen, ob er vorhanden war oder nicht. Im Unterkiefer nimmt der Krümmungsgrad des  $I_2$  in dieser Reihenfolge zu: *A. platyodon*, *A. incisivum*, *A. tetradactylum*, *A. simorreense*. Auch zu diesem Merkmale verhält sich das Höwenegg-Nashorn indifferent. Wenn ein  $I^1$  ausgebildet war, dann sicher schwach, und der  $I_2$  ist mäßig aufgebogen, wie beim Eppelsheimer Unterkiefer.

Zusammenfassend muß also festgehalten werden, daß die europäischen *Aceratherium*-Arten am Gebiß nicht eindeutig zu unterscheiden sind. Nun lassen sich nach HEISSIG (1972: 62) bei den Aceratherini zwei Schädelty-

Merkmalsbeschreibung	Rhinocerotinae	Aceratheriinae
Hornbildung	stark	schwach, meist fehlend
Symphyse des Unterkiefers	lang und flach	kurz, schräg bis steil
Erster Schneidezahn des Oberkiefers ( $I^1$ )	rückgebildet oder vergrößert, wenn vergrößert, dann meißelförmig	schwach oder fehlend
Großer Schneidezahn des Unterkiefers ( $I_2$ )	schwach oder fehlend	stark entwickelt,
Metaconusrippe an den Prämolaren des Oberkiefers	ausgeprägt	flach oder fehlend
Anzahl der Zehenstrahlen an den Vordergliedmaßen	drei	vier bis drei
Gelenkkontakt zwischen Ulna und Lunare	immer ausgeprägt	nur in Ausnahmefällen und dann schwach
Dorso-solvare und dorso-plantare Wölbungen der Gelenkflächen im Carpal- und Tarsalbereich	in der gesamten Ausdehnung von vorn nach hinten bleibt die einzelne Gelenkfläche entweder konkav oder konvex	die einzelne Gelenkfläche kann in ihrem Verlauf von vorn nach hinten die Wölbungsrichtung wechseln

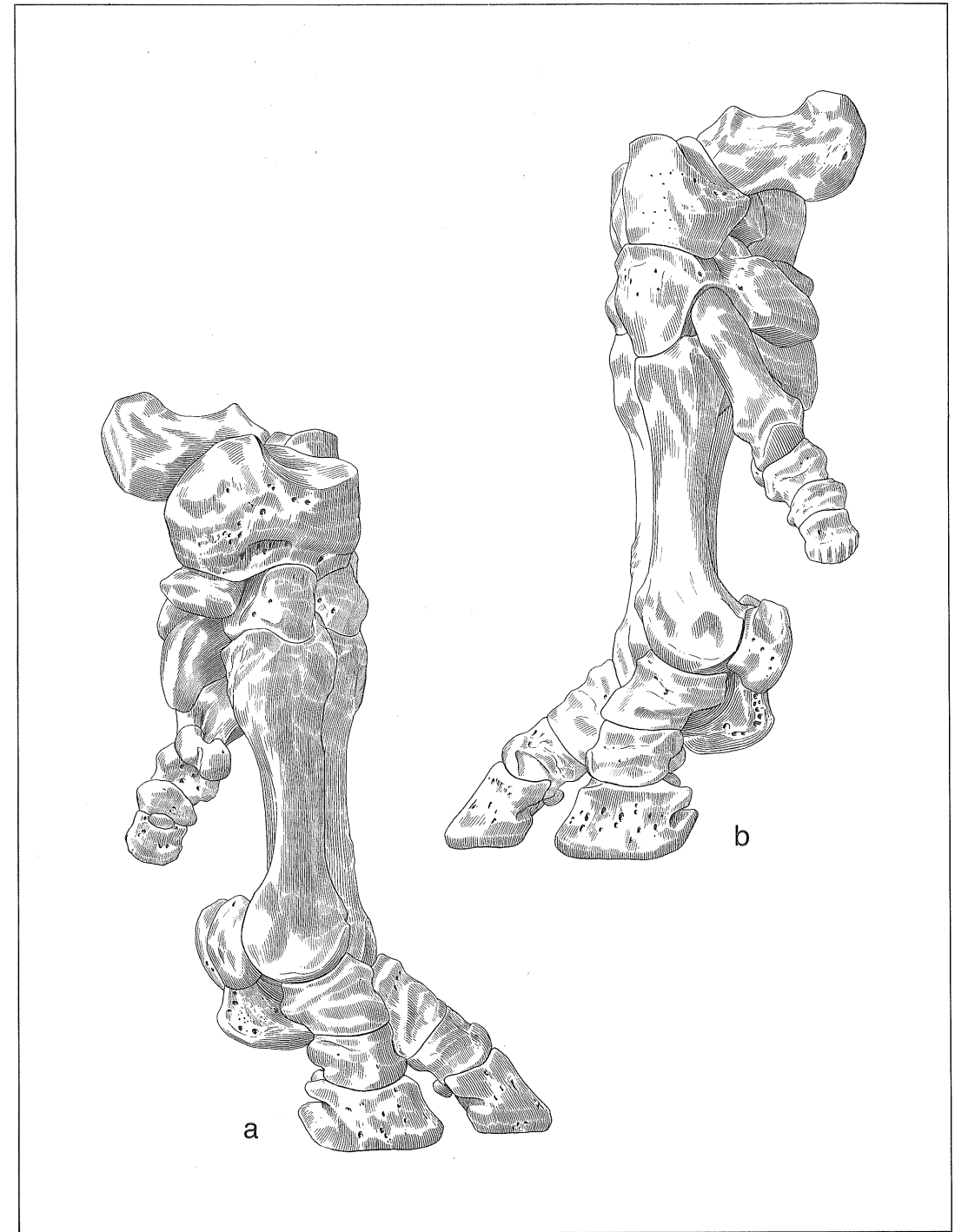


Abbildung 79. Rekonstruktion des Autopodiums anterior sinister: a) medial, b) lateral, x 0,6.

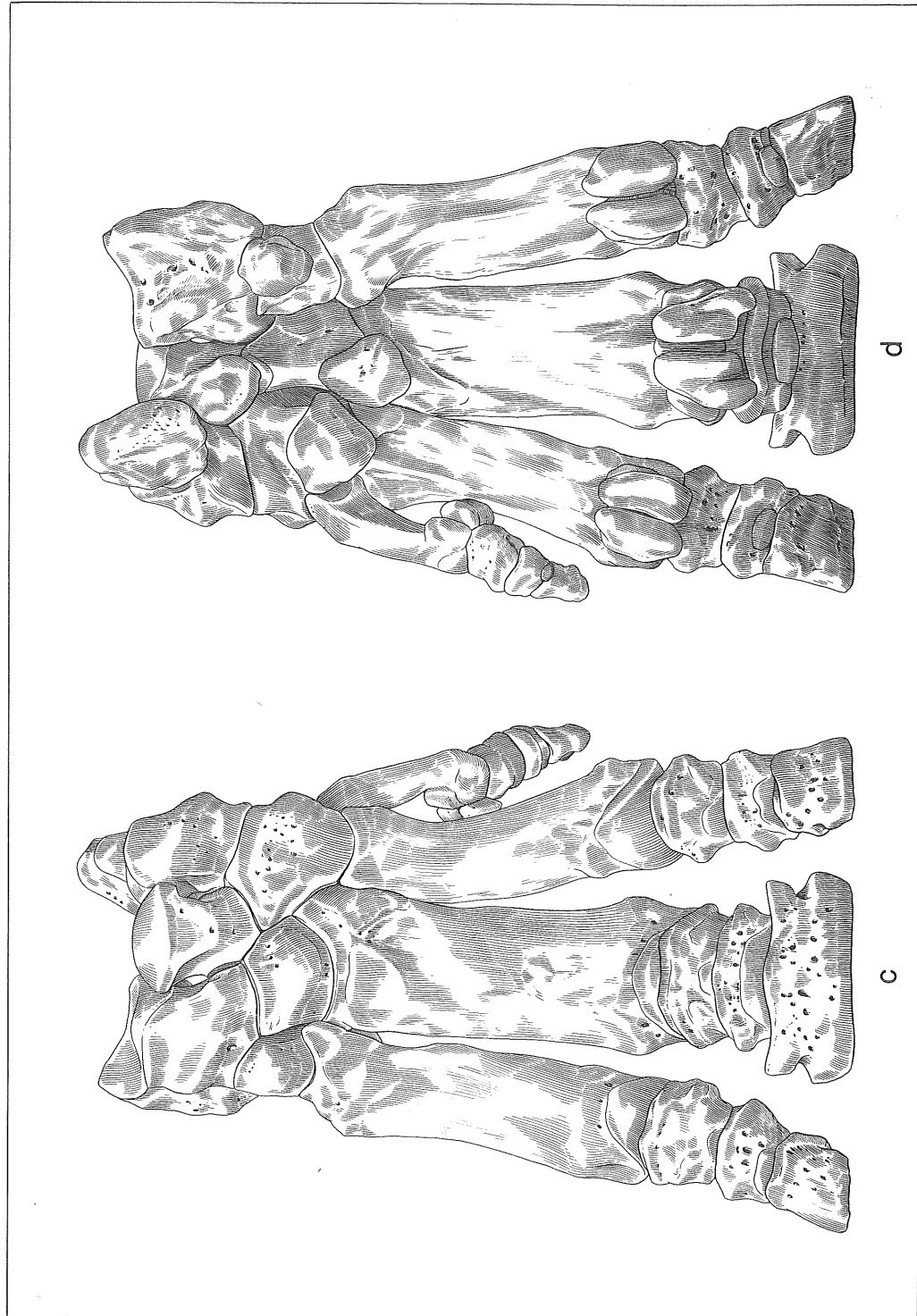


Abbildung 80. Rekonstruktion des Autopodiums anterior sinister: c) dorsal, d) plantar, x 0,4725.

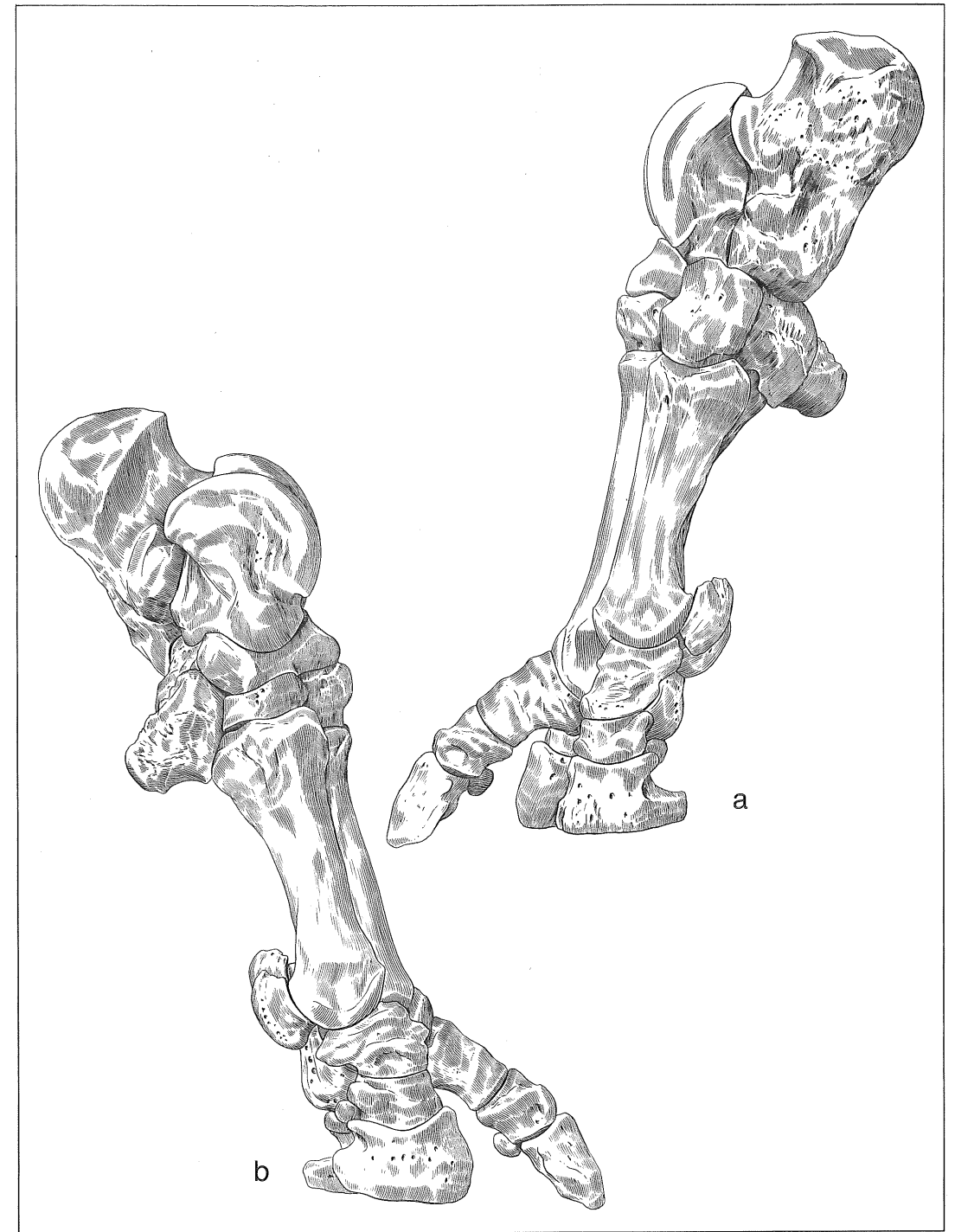


Abbildung 81. *Aceratherium*: Rekonstruktion des Autopodiums posterior sinister: a) lateral, b) medial, x 0,4725.



Tabelle 28. Vergleich Teleoceratini und Aceratherini

Merkmalsbeschreibung	Teleoceratini	Aceratherini
Schädelform allgemein	brachycephal	dolichocephal
I <sup>1</sup>	verstärkt, meißelförmig	klein oder fehlend
Gliedmaßen insgesamt	verkürzt, plump = „niederläufig“	lang, schlank, vergleichsweise „hochläufig“
Processus calcanei	stark verlängert	kurz
Astragalus	breit, walzenförmig, mit verflachten Rollkämmen = „ungestaltet“	schmal, mit ausgeprägten Gelenkrollen der Trochlea tali = „normal gestaltet“
Volare Gelenkfläche zwischen Scaphoid und Lunare	vorhanden	nicht ausgebildet

Tabelle 29. Vergleich *Chilotherium* und *Aceratherium*

Merkmalsbeschreibung	<i>Chilotherium</i>	<i>Aceratherium</i>
Stirn und Nasalia	bilden eine Linie	Nasalia nach oben aufgebogen
I <sup>1</sup>	fehlt	kann fehlen oder schwach entwickelt sein
Unterkiefersymphyse	breit bis sehr breit	wenig verbreitert
Das vergrößerte I <sub>2</sub> ist	stark aufgebogen	weniger aufgebogen
Cristae parietales	getrennt	zur Crista sagittalis vereinigt
Zahnformel	$\frac{0.0.3-4.3}{1.2.0.3-4.3}$	$\frac{0-1.0.4.3}{1-2.0.4.3}$
Backenzahngebiß	brachyodont bis subhypsodont	brachyodont
Prämolaren des Oberkiefers	mit kräftigen Cingula	mit schwächeren Cingula
M <sup>3</sup> -Talon	stark abgespreizt	lang, weit nach labial reichend
Körper insgesamt	plump, kurz	gestreckt
Extremitäten (bei beiden schlank)	niederläufig	hochbeinig
Vordergliedmaßen	dreizehig	vierzehig

Tabelle 30. Vergleich *A. tetradactylum* und übrige Arten

Merkmalsbeschreibung	<i>A. tetradactylum</i>	übrige Arten
Stirn	schmäler	breiter
Hinterhaupt	schmal	breit
Jochbögen	ausladend	anliegend
Crista sagittalis	lang	kurz oder fehlend

pen erkennen, deren Differentialdiagnose – auf die europäischen *Aceratherium*-Arten bezogen – Tabelle 30 wiedergibt.

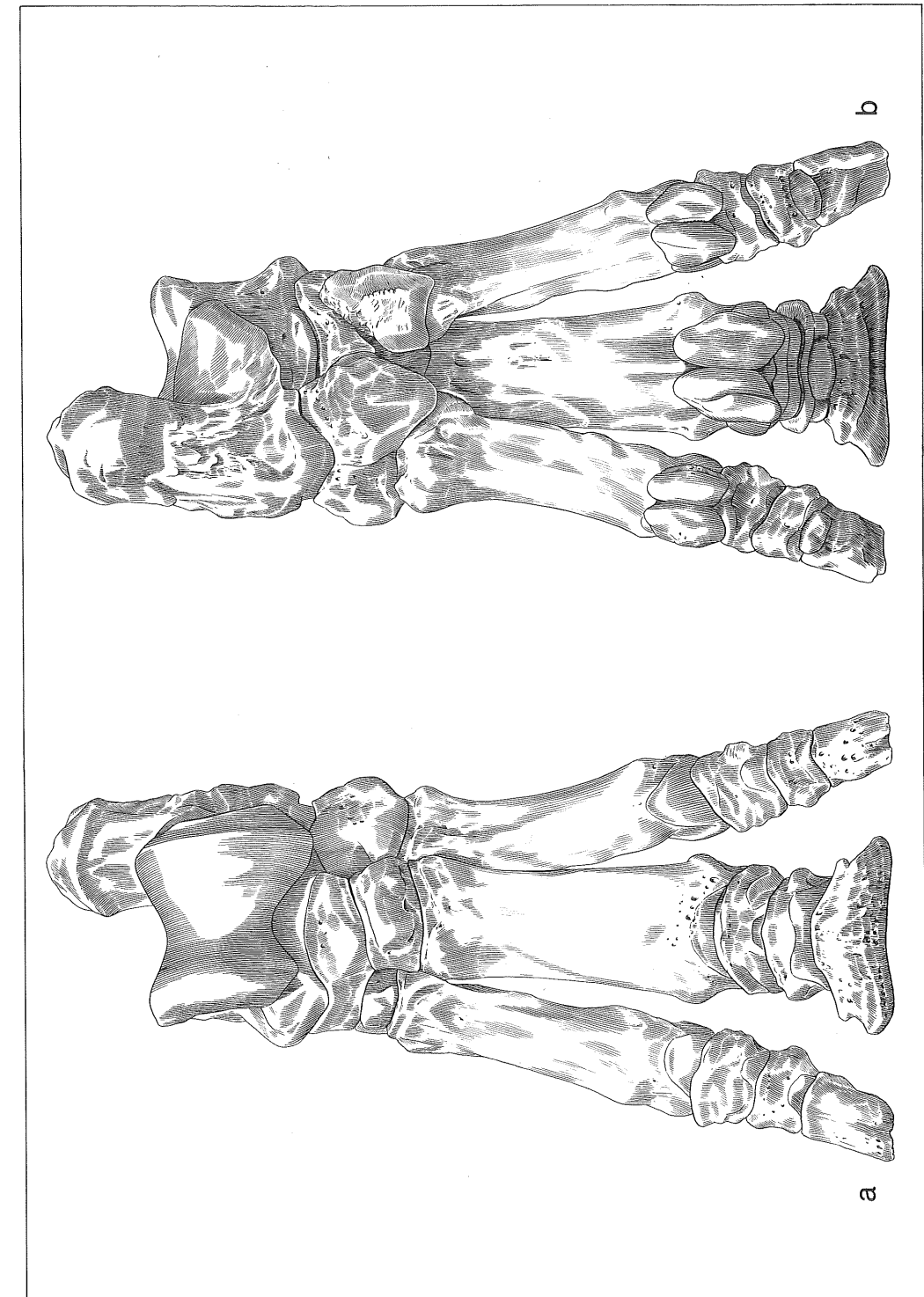
*A. tetradactylum* verhält sich demnach urtümlicher als die drei anderen Arten. In der modernen Gruppe läßt sich das Höwenegg-Nashorn ohne weiteres unterbringen, da die Cristae frontales et parietales sich nicht median zur Crista sagittalis vereinigen. In dieser Gruppe fällt jedoch *A. platyodon* infolge seiner außerordentlich langen, schmalen Nasalia (MERMIER 1896: Taf. 1, Fig. 4, Taf. 2) aus dem Rahmen. Bei den beiden anderen Arten sowie beim Höwenegg-Nashorn sind die Nasalia kurz, dreieckig und aufwärts gebogen (vergl. KAUP 1834: Taf. 10, Fig. 2 und OSBORN 1900: Fig. 12 mit Abb. 5 und 85 dieser Arbeit).

Unter diesen Gesichtspunkten gewinnt die Artdiagnose für *A. incisivum* von OSBORN (1900: 248) an Bedeutung, in welcher er das besondere Augenmerk darauf richtet, daß der Schädel von *A. incisivum* weniger dolichocephal sei und seine Nasalia kürzer und mehr aufwärts gebogen als bei *A. tetradactylum*. Dies ist auch bei dem Höwenegg-Nashorn der Fall.

Nachdem sich *A. simorreense* und *A. incisivum* – wie wir gesehen haben – durch den Bau des Vordergebisses deutlich unterscheiden, kann abschließend festgehalten werden, daß das Höwenegg-Nashorn aufgrund der Summe von Gebiß- und Schädelmerkmalen am ehesten zu *A. incisivum* gestellt werden muß. Andererseits kann nicht völlig ausgeschlossen werden, daß es sich um eine im europäischen Jungtertiär noch unbekannt Art handelt.

### 7. Verbreitung von *Aceratherium*

Den stratigraphisch ältesten Rest eines *Aceratherium*, *A. (Mesaceratherium) aff. gaimersheimense* HEISSIG wurde von Caylus (Tarn et Garonne) beschrieben (HEISSIG 1969: 107). Dieser nicht genau rekonstruierbare Fundpunkt in den Phosphoriten des Quercy (SIGÉ u. a. 1979, alte Schreibweise Caylux), liegt stratigraphisch im

Abbildung 82. *Aceratherium*: Rekonstruktion des Autopodiums posterior sinister: c) dorsal, d) plantar, x 0,4725.

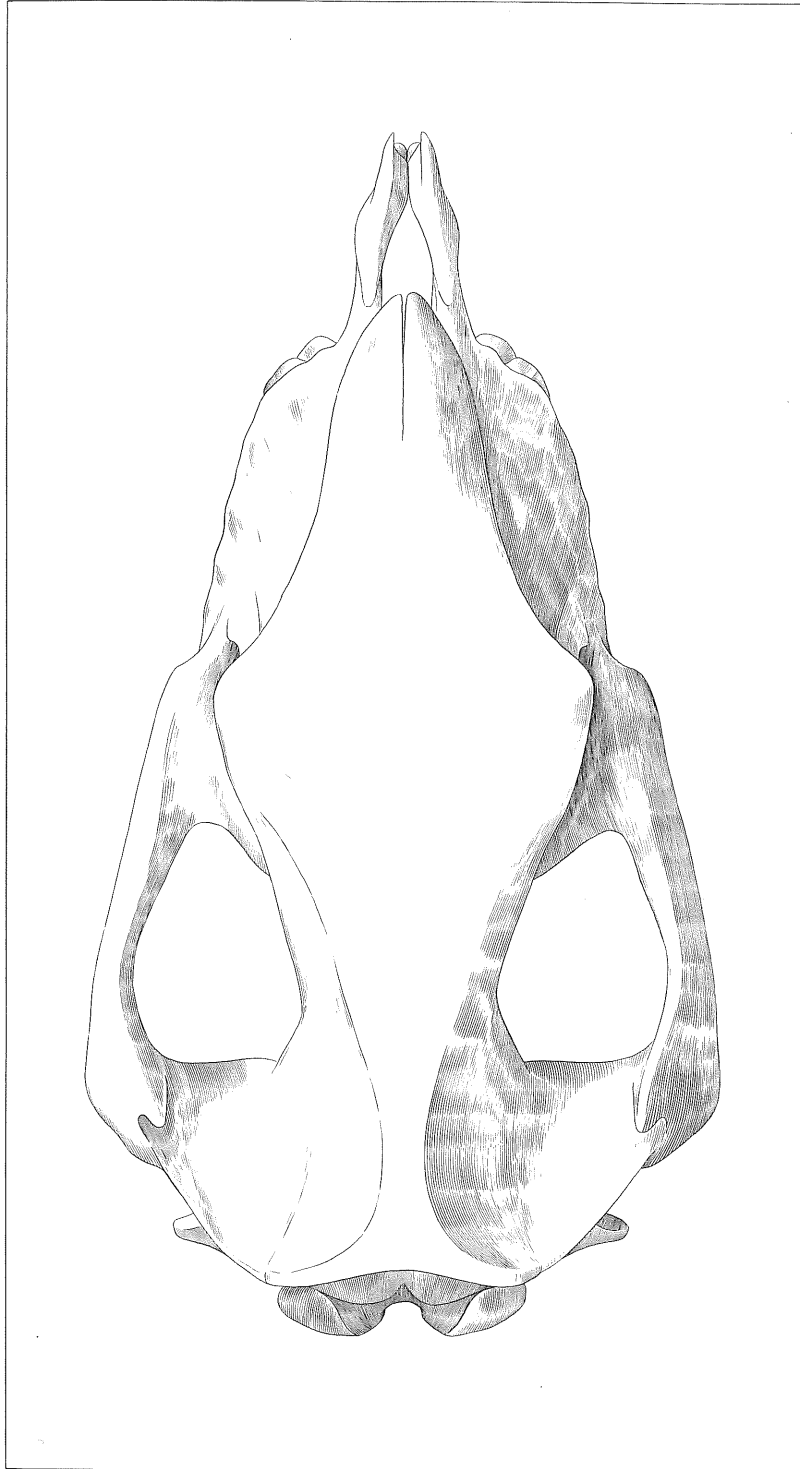


Abbildung 83. *Aceratherium*:  
Schädelrekonstruktion, dor-  
sal, x 0,25.

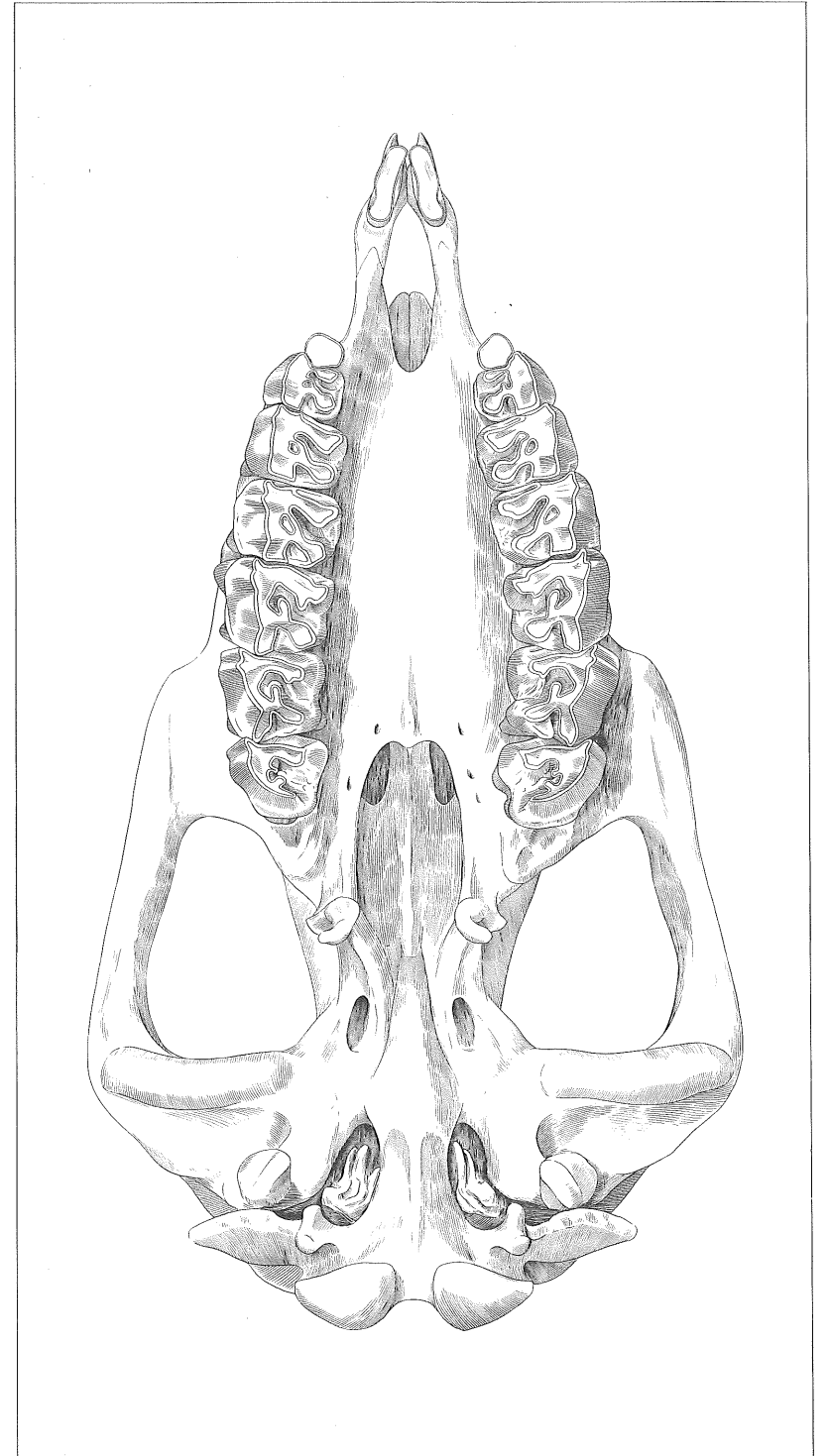


Abbildung 84. *Aceratherium*:  
Schädelrekonstruktion, basal  
x 0,25.

Abbildung 85. *Aceratherium*: Schädelrekonstruktion, sinistraler, x 0,315.

Bereich der Säugetier-Referenz-Lokalitäten Villebramar und Heimersheim, welche den Mammalia-Palaeogen-Zonen MP 22–MP 24 entspricht (SCHMIDT-KITTLER 1987). Das älteste *Aceratherium* des europäischen Neogens ist wohl *A. lemanense* von Paulhiac (Lot-et-Garonne) der Mammalia-Neogen-Zone MN1 (MEIN 1975 und FAHLBUSCH 1976). *Aceratherium* (*Aceratherium*) *incisivum* war nach GUÉRIN (1980) während des Vallesium und Turolium (MN9–13) in Mittel- und Westeuropa verbreitet. In miozänen Ablagerungen Europas und auch Asiens gehören *Aceratherien* allgemein zu den häufigeren Resten von Großsäugern. In der Zone MN 14 ist *Aceratherium* in Europa erloschen und durch modernere Nashornformen abgelöst worden (GUÉRIN 1975).

Mit HEISSIG (1976) und GUÉRIN (1980) wird angenommen, daß die *Aceratherien* wärme- und feuchtigkeitsliebende Waldformen waren.

### 8. Beziehungen und Vergleiche der Gliedmaßen

Bei der systematischen Bestimmung sind die zu Diagnosen herangezogenen Elemente des postcranialen Skelettes für das Höwenegg-*Aceratherium* nicht in den Vordergrund gerückt worden. Bei Vergleichen in der Literatur und mit Originalmaterial hat sich nämlich immer wieder herausgestellt, daß der Gattungsbegriff *Aceratherium* und hiermit auch der Artbegriff *A. incisivum* anhand des postcranialen Skelettes bisher nicht in den Griff zu bekommen war. Dasselbe ist natürlich auch bei anderen Rhinocerotiden-Gattungen der Fall.

Bestimmungsmerkmale am postcranialen Skelett liefert vor allem das Autopodium und darin besonders ein Teil der Wurzelknochen sowie die Metapodien. Um durch die Skelette des Höwenegg-*Aceratherium* zuverlässige Grundlagen für die Bestimmung isolierter Extremitätenknochen zu erhalten, wurde die Rekonstruktion der gesamten Vorder- und Hintergliedmaße in einer üblichen Lebensstellung erforderlich. Nur wenn man sich über die exakte Position jedes einzelnen Knochens in der Extremität Rechenschaft ablegen kann, kommen systematisch brauchbare Bestimmungen zustande. Diese Feststellung soll an einigen Beispielen erläutert werden: KLAITS (1973) beschreibt in einer vorzüglichen Studie die Unterschiede im Carpal- und Metacarpalbereich von *Aceratherium tetractylum*, *Brachypotherium brachypus* und *Didermoceros sansaniensis*, drei Rhinocerotiden, die nebeneinander im Miozän von Sansan, Dep. Gers, vorkommen. Die beiden dreizehigen Formen lassen sich voneinander und von dem in der Vordergliedmaße vierzehigen *Aceratherium tetractylum* unterscheiden. In die Untersuchung sind alle Handwurzel- und Mittelhandknochen von *A. tetractylum* einbezogen worden.

In einem allgemeinen Vergleich der drei Spezies mit dem Höwenegg-Nashorn besteht eindeutig die größte morphologische Ähnlichkeit zwischen den beiden *Aceratherien*. Dennoch fallen einige unerwartete Unter-

schiede auf: Die Handwurzelknochen des *A. tetractylum* von Sansan sind durchweg um ca. 10% höher als die des Höwenegg-*Aceratherium*. Die höhere Handwurzel wird jedoch für fortschrittlicher angesehen als die niedrigere. Dieser urtümliche Bauplan des Höwenegg-*Aceratherium* zeigt sich noch deutlicher im Metacarpus. Während sich die Längen der Metacarpalia McIII:McIV:McV beim Höwenegg-*Aceratherium* verhalten wie 100:80:50, beträgt das Verhältnis bei *A. tetractylum* 100:75:33. Hier zeigt sich mit aller Deutlichkeit, daß die stratigraphisch ältere Form die fortgeschrittenere Reduktion und damit die „modernere“ Hand aufweist. Darüber hinaus zeigt sich, daß bei *A. tetractylum* die Reduktion im Lateralbereich des Autopodiums schneller fortgeschritten ist als im Medialabschnitt. Das Metacarpale II ist nämlich bei dieser Form ca. 20% länger als das Metacarpale IV, beim Höwenegg-Nashorn dagegen nur ca. 5%.

Die Summe dieser Einzelbeobachtungen führt zu dem merkwürdigen Ergebnis, daß die Terminalform vom Höwenegg gedrungener gebaut ist als die mutmaßliche Ahnform von Sansan. Es kommt hinzu, daß die Gelenkflächenformen in eigenartiger Weise variieren. Vergleicht man die Trapezoide bei KLAITS, Taf. 2, Fig. 1+2, mit unseren Abbildungen 18+20, so zeigt sich, daß die Gelenkfläche für das Trapezium in der Abbildung 18 und Abbildung 1 bei KLAITS durchaus *aceratherien*artig übereinstimmen. Beim Trapezoid, Abbildung 20, ist diese Gelenkfläche hingegen dorso-plantar verlängert wie bei *Didermoceros* in Abbildung 2 bei KLAITS.

Die gleiche Problematik tritt beim Vergleich des Magnum auf. Auch hier gleicht dieser Knochen vom Höwenegg-*Aceratherium* in der Gesamtform und insbesondere mit den medial und lateral durchziehenden Gelenkflächen viel eher dem entsprechenden Handwurzelknochen des *Didermoceros sansaniensis* bei KLAITS, Taf. 2, Fig. 7, als dem von *A. tetractylum* (KLAITS: Taf. 2, Fig. 5–6). Dieser Eindruck wird verstärkt durch den Vergleich der distalen Gelenkflächen dieser Knochen für das Metacarpale III (vgl. Abb. 7a u. b bei KLAITS mit unserer Abb. 23d).

Ebenso tiefgreifende Unterschiede an denselben Knochenelementen scheinen sogar innerspezifisch nachweisbar zu sein. Das zeigt besonders deutlich ein Vergleich der Gelenkflächen des Astragalus für den Calcaneus von *A. incisivum*. Bei dem Exemplar von Eppelsheim, welches KAUP (1834: Taf. 15, Fig. 2, 2a, 2b) dieser Spezies zuordnet (RINGSTRÖM 1924: 59, Abb. 43), gehen die disto-mediale und die laterale Gelenkfläche in breitem Kontakt ineinander über. Aus unserer Abb. 52d hingegen ist ersichtlich, daß es sich um zwei deutlich voneinander getrennte Gelenkflächen handelt. Andererseits stimmen der von KAUP (1834: Taf. 15, Fig. 10, 10a und 10b) ebenfalls *A. incisivum* zugewiesene und der von RINGSTRÖM (1924: 59, Abb. 41) einem *Brachypotherium* zugeordnete Astragalus recht gut mit der hier gegebenen Abbildung 52 vom Höwenegg-*Aceratherium* überein. Die Konfluenz dieser Gelenkflächen am

Astragalus scheint verbreitet zu sein, denn sie kommt z. B. auch beim rezenten Javanashorn (Zool. Inst. Univ. Zürich Nr. 13250) und beim Spitzmaulnashorn (PALES & LAMBERT 1971: Taf. 78) vor. Derartige Beispiele zeigen deutlich, daß die Gliedmaßen des Höwenegg-*Aceratherium* als eine Art Standard zur Orientierung bei Bestimmungen isolierter Extremitätenknochen gelten können.

### 9. Rekonstruktion der Gliedmaßen

Bei der Gesamtkonstruktion der Gliedmaßen wurden zur besseren Orientierung der zeichnerischen Grundlage die Knochenzeichnungen des Spitzmaulnashorns (*Diceros bicornis* bei PALES & LAMBERT 1971: Taf. 63–84) zu Hilfe genommen. Es zeigte sich jedoch, daß

in den Proportionen allgemein das Javanashorn (*Rhinoceros sondaicus*) den günstigsten Vergleichsmaßstab abgibt. Außerdem wurden auch Zeichnungen und Fotos von allen rezenten Nashornarten herangezogen.

Die zeichnerische Rekonstruktion der Gliedmaßen in Lebensstellung lief in mehreren Arbeitsgängen ab. Diese möchte ich hier am Beispiel der Hintergliedmaße kurz erläutern:

Zunächst wurde eine Gliedmaße des rezenten Vergleichsobjektes zur allgemeinen Orientierung zusammengesetzt. Dabei sind die Knorpelaufgaben der Gelenkflächen nicht berücksichtigt worden, da diese an Gliedmaßenknochen sehr gering sind. Diese Montage war erforderlich, um einen Anhaltspunkt für die exakte Orientierung aller Knochen im Kontakt zu gewinnen. Vom Höwenegg-Nashorn wurden anschließend die di-

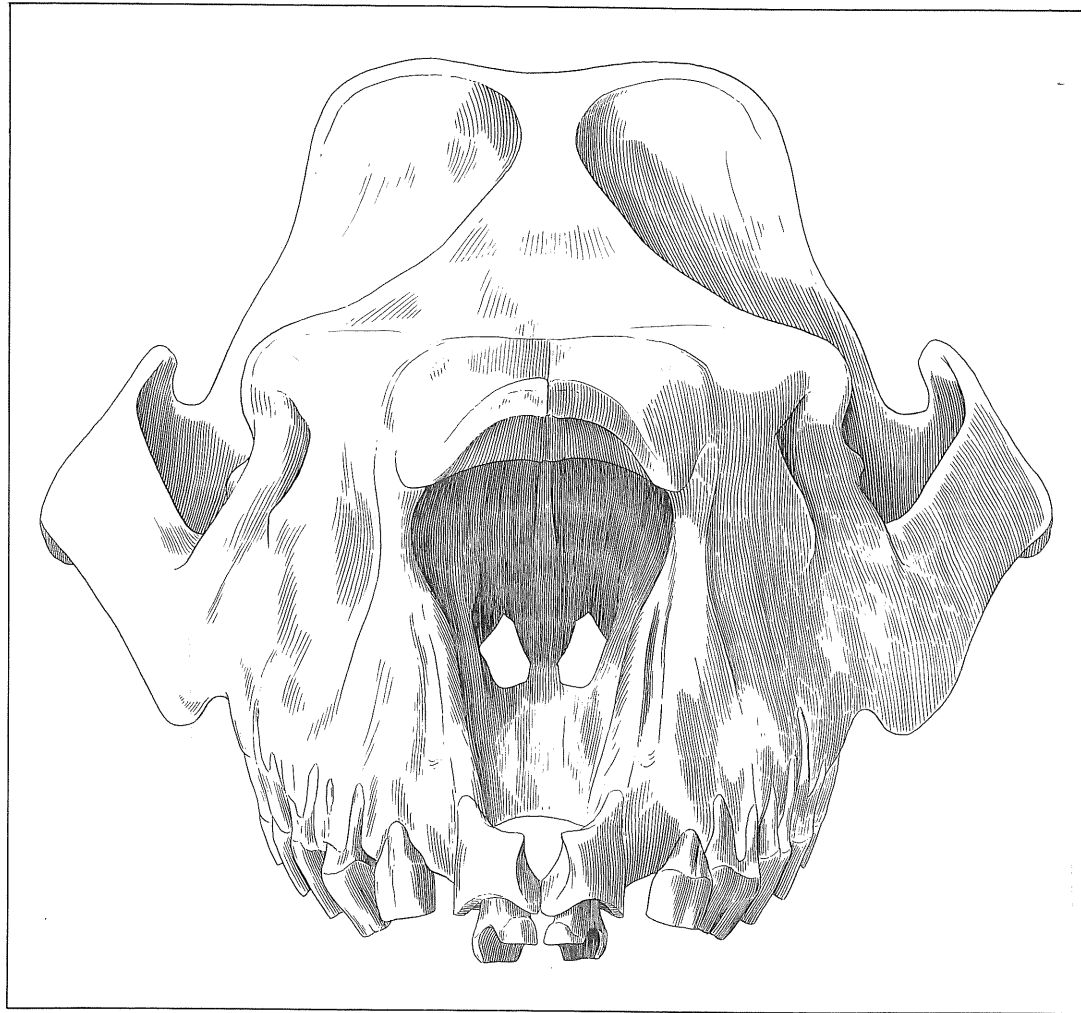


Abbildung 86. *Aceratherium*: Schädelrekonstruktion, rostral, x 0,4.

stalen Abschnitte des rechten und linken Fußskelettes (Fußwurzel, Mittelfuß und Zehen) in verschiedenen Standstellungen von allen vier Seiten gezeichnet. Dadurch konnten der einwandfreie Bodenkontakt erreicht und die Abweichungen von der Vertikalen berücksichtigt werden. In diesem Arbeitsgang war es nicht möglich, einfach die Zeichnungen von den Einzelknochen aneinanderzusetzen. Infolge der Konstellation der Knochen im Verband sowie der Torsion der Gliedmaße in der Längsachse kommen nämlich viele Schrägansichten vor, die man in Einzeldarstellungen nicht genau konstruieren kann. Schwierig war es, die Sesambeine an Mittelfuß- und Zehenknochen in eine zutreffende Position zu bringen. Außer den Gelenkflächen sind die Sehnenansätze der Beugermuskulatur die einzigen Orientierungsstellen. Die Ansatzflächen sind jedoch auch an

rezenten Skeletten oft nicht einwandfrei erkennbar. Danach wurde die Fußwurzel zur zeichnerischen Darstellung exakt montiert. Für diese Montage war ein Gipsnachguß des proximalen Metatarsus in Standposition angefertigt worden. Die fossil nicht erhaltenen, dünnen Knorpelaufgaben auf den Gelenkflächen, die an der Gliedmaße einzig im Acropodium Bedeutung für die exakte Position der einzelnen Wurzelknochen erlangen, wurden mit Ton nachgeahmt. Auf diese Weise hielten die Wurzelknochen auch zusammen und konnten im natürlichen Verband von allen vier Seiten gezeichnet werden (Abb. 60, 81, 82).

Daraufhin wurde die Stellung des Oberschenkelknochens der Lebensstellung beim rezenten Nashorn angepaßt. Für die Orientierung am lebenden Tier gibt es dazu zwei wichtige Anhaltspunkte, die auf der Körper-

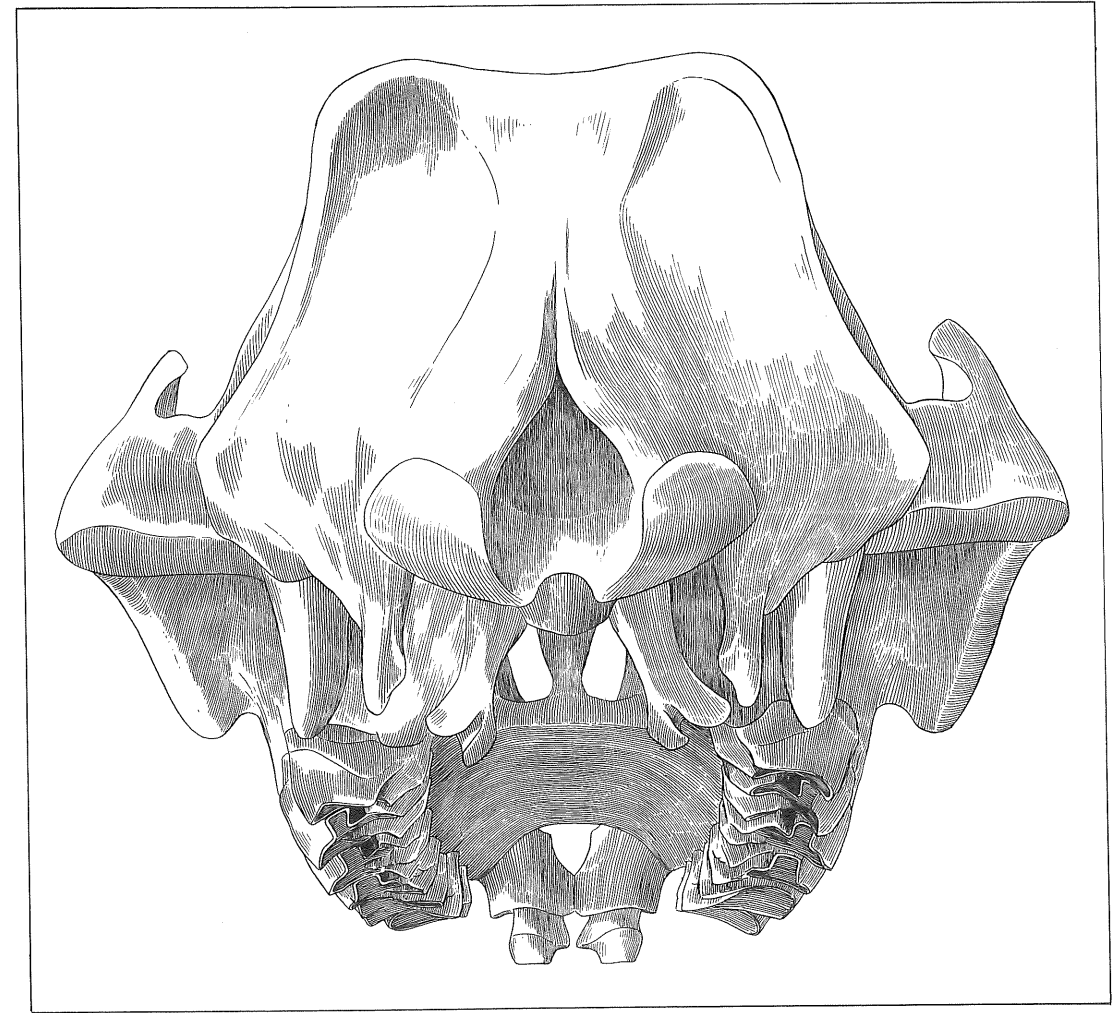
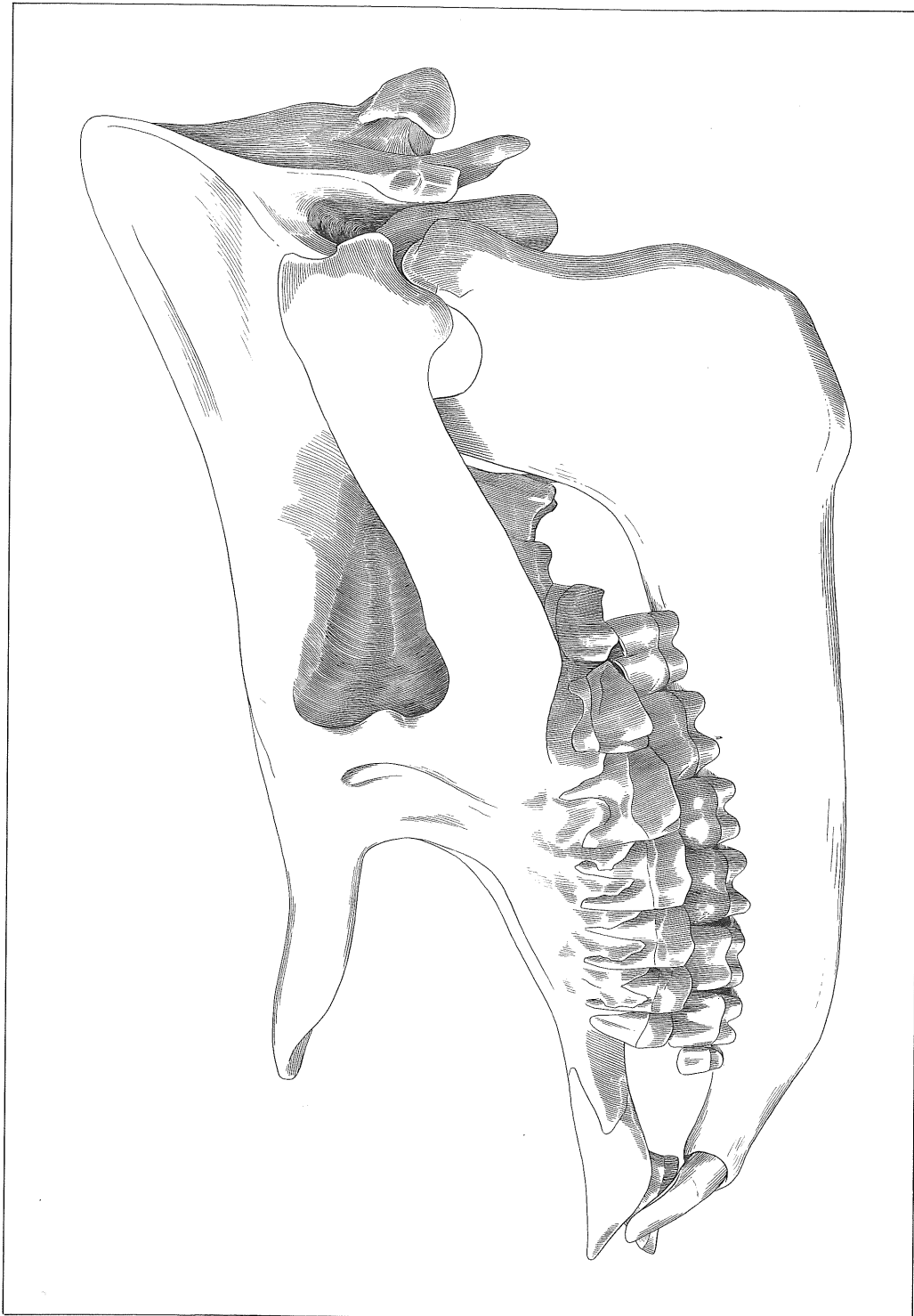


Abbildung 87. *Aceratherium*: Schädelrekonstruktion, occipital, x 0,4.

Abbildung 88. *Aceratherium*: Schädelrekonstruktion, Seitenansicht mit Unterkiefer, x 0,315.

oberfläche sichtbar sind: die Position des großen Muskelfortsatzes (Trochanter major) und der Kniescheibe. Die Stellung des Unterschenkels (Tibia und Fibula), einschließlich seiner Abweichung von der Vertikalen und seines Anteils an der Torsion in der Längsachse der ganzen Gliedmaße, ergibt sich nunmehr aus den Lagebeziehungen der beiden unteren Gelenkhöcker des Oberschenkels (Condylus tibialis und fibularis) zu den Gelenkkämmen des Sprungbeines (Trochlea tali).

Abschließend erfolgte die Projektion der beiden Gliedmaßen aufeinander. Dabei wurde das rechte Bein im Bereich des Ober- und Unterschenkels nach den Einzeldarstellungen vom linken Bein spiegelbildlich ergänzt. Als Fixpunkt galten die beiden Bodenkontaktlinien und die Gelenkköpfe der Oberschenkelknochen. Dabei wurde die Grube für das Pfannenband (Fovea capitis) beider Femurköpfe auf eine Achse senkrecht zur Abbildungsebene der Seitenansicht gelegt. Auf diese Weise konnte die Bewegung des Tieres im Schritt allein durch das Gliedmaßenskelett zum Ausdruck gebracht werden.

Bei der Rekonstruktion der Vordergliedmaße wurde in gleicher Weise vorgegangen wie bei der Hintergliedmaße. Hierbei traten jedoch einige zusätzliche Komplikationen auf. Da die Vordergliedmaße vom Ellenbogen ab senkrecht steht, müssen die Phalangenreihen steiler abgewinkelt sein, was im allgemeinen bei Skelettmontagen nicht berücksichtigt wird. In der Mittelhand kommt das Metacarpale V als viertes Element hinzu. Dessen normale Abwinkelung gegen das Metacarpale IV ist weniger durch die Gelenkfläche am Metacarpale IV als durch den tief ausgehöhlten Gelenkkontakt am Unciforme gegeben.

Auch die Montage der Handwurzel war viel schwieriger als die der Fußwurzel, weil sie nicht nur aus mehr Elementen zusammengesetzt ist, sondern das Relief der Gelenkflächen in proximo-distaler Richtung lebhafter ist. Sowohl vom Carpus als auch für den Tarsus wurden die Gelenkflächenschemata erst nach den zusätzlichen Erfahrungen durch die Montage endgültig zusammengestellt (Abb. 32 und 63).

Anschließend galt es, nach Fotos rezenter Formen, den Humerus in die Position des Standbeines zu bringen. Beim Einpassen von Radius und Ulna wurde deutlich, daß der Unterarm nach lateral abgewinkelt auf dem Autopodium steht (Abb. 90). Diese Abweichung nach lateral wird jedoch vom Humerus wieder ausgeglichen. Das Caput humeri steht nämlich über dem dritten Strahl. Mit dieser Stellung der Vordergliedmaßen zeigt das Höwenegg-*Aceratherium* deutlichere Anklänge an die Tapire als an die rezenten Nashörner. Das liegt sicher nicht an der Vierzehigkeit; denn im Vergleich des dreizehigen mit dem vierzehigen Autopodium (Abb. 92 a, b) zeigt sich in diesem distalen Extremitätenbereich keine Schwerpunktverlagerung. Der fünfte Strahl, der bei der rezenten Form nur noch als halbkugelförmiges Metacarpalrudiment erkennbar ist, ist zwar beim Höwenegg-*Aceratherium* mit allen für die Funktion erforderlichen

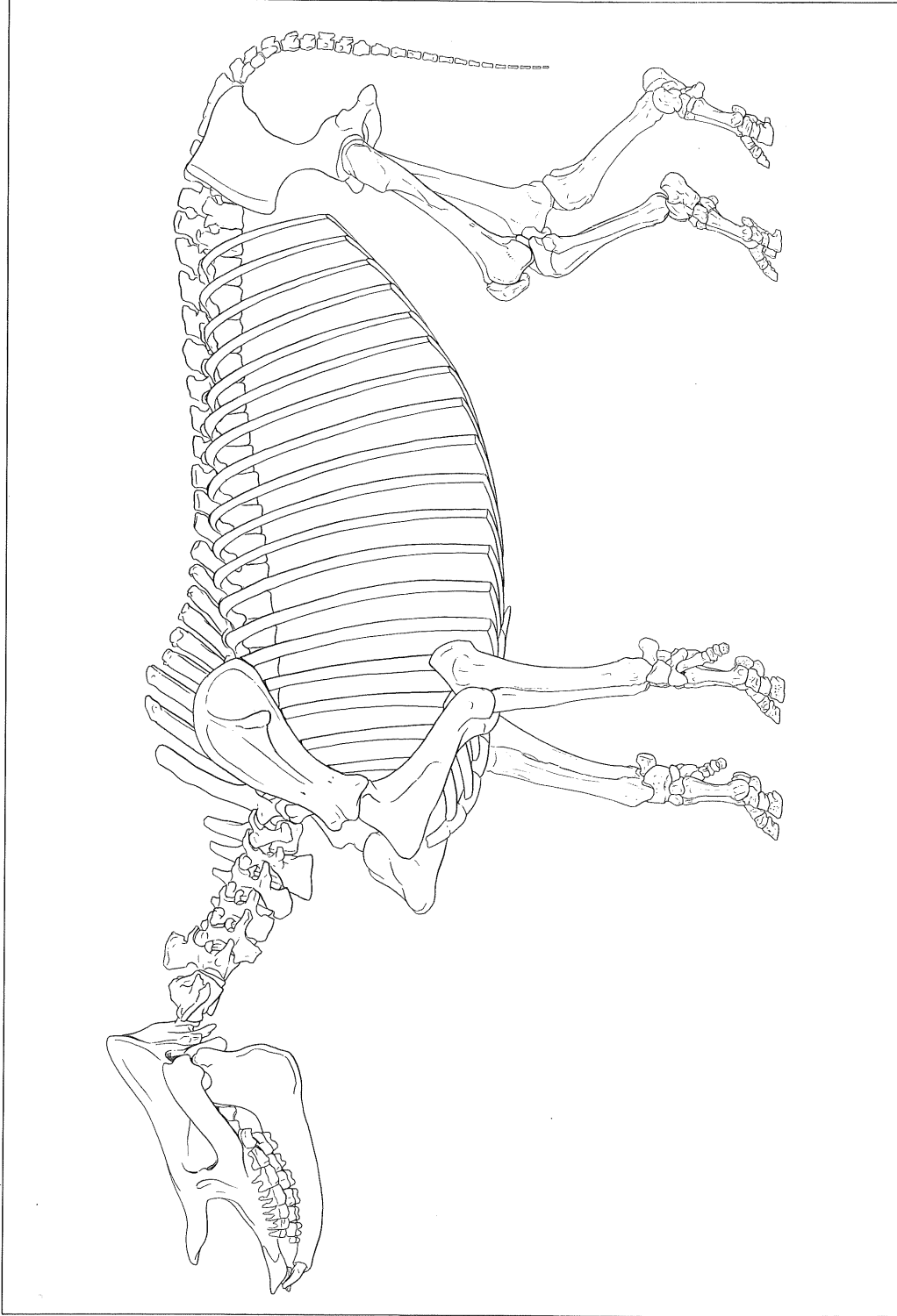
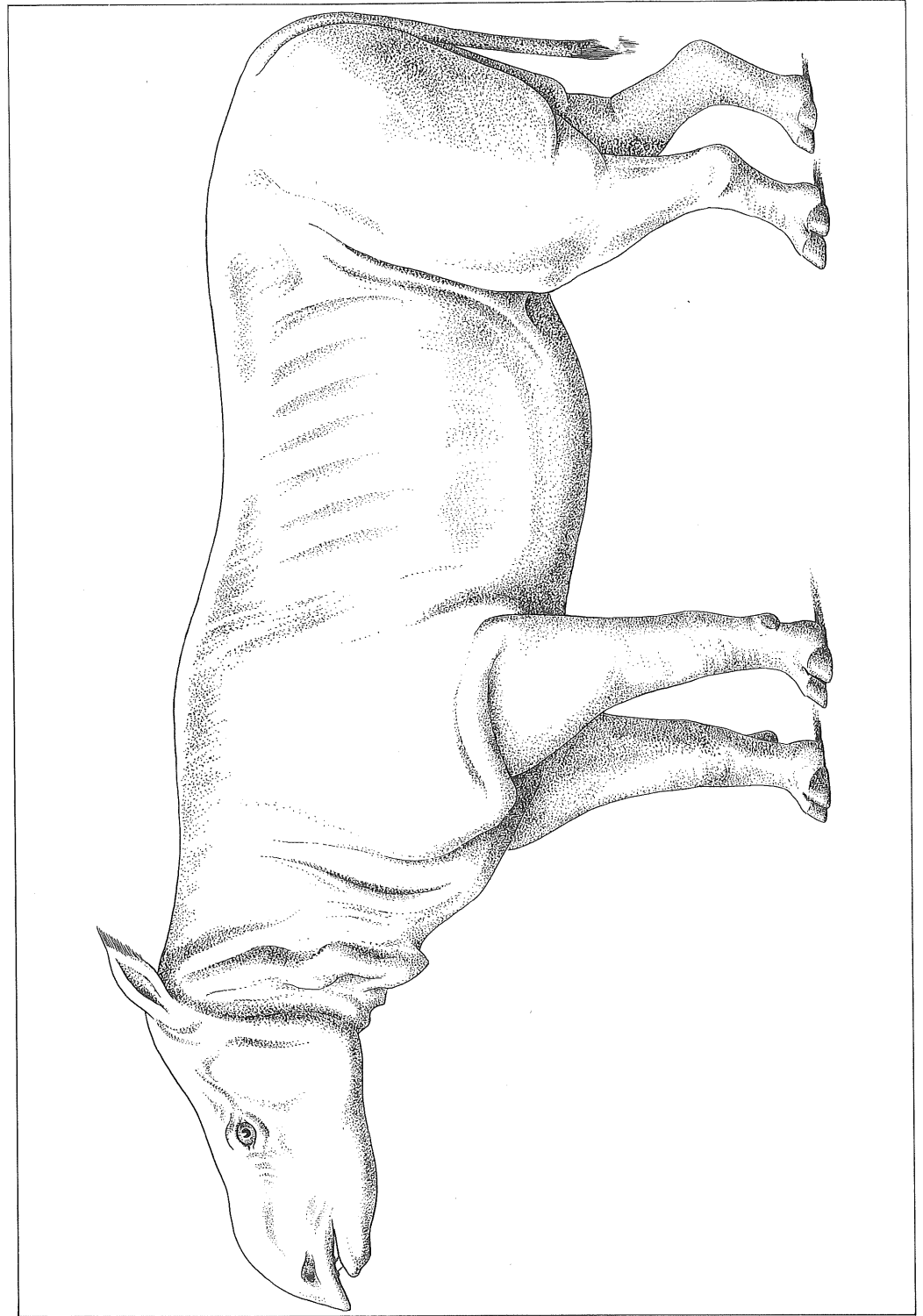
Elementen ausgebildet, jedoch nicht so stark, daß mit Bodenkontakt zu rechnen wäre. Der tapirartige Habitus der Vordergliedmaße des Höwenegg-*Aceratherium* liegt demnach vorwiegend im Unterarm-Ellenbogen-Bereich. Diese Tatsache legt die Vermutung nahe, daß die Position von der Körpermasse abhängig ist. Die Schrägstellung des Unterarmes beispielsweise der rezenten Pferde ist bei schweren Rassen ausgeprägter als bei leicht gebauten. Dieser Zusammenhang leuchtet infolge des größeren Brustkorbumfanges der schweren Rassen ein.

Noch ein weiterer Unterschied zwischen den Gliedmaßen des Höwenegg-*Aceratherium* und rezenten Nashörnern fällt auf: Die fossile Form weist bei gleich langen Stylopodien relativ lange Zeugopodien und relativ kurze Autopodien auf. Auch in diesem Merkmal läßt sich eine Parallele zu den Pferden ziehen. NOBIS (1971: 69) hat feststellen können, daß bei Allohippusformen die Tibia länger und der Metatarsus kürzer sind als bei caballinen Pferden. Bisher konnte ich nicht feststellen, ob daraus Schlußfolgerungen auf die Bewegungsweise gemacht werden können.

#### 10. Gesamtrekonstruktion (Abb. 90)

Nachdem die Rekonstruktionen von Vorder- und Hintergliedmaßen des Höwenegg-*Aceratherium* erfolgreich durchgeführt worden waren, wurde ich von allen Seiten ermuntert, die Rekonstruktion des ganzen Skelettes in Angriff zu nehmen und zu versuchen, ein Lebensbild des Höwenegg-*Aceratherium* zu entwerfen. Das erforderte zunächst die Rekonstruktion des Schädels (Abb. 95–100). Die dazu benutzten Unterlagen sind im Kapitel „Schädel“ bekanntgemacht worden. Die Hauptschwierigkeiten bereiteten das Vordergebiss sowie die vordere Partie des Gesichtsschädels. Die Form des Prämaxillare und des I<sup>1</sup> entsprechen einer Idealvorstellung, zu welcher kein Original vorliegt. Den I<sub>2</sub> und seine Stellung im Unterkiefer habe ich der Abbildung bei KAUP (1834: Taf. 10, Fig. 2) entnommen. Für den Unterkiefer konnten die Zahnreihendimensionen vom Schädel des Skelettes I 1953 übernommen werden. Der Unterkieferknochen ist hingegen, mit einigen anatomisch wahrscheinlicheren Abwandlungen, nach der soeben erwähnten Abbildung bei KAUP modelliert worden.

Für die zeichnerische Montage des Skelettes wurde nun zunächst der Bogen der Wirbelsäule stückweise nach den Präparaten von Rumpfteilen der Skelette sowie rezenten Vergleichsobjekten zusammengesetzt. Danach wurde der Schädelkontakt konstruiert. Um die Vordergliedmaßen in eine anatomisch korrekte Position bringen zu können, mußte vorher das Schulterblatt plaziert werden. Die Anhaltspunkte dazu lieferten Zeichnungen und Fotos rezenter Panzernashörner. Dann war das Becken in Lebensstellung am Kreuzbein anzupassen. Erst bei dieser Montage konnte der typische Bogen der Kruppe herausmodelliert werden. Die Gliedmaßen ließen sich daraufhin sehr gut an das Becken anlegen, so

Abbildung 89. *Aceratherium*: Gesamtrekonstruktion des Skelettes.Abbildung 90. *Aceratherium*: Gesamtrekonstruktion des Tieres.

daß die Standhöhen von Widerrist und Kruppe erstaunlich gut harmonisierten. Über die Länge und Form der Schwanzwirbelsäule liegen kaum konkrete Anhaltspunkte vor. Obwohl nur einige wenige Fragmente von Schwanzwirbeln überliefert sind, kann man jedoch annehmen, daß die Schwanzwirbelsäule etwa bis in Kniehöhe reichte. Schließlich muß auch erwähnt werden, daß die Genauigkeit der Rekonstruktion nur dadurch erreicht werden konnte, daß alle bisher geschilderten Detailarbeiten mit Zeichenentwürfen in natürlicher Größe ausgeführt wurden.

Für die Rekonstruktion der äußeren Körperoberfläche des Höwenegg-*Aceratherium* (Abb. 90) ist die Darstellung des Kopfes von ausschlaggebender Bedeutung. Das „Gesicht“ des rekonstruierten Tieres muß nämlich nicht unbedingt „sympathisch“ sein, sondern es sollte einen dem Gesamtorganismus angemessenen Ausdruck haben. So fällt an der Schädelrekonstruktion (Abb. 83–88) das an beiden Skeletten belegte, extrem kurze und vollkommen glatte Nasale auf. Davon kann man nicht nur auf völlige Hornlosigkeit schließen, sondern auch auf einen sehr weit geöffneten Naseneinschnitt, der an den der Tapire erinnert (Abb. 83–85 und 88). Die Spitze des Naseneinschnittes liegt jedoch beim Tapir höher am Schädel und ragt über den Vorderrand der Augenhöhle hinweg nach hinten. Diese Form des Gesichtsschädels läßt verschiedene Darstellungsweisen des Gesichtsausdruckes zu. Drei Möglichkeiten werden hier zur Diskussion gestellt, ohne auf die Wechselbeziehung zwischen Muskulatur und Mimik näher einzugehen (Abb. 91).

In Abbildung 91 a beruht die Rekonstruktion auf einem hornlosen Modell des Spitzmaul-Nashorns. Diese Möglichkeit birgt eine gewisse Wahrscheinlichkeit in sich, da die spitze Oberlippe als Greiforgan entwickelt gewesen sein könnte. Dabei muß man jedoch berücksichtigen, daß die Oberlippen-Nasen-Region bei hornlosen Formen sicher viel beweglicher war als bei den Nasenhornträgern. Eine maximale Bewegungsmöglichkeit der Oberlippen-Nasen-Region wurde in Abbildung 91 b dadurch zum Ausdruck gebracht, daß der Schädel des Höwenegg-*Aceratherium* in einen Tapirkopf hineinprojiziert wurde. Die relativ geringe Höhe des Schädeldaches von *Aceratherium* gegenüber dem Tapir sowie die abweichende Lage des Naseneinschnittes sprechen gegen diese Variante. Die Rekonstruktion in Abbildung 91 c erinnert in der Region der Lippen und der äußeren Nasenöffnung an die eines Pferdes. Es handelt sich jedoch um den Kopf eines neugeborenen Spitzmaulnashorns, in den der *Aceratherium*-Schädel eingepaßt worden ist. Die Übereinstimmung der Proportionen ist so erstaunlich gut, daß ihr der Vorzug gegenüber den beiden anderen gegeben wird. In der statischen Rekonstruktion ist zwar die Variante 91 a wiedergegeben, um den „rhinocerotiden“ Charakter zu betonen, im Lebensbild (Titelbild) wurde hingegen Variante 91 c weiterverarbeitet. Im postcranialen Bereich sind die Proportionen von Rumpf und Gliedmaßen, im gegenseitigen Verhältnis

von ausschlaggebender Bedeutung für den Gesamthabitus des Tieres. Nach GREGORY (1912: 285 und 288) werden die Nashörner zusammen mit den Tapiren zu den großen Zehengängern bzw. zum mediportalen Lokomotionstyp zusammengefaßt. Die Einordnung zwischen den graviportalen und kursorialen Bewegungstypen kommt am Höwenegg-*Aceratherium* vor allem an

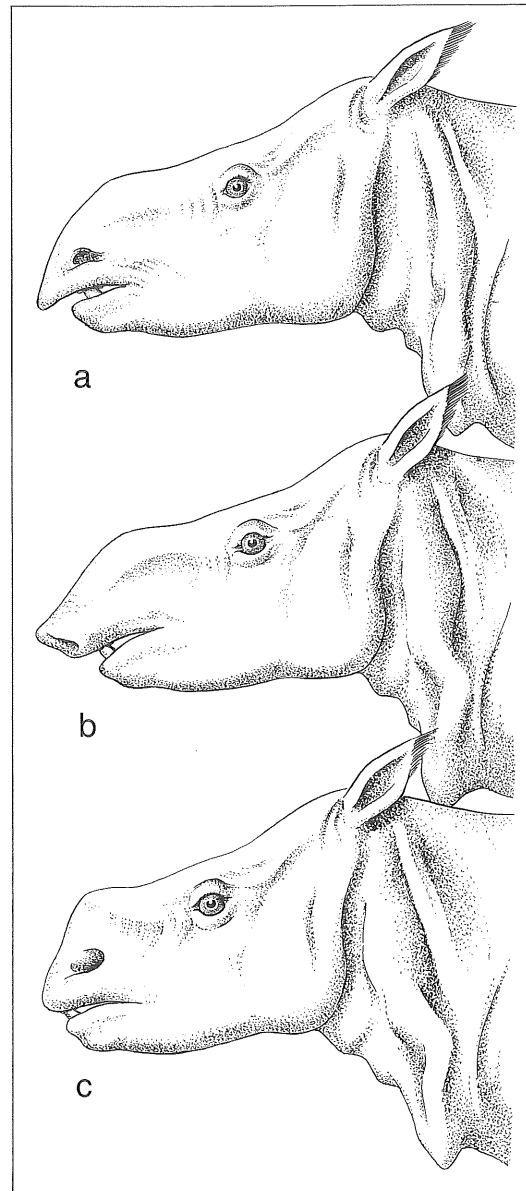


Abbildung 91. Diskussion der Morphologie der vorderen Kopfpartie von *Aceratherium*: a) „spitzmaulnashornartig“, b) „tapirartig“, c) urtmilch-perissodactyl“

den Hinterbeinen gut zum Ausdruck. Während nämlich die auffallend verlängerte Tibia kursoriale Differenzierung andeutet, sprechen die kurzen Metatarsalia für eine Anlehnung an den graviportalen Bewegungstyp (HOWELL 1965: 201). Da die Gliedmaßen des Höwenegg-*Aceratherium* insgesamt einen schlankeren Eindruck machen als die der rezenten Formen, wurde der Rumpf entsprechend gestreckter dargestellt. Infolgedessen wirkt das Höwenegg-*Aceratherium* in der Gesamtrekonstruktion schlanker und ausgeprägt hochbeiniger als die rezenten Nashörner. Die gesammelten Erfahrungen, die zu der statischen Rekonstruktion (Abb. 90) geführt haben, sind in dem Lebensbild (Titelbild) zeichnerisch weiterverarbeitet worden.

## 11. Zusammenfassung

Die Mergel-Tuffit-Serie der jungtertiären Fossilfundstätte Höwenegg im Hegau (Südwestdeutschland) wird mit TOBIEN 1986 in die neogene Säugerzone MN 9 des unteren Vallesium eingestuft. In diesen Süßwasserablagerungen wurden zwei nahezu vollständige Nashornskelette ausgegraben. Die Skelette sind so gut erhalten, daß jedes Skelettelement wenigstens einmal vorliegt. Alle Gliedmaßenknochen wurden jeweils von sechs Seiten gezeichnet. Alle Knochenansichten wurden mindestens in natürlicher Größe, meist vergrößert ausgeführt. In einigen Fällen war es möglich, Rechts-Links-Varianten am selben Skelett zu zeigen. Auf die Beschreibung und Interpretation selten vorkommender und topografisch schwer bestimmbarer Knochen wie der Patella, Cuneiformia und Sesamoidea wurde besonderer Wert gelegt.

Die systematische Bestimmung der Skelette ergab, daß sie zu *Aceratherium incisivum* zu stellen sind. Die Skelette eignen sich vorzüglich als Standard für die Bestimmung von Einzelknochen.

Die Arbeitsgänge für die zeichnerische Rekonstruktion der Gliedmaßen, des Schädels und schließlich des ganzen Skelettes deckten vergleichend-osteologische Zusammenhänge auf, die nicht nur zur systematischen Bestimmung, sondern auch zur physiologischen und ökologischen Interpretation des Höwenegg-*Aceratherium* beitrugen. Bei dem abschließend erarbeiteten Entwurf eines Lebensbildes für das Höwenegg-*Aceratherium* traten auffallend gut die Besonderheiten dieses hochbeinigen, schlanken Rhinocerotiden hervor, insbesondere auch der Zusammenhang zwischen der Hornlosigkeit und dem Gesichtsausdruck.

## 12. Literatur

- BACH, F. (1909): Zur Kenntnis der Oberkieferbezzahn obermiocäner Rhinocerotiden. – Mitt. dt. naturwiss. Ver. Hochsch. 3: 1–13; Graz.
- DEEKE, W. (1917): Geologie von Baden. – 2 Bde., 782 S.; Berlin.
- DUERST, U. (1926): Vergleichende Untersuchungsmethoden am Skelett bei Säugern. – Handb. biol. Arbeitsmeth., 7 (2): 125–530, 227 Abb.; Berlin.
- ELLENBERGER, W. & BAUM, H. (1915): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. – 14. Aufl., 1047 S.; Berlin.
- FAHLBUSCH, V. (1976): Report on the International Symposium on mammalian stratigraphy of the European Tertiary. – Newsl. Stratigr., 5 (2/3): 160–167; Berlin/Stuttgart.
- FAHLBUSCH, V. (1981): Miozän und Pliozän – Was ist was? Zur Gliederung des Jungtertiärs in Süddeutschland. – Mitt. Bayer. Staatslg. Paläont. hist. Geol., 21: 121–127; München.
- FILHOL, H. (1891): Études sur les mammifères fossiles de Sansan. – Ann. Sci. géol. Paris, 21: 1–319, Taf. 1–46; Paris.
- FLOWER, W. H. (1888): Einleitung in die Osteologie der Säugetiere. – 3. Aufl., 350 S.; Leipzig.
- GREGORY, W. K. (1912): Notes on the principles of quadrupedal locomotion and on the mechanism of the limbs in hoofed animals. – Ann. New York Acad. Sci., 22: 267–294; N. Y.
- GUÉRIN, C. (1975): Les Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) des gisements pliocènes français: intérêt biostratigraphique et paléoécologique. – Colloq. int. C.N.R.S., 218: Probl. actuels Paléont. Evolution Vertébrés, Paris 1973: 739–747; Paris.
- GUÉRIN, C. (1980): Les Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du miocène terminal au pléistocène supérieur en Europe occidentale. – Doc. Lab. Géol. Lyon, 79 (1–3): 1185 S.; Lyon.
- HEISSIG, K. (1969): Die Rhinocerotidae (Mammalia) aus der oberoligozänen Spaltenfüllung von Gaimersheim bei Ingolstadt in Bayern und ihre phylogenetische Stellung. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., n. F., 138: 133 S.; München.
- HEISSIG, K. (1972): Paläontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan 5. Rhinocerotidae (Mamm.) aus den unteren und mittleren Siwalik-Schichten. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., n. F., 152: 112 S.; München.
- HEISSIG, K. (1973): Die Unterfamilien und Tribus der rezenten und fossilen Rhinocerotidae (Mammalia). – Säugetierkd. Mitt., 21 (1): 25–30; München.
- HEISSIG, K. (1976): Rhinocerotidae (Mammalia) aus der *Anchitherium*-Fauna Anatoliens. – Geol. Jb., B, 19: 3–121; München.
- HOONER, D. A. (1966): Fossil mammals of Africa No 21 miocene Rhinoceroses of East Africa. – Bull. B. M. (N. H.), Geol. 13/2: 119–190; London.
- HOWELL, A. B. (1965): Speed in Animals their specialization for running and leaping. – 270 S.; New York 1944, [reprint 1965].
- HÜNERMANN, K. A. (1982): Rekonstruktion des *Aceratherium* (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae) aus dem Jungtertiär vom Höwenegg/Hegau (Baden-Württemberg, BRD). – Z. geol. Wiss., 10 (7): 929–942; Berlin.
- JÖRG, E. (1953): Die Schichtenfolge der Fossilfundstelle Höwenegg (Hegau) (Pontische Mergel und Tuffite der Oberen Süßwassermolasse). – Iber. Mitt. oberh. geol. Ver., n. F., 35: 67–87; Stuttgart [1954].
- JÖRG, E. (1956): Geologische und biostratonomische Beobachtungen an der unterpliozänen Fossilfundstätte Höwenegg/Hegau. – Schr. Ver. Gesch. Naturgesch. Baar angrenz. Landesteile, 24: 198–207; Donaueschingen.

- JÖRG, E., REST, H. & TOBIEN, H. (1955): Die Ausgrabungen an der jungtertiären Fossilfundstätte Höwenegg/Hegau 1950–1954. – Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl., **14** (1): 3–21; Karlsruhe.
- KAUP, J. J. (1832): Ueber *Rhinoceros incisivus* und eine neue Art, *Rhinoceros Schleiermacheri*. – Isis von Oken, **8**: 898–904; Leipzig.
- KAUP, J. J. (1834): Description d'ossements fossiles de mammifères inconnus jusqu'à présent, qui se trouvent au Muséum grand-ducal de Darmstadt, **3**: 33–64; Darmstadt.
- KLAITS, B. S. (1973): Upper Miocene Rhinoceroses from Sansas (Gers) France: The manus. – J. Paleontol., **47** (2): 315–326; Tulsa.
- MEIN, P. (1975): Résultats du Groupe de Travail des Vertébrés. – In: Report on Activity of the R.C.M.N.S. Working Groups (1971–1975): 78–81; Bratislava.
- MERMIER, E. (1895): Sur la découverte d'une nouvelle espèce d'*Acerotherium* dans la Molasse burdigalienne du Royans. – Ann. Soc. L. Lyon, **42**: 1–31; Lyon.
- MERMIER, E. (1896): Étude complémentaire sur l'*Acerotherium platyodon* de la Molasse burdigalienne supérieure des environs de Saint-Nazaire en Royans (Drôme). – Ann. Soc. L. Lyon, **43**: 225–239; Lyon.
- MEYER, H. v. (1834): Die fossilen Zähne und Knochen und ihre Ablagerung in der Gegend von Georgensgmünd in Bayern. – Mus. Senckenbergianum, Suppl. 1: 126 S.; Frankfurt a. M.
- NICKEL, R., SCHUMMER, A., SEIFERLE, E. (1961): Lehrbuch der Anatomie der Haustiere 1. Bewegungsapparat. – 2. Aufl.: 502 S.; Berlin und Hamburg.
- NOBIS, G. (1971): Vom Wildpferd zum Hauspferd. – Fundamenta, **6**: 96 S., 6 Taf., 58 Diagramme, 126 Maßtabellen; Köln.
- OSBORN, H. F. (1900): Phylogeny of the Rhinoceroses of Europe. – Amer. Mus. nat. Hist., **13** (19): 229–267; N. Y.
- PALES, L. & LAMBERT, C. (1971): Atlas ostéologique des Mammifères 1. Les membres, herbivores. – Centre nat. Rech. sci.: 84 Taf.; Paris.
- RADINSKY, L. (1965): Evolution of the Tapiroid Skeleton from *Heptodon* to *Tapirus*. – Bull. Mus comp. Zool. Harvard Univ., **134/3**: 69–106; Cambridge/Mass.
- RINGSTRÖM, T. (1924): Nashörner der *Hipparion*-Fauna Nord-Chinas. – Paleontol. Sinica, (C) **1/4**: 1–156; Peking.
- SCHMIDT-KITTLER, N. (1987): European reference levels and correlation tables. – Münchner geowiss. Abh., (A) **10**: 13–19; München.
- SIGÉ, B., CROCHET, J.-Y., HARTENBERGER, J.-L., REMY, J.-A., SUDRE, J. & VIANEY-LIAUD, M. (1979): Mammifères du Quercy. – Foss. Cat. 1: Animalia (F. Westphal Ed.), **126**: 99 S.; The Hague.
- TOBIEN, H. (1938): Über *Hipparion*-Reste aus der obermiozänen Süßwassermolasse Südwestdeutschlands. – Z. d. Geol. Ges., **90**: 177–192; Berlin.
- TOBIEN, H. (1951): Über die Grabungen in der oberen Süßwassermolasse des Höwenegg (Hegau). – Mitt.-bl. bad. geol. L.-anst., 1950: 72–74; Freiburg i. Brsg.
- TOBIEN, H. (1957): Die Bedeutung der unterpliozänen Fossilfundstätte Höwenegg für die Geologie des Hegaus. – Jh. geol. L.-amt Baden-Württemberg, **2**: 193–208; Freiburg i. Brsg.
- TOBIEN, H. (1968): Typen und Genese tertiärer Säugerlagerstätten. – Eclogae geol. Helv., **61/2**: 549–575; Basel.
- TOBIEN, H. (1986): Die jungtertiäre Fossilgrabungsstätte Höwenegg im Hegau (Südwestdeutschland). Ein Statusbericht. – Carolea, **44**: 9–34; Karlsruhe.
- WANG, K.-M. (1929): Die fossilen Rhinocerotiden des Wiener Beckens. – Nat. Res. Inst. China, Mem. Inst. Geol., **7**: 53–59; Shanghai.

- WEBER, M. (1927): Die Säugetiere. – 2. Aufl., **1+2**: 444 + 898 S.; Jena 1928.
- WITTMANN, O. (1937): Deckentuff und Molasse am Höwenegg. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte eines Hegauvulkans. – Iber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., **26**: 1–32; Stuttgart.
- ZITTEL, K. A. v. (1893): Vertebrata, Mammalia. – Hdb. Palaeontol. 1. Abt. Palaeozool., **4**: 799 S.; München und Leipzig [1891–1893].

Tabelle 31a. Gliedmaßelemente zum Skelett Rh. I/53

Vordergliedmaßen			Hintergliedmaßen		
Knochen	sinister	dexter	Knochen	sinister	dexter
Scapula	53/13	fehlt	Becken	fehlt	fehlt
Humerus	36	81	Femur	28	1
Radius	34	83	Patella	29	2
Ulna	35	82	Tibia	30a	3
Scaphoid	39	84	Fibula	30b	4
Lunatum	42a	111	Astragalus	61	6 u. 6a
Cuneiforme	38	121	Calcaneus	62	5
Pisiforme	37	110	Naviculare	64	20
Trapezium	42	103	Cuboid	63	fehlt
Trapezoid	42b	85	Entocuneiforme	fehlt	fehlt
Magnum	41	120	Mesocuneiforme	66	10
Unciforme	40	86	Ectocuneiforme	65	7
Metacarpale II	43	88	Metatarsale II	31	25
Metacarpale III	44	87	Metatarsale III	32	26
Metacarpale IV	45	89	Metatarsale IV	33	27
Metacarpale V	46	92			
Sesamoide:			Sesamoide:		
mediales zu Mc II	99	107	mediales zu Mt II	76	14
laterales zu Mc II	105	108	laterales zu Mt II	77	9
mediales zu Mc III	51	106	mediales zu Mt III	78	12
laterales zu Mc III	50	109	laterales zu Mt III	79	13
mediales zu Mc IV	48	100	mediales zu Mt IV	80b	11
laterales zu Mc IV	49	fehlt	laterales zu Mt IV	80a	16
zu Mc V	97 u. 98	104			
Phalangen:			Phalangen:		
Ph. 1 zu Dig. II	52	96	Ph. 1 zu Dig. II	67	15
Ph. 2 zu Dig. II	53	102	Ph. 2 zu Dig. II	68	8
Ph. 3 zu Dig. II	54	122	Ph. 3 zu Dig. II	69	21
Ph. 1 zu Dig. III	55	117	Ph. 1 zu Dig. III	70	17
Ph. 2 zu Dig. III	56	118	Ph. 2 zu Dig. III	71	22
Ph. 3 zu Dig. III	57	fehlt	Ph. 3 zu Dig. III	72	23
Phalangen:			Phalangen:		
Ph. 1 zu Dig. IV	58	119	Ph. 1 zu Dig. IV	73	24
Ph. 2 zu Dig. IV	59	101	Ph. 2 zu Dig. IV	74	18
Ph. 3 zu Dig. IV	60	47	Ph. 3 zu Dig. IV	75	19
Ph. 1 zu Dig. V	91	93			
Ph. 2 zu Dig. V	fehlt	94			
Ph. 3 zu Dig. V	90	95			



Tabelle 31b. Gliedmaßelemente zum Skelett Rh. F/54

Vordergliedmaßen			Hintergliedmaßen		
Knochen	sinister	dexter	Knochen	sinister	dexter
Scapula	52, z. T. in F5	in F5	Becken	116	116
Humerus	53	85	Femur	117	121
Radius	54	86	Patella	118	122
Ulna	55	87	Tibia	119	51
Scaphoid	56	88	Fibula	120	fehlt
Lunatum	57	89	Astragalus	43	24
Cuneiforme	58	90	Calcaneus	41	22
Pisiforme	59	91	Naviculare	38	23
Trapezium	fehlt	92	Cuboid	49	21
Trapezoid	60	93	Entocuneiforme	fehlt	18
Magnum	61	94	Mesocuneiforme	31	32
Unciforme	62	95	Ectocuneiforme	42	20
Metacarpale II	63	96	Metatarsale II	34	15
Metacarpale III	64	97	Metatarsale III	44	14
Metacarpale IV	65	98	Metatarsale IV	33	1
Metacarpale V	66	99			
Sesamoide:			Sesamoide:		
mediales zu Mc II	67	100	mediales zu Mt II	29	16
laterales zu Mc II	68	101	laterales zu Mt II	30	17
mediales zu Mc III	69	102	mediales zu Mt III	35	8
laterales zu Mc III	70	103	laterales zu Mt III	39	9
mediales zu Mc IV	71	104	mediales zu Mt IV	26	10
laterales zu Mc IV	72	105	laterales zu Mt IV	25	11
zu Mc V	73	fehlt			
Phalangen:			Phalangen:		
Ph. 1 zu Dig. II	74	106	Ph. 1 zu Dig. II	50	19
Ph. 2 zu Dig. II	75	107	Ph. 2 zu Dig. II	40	13
Ph. 3 zu Dig. II	76	fehlt	Ph. 3 zu Dig. II	46	3
Ph. 1 zu Dig. III	77	108	Ph. 1 zu Dig. III	48	12
Ph. 2 zu Dig. III	78	109	Ph. 2 zu Dig. III	47	4
Ph. 3 zu Dig. III	79	110	Ph. 3 zu Dig. III	45	5
Ph. 1 zu Dig. IV	80	111	Ph. 1 zu Dig. IV	37	2
Ph. 2 zu Dig. IV	81	112	Ph. 2 zu Dig. IV	28	6
Ph. 3 zu Dig. IV	82	113	Ph. 3 zu Dig. IV	36	7
Ph. 1 zu Dig. V	83	114	Strahlbein zu Dig. IV post. sin.	27	
Ph. 2 zu Dig. V	84	115			
Ph. 3 zu Dig. V	fehlt	fehlt			

Abbildung 92 liegt als Falttafel bei.

HELMUTH ZAPFE

## *Chalicotherium goldfussi* KAUP aus dem Vallesien vom Höwenegg im Hegau (Südwestdeutschland)

### Abstract

#### *Chalicotherium goldfussi* KAUP from the Vallesian of Höwenegg (Hegau/SW-Germany)

A small assemblage of *Chalicotherium goldfussi* KAUP from the Vallesian of Höwenegg, Hegau, is described. The assemblage includes a large, left M<sup>2</sup> and right P<sub>4</sub>, M<sub>1</sub> and M<sub>3</sub>. The right side elements may in part, or entirely, belong to a single individual. The postcranial skeleton is represented by a very large, crushed right humerus, and the fused proximal and median phalanx of digit III ("duplex bone"). The number of *Chalicotherium* individuals from this assemblage is estimated to be three or four. The referral of this material to *Chalicotherium goldfussi* is based on metric dimensions which fall at the upper statistical range of variation for *Ch. grande*, or in the case for M<sup>2</sup>, greater than the range of variation. In addition, M<sup>2</sup> and the postcranial elements have morphological characteristics typical for *Ch. goldfussi*. The manus and pes skeletal elements are particularly characteristic, where ankylosing of the proximal and medial phalanx III seen in *Ch. goldfussi* is more complete than in its Middle Miocene forerunner, *Ch. grande*. In younger Pontian (= Turolian) age Vienna Basin deposits, *Ch. goldfussi* is known to have yet further osteological modifications of the proximal right phalanx manus digit III. The scarcity of *Ch. goldfussi* at Höwenegg is explained taphonomically. The unusual preservation of several complete ungulate skeletons is hypothesized to have occurred by death through carbon dioxide inhalation, which also prevented destruction of the carcasses by hyaenids and other carrion-feeding animals. The author suggests that high withered animals such as proboscideans and *Chalicotherium goldfussi* may have stood well enough above the layer of poisonous gas to avoid deathly inhalation. This hypothesis, barring its future modification by more information, may explain the unusual circumstances surrounding the Höwenegg fauna's depositional history.

### Author

Prof. Dr. H. ZAPFE, Erdwiss. Komm. Österr. Akademie der Wissenschaften, Postgasse 7, A-1010 Wien.

### 1. Einleitung

Da für die Fundstelle Höwenegg das vallesische Alter gesichert ist (vgl. TOBIEN 1986) war von vornherein die Vermutung berechtigt, daß es sich bei diesen Funden um *Chalicotherium goldfussi* KAUP handeln wird, das von KAUP (1833) erstmalig aus den Dinotheriensanden (Vallesien) von Rheinhessen beschrieben wurde. Tatsächlich reicht diese Art in Pikermi und anderen osteuropäischen Fundorten sowie im Wiener Becken auch in das Turolien. Da sich *Ch. goldfussi* unmittelbar aus dem mittelmiozänen *Ch. grande* (BLAINV.) entwickelt hat, gibt es immer wieder einzelne Reste primitiver Individuen (♀ ?), die sich von dem Vorläufer nur schwer unterscheiden lassen (vgl. die von MOTTL [1966] aus dem

Vallesien der Steiermark beschriebenen und zitierten Belege von *Chalicotherium*). Ich habe deshalb schon vor langer Zeit gemeinsam mit H. SCHAEFER (Basel) den Versuch gemacht, die Unterschiede der beiden Arten zu präzisieren (SCHAEFER & ZAPFE 1971). Es hat sich dabei herausgestellt, daß sich bei Gebißresten wohl einzelne Unterscheidungskriterien herausarbeiten lassen, daß aber besonders deutliche Unterschiede in der Mandibel und im postcranialen Skelett auftreten. Diese Untersuchung stützte sich auf Material der Typuslokalität in den Dinotheriensanden, auf die Lokalität Charmoille (Schweiz), auf Funde aus dem Wiener Becken und dem Burgenland und vor allem auch auf das große Material von *Ch. grande* aus Neudorf an der March (ČSSR). Auch das Typusmaterial von *Ch. grande* aus Sansan konnte einbezogen werden. Fast alle bisher bekannten Maße von *Ch. goldfussi* liegen am oberen Rand der Schwankungsbreiten von *Ch. grande* oder überschreiten diese deutlich (vgl. unten die Maße des Materials von Höwenegg). Erschwerend bei diesen Vergleichen war immer die sehr lückenhafte Dokumentation des *Ch. goldfussi*. Die Bedeutung des kleinen Materials von Höwenegg liegt darin, daß es zur Unterscheidung der beiden *Chalicotherien* einen weiteren Beitrag liefert.

Das Material von *Chalicotherium*-Knochen und -Zähnen wurde mir über Anregung von Prof. Dr. H. TOBIEN (Mainz) von Prof. Dr. S. RIETSCHEL, Direktor der Landessammlungen für Naturkunde in Karlsruhe zur Bearbeitung anvertraut. Beiden Herren bin ich dafür sehr zu Dank verpflichtet. Die Zeichnungen sind der bewährten und sachkundigen Hand von O. GARRAUX (Basel) zu verdanken.

### 2. Beschreibung des Materials

#### 2.1 Zähne

##### M<sup>2</sup>

Unter den *Chalicotherium*-Zähnen von Höwenegg fällt ein M<sup>2</sup> sin. (Abb. 1) besonders durch seine Größe auf. Obwohl Dimensionen allein kein systematisches Merkmal bilden, paßt diese Größe (s. o.) doch sehr gut zu *Ch. goldfussi* (vgl. Maße). Wie bei SCHAEFER & ZAPFE (1971) ausgeführt, gibt es aber auch morphologische Anhaltspunkte, um die großen oberen Molaren von *Ch. goldfussi* zu erkennen. Das von SCHAEFER vor allem an Zähnen aus dem Vallesien von Charmoille beobachtete Merkmal zeigt die linguale (palatinale) Depression zwischen Protocon und Hypocon besonders breit und flach und gegen lingual offen (Abb. 1) (Obere M<sup>2</sup> von *Ch. goldfussi* aus dem Vallesien von Wien-Hetzendorf, Siebenhir-



a



b



C

Abbildung 92. a) Rekonstruktion der linken Vordergliedmaße von *Aceratherium*, anterior (= Vorderansicht), b) als Vergleich zu a) *Rhinoceros sondaicus*, c) *Rh. sondaicus*, linke Vordergliedmaße im Stand, Lateralansicht, d) *Aceratherium*, Rekonstruktion der Vordergliedmaßen in Schreitstellung, e) *Aceratherium*, Rekonstruktion der Hintergliedmaßen in Schreitstellung, x 0,4725

