

**Thema: Fossilfundstätte Höwenegg**

KARL ALBAN HÜNERMANN: Die Nashornskelette (*Aceratherium incisivum* KAUP 1832) aus dem Jungtertiär vom Höwenegg im Hegau (Südwestdeutschland) . . . . . 5

HELMUTH ZAPFE: *Chalicotherium goldfussi* KAUP aus dem Vallesien vom Höwenegg im Hegau (Südwestdeutschland) . . . . . 117

**andrias 6**

Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe 30. 6. 1989

Thema: Fossilfundstätte Höwenegg

KARL ALBAN HÖNERMANN: Die Nashornskelotte (*Aceratherium*  
*ichivum* KAUP, 1832) aus dem Jungtertiär vom Höwenegg  
bei Högau (Südtirol, Südschwarzwald)

HELMUTH ZAPPE: *Urocyon* (Kiefer) KAUP aus dem  
Tertiär vom Höwenegg bei Högau  
(Südwestdeutschland)



**andrias 6**

Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe 30. 6. 1989

P

ZA 4631,6. 1989 LS-BW  
Oh 4,6

ISSN 0721-6513

Herausgeber: Prof. Dr. S. RIETSCHEL, Karlsruhe

Redaktion: Prof. Dr. L. BECK, Prof. Dr. G. PHILIPPI,

Prof. Dr. S. RIETSCHEL

Schriftleitung: Dipl.-Biol. M. BRAUN

Gestaltung: F. WEICK

Layout: C. LANG, J. SCHREIBER, J. WIRTH

Gesamtherstellung: Badenia Verlag und Druckerei  
GmbH, Karlsruhe

© Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe

Postfach 39 49, D-7500 Karlsruhe 1

KARL ALBAN HÜNERMANN: Die Nashornskelette (*Aceratherium incisivum* KAUP 1832) aus dem Jungtertiär vom Höwenegg im Hegau (Südwestdeutschland) . . . . . 5

HELMUTH ZAPFE: *Chalicotherium goldfussi* KAUP aus dem Vallesien vom Höwenegg im Hegau (Südwestdeutschland) . . . . . 117



## Erwin Jörg

(10. 1. 1917 – 11. 2. 1977)

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



Rekonstruktion des Höwenegg-*Aceratherium*. Zeichnung: HANS LANZ.

KARL ALBAN HÜNERMANN

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

## Kurzfassung

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

## Abstract

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

## Resumé

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

## Autor

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

## Inhalt

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

## 1. Vorwort

Erste Anregungen zu dieser Arbeit erhielt ich während meiner Tätigkeit als Hilfsassistent am Hessischen Landesmuseum in Darmstadt. In dieser Zeit konnte ich unter der Anleitung von Prof. Dr. H. TOBIEN mehrmals an Grabungskampagnen am Höwenegg teilnehmen sowie die Präparations- und Konservierungsarbeiten an zahlreichen Säugetierfunden in den Museums-Werkstätten mitbetreuen. Die handwerklichen Arbeiten an den Funden im Gelände und in den Werkstätten wurden damals von Präparator EMIL FINSTER und seinen Mitarbeitern mit großer Sorgfalt und Sachkenntnis ausgeführt. Im Winter 1965/66 erhielt ich von Prof. H. TOBIEN, dem damaligen Leiter der Höwenegg-Grabungen, das reizvolle Angebot, die Nashörner dieses Fundortes wissenschaftlich zu bearbeiten. Danach sprach sich Prof. Dr. E. KUHN-SCHNYDER, früherer Direktor des Paläontologischen Institutes und Museums der Universität Zürich – bei dem ich damals als Assistent tätig war – für meinen Plan aus, dieses weitgespannte Thema in Angriff zu nehmen. Beide Professoren befürworteten auch meinen Antrag an die Deutsche Forschungsgemeinschaft um Subvention.

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

Bei der Bereitstellung von Vergleichsmaterial und Literatur waren mir in außerordentlich zuvorkommender Weise behilflich die Herren: Prof. Dr. K.-D. ADAM, Ludwigsburg, Prof. Dr. A. AZZAROLI, Florenz, Prof. Dr. D. E. BERG, Mainz, Prof. Dr. H. BURLA, Zürich, Dr. C. CLAUDE, Zürich, Prof. Dr. R. DEHM, München, Dr. B. ENGESSER, Basel, Prof. Dr. V. FAHLBUSCH, München, Dr. C. GUÉRIN, Lyon, Dr. R. HEIL, Darmstadt, Prof. Dr. K. HEISSIG, München, Dr. E. P. J. HEIZMANN, Stuttgart, Prof. Dr. D. A. HOOIJER, Leiden, Dozent Dr. J. HÜRZELER, Basel, Dr. E. JÖRG, Karlsruhe, Dr. B. G. KLAITS, Lake Orion, Prof. Dr. W. v. KOENIGSWALD, Bonn, Prof. Dr. S. E. KUSS, Freiburg i. Brsg., Dr. P. MEIN, Lyon, Dr. H. SCHAEFER, Basel, und Dr. R. WILD, Stuttgart.

Alle Zahn- und Knochenabbildungen zeichnete mit vorzüglichem anatomischem Einfühlungsvermögen Herr OTTO GARRAUX, Basel. Präparator H. LANZ, Zürich, fotografierte die Zeichnungen, war um die Kopien für die Abbildungen bemüht und zeichnete mit viel Geschick und Geduld das Lebensbild des hornlosen Nashorns: *Aceratherium incisivum*.

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

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

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

Zürich, 9. August 1988

## 2. Fundort: Höwenegg

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

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

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

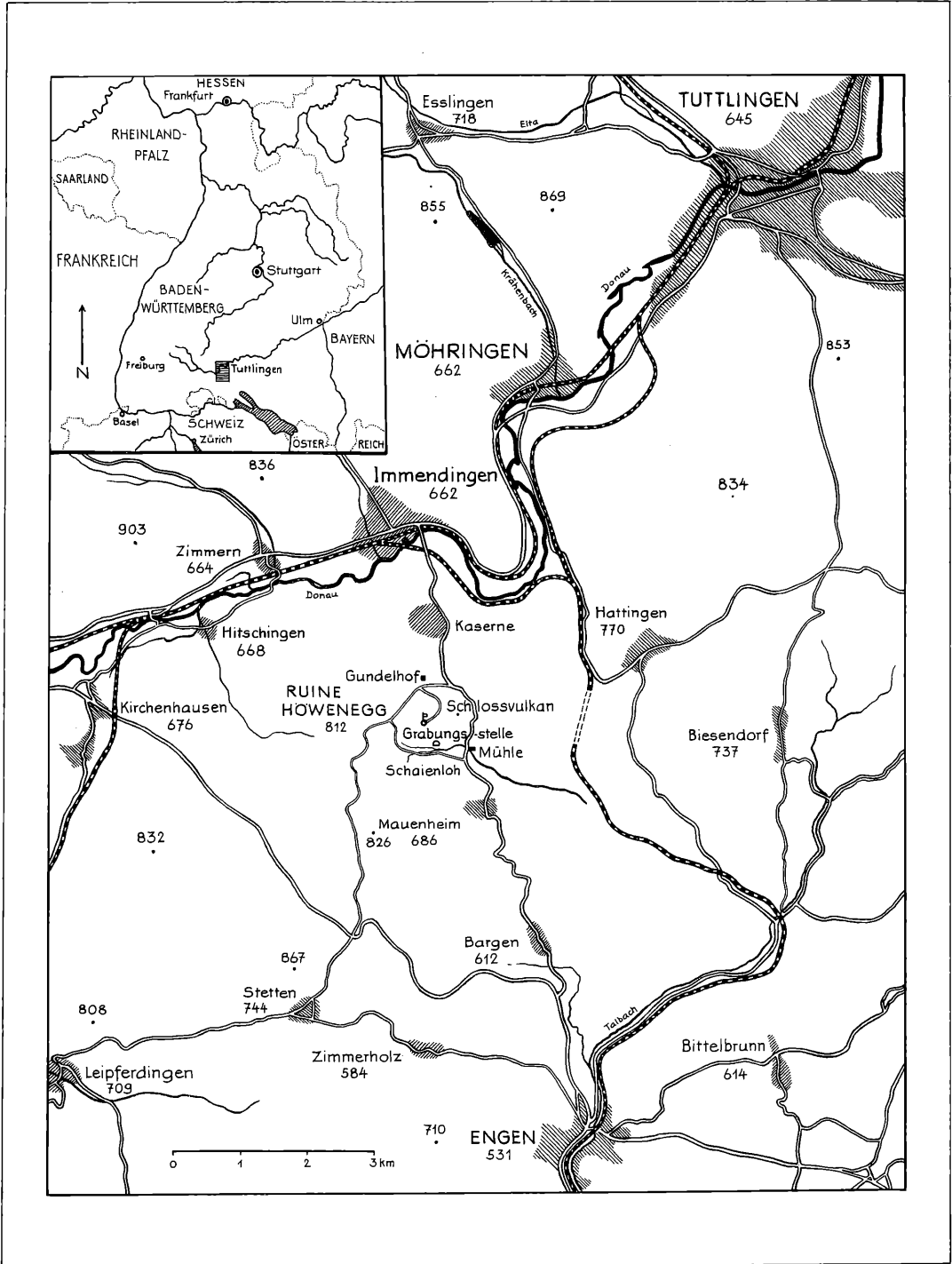


Abbildung 1. Lageskizze der jungtertiären Fossilfundstelle Höwenegg im Hegau, SW-Deutschland.



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

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

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

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

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

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

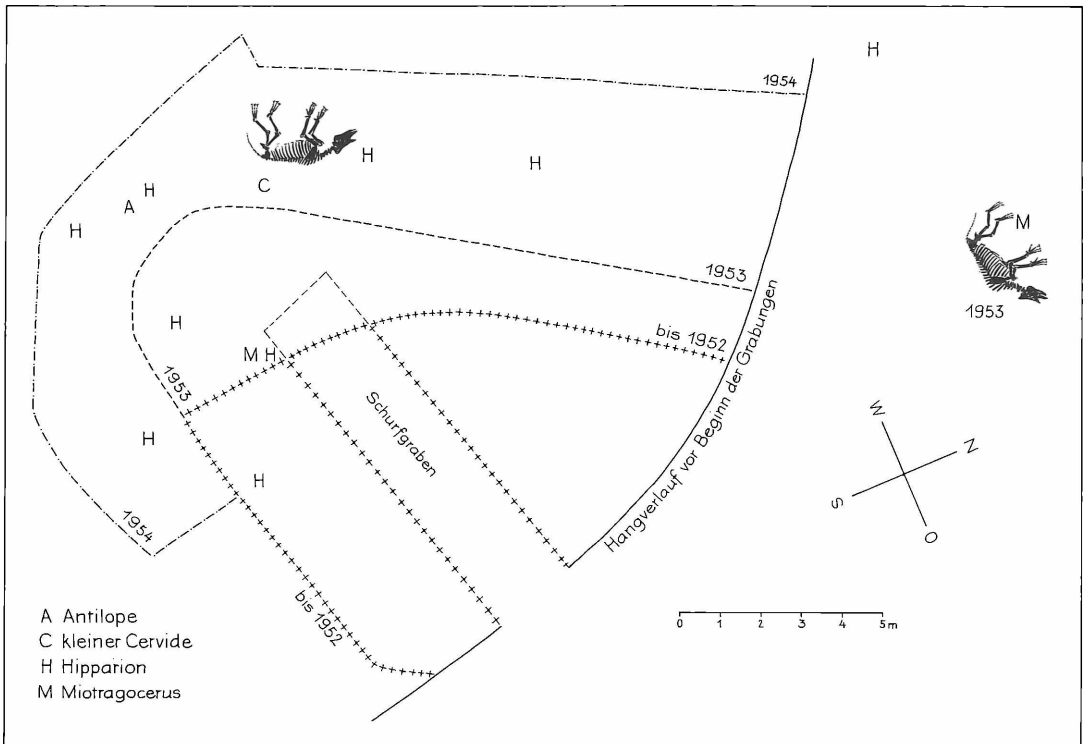


Abbildung 2. Lageskizze der beiden Funde von Nashornskeletten, I 1953, F 1954. Auszug nach JÖRG, REST & TOBIEN (1955: Abb. 4) und TOBIEN & JÖRG (1959: Abb. 1) kombiniert.



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

kappen war das empfindliche Knochenlager mit einer Schutzschicht aus nassen Zeitungen versehen worden. Nach dem Trocknen des leinwandverstärkten Gipses konnten die einige Zentner schweren Blöcke vom Untergrund abgerissen, umgedreht und über den Boden gezogen werden bis zu der Stelle, von der der Abtransport mit Fahrzeugen vorgenommen werden konnte.

Beide Skelette lagen auf der rechten Körperseite. Erst bei der Freilegung von der Fundunterseite her zeigten sich Einzelheiten des Erhaltungszustandes. An beiden Skeletten konnte man die vollständige Überlieferung erkennen. Die Knochen waren jedoch, vor allem im Bereich des Achsenskelettes, so weitgehend in kleinste Fragmente zerfallen, daß die Einzelpräparation nur in ganz wenigen Fällen möglich war. Als Ausweg aus diesem ungünstigen Erhaltungszustand sind Schädel und Teile des Rumpfskelettes in Platten aus Kreidewachs eingegossen und anschließend von der Fundoberseite präpariert worden.

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

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

#### 4. Terminologie und Meßmethoden

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

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

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

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

Tabelle 1. Richtungsbezeichnungen am Schädel

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

Tabelle 2. Richtungsbezeichnungen an den Gliedmaßenknochen der Skelette

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

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

Tabelle 3. Synonymie der Wurzelemente

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

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

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

## 5. Morphologische Beschreibung

### 5.1 Schädel (Abb. 3–8)

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

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

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

#### Nasale

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

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

#### Frontale

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

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

#### Parietale

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

#### Praemaxillare

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

#### Maxillare

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

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

#### Die übrigen Schädelregionen

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

#### Jochbogen und Temporalregion

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

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

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

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

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

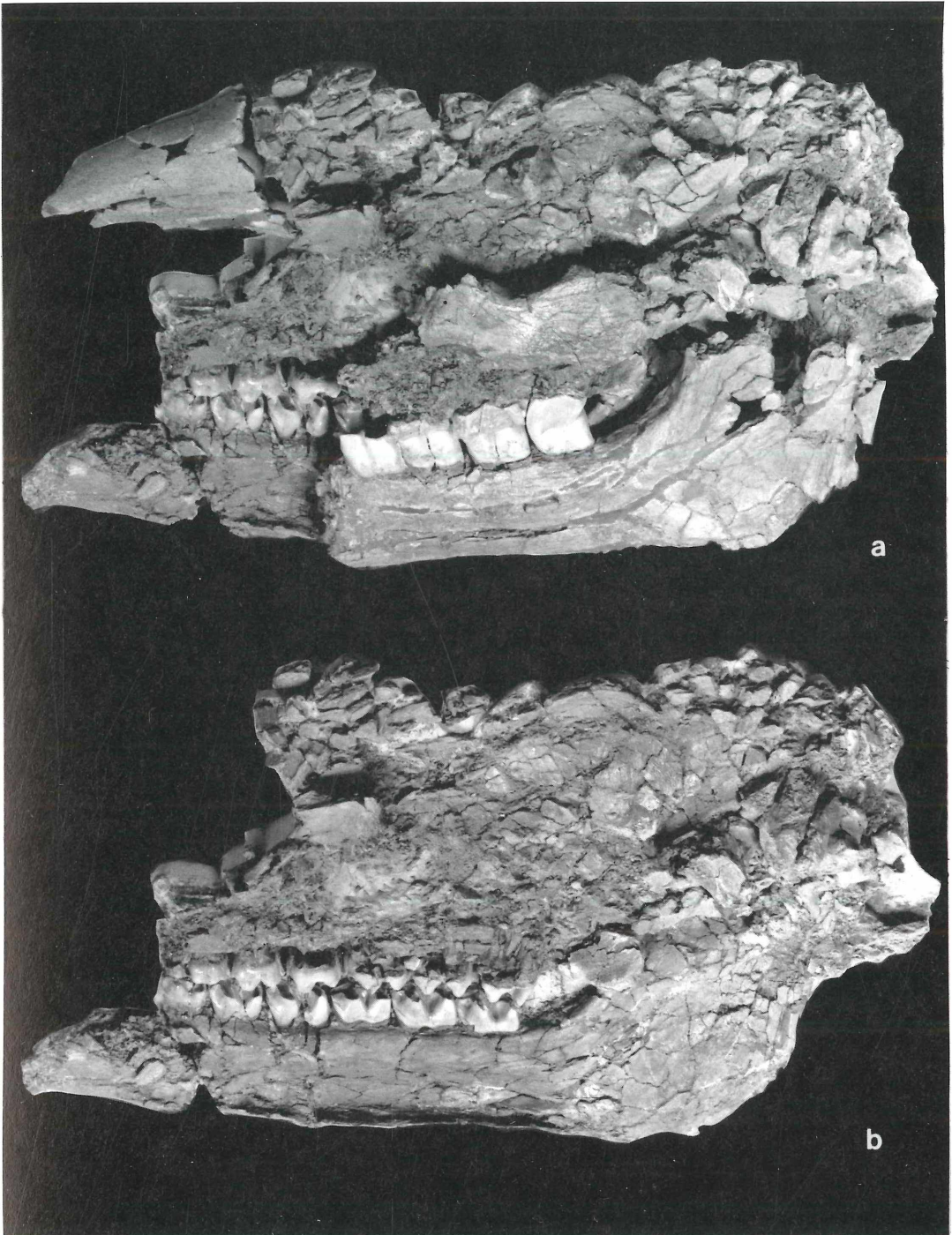
#### Hinterhaupt

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

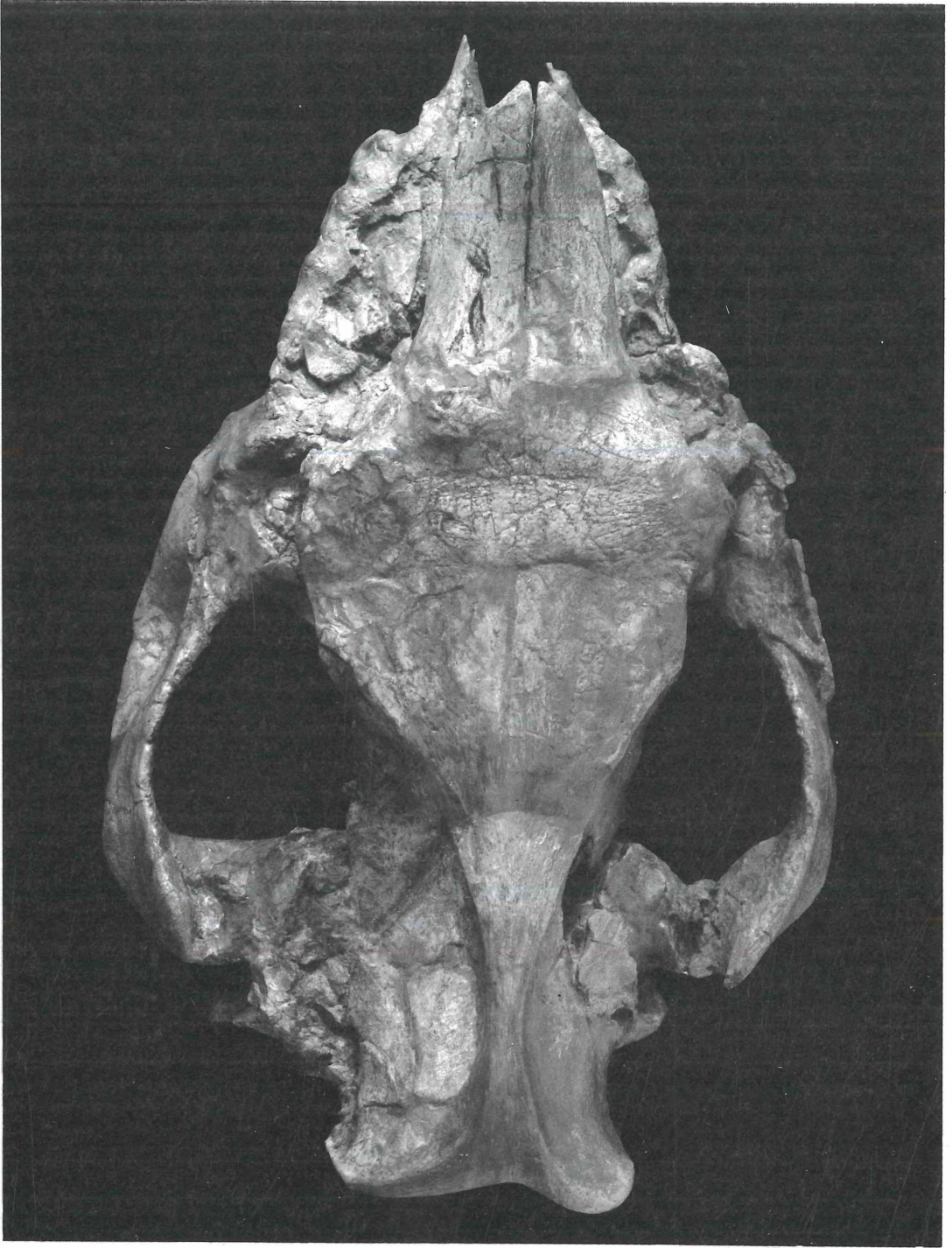
#### Schädelbasis

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

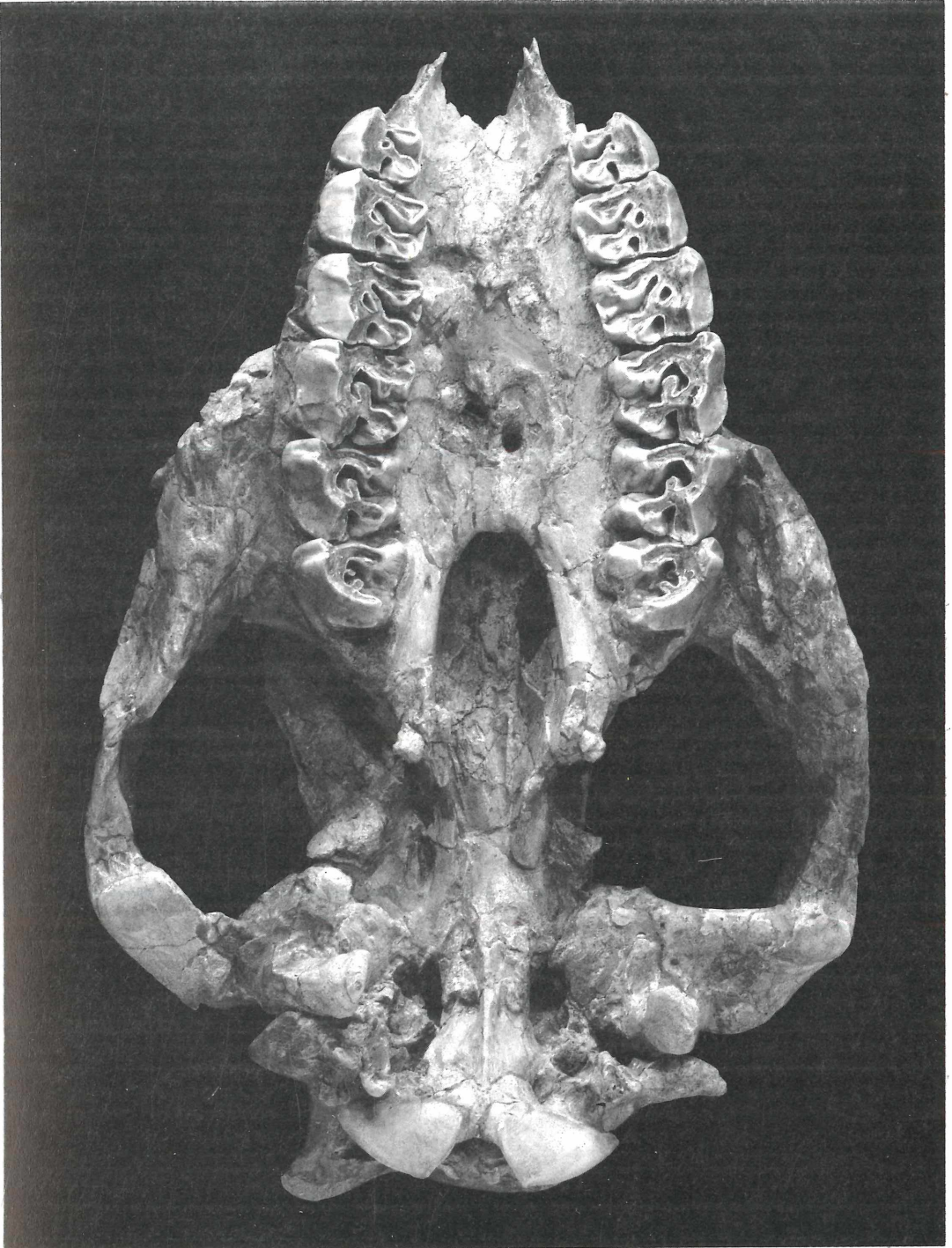
Umrahmt von den basalen Grenzregionen des Temporale, Sphenoid und Occipitale findet sich eine ausgedehnte Schädelöffnung. Aufgrund ihrer Position und ihrer unregelmäßigen Umrandung ist sie als Verschmelzungsprodukt des Foramen ovale mit dem Foramen ca-



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



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



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





Abbildung 3. Schädel von *Aceratherium*, Ansicht von dorsal, x 0,315.



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



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



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



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



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

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

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

### 5.2 Gebiß

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

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

$$\begin{array}{cccc} 1 & \cdot & 0 & \cdot & 4 & \cdot & 3 \\ 2 & \cdot & 0 & \cdot & 4 & \cdot & 3 \end{array}$$

Vordergebiß

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

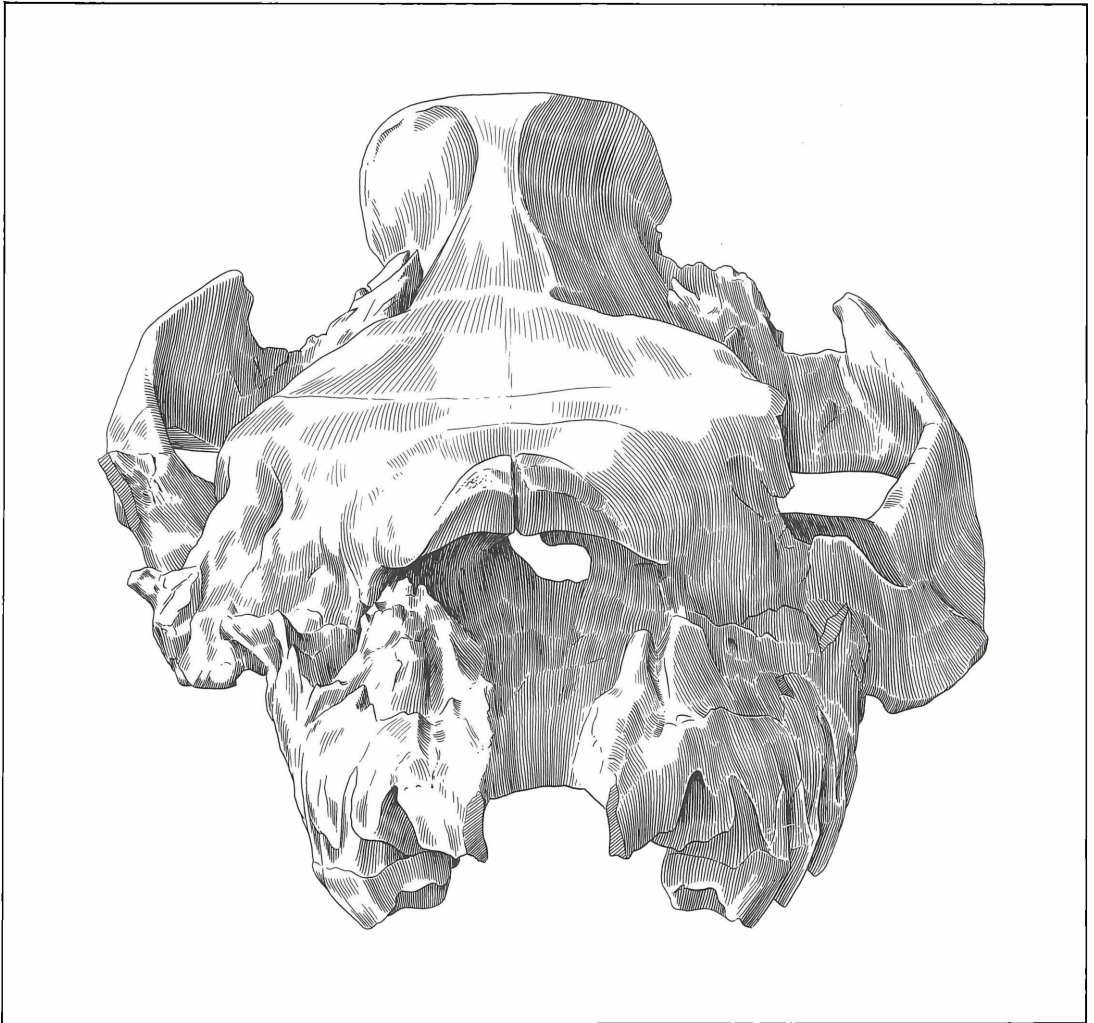


Abbildung 7. Schädel von *Aceratherium*, Ansicht von vorn, x 0,4.

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

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

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

#### Backenzähne (Abb. 9)

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

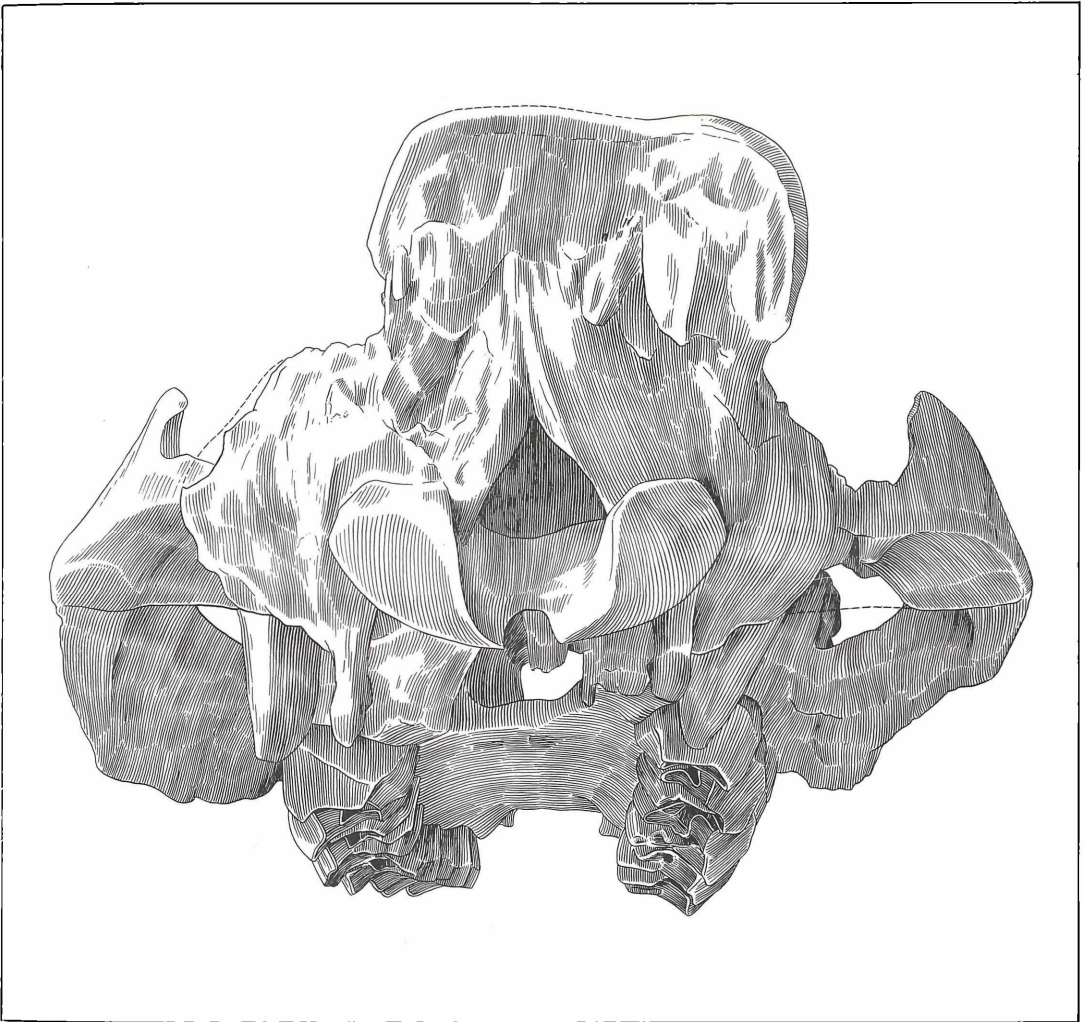


Abbildung 8. Schädel von *Aceratherium*, Ansicht von hinten, x 0,4.



### Backenzähne des Oberkiefers

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

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

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

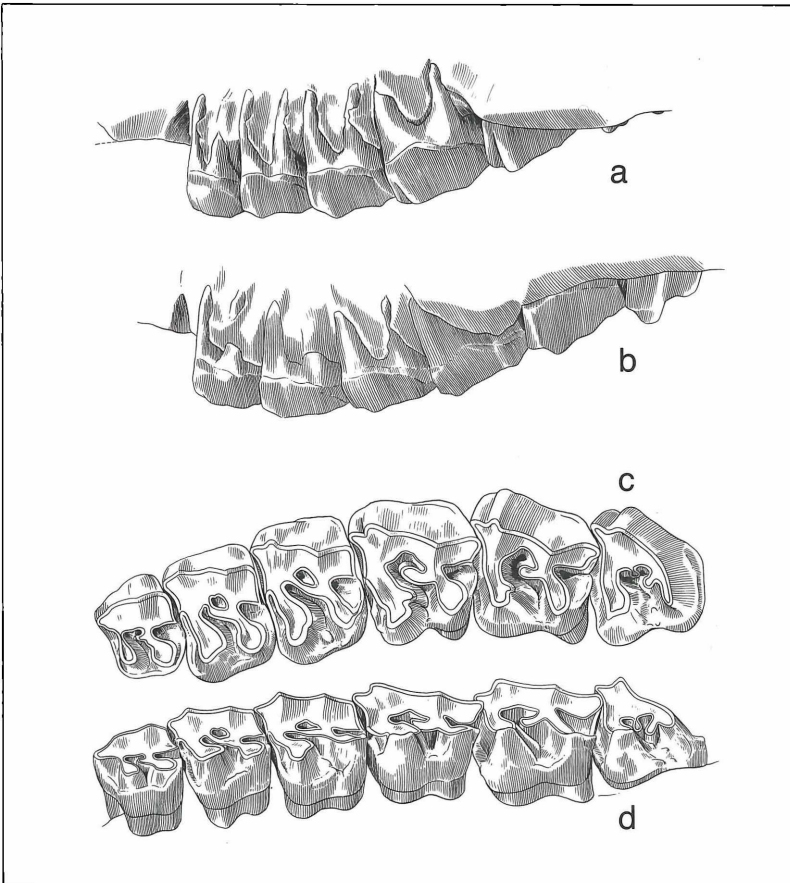


Abbildung 9. a) *Aceratherium*, Backenzahnreihe des linken Oberkiefers von buccal. b) *Aceratherium*, Backenzahnreihe des rechten Oberkiefers von buccal (spiegelbildlich). c) *Aceratherium*, Backenzahnreihe des linken Oberkiefers, Ansicht von occlusal. d) *Aceratherium*, Backenzahnreihe des linken Oberkiefers,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

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

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

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

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

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

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

Backenzähne des Unterkiefers

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

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

### 5.3 Wirbelsäule, Rippen und Gürtel

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

Wirbelsäule und Rippen

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

#### Gürtel

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

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

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

#### 5.4 Gliedermaßen

##### Humerus (Abb. 10, Tab. 5)

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

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

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

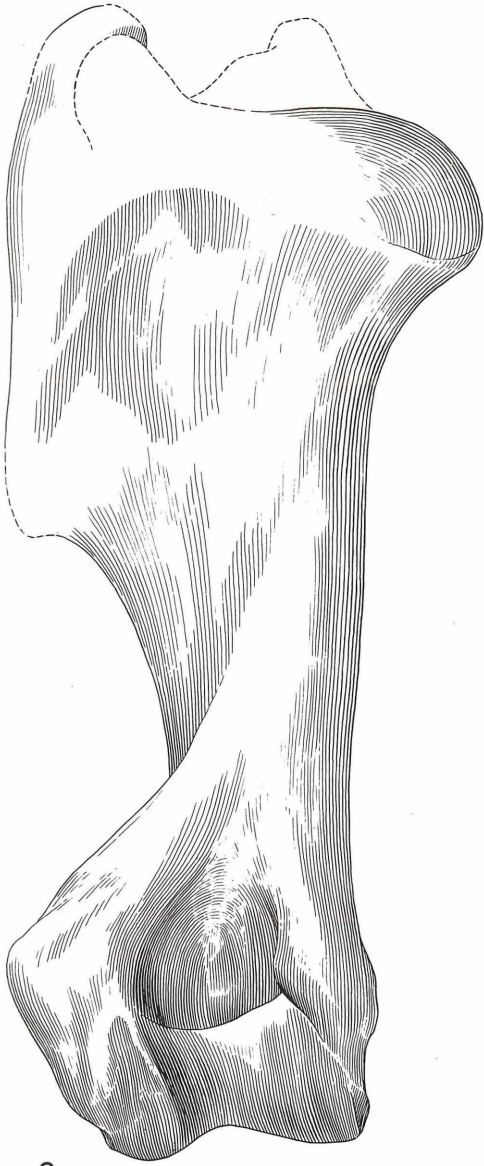
Die Ausbildung des *Tuberculum majus* und *minus* sowie der *Tuberositas deltoideae* konnte aus den eingangs erwähnten Gründen nur annähernd dargestellt werden. An mehreren Humerusfragmenten ist jedoch erkennbar, daß die Rinne für den *Musculus biceps*, der *Sulcus intertubercularis*, breit ausläßt und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

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

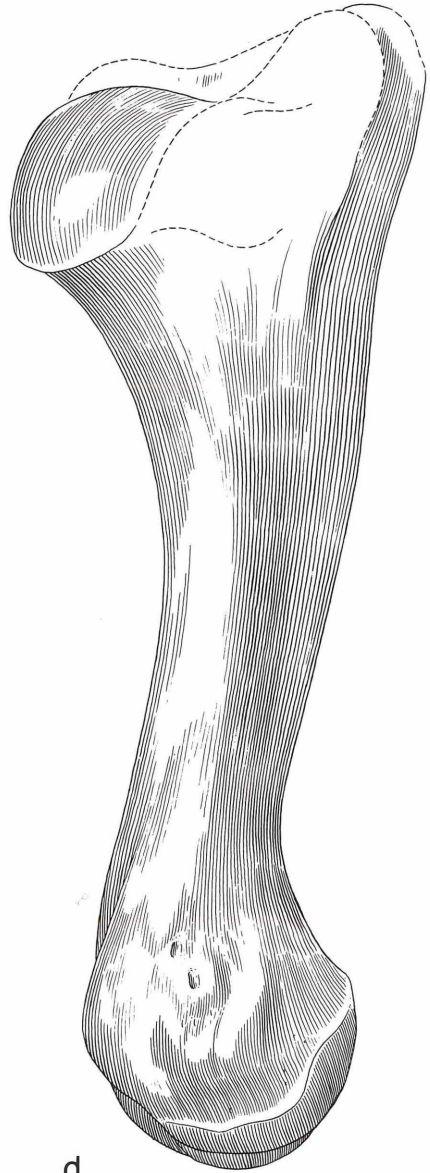
Als Grundlage für die Abbildung diente fast ausschließlich der sehr gut erhaltene linke Radius I 34 des Skelettes von 1953. Lediglich einige kleine Bereiche in den Marginalregionen der proximalen Gelenkflächen wurden nach dem rechten Radius F 86 des Skelettes von 1954 ergänzt. Der Radius I 34 läßt keinerlei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



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



c



d

Tabelle 5. Humerus

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

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

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

Tabelle 6. Radius

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

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

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

Tabelle 7. Radius und Ulna gemeinsam

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

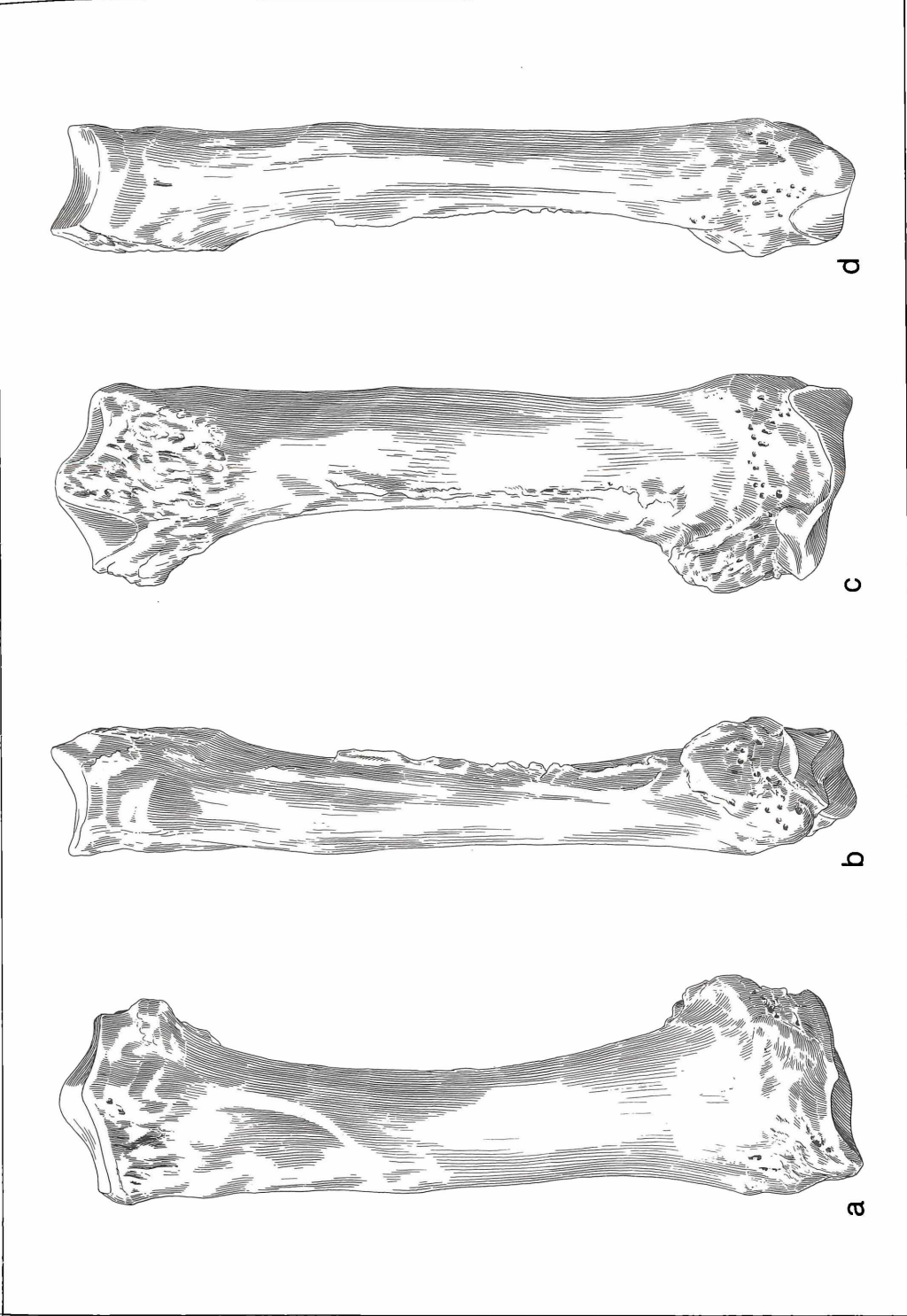


Abbildung 11. Radius sinister: a) anterior, b) lateral, c) posterior, d) medial, x 0,4.



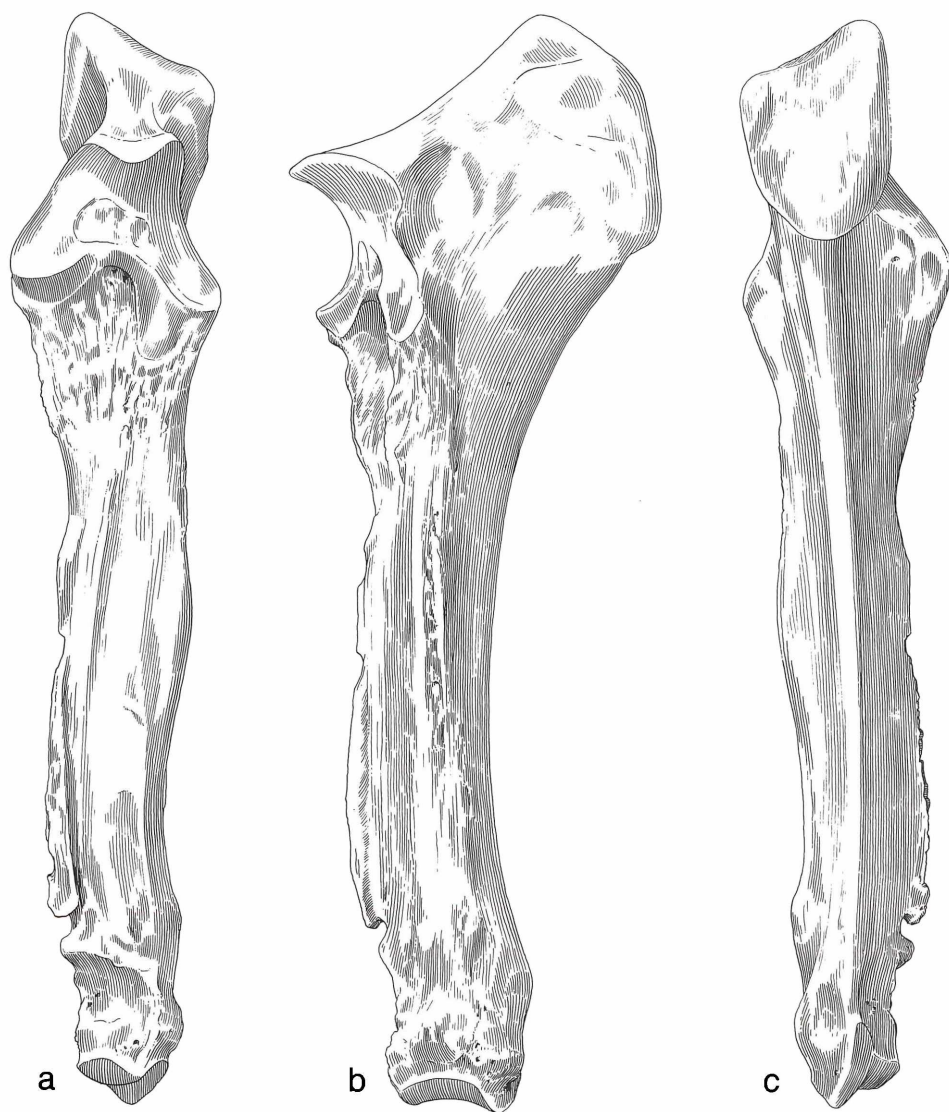
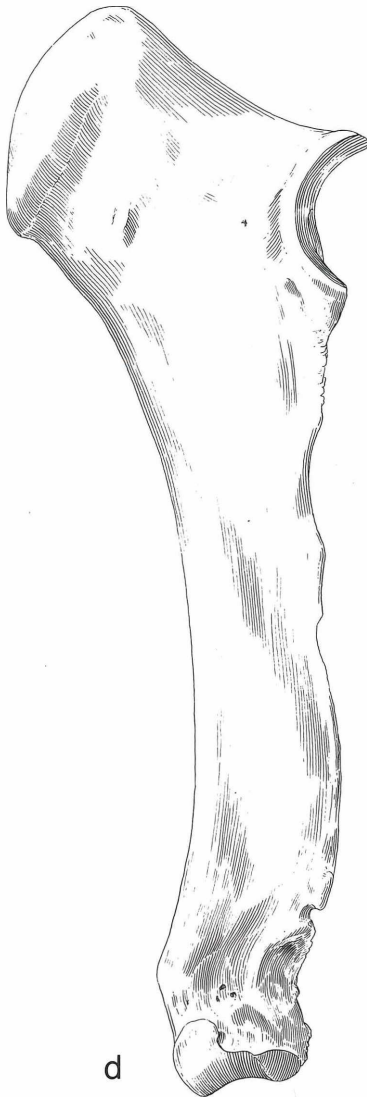


Abbildung 12. Ulna sinister: a) anterior, b) lateral, c) posterior, d) medial, x 0,4.



durch das Spatium interosseum antebrachii unterbrochen.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Die Handwurzel (Abb. 32, Tab. 9)

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

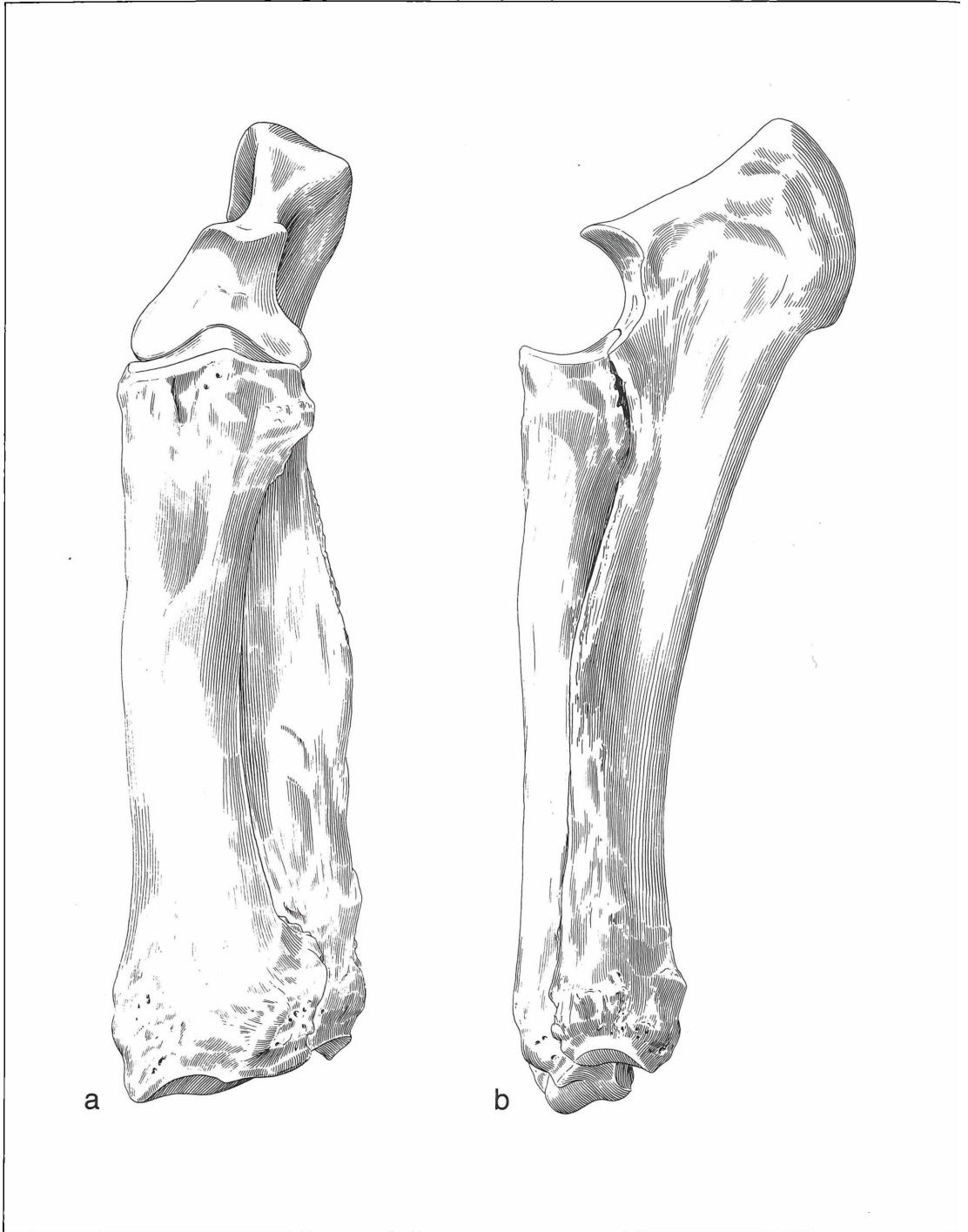
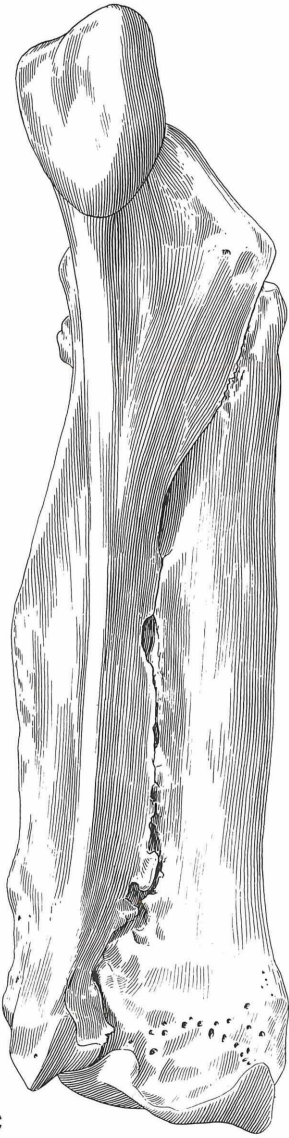


Abbildung 13. Radius und Ulna sinister zusammen: a) anterior, b) lateral, c) posterior, d) medial, x 0,4.



aufeinander: Trapezoid, Magnum und Unciforme. Die beiden restlichen Knochen stehen zu den beiden Reihen alternierend, und zwar liegt das Pisiforme von lateroplantar zwischen Ulna und Cuneiforme eingekeilt und damit weiter proximal als die proximale Reihe. Das Trapezium befindet sich zwischen Scaphoid und Trapezoid in marginaler Lage und damit in alternierender Position zu den beiden Reihen.

Die Knochen der beiden Reihen alternieren ebenfalls untereinander. Das kommt besonders deutlich an der Fazies distalis von Scaphoid und Lunatum zum Ausdruck. Diese beiden Knochen sind jeweils zwischen die beiden Nachbarknochen der distalen Reihe keilförmig eingeschoben. Außerdem alterniert die Fazies distalis von Magnum und Unciforme mit den proximalen Ge-

lenkflächen der Metacarpalia III–V. Infolgedessen verlaufen die zwischen mehreren Wurzel- und Mittelhandknochen durchziehenden Gelenkspalten alle diagonal und nicht horizontal oder vertikal.

#### Scaphoid (Abb. 15, Tab. 9)

Die unregelmäßige Form des Kahnbeines ist von proximal oder distal gesehen dreieckig, von dorsal gesehen trapezförmig. Der Knochen weist proximale und distale Einschnürungen sowie lateral und plantar Fortsätze auf. Die große, proximale Gelenkfläche für den Radius ist dreieckig. Ihr bogenförmiger Dorsalrand ist in proximo-distaler Richtung gewellt. Ihre medialen und lateralen Plantarränder verlaufen gerade und stehen nahezu rechtwinklig zueinander. Die Gelenkfläche insgesamt

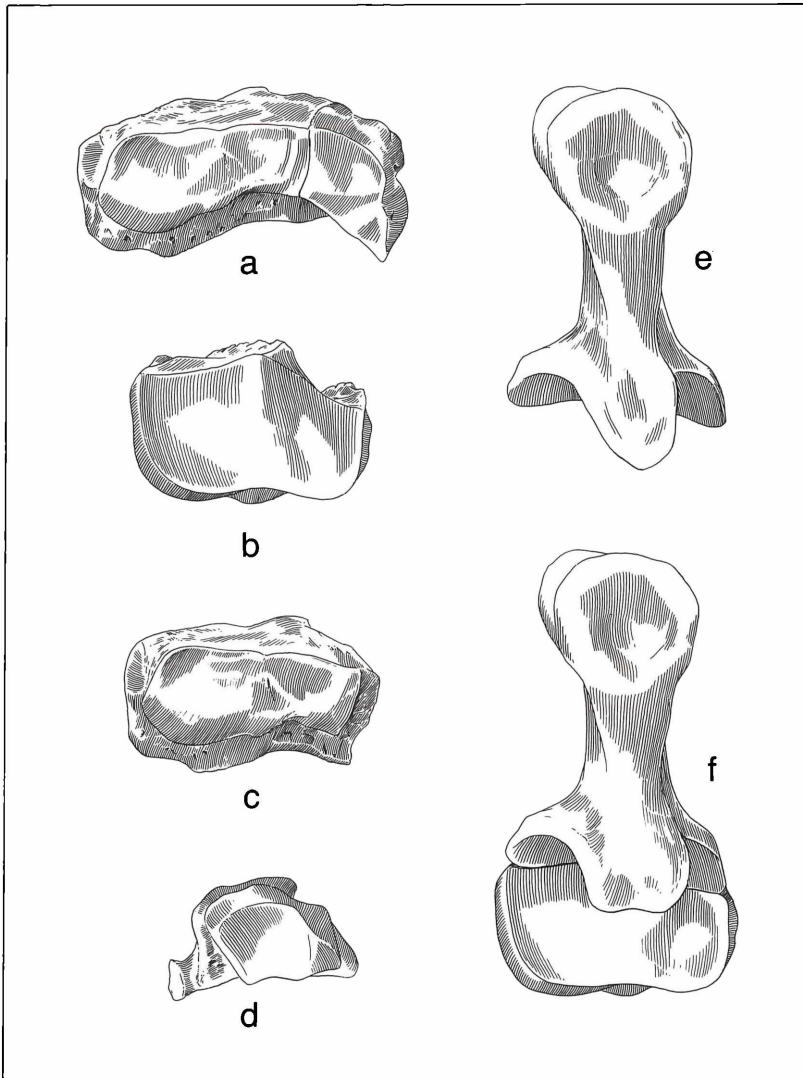


Abbildung 14. Radius und Ulna sinister: a) Radius und Ulna zusammen von distal, b) Radius von proximal, c) Radius von distal, d) Ulna von distal, e) Ulna von proximal, f) Radius und Ulna von proximal, x 0,4.

Tabelle 8. Ulna

	F 55	F 87	I 35	I 82
Größte Länge	362	360	–	375
Höhe der Cavitas sigmoides major	–	50	–	54
Höhe der Cavitas sigmoides minor	–	–	34	–
Länge des Proximalrandes des Processus olecrani	–	113	–	118
Breite des Tuber olecrani	–	50	–	–
Breite der Gelenkfläche zwischen den proximalen Enden der Ulna und des Radius	–	73	67	70
Kleinste Breite der Diaphyse	–	35	39	–
Breite des Capitulum ulnare	–	45	42	–
Breite der Gelenkfläche des Capitulum mit dem Cuneiforme	31	30	32	34
Breite der Gelenkfläche der Cavitas sigmoides	68	70	71	74
Kleinster Durchmesser des Olecranon	–	–	–	73
Durchmesser im Bereich des Hakenfortsatzes	–	119	–	121
Kleinster Durchmesser der Diaphyse	35	37	34	–
Durchmesser der distalen Epiphyse	–	56	53	53
Durchmesser der distalen Gelenkfläche	42	41	43	43
Tiefe der Cavitas sigmoidea major	–	13	–	–
Umfang der Ulna	–	–	142	–

ist dorso-plantar gewellt und transversal konkav. Nur in der dorso-lateralen Ecke geht sie marginal in eine Konvexität über, die sich ohne sichtbare Trennungslinie in die proximale, senkrecht stehende Gelenkfläche für das Lunare fortsetzt.

Der größte Teil der Facies distalis wird von der sattelförmigen Gelenkfläche für das Trapezoid eingenommen. Diese ist medial gegen die kleine, dreieckige und fast plane Gelenkfläche für das Trapezium und lateral gegen die ebenfalls dreieckige und flach sattelförmige Gelenkfläche für das Magnum durch je eine Kante abgesetzt. Am Lateralrand der Magnumfläche schlägt die distale Gelenkflächenreihe ohne Trennungsleiste in je eine größere, plane und eine sehr kleine, schwach konvexe Gelenkfläche für das Lunare um. Diese beiden Gelenkflächen verlaufen jedoch nicht parallel zum Durchmesser, sondern weisen schräg nach plantar, wobei die größere außerdem noch etwas nach proximal gerichtet ist. Beide Gelenkflächen stehen infolgedessen etwas gegeneinander abgewinkelt. Obwohl ihre Facies articularis kontinuierlich durchzieht, dürfte ihre funktionelle Bedeutung verschieden sein.

Auf der Plantarseite verläuft von der lateralen Ecke der Gelenkfläche für den Radius zur Kante zwischen den

Gelenkflächen für Trapezium und Trapezoid ein Wulst schräg nach distal. Sein proximaler Abschnitt ragt so nahe an den Plantarfortsatz des Lunare heran, daß es vermutlich zu gelegentlichen Kontakten zwischen diesen beiden Plantarfortsätzen kam.

#### Lunatum (Abb. 16, Tab. 9)

Der würfelförmige Knochen weist plantar einen kurzen, kräftigen Fortsatz auf. Proximal liegt die trapezförmige Gelenkwalze für den lateralen Teil der carpalen Gelenkfläche des Radius. Sie ist plantar schmaler als an ihrem gerundeten Dorsalrand. An ihrem medio-plantaren Rand schließt die halbmondförmige, medial leicht überkippte, proximale Gelenkfläche für das Scaphoid an. An ihrem lateralen Rand schließt eine kleinere, ebenfalls halbmondförmige, nahezu senkrecht stehende, proximale Gelenkfläche für das Cuneiforme an. Der größte Teil der Distalseite des Corpus lunare wird von der dorso-plantar konkaven, transversal ebenen Gelenkfläche für das Unciforme eingenommen. Lateral schließt sich daran die halbmondförmige, senkrecht stehende distale Gelenkfläche für das Cuneiforme an. Dieser distale Kontakt mit dem Cuneiforme ist größer als der proximale. Medial geht die Gelenkfläche für das Unciforme, nur durch eine flache Kante abgesetzt, in ein sehr kompliziert gebautes Gelenkflächen-System für Magnum und Scaphoid über. Vom Dorsalrand des Corpus bis zum Plantarrand des Processus zieht ein schmaler, disto-lateral gerichteter Streifen durch. Er ist im dorsalen Drittel marginal plan und wird nach median transversal schwach konkav. Im mittleren Drittel verläuft transversal eine Kante. Im plantaren Drittel ist die streifenförmige Gelenkfläche muldenförmig verbreitert und konkav. Dieser plantare Teil umhüllt haubenartig den plantaren Gelenkfortsatz des Magnum. Dieser Abschnitt des Gelenkkontaktes zwischen Lunatum und Magnum reicht sehr weit nach distal. Der ausgedehnte Gelenkkontakt des plantaren Teiles sowie dessen abgewinkelte Stellung gegenüber dem dorsalen Teil infolge der transversalen Kante im mittleren Drittel gewährleistet auch dann noch einen plantaren Kontakt zwischen beiden Knochen, wenn im dorsalen Drittel eine Spalte klafft. Daher kann der haubenförmige Plantarabschnitt funktionell als gesonderte Gelenkfläche für das Magnum betrachtet werden. Das dorsale Drittel geht medial, flach dachartig abgewinkelt, in die senkrecht stehende, halbmondförmige Gelenkfläche für das Scaphoid über. In der Region, in der die Kante ausgebildet ist, schließt medial eine sehr schmale, ebenfalls senkrecht stehende, zweite distale Gelenkfläche für das Scaphoid an. Die Abwinkelung zwischen der größeren dorsalen und der kleineren plantaren der distalen Gelenkflächen für das Scaphoid kommt hier am Lunatum deutlicher zum Ausdruck als am Scaphoid.

#### Cuneiforme (Abb. 17, Tab. 9)

Das schlanke Cuneiforme weist unter allen Carpalia die größte dorsale Länge auf. Proximal liegt die sattelförmige

ge Gelenkfläche für die Ulna. Sie dehnt sich auf der Lateralseite weit nach distal aus. Von ihrem proximalsten Punkt am Plantarrand ausgehend erstreckt sich ein sichelförmiger, konkaver Streifen latero-plantar bis über die Mitte des Knochens hinaus nach distal. Das ist die Gelenkfläche für das Pisiforme. Medial davon verläuft ein kräftiger Knochenwulst diagonal über die Plantarseite des Cuneiforme. Die Distalseite wird ganz von der dreikantigen, dorso-plantar konkaven und transversal ebenen Gelenkfläche für das Unciforme eingenommen. Auf der Medialseite schließen sich proximal und distal an die großen Gelenkflächen für Ulna und Unciforme die beiden halbmondförmigen, senkrecht stehenden Gelenkflächen für das Lunatum an.

Pisiforme (Abb. 21, Tab. 9)

Das schmale, hohe Pisiforme ist dorsal keilförmig zugespitzt. Im Verlauf seiner dorso-plantaren Krümmung ist die mediale Konkavität stärker als die laterale Konvexität. Infolgedessen ist die Mitte dieser gewölbten Knochenplatte dünner als die randlichen Partien. Darüber hinaus verlängert und verbreitert sich das Pisiforme plantar zu einem Tuber. Dieser Knochenwulst scheint dem Tuber calcanei vergleichbar. Er ist jedoch viel kleiner und schmaler. Der dorsale Keil weist je eine proximale und distale Gelenkfläche auf. Sie treffen in einer schmalen, dorsalen Kante unter nahezu rechtem Winkel aufeinander. Die dorsale, schwach konkave Gelenkfläche für die Ulna ist kürzer als die distale, leicht konve-

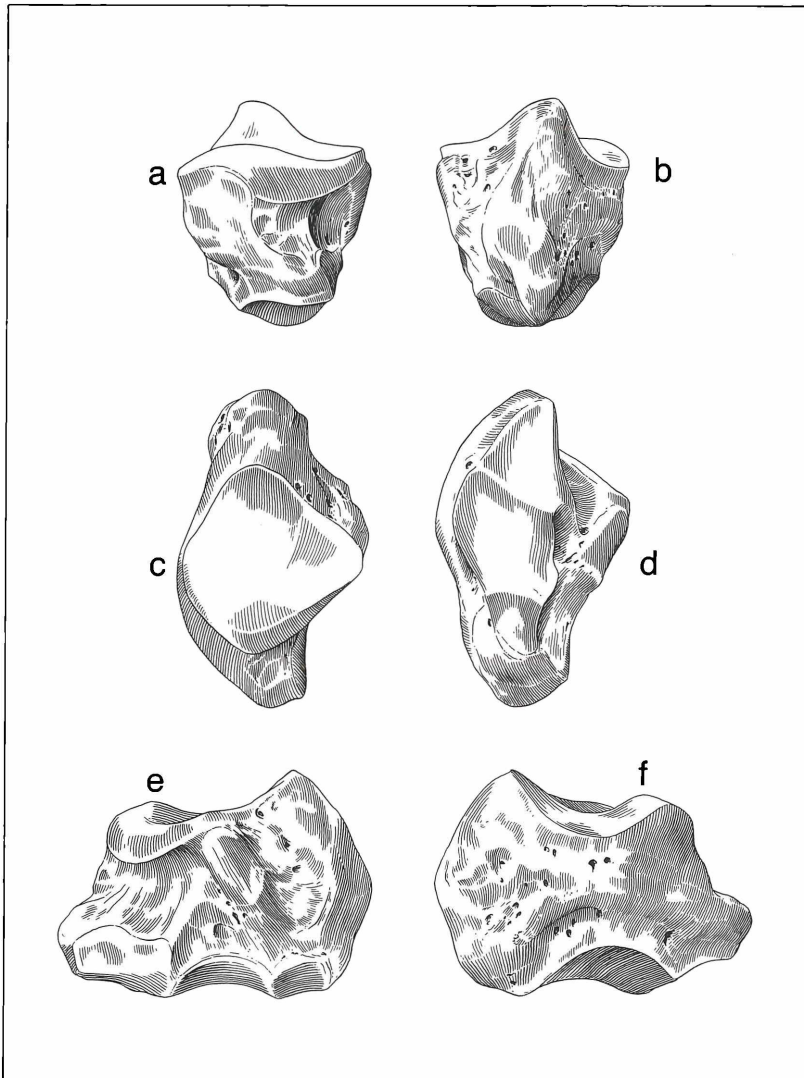


Abbildung 15. Scaphoid: a) lateral, b) medial, c) plantar, d) proximal, e) distal, f) dorsal, x 0,6.

Tabelle 9. Handwurzel

Scaphoid	F 56	F 88	I 84	I 53		
Größter Durchmesser	70	70	73	69,5		
Größte Breite	43,5	41,5	39	40		
Größte Höhe	50	49,5	51	51		
„dorsale Höhe“	37	37	38	38		
„volare Höhe“	36	34	37,5	38		
Kleinste Breite der proximalen Gelenkfläche	39	38	38	37		
Kleinste Breite der distalen Gelenkfläche	29,5	30	27	26,5		
Lunatum	F 57	F 89	I 111	I 42a		
Größter proximaler Durchmesser	24,5	24	26	–		
Größte dorsale Breite	36	34	34	–		
Größte volare Breite	28	28	–	–		
Kleinste proximale Breite	33	33	31,5	–		
Kleinste distale Breite	25	25,5	–	25,5		
Höhe dorsal	30	29	35	35		
Größte Höhe des Lunatum	41	41	46	–		
Cuneiforme	F 58	F 90	I 121	I 38		
Größte Höhe	50	51	–	56		
Größte Breite	36	36	–	37		
Größter Durchmesser	36	34	–	37		
Pisiforme	F 59	F 91	I 37	I 110		
Größte Breite	24	23	19	21		
Größte Höhe	38	37	37	38		
Durchmesser	56	56	55	52		
Trapezium	F 60a	F 92	I 42	I 103		
Größte Breite	23	22	21	23		
Größte Höhe	16	16	15	16		
Durchmesser	27	26	31	30		
Trapezoid	F 60	F 93	I 42b	I 85		
Größte Breite	23,5	23	–	25		
Größte Höhe	28	27	31	33		
Durchmesser	34,5	34,5	–	38		
Magnum	F 61	F 94	I 41	I 120	Hö 12	Hö 11
Größte Breite	40	35	40	39	44	40
Größte Höhe	48	–	–	–	49	51
Durchmesser	74	–	–	–	79	79
Unciforme	F 62	F 95	I 40	I 86	52/o. Nr.	
Größte Breite	50	50	56	–	59	
Größte Höhe	45	45	51	53	54	
Durchmesser	65	–	74	70	69	



xe für das Cuneiforme. Insgesamt ist die Knochenoberfläche lateral rauher als medial.

#### Trapezium (Abb. 19, Tab. 9)

Der kleine, dreieckige Knochen steckt medio-plantar keilförmig zwischen der proximalen und distalen Reihe der Carpalia. Die beiden rundlichen, nahezu ebenen Gelenkflächen treffen an der dorsalen Kante unter spitzem Winkel aufeinander. Die proximale Gelenkfläche für das Scaphoid ist größer als die distale für das Trapezoid.

Bei allen vier Trapezium-Knochen der beiden Skelette fällt auf, daß der Gelenkflächen-Keil zwischen Scaphoid und Trapezoid sehr viel Spielraum hat. Dieses Merkmal ist allenfalls teilweise auf den Erhaltungs- und Präparationszustand zurückzuführen.

#### Trapezoid (Abb. 18, 20, Tab. 9)

Der sanduhrförmige Knochen trägt proximal und distal je eine sattelförmige Gelenkfläche. Die proximale Gelenkfläche für das Scaphoid ist tiefer eingesattelt als die distale für das Metacarpale II. Sowohl medial als auch

lateral gehen die beiden Sättel in die fast planen Gelenkflächen für Trapezium und Magnum über. Infolgedessen umgeben die Gelenkflächen den Knochen manschettenartig. Die dorso-plantare Ausdehnung der medialen und lateralen Gelenkflächen ist sehr variabel und infolgedessen der Kontakt zu den Nachbarknochen recht unterschiedlich intensiv. In den Abbildungen 18 und 20 sind daher die an den beiden Skeletten angetroffenen Varianten wiedergegeben.

#### Magnum (Abb. 23, Tab. 9)

Das in Dorsalansicht fünfkantige Magnum ist ein dorso-plantar gebogener Knochen mit großem Durchmesser. Der dorsale Abschnitt des Corpus ist, wie beim Trapezoid, von einem durchziehenden Gelenkflächen-Ring manschettenartig umgeben. Plantar verschmälert sich der Knochen wesentlich. Aus dieser Region erhebt sich nach proximal ein schmaler, halbmondförmiger Höcker und nach plantar ein kräftiger, distal hakenförmig gekrümmter Fortsatz.

Die schlanke, auf der Proximalseite dorso-plantar verlaufende Gelenkfläche für das Lunatum liegt wie eine

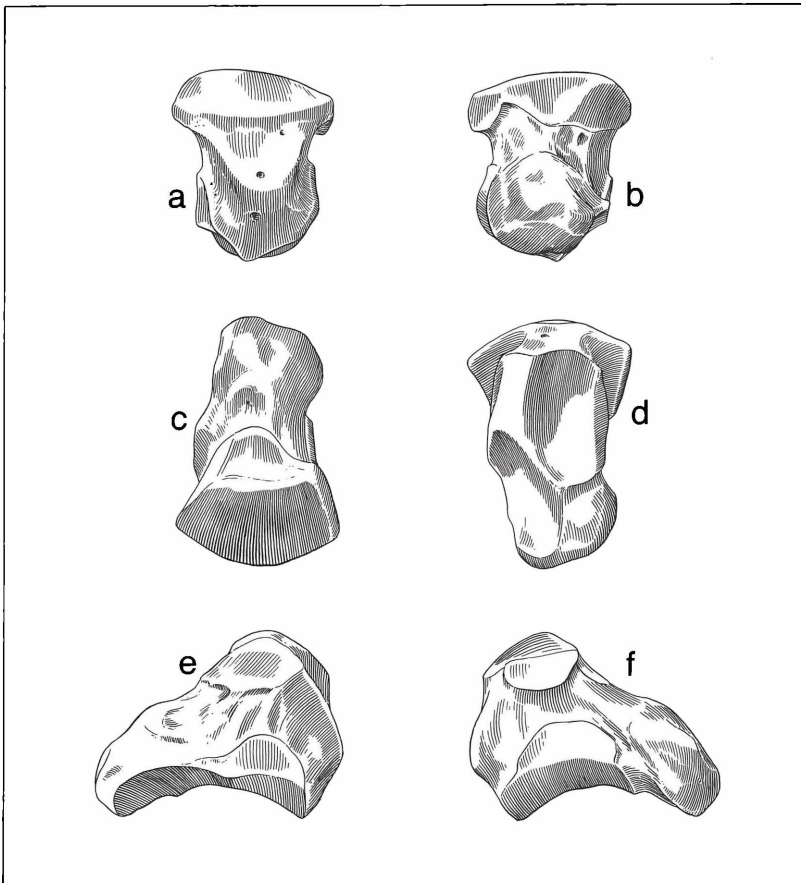


Abbildung 16. Lunatum: a) dorsal, b) plantar, c) proximal, d) distal, e) medial, f) lateral, x 0,6.

Kappe auf dem Proximalhöcker. Sie dehnt sich auffallend weit nach distal aus (vgl. Beschreibung des Lunatum). Auf der Proximalseite des Corpus schließt sich medial die dreieckige, transversal schwach konvexe Gelenkfläche für das Scaphoid an. An der Medialseite geht sie ohne erkennbare Grenze in die Gelenkfläche für das Trapezoid über. Diese Gelenkfläche ist genauso variabel wie die entsprechende am Trapezoid. Dagegen ist die Gelenkfläche für das Unciforme auf der Lateralseite stets sehr klein und auf dieser Seite nur auf einen dorsalen Streifen beschränkt.

Die Distalseite wird hauptsächlich von der sattelförmigen, plantar sich verjüngenden Gelenkfläche für das Metacarpale III eingenommen. Ihr Dorsalrand erscheint kantig abgewinkelt. Medial flankiert sie ein schmaler Streifen für den Kontakt mit dem Metacarpale II.

#### Unciforme (Abb. 22, Tab. 9)

Das massive Unciforme trägt plantar einen langen, lateral gekrümmten Fortsatz. Von dorsal sieht der Knochen

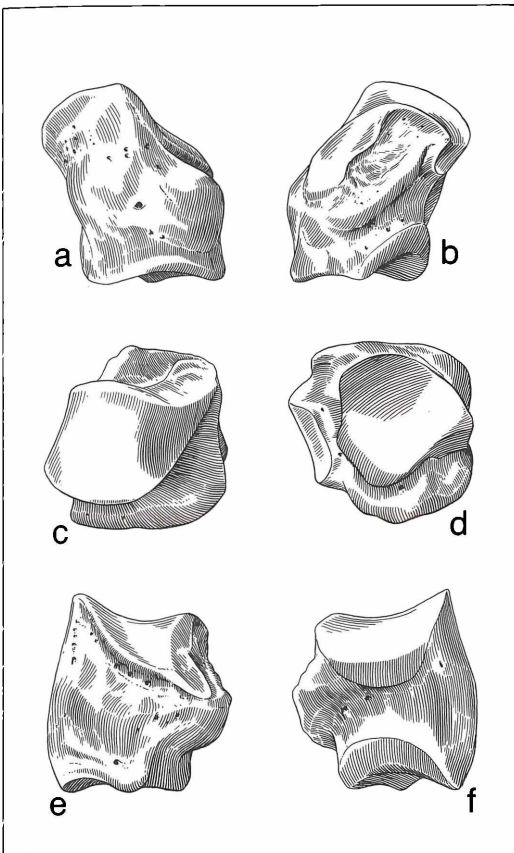


Abbildung 17. Cuneiforme: a) dorsal, b) plantar, c) proximal, d) distal, e) lateral, f) medial, x 0,6.

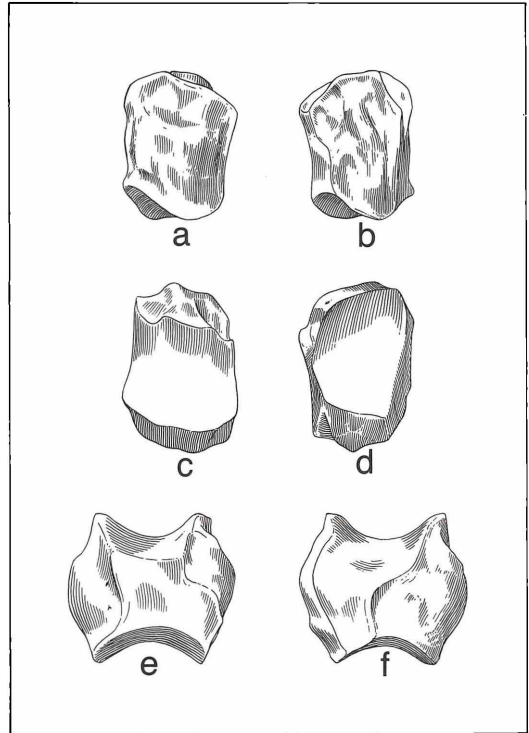


Abbildung 18. Trapezoid dexter, I 58 (spiegelbildlich): a) dorsal, b) plantar, c) proximal, d) distal, e) lateral, f) medial, x 0,6.

proximal trapezförmig, distal halbmondförmig aus. Das Unciforme hat wie das Magnum Kontakt mit sechs Nachbarknochen. Überraschenderweise ist es trotz seiner marginalen Position von einem durchziehenden Gelenkflächen-Ring umgeben. Dieser bemerkenswerte Zustand ist darauf zurückzuführen, daß die Gelenkflächen für das Cuneiforme und das Metacarpale V lateral ineinander übergehen.

Proximal berühren sich die dreikantigen, dorso-plantar konvexen und transversal ebenen Gelenkflächen für Lunatum und Cuneiforme dachartig. Auf der Medial- und Distalseite verläuft kontinuierlich in einem Halbkreis die insgesamt sattelförmig gebaute Gelenkflächen-Gruppe für das Magnum sowie die Metacarpalia III, IV und V. Die größte Kontaktfläche besteht mit dem Metacarpale IV. Die Gelenkflächen für die Metacarpalia IV und V biegen plantar nach distal um, so daß ihre Konkavität von medial nach lateral zunimmt. Außerdem ziehen beide Gelenkflächen bis auf die Basis des Plantarfortsatzes durch.

#### Metapodien

Die Zusammenstellung der Maßtabellen und deren Anordnung: Metacarpale III und Metatarsale III, Metacarpale II und IV, Metacarpale V, Metatarsale II und IV er-

Tabelle 10. Femur

	F 117	F 121	I 28	I 1	18/55 A	56/73
Physiologische Länge	–	–	–	–	390	–
Länge des Femur vom Trochanter aus	–	–	–	–	399	–
Länge des Femur vom Caput aus	–	–	–	–	411	–
Länge des Trochanter major	–	82	67	–	62	–
Diaphysenlänge	–	–	–	–	233	–
Höhe des Collum femoris	–	–	64	–	66	–
Vertikaldurchmesser des Caput	64	59	61	–	73	–
Mittlere Länge des Femur	–	–	–	–	375	–
Größte Sehne der Condylen	61	63	63	65	64	63
Länge des Halshebelarmes	–	–	–	–	163	–
Länge des Corpusebelarmes	–	–	–	–	311	–
Länge des Trochanterhebelarmes	–	111	91	–	101	–
Größte Breite der proximalen Epiphyse	–	180	160	–	156	–
Größte Breite des Caput femoris	76	69	68	–	67	–
Größte Breite des Trochanter major	–	95	78	–	76	–
Größte proximale Breite der Diaphyse	–	–	–	–	106	–
Kleinste Breite der Diaphyse	–	–	58	–	59	–
Breite des distalen Diaphysenendes	104	–	102	102	107	90
Größte Breite der distalen Epiphyse	119	–	118	123	110	120
Größte Breite der Condylen	96	–	–	102	106	103
Größte Breite der Trochlea patellaris	70	72	65	71	67	67
Kleinste Breite der Trochlea	–	–	29	–	27	23
Größte Breite der Fossa poplitea	–	–	–	–	31	27
Durchmesser des Caput	68	69	67	–	70	–
Durchmesser des Trochanter major	–	81	81	–	75	–
Durchmesser der proximalen Epiphyse	–	–	85	–	78	–
Größter Durchmesser der proximalen Diaphyse	–	–	–	–	49	–
Kleinster Durchmesser des Halses	–	–	39	–	39	–
Kleinster Durchmesser der Diaphyse	–	–	–	–	31	–
Größter Durchmesser des distalen Diaphysenendes	–	–	88	–	69	83
Größter Durchmesser der distalen Epiphyse	–	–	135	–	117	138
Höhe der Rollfurche	–	–	60	–	41	62
Höhe der Fossa poplitea	53	–	52	–	53	56

folgte nicht in der topographischen Reihenfolge, sondern nach Gesichtspunkten, die bei der Bestimmung der Metapodien mehrzehiger Perissodactyla maßgebend sind.

So liegt methodisch der Ausgangspunkt des Vergleiches der Mittelstrahlen bei der Entscheidung, ob es sich um Metacarpalia III oder Metatarsalia III handelt. Danach wird festgestellt, von welcher Körperseite der Knochen stammt. Bei den Seitenstrahlen muß zunächst ent-

schieden werden, ob ein Metapodiale II oder IV vorliegt. Darauf folgt die Unterscheidung von Metacarpale II und Metatarsale II bzw. Metacarpale IV und Metatarsale IV. Abschließend bereitet es keine Schwierigkeiten mehr zu entscheiden, ob Seitenstrahlen einer rechten oder einer linken Gliedmaße vorliegen. Das Metacarpale V ist infolge seines abweichenden Bauplanes und seiner geringen Größe sofort erkennbar. Daher braucht hier nur entschieden zu werden, ob es sich um ein rechtes oder lin-

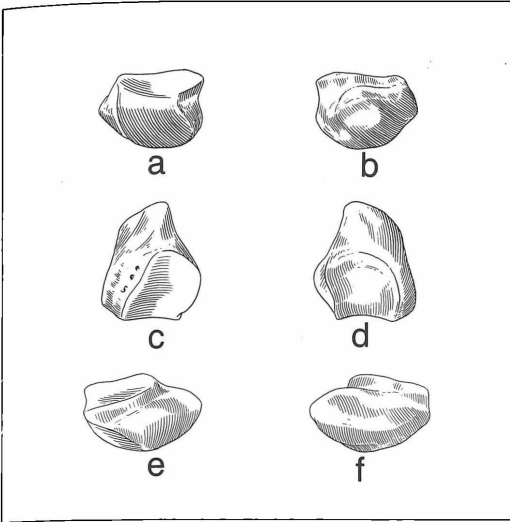


Abbildung 19. Trapezium: a) dorsal, b) plantar, c) proximal, d) distal, e) medial, f) lateral, x 0,6.

kes Metacarpale V handelt.

Auch zu zwei Breitenmaßen ist eine allgemeine, ergänzende Bemerkung angebracht. So liegt die kleinste Breite der Diaphyse immer in dem Bereich des Schaftes, an dem die seitlichen Rauigkeiten unterbrochen sind oder enden. Beim Abgreifen der kleinsten Breite der distalen Epiphyse muß die Schieblehre (Gleitzirkel) bei den Metapodien III von plantar, bei den Metapodien II und IV sowie dem Metacarpale V von dorsal angesetzt werden. Diese verschiedenen Ansätze folgen daraus, daß die Seitenflächen der Trochlea bei den Metapodien III nach plantar, bei den übrigen Metapodien nach dorsal konvergieren.

Wegen ihrer vorherrschenden Bedeutung für die Statik der perissodactylen Extremität werden im folgenden bei Mittelhand und Mittelfuß die Metapodien III zuerst beschrieben.

**Vergleich von Metacarpus und Metatarsus**

Der auffallendste Unterschied besteht in der Vierstrahligkeit der Mittelhand gegenüber der Dreistrahligkeit des Mittelfußes. Im Vergleich der Strahlen II bis IV von Metacarpus und Metatarsus ist in erster Linie die größere Länge des Metacarpus bemerkenswert. Außerdem weist das carpo-metacarpale Gelenkflächensystem lebhaftere Reliefunterschiede auf. In der funktionellen Einheit zwischen Tarsus und Metatarsus ist die Gelenkfläche nahezu eben.

**Metacarpale III (Abb. 26, 27, Tab. 15)**

Das Metacarpale III ist mit Abstand das größte und wichtigste Metapodiale. Dieser Mittelstrahl zeigt an seinem Proximalende ein starkes Relief. Die medialen

Zweidrittel der Facies proximalis werden von der lateral aufsteigenden Gelenkfläche für das Magnum eingenommen. Sie ist dorso-plantar stark konvex und transversal ebenso stark konkav. Mit ihrem disto-plantar zugespitzten Ende überzieht sie den plantaren Gelenkfortsatz. Medial geht sie in die sichelförmige, fast senkrecht stehende Gelenkfläche für das Metacarpale II über. Lateral stößt sie dachartig an die dreieckige, lateral geneigte, dorso-plantar konvexe Gelenkfläche für das Unciforme. Diese Gelenkfläche geht im dorsalen Bereich ihrer lateralen Kante in eine kleine, quer-ovale Gelenkfläche für das Metacarpale IV über. Das ist die dorsale und zugleich die kleinere der beiden Gelenkflächen des Mittelstrahles für das Metacarpale IV. An der proximalen Kante des plantaren Gelenkfortsatzes stößt die Gelenkfläche für das Magnum dachartig an eine längs-ovale, steil stehende und etwas nach proximal geneigte Gelenkfläche. Das ist die plantare der Gelenkflächen für das Metacarpale IV.

Die Diaphyse ist fast auf der gesamten Länge gleich breit. Ihr Durchmesser ist außerordentlich gering. Die medialen und lateralen Rauigkeiten für die intermetacarpalen Bänder sind nur im distalen Drittel auf wenigen Millimetern unterbrochen. An dieser Stelle liegt auch der kleinste Durchmesser des Knochens. Die kleinste Brei-

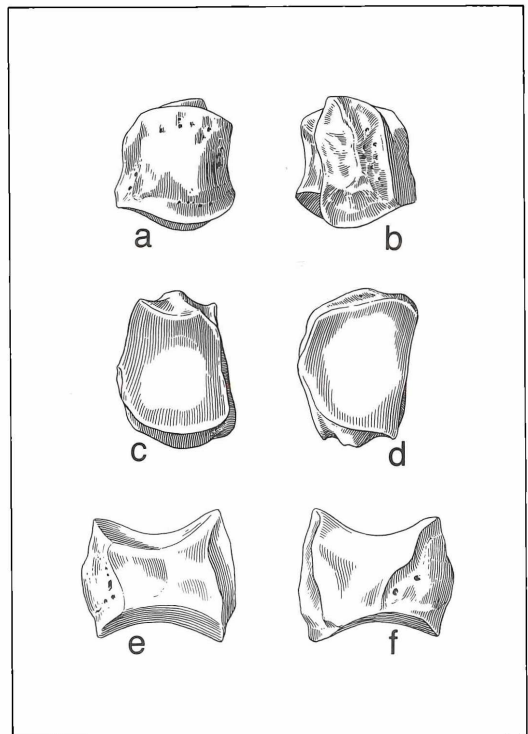


Abbildung 20. Trapezoid F 60: a) dorsal, b) plantar, c) proximal, d) distal, e) lateral, f) medial, x 0,6.

te liegt hingegen in derselben Ebene wie das distale Ende der dorsalen Rauigkeit. Die distale Gelenkrolle des Metacarpale III für die Grundphalange und die paarigen Sesambeine ist im dorsalen Verlauf gleichmäßig schwach konvex. Die Gelenkrolle endet proximal in einem dorsal stark und plantar schwach konvexen Bogen. Am distalsten Punkt der Epiphyse entspringt ein Rollenkamm. Er teilt den plantaren Teil der Gelenkrolle bis zu deren Proximalrand in zwei nahezu gleich breite Rinnen. Auf diesem plantaren Rinnenabschnitt der Trochlea sind bei vollkommen unbeschädigt erhaltener Oberfläche des Knochens die Gelenkflächen für die Sesamoidea wie Abdrücke erkennbar. Im Bereich der Rollachse ist der Knochen beiderseits grubig eingetieft. An diesen beiden Stellen wird auch der Meßwert für die kleinste Breite der Epiphyse ermittelt.

#### Metacarpale II (Abb. 29, 30, Tab. 15)

Der schlanke Knochen ist nur sehr wenig vom Mittelstrahl medio-distal abgespreizt. Sein Proximalende verjüngt sich von dorsal nach plantar. Die Facies proximalis

wird hauptsächlich von der Gelenkfläche für das Trapezoid eingenommen. Sie ist als transversal stehender Sattel ausgebildet. Daran schließt sich lateral die ein wenig proximal geneigte Gelenkfläche für das Magnum an. Darauf folgt distal die senkrecht stehende Gelenkfläche für das Metacarpale III.

Die Gelenkflächen für das Magnum und das Metacarpale III sind an den Metacarpalia II der beiden Skelette sehr verschieden ausgebildet: An den Metacarpalia II des Skelettes F 1954 (Abb. 29 b) ist die Gelenkfläche für das Magnum niedrig, sichelförmig und konkav. An den Metacarpalia II des Skelettes I 1953 (Abb. 29 a) sind diese Gelenkflächen viel länger und ähneln eher einer rechteckigen, ebenen Platte. Distal von diesen Gelenkflächen befindet sich an den Metacarpalia II eine geräumige Mulde. Beim Skelett F 1954 wird diese proximal von einer großen, halbmondförmigen Gelenkfläche für das Metacarpale III ausgefüllt. Beim Skelett I 1953 ist die Gelenkfläche am Metacarpale II für das Metacarpale III nur als ein winziges, disto-dorsal gelegenes Anhängsel an die plattige Gelenkfläche für das Magnum ausgebil-

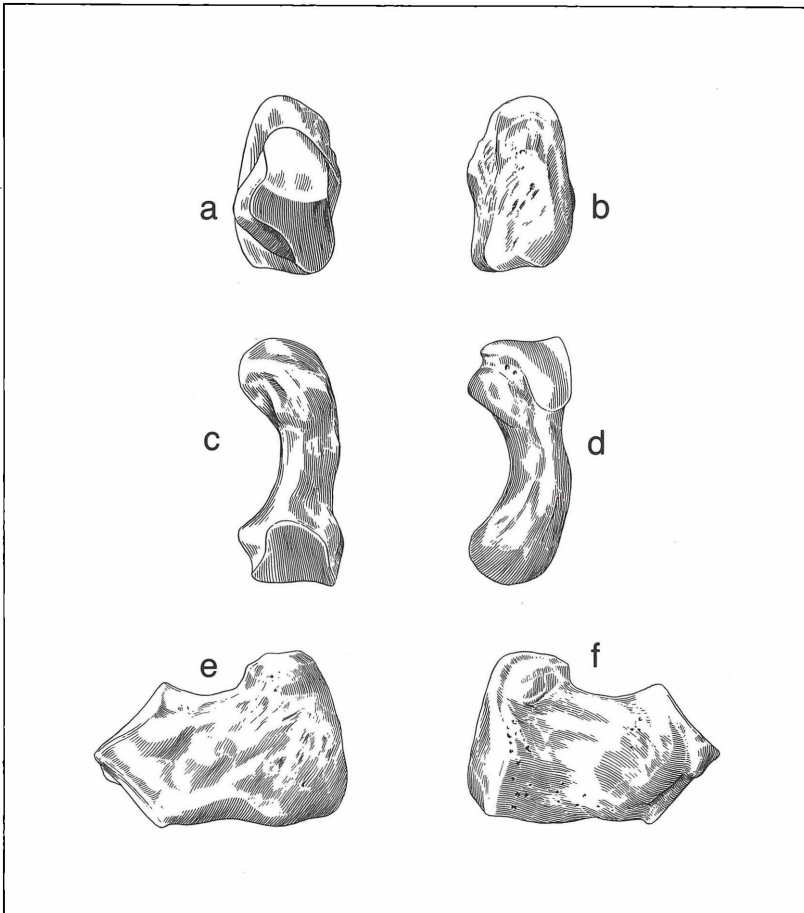


Abbildung 21. Pisiforme: a) dorsal, b) plantar, c) proximal, d) distal, e) lateral, f) medial, x 0,6.

det. Aus diesen Beziehungen kann gefolgert werden, daß bei großflächigem Kontakt zwischen Magnum und Metacarpale II die Bindung zwischen den Metacarpalia II und III sehr schwach ist bzw. daß bei intensivem intermetacarpalem Kontakt nur eine lose Diagonalverbindung vom Metacarpale II zum Carpus besteht.

Auf der Plantarseite der Diaphyse verläuft median eine Kante, die aus einer proximalen Rauigkeit entspringt und nahe dem Distalende der Diaphyse mit einem kleinen Höcker endet. Proximal dieses Höckers liegt der kleinste Durchmesser des Metacarpale II. Die kleinste Breite liegt in der Mitte des Schaftes, wo die laterale Rauigkeit wenige Millimeter unterbrochen ist. An der distalen Epiphyse endet die Gelenkrolle in einer starken proximalen Konvexität auf der Dorsalseite, deren höchster Punkt nach lateral verschoben ist. Die Plantar-Konvexität ist dagegen schwach. Infolge dieser Asymmetrie der Trochlea kann auch nur deren lateraler Durchmesser exakt abgenommen werden, während der mediale Durchmesser nicht exakt faßbar ist. Distal und plantar wird die Trochlea durch einen Kamm in zwei etwa gleich

breite Rinnen geteilt. Die mediale dieser beiden Rinnen zieht auf der Plantarseite weiter proximal hinauf als die laterale. Latero-proximal vom Dorsalrand der Gelenkfläche ist regelmäßig ein kleiner Höcker ausgebildet. Von diesem Höcker aus nach plantar wurde der Durchmesser des distalen Teiles der Diaphyse gemessen.

Wie allgemein bei Metapodien, liegt die kleinste Breite der distalen Epiphyse in der Achse der Gelenkwalze. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Mittelstrahlen, ist hier im proximalen Bereich an den Rändern der Gelenkfläche die Dorsalseite der Trochlea schmäler als die Plantarseite.

#### Metacarpale IV (Abb. 28, Tab. 15)

Das Metacarpale IV ist etwas kürzer als das Metacarpale II. Seine Längsachse ist stark nach lateral gekrümmt. Es muß jedoch ausdrücklich darauf hingewiesen werden, daß daraus nicht auf eine stärkere Abspreizung des Metacarpale IV vom Mittelstrahl als die des Metacarpale II geschlossen werden darf. Der Proximalabschnitt des Metacarpale IV verläuft nämlich parallel zum

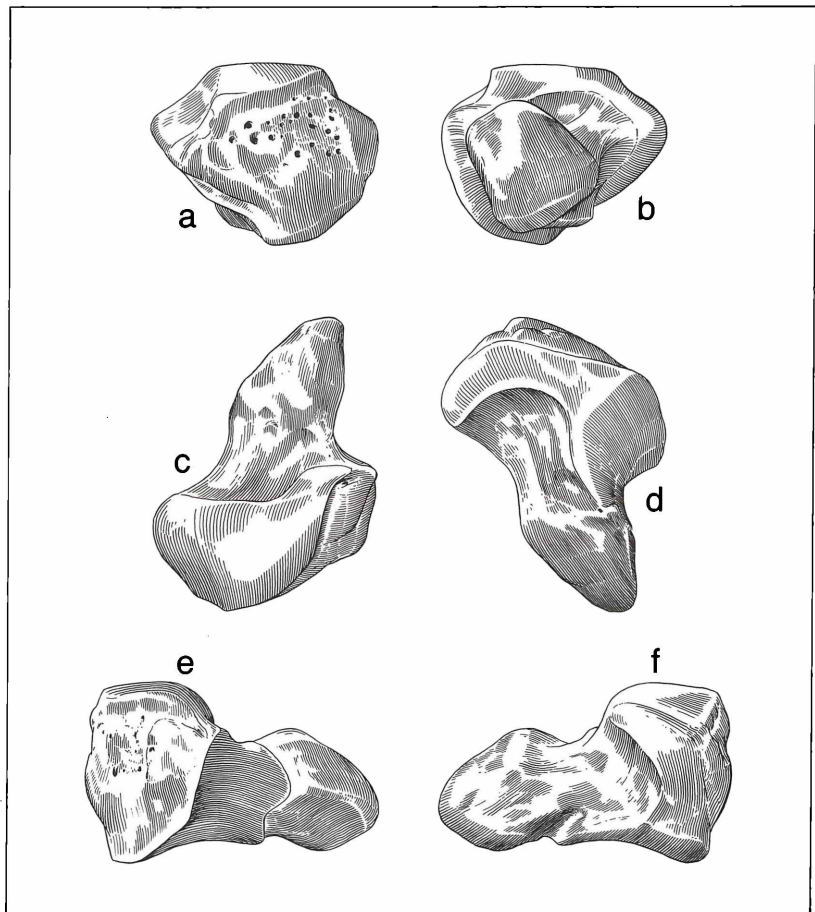


Abbildung 22. Unciforme: a) dorsal, b) plantar, c) proximal, d) distal, e) lateral, f) medial, x 0,6.

Tabelle 11. Tibia

	V 114	F 119	I 30a	I 3
Größte Länge	322	315	322	—
Mechanische Achse der Tibia	280	—	—	—
Innere Länge	310	328	302	295
Äußere Länge	300	—	300	—
Mediale Länge	300	—	—	—
Größte proximale Breite der Epiphyse	105	—	—	—
Kleinste Breite der Diaphyse	47	52	44	42
Größte distale Breite der Epiphyse	98	—	98	79
Größter proximaler Durchmesser der Epiphyse	103	108	107	105
Kleinster Durchmesser der Diaphyse	37	44	42	38
Größter Durchmesser der distalen Epiphyse	62	66	60	59
Länge der Crista tibiae	136	167	—	—
Länge der Tuberositas tibiae	104	66	—	—
Länge der distalen Epiphyse	34	—	—	—
Länge der proximalen Epiphyse	64	—	—	—
Distanz zwischen den beiden Eminentiae intercondyloae	19	—	—	—
Breite des Sulcus intercondyloides	55	—	—	70
Breite des Knochenkernes der Tuberositas	68	62	68	—
Breite der distalen Gelenkfläche	61	58	55	57
Breite der äußeren Gelenkgrube	39	35	34	35
Breite der inneren Gelenkgrube	24	31	32	29
Durchmesser der Gelenkfläche der proximalen Epiphyse	58	—	—	—
Durchmesser der Gelenkfläche der distalen Epiphyse	48	47	—	47

Metacarpale III, und beide Knochen sind in diesem Abschnitt fest aneinander angelehnt. Erst im distalen Drittel hebt sich das Metacarpale IV von der lateralen Wand des Metacarpale III ab.

Der größte Teil der Proximalseite wird von der Gelenkfläche für das Unciforme eingenommen. Der größte Durchmesser dieser trapezförmigen Gelenkfläche liegt medial. Während sie transversal durchgehend konkav ist, steigt sie von dorsal allmählich zu einem flachen plantaren Sattel auf. An ihre mediale Kante schließen sich die beiden Gelenkflächen für das Metacarpale III an. Die spitz-ovalen Gelenkflächen sind beide ein wenig nach distal überkippt. Die kleinere dorsale und die größere plantare Gelenkfläche sind durch eine breite, diagonal über die Medialseite verlaufende Rinne voneinander getrennt. Die laterale Kante der Gelenkfläche für

das Unciforme schlägt in die kleine, halbmondförmige Gelenkfläche für das Metacarpale V um. Die ebene, etwas proximal geneigte Gelenkfläche weist nach latero-plantar. Die distale Epiphyse ist im wesentlichen spiegelbildlich symmetrisch zu der des Metacarpale II. Nur folgende Unterschiede bestehen zwischen den beiden Trochleae: Am Metacarpale IV ist die laterale Rinne merklich tiefer gefurcht als die mediale, während beim Metacarpale II beide Furchen gleich tief sind. Die beiden Rinnen enden am Metacarpale IV etwa gleich weit proximal. Außerdem liegt am Metacarpale IV die kleinste Breite des Knochens unmittelbar am Distalende der plantaren Gelenkfläche für das Metacarpale III und der kleinste Durchmesser befindet sich etwa in der Mitte der Diaphyse.

#### Metacarpale V (Abb. 25, Tab. 15)

Der fünfte Strahl des Vorderbeines verdient besondere Beachtung, da er bei rezenten Nashörnern bis auf ein knolliges Rudiment des Metacarpale zurückgebildet ist. Die Länge des Metacarpale V beträgt etwa 60 % der Länge des Metacarpale IV.

Am Proximalende befindet sich eine Gelenkwalze mit nahezu senkrecht stehender Achse. Sie bildet die Gelenkfläche für das Unciforme. An der Medialseite steht senkrecht dazu die sehr kleine, schwach konkave Gelenkfläche für das Metacarpale IV.

Die intermetacarpalen Rauigkeiten an der Medialseite sind auf eine proximale Region und einen kleinen, länglichen Höcker in der distalen Diaphysenregion beschränkt. Alle diese Merkmale weisen darauf hin, daß zwischen Metacarpale V und Carpus ein ausgeprägter Gelenkkontakt besteht, während der intermetacarpale Kontakt des Metacarpale V nur schwach entwickelt ist. Die distale Epiphyse wird lateral schlanker. Die proximalen Ränder der Trochlea sind konvex. Das dorsale Ende der Gelenkfläche ist jedoch viel stärker konvex und liegt viel weiter proximal als das plantare. Die disto-plantare Kambildung ist auf der Oberfläche der Gelenkrolle kaum merklich. Sie markiert jedoch bei einwandfreiem Erhaltungszustand des Knochens den Bereich der Gelenkfläche für das unpaare Sesamoid.

#### Ossa sesamoidea (Abb. 24, 33–35, 65, 68–70, 79–82, Tab. 16)

Auf den Plantarseiten der Vorder- und Hinterfüße kommen Sesamoide an den distalen Gelenkrollen der Metapodien und der zweiten Phalangen vor. Die Sesamoide an den Metapodien des II. bis IV. Strahles sind paarig, die übrigen unpaar. Da es sich bei den Sesamoiden um kleine, kaum bekannte und schwer bestimmbare Knochen handelt, wird im folgenden anhand einer differentialdiagnostischen Beschreibung ein Bestimmungsschlüssel für alle gemeinsam gegeben.

Allgemein kann die Form der paarigen Sesamoide als halbmond- bis bohnenförmig bezeichnet werden. Die Sesamoide des dritten Strahles sind jeweils am größten, die der beiden Seitenstrahlen sind untereinander etwa

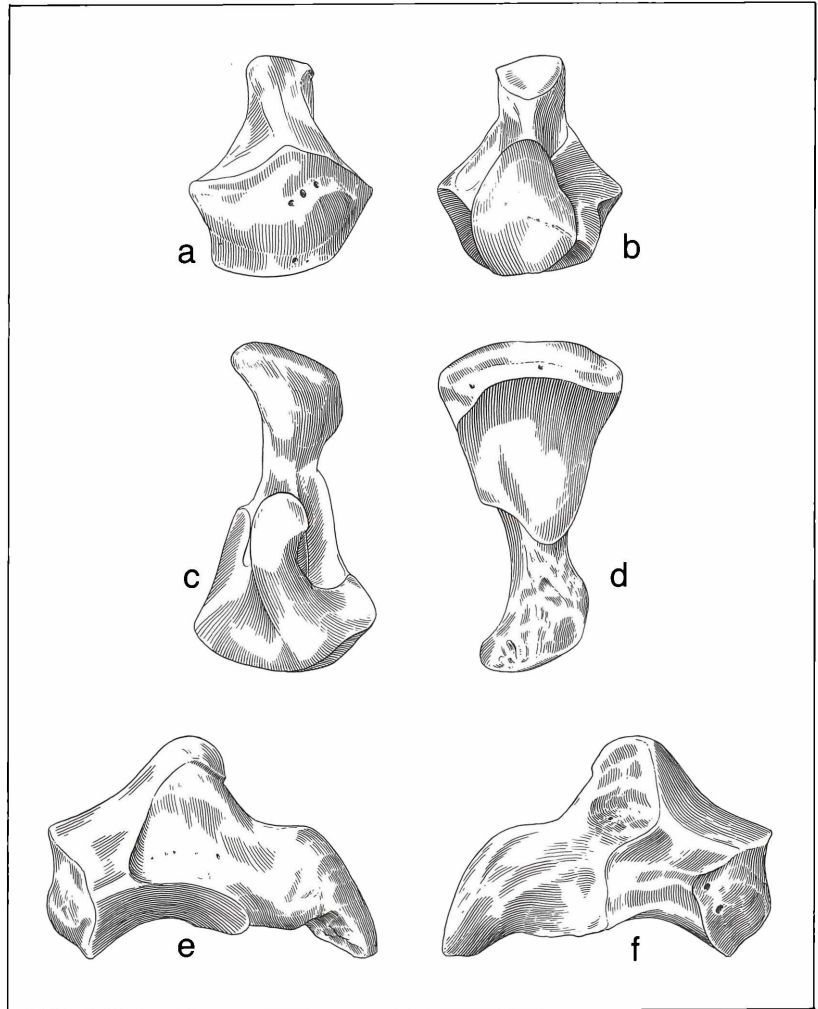


Abbildung 23. Magnum: a) dorsal, b) plantar, c) proximal, d) distal, e) lateral, f) medial, x 0,6.

gleich groß. Die Sesamoide im Metacarpus sind durchweg deutlich größer als die im Metatarsus. Die Sesamoide des dritten Strahles weisen in ihrem medianen (= aufeinanderzuweisenden) Wandbereiche eine Rinne auf, die proximo-distal parallel zur Krümmung der Gelenkfläche verläuft. Die Sehnenfortsätze der Sesamoide des Metapodiale III liegen proximo-distal parallel und divergieren nach plantar. Die Sehnenfortsätze der Sesamoide der Metapodialia II und IV stehen in einem spitzen, nach distal offenen Winkel zueinander und konvergieren nach plantar. Sich entsprechende Sesamoide von rechten und linken Extremitäten sind spiegelbildlich symmetrisch.

Für die Lage der Sesamoide auf den Gelenkrollen der Metapodien kann als wichtigstes Erkennungsmerkmal „der Abdruck des Umrisses“ auf den plantaren Ab-

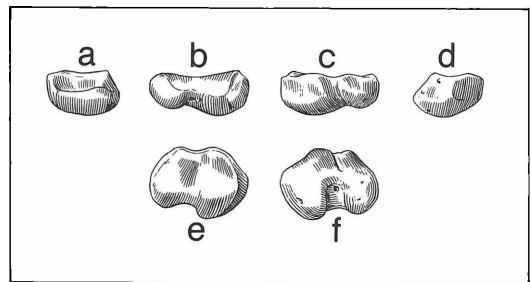


Abbildung 24. Digitus V, Pes anterior, Sesamoid: a) lateral, b) proximal, c) distal, d) medial, e) dorsal, f) plantar; bei den Abbildungen 24 e und 24 f wurde das Sesamoid mit dem Proximalrand nach unten dargestellt, x 0,6.



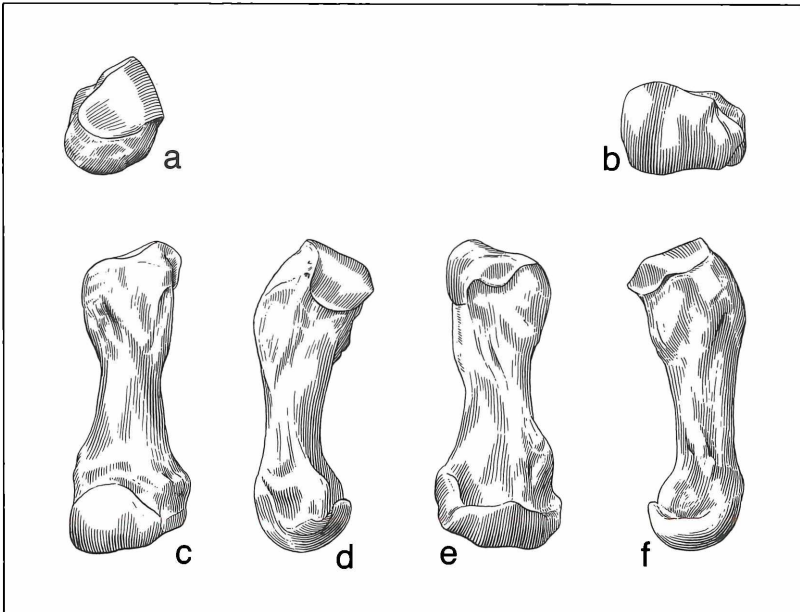


Abbildung 25. Metacarpale V: a) proximal, b) distal, c) dorsal, d) lateral, e) plantar, f) medial, x 0,6.

schnitten der Gelenkflächen der Trochleae sein. Dieser Abdruck des Umrisses ist jedoch nicht regelmäßig an den Metapodien erkennbar.

Der aus den Gelenkrollen der Metapodien plantar vorspringende Kamm ist bei den Metapodien II medial, bei den Metapodien IV lateral höher. An den Metapodien III ist der Kamm symmetrisch ausgebildet. Infolgedessen sind die Übergänge der Gelenkflächen für die Kämme zu den Gelenkflächen für die Rollenabschnitte bei den medialen Sesamoiden der Metapodien II und bei den lateralen Sesamoiden zu den Metapodien IV kantig, bei den lateralen Sesamoiden der Metapodien II und bei den medialen Sesamoiden der Metapodien IV hingegen rundlich ausgebildet. Auch die Breite der Gelenkflächen der Sesamoide ändert sich entsprechend der Breite der Kontaktflächen an den Gelenkrollen der Metapodien. So werden die Gelenkflächen der lateralen Sesamoide der Metapodien II sowie aller Sesamoide der Metapodien IV nach proximal breiter, während die Gelenkflä-

chen der medialen Sesamoide der Metapodien II und die lateralen für die Metapodien III nach distal breiter werden. Die halbmondförmigen Gelenkflächen der medialen Sesamoide der Metapodien III sind in ihrem distalen Bereich oft ein wenig breiter als im proximalen.

Von den unpaaren Sesamoiden ist das für das Metacarpale V ein kleiner, ovaler Knochen. Er ist genauso breit wie die Gelenkrolle des Metacarpale an ihrer breitesten Stelle. Die ovale Gelenkfläche am Sesamoid füllt nicht die volle Knochenbreite aus und geht stufenlos in den umgebenden, gelenkfreien Knochenbereich über. In der Mitte des distalen Randes trägt das Sesamoid eine kleine Kerbe für den medianen Kamm auf der Plantarseite der Gelenkrolle des Metacarpale V.

Die Sesamoide, die jeweils an den Gelenkrollen der Phalangen II liegen, bezeichnet man in der Pferde-Anatomie auch als Strahlbeine. Von diesem Sesamoid-Typ

Tabelle 12. Fibula

	F 120	I 4	V 114
Größte Länge	—	—	280
Größte Breite des proximalen Teiles	21	36	40
Kleinste Breite der Diaphyse	17	14	15
Größter Durchmesser des proximalen Endes	35	38	40
Kleinster Durchmesser der Diaphyse	16,5	17	16
Größter Durchmesser des distalen Endes	—	—	49

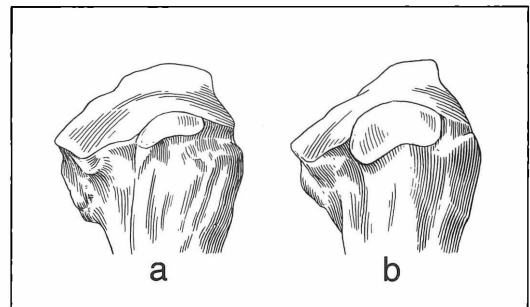


Abbildung 26. Metacarpalia III medial, Varianten des Proximalabschnittes, insbesondere der Gelenkfläche für das Metacarpale II: a) I 44 sinister, b) F 64 sinister, x 0,6.

ist an den Höwenegg-Skeletten nur ein einziges Exemplar erhalten. Sie müssen jedoch alle vorhanden gewesen sein, da man an einzelnen Knochen ihre Lage andeutungsweise erkennen kann. Außerdem sind sie bei rezenten Nashörnern regelmäßig ausgebildet. Der kleine eiförmige Knochen F 27 ist das Strahlbein zur 2. und Hufphalanx der IV. Zehe des linken Hinterbeines. Es ist nach distal zugespitzt und nach plantar leicht konkav gebogen. Eine flach dachförmige Gelenkfläche liegt dem medialen Plantarrand der Gelenkrolle der zweiten Phalanx auf und hat in einem ganz feinen Streifen auch noch Kontakt mit der entsprechenden Stelle der Hufphalanx.

#### Phalangen der Vordergliedmaßen

Die detaillierte Beschreibung der Phalangen der Strahlen II bis IV erfolgt bei den Hintergliedmaßen. Der Unterschied zwischen den jeweils in gleicher Position stehenden Phalangen ist nämlich nicht nur zwischen Vorder- und Hinterextremitäten, sondern auch zwischen den beiden Skeletten sehr gering. Die folgende Beschreibung kann daher auf einige allgemeine Beobachtungen beschränkt werden, die nicht als Bestimmungsmerkmale herangezogen werden können. Obwohl einzelne Finger- und Zehenglieder in korrespondierender Stellung in allen Einzelheiten der Muskel- und Sehnenansätze sowie der Ausbildung der Gelenkflächen übereinstim-

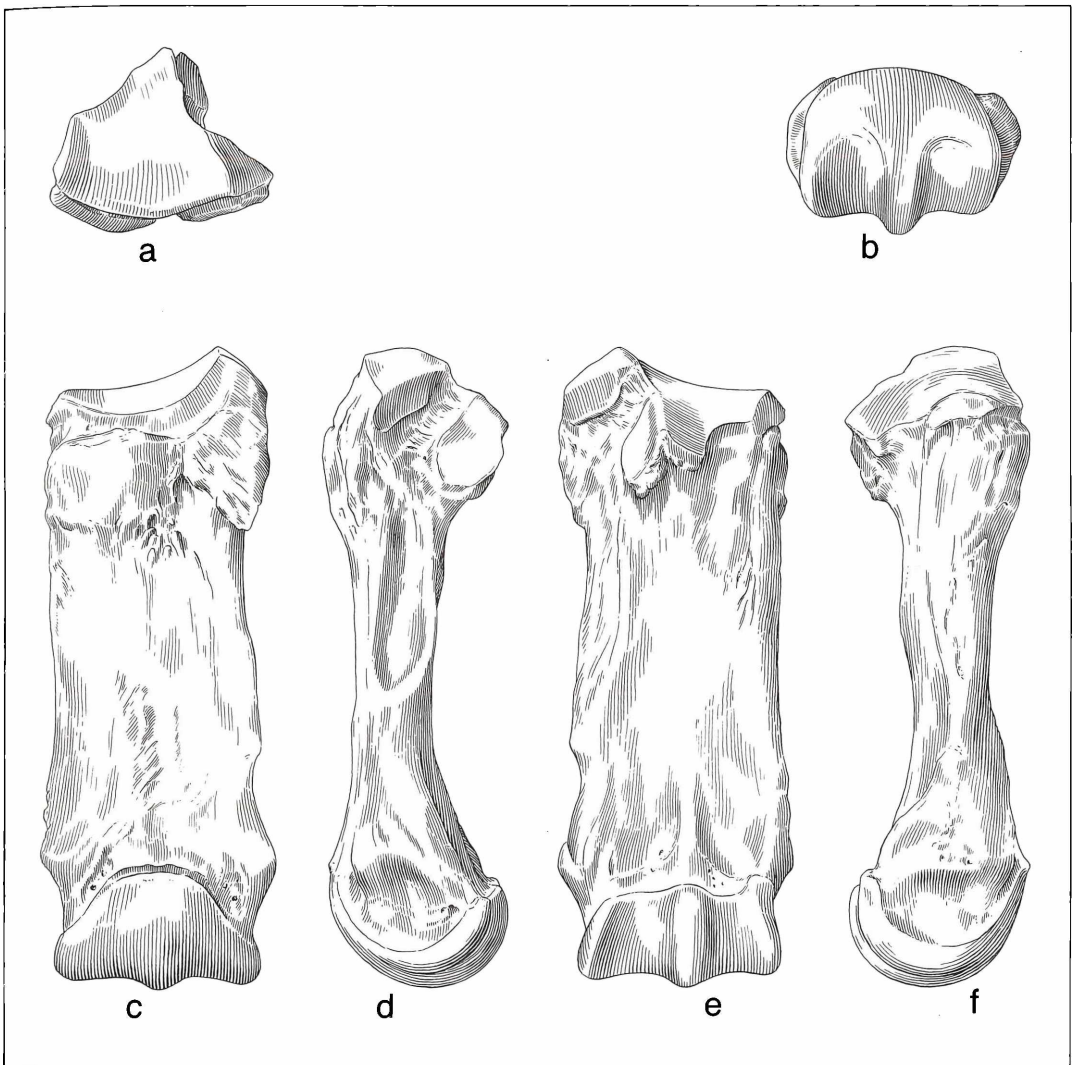


Abbildung 27. Metacarpale III: a) proximal, b) distal, c) dorsal, d) lateral, e) plantar, f) medial, x 0,6.

Tabelle 13. Patella

	F 118	F 122	I 29	I 2
Größte Länge	84	84	86	86
Größte Breite	83	–	79	–
Größter Durchmesser	47	47	48	–
Größte Länge der Fazies articularis	69	67	65	–
Breite der medialen Gelenkfläche	51	–	51	–
Breite der lateralen Gelenkfläche	25	25	24	–

men können, sind hier alle Phalangen der Vordergliedmaßen abgebildet, um, abgesehen von der Vollständigkeit der Dokumentation, auch individuelle Varianten von untergeordneter Bedeutung vorlegen zu können. Als Grundlage für die Abbildungen 36–47 dienten vor allem

die Phalangen des Skelettes F 1954, die insgesamt besser erhalten sind. Kleinere Ergänzungen wurden nach Fingergliedern des Skelettes I 1953 angebracht.

Allgemein erscheinen die Phalangen der Vordergliedmaßen robuster als die der Hintergliedmaßen. Diesem Unterschied verleihen jedoch lediglich die größeren Durchmesser sichtbaren Ausdruck. Als grundsätzliche Besonderheit kann angeführt werden, daß die Vordergliedmaßen der Höweneegg-Nashörner vierstrahlig, die Hintergliedmaßen dreistrahlig sind. Deshalb sei hier nur eine detaillierte Beschreibung der Phalangen des *Digitus V pedis anterioris* angefügt.

*Digitus V pedis anterioris* (Abb. 43–47)

Der fünfte Finger ist nur wenig kürzer als der benachbarte vierte Finger. Das Verhältnis *Digitus V* zu *Digitus IV* aufgrund der Längensummen der Phalangen ist wie 7:8. Dieser kleine Längenunterschied überrascht und

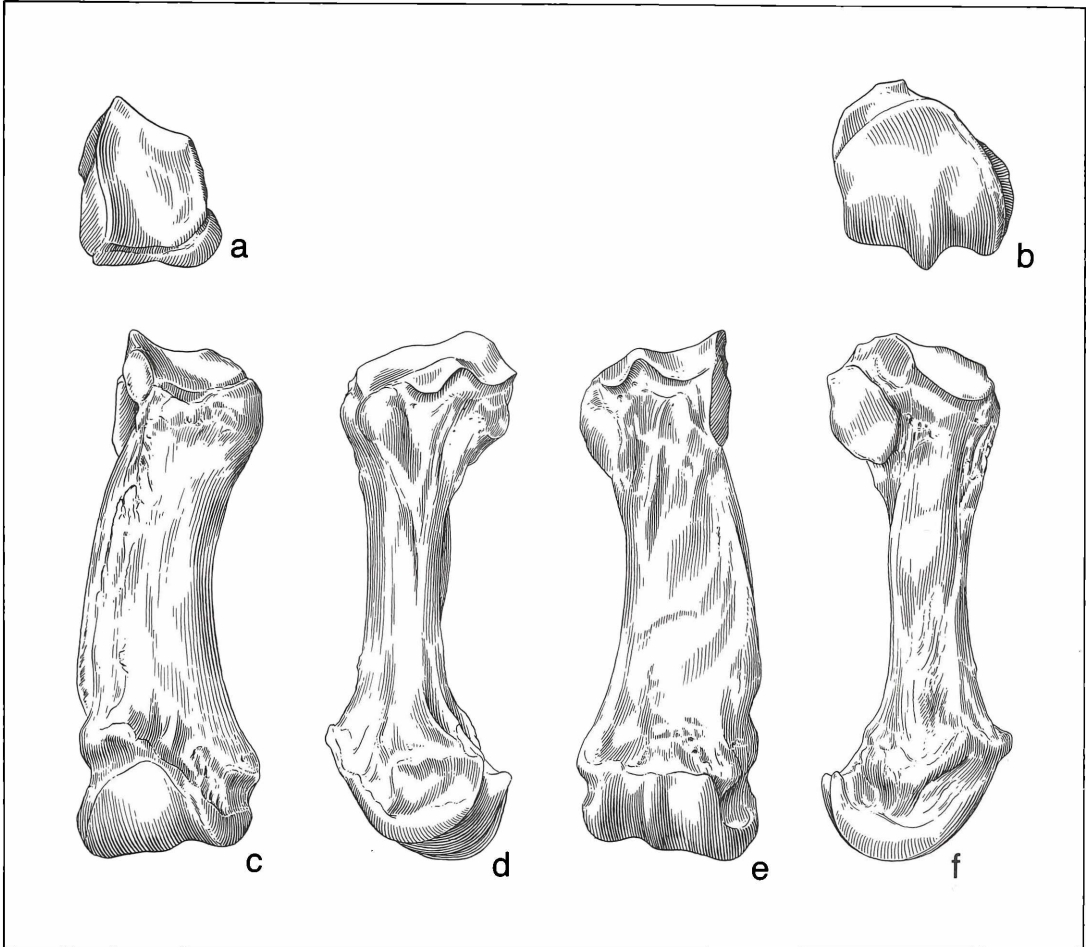


Abbildung 28. Metacarpale IV: a) proximal, b) distal, c) dorsal, d) lateral, e) plantar, f) medial, x 0,6.

Tabelle 14. Fußwurzel

Astragalus	F 43	F 24	I 61	I 6+6a		Forts. Calcaneus	F 41	F 22	I 62	I 5	V 115
Äußere Länge des Rollbeines	62	62	65	–		Länge der Gelenkfläche für das Cuboid	25	30	22	–	29
Innere Länge des Rollbeines	60	59	63	62		Größte Breite der Gelenkfläche für das Cuboid	34	34	33	–	39
Größte Länge der Rollkämme	58	58	59	–		Länge der Gelenkfläche des Astragalus am Calcaneuskörper	38	41	42	41	36
Länge der Rollfurche	37	–	36	38		Größte Breite der Gelenkfläche des Astragalus am Calcaneuskörper	31	29	–	–	35
Breite des proximalen Teiles	64	64	63	63		Ectocuneiforme	F 42	F 20	I 65	I 7	
Größte Breite des Astragalus	78	–	83	79		Größte Breite	37	37	38	–	
Breite des distalen Gelenkendes	69	–	73	–		Größte Höhe	22	21	–	23	
Kleinste Breite des Collum tali	61	59	54	–		Durchmesser	46	47	44	–	
Länge der großen Diagonalen der Gelenkrolle	80	80	–	80		Cuboid	F 49	F 21	I 63		
Durchmesser des Astragalus	54	48	54	–		Größte Breite	38	37	38		
Kleinster Durchmesser des Halses	14	15	14	–		Größte Höhe	42	–	–		
Durchmesser des Caput tali	37	39	37	–		Dorsale Höhe medial	32	32	32		
Länge der lateralen Facies articularis calcanea	42	43	41	39		Dorsale Höhe lateral	27	28	28		
Größte Breite der lateralen Facies articularis calcanea	31	33	–	–		Durchmesser	54	–	61		
Länge der medio-plantaren Articulatio calcanea	24	25	18	–		Naviculare	F 38	F 23	I 64	I 20	
Größte Breite der medio-plantaren Articulatio calcanea	23	23	21	–		Breite des Naviculare	37	36	37	–	
Entocuneiforme	F 18					Durchmesser des Naviculare	46	49	54	52	
Größte Breite	22					Durchmesser der Gelenkfläche für den Astragalus	36	36	30	30	
Größte Höhe	37					Durchmesser der Gelenkfläche für das Entocuneiforme	–	13	–	14	
Durchmesser	30					Durchmesser der Gelenkfläche für das Mesocuneiforme	25	22	–	18	
Mesocuneiforme	F 31	F 32	I 66	I 10		Durchmesser der Gelenkfläche für das Ectocuneiforme	31	37	–	–	
Größte Breite	26	26	26	–		Breite der Gelenkfläche für das Entocuneiforme	–	19	–	17	
Größte Höhe	12	12	13	14		Breite der Gelenkfläche für das Mesocuneiforme	22	–	–	21	
Durchmesser	23	23	19	–		Breite der Gelenkfläche für das Ectocuneiforme	38	31	–	–	
Calcaneus	F 41	F 22	I 62	I 5	V 115	Größte Höhe des Naviculare	25	24	26	25	
Größte Länge des Calcaneus	92	91	94	94	100	Dorsale Höhe des Naviculare	19	19	21	21	
Physiologische Länge	86	85	89	86	93	Physiologische Höhe des Naviculare	18	19	19	19	
Länge des Körpers	66	65	64	62	68	Größte plantare Höhe des Naviculare	22	22	21	24	
Länge der Gelenkfläche am Sustentaculum tali	29	26	21	20	25	Größte Höhe der plantaren Gelenkfläche für das Cuboid	17	15	–	–	
Breite des Körpers am Tuber	41	41	37	–	42	Durchmesser der dorsalen Gelenkfläche für das Cuboid	–	14	–	–	
Größte Breite des Calcaneus	67	71	64	–	67	Durchmesser der plantaren Gelenkfläche für das Cuboid	23	20	–	–	
Kleinste Breite des Calcaneus	30	30	31	31	30						
Breite des Processus anterior	39	39	–	–	44						
Proximaler Durchmesser des Körpers am Tuber	55	56	–	60	63						
Größter Durchmesser des Calcaneus	61	61	–	60	76						
Durchmesser des Processus anterior	35	41	36	35	36						

Tabelle 15. Metapodiale

	Metacarpale III				Metatarsale III			
	F 64	F 97	I 44	I 87	F 44	F 14	I 32	I 26
Größte Länge	140	142	143	144	119	119	122	–
Laterale Länge	138	140	142	143	117	118	212	–
Sagittale Länge	129	131	132	134	114	115	116	115
Mediale Länge	128	131	131	133	114	114	116	115
Länge des Sagittalkammes der distalen Gelenkfläche	28	28	31	32	31	31	31	30
Größte Breite der proximalen Epiphyse	48	48	50	51	40	42	40	–
Breite der proximalen Gelenkfläche	44	45	47	45	36	38	37	–
Kleinste Breite der Diaphyse	41	42	42	42	36	37	34	34
Kleinste Breite der distalen Epiphyse	41	40	41	42	36	36	36	37
Größte Breite des distalen Teiles der Diaphyse	51	53	53	54	51	50	49	49
Größte Breite der distalen Epiphyse	43	43	46	46	40	41	41	42
Lage des distalen Gelenkkammes	25	23	25	25	22	21	20	22
Durchmesser der proximalen Epiphyse	42	39	39	39	37	37	38	–
Größter Durchmesser der proximalen Gelenkfläche	39	37	38	38	34	34	34	–
Kleinster Durchmesser der Diaphyse	16	16	16	17	17	17	17	17
Durchmesser des distalen Teiles der Diaphyse	22	–	26	26	24	29	30	29
Größter Durchmesser der distalen Gelenkwalze	39	39	39	39	36	36	36	35
Lateraler Durchmesser der distalen Gelenkwalze	34	32	–	–	28	29	31	32
Medialer Durchmesser der distalen Gelenkwalze	34	32	35	34	32	32	33	29
	Metatarsale II				Metatarsale IV			
	F 34	F 15	I 31	I 25	F 33	F 1	I 33	I 27
Größte Länge	108	110	106	–	105	106	107	–
Laterale Länge	108	110	106	–	99	100	100	–
Sagittale Länge	104	104	104	–	102	103	103	102
Mediale Länge	102	103	102	–	105	106	107	–
Länge des Sagittalkammes der distalen Gelenkfläche	28	–	25	27	25	24	–	–
Größte Breite der proximalen Epiphyse	27	–	30	–	36	36	38	–
Breite der proximalen Gelenkflächen	21	22	18	–	30	29	28	–
Kleinste Breite der Diaphyse	24	24	22	22	26	25	25	24
Kleinste Breite der distalen Epiphyse	24	24	23	22	22	23	24	–
Größte Breite des distalen Teiles der Diaphyse	34	32	31	30	31	33	31	32
Größte Breite der distalen Epiphyse	31	30	31	29	28	28	30	28
Lage des distalen Gelenkkammes	17	14	14	15	17	18	17	–
Durchmesser der proximalen Epiphyse	37	–	35	–	33	–	35	–
Größter Durchmesser der proximalen Gelenkfläche	31	–	–	–	30	–	33	–
Kleinster Durchmesser der Diaphyse	20	20	18	18	18	19	18	18
Durchmesser des distalen Teiles der Diaphyse	27	24	26	28	25	25	–	27
Größter Durchmesser der distalen Gelenkwalze	35	–	36	36	35	36	–	–
Lateraler Durchmesser der distalen Gelenkwalze	33	33	34	34	–	–	–	–
Medialer Durchmesser der distalen Gelenkwalze	–	–	–	–	33	34	34	34

	Metacarpale II				Metacarpale IV				Metacarpale V			
	F 63	F 96	I 43	I 88	F 65	F 98	I 45	I 89	F 66	F 99	I 46	I 92
Größte Länge	–	123	124	125	113	113	117	115	73	72	68	69
Laterale Länge	–	123	124	125	107	108	102	100	70	68	65	64
Sagittale Länge	118	116	118	119	105	106	110	111	69	68	66	65
Mediale Länge	115	114	115	116	113	113	117	115	68	64	65	62
Länge des Sagittalkammes der distalen Gelenkfläche	–	–	23	22	27	27	24	–	–	–	–	16
Größte Breite der proximalen Epiphyse	38	43	41	42	35	35	35	32	20	20	22	22
Breite der proximalen Gelenkfläche	27	25	25	27	28	28	24	24	17	17	16	16
Kleinste Breite der Diaphyse	35	34	34	34	30	31	27	28	16	16	16	15
Kleinste Breite der distalen Epiphyse	29	28	28	28	28	28	30	28	19	21	19	20
Größte Breite des distalen Teiles der Diaphyse	44	40	42	39	36	36	36	35	24	28	27	27
Größte Breite der distalen Epiphyse	34	34	33	32	32	33	35	34	23	24	26	27
Größte Breite der distalen Gelenkfläche									21	21	24	25
Lage des distalen Gelenkkammes	17	17	16	15	18	18	18	–	11	12	13	16
Durchmesser der proximalen Epiphyse	32	34	–	35	37	–	36	36	27	24	26	26
Größter Durchmesser der proximalen Gelenkfläche	26	26	–	27	33	–	33	31	19	19	20	20
Kleinster Durchmesser der Diaphyse	–	16	14	14	15	15	16	16	12	12	11	12
Durchmesser des distalen Teiles der Diaphyse	25	27	31	30	29	24	32	29	16	16	17	19
Größter Durchmesser der distalen Gelenkwalze	34	–	38	36	–	37	37	–	20	–	20	23
Lateraler Durchmesser der distalen Gelenkwalze	32	31	30	–	27	28	28	28	14	–	13	16
Medialer Durchmesser der distalen Gelenkwalze	–	30	30	32	–	31	28	26	20	19	18	21

zeigt, daß der ausschlaggebende Unterschied in der Länge zwischen dem vierten und fünften Strahl hauptsächlich in der Größendifferenz der Mittelhandknochen zu finden ist.

Obwohl der fünfte Finger bei den Höwenegg-Nashörnern bereits einer starken Reduktion unterworfen war, sind die drei Phalangen noch regelmäßig mit allen erforderlichen Funktionsmerkmalen ausgebildet gewesen. Da der fünfte Strahl jedoch insgesamt nur etwa zwei Drittel der Länge des vierten Strahles aufweist, ist die Frage des Bodenkontaktes dieses fünften Strahles relevant.

Die individuelle Variationsbreite entsprechender Phalangen an verschiedenen Gliedmaßen scheint größer zu sein als an den Strahlen II bis IV. Ob die Variabilität von den Grundphalangen nach den Hufphalangen zunimmt, läßt sich nicht zuverlässig feststellen, da nur von dem einen Skelett I 1953 die Hufphalangen erhalten geblieben sind.

Phalanx proximalis digiti V (Abb. 43, Tab. 26)

Die Grundphalange wirkt gedrungenere als die der großen Finger- und Zehenstrahlen. Infolgedessen ähnelt sie im Gesamthabitus eher den Mittelphalangen an den Seitenstrahlen.

Die proximale Gelenkfläche für das Metacarpale V ist rundlich und flach schüsselförmig. Nur an der Plantarseite ist der Gelenkflächenrand schwach eingekerbt. An dieser Stelle ist auch die Gelenkflächenregion ein wenig nach proximal abgewinkelt. Möglicherweise bekam die Phalange auf diesem schmalen Streifen gelegentlichen Kontakt mit dem Sesamoid.

Die distale Gelenkfläche für die Mittelphalange verläuft dorso-plantar, der proximalen genau parallel. Transversal ist hingegen die distale Gelenkfläche gegenüber der proximalen etwas nach lateral abgewinkelt. Die Gelenkfläche hat einen gerundet-quadratischen Umriß, der am plantaren Rand deutlich eingekerbt ist. Die mediale und laterale Hälfte der Gelenkfläche sind etwas gegeneinander abgewinkelt. Die dadurch entstandene Rinne nimmt von dorsal nach plantar an Tiefe zu.

In allen vier Ecken der Plantarseite des Knochens steht je ein kleiner, rundlicher Höcker. Die Höcker sind alle den Rändern der Gelenkflächen benachbart und rahmen mit ihnen zusammen eine flache, wannenartige Vertiefung ein.

Über die Dorsalseite verläuft transversal eine Rinne. Sie wird auf der Medial- und Lateralseite durch flache, rauhe Wülste abgeschlossen.

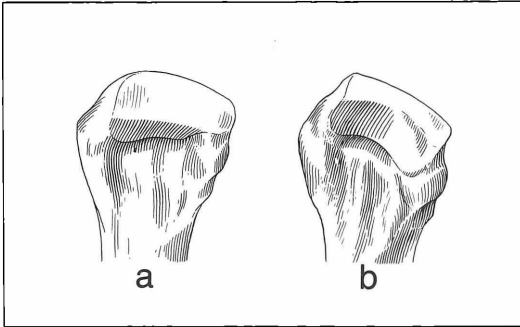


Abbildung 29. Metacarpalia II lateral, Varianten des Proximalabschnittes, insbesondere der Gelenkfläche für das Metacarpale III: a) I 43 sinister, b) F 63 sinister, x 0,6.

In den bisher erwähnten morphologischen Merkmalen stimmen alle vier Grundphalangen der fünften Finger an den beiden Skeletten überein. Die folgenden Varianten erscheinen jedoch beachtenswert. Die Umrandung der Gelenkfläche für das Metacarpale V kann auch eiförmig verlaufen, wobei sie mit dem spitzeren Ende nach lateral weist. Diese Variante, die in der Abbildung 48b dargestellt ist, ist marginal nicht gekerbt. Dagegen befindet sich plantar vom plantaren Rand der Gelenkfläche eine glatte Fläche, die wie eine Gelenkfläche aussieht. Diese sichelförmige Fläche ist nach proximo-plantar gerichtet. Besonders ausgeprägt ist diese Region an der Grundphalange F 114 vom fünften Strahl des rechten Vorderbeines des Skelettes F 1954. Dort befinden sich am Plantarrand zwei kleine, halbmondförmige Flächen, die unter leichter Abknickung ineinander übergehen. Bei

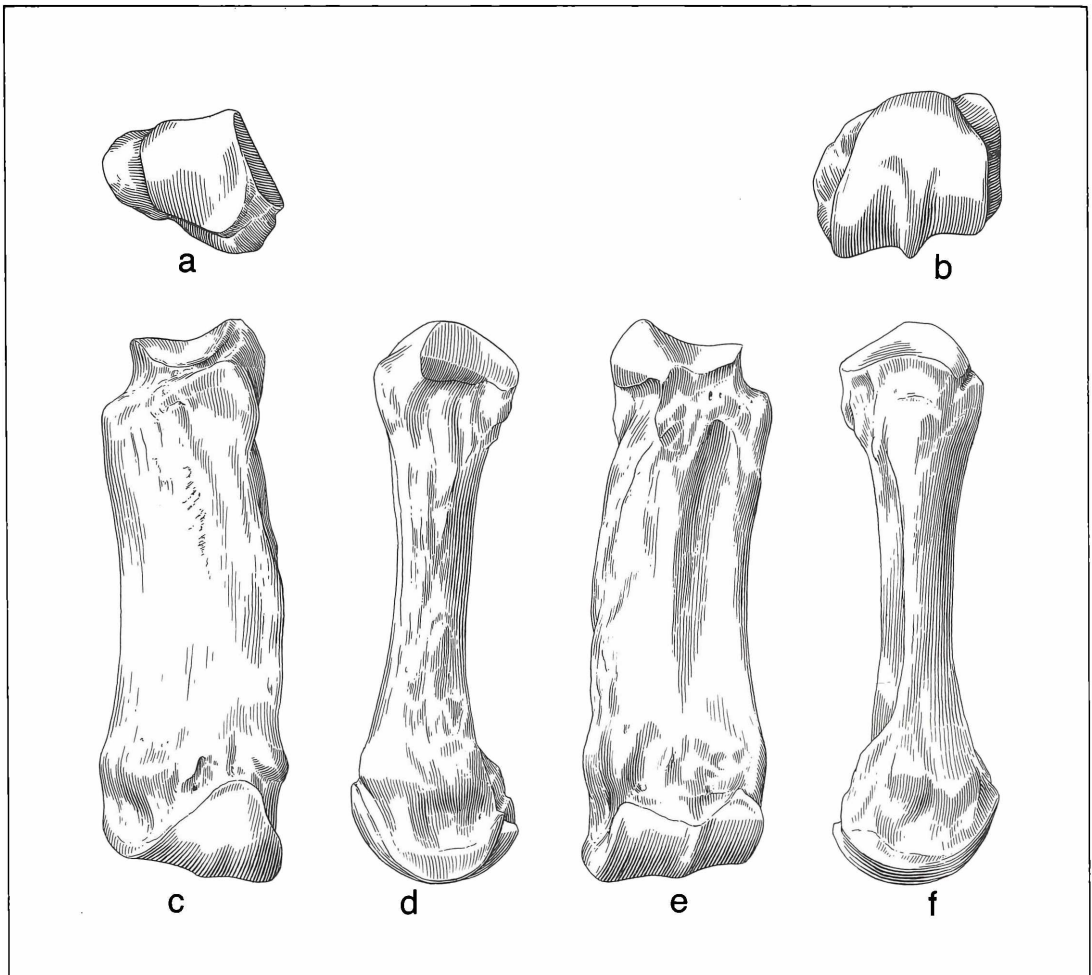


Abbildung 30. Metacarpale II: a) proximal, b) distal, c) dorsal, d) lateral, e) plantar, f) medial, x 0,6.

Tabelle 16. Ossa sesamoidea

Skelett	Metacarpale II		Metacarpale III		Metacarpale IV		Metacarpale V
	medial	lateral	medial	lateral	medial	lateral	
I/53 sinister	I/99	I/105	I/51	I/50	I/48	I/49	I/97-98
Länge	33,5	29,5	35,0	36,0	27,0	27,0	15,0
Breite	16,5	15,0	19,5	21,0	16,0	17,0	–
Durchmesser	19,5	21,0	26,0	26,0	18,0	18,0	12,0
I/53 dexter	I/107	I/108	I/106	I/109	I/100	fehlt	I/104
Länge	33,0	29,0	35,0	36,5	29,0		15,5
Breite	17,0	15,0	19,0	20,5	15,5		20,5
Durchmesser	19,0	21,0	25,0	26,0	18,0		10,5
F/54 sinister	F/67	F/68	F/69	F/70	F/71	F/72	F/73
Länge	30,5	34,0	42,0	40,0	30,0	30,5	16,0
Breite	16,5	17,5	17,0	19,5	15,5	16,5	22,0
Durchmesser	17,5	19,5	26,0	28,0	17,0	20,0	11,0
F/54 dexter	F/100	F/101	F/102	F/103	F/104	F/105	fehlt
Länge	31,0	32,5	39,0	40,5	30,0	32,0	
Breite	16,0	17,0	17,0	18,0	15,5	16,5	
Durchmesser	17,0	19,0	26,5	27,5	17,0	19,0	
I/53 sinister	I/76	I/77	I/78	I/79	I/80b	I/80a	
Länge	29,5	26,0	33,5	36,0	25,5	26,5	
Breite	14,0	15,0	19,0	20,0	–	15,5	
Durchmesser	16,5	17,5	23,0	26,0	15,0	16,5	
I/53 dexter	I/14	I/9	I/12	I/13	I/11	I/16	
Länge	28,0	25,0	33,0	35,5	26,0	27,5	
Breite	15,0	15,0	17,0	20,0	13,5	16,0	
Durchmesser	17,0	17,0	–	26,0	16,0	16,5	
F/54 sinister	F/29	F/30	F/35	F/39	F/26	F/25	
Länge	28,5	29,0	37,0	35,0	27,0	28,0	
Breite	14,5	17,0	18,0	18,0	13,0	15,0	
Durchmesser	16,0	17,0	21,0	24,0	15,0	14,5	
F/54 dexter	F/16	F/17	F/8	F/9	F/10	F/11	
Länge	29,0	26,5	36,0	37,0	27,5	28,0	
Breite	14,5	16,0	18,0	17,5	13,0	15,0	
Durchmesser	16,0	16,0	24,0	24,0	15,0	14,5	

diesen plantaren Randbildungen ist nicht ausgeschlossen, daß es sich um außergewöhnlich große Kontaktflächen für das Sesamoid handelt.

Auch die distale Gelenkfläche für die Mittelphalange ist variabel. Sie kann flach rechteckig ausgebildet und dabei auch noch dorsal eingekerbt sein wie in Abbildung

44 e, sie kann aber auch hochrechteckige bzw. rundbogenförmige Gestalt annehmen, wie das an der Grundphalange F 114 der Fall ist.

Bei schmal entwickelten Gelenkflächen treten an der Medial- und Lateralseite die rauhen Wülste besonders stark hervor. Der Knochen sieht daher von dorsal oder



plantar sechseckig aus. Trotz aller beobachteten Unterschiede ist die Dimension der Grundphalange recht einheitlich.

**Phalanx media digiti V (Abb. 44–45, Tab. 26)**

Auch die Mittelphalange des fünften Strahles variiert erheblich. An diesem Knochen kann man jedoch recht gut individuelle Unterschiede zwischen den beiden Skeletten aufzeigen. Deshalb werden sie hier auch gesondert beschrieben.

Am Skelett I 1953 ist die Mittelphalange des fünften Fingers in Dorsal- und Plantaransicht rhombisch, in Medial- und Lateralansicht sanduhrförmig gebaut. Die proximale Gelenkfläche für die Grundphalange ist gerundet rechteckig mit einer deutlichen, plantaren Einkerbung. Während ihr Dorsalrand nahezu plan ist, sind die beiden Hälften der Gelenkfläche nach plantar zunehmend dachartig abgewinkelt. Die distale Gelenkfläche für die Hufphalange ist gegenüber der proximalen Gelenkfläche der Mittelphalange kaum abgewinkelt. Die konvexe, nierenförmige Gelenkfläche hat im medialen Drittel ihren größten Durchmesser. Auf der Dorsal- und Plantarseite des Knochens verläuft je eine transversale Rinne, die in den Wülsten der Medial- und Lateralseite auslaufen.

Demgegenüber ist von den Mittelphalangen des fünften Strahles am Skelett F 1954 besonders hervorzuheben, daß die proximale Gelenkfläche nur etwa die medialen zwei Drittel der Facies proximalis einnimmt. Die größtenteils plane Gelenkfläche bildet lateral der medianen Kante nur noch einen schmalen, abgewinkelten Streifen. Die distale Gelenkfläche ist transversal sehr gedrungen. Beide Gelenkflächen stehen in einem spitzen, nach medial geöffneten Winkel zueinander. Bei dieser Konstellation tritt vor allem der laterale Wulst aus dem Knochenumriß besonders scharf hervor.

**Phalanx distalis digiti V (Abb. 46–47, Tab. 26)**

Die Hufphalangen sind nur am Skelett I 1953 gut und vollständig erhalten. An ihnen ist ersichtlich, daß an diesen terminalen Knochenelementen eine erhebliche Rechts-Links-Variation auftritt. Diese kommt vor allem an zwei Stellen zum Ausdruck. Die nierenförmigen Gelenkflächen für die Mittelphalange sind sehr verschieden breit. Außerdem ist die von Gefäßöffnungen durchlöcherter Auflagefläche für den Hornhuf auf der Dorsal- im einen Falle klein, halbmondförmig-symmetrisch, im anderen Falle groß und unregelmäßig oval sowie mit zahlreichen Längsfurchen durchsetzt.

An diesem Knochen sind sämtliche Seiten außer der di-

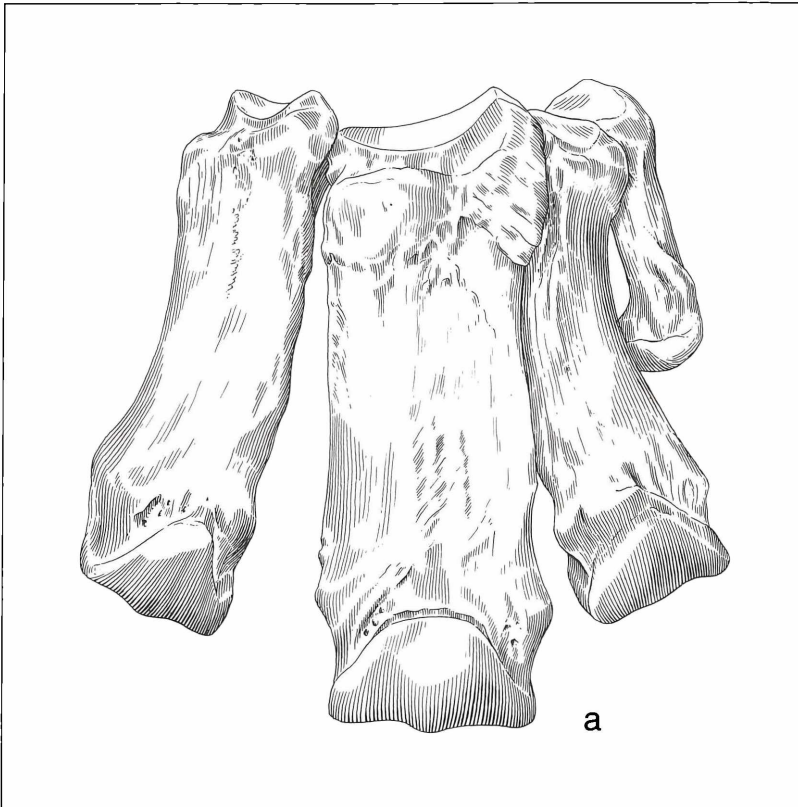


Abbildung 31. Metacarpus sinister zusammengestellt: a) dorsal, x 0,6.

stalen schwach konkav. Die Gelenkfläche wölbt sich in der Mitte der Plantarregion ein wenig auf. Insgesamt ist sie von einem Wulst umrahmt, der in seiner geperlten Ausbildung an die Rose eines Rehgehörns erinnert.

Femur (Abb. 48, 61, Tab. 10)

Auch im Femurbereich hatte die Trennung des Rumpfvom Extremitätenskelett in gesonderten Gipsbetten zur Folge, daß bei den beiden Skeletten keiner der vier Femora vollständig ist. Lediglich vom Femur dext. Rh. F 121 des Skelettes von 1954 ist die gesamte Länge des Knochens nachweisbar. Der Knochen war jedoch dermaßen zerdrückt, daß er aus sehr vielen kleinen und kleinsten Fragmenten zusammengesetzt werden mußte. Infolgedessen bietet er kein gutes Bild von der Ober-

schenkelpartie des Höwenegg-Nashorns. Deshalb wurde der Knochen auf zeichnerischer Grundlage zusammengesetzt aus dem Proximalende und dem Distalabschnitt bis zum Trochanter tertius des Femur sin. Rh. I. 28 des Skelettes von 1953, ergänzt durch die distale Epiphyse Rh. I. 1 des rechten Femurfragmentes vom selben Skelett. Für die Wiedergabe des fehlenden Teiles der Diaphyse wurde ein Einzelfund zu Hilfe genommen. Der Femur 18/55 A ist das am besten erhaltene Exemplar aller Funde vom Höwenegg. Doch selbst dieses ist in cranio-caudaler Richtung auf der ganzen Länge etwas zusammengedrückt. Es sei deshalb für die Maßangaben der insgesamt acht Femurreste noch ausdrücklich darauf hingewiesen, daß die Zahlenwerte nur bedingt verwertet werden können, da sie teilweise auf

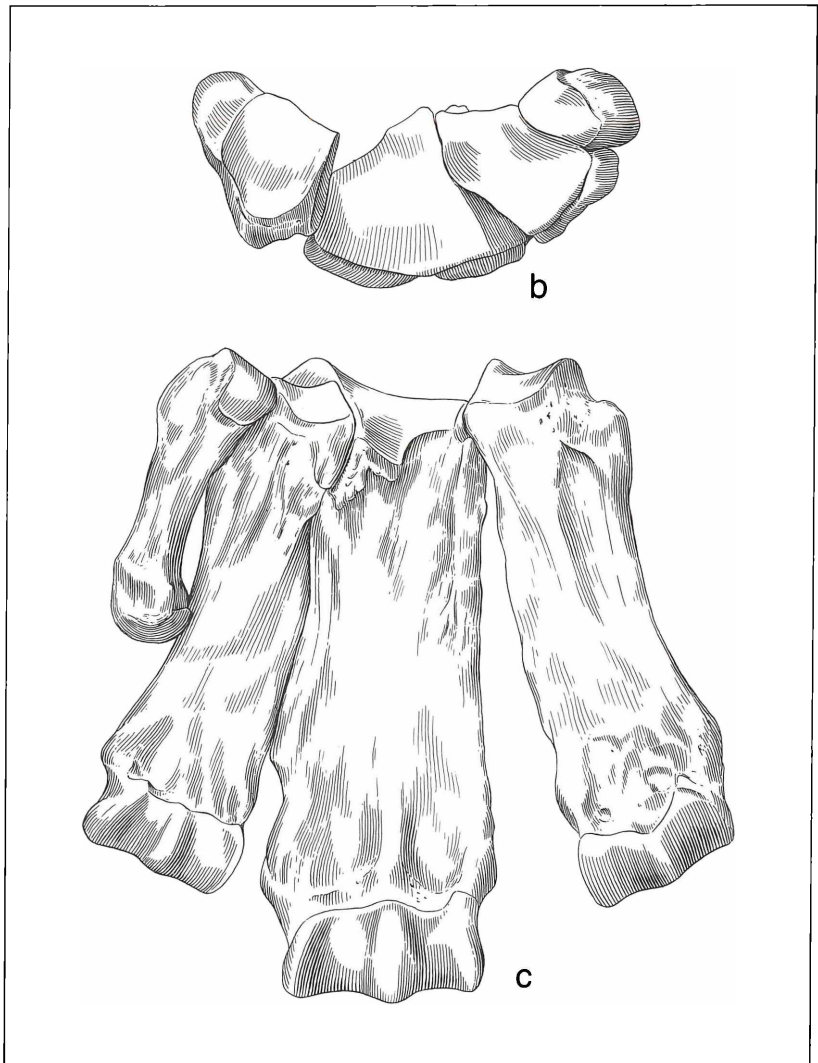


Abbildung 31. Metacarpus sinister zusammengestellt: b) proximal, c) plantar, x 0,6.

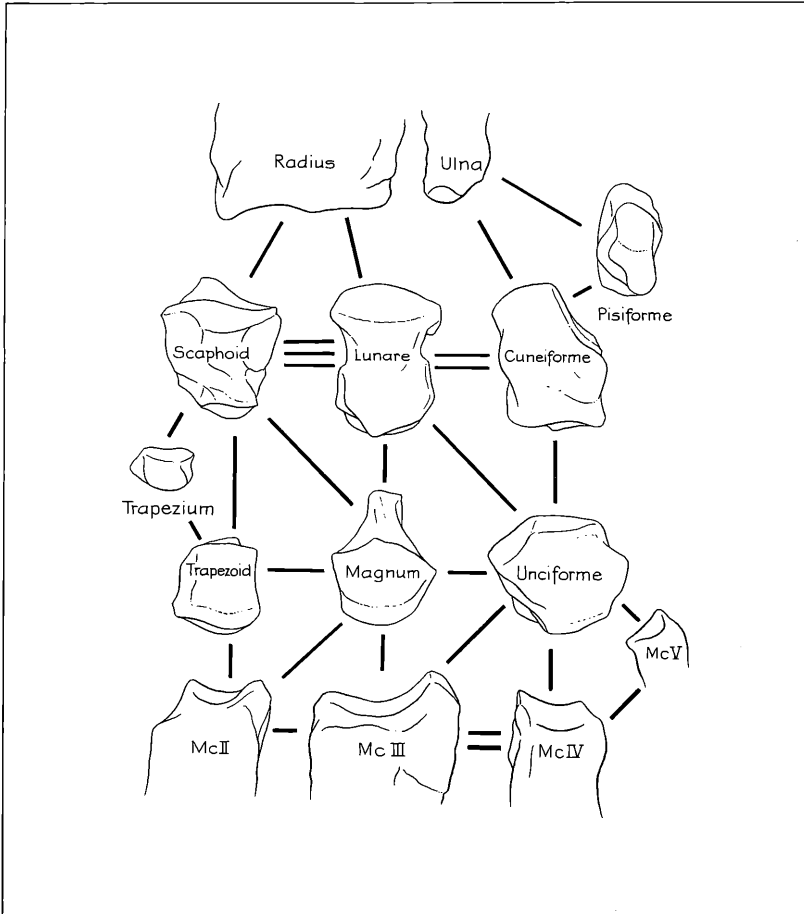


Abbildung 32. Gelenkflächen-schemata des Carpi sinistri in Dorsalansicht. Dazu wurden die Umriss der Dorsalansichten aus den Abbildungen 11, 12, 15–19, 21–23, 25, 27, 28 und 30 verwendet. Die Verbindungslinien geben die Zahl der Gelenkflächen an, durch welche die Knochen untereinander in Verbindung stehen, x 0,4.

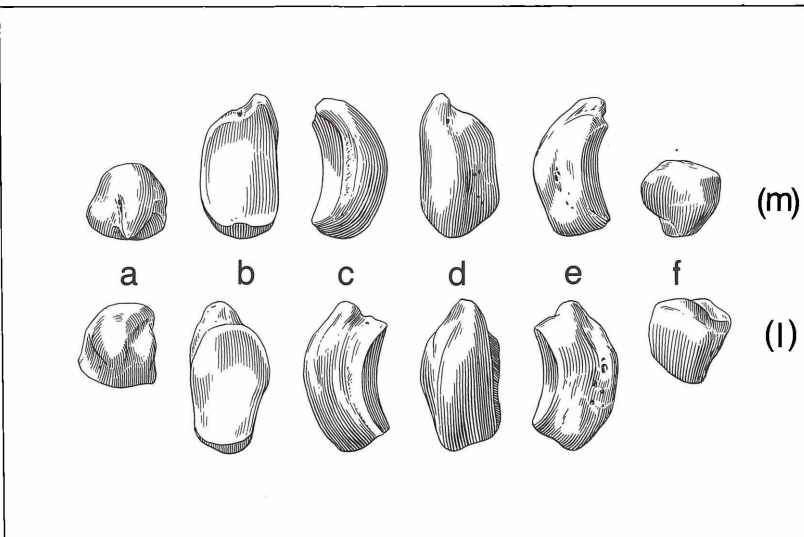


Abbildung 33. Sesamoid II anterior (m) = medial: a) proximal, b) dorsal, c) lateral, d) plantar, e) medial, f) distal. Sesamoid II anterior (l) = lateral: a) proximal, b) dorsal, c) medial, d) plantar, e) lateral, f) distal, x 0,6.

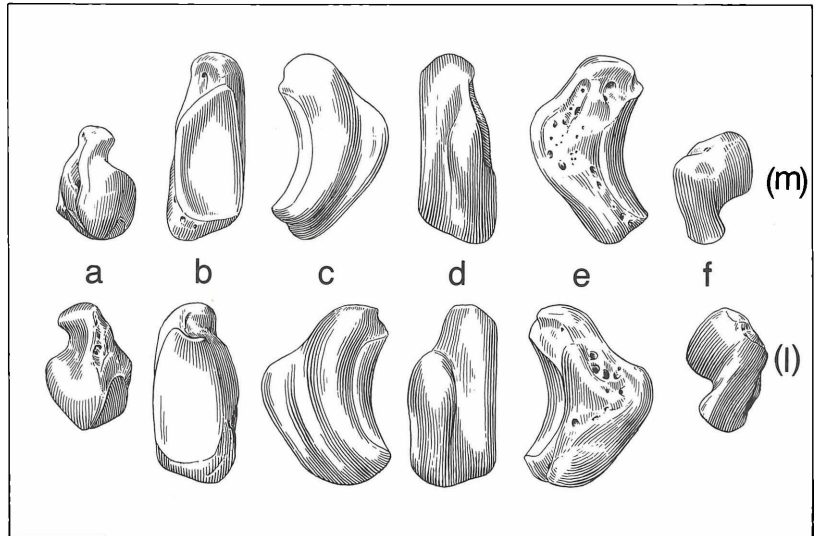


Abbildung 34. Sesamoid III anterior (m) = medial: a) proximal, b) dorsal, c) lateral, d) plantar, e) medial, f) distal Sesamoid III anterior (l) = lateral: a) proximal, b) dorsal, c) medial, d) plantar, e) lateral, f) distal, x 0,6.

Präparationszuständen beruhen. Wenn dennoch so viele Maße wie möglich angegeben werden, so deshalb, um möglichst zahlreiche Anhaltspunkte zu liefern, die eine Vorstellung dieses Knochens vermitteln helfen. Insgesamt fällt an der Form des Femur sofort auf, daß er lang und equidenartig schlank ist. Das überrascht nicht, da wir auch den Humerus als relativ schlanken Knochen kennengelernt haben, der Anklänge an einen equidenhaften Habitus zeigt.

Das Caput femoris, welches in sechs Exemplaren vorliegt, zeigt eine für Perissodactyla ungewöhnlich schwache Fovea capitis. Die sonst meist recht tiefe, dreieckige Einsenkung ist bei den Höwenegg-Nashorn-Exemplaren lediglich als sehr wenig eingesenkte Rauigkeit

ausgebildet. Diese Ausbildungsweise der Fovea ist mir unter den Perissodactyla nur bei *Tapirus* bekannt (RADINSKY 1965: 94, Abb. 16). Das Collum femoris und der Trochanter major sind nur wenig schwächer entwickelt als bei rezenten Rhinocerotiden. Der schwache Trochanter tertius und der kammtartig vorspringende Trochanter minor zeigen eine auffallende Ähnlichkeit mit *Tapirus*. Von diesen beiden Vorsprüngen an den Seiten der Diaphyse ist bei rezenten Rhinocerotiden der Trochanter tertius viel länger, kräftiger und nach cranial gekrümmt, der Trochanter minor ist als nur wenig erhabene, nach distal in spitzem Winkel vorspringende Rauigkeit ausgebildet. Im distalen Teil der Diaphyse ist die Fossa plantaris über das ganze Planum popliteum aus-

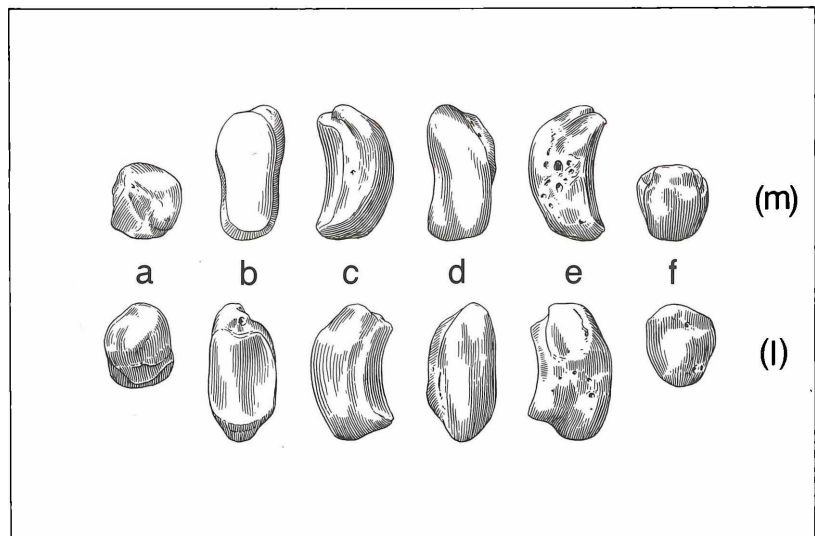


Abbildung 35. Sesamoid VI anterior (m) = medial: a) proximal, b) dorsal, c) lateral, d) plantar, e) medial, f) distal Sesamoid VI anterior (l) = lateral: a) proximal, b) dorsal, c) medial, d) plantar, e) lateral, f) distal, x 0,6.

Tabelle 17. Grundphalangen des III. Strahles

	Skelett F 1954				Skelett I 1953			
	vorn		hinten		vorn		hinten	
	77 sinister	108 dexter	48 sinister	12 dexter	55 sinister	117 dexter	70 sinister	17 dexter
Laterale Länge	28,0	28,5	31,0	29,0	29,0	29,0	30,5	28,0
Mediale Länge	27,5	28,5	29,0	31,0	29,0	28,0	29,5	–
Sagittale Länge	26,5	27,0	29,0	30,0	25,0	–	29,0	27,5
Größte Breite des proximalen Endes	46,5	46,0	42,5	44,0	49,0	–	44,0	–
Breite der proximalen Gelenkfläche	38,0	39,0	37,0	37,0	40,0	–	38,0	–
Kleinste Breite der Diaphyse	39,0	37,5	38,0	38,0	44,0	–	40,0	–
Größte Breite der distalen Gelenkfläche	35,0	35,0	33,0	33,5	36,5	–	33,0	–
Größter proximaler Durchmesser	31,5	31,0	30,0	31,0	36,0	–	–	–
Kleinster Durchmesser der Diaphyse	19,0	19,0	18,0	19,0	19,0	–	19,0	–
Medialer Durchmesser der distalen Gelenkfläche	21,0	22,0	20,5	26,5	24,5	–	–	22,0
Lateraler Durchmesser der distalen Gelenkfläche	22,5	21,5	18,5	24,5	–	–	22,0	–

Tabelle 18. Mittelphalangen des III. Strahles

	Skelett F 1954				Skelett I 1953			
	vorn		hinten		vorn		hinten	
	78 sinister	109 dexter	47 sinister	4 dexter	56 sinister	118 dexter	71 sinister	22 dexter
Laterale Länge	21,0	20,0	21,0	21,5	–	–	–	20,5
Mediale Länge	21,0	20,0	21,0	22,0	21,0	–	21,5	–
Sagittale Länge	20,5	20,0	20,5	21,0	20,0	20,0	22,0	21,5
Größte Breite	47,5	–	44,5	35,0	–	–	47,5	–
Breite der proximalen Gelenkfläche	38,0	39,5	34,5	34,0	–	–	34,5	–
Größte Breite der distalen Gelenkfläche	39,0	39,0	37,0	37,5	–	–	34,0	–
Größter proximaler Durchmesser	24,5	23,5	22,5	23,0	–	–	24,5	23,5
Medialer Durchmesser der distalen Gelenkfläche	23,0	22,0	22,0	23,5	20,0	21,0	22,5	–
Lateraler Durchmesser der distalen Gelenkfläche	23,5	22,0	21,0	22,0	–	–	–	–

Tabelle 19. Hufphalangen des III. Strahles

	79	110	45	5	57		72	23
	sinister	dexter	sinister	dexter	sinister	fehlt	sinister	dexter
Laterale Länge	–	30,5	29,0	29,0	32,0		32,0	–
Mediale Länge	–	29,5	27,0	–	29,5		–	–
Sagittale Länge	–	29,0	31,5	31,0	–		33,0	34,0
Größte Breite des proximalen Endes	–	57,0	44,0	–	–		38,5	–
Breite des medialen Teiles der proximalen Gelenkfläche	20,5	19,5	20,5	–	16,0		16,0	–
Größte distale Breite	–	47,5	56,5	64,0	64,0		–	–
Größter proximaler Durchmesser	22,0	21,0	21,5	21,5	21,5		23,5	24,5

Tabelle 20. Grundphalangen des II. Strahles

	Skelett F 1954				Skelett I 1953			
	vorn		hinten		vorn		hinten	
	74	106	50	19	52	96	67	15
	sinister	dexter	sinister	dexter	sinister	dexter	sinister	dexter
Laterale Länge	26,0	—	26,0	—	26,0	27,0	—	24,5
Mediale Länge	27,0	—	26,0	28,0	28,5	28,0	27,0	26,5
Sagittale Länge	26,0	—	27,0	—	27,5	27,0	—	25,5
Größte Breite des Knochens	38,0	36,0	36,0	36,0	37,0	39,0	33,0	33,5
Breite der proximalen Gelenkfläche	30,0	29,5	27,0	28,5	30,0	30,0	—	26,5
Größte Breite der distalen Gelenkfläche	28,0	—	—	—	27,0	27,5	25,0	27,0
Größter Durchmesser des proximalen Endes	33,5	—	32,0	32,5	35,5	35,5	33,0	34,0
Kleinster Durchmesser der Diaphyse	24,0	24,0	19,5	20,0	22,5	21,0	—	21,5
Medialer Durchmesser der distalen Gelenkfläche	22,5	24,0	24,0	—	27,5	26,0	—	23,5
Lateraler Durchmesser der distalen Gelenkfläche	18,5	—	—	—	24,0	—	—	20,0

gedehnt und nur sehr wenig eingesenkt. Diese für Rhinocerotiden charakteristische Ausbildung steht im deutlichen Gegensatz zu der latero-caudal angeordneten, starken Vertiefung bei Equiden und Tapiriden sowie bei den Ruminantiern.

An der distalen Epiphyse ist die Trochlea patellaris tapirartig schmal und ihr Condylus medialis pferdeartig medial vorgewölbt. Zwischen dem patellaren und tibialen Teil des Condylus lateralis ist die Fossa muscularis cranialis deutlich erkennbar. Diese ist bei Rhinocerotiden schwächer entwickelt als bei Equiden und fehlt den Tapiriden. In der Caudalansicht zeigt sich außerdem, daß der Condylus tibialis und fibularis sehr eng beieinanderstehen und infolgedessen die Fossa intercondylica equidenartig schmal ist.

Patella (Abb. 49, 50, Tab. 13)

Die von den beiden Skeletten stammenden Kniescheiben sind alle vier vorhanden. Die Patella sin. Rh. F. 118 ist jedoch die einzige vollständige. Deshalb wurde sie von allen sechs Seiten dargestellt. Lediglich die Gelenkflächenenseite der Patella sin. Rh. I. 29 wird zum Vergleich wiedergegeben. Allgemein ergibt sich aus der Gegenüberstellung dieser Knochen der beiden Skelette, daß die Kniescheiben des F-Skelettes etwas kräftiger sind als die des I-Skelettes. Dies kommt besonders in der unterschiedlich starken Ausbildung des medialen Fortsatzes für den Ansatz des Fibrocartilago patellae zum Ausdruck.

In der Aufsicht von cranial auf die Facies cutanea zeigen die Kniescheiben eher equidenartigen Habitus. Die Ba-

Tabelle 21. Grundphalangen des IV. Strahles

	Skelett F 1954				Skelett I 1953			
	vorn		hinten		vorn		hinten	
	80	111	37	2	58	119	73	24
	sinister	dexter	sinister	dexter	sinister	dexter	sinister	dexter
Laterale Länge	31,0	26,0	27,0	28,0	27,5	26,5	25,0	25,0
Mediale Länge	26,5	26,5	25,5	—	26,5	—	24,5	24,0
Sagittale Länge	25,0	—	25,0	—	25,0	—	—	—
Größte Breite des Knochens	35,5	36,0	31,0	32,0	35,0	—	32,0	—
Breite der proximalen Gelenkfläche	28,0	28,5	24,0	26,0	29,0	—	25,0	—
Größte Breite der distalen Gelenkfläche	31,0	31,0	28,0	28,0	30,0	—	27,0	—
Größter Durchmesser des proximalen Endes	32,0	32,0	31,0	31,5	34,0	35,0	31,5	—
Kleinster Durchmesser der Diaphyse	23,0	21,0	20,0	20,0	22,0	—	21,0	—
Medialer Durchmesser der distalen Gelenkfläche	20,5	24,0	—	—	24,0	—	—	—
Lateraler Durchmesser der distalen Gelenkfläche	26,0	29,0	25,0	24,5	29,0	—	25,5	—

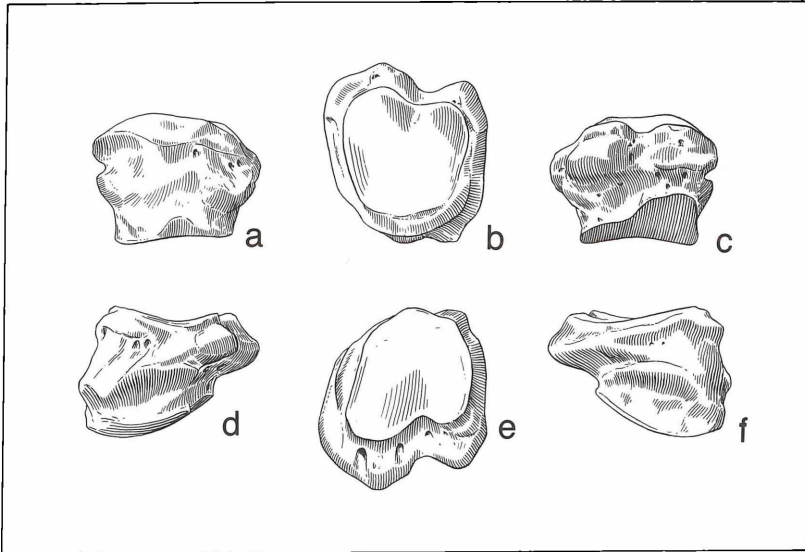


Abbildung 36. Digitus II anterior, Phalanx 1: a) dorsal, b) proximal, c) plantar, d) lateral, e) distal, f) medial, x 0,6.

sis patellae besteht jedoch nicht aus einer schwach konkaven Fläche wie bei den Pferden, sondern aus einem wulstartigen Vorsprung, der plumper und gedrungener ist als bei rezenten Rhinocerotiden. Die Facies articularis patellae bietet keine besonderen Merkmale.

Die Kniescheiben der Skelette stimmen nicht nur in den Proportionen, sondern insbesondere auch in der Form der Facies articularis mit dem *Aceratherium incisivum* von Soblay überein (GUÉRIN 1980: 304, Fig. 45 C).

Infolge der außerordentlich großen Variabilität der Patella innerhalb einzelner Arten fehlen Beschreibungen, die über einige allgemeine Informationen (FLOWER 1888: 303, ZITTEL 1893: 33, WEBER 1927: 145) hinausgehen. Die speziell für Haussäugetiere wichtigen Punkte behandeln beispielsweise ELLENBERGER & BAUM (1915: 168) und NICKEL, SCHUMMER & SEIFERLE (1961: 90). Da

man außerdem an zahlreichen montierten Skeletten die Kniescheibe nicht richtig orientiert findet, scheint es mir angebracht, an dieser Stelle eine vergleichende Betrachtung dieses Knochens für rezente Perissodactyla anzustellen. Die Kniescheiben rezenter Formen sind ja die naheliegendsten und oft auch die einzigen Vergleichsobjekte für die Bestimmung von Patella-Einzelfunden.

An den sechs Seiten der Patella kann man lediglich die rauhe Facies cutanea bzw. anterior von der glatten Facies articularis bzw. posterior leicht unterscheiden. Die Gelenkfläche bildet nämlich ein getreues Negativ der Trochlea patellaris femoris. Diese an sich selbstverständliche Feststellung ist jedoch wichtig für eine erste Orientierung der Patella. Schwieriger ist die Unterscheidung der proximalen Basis patellae von dem distalen

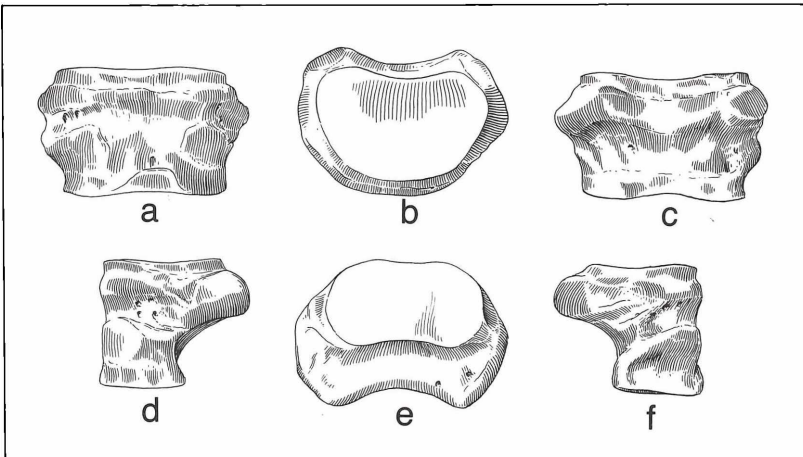


Abbildung 37. Digitus III anterior, Phalanx 1: a) dorsal, b) proximal, c) plantar, d) lateral, e) distal, f) medial, x 0,6.

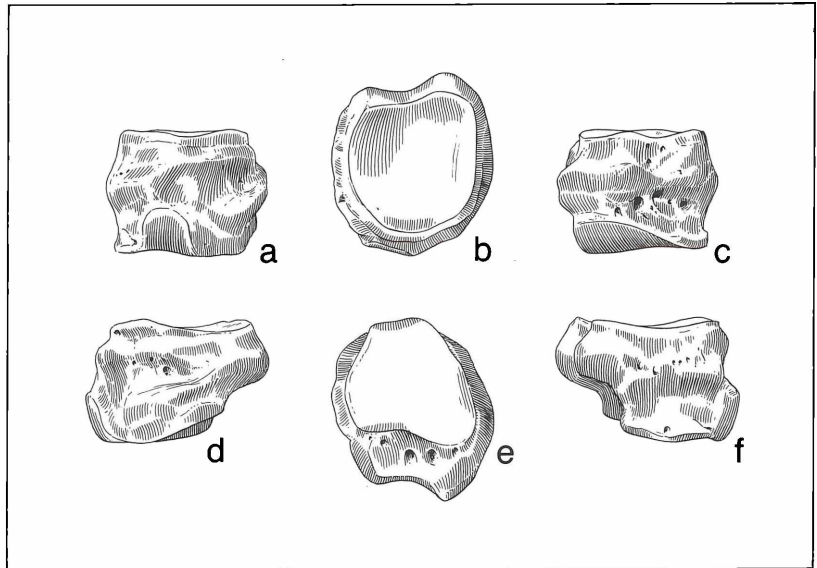


Abbildung 38. Digitus IV anterior, Phalanx 1, F 111 (spiegelbildlich): a) dorsal, b) proximal, c) plantar, d) lateral, e) distal, f) medial, x 0,6.

**Apex patellae.** Beim Pferd und bei den Tapiren ist im allgemeinen der Durchmesser der Basis deutlich größer als der des Apex (Meßpunkte bei DUERST 1926: 459). Bei den Nashörnern sind die beiden Durchmesser jedoch oft gleich groß. Zur Unterscheidung des medialen vom lateralen Rand der Patella ist zu beachten, daß – ausgehend vom intercondylaren Wulst der Facies articularis – bei Perissodactyla der mediale Abschnitt der Gelenkfläche immer breiter ist als der laterale. An Kniescheiben ohne seitliche Fortsätze – wie bei denen der Tapire – ist dies das einzig brauchbare Merkmal zur Bestimmung der Körperseite der Patella. Die Knieschei-

ben der Pferde und Nashörner weisen einen mehr oder weniger stark entwickelten medianen Fortsatz auf. Er dient als Ansatzstelle für den Fibrocartilago patellae. Die Bedeutung dieses Fortsatzes für die Lagebestimmung der Patella sollte nicht unterschätzt werden.

#### Tibia und Fibula (Abb. 51, 59, Tab. 11–12)

Diese beiden Knochen können gemeinsam besprochen werden, da sie fest miteinander verwachsen sind. Die zeichnerische Darstellung beruht hauptsächlich auf der Tibia und Fibula dext. 3+4 des Skelettes Rh. I von 1953, die spiegelbildlich wiedergegeben wurden. Einige Er-

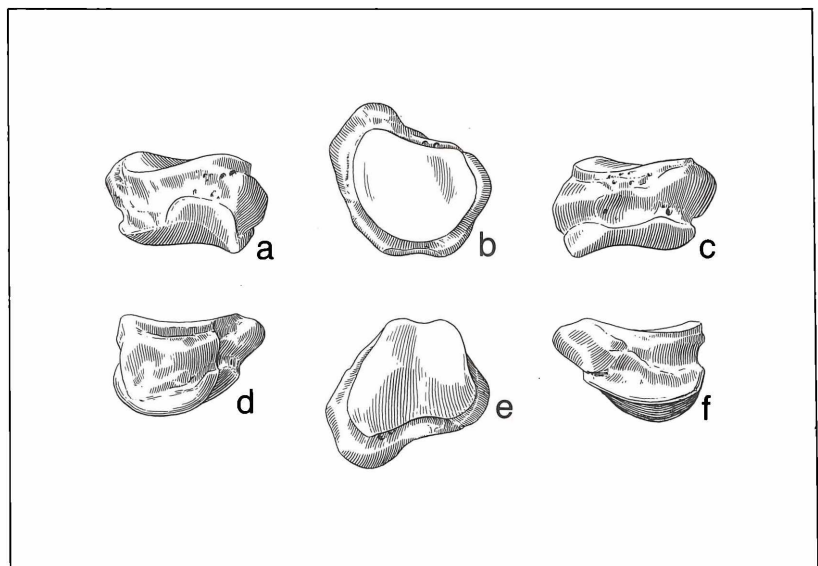


Abbildung 39. Digitus II anterior, Phalanx 2: a) dorsal, b) proximal, c) plantar, d) lateral, e) distal, f) medial, x 0,6.



Tabelle 22. Mittelphalangen des II. Strahles

	Skelett F 1954				Skelett I 1953			
	vorn		hinten		vorn		hinten	
	75	107	40	13	53	102	68	8
	sinister	dexter	sinister	dexter	sinister	dexter	sinister	dexter
Laterale Länge	21,0	20,0	20,0	21,0	22,0	22,0	21,5	20,5
Mediale Länge	21,0	20,0	21,0	19,5	20,0	21,0	20,5	20,5
Sagittale Länge	20,5	19,5	20,0	18,5	20,0	19,0	20,0	19,5
Größte Breite des proximalen Endes	32,5	33,0	31,0	32,0	36,0	37,5	34,0	33,0
Breite der proximalen Gelenkfläche	27,5	27,5	24,5	24,5	28,0	29,0	27,0	24,5
Größte Breite der distalen Gelenkfläche	27,0	25,5	25,5	26,0	30,5	30,0	28,0	–
Größter Durchmesser des proximalen Endes	30,0	28,0	26,0	28,0	27,0	25,5	24,5	28,0
Medialer Durchmesser der distalen Gelenkfläche	31,0	27,5	27,0	–	28,0	27,5	27,0	22,5
Lateraler Durchmesser der distalen Gelenkfläche	21,5	21,5	21,0	21,0	21,5	21,0	–	19,5

gänzungen stammen von der Tibia sin. 30 desselben Skelettes. Zur allgemeinen Information wurde auch der vorzüglich erhaltene Einzelfund einer Tibia mit Fibula dext. V 114 aus der Darmstädter Sammlung herangezogen. Dieser stimmt in den Proportionen und zahlreichen Details vollkommen mit den entsprechenden Knochen des Skelettes Rh. I überein.

Gegenüber der langen, schlanken Tibia ist die Fibula relativ robust. An den beiden Knochenpaaren des Skelettes Rh. I 53 sowie dem Einzelfund V 114 läßt sich eindeutig nachweisen, daß die beiden Knochen distal fest miteinander verwachsen waren, während proximal lediglich eine straffe Syndesmose bestand, so daß an dieser Stelle eine geringe, federnde Bewegung zwischen beiden Knochen möglich war. Am Skelett Rh. F 54 sind die beiden Knochen der linken Seite (119 und 120) an den Verbindungsstellen so gut erhalten, daß man ebenfalls eine proximale Syndesmose und eine distale Syn-

ostose beobachten kann. Dieser Zustand ist nicht ungewöhnlich. Man beobachtet bei rezenten, gut mazerierten Skeletten ebenfalls die Kombination von Synostose und Syndesmose, jedoch in umgekehrter Anordnung, indem die Synostose proximal, die Syndesmose distal zu finden ist. Unter dem Höwenegg-Material befindet sich jedoch auch ein distales Tibiafragment sin. eines größeren, hochbeinigeren Rhinocerotiden-Typs, an dem eindeutig eine distale Trennung von Tibia und Fibula vorhanden war. Die Umkehrung der geschilderten Knochenverbindungen ist jedoch bestimmt nicht größen- bzw. längenabhängig. Denn die Vergleichsstücke vom rezenten indischen Panzernashorn sind deutlich kürzer als die Unterschenkelknochen der Skelette vom Höwenegg.

Man kann also am Unterschenkel die entsprechende Beobachtung machen wie vorher schon am Unterarm, daß die Zeugopodien des Höwenegg-Nashorns unge-

Tabelle 23. Mittelphalangen des IV. Strahles

	Skelett F 1954				Skelett I 1953			
	vorn		hinten		vorn		hinten	
	81	112	28	6	59	101	74	18
	sinister	dexter	sinister	dexter	sinister	dexter	sinister	dexter
Laterale Länge	19,5	20,0	18,0	18,0	21,0	19,5	18,5	19,0
Mediale Länge	19,5	20,0	18,5	18,5	21,0	–	–	20,0
Sagittale Länge	19,0	18,5	18,0	18,0	20,0	–	18,5	–
Größte Breite des proximalen Endes	32,0	34,0	31,0	29,0	33,5	33,5	30,5	31,0
Breite der proximalen Gelenkfläche	28,0	27,0	23,5	23,5	27,5	26,5	22,5	24,0
Größte Breite der distalen Gelenkfläche	28,0	28,0	24,0	24,0	28,5	28,0	28,0	25,5
Größter Durchmesser des proximalen Endes	29,5	30,0	26,0	27,0	32,0	32,0	28,5	27,0
Medialer Durchmesser der distalen Gelenkfläche	20,5	22,0	21,5	19,0	21,0	–	–	19,5
Lateraler Durchmesser der distalen Gelenkfläche	29,0	28,5	23,0	22,5	26,5	26,5	22,0	22,0

Tabelle 24. Hufphalangen des II. Strahles

	Skelett F 1954				Skelett I 1953			
	vorn		hinten		vorn		hinten	
	76	fehlt	46	3	54	122	69	21
	sinister		sinister	dexter	sinister	dexter	sinister	dexter
Laterale Länge	29,5		30,0	28,0	31,0	–	29,0	29,0
Größte Breite des proximalen Endes	37,5		38,0	–	38,0	34,5	37,0	35,5
Größte Breite	39,0		38,5	38,0	45,5	–	43,5	41,5
Größter proximaler Durchmesser	26,5		25,0	26,0	23,0	23,0	21,5	21,5

wöhnlich lang sind. Diese augenfällige Größenordnung ist jedoch nicht mit einer entsprechenden Robustheit des Knochenbaues gepaart, sondern im Gegenteil, auch die Tibia und Fibula laden an den Epiphysenregionen nur wenig aus. Während die transversale Breite gegenüber den rezenten Vertretern vergleichsweise geringe Unterschiede aufweist, wird die schwache Ausladung vor allem im sagittalen Durchmesser deutlich. Die schwache Ausdehnung der Epiphysen ist mit einer deutlich s-förmigen Längskrümmung der Diaphyse in der Sagittalebene verknüpft. Diese ist für Rhinocerotiden ungewöhnlich. Man kann sie sonst nur bei den *Perissodactyla* mit grazilerem Gliedmaßenbau, den Tapiiren und vor allem den viel hochbeinigeren Pferden, beobachten. Die transversale Schmalheit der Höweneggtibien geht – entsprechend wie beim Radius – vor allem auf Kosten der lateralen Seite, d. h. die Gelenkflächen für die fibularen Condylus des Femur und des Astragalus sind besonders schmal bzw. deutlich schmaler als bei rezenten Formen.

Typisch rhinocerotidenartig ist bei den Tibien vom Höweneg-Nashorn jedoch im einzelnen, daß die geringste Breite des Tibia-Schaftes im proximalen Drittel der Diaphyse liegt, während der kleinste Durchmesser sich im distalen Drittel der Diaphyse befindet. Außerdem ist der Malleolus medialis tibiae viel schwächer entwickelt als bei den rezenten Vertretern.

An der Fibula, die von proximal nach distal zunehmend robuster wird, fällt vor allem eine starke, nach dorsal weisende Knochenkante auf. Diese Crista anterior springt in der distalen Hälfte besonders weit vor, was auf eine wohlentwickelte Extensor-Muskulatur schließen

läßt. Insbesondere der *M. extensor digitorum longus*, der hauptsächlich an der Dorsalflexion im Sprunggelenk sowie der Streckung der Zehen mitwirkt, hat ja seinen Ursprung an der Crista anterior fibulae.

#### Astragalus (Abb. 52, Tab. 14)

Die beiden Astragali des 53er Skelettes Rh. I sind so stark zersplittert und teilweise fragmentär, daß die zeichnerische Wiedergabe auf dem Astragalus sin. 43 des 54er Skelettes Rh. F mit Ergänzungen anhand des Astragalus dext. 24 desselben Skelettes aufgebaut werden mußte. Man kann sich jedoch leicht davon überzeugen, daß zwischen den Astragali der beiden Skelette praktisch keine Detailunterschiede nachweisbar sind. Außerdem befindet sich noch ein entsprechender Astragalus (Hö5) in der Donaueschinger Sammlung, und elf gehören zu den Karlsruher Beständen. Damit ist kein anderer Wurzelknochen so reichhaltig und gut belegt wie das Sprungbein. Diese Feststellung ist nicht ungewöhnlich, da allgemein bei fossilen Großsäugern der Astragalus zu den am häufigsten belegten Knochen des postcranialen Skelettes gehört. Er besitzt außerdem eine so weitgehende Konstanz im Bauplan, daß er als einer der wichtigsten Knochen für die systematische Bestimmung von Extremitäten gilt.

Die Proximalseite besteht aus einer Trochlea tali, die in der für *Perissodactyla* typischen Weise schräg von medio-plantar nach dorso-lateral verläuft. Von den beiden Gelenkrollen ist die mediale gerundet, die laterale kantig. Der zwischen ihnen liegende breite Sulcus fällt von medial steiler ab als von lateral. Im Bau der Trochlea gleicht der Rhinocerotiden-Astragalus viel eher dem der

Tabelle 25. Hufphalangen des IV. Strahles

	Skelett F 1954				Skelett I 1953			
	vorn		hinten		vorn		hinten	
	82	113	36	7	60	47	75	19
	sinister	dexter	sinister	dexter	sinister	dexter	sinister	dexter
Mediale Länge	29,0	29,0	27,0	30,0	30,0	32,0	31,0	32,5
Größte Breite des proximalen Endes	–	29,5	22,0	32,0	37,0	–	35,0	–
Größte distale Breite	–	43,0	44,5	37,0	–	–	45,0	–
Größter proximaler Durchmesser	23,5	23,0	22,0	–	19,0	21,0	24,0	22,5

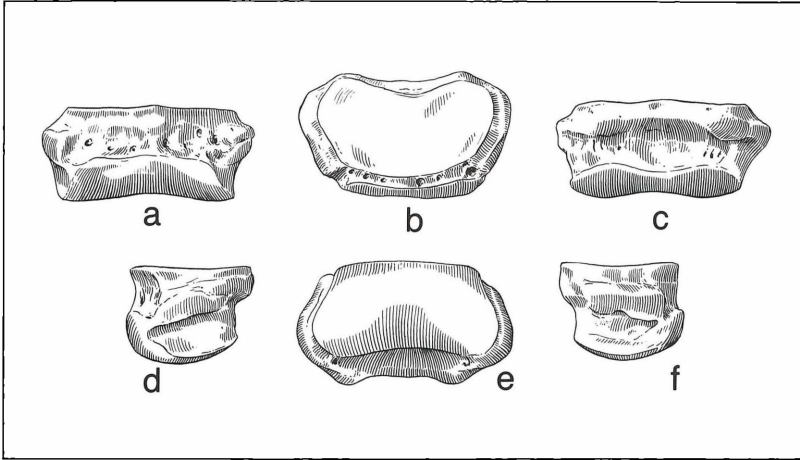


Abbildung 40. Digitus III anterior, Phalanx 2: a) dorsal, b) proximal, c) plantar, d) lateral, e) distal, f) medial, x 0,6.

Tapire als dem der Pferde. Ebenfalls im Gegensatz zu den Equiden und in Übereinstimmung mit den Tapiriden befinden sich auf der Plantarseite drei (und nicht vier) Gelenkflächen für den Calcaneus, zwei mediale und eine laterale. Die proximo-mediale Gelenkfläche ist – wie allgemein bei Perissodactyla – konkav. Sie ist jedoch nicht wie bei den Equiden als kantige Grube ausgebildet, sondern als eine seichte Rinne, welche distal allmählich in einen niedrigen Wall übergeht: Diese Gelenkflächenform hat bei den Tapiren viel mehr Relief. Die disto-mediale Gelenkfläche ist linsenförmig und nur ganz schwach konvex. Die laterale Gelenkfläche ist rundlich und beim Höwenegg-Nashorn deutlicher konvex als bei den rezenten Vertretern.

Die beiden distalen Gelenkflächen, die *Facies articularis navicularis* und *cuboidea*, gehen kontinuierlich ineinander über. Ihre Übergangsstelle ist durch eine von late-

ro-dorsal nach medio-plantar verlaufende Knochenkante gekennzeichnet. Beide Gelenkflächen sind sattelförmig ausgebildet. Dabei verläuft jeweils die Konkavität transversal, die Konvexität dorso-plantar. Diese Sattelform kommt besonders gut bei der Gelenkfläche für das Naviculare, die viel größer ist als die für das Cuboid, zum Ausdruck. Der distale Fortsatz, der diese beiden Gelenkflächen trägt, ist typisch nashornartig ausgebildet und somit kürzer als bei Tapiren und länger als bei Pferden. Außerdem ist daran erkennbar, daß auch die Fußwurzel des Höwenegg-Nashorns einen vergleichsweise sehr geringen Durchmesser besitzt.

Calcaneus (Abb. 53, Tab. 14)

Der Erhaltungszustand der Calcanei der beiden Skelette entspricht dem der Astragali. Obwohl an den beiden Fersenbeinen viele Details vorzüglich erhalten sind,

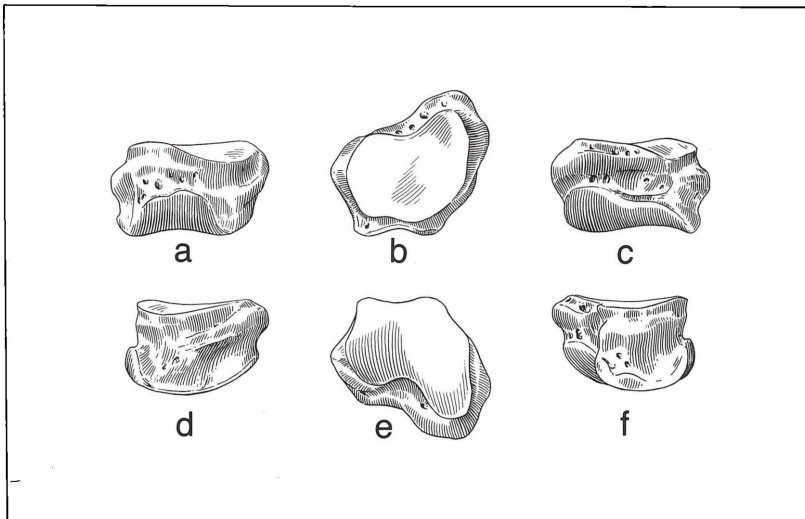


Abbildung 41. Digitus IV anterior, Phalanx 2, F 112 (spiegelbildlich): a) dorsal, b) proximal, c) plantar, d) lateral, e) distal, f) medial, x 0,6.

sind die des Skelettes I 53 nicht ganz vollständig. Das am besten erhaltene Exemplar ist der Calcaneus sin. F 41 des 54er Skelettes. Einige Stellen wurden auch nach dem Calcaneus dext. F 22 desselben Skelettes spiegelbildlich ergänzt. Außer den Fersenbeinen der Skelette sind noch fünf Einzelfunde vorhanden, die zu derselben Spezies wie die Skelette gehören. Einer davon stammt von einem jugendlichen Exemplar. Der Calcaneus ist also seltener vertreten als der mit ihm so eng verbundene Astragalus. Dies beruht sicher auf der geringeren Chance zur Fossilisation infolge der exponierteren Lage des Calcaneus.

Insgesamt ist der Calcaneus ein gedrungener und sehr robuster Knochen. Nur sein basaler Corpusabschnitt wirkt ziemlich schlank. Durchmesser und Breite des Processus calcanei geben dem Tuber calcis nur wenig

an Volumen nach. Das Sustentaculum lädt relativ weit nach medial aus, und der niedrige Processus cochlearis (sive Proc. coracoideus) ist schmal. Die drei dorsal liegenden Gelenkflächen weisen ein etwas betonteres Relief auf als ihre Widerlager am Astragalus. Möglicherweise kann daraus auf eine merkliche Knorpelaufgabe geschlossen werden. Insgesamt passen die Gelenkflächen zusammengehörender Sprung- und Fersenbeine bei Unpaarhufern jedoch so gut aufeinander, daß kein deutlicher Zwischenraum anzunehmen ist. Der Reliefunterschied mag wohl auch auf die Funktion der Abfederung bei extremer Zugbeanspruchung im Sprung zurückführbar sein.

Distal besitzt der Calcaneus eine halbmondförmige Gelenkfläche für den lateralen Teil des Cuboid. Diese konkave Gelenkfläche weist ebenfalls deutlich auf den ge-

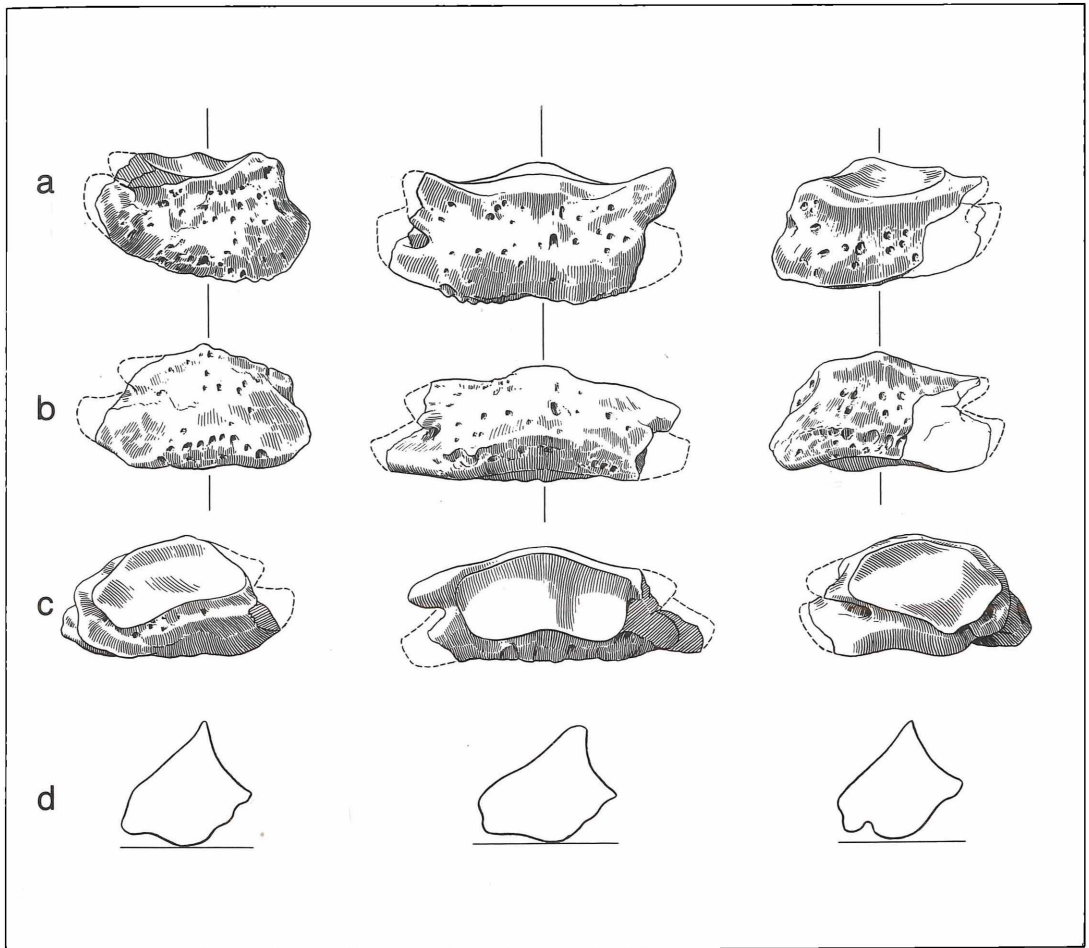


Abbildung 42. Digitus II anterior, Phalanx 3: a) dorsal, b) plantar, c) proximal, d) sagittaler Längsschnitt. Digitus III anterior, Phalanx 3, F 110 (spiegelbildlich): a) dorsal, b) plantar, c) proximal, d) sagittaler Längsschnitt. Digitus IV anterior, Phalanx 3: a) dorsal, b) plantar, c) proximal, d) sagittaler Längsschnitt, x 0,6.

Tabelle 26. Phalangen des V. Strahles

	Grundphalangen				Mittelphalangen			Hufphalangen	
	F 83 sinister	F 114 dexter	I 91 sinister	I 93 dexter	F 84 sinister	F 115 dexter	I 94 dexter	I 90 sinister	I 95 dexter
Laterale Länge	19,0	19,5	18,5	18,0	15,0	15,0	8,0	–	–
Mediale Länge	18,5	18,0	21,0	21,0	7,0	9,0	12,0	–	–
Sagittale Länge	17,0	16,5	17,0	17,0	14,5	14,0	14,0	20,0	24,0
Größte Breite des proximalen Endes	–	–	–	–	–	–	–	20,5	23,0
Breite der proximalen Gelenkfläche	19,0	19,0	21,0	22,0	15,0	13,5	17,5	16,0	17,0
Breite der Diaphyse	24,5	24,0	22,0	23,0	21,5	20,5	23,0	20,0	22,0
Größte distale Breite	–	–	–	–	–	–	–	23,5	30,0
Breite der distalen Gelenkfläche	17,0	16,0	17,5	19,0	16,5	16,0	18,5	–	–
Größter proximaler Durchmesser	20,0	19,5	20,5	21,0	16,5	17,0	17,0	12,5	14,0
Durchmesser der Diaphyse	17,0	21,0	17,5	17,5	15,5	16,0	14,0	10,0	11,5
Durchmesser der distalen Gelenkfläche	15,5	18,0	18,5	18,5	15,5	15,0	15,5	–	–

ringen Durchmesser der Fußwurzel hin.

#### Naviculare (Abb. 55, Tab. 14)

Die beiden am besten erhaltenen Exemplare sind die des 54er Skelettes, F 38, sin. und F 23, dext. Alle übrigen Navicularia sind fragmentär. Sie zeigen jedoch manche vorzüglich erhaltene Details. Das Naviculare ist ein flacher, gerundet trapezförmiger Knochen, dessen dorsale und plantare Randbezirke nach proximal aufgewölbt sind. Wie allgemein bei Perissodactyla ist das Naviculare nicht mit dem Cuboid verschmolzen. Es weist Gelenkverbindungen zu den fünf Nachbarknochen Astragalus, Cuboid und den drei Cuneiformia auf. Für diese Kontakte stehen sechs Gelenkflächen zur Verfügung. Die größte Gelenkfläche ist die proximale Articulatio tali für den Astragalus. Sie überdeckt die Proximalseite des Knochens vollständig. In ihrem sattelförmigen Bau verläuft die Konkavität transversal, die wesentlich schwächere

chere Konkavität dorso-plantar. Mit dieser Gelenkfläche artikuliert sie an den medialen zwei Dritteln des Caput tali. Auf der Distalseite wird der Knochen ebenfalls vollständig von Gelenkflächen überdeckt. Die dorso-plantar konvexe Fläche ist durch zwei kaum merkliche Rinnen in drei Abschnitte unterteilt. Sie bilden die Gelenkflächen für die drei Cuneiformia. In der Richtung von medio-plantar nach latero-dorsal folgen aufeinander die kleine, quer-ovale Gelenkfläche für das Entocuneiforme, die etwa doppelt so große, dreieckige für das Mesocuneiforme und die über die Hälfte der Gesamtfläche einnehmende, nierenförmige für das Ectocuneiforme. Besonders auffallend und offenbar typisch für das Höwenegg-Nashorn ist der Kontakt zwischen Naviculare und Cuboid. Er wird hergestellt durch zwei Gelenkflächen. Die plantare Hälfte der Lateralseite des Naviculare wird eingenommen von einer ebenen, bohnenförmigen Gelenkfläche für das Cuboid. Diese Gelenkverbindung ist bei Nashörnern allgemein verbreitet, wenn auch meist nicht so ausgedehnt wie beim Höwenegg-Nashorn. Das läßt sich besonders gut beim Vergleich mit den rezenten Vertretern beobachten. Außer dieser großen Gelenkfläche befindet sich im dorsalen Teil der Lateralwand an deren proximalem Rand noch eine kleine, halbmondförmige Gelenkfläche, an welcher das Cuboid mit einer sehr charakteristischen Ausbuchtung artikuliert.

#### Entocuneiforme (Abb. 58, Tab. 14)

Dieser Knochen ist an den beiden Höwenegg-Skeletten nur einmal überliefert. Infolgedessen bildet das Entocuneiforme dext. F 18 des 54er Skelettes die einzige zeichnerische Grundlage. Es wird hier spiegelbildlich wiedergegeben.

An dem unregelmäßig geformten Entocuneiforme ist ein kräftiger, kurzer, nach disto-plantar weisender Tuber ausgebildet. Dorsal ist der Knochen im größten Teil sei-

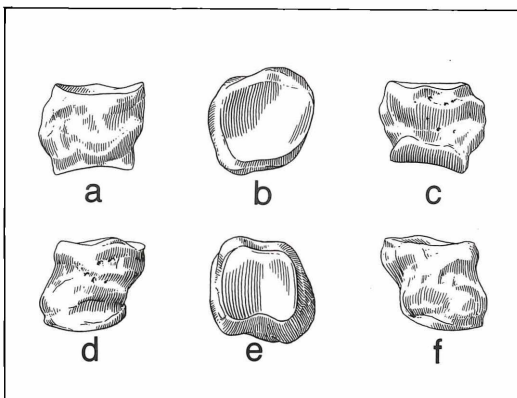


Abbildung 43. Digitus V anterior, Phalanx 1: a) dorsal, b) proximal, c) plantar, d) lateral, e) distal, f) medial, x 0,6.

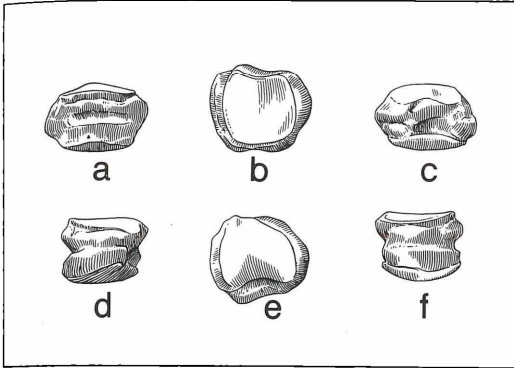


Abbildung 44. Digitus V anterior, Phalanx 2, I 94 (spiegelbildlich): a) dorsal, b) proximal, c) plantar, d) lateral, e) distal, f) medial, x 0,6.

ner Höhengausdehnung keilförmig zugespitzt. Im unteren Abschnitt, lateral an die Kante des Keiles angelehnt, befindet sich eine kleine, halbmondförmige und leicht konkave Gelenkfläche für das Metatarsale II. Auch die Proximalfläche des Entocuneiforme ist keilförmig abgechrägt und fällt von medial nach lateral steil ab. Sie ist bedeckt von der ovalen Gelenkfläche für das Naviculare. Hinter dieser Gelenkfläche verläuft eine sehr auffallende Rinne, die von medial nach lateral absteigt, proximal des Tuberansatzes zur Lateralseite hin umbiegt und unter der metapodialen Gelenkfläche distal ausklingt. Diese Rinne ist vermutlich als Sulcus muscularis des Entocuneiforme zu deuten. Diesen unscheinbaren Knochen bekommt man auch in anderen großen Fundkomplexen nur ausnahmsweise als Rarität zu sehen. Wegen seiner Seltenheit und infolge seiner großen Variabilität ist das Entocuneiforme nur schwer zu diagnostizieren.

Das meiste Vergleichsmaterial findet sich im pakistanschen Tertiär. So bildet HEISSIG (1972: Taf. 21, Fig. 12–14) aus der Chinji- und Nagri-Stufe der Siwalik-

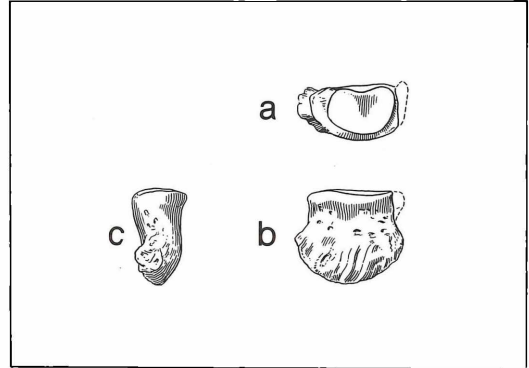


Abbildung 46. Digitus V anterior, Phalanx 3, I 90: a) proximal, b) dorsal, c) lateral, x 0,6.

Schichten Entocuneiformia von *Brachypotherium perimense* bzw. *Rhinocerotini* sp. ab. Daraus geht hervor, daß bei diesen Formen der Tuber viel weiter abwärts ragt. Deshalb ist das Höhenmaß für diese Knochen viel größer als an unserem Exemplar. Aus dem reichen Rhinocerotiden-Material des ostafrikanischen Miozäns erwähnt HOOIJER (1966: 177) nur ein fragmentäres Entocuneiforme von *Dicerorhinus*, und HEISSIG (1976) zitiert aus den umfangreichen Skelettresten von Rhinocerotidae der *Anchitherium*-Fauna Anatoliens kein Entocuneiforme. Bei der Revision der Nashörner des westeuropäischen Miozäns fand GUÉRIEN (1980: 331) zwei Entocuneiformia von *Aceratherium tetradactylum* in der Fauna von Sansan und gibt ihre Maße an. Auch bei diesen Knochen, die nur durch Maßangaben vergleichbar sind, zeigt sich die bedeutendere Höhe der Entocuneiformia infolge des weiter vorspringenden Tuber. Beim rezenten *Rhinoceros sondaicus* (GUÉRIEN 1980: 137, Fig. 23F und Zool. Mus. Univ. Zürich 10927) hingegen ragt der Tuber weniger nach distal als nach plantar vor. Infolgedessen stimmen die Höhen mit unserem Exem-

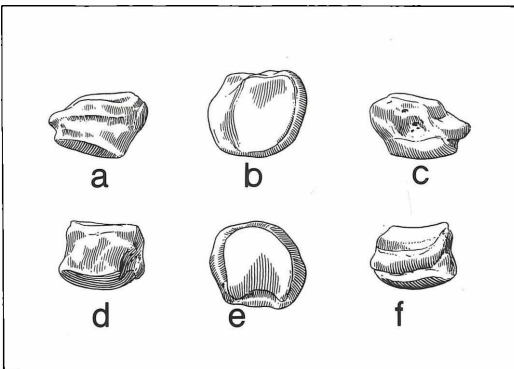


Abbildung 45. Digitus V anterior, Phalanx 2, F 84: a) dorsal, b) proximal, c) plantar, d) lateral, e) distal, f) medial, x 0,6.

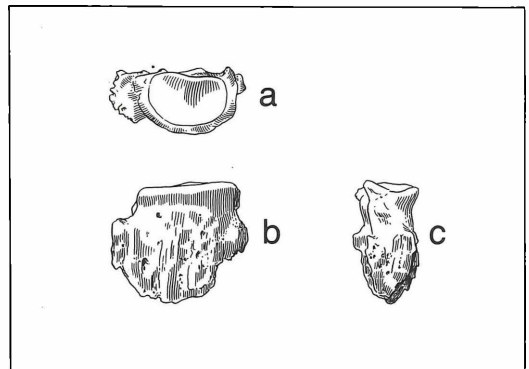
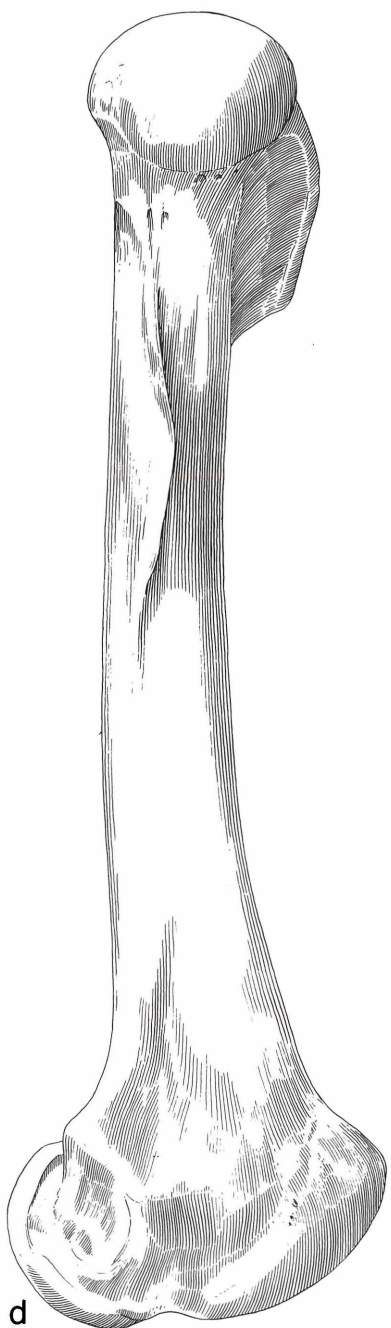
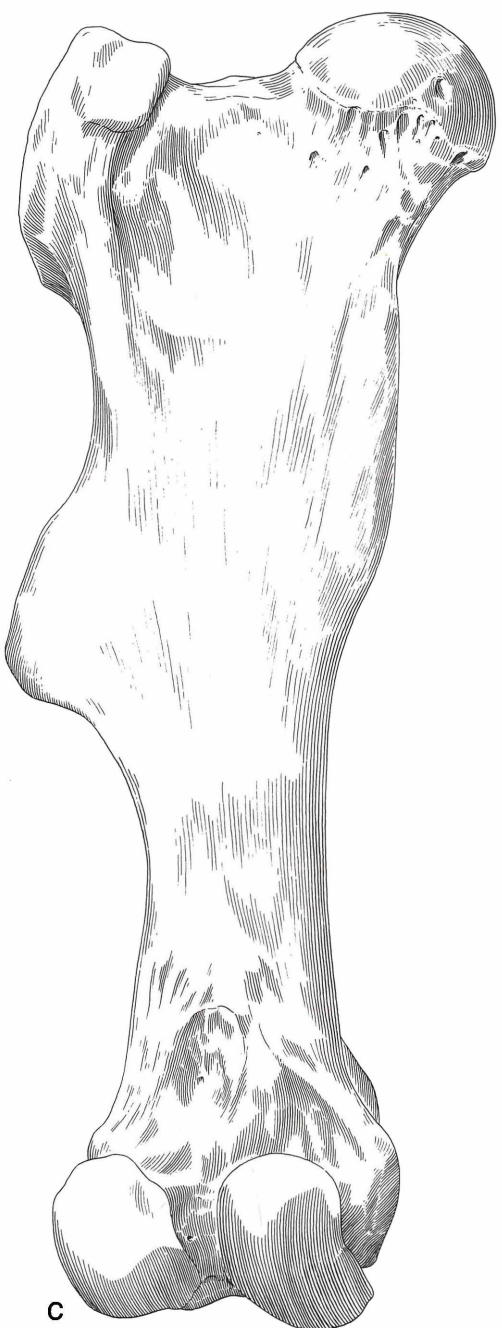


Abbildung 47. Digitus V anterior, Phalanx 3, I 95 (spiegelbildlich): a) proximal, b) dorsal, c) lateral, x 0,6.



Abbildung 48. Femur sinister: a) anterior, b) lateral, c) posterior, d) medial, x 0,4.





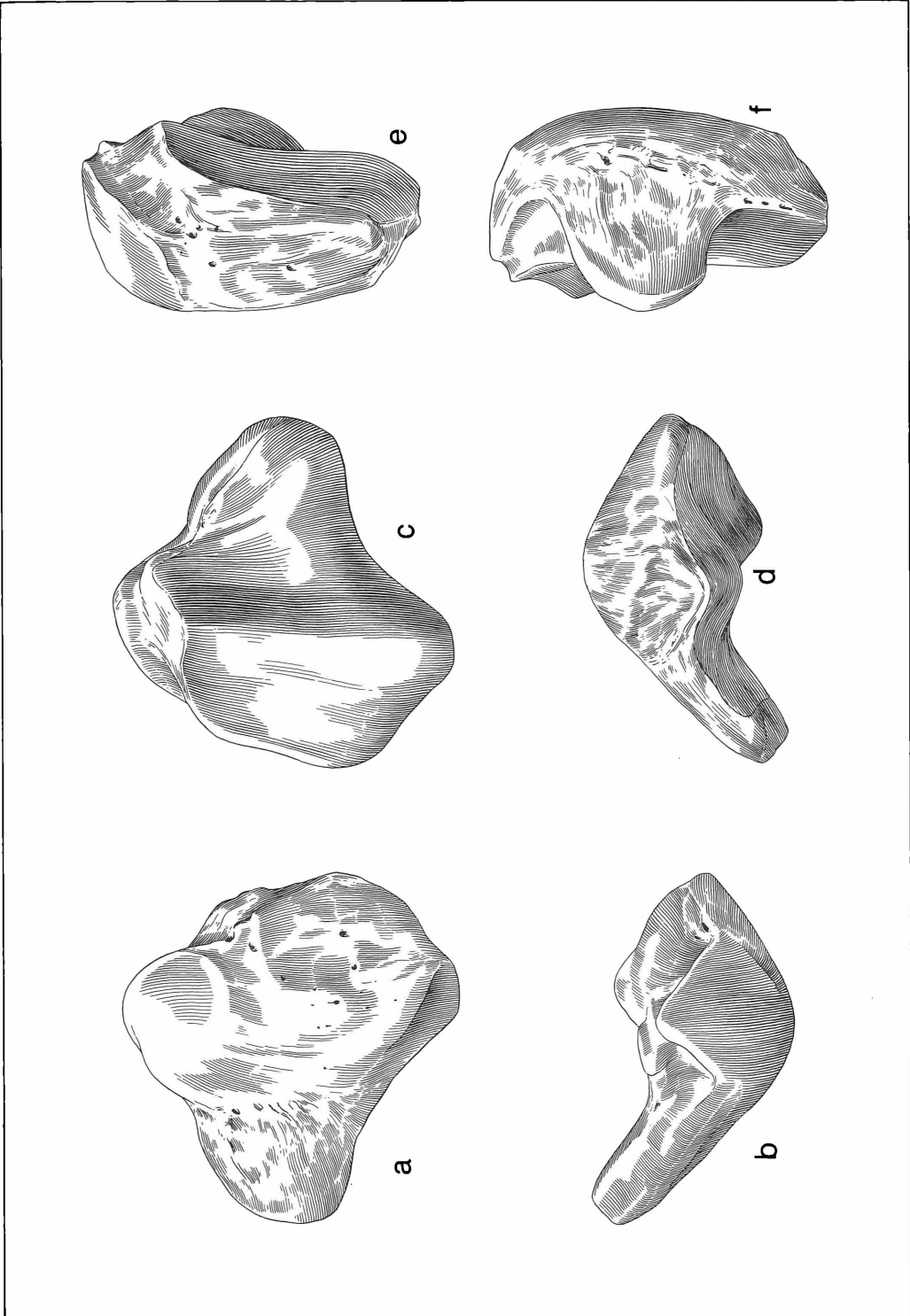


Abbildung 49. Patella, F. 118: a) anterior, b) proximal, c) posterior, d) distal, e) lateral, f) medial, x 0,6.

plar gut überein, andererseits sind bei den rezenten Vergleichsstücken die Durchmesser größer als an F 18. Bei der großen Variabilität nicht nur des Tubers, sondern auch in der Konstellation der Gelenkflächen, konnte kein für Rhinocerotidae kennzeichnender Bauplan des Entocuneiforme gefunden werden.

#### Mesocuneiforme (Abb. 57, Tab. 14)

Bei diesem Knochen bestehen zwischen beiden Skeletten merkliche Größenunterschiede. Die beiden Mesocuneiformia des 54er Skelettes sind gleich gut erhalten. Daher liegt den Zeichnungen das Mesocuneiforme sin. F31 zugrunde. Der kleine, flache, dreieckige Knochen weist regelmäßig zwei Gelenkflächen auf, die jeweils die Proximal- und Distalseite vollständig einnehmen. Proximal liegt die schwach konkave Gelenkfläche für das Naviculare, distal die leicht konvexe für das Metatarsale II.

An den beiden Knochen F31 und F32 des 54er Skelettes ist nur eine sehr schwache gelenkige Verbindung zu den benachbarten Cuneiformia vorhanden gewesen. Gelenkflächen für diese beiden Knochen sind jedenfalls nicht erkennbar. An dem Mesocuneiforme dext. I 66 des 53er Skelettes schlägt hingegen eindeutig die proximale Gelenkfläche im plantaren Bereich auf die Medialseite um und bildet dort eine kleine, sichelförmige Gelenkfläche für das Entocuneiforme. Außerdem befindet sich am Proximalrand der Lateralseite ein schmaler Streifen, der als Gelenkverbindung zum Ectocuneiforme gedeutet werden kann.

Wenn an den merkmalsarmen Mesocuneiformia von zwei Skeletten, die morphologisch allgemein sehr weitgehend übereinstimmen, solche Abweichungen auftreten, ist nicht damit zu rechnen, daß an diesem Knochen systematische Bestimmungsmerkmale aufzufinden sind.

#### Ectocuneiforme (Abb. 56, Tab. 14)

Von diesem Knochentyp ist das Ectocuneiforme sin. F 42 des 54er Skelettes weitaus am besten erhalten. Zu Einzelbeobachtungen sind jedoch auch die drei übrigen Exemplare der Skelette geeignet. Der keulenförmige Knochen ist proximo-distal abgeflacht sowie an dem breiten dorsalen und dem schmalen plantaren Rand etwas gewölbt. Infolgedessen ist die proximale Gelenkfläche für das Naviculare und die distale für das Metatarsale III in dorso-plantarer Richtung leicht konkav. Die Facies articularis navicularis ist auch in transversaler Richtung ein wenig konkav, während die Facies articularis metatarsi in dieser Richtung schwach konvex gewölbt ist. Da diese beiden Gelenkflächen jeweils nahezu die gesamte Knochenoberfläche der proximalen und distalen Seite einnehmen, ist die Proximalseite flach schüsselförmig, die Distalseite flach sattelförmig ausgebildet. Ein guter Anhaltspunkt für das Aufsuchen und die Bestimmung des isolierten Ectocuneiforme in einer großen Kollektion mit verschiedenen Nashornarten ist folgender: Das linke Ectocuneiforme vom Höwenegg-Nas-

horn sieht von proximal (das rechte von distal) genauso aus wie der Umriß von Afrika.

Das sind zwar mit Abstand die größten Gelenkflächen, doch trägt das Ectocuneiforme (wie das Lunatum in der Handwurzel) auch die meisten Gelenkverbindungen unter den Fußwurzelknochen, nämlich neun. Sie sind jedoch nicht bei allen Nashörnern in derselben Anzahl vorhanden und auf die gleichen Nachbarknochen verteilt.

Die Facies articularis navicularis schlägt im Mittelabschnitt auf die Medialseite des Knochens um. Sie bildet dort eine schmale, jedoch deutliche Gelenkfläche für das Mesocuneiforme. Sie ist bei allen Ectocuneiformia des Höwenegg-Nashorns in dieser Weise ausgebildet und kann daher als typisch für *Aceratherium* angesehen werden. Allgemein ragt diese Gelenkfläche nämlich mit relativ viel kürzerem Durchmesser lappenförmig aus der Medialseite vor. Am Distalrand der Medialseite befindet sich ein ebenso schmaler Gelenkstreifen, der in der Mitte kurz unterbrochen ist und plantar in eine kleine, runde Gelenkfläche mündet. Dieser Teil der Medialseite besteht somit aus drei Gelenkflächen für das zweite Metatarsale. Diese Gelenkverbindung des Ectocuneiforme mit dem Metatarsale II ist sehr variabel. Die Verhältnisse lassen sich jedoch besser bei der Beschreibung dieses Mittelfußknochens erörtern.

Auf der stark konkaven Lateralseite befinden sich drei Gelenkflächen. Eine halbmondförmige, plantar gelegene geht am proximalen Rand kontinuierlich in die Facies articularis navicularis über. Diese Gelenkfläche artikuliert mit dem proximalen Abschnitt der medio-plantaren Gelenkfläche des Cuboid. Im dorsalen Abschnitt der Lateralseite geht die große Gelenkfläche für das Metatarsale III in allmählicher Krümmung und nicht kantig in eine kleine, ovale Gelenkflächen-Region über, deren

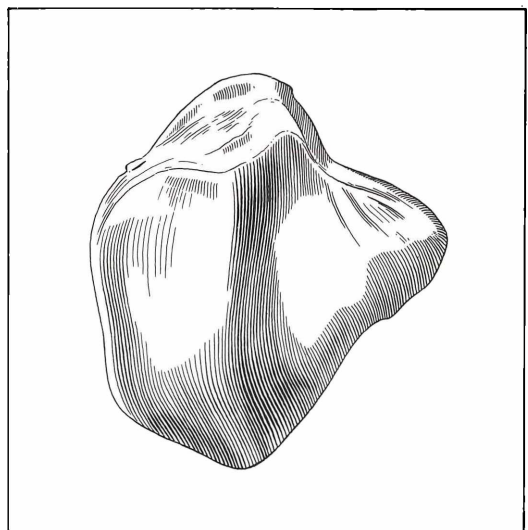


Abbildung 50. Patella, I 29, Ansicht von posterior, x 0,6.

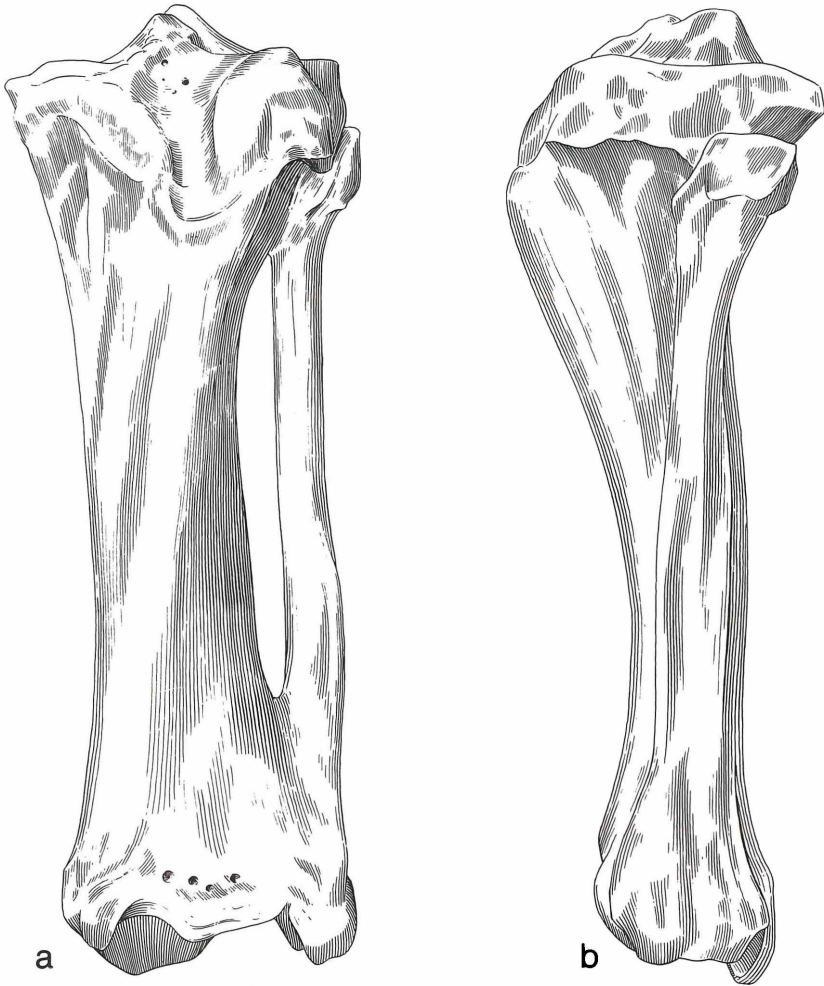
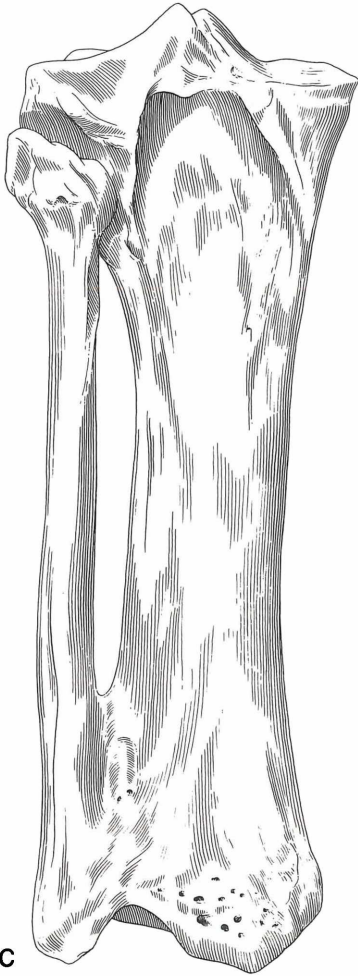


Abbildung 51. Tibia und Fibula zusammen: a) anterior, b) lateral, c) posterior, d) medial, x 0,4.



Proximalende nach lateral weist. Diese Region artikuliert größtenteils ebenfalls mit dem Cuboid. Zwischen den Gelenkflächen für das dritte Metatarsale und das Cuboid bleibt jedoch noch ein ganz schmaler Streifen Gelenkfläche des Ectocuneiforme für das vierte Metatarsale frei. Diese Artikulation scheint ungewöhnlich zu sein. Sie konnte bisher noch bei keinem anderen Rhinocerotiden eindeutig beobachtet werden.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß das Ectocuneiforme neun Gelenkflächen besitzt. Davon ist je eine proximale für das Naviculare und eine distale für das Metatarsale III groß und formbestimmend für diesen Knochen. Die übrigen sieben Gelenkflächen sind sehr

klein, und es muß damit gerechnet werden, daß sie variabel ausgebildet sind. Dennoch scheint die Lage und die Anzahl der Verbindungen zu den Nachbarknochen konstant zu sein. Unter dieser Annahme ist die dreiteilige Gelenkfläche für das Metatarsale II und die nachweisbare Gelenkverbindung zum Metatarsale IV besonders auffallend und offenbar typisch für das Höwenegg-Nashorn. Die Ectocuneiformia von Aceratherien (GUÉRIN 1980: 331 und Fig. 50) stimmen damit sehr gut überein.

Cuboid (Abb. 54, Tab. 14)

Das einzige vollständig erhaltene Exemplar dieses Kno-

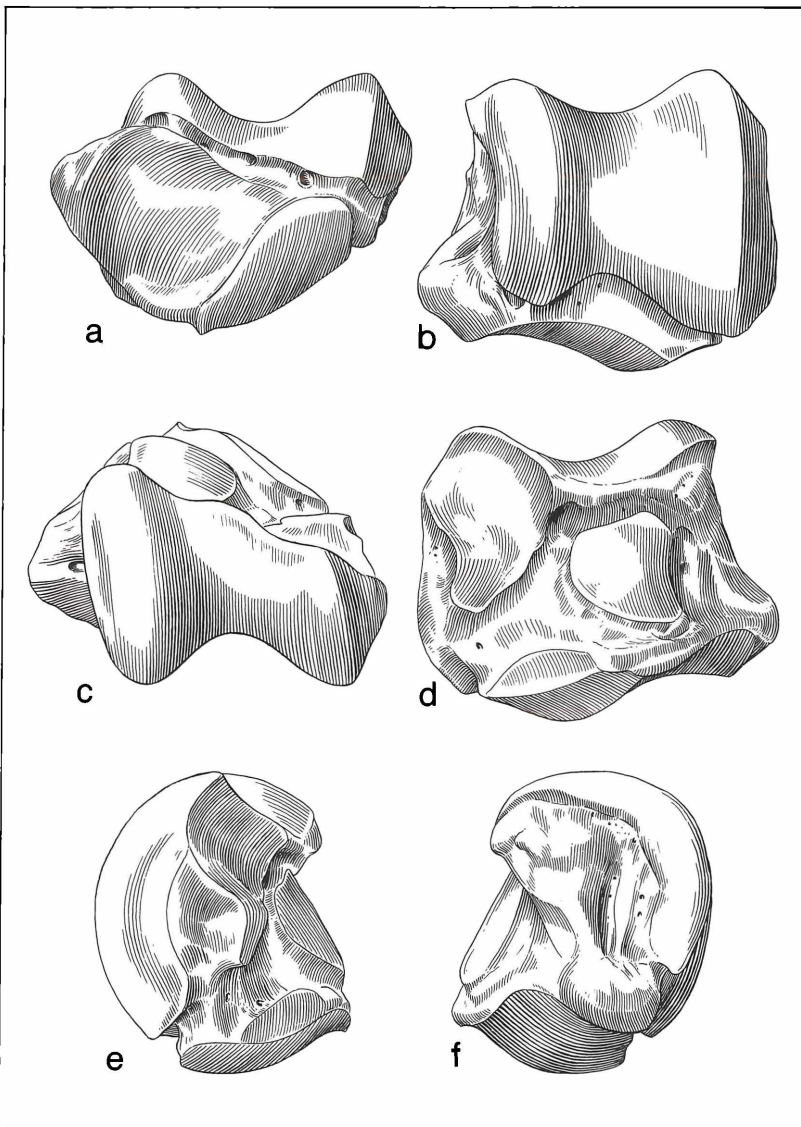


Abbildung 52. Astragalus: a) distal, b) proximal, c) dorsal, d) plantar, e) lateral, f) medial, x 0,6.

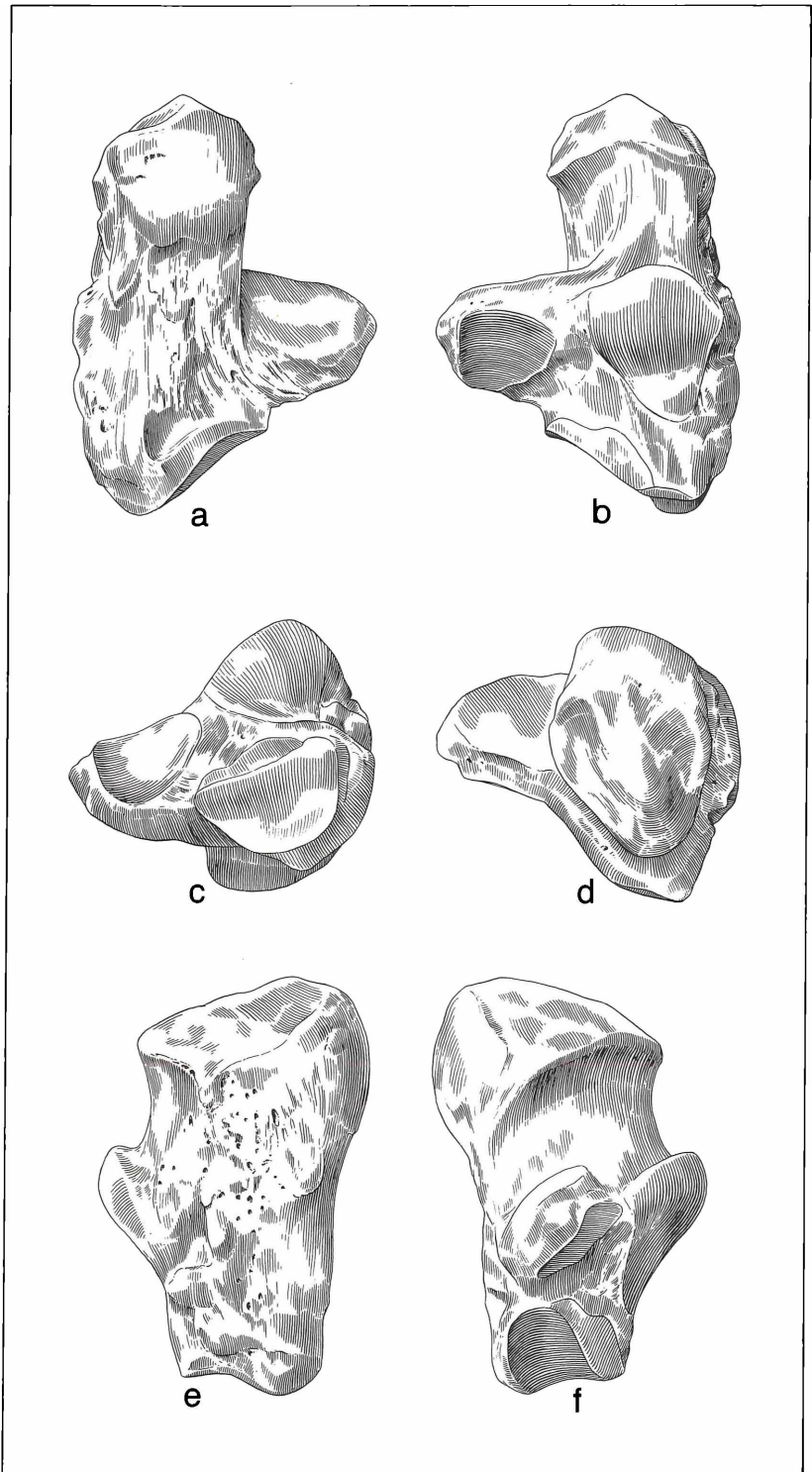


Abbildung 53. Calcaneus: a) distal, b) proximal, c) dorsal, d) plantar, e) lateral, f) medial, x 0,6.

chens ist das Cuboid sin. F49 des 54er Skelettes. Zu demselben Typ des Cuboides, wie er an den Skeletten vorkommt, gehören bestimmt noch zwei, evtl. sogar vier weitere Einzelfunde.

An dem hohen, schmalen Knochen ist die größte Dimension der Durchmesser. Das Cuboid ist nämlich – abgesehen vom Calcaneus – das Element der Fußwurzel mit dem größten, gelenkflächenfreien Plantarfortsatz. Dieser Tubus kann soweit nach plantar herausragen und nach medial gekrümmt sein, daß er mit dem Tubus des Entocuneiforme eine knöcherne, fest verschmolzene Brücke bildet.

Auf der Proximalseite des Cuboids liegen nebeneinander die beiden Gelenkflächen für den Astragalus medial und den Calcaneus lateral. Beide zusammen bilden eine sattelförmige Gelenkflächenregion. Die Trennungslinie zwischen den beiden konkaven Gelenkflächen beginnt plantar als vorragender Kamm, der nach dorsal allmählich in eine Stufe übergeht, die von medial nach la-

teral abfällt. Infolgedessen ist der mediale Teil der Dorsalseite höher als der laterale. Auf der Distalseite liegt eine flach sattelförmige Gelenkfläche, die von dorsal nach plantar keilförmig zuläuft. An dieser dorsal bogenförmig begrenzten Gelenkfläche für das vierte Metatarsale ist der Durchmesser größer oder mindestens gleich der Breite. Diese Form und Dimension der Facies articularis metatarsi IV des Cuboid scheint für das Höwenegg-Nashorn typisch zu sein. Bei anderen Rhinocerotiden (HOOIJER 1966: Taf. 13, Fig. 4, HEISSIG 1976: 60, Abb. 23 und bei GUÉRIN 1980: 321, Fig. 48) ist sie eher trapezförmig bis gerundet rechteckig.

Die übrigen vier Gelenkflächen des Cuboid liegen auf dessen Medialseite. An deren Proximalrand schließt im dorsalen Bereich eine kleine, halbmondförmige, im plantaren Bereich eine große, rundliche Gelenkfläche für das Naviculare unmittelbar an die Facies articularis tali an. Dieser intensive Kontakt zwischen Cuboid und Naviculare über zwei Gelenkflächen scheint für *Acera-*

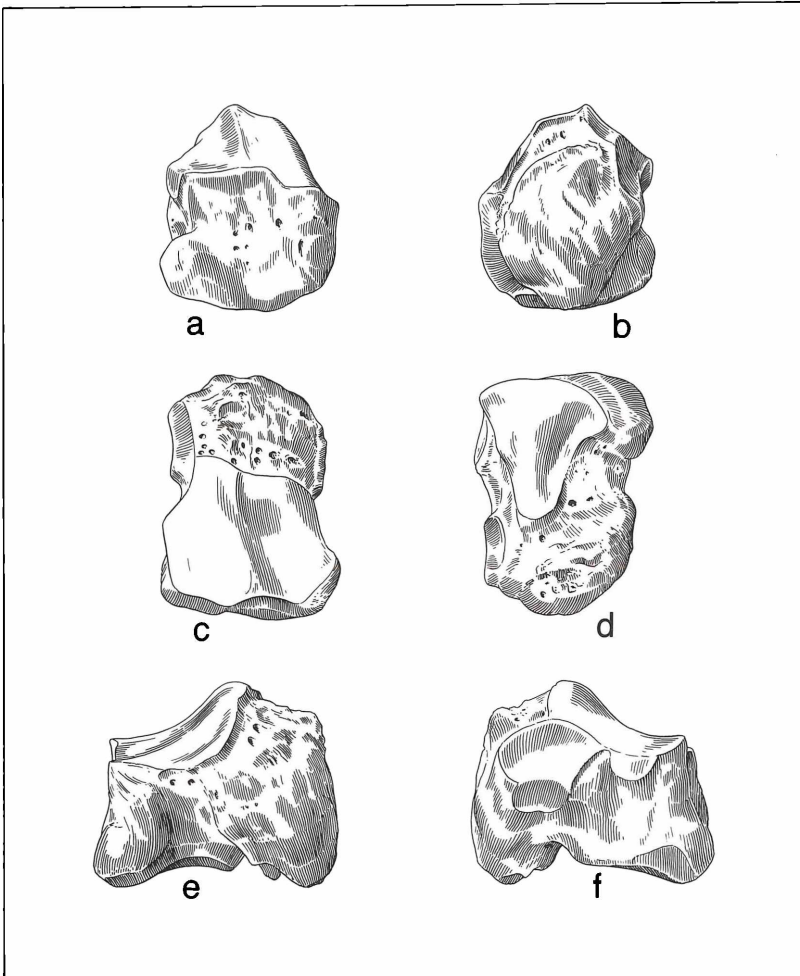


Abbildung 54. Cuboid: a) dorsal, b) plantar, c) proximal, d) distal, e) lateral, f) medial, x 0,6.

therien typisch zu sein. Bei den anderen Vergleichsformen habe ich immer nur eine Gelenkverbindung im plantaren Bereich gefunden. An die plantare Facies articularis navicularis schließt direkt und nur ein wenig verkantet eine kleine, längs-ovale Gelenkfläche an. Es ist die plantare der beiden Gelenkflächen für das Ectocuneiforme. Eine weitere Gelenkfläche für das Ectocuneiforme befindet sich im dorsalen Bereich der Medialseite. Diese kleine, halbmondförmige Gelenkfläche geht kantig in die distale Articulatio metatarsi über. Diese doppelte Gelenkflächenverbindung zwischen Cuboid und Ectocuneiforme ist bei Rhinocerotiden allgemein üblich. Lediglich die Abwinkelung der beiden Gelenkflächen gegen die Medialseite des Cuboid variiert, ohne daß darin eine Gesetzmäßigkeit von systematischem Wert zu erkennen wäre.

Ebenfalls allgemein für Nashörner typisch ist der Verlauf einer Rinne, die auf der Medialseite an der proximo-dorsalen Ecke beginnt und dann schräg nach distal zwischen der dorsalen Gelenkfläche für das Ectocuneiforme und den drei übrigen Gelenkflächen der Medialseite verläuft, zwischen dem plantaren Rand der Facies articularis metatarsi und dem Tuber cuboidei durchzieht, auf die Lateralseite umschlägt und dort wieder schräg nach dorsal verlaufend proximal unter dem Rand der

Facies articularis calcanea endet. Im gesamten Verlauf dieser Rinne ist die Knochenoberfläche von zahlreichen, kleinen Gefäßöffnungen durchlöchert. Die Rinne der Medialseite wird durch entsprechende Vertiefungen im Naviculare und Ectocuneiforme zu einem Kanal ergänzt. Die Größe dieses Kanals variiert jedoch außerordentlich stark und unabhängig von der Größe der Knochen. Beim Höwenegg-Nashorn sind die Vertiefungen an den drei Knochen jedenfalls auffallend groß.

An dieser Stelle sei nochmals ausdrücklich vermerkt, daß die Höhe der Dorsalseite des Cuboid offenbar ein wichtiges Maß für die Bestimmung einzelner Nashornarten ist. Die Cuboid-Höhe ändert sich nämlich nicht nur in Abhängigkeit von der Gesamthöhe des Naviculare und Ectocuneiforme, sondern sie ist außerdem abhängig von der Ansatzhöhe des vierten Zehenstrahles im Metatarsus. Damit spielt das Cuboid neben dem Astragalus die wichtigste Rolle als Anzeiger für Hoch- oder Kurzbeinigkeit im Tarsus.

Mittelfuß insgesamt (Abb. 62)

Zum Mittelfuß werden hier nicht nur die drei Metatarsalknochen gerechnet, sondern außerdem die Sesambeine, die den Mittelfußknochen disto-plantar auflagern. Keines der Metatarsalia ist so einwandfrei erhalten, daß

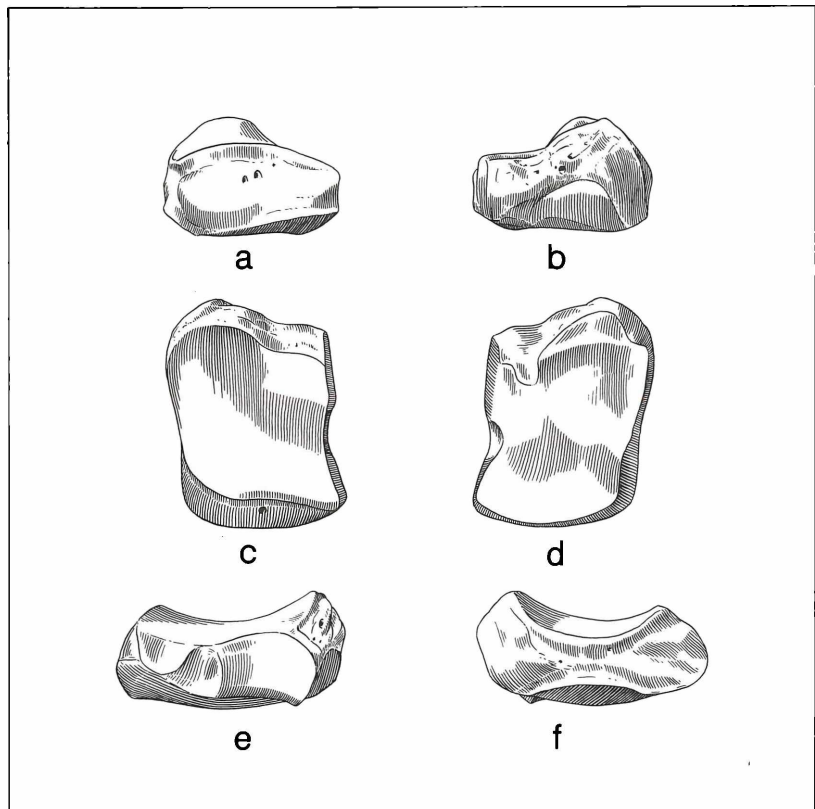


Abbildung 55. Naviculare: a) dorsal, b) plantar, c) proximal, d) distal, e) lateral, f) medial, x 0,6.



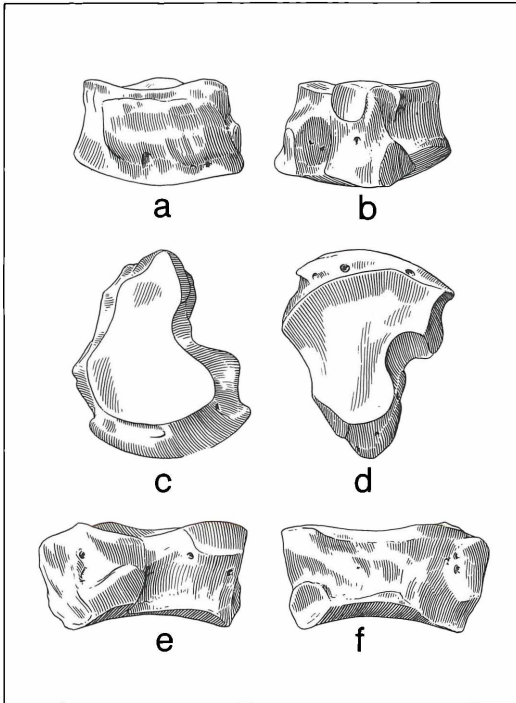


Abbildung 56. Ectocuneiforme: a) dorsal, b) plantar, c) proximal, d) distal, e) lateral, f) medial, x 0,6.

man auf einen Knochen allein die zeichnerische Darstellung stützen könnte. Die von jedem Metatarsustrahl jeweils vorhandenen vier Knochen der Skelette liefern jedoch einen Gesamtüberblick über alle vorhandenen Details in jeder nur wünschbaren Genauigkeit. Deshalb wurde die Rekonstruktion des Mittelfußes vor allem auf die beiden Metatarsi des 54er Skelettes gestützt und nur in einigen Details durch die des 53er Skelettes ergänzt. Entsprechendes gilt für die Sesamoidea. Die Metatarsalia weisen je eine proximale Gelenkfläche für den anschließenden Wurzelknochen sowie eine distale Gelenkrolle für die erste Phalange als hauptsächliche Artikulationsflächen auf. Außerdem sind am Proximalende kleine Gelenkflächen für die benachbarten Metatarsalia sowie untergeordnete Kontakte mit weiteren Tarsalia angeordnet. Die proximalen Gelenkflächen bilden einen nach dorsal konvexen Bogen. Dabei ragt das Metatarsale II merklich weiter über das Metatarsale III hinaus nach proximal als das Metatarsale IV, was für mehrzehige Perissodactyla typisch ist.

#### Einzelbeschreibung der Metatarsalia

##### Metatarsale III (Abb. 64, Tab. 15)

Es sind alle vier Metatarsalia III vorhanden. Die vom Skelett F54 sind besser erhalten.

Der ovale Diaphysenquerschnitt ist transversal gestreckt, so daß die Breite mehr als das Doppelte des

Durchmessers ausmacht. An der Basis ist die dreikantige Gelenkfläche für das Ectocuneiforme dorso-plantar schwach konvex, transversal schwach konkav gewölbt. Die von lateral in die Gelenkfläche einmündende Bucht nimmt die gleiche Position ein wie die entsprechende Einschnürung am Ectocuneiforme. Medial und lateral haben die vertikal stehenden Gelenkflächen für die benachbarten Metatarsalia Kantenkontakt mit der Facies articularis für das Ectocuneiforme. Sowohl auf der Medial- als auch auf der Lateralseite ist an der Basis je eine dorsale und eine plantare Gelenkfläche für das benachbarte Metatarsale vorhanden. Die Gelenkflächen für das Metatarsale II liegen auf einer dorso-plantar durchlaufenden, konvexen Rundung. Die beiden medialen Gelenkflächen sind sehr klein und halbmondförmig. Die Gelenkflächen für das Metatarsale IV stehen gegeneinander abgewinkelt und durch eine tiefe Rinne getrennt auf der konkaven Lateralkante der Basis.

Unter den medialen und lateralen Gelenkflächen entspringen die vorragenden Rauigkeiten für die Bandverbindungen mit den Metatarsalia II und IV. Diese abgesetzten Felder verlaufen spitzwinklig nach distal. Dabei endet die Tuberositas lateralis erst jenseits der Mitte des Corpus metatarsi und somit weiter distal als die Tuberositas medialis. Plantar an der Basis springt der Knochen spornartig vor. Auf diesem Fortsatz verläuft ein Zipfel der Gelenkfläche für das Ectocuneiforme und lateral liegt ihm die plantare Gelenkfläche für das Metatarsale IV auf. Der dorsale Rand der Basis ist durch eine kantig abgesetzte Rauigkeit hervorgehoben. Diese Ansatzstelle für die Bandverbindung mit der Fußwurzel entspringt medial aus einem höckerartigen Vorsprung und wird nach lateral schwächer.

An der distalen Epiphyse ist die nahezu symmetrische

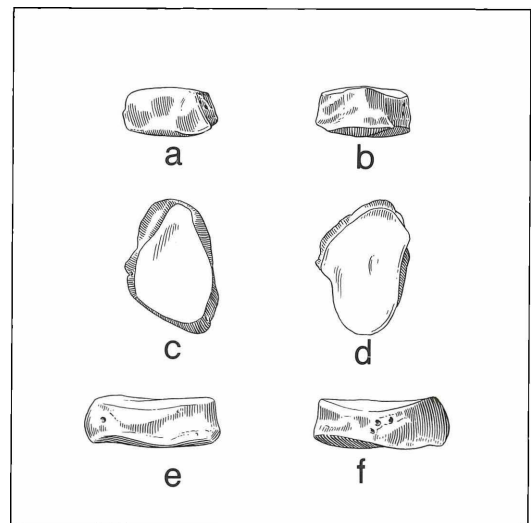


Abbildung 57. Mesocuneiforme: a) dorsal, b) plantar, c) proximal, d) distal, e) lateral, f) medial, x 0,6.

Trochlea metatarsi ausgebildet. Die Gelenkrolle endet dorsal wie plantar in einem konvexen Bogen. Plantar ist sie nahezu in der Mitte längs geteilt durch einen Kamm, der bis zum distalsten Punkt der Gelenkrolle reicht. Der mediale Teil der Trochlea ist etwas schmaler und ein wenig stärker konkav in transversaler Richtung als der laterale. Auch der Dorsalrand ist nicht symmetrisch und halbkreisförmig, sondern der proximalste Punkt des Dorsalrandes liegt ein wenig medial von der Mittellinie. Die Gelenkrolle artikuliert nicht nur mit der Grundphalange, sondern auch mit einem Paar Sesambeinen. Aus dem Capitulum metatarsi ragen seitlich der Epicondylus medialis und lateralis beträchtlich aus der Knochenoberfläche vor. Die beiden Höcker liegen auf derselben Höhe wie der dorsale Proximalrand der Gelenkrolle.

#### Metatarsale II (Abb. 66, Tab. 15)

Das Metatarsale II ist der schmalste der drei Mittelfußknochen. Die Proximalseite der Basis wird hauptsächlich von der Gelenkfläche für das Mesocuneiforme eingenommen. Die dorso-plantar halbmondförmige Gelenkfläche ist transversal viel stärker konkav als in Richtung des Durchmessers. In der medio-plantaren Ecke der Basis liegt die kleine, runde, nach proximo-plantar weisende Gelenkfläche für das Entocuneiforme. An der

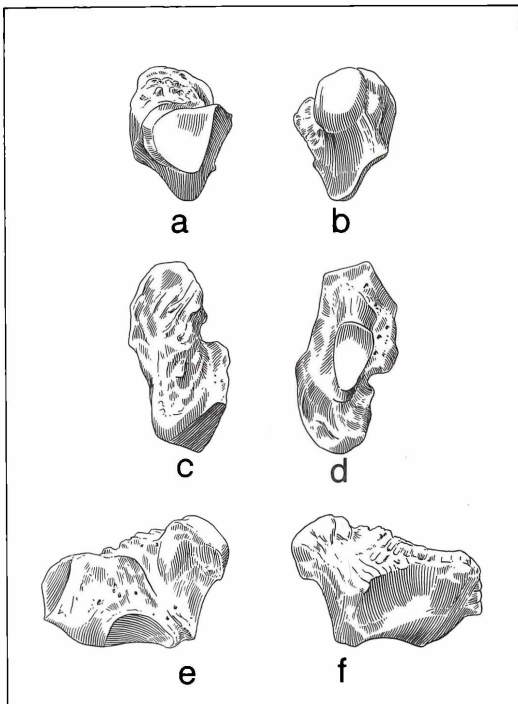


Abbildung 58. Entocuneiforme: a) dorsal, b) plantar, c) proximal, d) distal, e) lateral, f) medial; in Abbildung 58 e und f ist die Dorsalseite nach unten gerichtet, x 0,6.

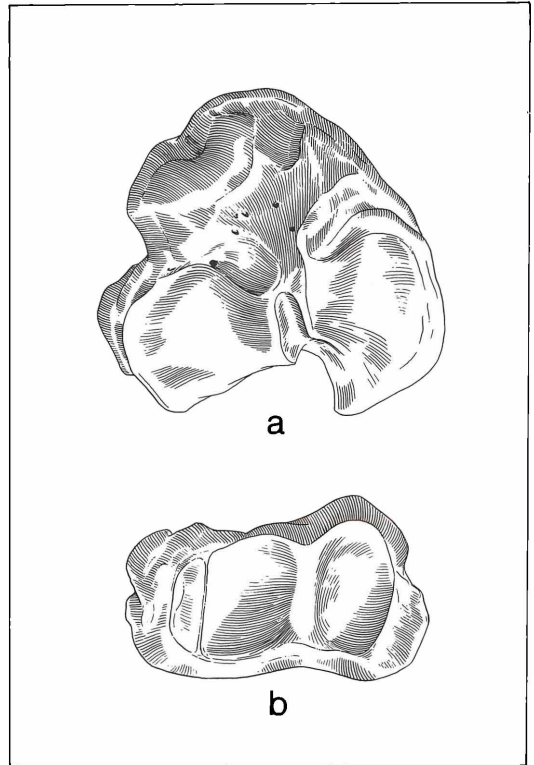


Abbildung 59. Tibia (wie in Abb. 51): a) proximal, b) distal, x 0,4.

Lateralseite der Basis befinden sich scheinbar nur zwei ovale, senkrecht stehende Gelenkflächen, die auf einer konkaven Krümmung liegen und durch eine seichte Rinne voneinander getrennt sind. Die proximalen Abschnitte sind jedoch etwas nach proximo-lateral abgewinkelt. Dabei kommt es vor, daß der äußerste Zipfel der dorsalen Gelenkfläche noch gesondert ein wenig nach dorso-lateral umgebogen ist. In dieser Position sind also drei winzige Gelenkflächen erkennbar, die einen kaum merklichen Kontakt mit dem Ectocuneiforme herstellen. Sie haben auch Kantenkontakt mit der Gelenkfläche für das Mesocuneiforme. Unmittelbar distal schließen sich die beiden halbmondförmigen Gelenkflächen für das Metatarsale III an, wobei die plantare weiter distal liegt. Zwischen und unter den Gelenkflächen ist die Basis metatarsi II rauh. Lateral zieht die Rauigkeit nach distal bis in den Mittelabschnitt des Corpus metatarsi. Medial mündet aus der Rauigkeit ein schwacher Kamm, der bis zu einem Höcker proximo-plantar vom Epicondylus diagonal über die Medialeseite des Knochens zieht. Der Durchmesser des Metatarsale II wird von proximal nach distal merklich kleiner, während die Breite in dieser Richtung allmählich zunimmt.

Die Gelenkrolle am Capitulum metatarsi ist asymmetrisch. Ihr Rand ist dorsal stark konvex, plantar schwach konkav. Die gesamte Gelenkfläche der Trochlea wird

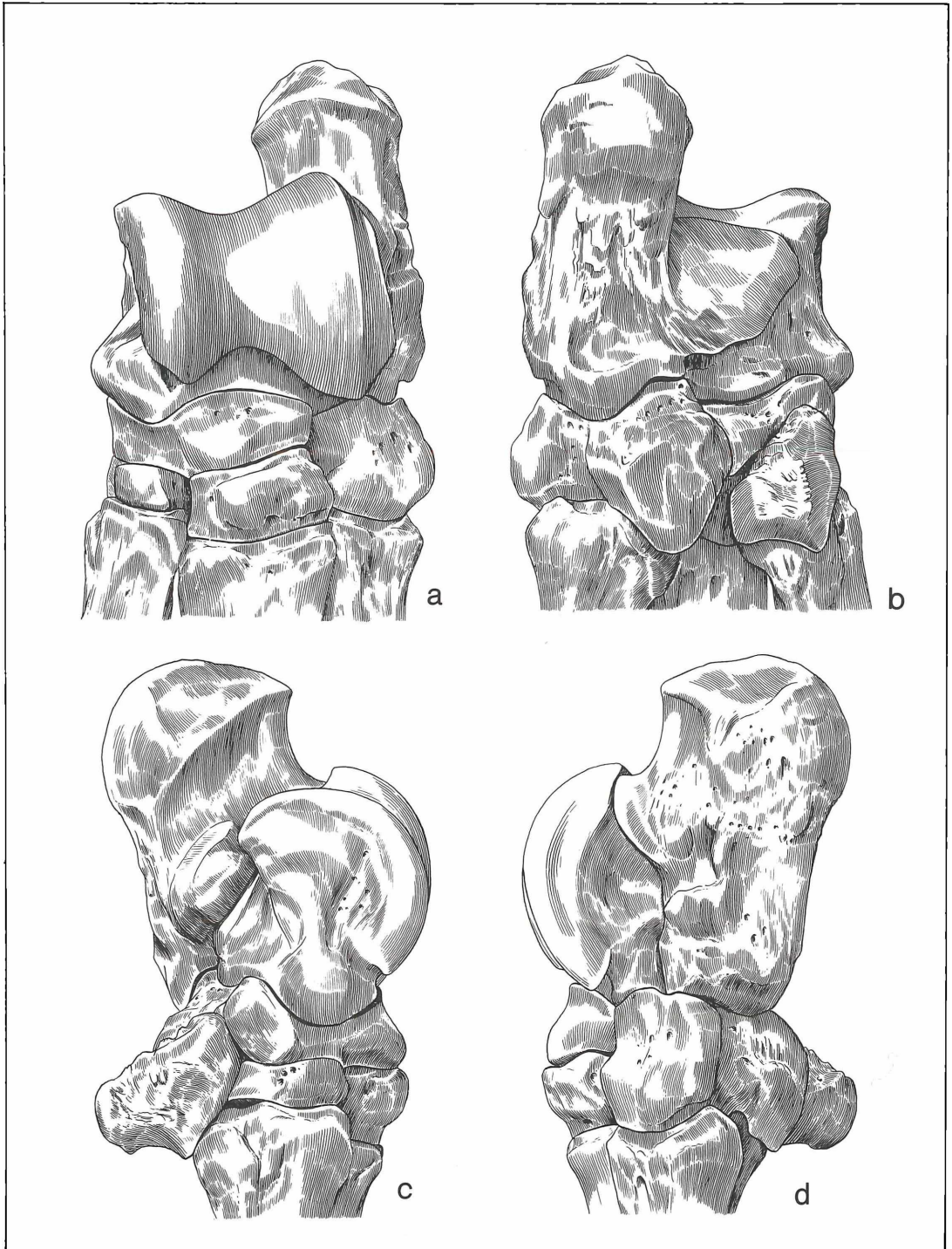


Abbildung 60. Tarsus sinister zusammengesetzt: a) dorsal, b) plantar, c) medial, d) lateral, x 0,6.

von dorsal nach plantar breiter. Der plantar ausgebildete Rollenkamm zieht nicht bis zum distalsten Punkt durch, sondern endet vorher in einer Stufe, durch die ein medialer von einem lateralen Rollenabschnitt unterschieden werden kann. Die Stufe verliert sich auf der Dorsalseite vollständig. Der distalste Punkt der Gelenkrolle und damit des Knochens sowie der proximalste Punkt ihres Dorsalrandes liegen in der lateralen Hälfte, während der proximalste Punkt des plantaren Randes nahezu an der medio-plantaren Kante liegt. Der kurze Kamm auf der Plantarseite kennzeichnet die Kontaktregionen der Gelenkrolle mit den Sesamoiden, ohne daß diese anderweitig gegen die Gelenkfläche für die Grundphalange abgesetzt wäre.

Über den beiden grubenartigen Einsenkungen in der Achse der Gelenkrolle ragt der Epicondylus als der am weitesten nach lateral vorspringende Punkt des Knochens heraus. Medial hebt sich ein dreieckiges, rauhes Feld aus der Knochenoberfläche ab. Zwischen der proximalen und der distalen Ansatzstelle für die Bandverbindung mit dem Metatarsale III besteht eine Lücke von ca. 2 cm.

#### Metatarsale IV (Abb. 67, Tab. 15)

Das Metatarsale IV ist in Längsrichtung nach lateral gekrümmt. Seine verbreiterte Basis trägt die nahezu gleichseitig-dreieckige Gelenkfläche für das Cuboid. Sie ist dorso-ventral schwach konvex, transversal konkav. Im dorsalen Drittel des medialen Randes geht sie in den schmalen Streifen der schräg nach medio-proximal weisenden Gelenkfläche für das Ectocuneiforme über.

Darauf folgt distal die senkrecht stehende dorsale Gelenkfläche für das Metatarsale III. Die Basis des Metatarsale IV springt nach medio-plantar wulstartig vor. An der Medialseite des Wulstes liegt die etwas nach distal geneigte plantare Gelenkfläche für das Metatarsale III. Unter diesen Gelenkflächen füllt die Rauhgigkeit für die Bandverbindung mit dem Metatarsale III die Medialseite bis zur Achsenrube der distalen Gelenkrolle aus. Nur in der Mitte der Diaphyse besteht eine wenige Millimeter lange Lücke.

Die distale Diaphyse und deren Gelenkrolle stimmt mit der des Metatarsale II spiegelbildlich nahezu vollkommen überein. Lediglich der dorsale Proximalrand der Gelenkrolle läuft am Metatarsale IV ziemlich spitz aus. Infolgedessen sind die Metatarsalia II und IV hauptsächlich an der Basis und am Schaft verschieden.

#### Vergleich des Metacarpus mit dem Metatarsus

Gemeinsam ist den Metapodien, daß am Metapodiale III die Gelenkflächen für das Metapodiale II konvex, für das Metapodiale IV konkav zueinander stehen. Das heißt, die Gelenkflächen für das Metapodiale II weisen nach dorsal und plantar, für das Metapodiale IV aufeinander zu. Die Diaphysenwand der Seitenmetapodien, die auf den dritten Strahl gerichtet ist, ist in Längsrichtung beim Metapodiale IV konvexer als am Metapodiale II und an den Metacarpalia konvexer als an den Metatarsalia. Infolgedessen nimmt die Konvexität in dieser Reihenfolge zu: Metatarsale II, Metatarsale IV, Metacarpale II, Metacarpale IV.

Insgesamt sind die Metacarpalia II–IV länger und im all-

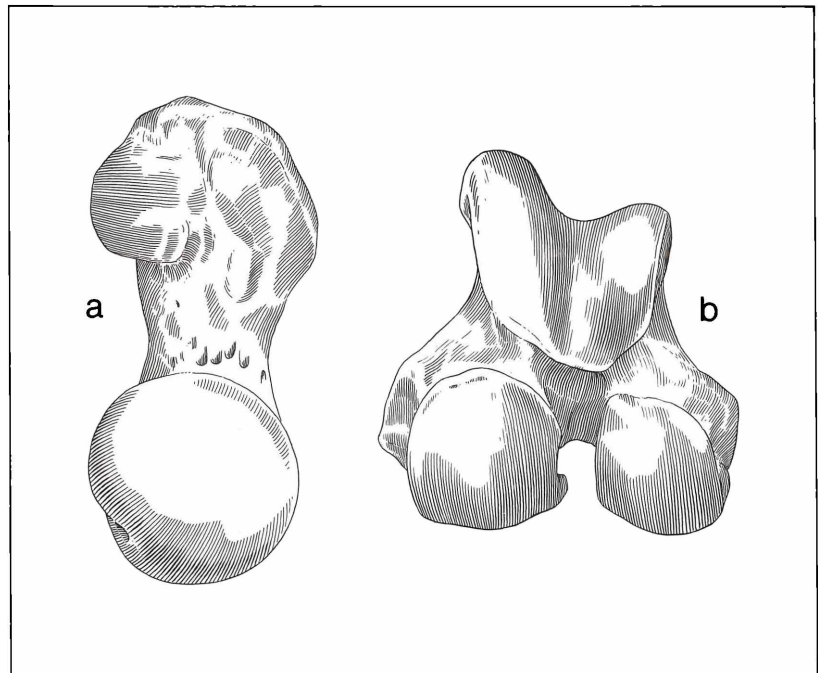


Abbildung 61. Femur (wie in Abb. 48): a) proximal, b) distal, x 0,4.

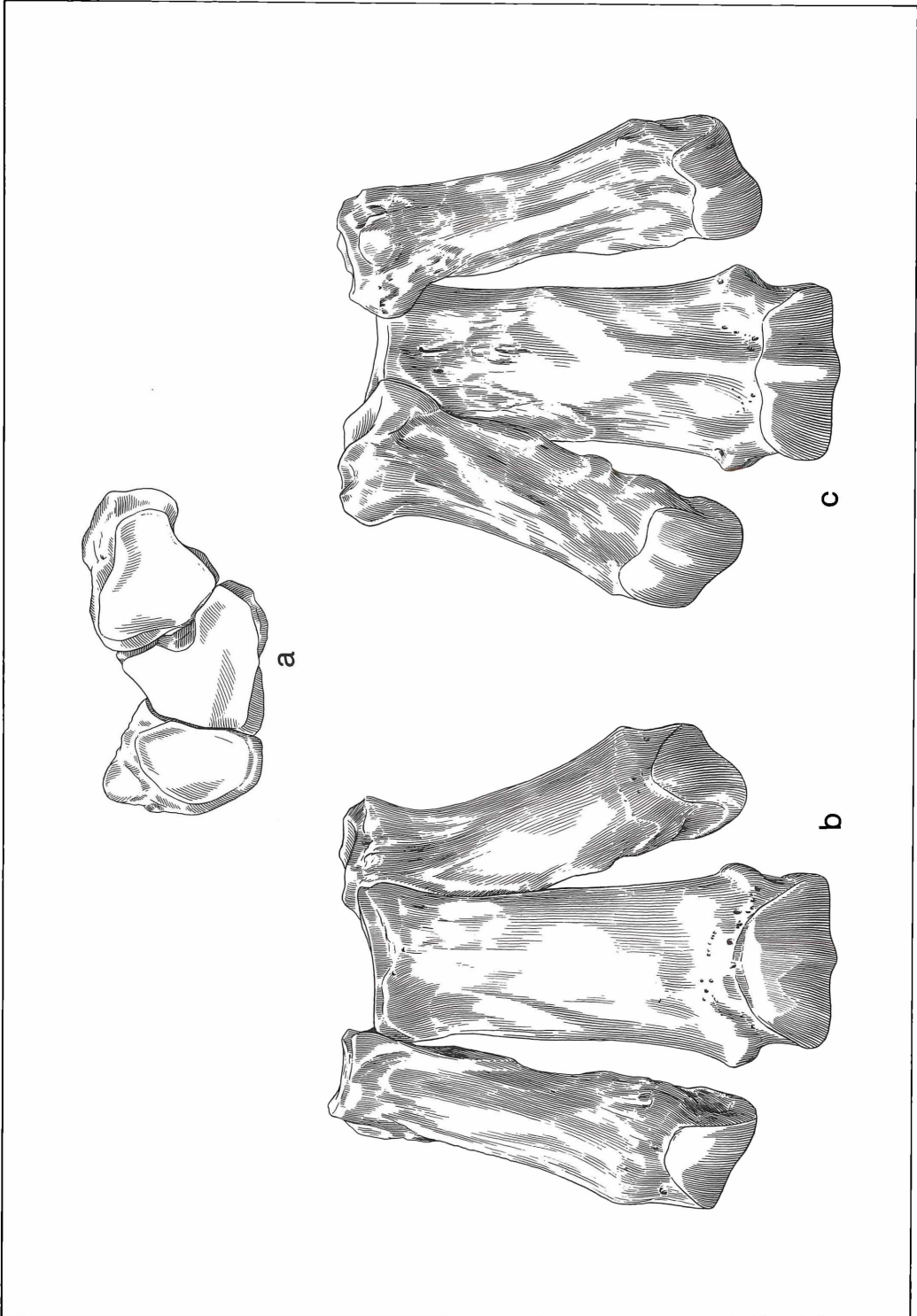


Abbildung 62. Metatarsus zusammengesetzt: a) proximal, b) dorsal, c) plantar, x 0,6.

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 eingetiefte 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 geformte und von sehr vielen Gefäßlöchern durchsetzte Dorsal- und Plantarseite des Hufgliedes dient größtenteils als Tuberositas ungularis der Verankerung des Hornhufes. In der Mitte der Plantarseite

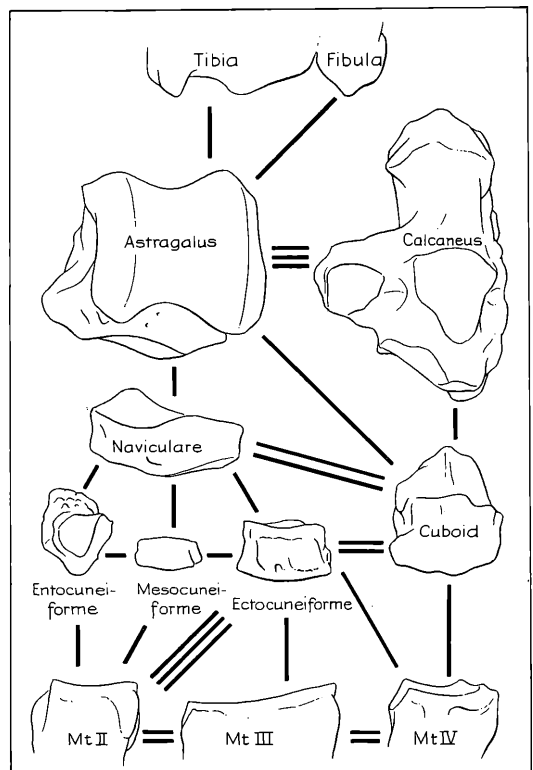


Abbildung 63. Gelenkflächenschema des Tarsus sinister in Dorsalansicht. Dazu wurden die Umrisse der Dorsalansichten aus den Abbildungen 51–58, 64, 66 und 67 verwendet. Die Verbindungslinien geben die Zahl der Gelenkflächen an, durch welche die Knochen untereinander in Verbindung stehen, x 0,4.

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 angeho- ben. (Diese Stufe ist sehr wichtig für die Bestimmung, weil sie an den übrigen Grundphalangen der Seitenze- hen der Vorder- und Hinterbeine nicht auftritt.) Der größ- te Durchmesser, sowohl der Gelenkfläche als auch des ganzen Knochens, liegt an der Basis medial. Unter dem plantaren Rand der proximalen Gelenkfläche ragt me- dial 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 ver- läuft 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 gleichmä- ßig 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 bemerk- bar. Das geht auch aus den Richtungsbeschreibungen hervor, die gegenüber jenen an den vorher beschriebe- nen Knochen des Autopodiums den Eindruck von Dia- gonalen erwecken könnten.

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

Der sehr kurze, asymmetrische Knochen hat seinen

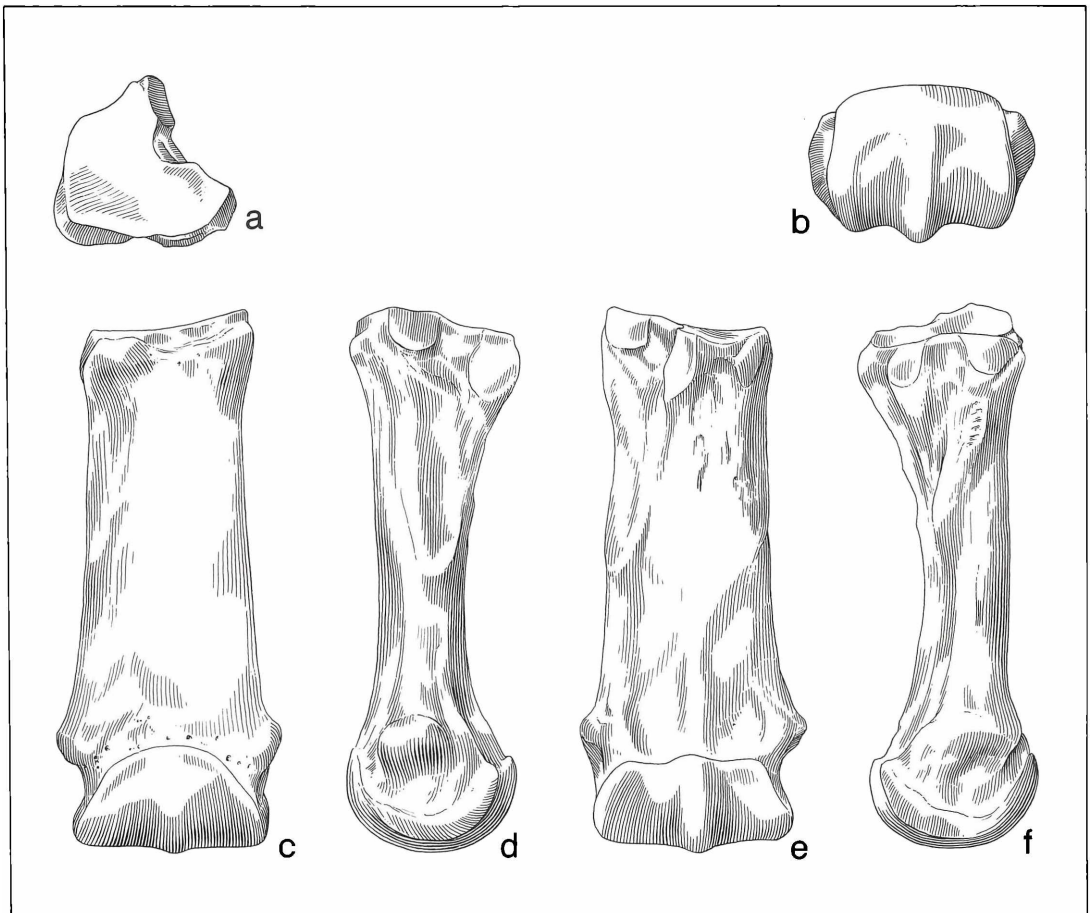


Abbildung 64. Metatarsale III: a) proximal, b) distal, c) dorsal, d) lateral, e) plantar, f) medial, x 0,6.

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.

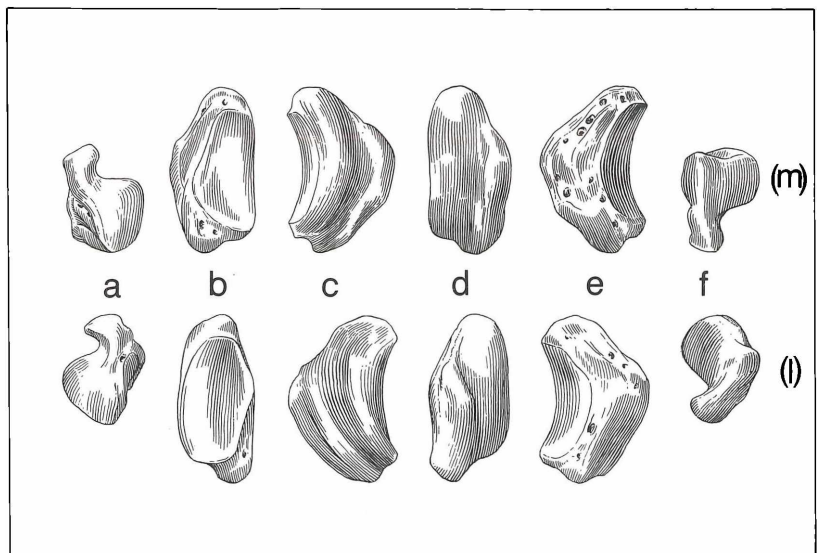


Abbildung 65. Sesamoid III, posterior, (m) = medial: a) proximal, b) dorsal, c) lateral, d) plantar, e) medial, f) distal; (l) = lateral: a) proximal, b) dorsal, c) medial, d) plantar, e) lateral, f) distal, x 0,6.



Sesamum unguare (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 durchlöchererte Margo ligamenti. Von dort aus ziehen die starken Faserzüge des Ligamentum phalangesesamoideum (= 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).

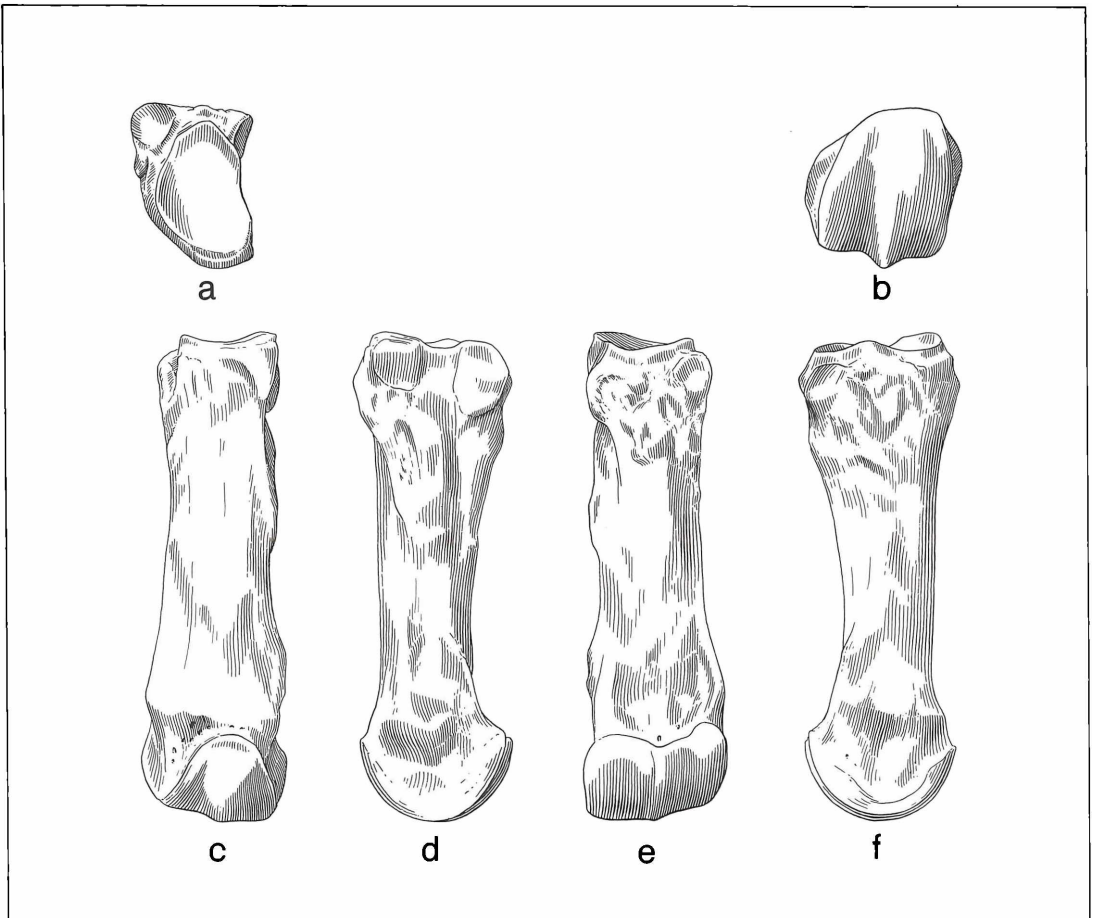


Abbildung 66. Metatarsale II: a) proximal, b) distal, c) dorsal, d) lateral, e) plantar, f) medial, x 0,6.

## 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 dazugehörenden 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: *Rhinocerotidea* 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

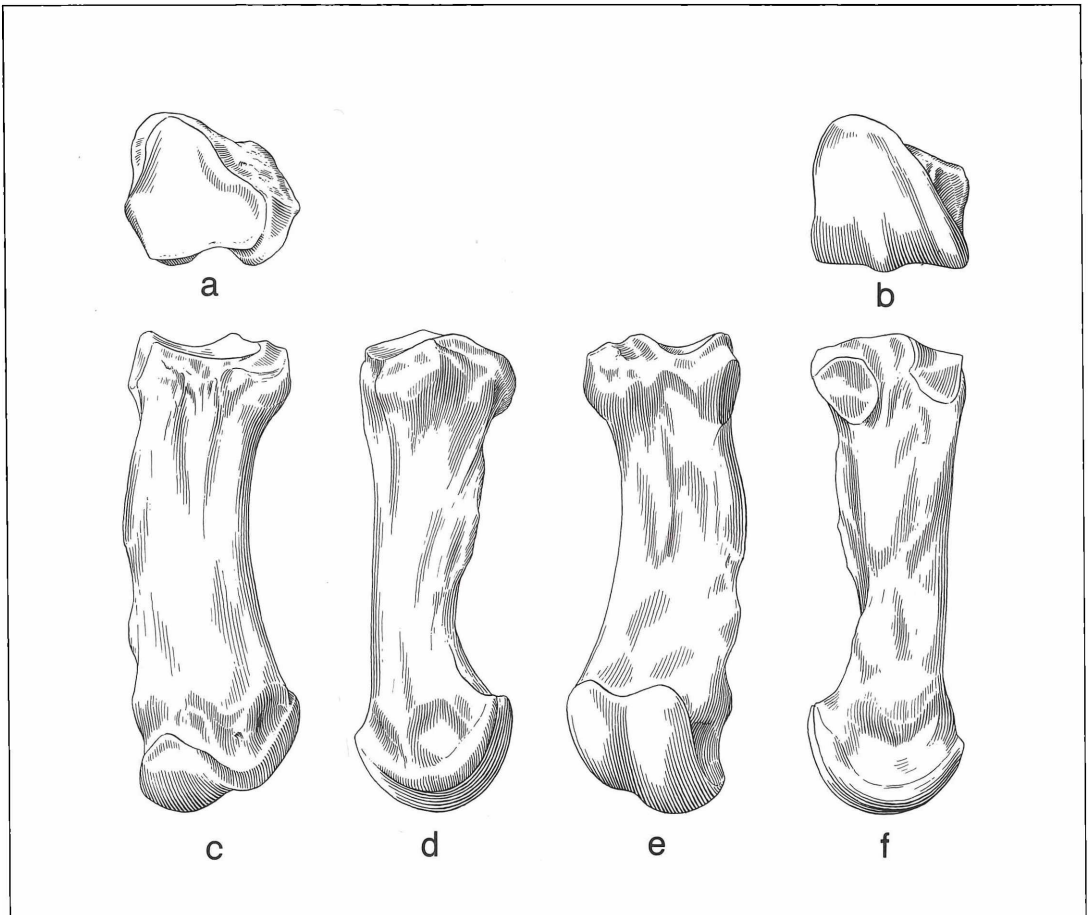


Abbildung 67. Metatarsale IV: a) proximal, b) distal, c) dorsal, d) lateral, e) plantar, f) medial, x 0,6.

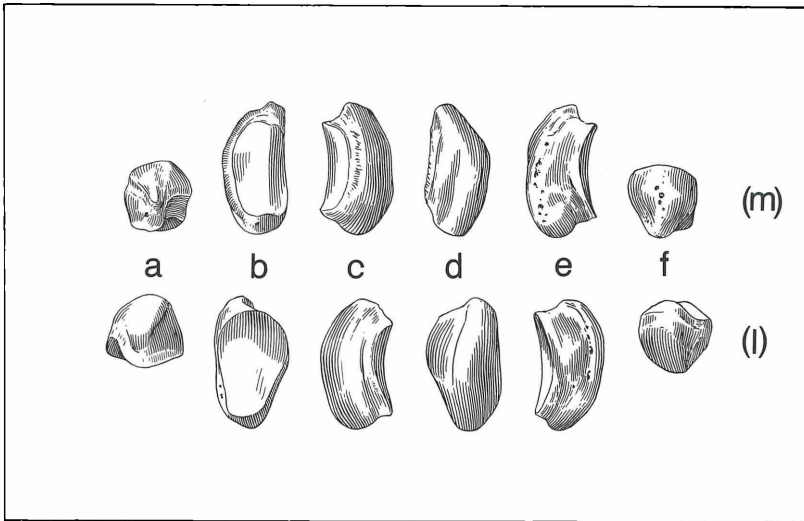


Abbildung 68. Sesamoid II, posterior, (m) = medial: a) proximal, b) dorsal, c) lateral, d) plantar, e) medial, f) distal; (l) = lateral: a) proximal, b) dorsal, c) medial, d) plantar, e) lateral, f) distal, x 0,6.

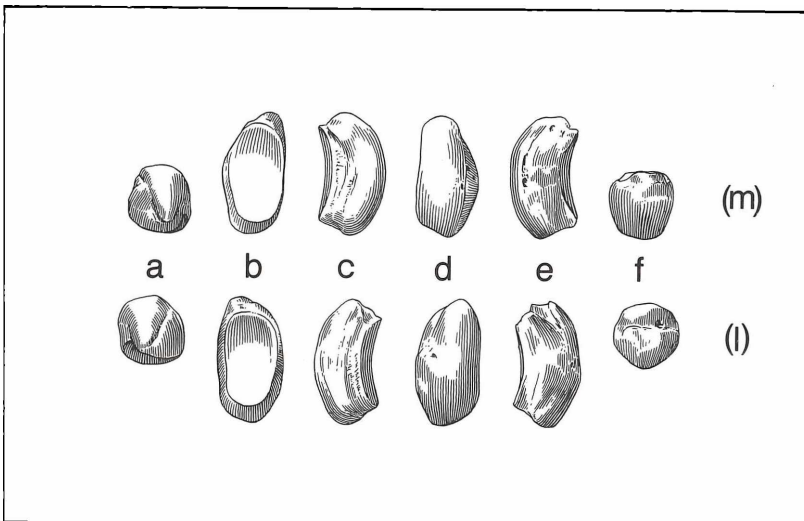


Abbildung 69. Sesamoid IV, posterior, (m) = medial: a) proximal, b) dorsal, c) lateral, d) plantar, e) medial, f) distal; (l) = lateral: a) proximal, b) dorsal, c) medial, d) plantar, e) lateral, f) distal, x 0,6.

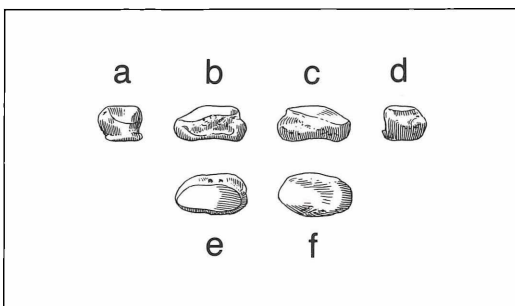


Abbildung 70. Strahlbein IV, posterior (zwischen Phalanx 2 u. 3): a) medial, b) distal, c) proximal, d) lateral, e) dorsal, f) plantar, x 0,6.

Gattungen: *Chilotherium* RINGSTRÖM 1924

*Aceratherium* KAUP 1832

*Aceratherium incisivum* KAUP 1832 (nec CUVIER 1821)

*Aceratherium tetradactylum* (LARTET 1839)

*Aceratherium simorreense* (LARTET 1848)

*Aceratherium platyodon* (MERMIER 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.)

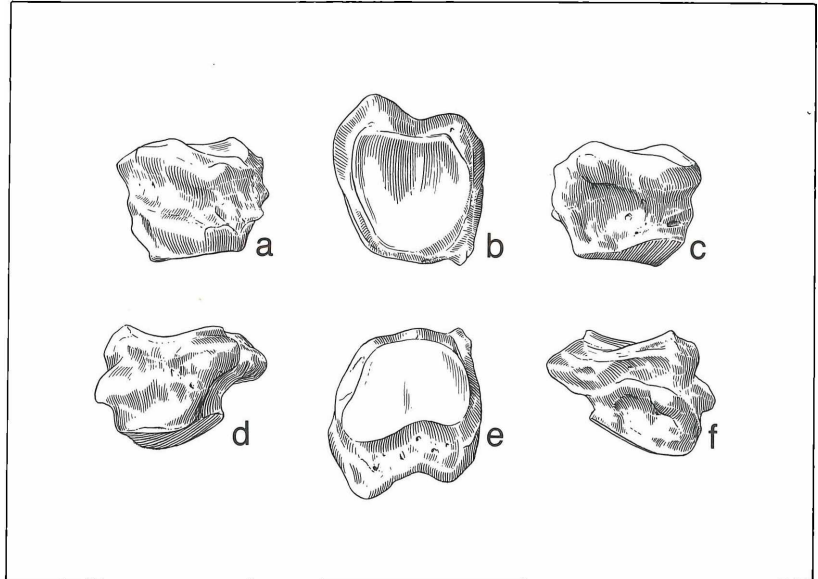


Abbildung 71. Digitus II posterior, Phalanx 1: a) dorsal, b) proximal, c) plantar, d) lateral, e) distal, f) medial, x 0,6.

**6.1 Überfamilie**

Das Höwenegg-Nashorn ist ein Vertreter der Überfamilie Rhinocerotioidea, 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 Kronelement, 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:

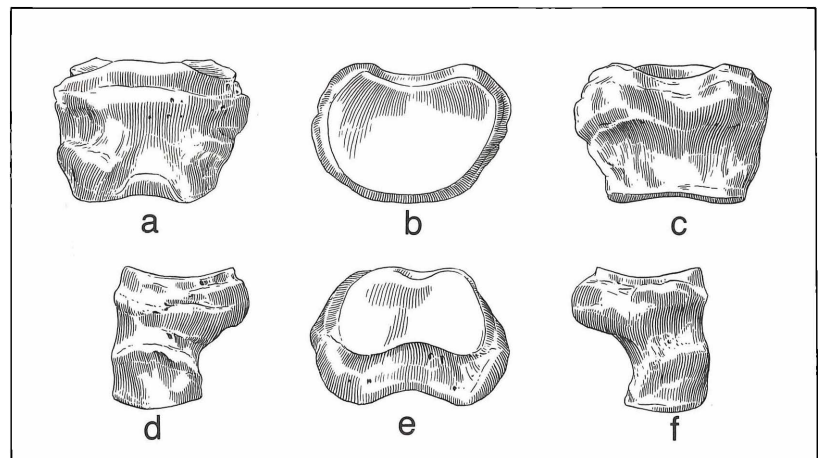


Abbildung 72. Digitus III posterior, Phalanx 1: a) dorsal, b) proximal, c) plantar, d) lateral, e) distal, f) medial, x 0,6.

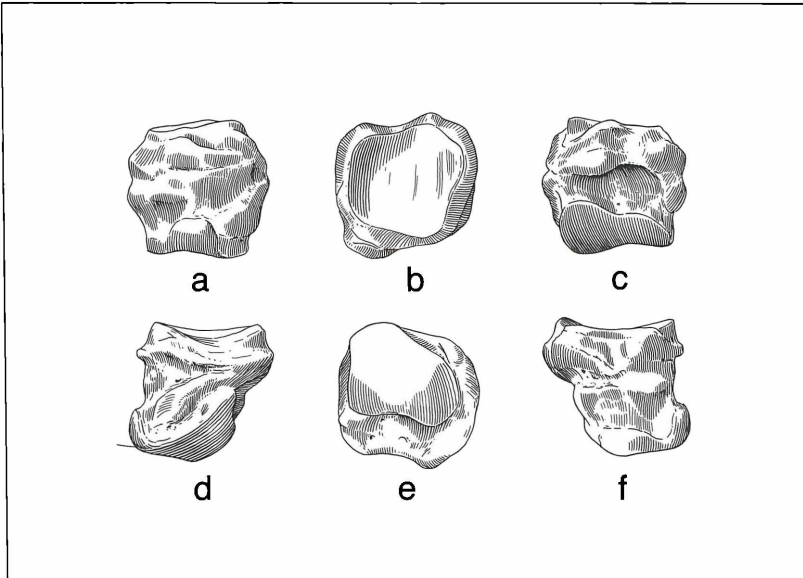


Abbildung 73. Digitus IV posterior, Phalanx 1: a) dorsal, b) proximal, c) plantar, d) lateral, e) distal, f) medial, x 0,6.

- 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, HOOJER 1971: 367, HEISSIG 1973: 27) ist bei dem Höwenegg-Nashorn nicht ausgeprägt. Man kann hier allenfalls von einem „Kantenkontakt“ sprechen (Abb. 32).

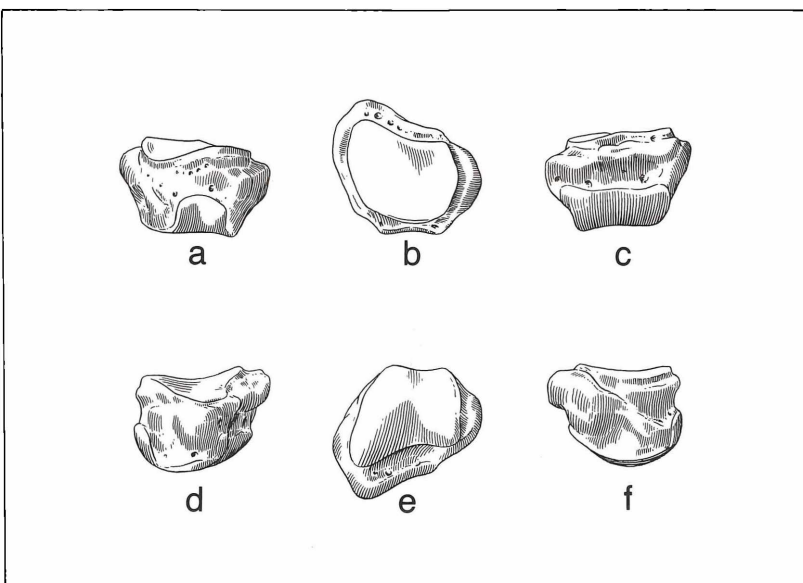


Abbildung 74. Digitus II posterior, Phalanx 2: a) dorsal, b) proximal, c) plantar, d) lateral, e) distal, f) medial, x 0,6.

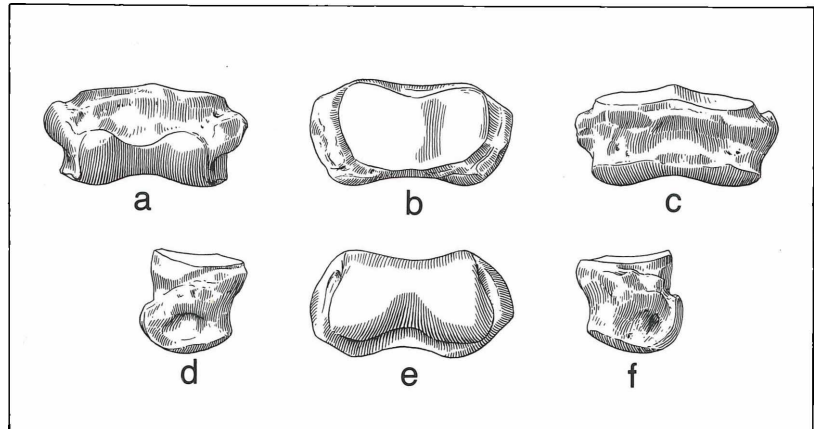


Abbildung 75. Digitus III posterior, Phalanx 2: a) dorsal, b) proximal, c) plantar, d) lateral, e) distal, f) medial, x 0,6.

- 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-

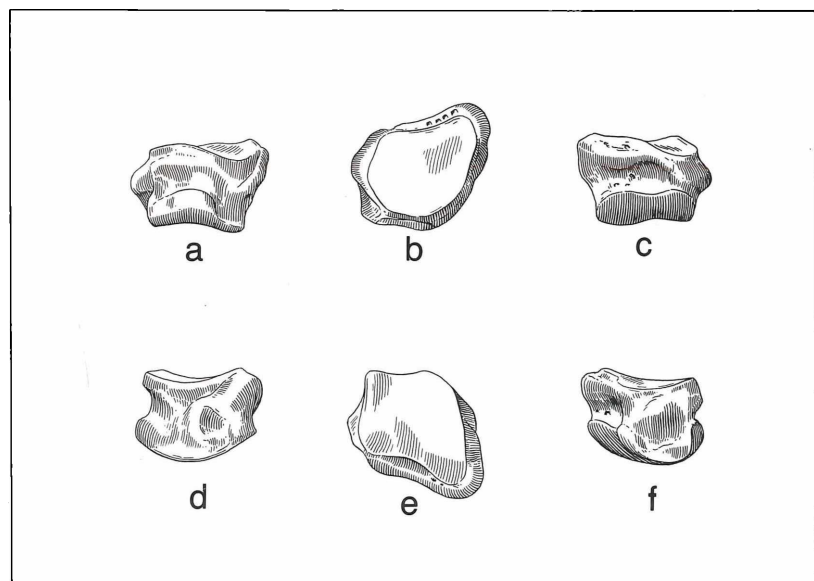


Abbildung 76. Digitus IV posterior, Phalanx 2: a) dorsal, b) proximal, c) plantar, d) lateral, e) distal, f) medial, x 0,6.

ren Merkmale finden sich bei den beiden Tribus der Unterfamilie:

- Der  $l_2$  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.

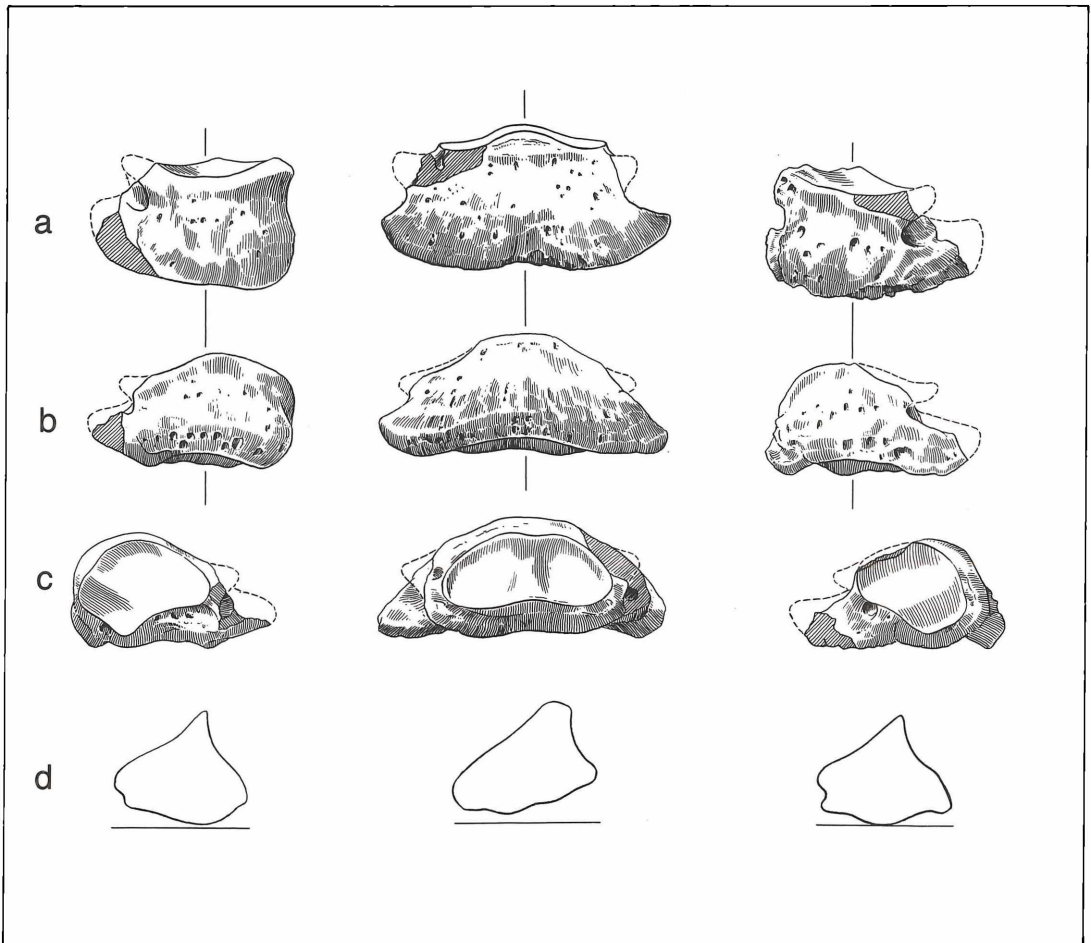


Abbildung 77. Digitus II-IV posterior, Phalanx 3: a) dorsal, b) plantar, c) proximal, d) Sagittalabschnitt, x 0,6.

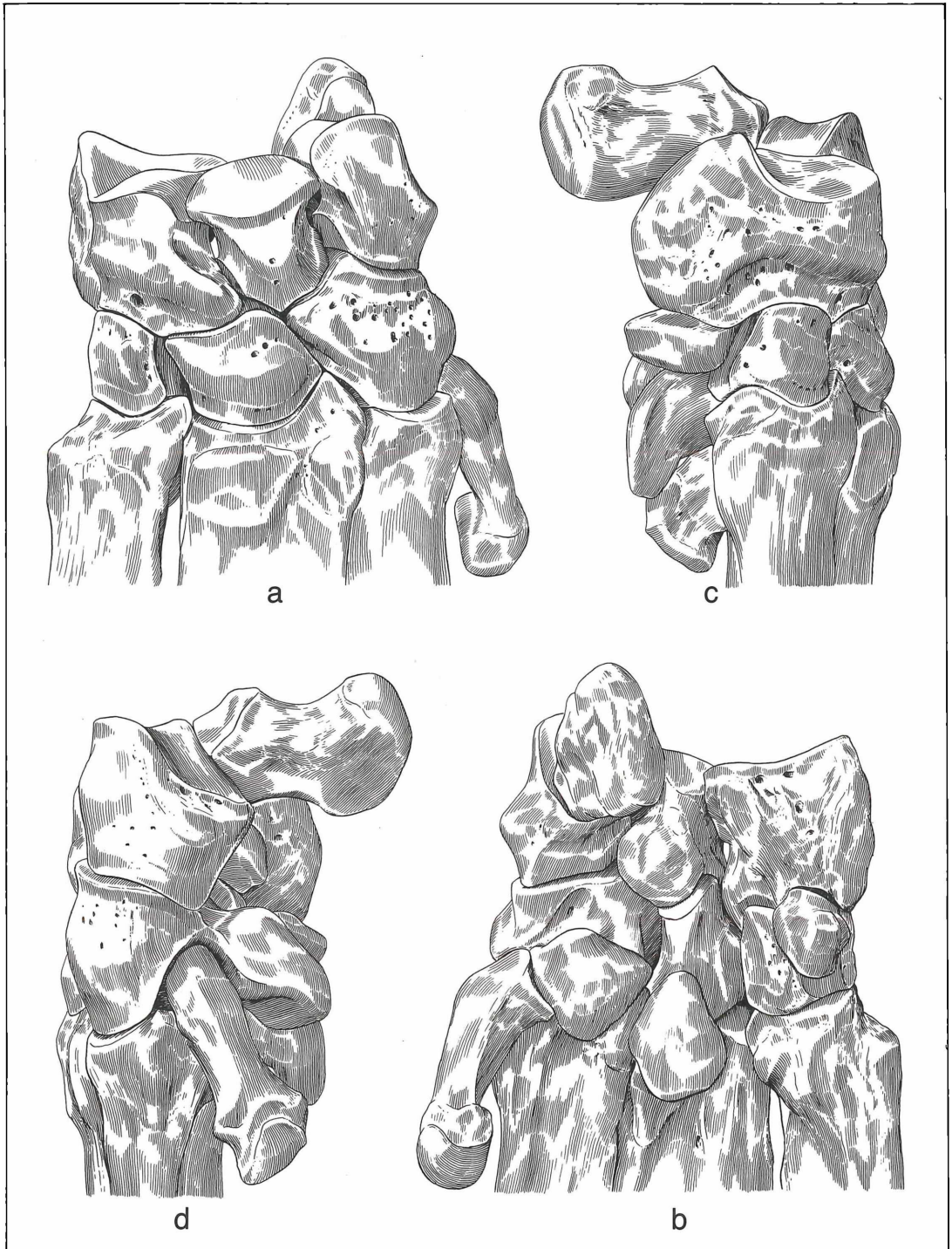


Abbildung 78. Rekonstruktion des Carpus und des proximalen Metacarpus sinister: a) dorsal, b) plantar, c) medial, d) lateral, x 0,4725.



## 6.6 Arten

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

*Aceratherium incisivum* KAUP 1832

*Aceratherium tetradactylum* (LARTET 1839)

*Aceratherium simorrense* (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<sup>2</sup>-M<sup>3</sup>) des *A. tetradactylum* von der Türkenschanze/Wiener Becken an, die mit denen von Georgensgmünd/Bayern und dem *A. incisivum* von Ep-

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. simorrense* lassen sich von den beiden vorgenannten an den Backenzähnen des Oberkiefers nicht unterscheiden. An den Unterkieferbackenzähnen liefert lediglich der Reduktionsgrad des P<sub>2</sub> 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. simorrense* (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<sup>1</sup>) bei *A. simorrense* 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<sub>2</sub> in dieser Reihenfolge zu: *A. platyodon*, *A. incisivum*, *A. tetradactylum*, *A. simorrense*. Auch zu diesem Merkmale verhält sich das Höwenegg-Nashorn indifferent. Wenn ein I<sup>1</sup> ausgebildet war, dann sicher schwach, und der I<sub>2</sub> 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-

Tabelle 27. Vergleich Rhinocerotinae und Aceratheriinae

Merkmalsbeschreibung	Rhinocerotinae	Aceratheriinae
Hornbildung	stark	schwach, meist fehlend
Symphyse des Unterkiefers	lang und flach	kurz, schräg bis steil
Erster Schneidezahn des Oberkiefers (I <sup>1</sup> )	rückgebildet oder vergrößert, wenn vergrößert, dann meißelförmig	schwach oder fehlend
Großer Schneidezahn des Unterkiefers (I <sub>2</sub> )	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

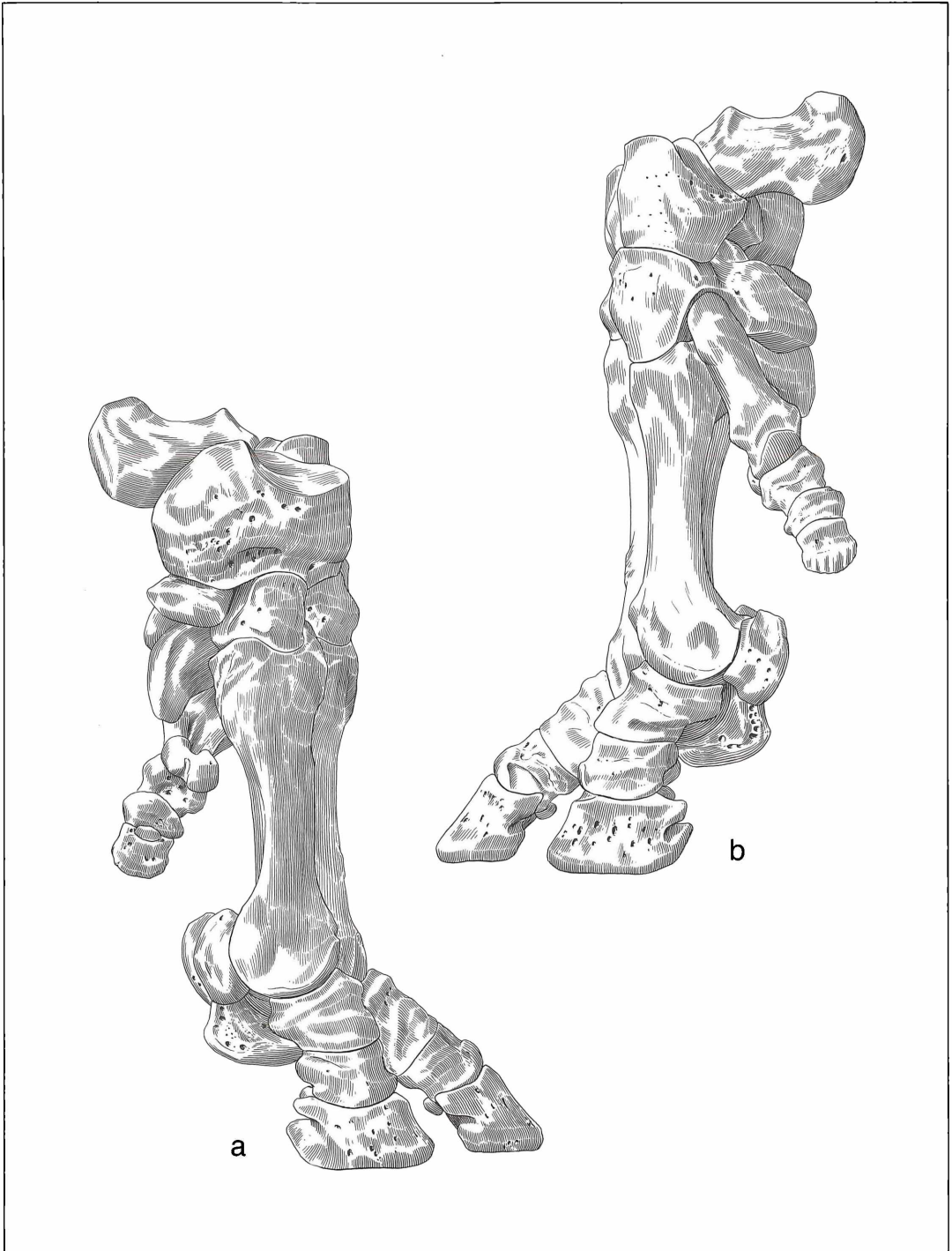


Abbildung 79. Rekonstruktion des Autopodiums anterior sinister: a) medial, b) lateral, x 0,6.

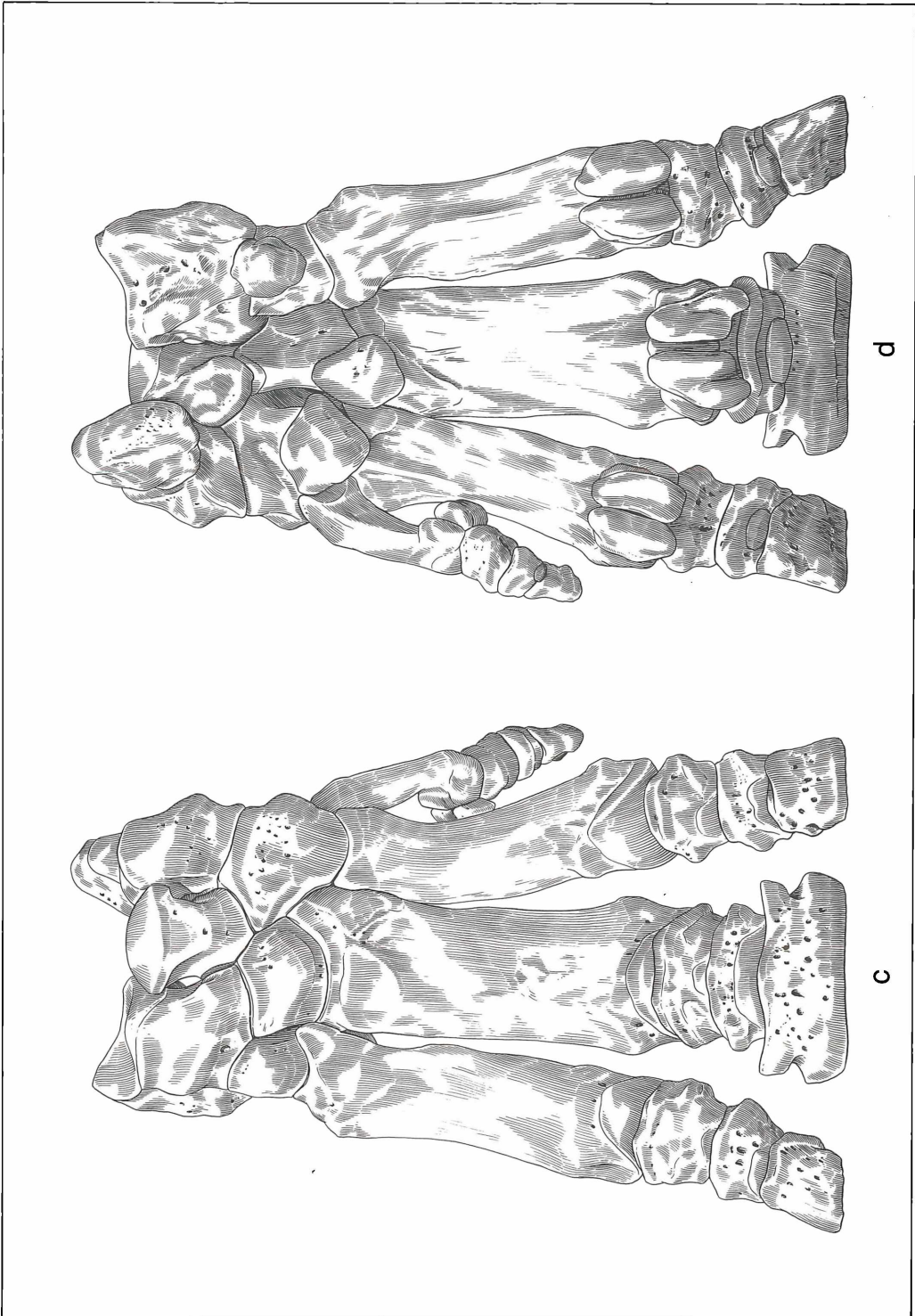


Abbildung 80. Rekonstruktion des Autopodiums anterior sinister: c) dorsal, d) plantar, x 0,4725.

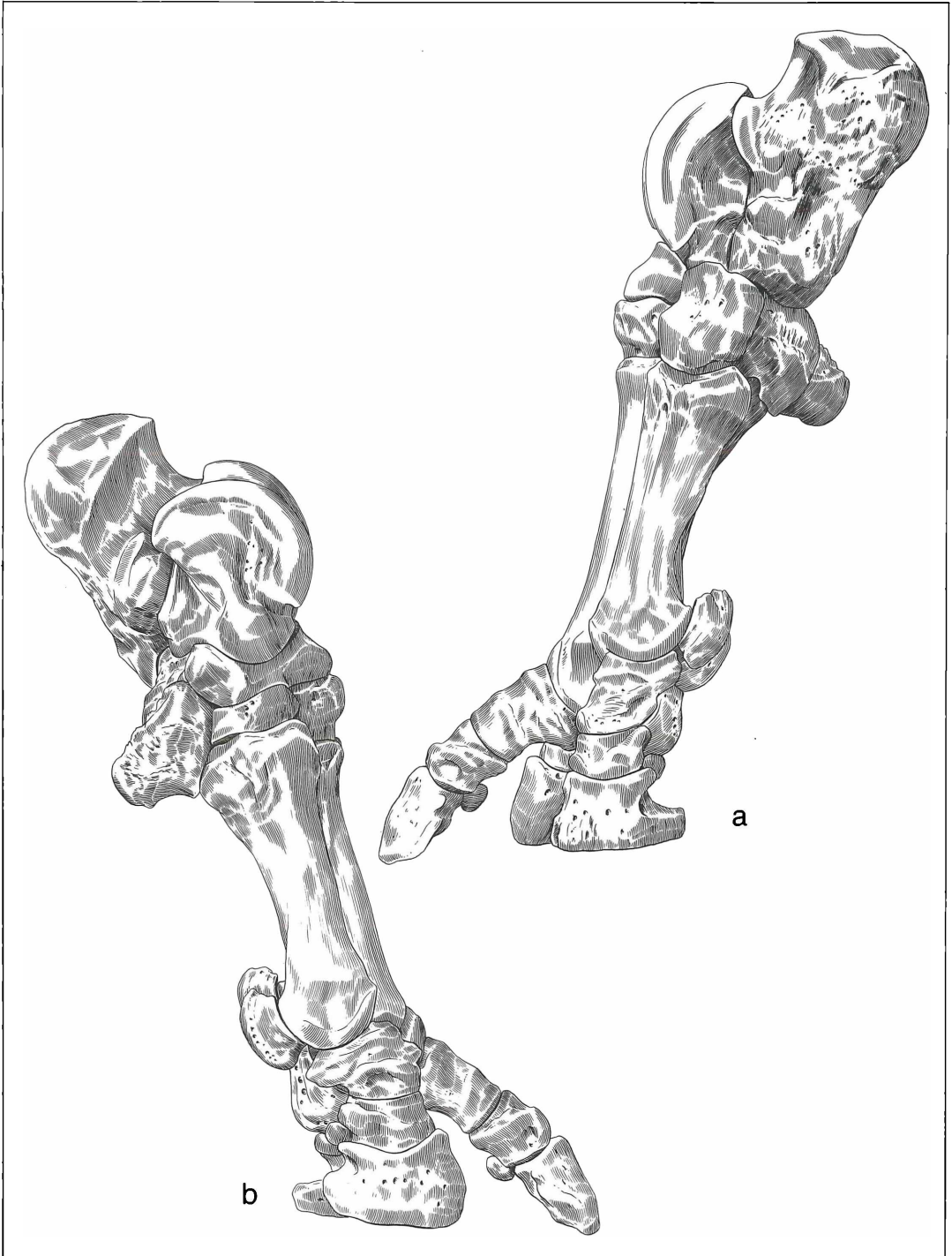


Abbildung 81. *Aceratherium*: Rekonstruktion des Autopodiums posterior sinister: a) lateral, b) medial, x 0,4725.

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	$\frac{0.0.3-4.3}{1.2.0.3-4.3}$	$\frac{0-1.0.4.3}{1-2.0.4.3}$
Backenzahngewiß	brachydont bis subhypsodont	brachydont
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

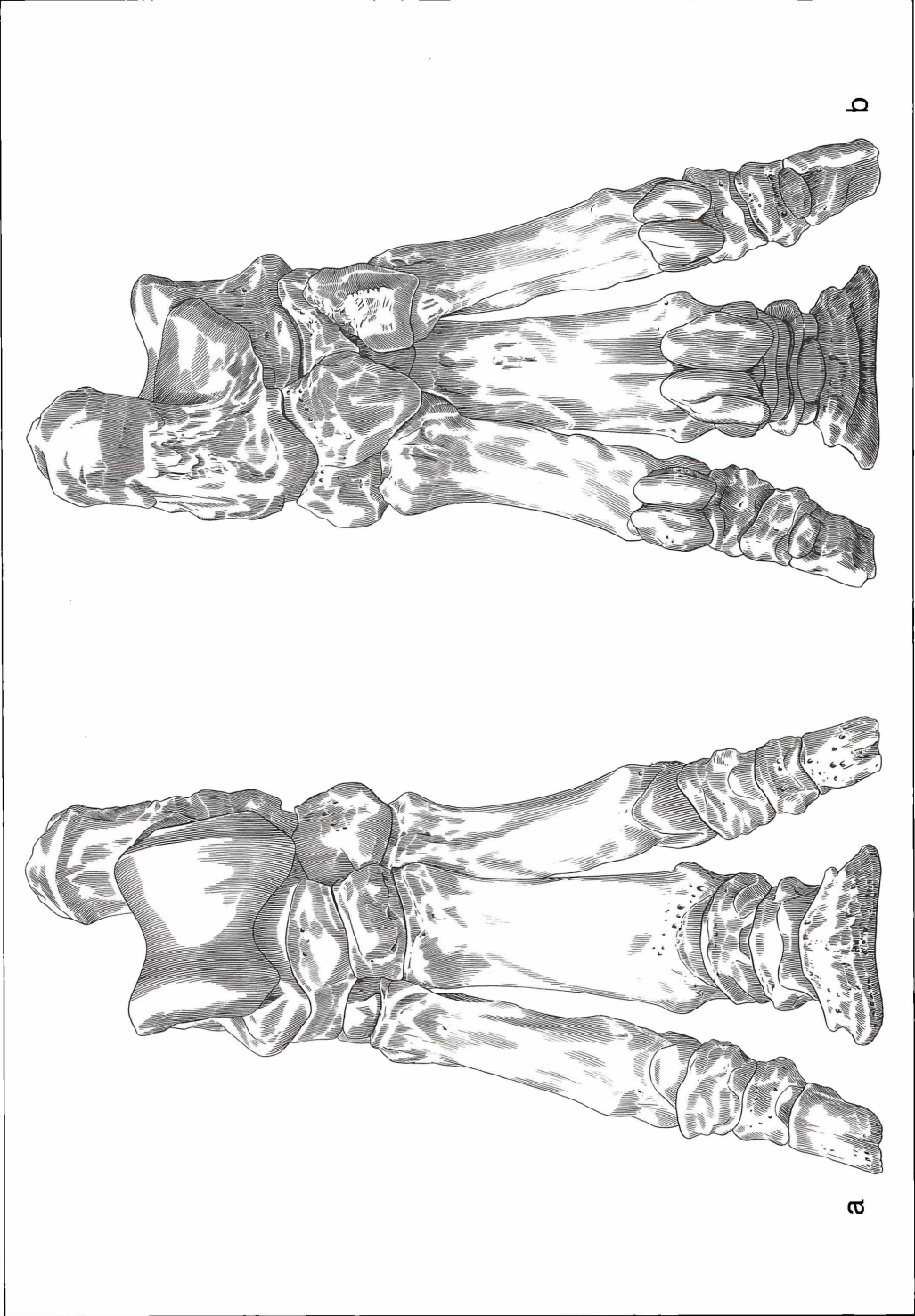


Abbildung 82. *Aceratherium*: Rekonstruktion des Autopodiums posterior sinister: c) dorsal, d) plantar, x 0,4725.

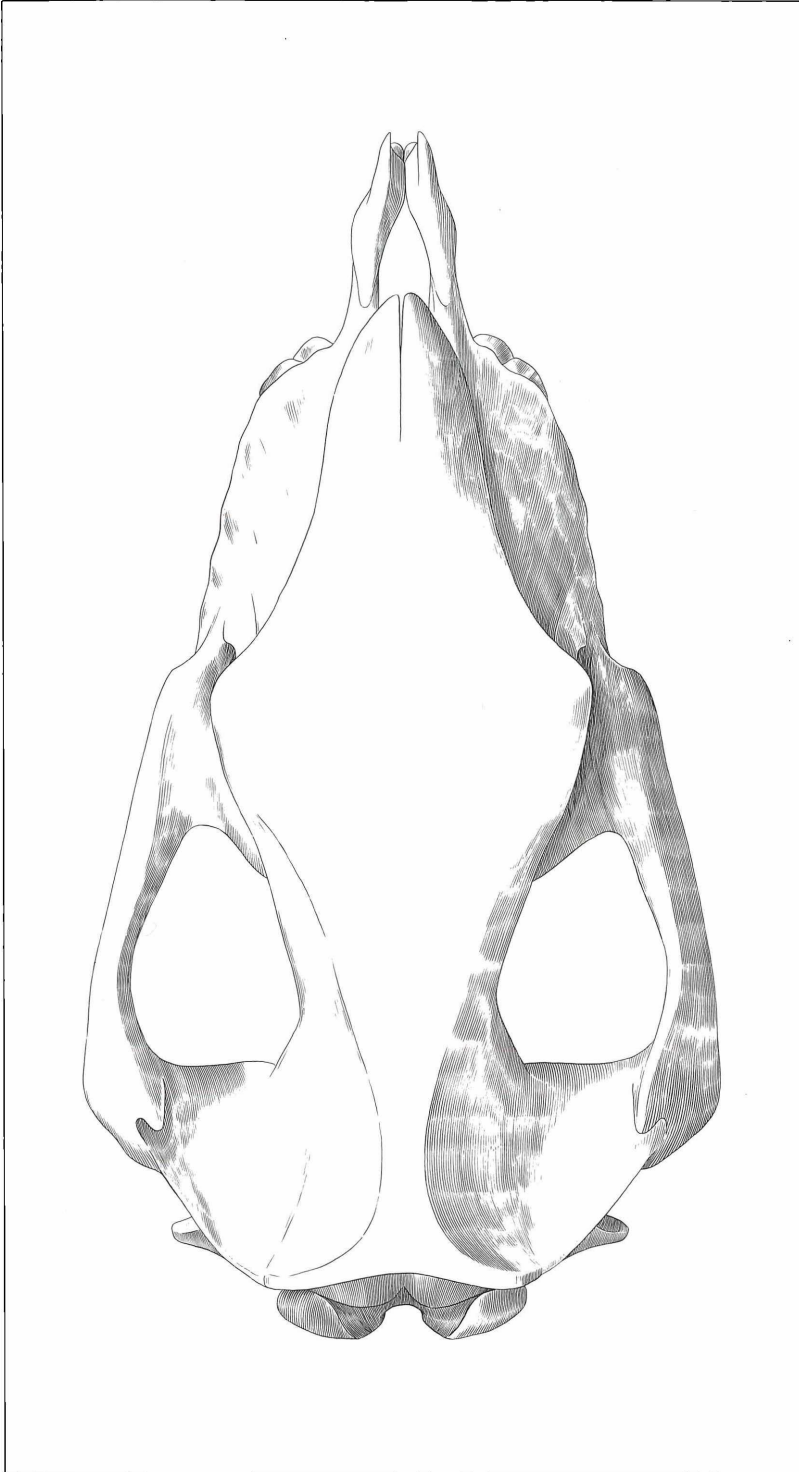


Abbildung 83. *Aceratherium*:  
Schädelrekonstruktion, dor-  
sal, x 0,25.

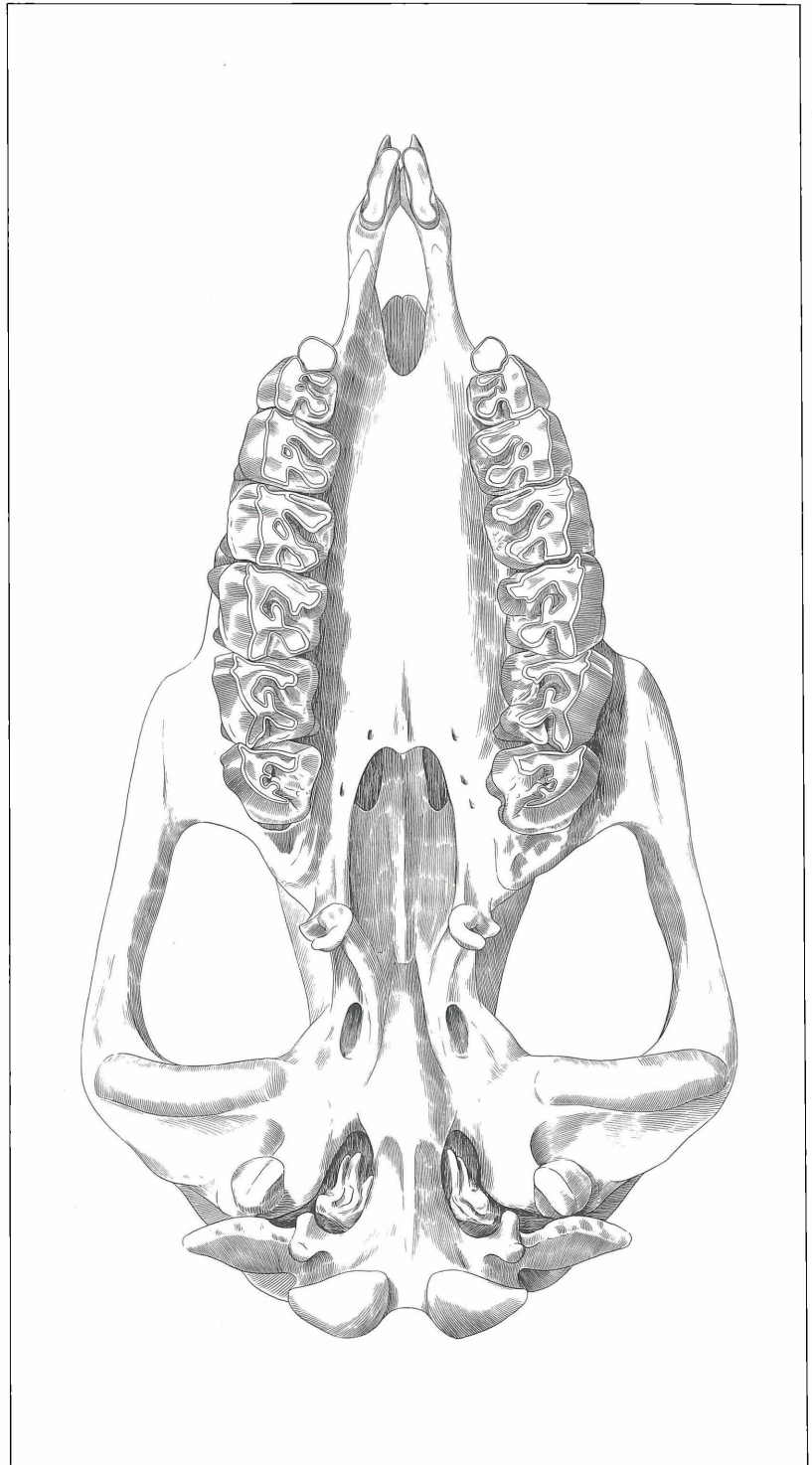


Abbildung 84. *Aceratherium*:  
Schädelrekonstruktion, basal  
x 0,25.





Abbildung 85. *Aceratherium*: Schädelrekonstruktion, sinister, 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 tetradactylum*, *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 tetradactylum* unterscheiden. In die Untersuchung sind alle Handwurzel- und Mittelhandknochen von *A. tetradactylum* 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. tetradactylum* von Sansan sind durchweg um ca. 10 % höher als 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. tetradactylum* 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. tetradactylum* 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 aceratherienartig 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 Gesamtheit 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. tetradactylum* (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. 13 250) 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-

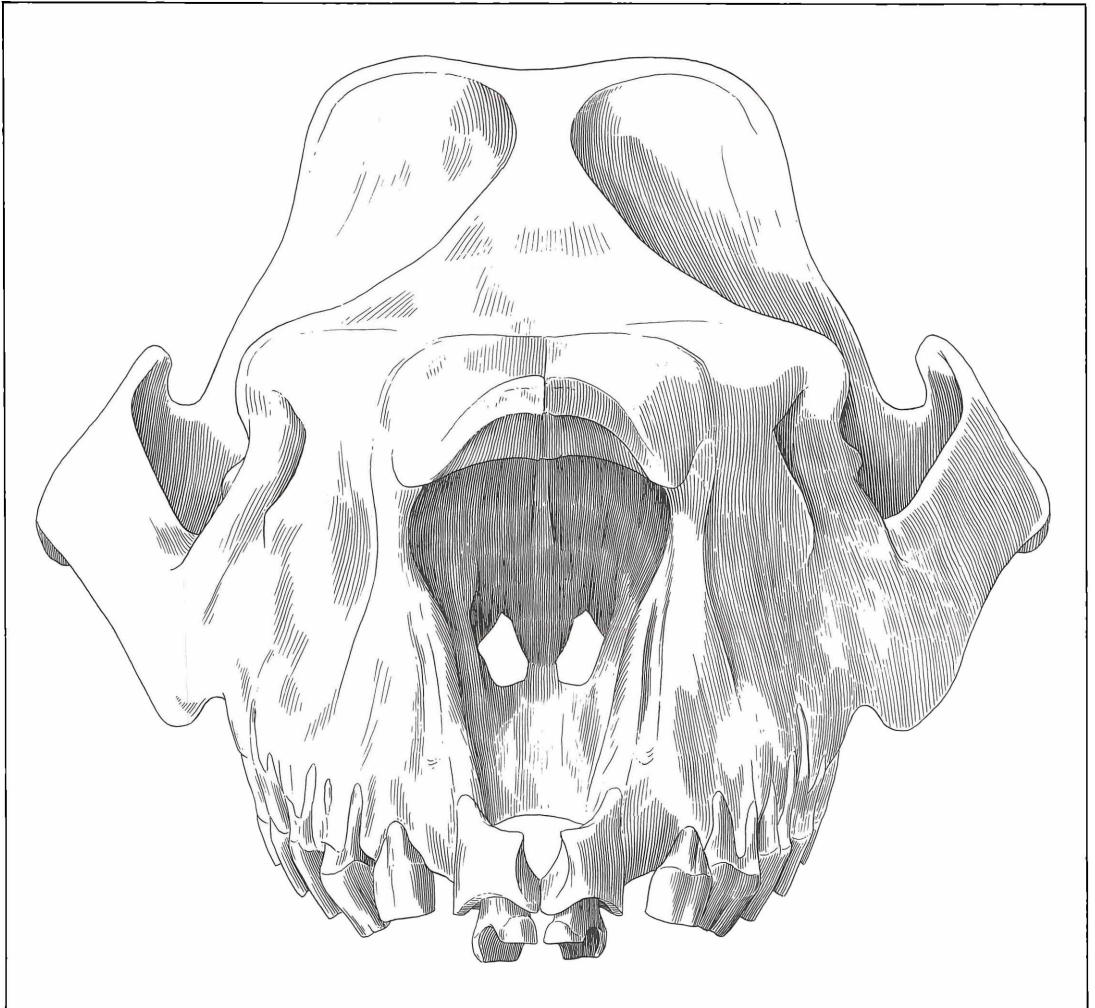


Abbildung 86. *Aceratherium*: Schädelrekonstruktion, rostral, x 0,4.

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-

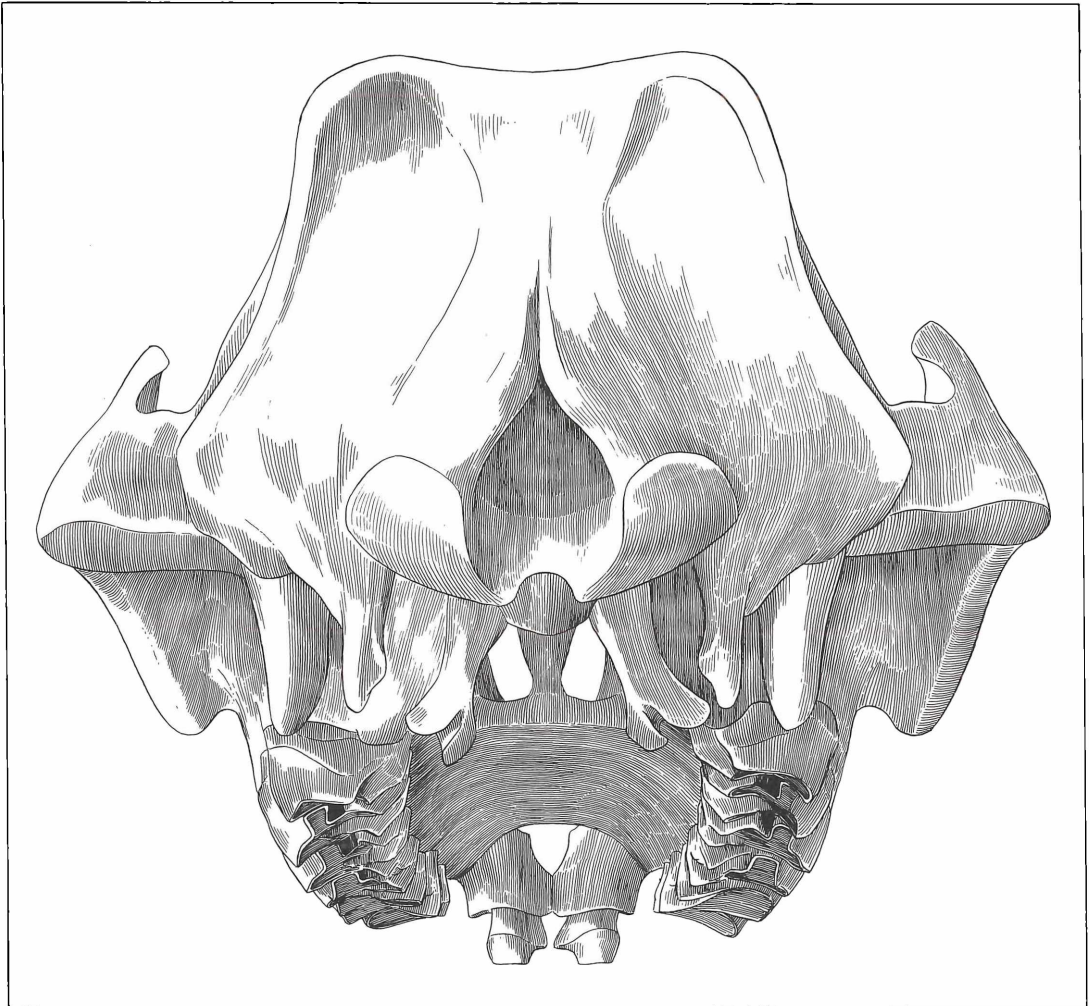


Abbildung 87. *Aceratherium*: Schädelrekonstruktion, occipital, x 0,4.

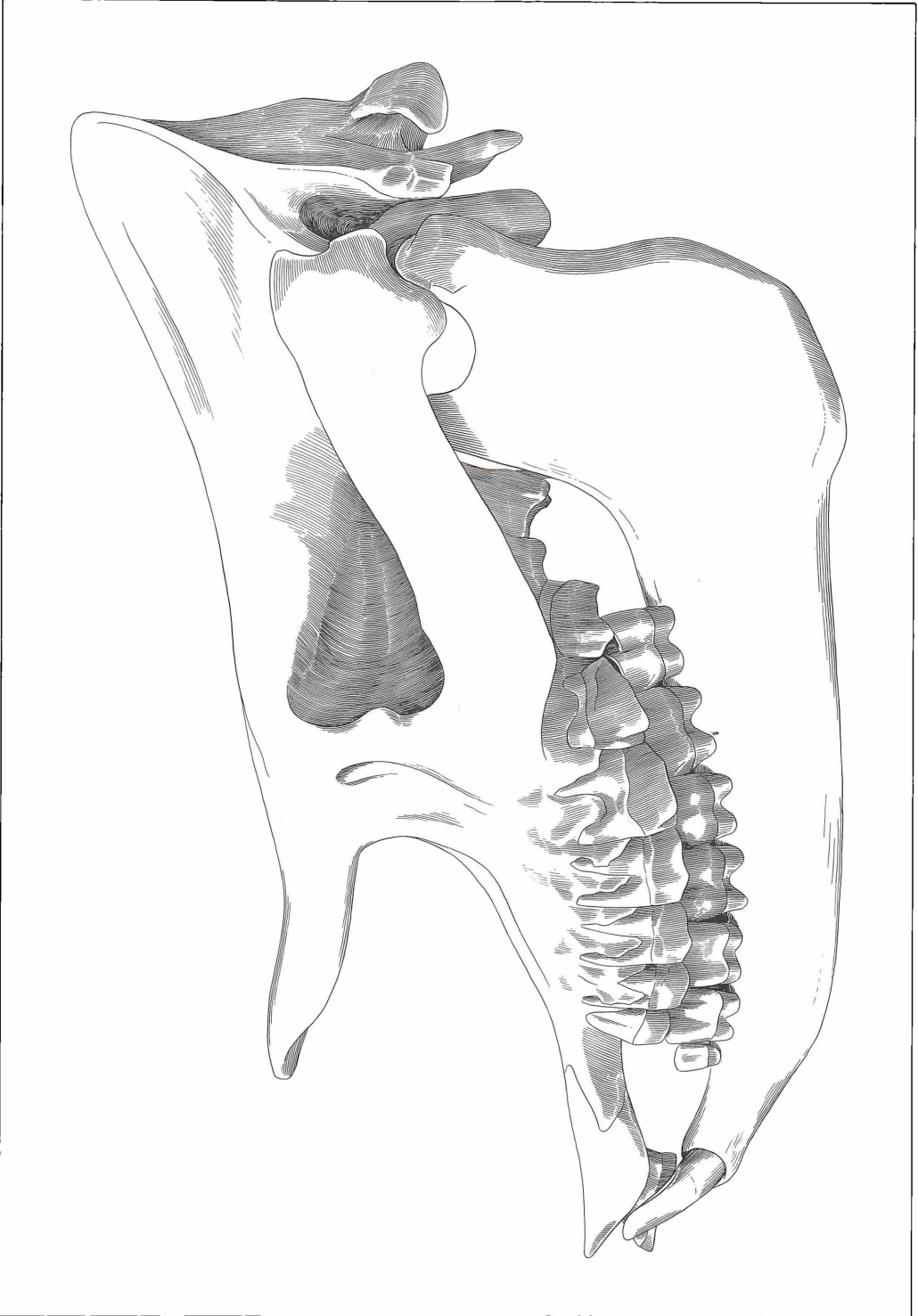


Abbildung 88. *Aceratherium*: Schädelrekonstruktion, Seitenansicht mit Unterkiefer, x 0,315.

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 Vordergliedmaße 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

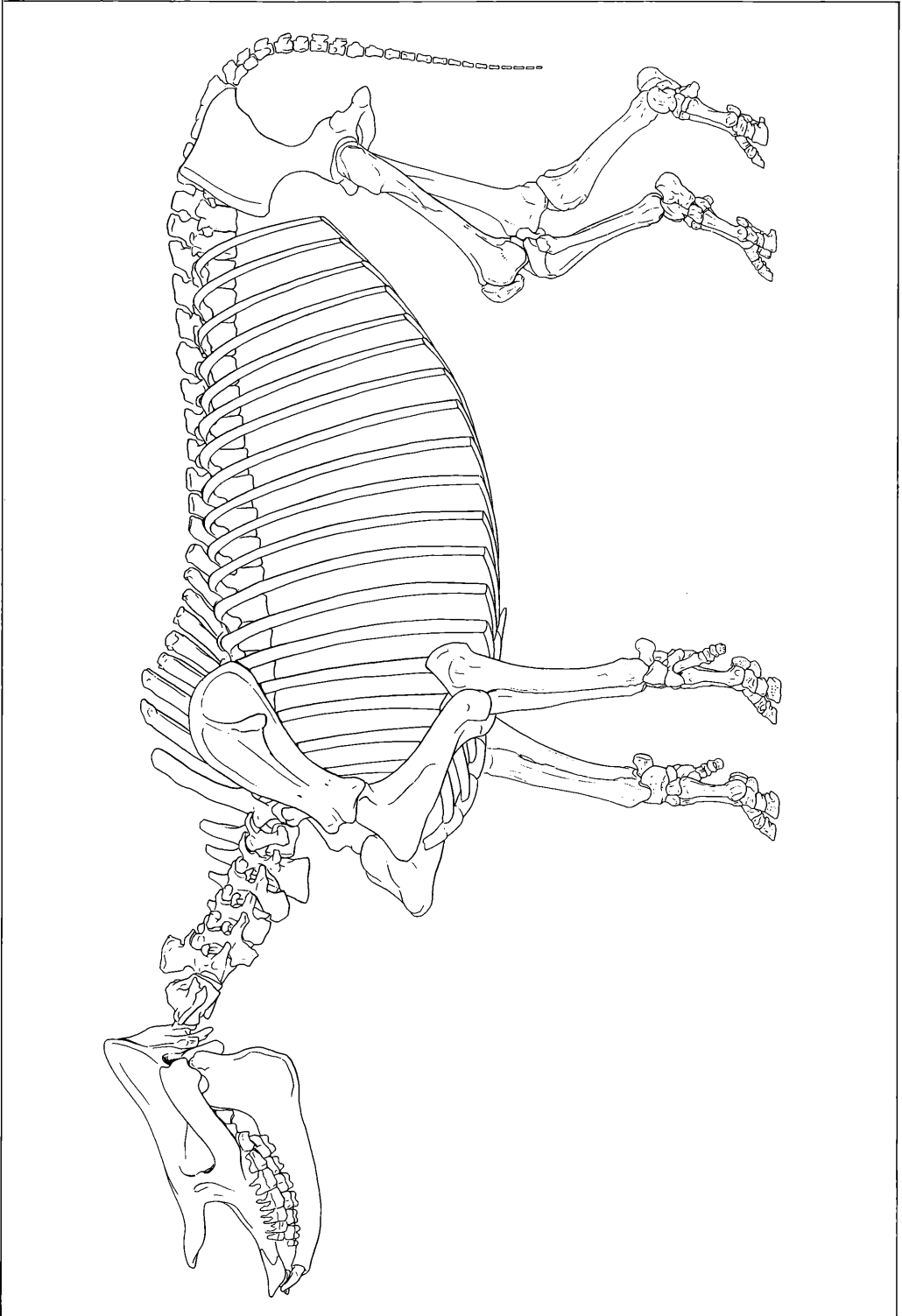
Elementen ausgebildet, jedoch nicht so stark, daß mit Bodenkontakt zu rechnen wäre. Der tapirartige Habitus der Vordergliedmaße des Höwenegg-*Aceratherium* liegt demnach vorwiegend im Unterarm-Ellenbogen-Bereich. Diese Tatsache legt die Vermutung nahe, daß die Position von der Körpermasse abhängig ist. 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.

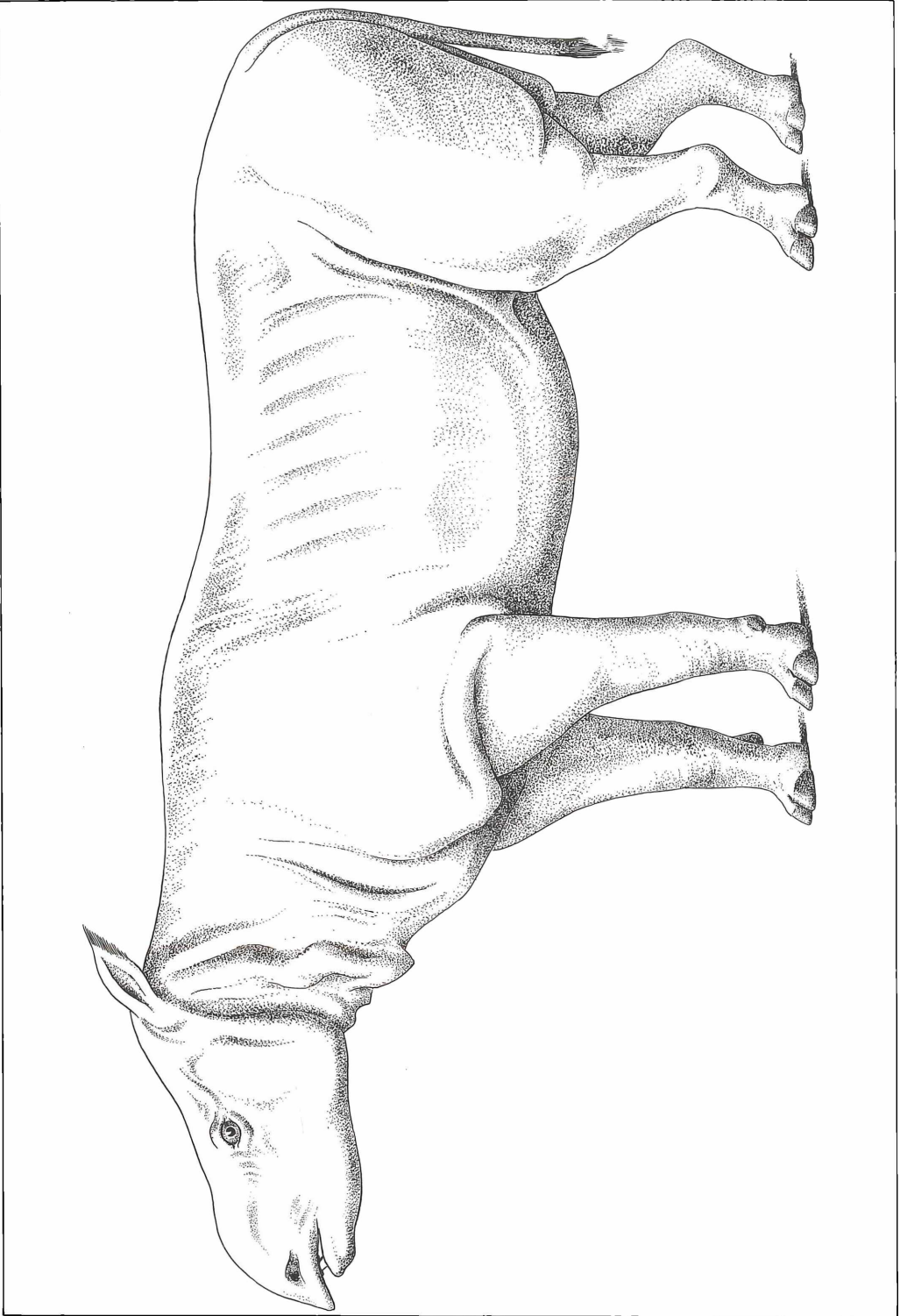


Abbildung 90. *Aceratherium*: Gesamtrekonstruktion des Tieres.



daß die Standhöhen von Widerrist und Kruppe erstaunlich gut harmonierten. 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 91a 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 91b 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 91c 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 91a wiedergegeben, um den „rhinocerotiden“ Charakter zu betonen, im Lebensbild (Titelbild) wurde hingegen Variante 91c 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

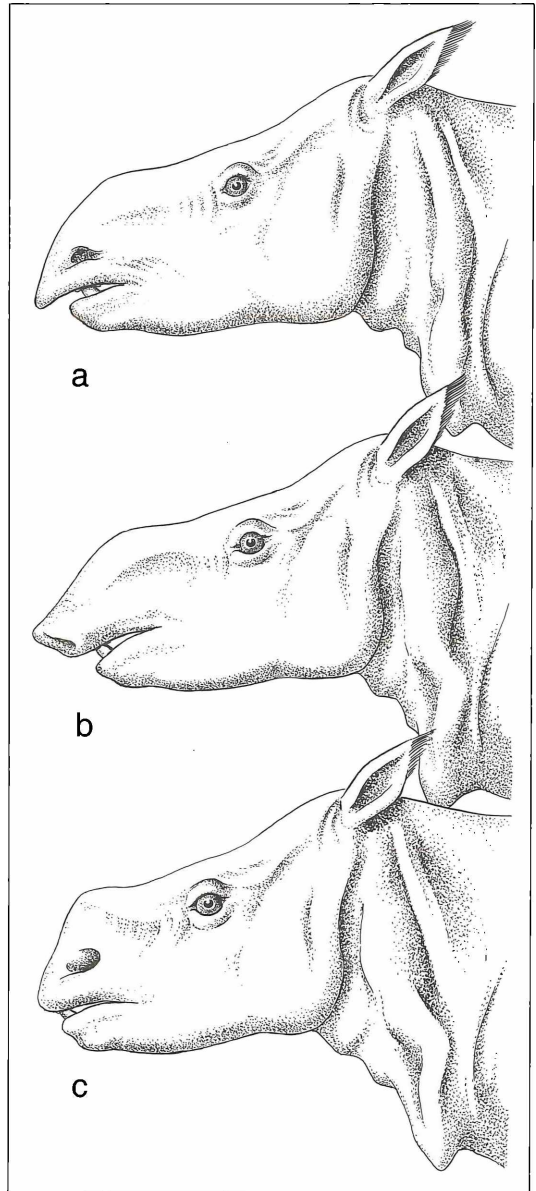


Abbildung 91. Diskussion der Morphologie der vorderen Kopfpartie von *Aceratherium*: a) „spitzmaulnashornartig“, b) „tapirartig“, c) urtümlich-perissodactyl“

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 MN9 des unteren Vallesium eingestuft. In diesen Süßwasserablagerungen wurden zwei nahezu vollständige Nashornskellette ausgegraben. Die Skellette 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 Skellette ergab, daß sie zu *Aceratherium incisivum* zu stellen sind. Die Skellette 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 Oberkieferbezaugung 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. Staatsslg. 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 paléocéologique. – 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 pleistocène 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 Sivalik-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 *Aceratherium*-Fauna Anatoliens. – Geol. Jb., **B**, **19**: 3–121; München.
- HOOIJER, 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. oberrh. 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 Sansan (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 Säugertierstätten. – 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 31 a. Gliedmaßelemente zum Skelett Rh. I/53

Vordergliedmaßen			Hintergliedmaße		
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  $M^2$  and right  $P_4$ ,  $M_1$  and  $M_3$ . 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  $M^2$ , greater than the range of variation. In addition,  $M^2$  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.

## Autor

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

#### $M^2$

Unter den *Chalicotherium*-Zähnen von Höwenegg fällt ein  $M^2$  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  $M^2$  von *Ch. goldfussi* aus dem Vallesien von Wien-Hetzendorf, Siebenhir-

ten bei Mistelbach [FUCHS 1881] und Gaiselberg bei Zistersdorf, NÖ. [ZAPFE 1949] in der Sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien zeigen alle die breite Depression zwischen Potocon und Hypocon.), während diese Senke bei *Ch. grande* in der Regel schmaler und gegen lingual durch einen Wulst abgeschlossen ist (SCHAEFER & ZAPFE 1971: Abb. 30). Der Zahn von Höwenegg erweist sich sowohl durch seine außerordentlichen Dimensionen als auch durch das beschriebene morphologische Merkmal eindeutig als zu *Ch. goldfussi* gehörig (Abb. 1).

Bei den hier folgenden Maßen ist bemerkenswert, daß die Längen-Breiten-Indizes von *Ch. goldfussi* aus Höwenegg und aus den Dinotheriensanden (WEHRLI 1939) vielfach unter jenen von *Ch. grande* liegen. Es scheint demnach die Vergrößerung der Zähne bei *Ch. goldfussi* vorwiegend in der Breite erfolgt zu sein, da in mesio-distaler Richtung in der Zahnreihe nur wenig Platz war.

Tabelle 1. M<sup>2</sup>

	<i>Ch. grande</i> Neudorf a. March (ZAPFE 1979: 29) n = 10	<i>Ch. goldfussi</i> Dinoth. Sde. Rheinhausen (WEHRLI 1939) n = 7	Höwenegg
Größte mesio-distale Länge	39,5–45,2	38,0–46,0	47,0
Größte linguo-buccale Breite	37,7–43,0	38,0–47,0	50,0
$\frac{\text{Länge} \times 100}{\text{Breite}}$	102–109	93,6–105,0	94,0

M<sub>3</sub> dext.

Ein großer letzter unterer Molar ohne Wurzeln (Abb. 2) mit geringer Abkautung ist durch beträchtliche Größe ausgezeichnet (vgl. Maße). Faßbare morphologische Unterschiede gegenüber *Ch. grande* bestehen nicht, dasselbe gilt für die Proportionen.

Tabelle 2. M<sub>3</sub>

	<i>Ch. grande</i> Neudorf a. March (ZAPFE 1979: 34) n = 10	<i>Ch. goldfussi</i> Dinoth. Sde. Rheinhausen (WEHRLI 1939) n = 4	Höwenegg
Größte mesio-distale Länge	40,3–46,0	48,0–51,0	49,0
Talonidbreite	22,0–26,3	26,0–28,0	27,0
$\frac{\text{Talonidbreite} \times 100}{\text{Länge}}$	50,0–56,0	52,9–56,2	56,0

M<sub>1</sub> dext.

Ein erster unterer Molar mit geringer Abkautung. Das mesiale Joch und beide Wurzeln sind ergänzt. Es wird deshalb von einer Abbildung Abstand genommen. Auch

bei diesem Zahn sind die Dimensionen groß und passen gut zu den Zähnen aus den Dinotheriensanden (vgl. Maße). Ähnliches gilt für die Proportionen. Dem Verhältnis zwischen Trigonid- und Talonidbreite dürfte Bedeutung zukommen, da es sich bei P<sub>4</sub> wiederholt und auch bei den Zähnen aus den Dinotheriensanden vorkommt. – Der distale Wurzelstumpf trägt auf der lingualen Seite eine kieförmige Erhebung, die nur als individuelle Besonderheit zu werten ist.

Tabelle 3. M<sub>1</sub>

	<i>Ch. grande</i> Neudorf a. March (ZAPFE 1979: 36) n = 10	<i>Ch. goldfussi</i> Dinoth. Sde. Rheinhausen (WEHRLI 1939) n = 6	Höwenegg
Größte mesio-distale Länge	28,1–33,2	36,0–39,0	35,4
Trigonidbreite	15,7–20,3	20,5–23,0	±20,8
Talonidbreite	16,8–21,6	20,0–23,5	20,5
$\frac{\text{Trigonidbreite} \times 100}{\text{Talonidbreite}}$	89,7–96,1	91,4–105,0	101,0

P<sub>4</sub> dext.

Es liegt ein vollständiger P<sub>4</sub> dext. vor, der kaum abgekaut ist und noch beide vollständigen Wurzeln besitzt (Abb. 2). Auch dieser Zahn erweist sich im Vergleich zu *Ch. grande* als groß und verhält sich in seinen Proportionen wie M<sub>1</sub> und manche Zähne aus den Dinotheriensanden (vgl. Maße).

Tabelle 4. P<sub>4</sub>

	<i>Ch. grande</i> Neudorf a. March (ZAPFE 1979: 38) n = 10	<i>Ch. goldfussi</i> Dinoth. Sde. Rheinhausen (WEHRLI 1939) n = 5	Höwenegg
Größte mesio-distale Länge	21,0–24,8	29,5–31,5	25,0
Trigonidbreite	14,5–16,1	16,5–19,5	17,8
Talonidbreite	15,4–18,1	17,5–19,5	17,2
$\frac{\text{Trigonidbreite} \times 100}{\text{Talonidbreite}}$	84,0–96,0	94,2–100,0	103,0

Morphologische Unterschiede zwischen *Ch. grande* und *Ch. goldfussi* sind an den Unterkieferzähnen bisher noch nicht bekannt. Die mandibularen Zähne von Höwenegg sind in den meisten Dimensionen größer als *Ch. grande* und zeigen teilweise einen Unterschied in den Proportionen, der auch an Zähnen der Typuslokalität vorkommt (WEHRLI 1939). Man darf sie deshalb zu *Ch. goldfussi* zählen. – Der Erhaltungszustand des M<sub>1</sub> dext. und P<sub>4</sub> dext. ist so ähnlich, daß man annehmen

darf, daß sie einem Individuum angehören. Für den  $M_3$  dext. ist das nicht gesichert.

## 2.2 Postcraniales Skelett

### 2.2.1 Humerus

Ein sehr großer Humerus dext. ist erhalten (Abb. 3). Das Distale ist beschädigt, und es fehlt der größte Teil der Trochlea und der Epicondylus lateralis. In der Schaftmitte, oberhalb der ausgeprägten Tuberositas teres ist ein Teil des Schaftes ergänzt. Es sind aber An-

zeichen dafür vorhanden, daß der obere und untere Teil des Schaftes unter dem Gips durch eine Knochenbrücke verbunden sind. Man kann daher die Länge des Humerus trotz seiner Beschädigungen – vor allem am distalen Ende – mit einiger Genauigkeit auf 610 mm schätzen. Andere Maße sind infolge der Beschädigungen und Ergänzungen kaum möglich. Der Querschnitt etwa in der Schaftmitte ist dreieckig. Am proximalen Ende des Humerus fehlt ein Teil des Tuberculum maius. Man kann aber auf der intakten Gelenkfläche des Caput deren größten (118 mm) und kleinsten Durchmesser

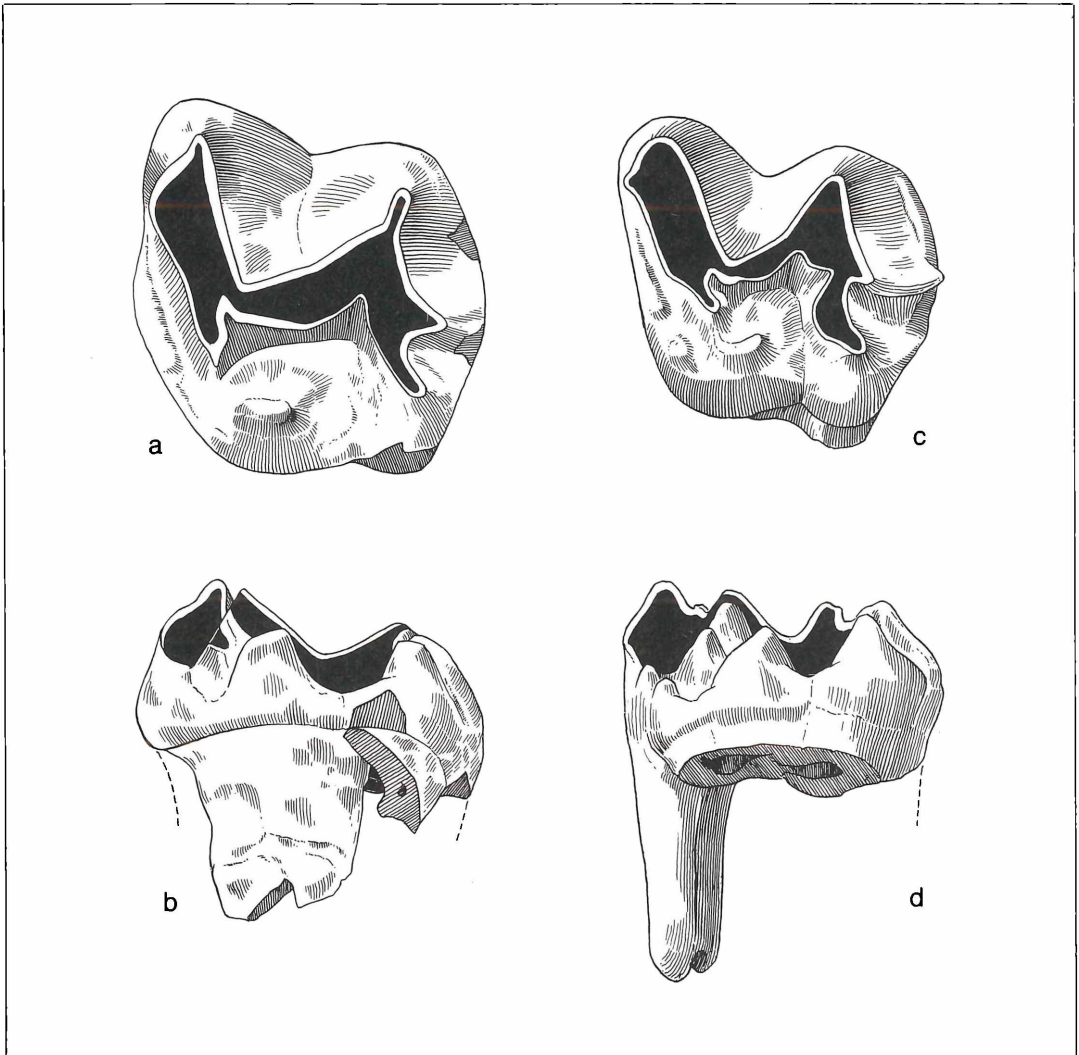


Abbildung 1. a–b *Chalicotherium goldfussi* KAUP,  $M^2$  sin., Vallesien, Höwenegg (LNK te pl 3), c–d *Chalicotherium grande* (BLAINV.),  $M^2$  sin., Mittel-Miozän, Spalte von Neudorf a. d. March (CSSR) (NHMW 1975/1754), a) und c) Ansicht der Kaufläche, b) und d) Ansicht von lingual (palatinal), man beachte die breite offene Depression zwischen Protocon und Hypocon bei *Ch. goldfussi* (b) und den schmälere Einschnitt bei *Ch. grande* (d), x 1. Alle Zeichnungen: O. GARRAUX.



(106 mm) messen. Infolge des ungünstigen Erhaltungszustandes ist es zweckmäßig, nur die besterhaltene Seite des Knochens abzubilden (Abb. 3).

Vergleicht man die Morphologie mit dem Humerus von *Ch. grande* (ZAPFE 1979: Abb. 69), so sind keine wesentlichen Unterschiede erkennbar, vorbehaltlich des unvollständigen Distalendes. Beschädigungen der Tubercula des Proximalendes (bes. Tub. maius) bedingen deren geringeres Hervortreten in Abbildung 3 im Vergleich zu der zitierten Abbildung von *Ch. grande*. Es besteht somit auch in dieser Hinsicht kein Unterschied. Die stark beschädigte Region der Tuberositas deltoidea befindet sich auf der nicht abgebildeten Vorderseite des Knochens. Was jedoch sogleich auffällt, ist die bedeutende Größe des Humerus von Höwenegg. Er entspricht ziemlich genau dem größten Humerus-Fragment von *Ch. grande* aus Neudorf an der March (C 23 a bei ZAPFE 1979: 117), wobei die größten und kleinsten Durchmesser der Caputfläche sich ungefähr entsprechen.

Man kann daher zusammenfassen, daß die erhaltenen Teile des Humerus gegenüber *Ch. grande* keinen deutlichen morphologischen Unterschied erkennen lassen, daß dieser Humerus aber dimensionell dem größten Individuum von *Ch. grande* entspricht. Die vollständigen Humeri aus Neudorf haben 542 und 500 mm Länge. Der Humerus aus Höwenegg zeigt damit größenmäßig das-

selbe Verhalten wie alle übrigen Belege von *Chalicotherium* dieser Lokalität, nämlich am oberen Rand der Schwankungsbreite oder größer als *Ch. grande*. Dieses Verhalten ist bisher für fast alle Funde von *Ch. goldfussi* kennzeichnend.

#### 2.2.2 Grundphalanx dext. des III. Fingers der Hand

Die Tatsache, daß im postcranialen Skelett von *Ch. goldfussi* immer wieder gut faßbare Unterschiede gegenüber dem Vorläufer *Ch. grande* feststellbar sind, wird durch einen Fund aus dem Wiener Becken neuerlich erwiesen. Es handelt sich um eine Grundphalanx des III. Fingers der Hand dext. aus dem Pontien (Turolien) von Prottes im nördlichen Wiener Becken. Diese Grundphalanx ist auf Abbildung 4 im Vergleich mit der entsprechenden Phalanx von *Ch. grande* dargestellt. Die Aufsicht auf die proximale Gelenkfläche läßt auf den ersten Blick erkennen, daß diese bei *Ch. goldfussi* größer, breiter und seichter ist als bei *Ch. grande*. Man kann allein daraus schon mit großer Wahrscheinlichkeit erschließen, daß auch das Metacarpale III von *Ch. goldfussi* durch unterscheidende Merkmale gekennzeichnet ist, wie man das bereits von den Metatarsalia kennt (ZAPFE 1949; SCHAEFER & ZAPFE 1971, ZAPFE 1979: Abb. 129, 132). Auch die weniger gut erhaltene distale Gelenkfläche läßt erkennen, daß sie nicht die halbkreisfö-

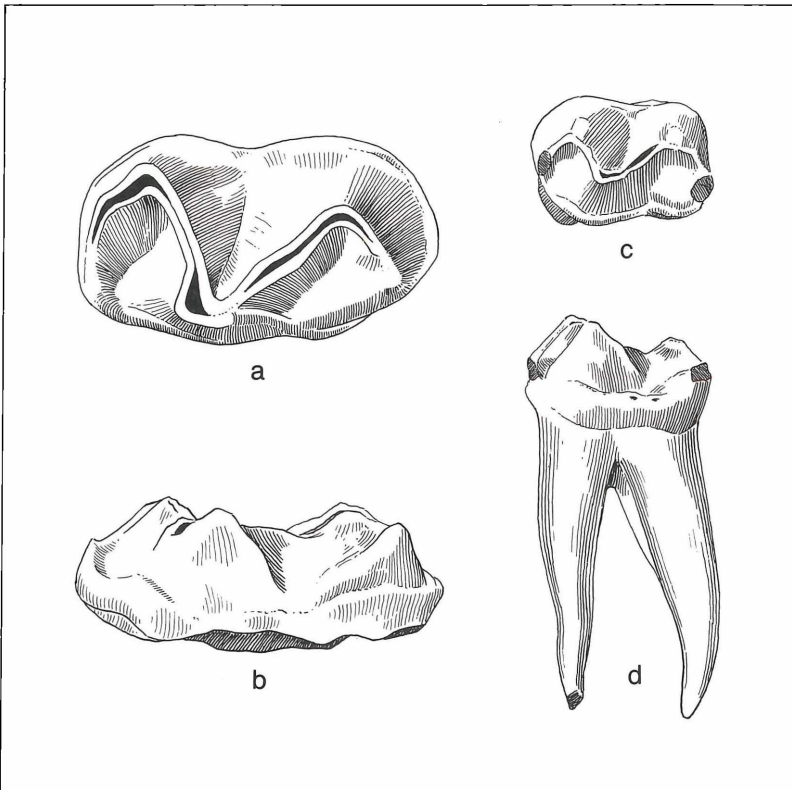


Abbildung 2. a–b *Chalicotherium goldfussi* KAUP, M<sub>3</sub> dext., Vallesien, Höwenegg (LNK te pli 1), a) Ansicht der Kaufläche, b) Ansicht lingual, c–d *Chalicotherium goldfussi* KAUP, P<sub>4</sub> dext., Vallesien, Höwenegg (LNK te pli 2), c) Ansicht der Kaufläche, d) Ansicht lingual, x 1.

mige Rollenform von *Ch. grande* aufweist, sondern eigenartig geknickt ist, wie dies bei den Phalangen des Fußes von *Ch. grande* bekannt ist (ZAPFE 1979: 242 und Abb. 136–138). Die in der Hand von *Ch. grande* mögliche weitgehende Scharnierbewegung war bei *Ch. goldfussi* offenbar eingeschränkt. Ein deutlicher Unterschied gegenüber *Ch. grande* besteht ferner in der Län-

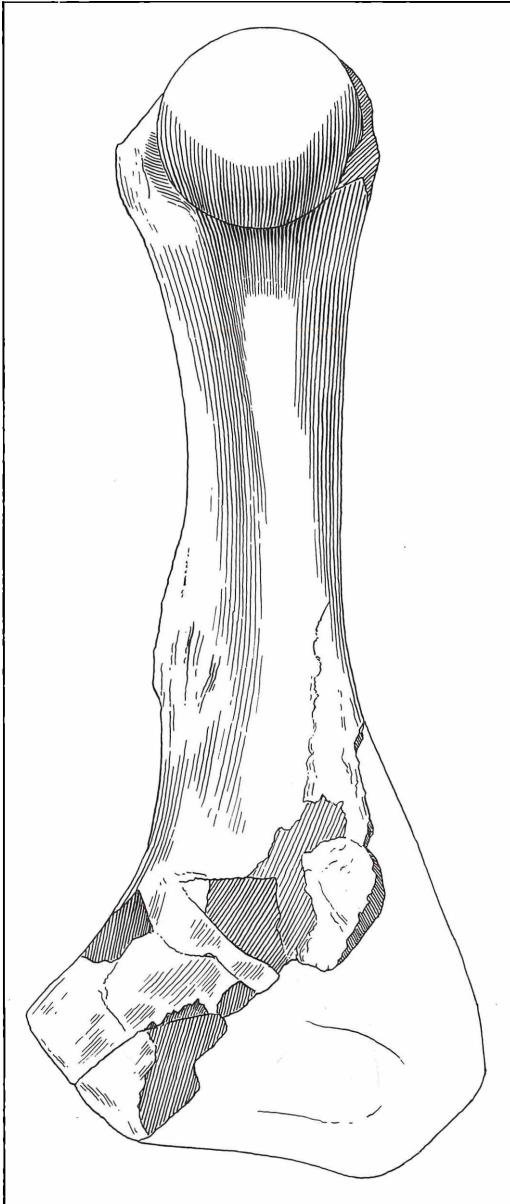


Abbildung 3. *Chalicotherium goldfussi* KAUP, Humerus dext., Vallesien, Höwenegg (Museum Donaueschingen Hö 01), Ansicht von hinten (dorsal),  $\times 1/2$ .

ge des Corpus der Phalanx zwischen dem Rand der proximalen Gelenkfläche und dem distalen Ende des Knochens. Dieser Abstand ist bei *Ch. goldfussi* relativ bedeutend kürzer als bei *Ch. grande* (Abb. 4 a, c). Das vorliegende Material ist zu gering, um exakt zu erschließen, welche funktionellen Auswirkungen diese Besonderheiten der Grundphalanx gehabt haben. Wahrscheinlich ist, daß die Beweglichkeit der Finger bei *Ch. goldfussi* geringer war. In der Gesamtform ist diese Grundphalanx jener von *Ch. grande* ähnlich und zeigt auch die größere Höhe der lateralen Seite des Knochens, welche die Bestimmung der Körperseite ermöglicht (Abb. 4 b, d), ferner die für den III. Finger kennzeichnende ungefähr symmetrische Gestalt. Gewisse Unterschiede ergeben sich in den Proportionen, wie aus den Maßen (s. unten) ersichtlich.

In den Dimensionen liegt die Grundphalanx von *Ch. goldfussi* mit einigen Maßen nahe den größten Werten von *Ch. grande*. Die distale Breite und die dorso-volare Höhe sind jedoch relativ gering. Der hohe Index aus proximaler Breite und Länge zeigt an, daß die Phalanx relativ breiter ist als jene von *Ch. grande* (vgl. auch Abb. 4). Der kleine Index aus distaler und proximaler Breite bestätigt ebenfalls diese Proportion.

Man kann daher zusammenfassen, daß die Grundphalanx von *Ch. goldfussi* sowohl in der Form als auch in Proportionen von *Ch. grande* verschieden ist.

Tabelle 5. Grundphalanx III (manus)

	<i>Ch. grande</i> Neudorf a. March (ZAPFE 1979: 161) n = 10	<i>Ch. goldfussi</i> Prottes, NÖ (Abb. 4)
Größe proximale medio-laterale Breite	46–58	56
Größe Länge	72–87	80,5
Größe distale medio-laterale Breite	30–37	31,5
Größe distale dorso-vol. Höhe	29–39	33
<u>proximale Breite x 100</u> Länge	62–68	69,5
<u>distale Breite x 100</u> proximale Breite	58–69	56,2

### 2.2.3 Koossifizierte Grund- und Mittelphalanx III dext. des Fußes

Auch bei dem Material von Höwenegg zeigt sich, daß markante Unterschiede vor allem im postcranialen Skelett zu erwarten sind. Die koossifizierte Grund- und Mittelphalanx dext. des III. Strahles des Fußes (Abb. 5) zeigt sich durch die Koossifizierung als deutlich verschieden von *Ch. grande*. In dem sehr zahlreichen Material von *Ch. grande* aus Neudorf an der March, ČSSR. (ZAPFE 1979) lassen die distalen Gelenkflächen der Grundphalanx III wohl eine zwischen den beiden Kielen, der Gelenkrolle medio-lateral verlaufende Sperrschwel-

len erkennen, der in der proximalen Gelenkfläche der Mittelphalanx eine entsprechende Morphologie gegenübersteht (ZAPFE 1979: Abb. 137, 140). Das Gelenk war dadurch arretiert und praktisch kaum mehr beweglich, wie das bei ZAPFE (1979: Abb. 144) dargestellt ist. Diese Stellung der Fußphalangen bei *Ch. grande* entspricht durchaus dem koossifizierten Phalangenpaar von Hö-

weneegg (Abb. 5). Man kann daher in der weitgehend eingeschränkten Beweglichkeit dieser Phalangen bei *Ch. grande* bis zur Koossifikation und völligen Steifheit bei *Ch. goldfussi* einen direkten Evolutionsschritt sehen.

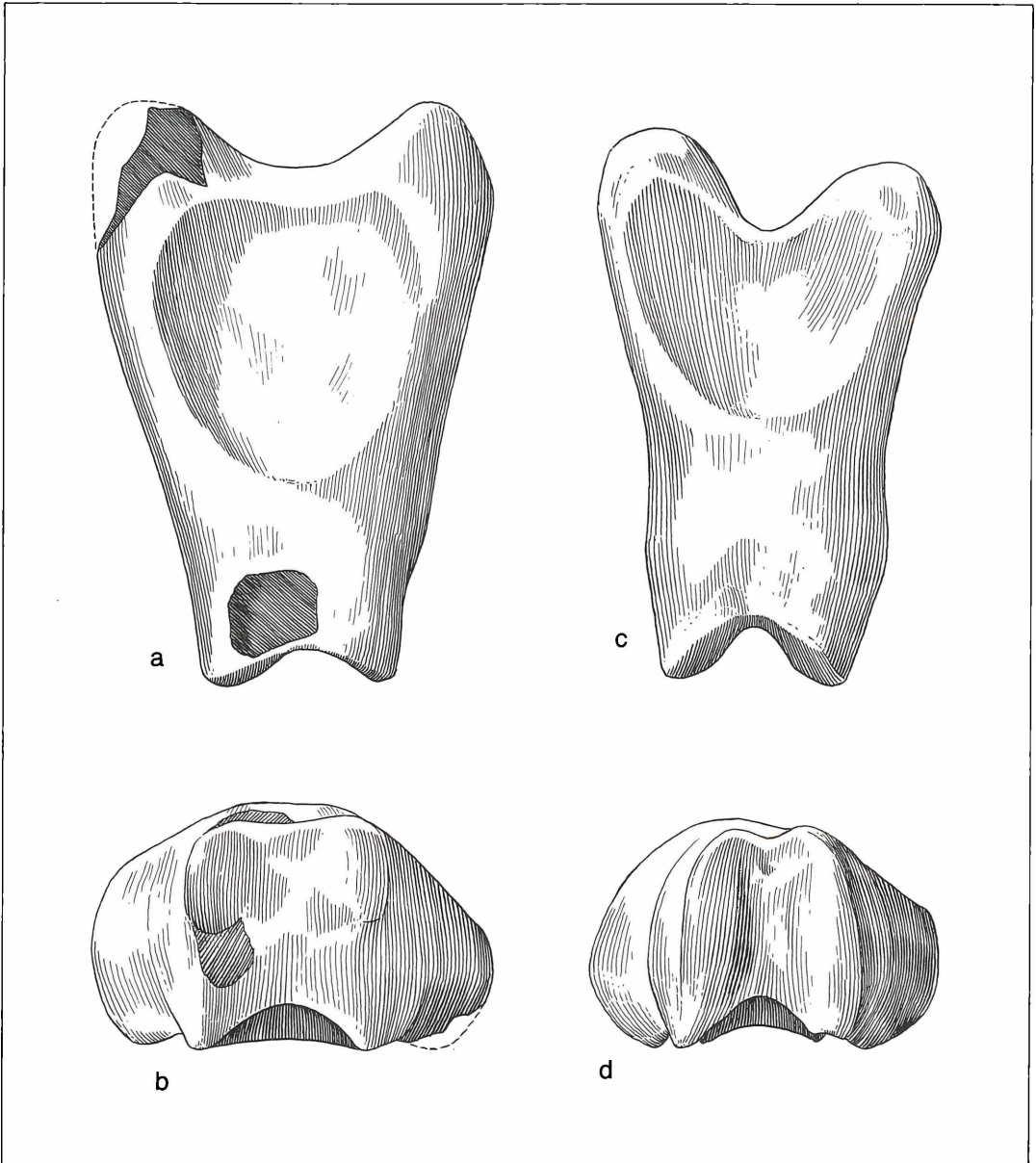


Abbildung 4. a–b *Chalicotherium goldfussi* KAUP, Grundphalanx III dext. der Hand, Pontien (Turolien) Prottes, nördl. Wiener Becken, NÖ (NHMW 1958/293), c–d *Chalicotherium grande* BLAINV., Mittel-Miozän, Spalte von Neudorf a. d. March (ČSSR) (NHMW 1975/1754), a) und c) Ansicht von oben (proximal), b) und d) Ansicht distal, x 1.

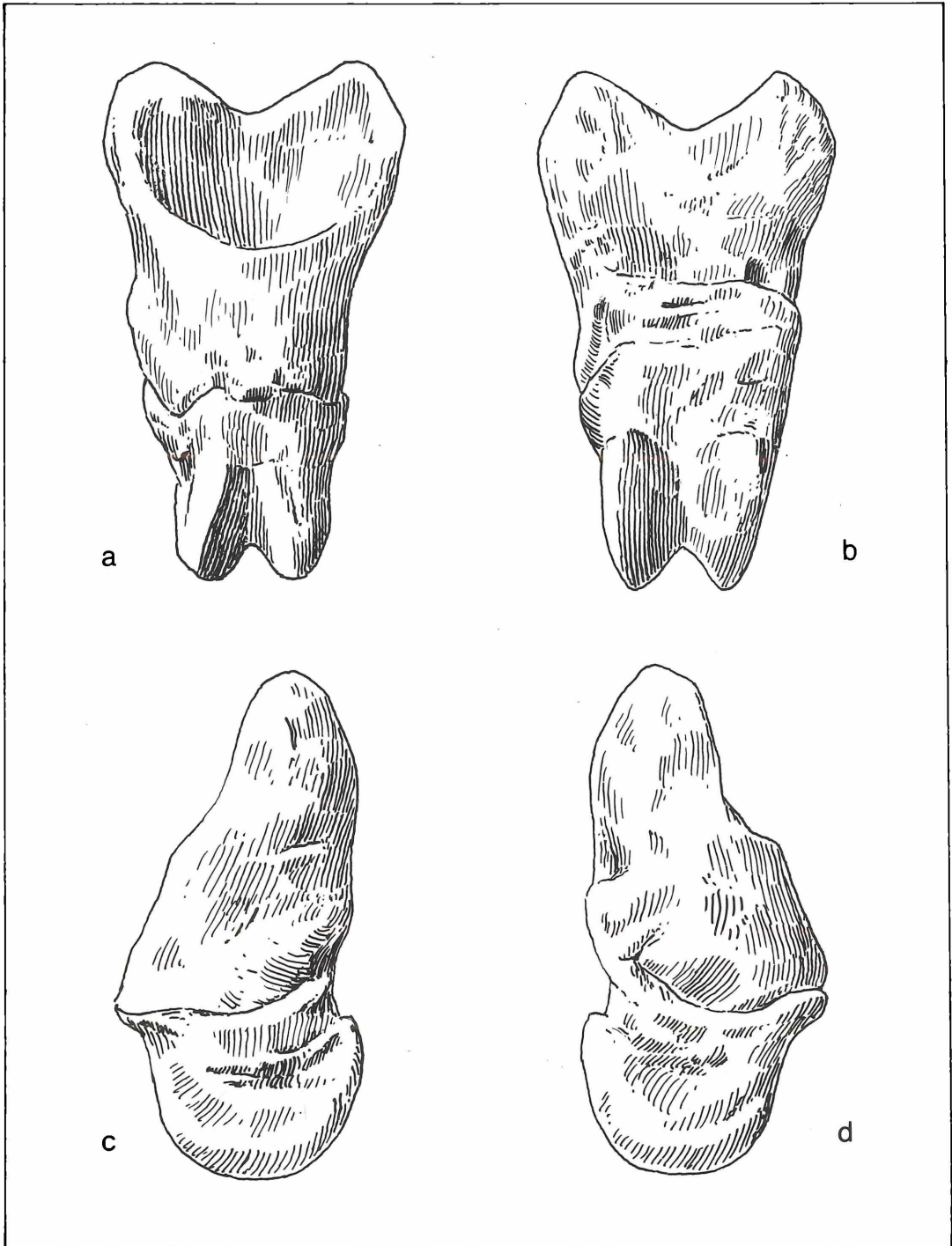


Abbildung 5. *Chalicotherium goldfussi* KAUP, Koossifizierte Grund- und Mittelphalanx III dext. des Fußes (Museum Donaueschingen Hö 142), a) Ansicht von oben (proximal), b) von unten (plantar), c) medial, d) lateral, x 1.

Tabelle 6. Grundphalanx III (pes)

	<i>Ch. grande</i> Neudorf a. March (ZAPFE 1979: 242) n = 10	<i>Ch. goldfussi</i> Höwenegg (Koossifiziert)
Größte proximo- distale Länge	51,0–57,0	56,4
Größte proximale Breite	37,0–45,5	46,0
Größte distale Breite	26,5–31,0	32,1
Größte dorso-plantare Höhe lateral	23,0–29,5	27,3
Größte dorso-plantare Höhe medial	19,0–27,5	25,5
<u>proximale Breite x 100</u> Länge	75–84	81,5

Tabelle 7. Mittelphalanx III (pes)

	<i>Ch. grande</i> Neudorf a. March (ZAPFE 1979: 246) n = 10	<i>Ch. goldfussi</i> Höwenegg (Koossifiziert)
Größte proximo- distale Länge	31,0–41,0	±34,5
Größte medio-laterale Dicke <u>Dicke x 100</u> Länge	24,5–30,5 64–79	31,0 89,8
Größte dorsale Breite der distalen Rolle	14,0–17,5	21,0
Größte plantare Breite der distalen Rolle	21,5–26,0	23,2
Größte dorso-plantare Höhe des proximalen Gelenkendes <u>proximale Höhe x 100</u> Länge	31,5–39,5 92–106	40,5 117,3

In morphologischer Hinsicht unterscheiden sich die beiden Phalangen von Höwenegg kaum von *Ch. grande*. Es ist dort auch eine Variabilität in der Form des proximalen Endes und der Corpuslänge der Grundphalanx zu beobachten, die aus den wenigen Abbildungen bei ZAPFE (1979) nicht ersichtlich ist. Der Vergleich mit einem großen Material in der Sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien zeigt, daß außer der Koossifikation keine morphologischen Unterschiede feststellbar sind. Die topographische Bestimmung der Grundphalanx von Höwenegg stützt sich auf den symmetrischen Bau der proximalen Gelenkfläche und auf die relative Länge des Corpus zwischen dem distalen Rand der proximalen und dem Oberrand der distalen Gelenkfläche. Die Körperseite ergibt sich u. a. aus der größeren lateralen Höhe des Corpus. Der ziemlich symmetrische Bau der Grundphalanx ist – wie auch in der Hand – für den mittleren Strahl kennzeichnend.

Die Mittelphalanx III zeigt ebenfalls gegenüber *Ch. grande* keine ausgeprägten Unterschiede. Sie ist ziemlich symmetrisch gebaut. Die Körperseite ergibt sich aus der stärkeren Wölbung der medialen Flanke. Der plantare Callus der Koossifikation beeinträchtigt die Messungen.

In den Maßen zeigt sich, daß das *Ch. goldfussi* aus Höwenegg ziemlich nahe der Obergrenze der Schwankungsbreite von *Ch. grande* gelegen ist und diese z. T. auch überschreitet. Es entspricht das gut den Verhältnissen am Gebiß. Auch in den Proportionen sind einige kleine Unterschiede erkennbar.

Über die funktionelle Bedeutung der Koossifikation für den Fuß ist aufgrund des einzigen Beleges noch kein abschließendes Urteil möglich. Es hängt diese Unbeweglichkeit wohl mit der ausschließlichen Schreitfunktion der Hinterextremität zusammen.

### 3. Überlegungen zur Biostratonomie und Ökologie von *Ch. goldfussi* und der Fauna von Höwenegg

*Chalicotherium* als Waldbewohner ist in vielen miozänen Faunen ein eher seltenes Element. Es beweisen aber die Funde von *Ch. grande* aus der Spalte von Neudorf an der March (ČSSR) mit etwa 60 Individuen, daß das Tier auch sehr häufig aufgetreten ist (ZAPFE 1979: 56). Die Seltenheit an manchen Fundorten könnten daher besonderen Umständen zuzuschreiben sein. In der Höwenegg-Fauna ist die Zahl der Individuen nur schwierig zu schätzen. Wenn man annimmt, daß die mandibularen Zähne, ferner die koossifizierten Phalangen des Fußes je einem Individuum entsprechen, dann könnten vielleicht der sehr große  $M_2$  und der Humerus einem dritten Tier mit den typischen großen Dimensionen des *Ch. goldfussi* angehören.

Man kann daher die Gesamtzahl auf 3 bis maximal 4 Individuen schätzen, die außerdem nur durch sehr wenige Knochen und Zähne dokumentiert sind. In Schotterfaunen, wie den rheinhessischen Dinotheriensanden oder den Schottern des pannonischen und pontischen Donau-Vorläufers im Wiener Becken, wäre das ein durchaus normaler Sachverhalt: Die Skelette zerfielen im strömenden Wasser und wurden teilweise überhaupt zerstört. Auf der Fundstelle Höwenegg mit auffällig zahlreichen mehr oder weniger vollständigen Skeletten von *Hipparion*, *Miotragocerus* und *Aceratherium* ist die spärliche Vertretung von *Chalicotherium* aber ein auffälliger Umstand.

Wenn hier nun versucht wird, dafür eine Erklärung zu finden, so ist das sicherlich ein gewagtes Unternehmen ohne die Lokalität zu kennen oder dort ausgegraben zu haben. Es liegen aber so eingehende Grabungsberichte und Darstellungen dieses Fundortes vor – besonders die Zusammenfassung von TOBIEN (1986) –, daß man sich über wichtigste Einzelheiten ein befriedigendes Bild machen kann (vgl. auch TOBIEN 1951, TOBIEN 1954, JÖRG, REST & TOBIEN 1955, TOBIEN 1956, TOBIEN & JÖRG 1959). Über die Vorstellungen der Ausgräber von der

Ökologie des Höweneggs geben die Darstellungen von Lebensbildern im Museum für Naturkunde in Karlsruhe eine ausreichende Auskunft (RIETSCHEL, TRUNKO & WEISSBRODT 1985).

Höwenegg ist im Jungtertiär Europas eine der reichsten Fundorte mit vollständigen Huftierskeletten, vielleicht in dieser Hinsicht überhaupt die reichste. Betrachtet man den Lageplan der Skelette bei TOBIEN (1986, Taf. 1) und bedenkt man, daß weitere Skelette bei Fortsetzung der Grabungen zu erwarten sind, so drängt sich sogleich die Frage auf, welche Umstände die Zerstörung der Kadaver verhindert haben. Die Lebensbilder im Museum in Karlsruhe, die wohl der Meinung der Ausgräber und Erforscher von Höwenegg entsprechen, zeigen einen maarähnlichen See in unmittelbarer Nachbarschaft des basaltischen Hegau-Vulkanismus. Auch sind vulkanische Tuffe und Tuffite am einbettenden Sediment beteiligt. Wenn man nun annimmt, daß die Leichen der Huftiere nach deren Tod unmittelbar in den See gelangten, so müßten die von Verwesungsgasen aufgetriebenen Kadaver doch bis zur Einbettung einige Zeit gedriftet und dem Angriff von Raubtieren und Aasfressern ausgesetzt gewesen sein. Welche Umstände aber haben das verhindert? Als Beispiel von Leichenfeldern, die aasfressenden Raubtieren zugänglich waren, seien nur die turolischen Fundstellen von Pikermi (Griechenland) zitiert, wo nicht nur die kennzeichnenden Bißspuren der Hyänen zu sehen sind, sondern auch das quantitative Zurücktreten von Rippen und Wirbeln auffällt, die dem Raubtierfraß anheimgefallen sind.

Hier soll nun folgende Erklärung zur Diskussion gestellt werden: Es haben vulkanische Kohlendioxid-Exhalationen stattgefunden, die über dem Wasser zeitweise eine lebensfeindliche Schicht bildeten, in der die zur Tränke kommenden Tiere zugrunde gingen und ihre Kadaver dem Angriff der Aasfresser entzogen waren. Es waren Antilopen und Hipparionen mit relativ geringer Widerristhöhe (*Hipparion* ca. 120 cm), die sich nicht über die giftige Gasschicht erheben konnten. Dasselbe gilt auch für die Nashörner. Hingegen scheinen die großen Proboszidier (z. B. *Dinotherium*), die man an so einer Wasserstelle zuerst erwarten würde, von dieser Todesart kaum betroffen. Sie ragten aus der Gasschicht heraus und dasselbe ist für *Ch. goldfussi* mit einer Widerristhöhe von mindestens 170 cm wahrscheinlich (vgl. ZAPPE 1979: Abb. 155). Außerdem konnte sich das Tier auch auf die Hinterbeine erheben. Es würde sich daraus die Seltenheit der Proboszidier und Chalicotherien in der Höwenegg-Fauna erklären. Ökologisch fügt sich *Chalicotherium* als Waldbewohner gut in die vallesische Waldfauna des Höwenegg ein. Für die Villafranchien-Fauna von Senèze (Frankreich), die ebenfalls durch vollständige Skelett-Erhaltungen ausgezeichnet ist, wurde eine derartige Einwirkung vulkanischer Gase des Auvergne-Vulkanismus bereits in Betracht gezogen: „des emissions de gaz volcaniques délétères ont pu causer de nombreuses morts“ (DEVIS 1970: 71).

Auch für das berühmte Vorkommen fossiler Wirbeltiere

im Eozän von Messel (Hessen) wurde die Möglichkeit ähnlicher Vorgänge in Erwägung gezogen (RIETSCHEL 1987).

Zur Unterstützung dieser Auffassung lassen sich eine Reihe von Beobachtungen in der Gegenwart anführen. Die klassische Hundsgrotte in den phlegräischen Feldern bei Neapel, in der nur Tiere geringer Körpergröße dem Gas zum Opfer fallen, findet sich in älteren Geologie-Lehrbüchern oft erwähnt (z. B. SCHAFFER 1916: 81, dort auch „Todestal“ auf Java etc.). Eindrucksvoller sind die Schilderungen der Leichenfelder in afrikanischen Vulkangebieten. BOURLIÈRE und VERSCHUREN (1960) beschreiben dies aus dem Albert-Nationalpark im ehemaligen Belgisch-Kongo. Unter den Todesursachen der Huftiere ist ein eigenes Kapitel „le volcanisme“ gewidmet (1960: 134–137). VERSCHUREN beschreibt das Phänomen unter dem Titel „Natürliche Gaskammern und Elefantenfriedhöfe“ ausführlich (1970: 41–45). In dem großen Vulkangebiet sind die Kohlendioxid-Exhalationen entsprechend groß und die gelegentlich mächtige Gasschicht wird dann auch den Elefanten verhängnisvoll. Die Verhältnisse in diesen „Masukus“, wie sie die Eingeborenen nennen, sind jedoch wechselnd. „Recht oft ist während des Tages das übrigen unsichtbare Gas nicht vorhanden oder es lagert unmittelbar über dem Boden. Aber in der Dämmerung nimmt die Luftfeuchtigkeit zu und mit ihr steigt die Giftgasschicht; sie kann zwei oder drei Meter hoch werden . . .

. . . Manchmal scheint die Giftschicht nur zögernd in die Höhe zu steigen und nur ein oder höchstens zwei Meter zu erreichen. So erkläre ich mir die vielen Kadaver von Elefantenkälbern; die ausgewachsenen Tiere kommen dank ihrer Größe mit dem Leben davon“ (VERSCHUREN 1970: 41–42). Der Vorgang spielt sich also keineswegs in Form einer Katastrophe ab, sondern als langsame, sich wiederholende Ereignisse. In Zwischenperioden kann dann auch eine Zerstörung von Leichen durch Raubtiere, Verschleppung und Verdriftung von Skeletteilen immer wieder stattgefunden haben. Auch wird für die Höwenegg-Tierwelt ein katastrophaler Untergang von den Ausgräbern und Erforschern ausdrücklich abgelehnt (TOBIEN 1986: 30).

Tatsächlich gibt es jedoch auch katastrophale Gasausbrüche, wie jener des Kratersees Lake Nyos in Kamerun: „Without warning one summer evening in 1986, a lethal jet of carbon dioxide spewed from Lake Nyos in West Africa, snuffing out the lives of 1.700 villagers“ (STAGER 1987: 404). Kohlendioxid-Ausbrüche können somit auch in großen Maßstäben stattfinden und die Fachliteratur enthält weitere Angaben über ähnliche Erscheinungen. Wenn nun die hier vorgetragene Hypothese für Höwenegg ganz oder teilweise zutrifft, so würden sich daraus ergänzende Vorstellungen über die Entstehung der Fossilagerstätte ergeben und es würde die Seltenheit großwüchsiger Säugetiere wie Proboszidier und das *Chalicotherium goldfussi* verständlich werden.

#### 4. Zusammenfassung

Es wird ein kleines Material von *Chalicotherium goldfussi* KAUP aus dem Vallesien von Höwenegg, Hegau, beschrieben. Es umfaßt einen großen  $M^2$  sin. ferner  $P_4$ ,  $M_1$  und  $M_3$  dext. Die letztgenannten gehören, zumindest teilweise, wahrscheinlich zu einem Individuum. Vom postcranialen Skelett ist ein sehr großer beschädigter Humerus dext. vorhanden, ferner die koossifizierte Grund- und Mittelphalanx III dext. des Fußes. Die Anzahl der Individuen ist mit 3 bis maximal 4 zu schätzen. Die Bestimmung dieses Materials als *Chalicotherium goldfussi* stützt sich einerseits auf die Dimensionen, die alle an der Obergrenze der Schwankungsbreite des mittelmiozänen *Ch. grande* liegen oder, wie der  $M_2$ , diese überschreiten. Dazu kommt das kennzeichnende morphologische Verhalten des  $M_2$  mit Merkmalen des *Ch. goldfussi*. Endlich zeigt sich wieder, daß im postcranialen Skelett von *Ch. goldfussi* Merkmale auftreten, die eine Unterscheidung von dem mittelmiozänen Vorläufer *Ch. grande* ermöglichen. Besonders scheint dies für das Skelett der Hand und des Fußes zu gelten. Die Koossifikation der Grund- und Mittelphalanx des Fußes ist nicht als individuelle Besonderheit zu deuten. Die Unbeweglichkeit dieses Gelenkes ist bei *Ch. grande* bereits angelegt und die Koossifikation bei *Ch. goldfussi* ist das darauf folgende Entwicklungsstadium. Als weiteres Beispiel postcranialer osteologischer Unterschiede wird eine Grundphalanx dext. des III. Fingers der Hand aus dem Pontien des Wiener Beckens beschrieben. Die Seltenheit und die lückenhafte Dokumentation von *Ch. goldfussi* in der Fauna des Höwenegg wird aus biostratigraphischen Verhältnissen zu klären versucht. Die Erhaltung ungewöhnlich zahlreicher vollständiger Hufierskelette wird auf den Tod durch vulkanische Kohlendioxid-Exhalationen zurückgeführt, die auch eine Zerstörung der Kadaver durch Aasfresser verhinderten. Tiere mit hoher Widerristhöhe wie Proboscizidier und das große *Chalicotherium goldfussi* ragten über die Giftgasschicht heraus und blieben am Leben. Die Richtigkeit dieser Hypothese vorausgesetzt, könnte die Seltenheit des *Ch. goldfussi* in der Höwenegg-Fauna auf diese Weise erklärt werden.

#### 5. Literatur

- BOURLIÈRE, F. & VERSCHUREN, J. (1960): Introduction à l'écologie des ongulés du Parc National Albert.-Exploration du Parc National Albert. Mission F. BOURLIÈRE et J. VERSCHUREN, 1; Bruxelles.
- DEVIS, G. (1970): Le volcanisme et le gisement fossilifère de Senèze (Haute-Loire). – Rev. Sci. Nat. d'Auvergne, **36**: 25–87, 7 figs., 6 phot.; Clermont-Ferrand.
- FUCHS, Th. (1881): *Chalicotherium* sp. von Siebenhirten bei Mistelbach. – Verh. Geol. Reichsanst., 1881: 77–78; Wien.
- JÖRG, E., REST, H. & TOBIEN, H. (1955): Die Ausgrabungen an der jungtertiären Fossilfundstätte Höwenegg/Hegau 1950–54. – Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl., **14**: 3–8, 3 Abb.; Karlsruhe.
- KAUP, J. J. (1833): Description d'ossements fossiles de mammifères inconnus jusqu'à présent, qui se trouvent au Musée grand-ducal de Darmstadt. – 2: 1–31, pl. VI–IX; Darmstadt.
- MOTTL, M. (1966): Eine neue unterpliozäne Säugetierfauna aus der Steiermark, SO-Österreich. – Mitt. Mus. Bergbau, Geol., Techn., L.mus. „Joanneum“, **28**: 33–62, 4 Abb., 1 Tab.
- RIETSCHEL, S. (1987): Der See von Messel – eine vulkanische Falle für Urvaldtiere. – Frankfurter Allgem. Zeitg., 6. Mai 1987; Frankfurt/M.
- RIETSCHEL, S., TRUNKÓ, L. & WEISSBRODT, W. (1985): Südbadische Fossilfunde. Fundstätten Öhningen und Höwenegg. – Führer zu Ausstellungen, **6**: 46 S., 76 Abb. (Landessammlungen f. Naturkunde); Karlsruhe.
- SAUERZOPF, F. (1960): Das Auftreten von *Chalicotherium* im südlichen Burgenland. – Burgenländ. Heimatbl., **22**: 147–149, 1 Abb.; Eisenstadt.
- SCHAFFER, F. X. (1916): Grundzüge der Allgemeinen Geologie. – 492 S., 480 Abb., 1 Taf.; Wien u. Leipzig.
- SCHAEFER, H. & ZAPFE, H. (1971): *Chalicotherium grande* BLAINV. und *Chalicotherium goldfussi* KAUP. Odontologische und osteologische Unterschiede. – Verh. Naturforsch. Ges. Basel, **81**: 157–199, 30 Abb.; Basel.
- STAGER, G. (1987): Silent Death from Cameroon's Killer Lake. – National Geographic, **172**: 404–420; Washington.
- SYMEONIDIS, N. (1973): *Chalicotherium goldfussi* KAUP (Perissodactyla, Mammalia) aus dem Altplozän von Pikermi (Griechenland). – Annales Géol. Pays Helléniques, **25**: 301–307, 1 Taf.; Athen.
- SYMEONIDIS, N. & ZAPFE, H. (1973): Ein bedeutender Fund von *Chalicotherium goldfussi* KAUP (Mammalia, Perissodactyla) aus dem Altplozän von Pikermi (Griechenland). – Anz. österr. Akad. Wiss., math. naturwiss. Kl., 1973: 132–134; Wien.
- TOBIEN, H. (1951): Über die Grabungen in der oberen Süßwassermolasse des Höwenegg (Hegau). – Mitt.-bl. bad. geol. Landesanst., 1950: 72–74; Freiburg i. Breisgau.
- TOBIEN, H. (1954): Jungtertiäre Wirbeltiere vom Höwenegg/Hegau. – Umschau, **18**: 559–561, 8 Abb.; Frankfurt/M.
- TOBIEN, H. (1956): Zur Ökologie der jungtertiären Säugetiere vom Höwenegg/Hegau und zur Biostratigraphie der europäischen *Hipparion*-Fauna. – Schr. Ver. Gesch. u. Naturgesch. der Baar, **24**: 208–223, 3 Abb.; Donaueschingen.
- TOBIEN, H. (1986): Die jungtertiäre Fossilgrabungsstätte Höwenegg im Hegau (Südwestdeutschland). Ein Statusbericht. – Carolinea, **44**: 9–34, 10 Abb., 2 Tab.; Karlsruhe.
- TOBIEN, H. & JÖRG, E. (1959): Die Ausgrabungen an der jungtertiären Fossilfundstätte Höwenegg/Hegau 1955–59. – Beitr. naturkundl. Forsch. SW-Deutschland, **18**: S. 175–181, 2 Abb., 2 Taf.; Karlsruhe.
- VERSCHUREN, J. (1968): Natürliche Gaskammern und Elefantfriedhöfe. – In: Sterben für die Elefanten: 41–45; Frankfurt–Berlin (Ullstein).
- WEHRLI, H. (1939): Die Chalicotherien aus den Dinotheriensanden Rheinhessens. – Mitt. Reichsst., Bodenforsch., Zweigst. Darmstadt, **5**: 20; 26–33, 2 Taf., 2 Tab.; Darmstadt.
- ZAPFE, H. (1949): Das Metatarsale III von *Chalicotherium goldfussi* KAUP. – Anz. Österr. Akad. Wiss., math. naturwiss. Kl., 1949: 69–74, 3 Abb.; Wien.
- ZAPFE, H. (1949): Die Säugetierfauna aus dem Unterpliozän von Gaiselberg bei Zistersdorf in Niederösterreich. – Jb. Geol. Bundesanst., 1948: 83–97; Wien.
- ZAPFE, H. (1979): *Chalicotherium grande* (BLAINV.) aus der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Dévinská Nová Ves), Tschechoslowakei. – N. Denkschr. Naturhist. Mus. Wien, **2**: 1–282, 156 Abb., 3 Taf.; Wien.

## Hinweise für Autoren

zu andrias und carolinea

Die Landessammlungen für Naturkunde in Karlsruhe geben zwei Zeitschriften heraus: **andrias** und **carolinea**. Beide Zeitschriften können von den Landessammlungen für Naturkunde oder über den Buchhandel bezogen werden. Die Hefte werden außerdem im wissenschaftlichen Zeitschriftenaustausch an Bibliotheken abgegeben.

**carolinea** bringt naturkundliche Originalarbeiten, die sich auf den südwestdeutschen Raum und seine Randgebiete beziehen. Größere Arbeiten erscheinen als Aufsätze (ca. 4–30 Druckseiten), kürzere in der Rubrik „Wissenschaftliche Mitteilungen“, wo vielfältige naturkundliche Beobachtungen, Notizen und Fragen aufgegriffen werden, die allgemeines Interesse beanspruchen können. Ferner wird über das Museum am Friedrichsplatz und die Aktivitäten des Naturwissenschaftlichen Vereins Karlsruhe und seiner Arbeitsgruppen berichtet. Die Bezirksstelle für Naturschutz und Landschaftspflege Karlsruhe stellt Arbeiten aus dem Naturschutzbereich vor. Alle Artikel sollen in einem auch dem interessierten Laien verständlichen Stil gehalten und gut bebildert sein.

**carolinea** setzt die von 1936 bis 1980 mit 39 Bänden erschienene Reihe der „Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland“ fort. Herausgeber sind die Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe zusammen mit dem Naturwissenschaftlichen Verein Karlsruhe e.V. und der Bezirksstelle für Naturschutz und Landschaftspflege Karlsruhe. In unregelmäßiger Folge können monografische Arbeiten als „Beihefte“ erscheinen.

**andrias** ergänzt als eine überregionale wissenschaftliche Zeitschrift **carolinea**. In **andrias** werden wissenschaftliche Aufsätze aus den Bereichen Morphologie, Systematik, Phylogenie, Ökologie und Biogeographie als Originalbeiträge veröffentlicht. **andrias** erscheint in loser Folge mit durchlaufender Numerierung. Der Inhalt eines Bandes umfaßt jeweils ein engeres Fachgebiet aus den Bio- und Geowissenschaften.

### Technische Hinweise:

Satzspiegelbreite der gedruckten Seite: 14,2 cm  
(Breite) x 19,5 cm (Höhe), Spaltenbreite 6,8 cm.

#### 1. Manuskriptform

DIN A 4, mit Schreibmaschine einseitig beschrieben (Normal- oder Perlschrift); Zeilenabstand  $1\frac{1}{2}$  (= 40 Zeilen pro Seite), je Zeile ca. 60 Anschläge.

#### 2. Gliederung der Aufsätze

Name des Autors

Titel

Kurzfassung in Deutsch sowie in Englisch (Abstract) oder/und Französisch (Resumé); wenn sinnvoll auch in anderen Welt Sprachen.

Anschrift des Autors

Inhalt

Textkapitel

Zusammenfassung, Summary oder/und Sommaire

Literatur.

Untergliederung der Kapitel, wo sinnvoll, nach Dezimalgliederung.

#### 3. Gliederung der „Wissenschaftlichen Mitteilungen“ (nur für carolinea)

Bei den wissenschaftlichen Mitteilungen entfallen Kurzfassung und Abstract, Inhaltsverzeichnis, Zusammenfassung und Summary sowie die Gliederung der Absätze nach dem Dezimalsystem.

Name des Autors

Titel





Text

Literatur

Anschrift des Autors.

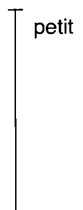
#### 4. Auszeichnung für den Druck

Alle Auszeichnungen bitte nur mit Bleistift vornehmen!  
Keine Unterstreichungen mit Schreibmaschine oder Farbstift. Auszeichnung der Schriftform folgendermaßen:

kursiv (Gattungs- u. Artnamen)	mit Wellenlinie unterstreichen	
halbfett (Kapitelüberschriften)	mit einfacher Linie unterstreichen	
gesperrt (Heraushebung im Text)	mit unterbrochener Linie unterstreichen	
Kapitälchen (Autoren)	mit Kästchen umranden	

petit

durchlaufender senkrechter Strich am Rand, Zusatz „petit“; Anfang und Ende genau markieren; kein Wechsel zu Normalschrift in derselben Zeile.





### 5. Abbildungen, Tafeln, Tabellen

Abbildungen, Tafeln und Tabellen sind mit ihren Unterschriften und Legenden nicht in den fortlaufenden Text einzufügen, sondern gesondert zusammenzustellen. Sie werden in folgenden Maßen reproduziert:

Breite: 14,2 cm (Satzspiegel) oder 10,6 cm ( $\frac{3}{4}$  Satzspiegel) oder 6,8 cm (Spalte) oder 3,2 cm ( $\frac{1}{2}$  Spalte) oder 19,5 cm (Satzspiegelhöhe).

Höhe: beliebig, aber nicht mehr als 19,5 cm bzw. bei 19,5 cm Breite nicht mehr als 14,2 cm. Die maximale Höhe sollte, wenn möglich, die Bildunterschrift berücksichtigen. Bei Zeichnungen sind die angegebenen Maße äußere Rahmenmaße.

Die Größe der Abbildungsvorlage sollte in der Regel das Doppelte oder Dreifache des gewünschten späteren Maßes haben (Verkleinerung im Druck auf  $\frac{1}{2}$  oder  $\frac{1}{3}$ ). Alle Vorlagen bitte mit Namen des Autors, Abbinungsnummer und Markierung „oben“ versehen (randlich oder rückseits).

Foto-Vorlagen auf weißem Papier als Hochglanzabzüge, möglichst im Format 13 x 18 cm. Zeichnungen auf Karton oder Transparentpapier; Schraffur oder Raster in graphischen Darstellungen kann von seiten der Klischeeanstalt eingefügt werden (bitte mit Bleistift markieren), desgleichen Buchstaben, Ziffern und Begriffe.

### 6. Literaturzitate

Bitte nach DIN 1502, Beiblatt 1, „Zeitschriftentitel und internationale Regeln für die Kürzung der Zeitschriftentitel“ verfahren bzw. heranziehen:

LANG, H. D. RABIEN, A., STRUVE, W. & WIEGEL, E. (1976): Richtlinien für die Verfasser geowissenschaftlicher Veröffentlichungen. – 36. S.; Hannover (Bundesanst. Geowiss. Rohstoffe).

Zitierbeispiele:

OSTROM, J. H. (1980): The Evidence for Endothermy in Dinosaurs. – In: THOMAS, D. K. & OLSON, E. C. (Edit.): A cold look at the warm-blooded Dinosaurs: 15–54, 11 Abb.; Boulder/Colorado.

OESAU, A. & FROEBE, H. A. (1972): Pflanzensoziologische Beobachtungen an hochwasserbeeinflussten Kulturlächen im nördlichen Oberrheintal. – Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl., 31: 65–86, 2 Abb., 1 Taf.; Karlsruhe.

BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. – 3. Aufl., 865 S., 442 Abb.; Wien (Springer).

Falls Texterfassung mit PC vorliegt, wird gerne zum Manuskript eine Diskette mit Angabe von Betriebssystem und Textsoftware entgegengenommen (möglichst in MS-DOS, ASCII-Format). Die Steuerzeichen müssen jedoch entfallen. Statt dessen wird um Auszeichnungen mit Bleistift im Manuskript gebeten. Wenn Grafiken mit PC erstellt wurden, bitten wir um die Überlassung der Rohdatenfiles, die der Grafik zugrunde liegen.

Der Autor erhält 50 Sonderdrucke bei einem Aufsatz gratis, mehr auf Anfrage gegen Berechnung (höchstens jedoch 150 insgesamt). Bei den Wissenschaftlichen Mitteilungen werden nach den drucktechnischen Gegebenheiten 50–100 Sonderdrucke gratis abgegeben.

Manuskripte sind zu senden an einen der Herausgeber oder: Landessammlungen für Naturkunde – Schriftleitung –, Postfach 3949, D–7500 Karlsruhe 1.

Arbeiten, die in den Beiheften erscheinen sollen, werden im fotomechanischen Verfahren veröffentlicht. Die Schriftleitung gibt hierzu weitere Informationen.

Die Verfasser werden gebeten, frühzeitig, ggf. vor Abschluß des Manuskripts und insbesondere vor Erstellung der Reinzeichnungen Kontakt mit der Schriftleitung aufzunehmen.