

# Statusbericht: Zur Anatomie und Paläoökologie des basalen Boviden *Miotragocerus pannoniae* aus der obermiozänen (MN 9; 10,3 Ma) Fundstelle Höwenegg (Immendingen, Hegau, Deutschland)

DOMINIK WOLF

## Kurzfassung

Die süddeutsche Höwenegg-Fundstelle bei Immendingen im Hegau ist bekannt für ihre zahlreichen vollständig oder teilweise erhaltenen Skelette von Säugetieren des späten Miozäns. Das häufigste Taxon der Fundstelle ist ein basaler boselaphiner Bovide, *Miotragocerus pannoniae*. Trotz der Häufigkeit dieses Taxons wurde die Erforschung bzw. die Publikation von Forschungsergebnissen hinsichtlich *Miotragocerus* vom Höwenegg bisher weitgehend vernachlässigt. In einem neuen Forschungsprojekt wird jetzt die generelle und funktionale Anatomie und Taphonomie von vier kürzlich gefundenen und (teil-) präparierten *Miotragocerus*-Skeletten beschrieben und mit Material aus früheren Grabungen unter Berücksichtigung von bisherigen, nicht publizierten Erkenntnissen verglichen. Insgesamt eignet sich das gesamte Material der Fundstelle besonders zur Erforschung von Fragen zur Ontogenie und zum Geschlechtsdimorphismus (vor allem in Bezug auf die Hornzapfen) dieses Boviden. Darüber hinaus wird anhand von Mesowear und Microwear-Methoden die Ernährung von *Miotragocerus* im Kontext der paläoökologischen Untersuchung der Höwenegg-Lokalität untersucht.

## Abstract

The Höwenegg locality near Immendingen in the Hegau region, southern Germany, is known for its numerous completely or partially preserved skeletons of late Miocene mammals. The most abundant taxon at the locality is a basal boselaphine bovid, *Miotragocerus pannoniae*. Despite the large number of specimens belonging to this species, the research on and publication of scientific results concerning Höwenegg *Miotragocerus*, respectively, has been largely neglected so far. Currently, the general and functional anatomy and taphonomy of four recently discovered and (partially) prepared skeletons of *Miotragocerus* is being described and, in consideration of previous, unpublished findings, compared to material recovered during earlier excavations. The *Miotragocerus* material known from the locality on the whole is particularly suitable for the study of questions regarding the ontogeny and sexual dimorphism (especially with respect to the horn cores) of this bovid. Utilizing mesowear and microwear meth-

ods, this study furthermore investigates the paleodiet of *Miotragocerus* in the context of the paleoecological assessment of the Höwenegg locality.

## Autor

DOMINIK WOLF, Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, ROCEEH, Senckenberganlage 25, D-60325 Frankfurt am Main

## Einleitung

Die Höwenegg-Fundstelle wurde sowohl in den 1950er und 60er Jahren unter TOBIEN & JÖRG (z.B. JÖRG 1951, TOBIEN 1951, 1982, 1986) als auch in einer erneuten Grabungskampagne seit 2003 (HEIZMANN et al. 2003, MUNK et al. 2007) intensiv unter der Leitung der Staatlichen Museen für Naturkunde in Karlsruhe und Stuttgart sowie der Howard University, Washington, DC, und unter Beteiligung von WissenschaftlerInnen und MitarbeiterInnen weiterer Institute ergraben. Die beiden Haupt-Grabungsphasen förderten reiche Skelettfunde vor allem von boselaphinen Boviden (*Miotragocerus pannoniae*), hipparionen Pferden (*Hippotherium primigenium*) und Nashörnern (*Aceratherium incisivum*) sowie, seltener, des Hirschferkels *Dorcatherium* und eines Muntjaks zutage; insgesamt wurden bisher 47 vollständige oder teilweise erhaltene Skelette von Säugetieren sowie weitere von Schildkröten und Fischen geborgen (z.B. TOBIEN 1986, JÖRG & ROTHAUSEN 1991, BERNOR et al. 1997, MUNK et al. 2007, MITTMANN pers. Komm.). Weitere, in der Regel aus Einzelknochen oder Zähnen bestehende Wirbeltier-Überreste stammen von Chalicotherien (Krallentieren), D(e)inotherien und verschiedenen Carnivoren, darunter Scheinsäbelzahnkatzen, Säbelzahnkatzen und Bärenhunde. Darüber hinaus wurden Fossilien u.a. von Reptilien, Invertebraten und Pflanzen gefunden.

Während die Anatomie (BERNOR et al. 1997) und Paläoökologie (WOLF et al. 2012) des Höwenegg-Pferdes *Hippotherium* bereits ausgiebig untersucht wurden, wurde die Erforschung der Antilope *Miotragocerus*, die inzwischen als häufigstes Säugetier der Fundstelle gilt, weitgehend vernachlässigt. Dies ist auch deshalb überraschend, da diese Bovidenart bzw. eng verwandte Taxa in Mitteleuropa und auch in vielen weiteren Teilen der Alten Welt auftreten, in der Regel aber nur als wenig aussagekräftige Einzelknochen oder isolierte Hornkerne bzw. -zapfen, seltener auch als disartikulierte Schädel vorliegen (z.B. TOBIEN 1953, SOLOUNIAS 1981, SPASSOV & GERAADS 2004, KOSTOPOULOS & BERNOR 2011). Die vorherrschende Fundlage hinsichtlich basaler Boviden sowie der vermutete ausgeprägte Sexualdimorphismus innerhalb dieser Arten haben maßgeblich dazu beigetragen, dass die Identifizierung und Systematik von *Miotragocerus* und ähnlicher früher boselaphiner Boviden wie insbesondere *Tragoportax* kontrovers diskutiert wurden (z.B. cf. GENTRY & HEIZMANN 1996, SPASSOV & GERAADS 2004, KOSTOPOULOS 2005, KOSTOPOULOS 2006). Die einzige umfangreiche wissenschaftliche Arbeit, die sich mit den *Miotragocerus*-Skeletten der Höwenegg-Fundstelle beschäftigt, ist eine unpublizierte Habilitation, die die Anatomie von *Miotragocerus* anhand ausgewählter Skelette der ursprünglichen Grabungsphase beschreibt (BERG 1970), allerdings das postcraniale Achsenskelett weitgehend nicht berücksichtigt und natürlich alle neueren Funde nicht beinhaltet. Darüber hinaus behandelt auch ein Abschnitt einer gleichfalls unpublizierten Doktorarbeit die Anatomie des Höwenegg-Boviden (ROMAGGI 1987). Auch Zitate dieser beiden Arbeiten sind in der aktuellen Literatur selten (z.B. SPASSOV & GERAADS 2004), so dass *Miotragocerus* vom Höwenegg trotz des großen Potentials für die Erforschung der Anatomie und Systematik sowie Paläoökologie basaler Boviden wissenschaftlich bisher eine zu vernachlässigende Rolle spielte. Die Funde der aktuellen Grabungsphase, die einige hervorragende neue Bovidenskelette hervorgebracht hat, blieben bisher weitestgehend unbearbeitet.

Angesichts der bisherigen Forschungssituation ist die detaillierte Untersuchung der *Miotragocerus*-Funde von der Höwenegg-Lokalität von großem wissenschaftlichem Interesse durch ihr Potential, Lücken bezüglich des Verständnisses der Systematik, Evolution und Verbreitung basaler Boviden insbesondere im europäischen

Raum zu schließen sowie Erkenntnisse zu vielfältigen paläoökologischen Fragestellungen zu ermöglichen.

Der wesentliche Teil der hier vorgestellten Studie gilt der Untersuchung der generellen und funktionalen Anatomie von *Miotragocerus pannoniae*. Dazu wurde zunächst ein besonders gut geeignetes Skelett der neuen Grabungsphase zur morphologischen Untersuchung ausgewählt. Die gewonnenen Erkenntnisse werden durch Beobachtungen an den anderen derzeit präparierten Exemplaren der aktuellen Grabungskampagne ergänzt. Die Beschreibung soll in Anlehnung an BERG (1970), BERNOR et al. (1997), SPASSOV & GERAADS (2004) und KOSTOPOULOS & BERNOR (2011) erfolgen. Messwerte postkranialer Elemente werden von verschiedenen Autoren (z.B. DEGUSTA & VRBA 2003, PLUMMER et al. 2008) für Interpretationen im Kontext der funktionalen Anatomie und weitergehend als Hilfsmittel zur Klärung paläoökologischer Fragestellungen genutzt.

Während die vollständige Beschreibung der Anatomie von *Miotragocerus pannoniae* im Rahmen dieses Projektes nur an ausgewählten Fundstücken durchgeführt werden kann, ist es ein weiteres Ziel dieser Arbeit, die morphologische Variabilität aller verfügbarer Boselaphinenschädel der Höwenegg-Fundstelle zu erfassen; dabei sind insbesondere Form und Dimensionen der andernorts vielfach nur isoliert vorkommenden Hornzapfen von großem Interesse. Für diesen Projektteil wurden alle momentan zugänglichen Sammlungen aufgesucht, die Höwenegg-Material beinhalten, um alle vorhandenen Schädel zu dokumentieren.

Schließlich wurden dabei auch bereits bei früheren Forschungsansätzen gesammelte Daten zur Bestimmung der Nahrung vervollständigt und ausgewertet. Mesowear- und Microwear-Analysen sollen zusammengenommen dabei helfen, die Lebensweise von *Miotragocerus* zu bestimmen und im weiteren Sinne zur Erforschung der miozänen Paläoökologie der Höwenegg-Fundstelle beitragen. Die gewonnenen Erkenntnisse werden mit den Ergebnissen anderer paläoökologischer Studien zum Höwenegg, darunter auch Analysen von stabilen Sauerstoff- und Kohlenstoff-Isotopen (z.B. TÜTKEN et al. 2013, NELSON et al. [in Vorbereitung]), abgeglichen. Alle so gewonnenen Erkenntnisse sollen in den Kontext der bisherigen Forschung an basalen boselaphinen Boviden (z.B. SOLOUNIAS 1981, MOYÀ-SOLÀ 1983, BOUVRAIN 1988, MIRZAEI ATAABADI et



Abbildung 1. Karlsruher Teilskelett von *Miotragocerus pannoniae* (SMNK-Pal.7301) von der Höwenegg-Fundstelle. – Alle Fotos: D. WOLF.

al. 2013) sowie der Untersuchung der Geologie und Paläontologie der Höwenegg-Fundstelle im weiteren Sinne gestellt werden (z.B. MUNK et al. 2007).

#### Material und Methodik

Das **Bovidenmaterial** der Höwenegg-Fundstelle ist weitgehend auf die Sammlungen der Staatlichen Museen für Naturkunde in Karlsruhe und Stuttgart sowie des Hessischen Landesmuseums in Darmstadt aufgeteilt; weiteres Material befindet sich in den Fürstlich Fürstenbergischen Sammlungen in Donaueschingen sowie im Heimatmuseum Immendingen. Insgesamt standen vier ganz oder teilweise präparierte (Teil-) Skelette zur Verfügung. Im Gegensatz zu den Funden der ersten Grabungsphase wurden die neuen Antilopenskelette in Fundlage präpariert; ursprünglich wurden die Knochen einzeln präpariert und aufbewahrt. Zwei dieser *Miotragocerus*-Skelette (SMNK-PAL.7301 und SMNK-PAL.7302) sowie zur Bearbeitung erforderliches Vergleichsmaterial befinden sich in Karlsruhe; die beiden anderen nahezu vollständigen neuen Skelette (SMNS

47279a und SMNS 47278a) sind in Stuttgart untergebracht. Die anatomische Beschreibung insbesondere des Postcraniums von *Miotragocerus* wird im Wesentlichen auf einem der Karlsruher Skelette beruhen (SMNK-PAL.7301; s.u.), da dies einerseits sehr gut erhalten ist, andererseits aufgrund des teilpräparierten Zustandes für die Vermessung und morphologische Untersuchung besonders geeignet ist (Abb. 1). Aufgrund der Unvollständigkeit dieses *Miotragocerus*-Exemplars wird die Beschreibung durch Beobachtungen am zweiten, vollständigeren, aber wesentlich schlechter erhaltenen Karlsruher Skeletts sowie an den Stuttgarter Exemplaren ergänzt und mit den Ergebnissen von BERG (1970) verglichen werden; die beiden vollständig präparierten Skelette aus Stuttgart sind besonders gut erhalten, aber durch die Präparation nur schwer für Messungen und umfassende morphologische Untersuchungen der Einzelknochen geeignet. Die Sammlung des Hessischen Landesmuseums in Darmstadt beherbergt ebenfalls umfangreiches Höwenegg-Material. Leider war der wesentliche Teil der Höwenegg-Sammlung aufgrund von Umbauarbeiten lange Zeit nicht zugänglich. Die Da-

## Horn core dimensions at base (mm)

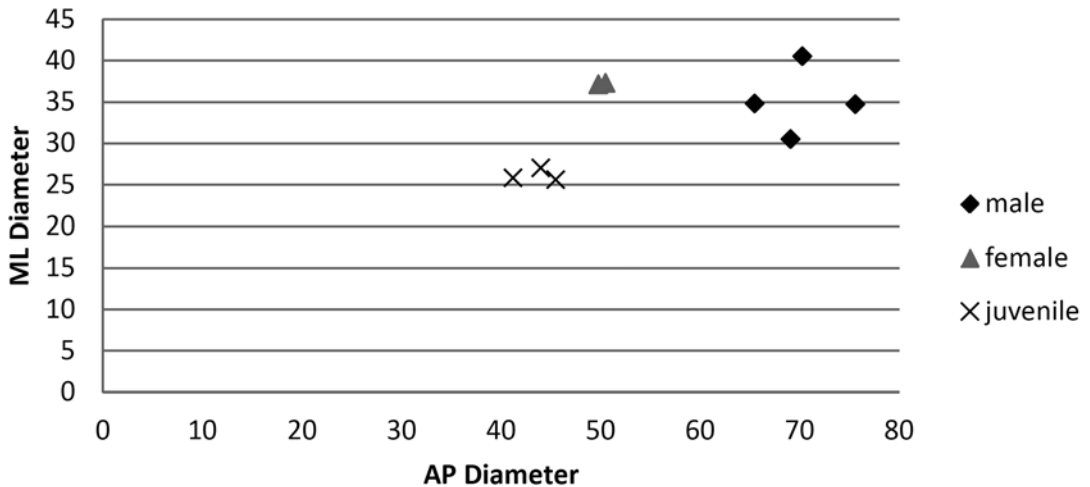


Abbildung 2. Bivariater Plot der anterior-posterioren (AP) und medio-lateralen (ML) Längenmessungen von *Miotragocerus*-Hornkernen der Höwenegg-Fundstelle, gemessen an der Basis.

tesammlung für die Ernährungs-Analyse wurde für Darmstadt allerdings bereits bei früherer Gelegenheit im Jahr 2009 gesammelt. Die Sammlungen im Heimatmuseum Immendingen und Donaueschingen sind in Bezug auf Material von der Höwenegg-Fundstelle wenig umfangreich, beherbergen aber kraniales Material, das für dieses Projekt untersucht werden konnte.

Für die **Vermessung und anatomische Beschreibung** des weitgehend vollständigen Materials wurde, dem Beispiel von BERNOR et al. (1997) folgend, ein Vermessungskonzept erstellt. Dieses entspricht für das postkraniale Skelett wegen der genauen Instruktion und verbreiteten Anwendung und dadurch verbesserter Vergleichbarkeit mit Ergebnissen anderer Autoren weitgehend den Empfehlungen von VON DEN DRIESCH (1976) für kleine Boviden (wo angegeben, Ziegen und Schafe). Weitere Anregungen wurden u.a. von KOSTOPOULOS (2006), KOSTOPOULOS & KOUFOS (2006), KOSTOPOULOS & BERNOR (2011) und GERAADS et al. (2012) übernommen, um der wichtigen Morphologie der Hornkerne gerecht zu werden. Messstrecken für Untersuchungen der **funktionalen Anatomie** wurden für den Astragalus den Studien von DEGUSTA & VRBA (2003) und PLUMMER et al. (2008) entnommen. Plots ausgewählter Messwerte insbesondere für Horn-

kerne zur Visualisierung von **Variabilität** (gerade im Sinne von Sexualdimorphismus) folgen u.a. KOSTOPOULOS (2006).

Zur Analyse der **Ernährung** wurden zwei Ansätze gewählt: Microwear-Analyse bei niedriger Vergrößerung sowie zwei Methoden der Mesowear-Analyse. Die Microwear-Analyse liefert durch die Untersuchung von mikroskopischen Abnutzungsspuren am Zahnschmelz dabei ein eher kurzzeitiges Signal, während die Mesowear-Analyse die Form der gesamten Zahnschmelzspitze berücksichtigt und damit ein längerfristiges Nahrungssignal ermittelt. Die Auswertung der Ergebnisse erfolgte zusammen mit RAYMOND L. BERNOR, Howard University, Washington, DC, und GINA M. SEMPREBON, Bay Path College, Longmeadow, Massachusetts.

**Die Microwear-Analyse** durch Stereomikroskopie in geringer Vergrößerung wurde nach SOLOUNIAS & SEMPREBON (2002) durchgeführt. Das zweite Schmelzband des Paracons (oder, wenn nötig, des Metacons) an vierten oberen Prämolaren bis dritten Molaren wurde gesäubert, abgeformt und mit Kunstharz abgegossen. Nur ein Zahn pro Individuum, vorzugsweise ein M2, wurde berücksichtigt. Das Schmelzband jedes Exemplars wurde in 35-facher Vergrößerung untersucht und die durchschnittliche Anzahl von Gruben (Pits)



Abbildung 3. Schädel von *Miotragocerus* vom Höwenegg mit männlichen Hornzapfen (SMNK-Hoe U/44).

sowie Kratzern (Scratches) im Schmelz in einem  $0,4 \text{ mm}^2$  großen Bereich erfasst. Die Ergebnisse wurden mit einer Datenbank für rezente Ungulaten-Arten mit bekannter Nahrung verglichen, um die Nahrungskategorie (Grasnahrung, Blatt-nahrung oder gemischte Nahrung) der Höwenegg-Säugetiere zu bestimmen. Es wurde weiterhin für denselben Untersuchungsbereich festgehalten, ob weitere in SOLOUNIAS & SEMPREBON (2002) herangezogene Merkmale wie z.B. Punktionsgruben (Puncture Pits) zur Nahrungsanalyse vorhanden waren, sowie die Beschaffenheit der Kratzer.

Die verschiedenen Methoden der **Mesowear-Analyse** untersuchen die Form von Zahnspitzen als Ergebnis attritiver (Zahn-gegen-Zahn) oder abrasiver (Zahn-gegen-Nahrung) Kauprozesse. Die Methode von FORTELIUS & SOLOUNIAS (2000) bestimmt die Morphologie von Zahnspitzen (wenn möglich des Paracons) hinsichtlich der Form der Spitze (als spitz, rund oder stumpf, Abb. 4) und das okklusale Relief als hoch oder niedrig, abhängig davon, inwieweit die Spitze des Zahnhöckers über die Mesostyle zwischen

Paracon und Metacon hinausragt. KAISER & SOLOUNIAS (2003) erweiterten diese Methode, die ursprünglich nur für den oberen zweiten Molar galt, auf den oberen vierten Prämolaren bis dritten Molar. Für die gewonnenen Durchschnittswerte für die aufgezeichneten Variablen innerhalb der *Miotragocerus*-Population kann diese mithilfe von hierarchischen Cluster-Analysen mit den Mesowear-Ergebnissen rezenter Ungulaten mit bekannter Nahrung verglichen werden.

Die neuere Methode nach MIHLBACHLER et al. (2011) berücksichtigt, dass die Variablen des Ansatzes von FORTELIUS & SOLOUNIAS (2000) nicht streng unabhängig sind, da z.B. Höcker mit hohem Relief in aller Regel spitzer als solche mit niedrigem Relief sind. MIHLBACHLER et al. (2011) bestimmen einen einzelnen Mesowear-Wert anhand eines Standards mit 7 Stufen von hoch und spitz bis niedrig und stumpf (0-6), die als Zahnhöcker-Abgüsse auf einer Art Lineal angebracht sind. In der ursprünglichen Methode werden Zwischenstufen der nächsthöheren Kategorie zugeordnet; im Rahmen dieses Forschungsprojektes wurden aber zusätzlich versuchsweise auch

Zwischenschritte in Intervallen von 0,5 Schritten notiert, wenn ein Höcker keiner Kategorie eindeutig zugeordnet werden konnte (cf. WOLF et al. 2012). Der Durchschnittswert für *Miotragocerus* wurde mit Werten für rezente Ungulaten mit bekannter Nahrung aus MIHLBACHLER et al. (2011) verglichen.

### Stand der Forschungsarbeit und erste Ergebnisse

Nach Begutachtung der in Karlsruhe und Stuttgart aufbewahrten, weitgehend vollständigen *Miotragocerus*-Skelette aus der aktuellen Grabungsphase wurde entschieden, die **anatomische Beschreibung** des Boviden im Wesentlichen an einem gut erhaltenen Teilskelett (SMNK-PAL.7301) der Karlsruher Sammlung durchzuführen, da dieses durch den unvollständigen Präparationszustand die Vermessung und morphologische Untersuchung am einfachsten ermöglichte (Abb. 1). Bei der Bearbeitung war die Vergleichssammlung des Karlsruher Museums, die isolierte *Miotragocerus*-Knochen der früheren Grabungsphasen am Höwenegg beinhaltet, von großem Nutzen.

Im weiteren Verlauf des Projektes wurden, wie erwähnt, auch die übrigen neuen Bovidenskelette vom Höwenegg (eines in Karlsruhe in schlechter Erhaltung und in unvollständiger Präparation (SMNK-PAL.7302) und zwei sehr gut erhaltene, weitgehend vollständige und vollständig präparierte Skelette (SMNS 47279a und SMNS 47278a) in Stuttgart) anatomisch untersucht und postkraniale Messdaten erfasst. Dies war insbesondere für den Schädel und die Beckenregion von großer Bedeutung, da diese im oben erwähnten Karlsruher Exemplar fehlen.

Selbst bei den vollständigeren Skeletten der Höwenegg-Fundstelle sind die einzelnen Skelettelemente generell oftmals beschädigt; außerdem macht die in-situ-Präparation der Exemplare die Vermessung sehr schwierig oder unmöglich. Dennoch konnten metrische Daten für nahezu alle postkranialen Elemente genommen werden. Des Weiteren wurden anatomische Beobachtungen gesammelt und die Grundlage der assoziierten bzw. artikulierten Skelettelemente beschrieben. Diese Daten sind aufgrund der Seltenheit postkranialer Elemente von basalen Boselaphinen im Skelettverband von besonderem wissenschaftlichem Wert.

Die gesammelten Erkenntnisse der Beschreibung wurden mit früheren Beobachtungen insbe-

sondere von BERG (1970) verglichen; dieser Autor hat jedoch das postkraniale Achsenskelett aufgrund der schlechten Erhaltung des damals verfügbaren Materials kaum berücksichtigt, so dass die im Rahmen dieses Projektes gesammelten Daten zur Wirbelsäule weitgehend ohne Präzedenz sein werden. Viele Beobachtungen zum übrigen Skelett stimmen mit denen von BERG (1970) überein. Interessanterweise konnte eine von ROMAGGI (1987) gemachte und gelegentlich als besonderes und potentiell artspezifisches Merkmal von *Miotragocerus* vom Höwenegg angegebene (z.B. SPASSOV & GERAADS 2004) Beobachtung, nämlich das Vorhandensein nicht nur einer lateralen, sondern auch einer medialen Vertiefung am proximalen Metatarsus, nicht bestätigt werden (weder an den vollständigen Skeletten noch am isolierten Vergleichsmaterial).

Obwohl auch in den ersten Grabungsphasen in den 1950er und 60er Jahren die Grundlage der Skelettelemente fotografisch festgehalten wurde, lässt sich diese erst bei den neuen Antilopen skeletten, die im Labor und im Verband präpariert wurden, genau untersuchen. Es fällt dabei auf, dass die Grundlage für alle Skelette sehr ähnlich ist, wobei der Hals der Exemplare jeweils weit zurückgebogen ist, und die Elemente generell assoziiert, oftmals aber nicht mehr vollständig artikuliert sind. Viele kleinere postkraniale Elemente, wie z.B. Handwurzelknochen, wurden offenbar durch Strömungen im Ablagerungsraum eine gewisse Strecke weit bewegt. Eine genauere taphonomische Interpretation aller Boviden-Skelette soll noch erfolgen.

Gemäß DEGUSTA & VRBA (2003) und PLUMMER et al. (2008) wurden während der Vermessung der neuen Antilopen-Skelette spezielle Messwerte am Astragalus von *Miotragocerus* genommen. Diese sollen ebenfalls in einem weiteren Schritt für **funktionsmorphologische/-anatomische** und paläoökologische Analysen verwendet werden.

Für die Erfassung der **Variabilität** der Schädel und insbesondere der häufig aufgefundenen Hornkerne wurde alles zugängliche kraniale Material in Karlsruhe, Donaueschingen und Immeningen dokumentiert und vermessen. Weitere Daten sollen in Darmstadt erhoben werden. Die antero-posterioren und medio-lateralen Längenmessungen der Hornkernbasen werden gemäß z.B. KOSTOPOULOS (2006) grafisch dargestellt (Abb. 2). Insbesondere morphologisch lassen sich, wie bisher vermutet (z.B. ROMAGGI 1987), deutliche Unterschiede zwischen Hornkernen von



Abbildung 4. Oberkieferbezaugung eines Stuttgarter Exemplars von *Miotragocerus pannoniae* (SMNS 47278a). Der Pfeil zeigt den hohen und runden Paracon des zweiten Molars an.

männlichen (Abb. 3) und weiblichen Exemplaren feststellen. Die Form der Hornzapfen weiblicher Individuen kann in einigen Fällen, z.B. einem der vollständigen Stuttgarter Skelette, aufgrund der Assoziation mit Überresten von fötalem Material bestätigt werden. Die gewonnen Erkenntnisse zur intraspezifischen Variabilität stellen für die Ansprache isolierten Materials von anderen Fundstellen ein wichtiges Hilfsmittel dar.

Die vorläufige Analyse der Daten zur **Bestimmung der Ernährung** zeigt, dass die Höcker von oberen Backenzähnen bei *Miotragocerus* vom Höwenegg generell hoch und spitz bis rund entsprechend FORTELIUS & SOLOUNIAS (2000; Abb. 4) sind; der errechnete Mesowear-Durchschnittswert nach MIHLBACHLER et al. (2011) ist entsprechend niedrig und ähnelt dem Wert von *Hippotherium primigenium* von der gleichen Fundstelle (WOLF et al. 2012). Im Vergleich mit rezenten Huftieren mit bekannter Nahrung deutet dies auf die Bevorzugung von gemischter Nahrung mit hohem Anteil an Blattnahrung hin.

Das Ergebnis der Microwear-Analyse von *Miotragocerus*-Backenzähnen wurde im Hinblick auf die Anzahl von „Scratches“ und „Pits“ auf der Zahnschmelzoberfläche ebenfalls mit Werten

für rezente Ungulaten mit bekannter Nahrung verglichen. Es zeigt sich, dass der Großteil der Einzelwerte sowie der Durchschnittswert für die Population in den Bereich des Blattnahrungs-„Morphospace“ nach SOLOUNIAS & SEMPREBON (2002) fallen. Im Gegensatz zu den Ergebnissen der Mesowear-Analyse besteht hier also ein deutlicher Unterschied zwischen Höwenegg-*Hippotherium* und *Miotragocerus*, da die Werte des Hipparions im Bereich gemischter Nahrung mit Präferenz von Grasnahrung liegen (WOLF et al. 2012).

#### Ausblick

Für den weiteren Verlauf der Erforschung von *Miotragocerus* vom Höwenegg sollen zunächst weitere Daten insbesondere für die Untersuchung des kranialen Geschlechtsdimorphismus im Hessischen Landesmuseum von Darmstadt gesammelt werden. Weitere Daten werden im Verlauf der andauernden Präparation neuen Bovidenmaterials aus der aktuellen Grabungsphase verfügbar werden.

Während dieses Forschungsprojekt sich weitgehend mit Skeletten adulter Höwenegg-Boviden beschäftigt, erforderte die Bearbeitung des Stutt-

garter Materials auch die Berücksichtigung von fötalen Überresten in Assoziation mit einem der dortigen Exemplare (SMNS 47278a). Dies konnte zunächst nur oberflächlich geschehen. Die fötalen Überreste sollen daher im weiteren Verlauf der Erforschung von *Miotragocerus* intensiver und unter Berücksichtigung weiterer, in Karlsruhe aufbewahrter Föten dieses Taxons untersucht werden.

Die weitere Planung sieht darüber hinaus vor, das bisher weniger berücksichtigte postkraniale (auch isolierte) Material aller Sammlungen einer Revision zu unterziehen, um, wie im Verlauf dieses Projektes insbesondere für das kraniale Material geschehen, ein besseres Verständnis u.a. für intraspezifische Variabilität zu gewinnen (entsprechend BERNOR et al. [1997] für *Hippotherium primigenium*).

Schließlich sollen die gewonnenen paläoökologischen Erkenntnisse mit den Ergebnissen anderer Studien zur Paläoökologie der Höwenegg-Fundstelle integriert werden. Dies soll die Bestimmung der Ernährung durch Mesowear und Microwear bislang nicht berücksichtigter Huftiere der Fundstelle beinhalten sowie die Analyse von verschiedenen stabilen Isotopen.

### Danksagung

Mein besonderer Dank gilt GINA M. SEMPREBON, Bay Path College, Longmeadow, MA, USA, und RAYMOND L. BERNOR, Howard University, Washington, DC, USA, für Ihre Unterstützung insbesondere bei der Bestimmung der Ernährung von *Miotragocerus pannoniae*. Ich bedanke mich weiterhin bei OLIVER SANDROCK und weiteren Mitarbeitern des Hessischen Landesmuseums, Darmstadt, bei HANS-WALTER MITTMANN, WOLFGANG MUNK und SAMUEL GIERSCH sowie den übrigen Mitarbeitern des Staatlichen Museums für Naturkunde, Karlsruhe, bei REINHARD ZIEGLER und THOMAS RATHGEBER vom Staatlichen Museum für Naturkunde, Stuttgart, und der Verwaltung der Gemeinde Immendingen für ihre Unterstützung und den Zugang zu den verschiedenen Sammlungen mit Höwenegg-Material. MATTHEW C. MIHLBACHLER und NIKOS SOLOUNIAS vom New York College of Osteopathic Medicine, New York Institute of Technology, stellten unserer Arbeitsgruppe darüber hinaus freundlicherweise eine Kopie ihres Mesowear-Standards zur Verfügung. Dieses Forschungsprojekt wurde durch ein Stipendium zur Rückgewinnung deutscher Wissenschaftler aus dem Ausland des Deutschen Akademischen Austauschdienstes (DAAD) gefördert. Die Sammlung von Daten zur Bestimmung der Ernährung erfolgte z.T. unter finanzieller Unterstützung der NSF (EAR:0125009, verliehen an R. L. BERNOR).

### Literatur

- BERG, D. E. (1970): Die jungtertiäre "Antilope" *Miotragocerus* (ein Beispiel für die Problematik paläontologischer Analyse fossiler Tragocerinen/Bovidae, Mammalia). – Habilitationsschrift der Universität Mainz.
- BERNOR, R. L., TOBIEN, H., HAYEK, L.-A. C. & MITTMANN, H.-W. (1997): *Hippotherium primigenium* (Equidae, Mammalia) from the late Miocene of Höwenegg (Hegau, Germany). – *Andrias* **10**: 1-230.
- BOUVRAIN, G. (1988): Les *Tragoptax* (Bovidae, Mammalia) des gisements du Miocène supérieur de Ditioko (Macédoine, Grèce). – *Annales de Paléontologie* **74**: 43-63.
- DEGUSTA, D. & VRBA, E. (2003): A method for inferring paleohabitats from the functional morphology of bovid astragali. – *Journal of Archaeological Science* **30**: 1009-1022.
- FORTELIUS, M. & SOLOUNIAS, N. (2000): Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets. – *American Museum Novitates* **3301**: 1-36.
- GENTRY, A. W. & HEIZMANN, E. P. J. (1996): Miocene Ruminants of the Central and Eastern Tethys and Paratethys. – In: BERNOR, R. L., FAHLBUSCH, V. & MITTMANN, H.-W. (eds.): *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas: 378-391*; New York (Columbia University Press).
- GERAADS, D., BOBE, R. & REED, K. (2012): Pliocene Bovidae (Mammalia) from the Hadar Formation of Hadar and Ledi-Geraru, Lower Awash, Ethiopia. – *Journal of Vertebrate Paleontology* **32**: 180-197.
- HEIZMANN, E. P. J., MUNK, W., ZIEMS, A., BERNOR, R. L. & KÖNIG, H. (2003): Neue Grabungen am Höwenegg (Gemeinde Immendingen, Landkreis Tuttlingen, Baden-Württemberg). – *Carolinae* **61**: 5-16.
- JÖRG, E. & ROTHHAUSEN, K. (1991): Zur Schichtenfolge und Biostratonomie der Wirbeltierfundstelle Höwenegg (Hegau, Südwestdeutschland, Vallesium, Obermiozän). – *Andrias* **8**: 13-64.
- JÖRG, E. (1951): Über einige Beobachtungen in den Öhninger Schichten am Höwenegg. – *Mitteilungsblatt der badischen geologischen Landesanstalt*, 1950: 75-77.
- KAISER, T. M. & SOLOUNIAS, N. (2003): Extending the tooth mesowear method to extinct and extant equids. – *Geodiversitas* **25**: 321-345.
- KAISER, T. M., SEIFFERT, C., HERTLER, C., FIEDLER, L., SCHWARTZ, H. L., FROST, S. R., GIEMSCH, L., BERNOR, R. L., WOLF, D., SEMPREBON, G. M., NELSON, S. V., SCHRENK, F., HARVATI, K., BROMAGE, T. G. & SANAANE, C. (2010): Makuyuni, a new Lower Palaeolithic Hominid Site in Tanzania. – *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut* **106**: 69-110.
- KOSTOPOULOS, D. S. & BERNOR, R. L. (2011): The Maragheh Bovids (Mammalia, Artiodactyla): systematic revision and biostratigraphic-zoogeographic interpretation. – *Geodiversitas* **33**: 649-708.



- KOSTOPOULOS, D. S. & KOUFOS, G. D. (2006): *Pheraios chryssomallos*, gen. et sp. nov. (Mammalia, Bovidae, Tragelaphini), from the late Miocene of Thessaly (Greece): implications for tragelaphin biogeography. – *Journal of Vertebrate Paleontology* **26**: 436-445.
- KOSTOPOULOS, D. S. (2006): Greek bovids through time. – *Hellenic Journal of Geosciences* **41**: 141-152.
- MIHLBACHLER, M. C., RIVALS, F., SOLOUNIAS, N. & SEMPREBON, G. M. (2011): Dietary Change and Evolution of Horses in North America. – *Science* **331**: 1178-1181.
- MIRZAI ATAABADI, M., BERNOR, R. L., KOSTOPOULOS, D., WOLF, D., ORAK, Z., ZAREE, G., NAKAYA, H., WATABE, M. & FORTELIUS, M. (2013): Recent Advances in the Paleobiological Research of the Late Miocene Maragheh Fauna, Northwest Iran. – In: WANG, X., FLYNN, L. J. & FORTELIUS, M. (eds.): *Fossil mammals of Asia: Neogene biostratigraphy and chronology*: 546-565; New York (Columbia University Press).
- MOYÀ-SOLÀ, S. (1983): Los Boselaphini (Bovidae, Mammalia) del Neogeno de la península Ibérica. – *Publicaciones de Geología, Universitat Autònoma de Barcelona* **18**: 1-236.
- MUNK, W., BERNOR, R. L., HEIZMANN, E. P. J. & MITTMANN, H.-W. (2007): Excavations at the Late Miocene MN9 (10.3 Ma) Locality of Höwenegg (Hegau), Southwest-Germany, 2004-2006. – *Carolinea* **65**: 5-13.
- PLUMMER, T. W., BISHOP, L. C. & HERTEL, F. (2008): Habitat preference of extant African bovids based on astragalus morphology: operationalizing ecomorphology for palaeoenvironmental reconstruction. – *Journal of Archaeological Science* **35**: 3016-3027.
- ROMAGGI, J.-P. (1987): Les antilopes du Miocène supérieur du Coiron (Ardèche, France). – Thèse Université Claude Bernard – Lyon 1, France.
- SOLOUNIAS, N. & SEMPREBON, G. M. (2002): Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. – *American Museum Novitates* **3366**: 1-49.
- SOLOUNIAS, N. (1981): The Turolian fauna from the island of Samos, Greece. – *Contributions to Vertebrate Evolution* **6**: 1-232.
- SPASSOV, N. & GERAADS, D. (2004): *Tragoportax* PILGRIM, 1937 and *Miotragocerus* STROMER, 1928 (Mammalia, Bovidae) from the Turolian of Hadjidimovo, Bulgaria, and a revision of the late Miocene Mediterranean Boselaphini. – *Geodiversitas* **26**: 339-370.
- SWISHER, C.C. III. (1996): New <sup>40</sup>Ar/<sup>39</sup>Ar dates and their contribution toward a revised chronology for the late Miocene Nonmarine of Europe and West Asia. – In: BERNOR, R. L., FAHLBUSCH, V. & MITTMANN, H.-W. (eds.): *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*: 64-77; New York (Columbia University Press).
- TOBIEN, H. (1951): Über die Grabungen in der oberen Süßwassermolasse des Höwenegg (Hegau). – *Mitteilungsblatt der badischen geologischen Landesanstalt* 1950: 72-74.
- TOBIEN, H. (1953): *Miotragocerus* STROMER (Bovidae, Mamm.) aus den unterpliocänen Dinotheriensanden Rheinhessens. – *Notizblatt des hessischen Landesamtes für Bodenforschung* **81**: 52-58.
- TOBIEN, H. (1982): Osteologische Bemerkungen zum Fußbau von *Hipparion* (Equidae, Mammalia) aus der jungtertiären Wirbeltier-Fundstätte Höwenegg/Hegau. – *Zeitschrift der geologischen Wissenschaften* **10**: 1043-1057.
- TOBIEN, H. (1986): Die jungtertiäre Fossilgrabungsstätte Höwenegg im Hegau (Südwestdeutschland). Ein Statusbericht. – *Carolinea* **44**: 9-34.
- TÜTKEN, T., KAISER, T. M., VENNEMANN, T. & MERCERON, G. (2013): Opportunistic Feeding Strategy for the Earliest Old World Hypsodont Equids: Evidence from Stable Isotope and Dental Wear Proxies. – *PLoS ONE* **8**(9): e74463. doi:10.1371/journal.pone.0074463
- VON DEN DRIESCH, A. (1976): A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. – *Peabody Museum Bulletins, Bulletin 1*, viii+137 S.; Harvard University, Cambridge MA.
- WOLF, D., NELSON, S. V., SCHWARTZ, H. L., SEMPREBON, G. M., KAISER, T. M. & BERNOR, R. L. (2010): Taxonomy and paleoecology of the Pleistocene Equidae from Makuyuni, Northern Tanzania. – *Palaeodiversity* **3**: 249-269.
- WOLF, D., SEMPREBON, G. M. & BERNOR, R. L. (2012): New Observations on the Paleodiet of the Late Miocene Höwenegg (Hegau, Germany) *Hippotherium primigenium*. – *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* **51**: 185-191.