

## NEUE RHINOCEROTIDEN AUS DEN OLIGOZÄNEN SANDEN DES LINZER BECKENS

(Mit 16 Abb. im Text und 15 Abb. auf Taf. XV–XXII)

Von Franz Spillmann

### I n h a l t s ü b e r s i c h t :

	Seiten
Vorwort	202
A. Die geologischen Verhältnisse der Fundstelle fossiler Nashörner in der Sandgrube des Reisetbauer bei Alharting	202
B. Allgemeines über Schädelmerkmale und die Morphogenie der oberen Backenzähne oligozäner Rhinocerotiden	206
C. Allgemeines über die Systematik der oligozänen Rhinocerotiden	210
D. Das kleine Nashorn von Alharting, <i>Diceratherium Kuntneri</i> nov. sp.	217
I. Der Schädel	219
II. Vergleichende Untersuchungen der oberen Backenzähne der beiden Nashörner aus den oberoligozänen Sanden von Alharting	222
III. Vergleichende Untersuchungen der oberen Backenzähne von <i>Diceratherium Kuntneri</i> nov. sp. mit nahestehenden Formen:	235
a) <i>Diceratherium Kuntneri</i> nov. sp. und <i>Diceratherium minutum</i> Cuvier	235
b) <i>Diceratherium Kuntneri</i> nov. sp. und <i>Acerotherium albigense</i> Roman	239
E. Das große Nashorn v. Alharting, <i>Praeaceratherium Kerschneri</i> nov. sp.	241
I. Der Schädel	243
II. Vergleichende Untersuchungen der oberen Backenzähne von <i>Praeaceratherium Kerschneri</i> nov. sp. mit denen von <i>Praeaceratherium Filholi</i> Osborn und <i>Aceratherium lemanense</i> Pomel	248
F. Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse	250
Literaturverzeichnis	253

## Vorwort

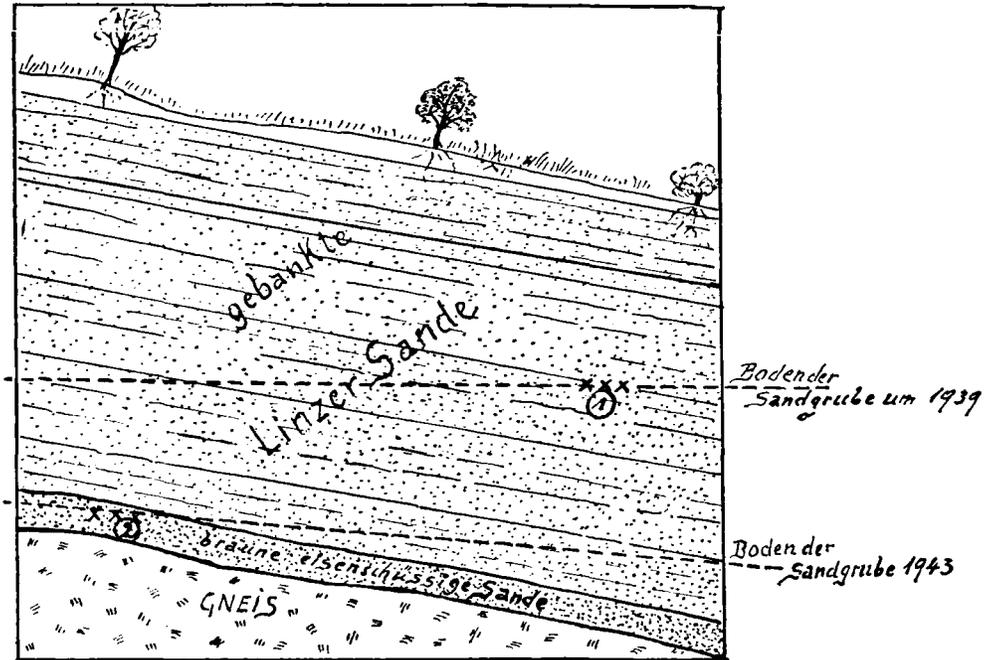
Als Sickenberg im Jahre 1934 die ersten Reste oligozäner Landsäugetiere aus den Linzer Sanden beschrieb, war der Bestand an solchen in den Sammlungen des Oberösterreichischen Landesmuseums in Linz noch sehr bescheiden. Das genannte Autor zugängliche Studienmaterial beschränkte sich damals auf einige wenige, meist schlecht erhaltene Einzelzähne von einem kleinen Nashorn, von *Microbunodon* und *Anthracotherium*, die nur annähernd bestimmt werden konnten.

Seit 1935 und in folgenden Jahren wurden beim Abbau der Reisetbauer-Sandgrube, unweit vom Ort Alharting, westlich von Linz, einige zum Teil gut bezahnte Oberschädel sowie Schädelfragmente eines großen Nashorns freigelegt. Sie wurden nach und nach unter der Leitung des damaligen Direktors am OÖ. Landesmuseum, Dr. Theodor Kerschner, vom Museumspräparator Bernhard Stolz fachkundig ausgegraben und sorgfältigst konserviert. Im Herbst des Jahres 1943 wurden neuerliche Funde aus einer tieferen Sandschichte, kaum einen Meter über dem aus Cordieritgneis bestehenden Grundgebirge gemeldet, die ich mit Herrn Stolz ausgraben konnte. Diesmal handelte es sich um etwas beschädigte, meist gut bezahnte Oberschädel und Schädelfragmente eines auffällig kleinen Nashorns. Doch auch hier fehlten wie bei den früheren Funden aus der Reisetbauer-Sandgrube die Unterkiefer, obgleich vereinzelt einige Fragmente von Extremitätsknochen geborgen werden konnten. Leider ist seit vielen Jahren diese Fundgrube alttertiärer Säugetierreste wegen Unrentabilität im Abbau stillgelegt worden und nun dem Verfall preisgegeben. (Siehe Taf. XV, Abb. 1 u. 2.)

Bemerkt sei noch, daß bisher weder in den benachbarten Sandgruben von Alharting, die zum Teil noch abgebaut werden, noch in den gleichalterigen Sanden am Osthang des Frein- und Bauernberges mit *Halitherium christoli* und *Halitherium Abeli*, Reste oligozäner Nashörner gefunden wurden.

### A. Die geologischen Verhältnisse der Fundstelle fossiler Nashörner in der Sandgrube des Reisetbauer bei Alharting

Im Gegensatz zu den geologischen Verhältnissen am Osthang des Frein- und Bauernberges im Westen der Stadt Linz, wo sich innerhalb der mächtigen, oligozänen Strandsande zwei altersverschiedene Horizonte ausscheiden lassen, findet man in der Reisetbauer-Sandgrube bei Alharting eine fast ungestörte Schichtfolge weißer, ockerfarbiger bis dunkelrostfarbiger, mehr oder weniger verfestigter mariner Grobsande in stärkeren bis schwächeren Verbänden, die wahrscheinlich einem einheitlichen Horizont entspre-



Textabb. 1: Die geologischen Verhältnisse der Reisetbauer-Sandgrube bei Alharting (die Nordwand)

- 1 = Fundstelle von *Praeaceratherium Kerschneri* nov. sp.  
 2 = Fundstelle von *Diceratherium Kuntneri* nov. sp.

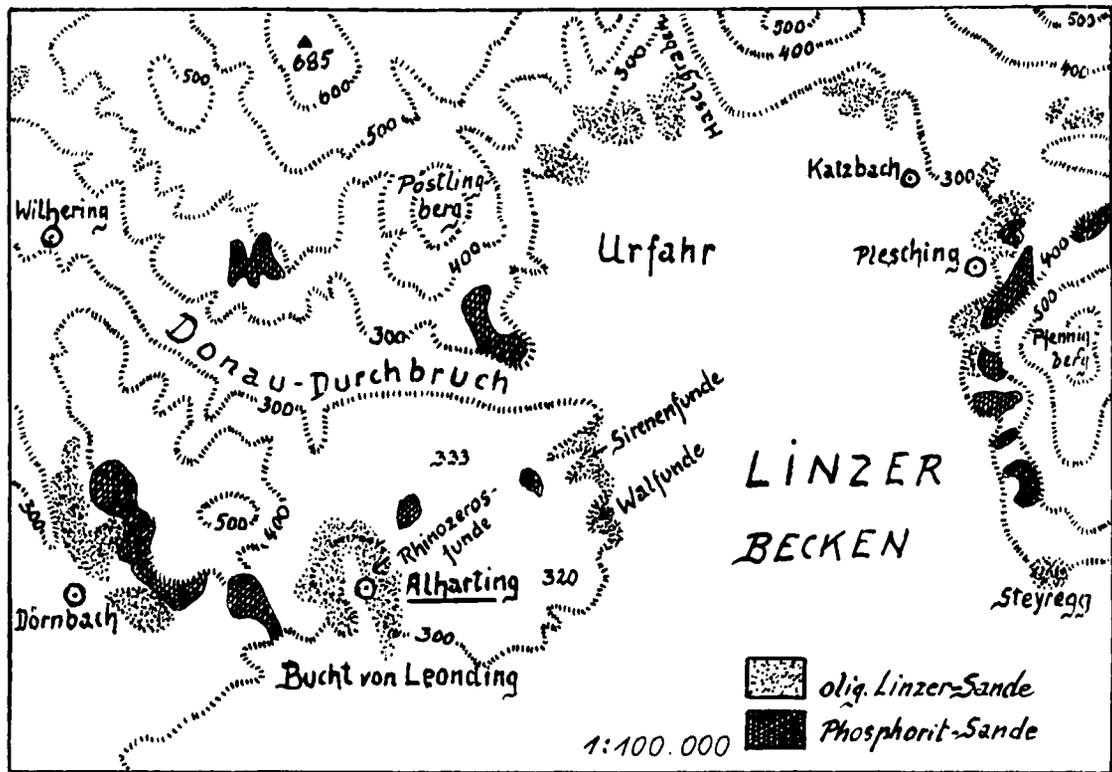
chen. Ihre Mächtigkeit, die durch die Oberflächengestaltung der Umgebung stark beeinträchtigt wird, liegt bei 15 bis 18 Meter. (Siehe Textabb. 1.)

Im Liegenden, unmittelbar über dem nach Norden sanft ansteigenden Grundgebirge, bestehend aus tiefgreifend verwitterten Cordieritgneisen, tritt eine etwa einen Meter starke, auffallend verfestigte Sandbank von dunkelrostbrauner Farbe auf, in der in den Jahren 1942 und 1943 die zu bearbeitenden Schädelreste eines kleinen Nashorns gefunden wurden. Es bleibe dahingestellt, ob diese eisenschüssigen Sande einem älteren oder dem gleichen Horizont angehören, wie die sie überlagernden, weniger festen, weißen bis ockerfarbigen Sande, da eine Diskordanz im Ablagerungszyklus nicht festzustellen war. Die in den Jahren 1935 bis 1941 ausgegrabenen Reste eines sehr primitiven, jedoch großen Nashorns, stammen aus einem geschlossenen Verband lichter Sande, etwa fünf Meter über der vorher genannten Fundstelle. Deshalb unterscheiden sich auch die Nashornreste beider Fundstellen durch ihre spezifische Farbe und den ihnen eigenen Fossilisationszustand.

Die ganze Serie dieser deutlich gebankten, litoralen Linzer Sande in Alharting fällt entsprechend dem Grundgebirge schwach gegen Süden ein und stellte den, nach Norden weitest vorspringenden Teil einer ehemaligen Meeresbucht dar (vgl. Textabb. 2).

Zur Altersbestimmung der Linzer Sande wurde die Begleitfauna der dort gefundenen Rhinocerotiden herangezogen, in der Vertreter der Gattungen *Microbunodon* und *Anthracotherium* auftreten. Nach Schädler und Grill ist ihr Alter **z u m i n d e s t** Aquitan. Doch der Ansicht Stehlin's folgend, eignet sich zur genaueren Altersbestimmung nur *Microbunodon*, das er gleichsam als Leitfossil für das untere Oberoligozän wertet. Die von Sickenberg untersuchten Zähne eines kleinen Nashorns, nur mit der Fundortsangabe »Linzer Sande«, zeichnen sich durch **p r i m i t i v e** Merkmale aus, die seiner Ansicht nach, der von Abel aufgestellten Gattung *Protaceratherium* entsprechen würden. Da diese außerdem gegenüber *Protaceratherium* albigenes Roman keine nennenswerten Unterschiede erkennen lassen, bestimmte er sie, ohne die zur systematischen Einordnung unerlässlichen Prämolaren zu kennen, als *Protaceratherium* ex aff. *albigense*. Der aus einer Sandgrube der weiteren Umgebung von Linz, nämlich auf der alten Straße nach Gallneukirchen, bei dem Orte Plesching stammende dritte obere Molar von *Microbunodon* wurde von Sickenberg als *M. cfr. minus* indentifiziert und die zum Teil schlecht erhaltenen Incisiven von *Anthracotherium* aus der Rieseneder-Sandgrube am Pöstlingberg und aus einer Sandgrube bei Plesching, wurden ihrer Größe und Ausbildung wegen, zu *A. magnum* gestellt. Letzteres ist aber nach M. Schlosser auch für das Aquitan überaus charakteristisch. Demzufolge könnte das Alter der als Rand- und Basalbildung der Böhmisches Masse aufliegenden Linzer Sande, bezüglich der Begleitfauna der dort gefundenen Nashörner, vom unteren Oberoligozän (unteres Katt) eventuell bis zum unteren Aquitan angenommen werden. Dies entspräche auch meinen Vorstellungen über das Alter beider Nashörner aus Alharting, bei denen es sich um sehr primitive Formen handelt.

Interessant ist ferner die Tatsache, daß das kleinere Nashorn mit weitgehender Moralisierung der Prämolaren einer viel höheren Entwicklungsstufe entspricht als das große Nashorn, obwohl es, wenn schon nicht in einem älteren, zumindest aber gleichaltrigen Horizont der Linzer Sande gefunden wurde. Schon aus dieser Argumentation geht hervor, daß diese beiden Nashörner in keiner irgendwie gearteten phylogenetischen Beziehung stehen und wie dies auch die Schädel- und Backenzahnmerkmale klar erkennen lassen, verschiedenen Gattungen angehören.

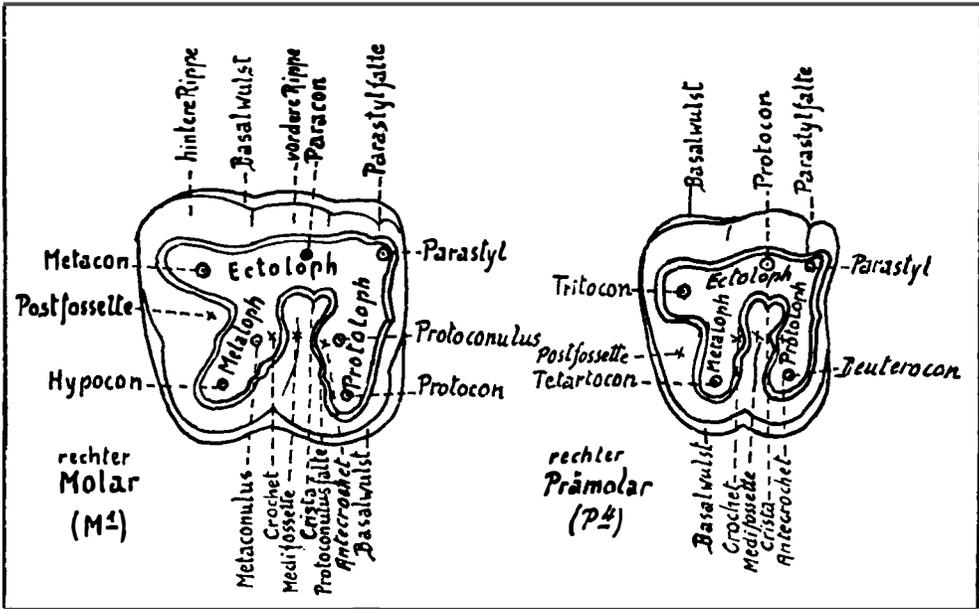


Textabb. 2: Die geographische Lage der Reisetbauer-Sandgrube bei Alharting mit der Fundstelle fossiler Rhinocerosreste

## B. Allgemeines über Schädelmerkmale und die Morphogenie der oberen Backenzähne oligozäner Rhinocerotiden

Da aus dem jüngeren Alttertiär Europas bisher fast nur unvollständige Skelettreste von Nashörnern bekannt wurden, war es kaum möglich, genauere, anatomische Einzelheiten über ihren Schädelbau in Erfahrung zu bringen. Ihre Systematik stützt sich vielmehr fast ausschließlich auf spezifische Strukturmerkmale der oberen Backenzähne, insbesondere der Prämolaren.

Auf Grund charakteristischer Größenunterschiede und phylogenetisch verwertbarer Merkmale der oberen Backenzähne, hat bereits Osborn (1898) die oligozänen Rhinocerotidae in zwei Unterfamilien geteilt. Es umfaßt seine Unterfamilie Diceratheriinae, die kleinen oberoligozänen bis untermiozänen Nashörner mit einem niedrigen, schmalen und mehr langgestreckten Schädel, von denen der Autor annahm, daß sie ähnlich wie das untermiozäne Diceratherium pleuroceros Duvernoy, zwei nebeneinanderstehende Hörner ausbildeten. Irgendwie störend fanden spätere Autoren die Bezeichnung »Di«-ceratheriinae, obwohl anzunehmen ist, daß die primitiveren Vertreter dieser Unterfamilie wahrscheinlich noch keine Hörner besaßen. Die größeren hornlosen Formen aus dem Oligozän mit einem relativ höheren, etwas kürzeren und merklich breiteren Schädel, der sich außerdem durch anatomische Einzelheiten am Hinterhaupt, an den Jochbögen und ganz besonders in der Tympanalregion unterscheidet, hat Osborn in die Unterfamilie Aceratheriinae zusammengefaßt und angedeutet, daß es sich um zwei verschiedene sich unabhängige voneinander entwickelnde Stämme handeln mußte. Die Untersuchungsergebnisse in bezug auf die Funde aus den Linzer Sanden bei Alharting haben ähnliche Überlegungen gezeitigt, denn hier treten fast simultan je ein Vertreter genannter Unterfamilien auf und zwar ein kleines, in phylogenetischer Hinsicht viel höher entwickeltes Nashorn mit weitgehender Molarisierung der Prämolaren und ein großes noch sehr primitives Nashorn, bei dem die Molarisierung der Prämolaren noch nicht eingesetzt hat. Diese Tatsache läßt sich aber mit den Ansichten von O. Abel (1910) nicht in Einklang bringen, der eine mehr oder weniger geschlossene Ahnenreihe für die europäischen Rhinocerotiden von Eggysodontinae über Prae- und Protaceratherien zu den echten Aceratheriinae bei ständiger Größenzunahme und Spezialisierung des Gebisses annimmt. Nach Breuning (1924) umfaßt im Gegensatz zu Abel, die Unterfamilie Eggysodontinae kleine, jedoch sich in divergenter Richtung entwickelnde Formen, mit primitiven Bau der oberen Prämolaren, die entweder noch nicht molarisiert wurden, oder ihre Molarisierung erst in den Anfängen steht. Ihre Prämolaren sind abgerundet viereckig und die Querjoche verschmelzen an der Innenseite des Zahnes schon bei schwacher Abkautung. Schon Osborn hat



Textabb. 3: Schematische Terminologie der oberen Backenzähne der Rhinocerotiden

darauf hingewiesen, daß die europäischen Vertreter der Unterfamilie Dicera-theriinae (Dollo 1885), ähnlich wie die Nordamerikas, bereits im Ober-oligozän, also viel früher als die zur selben Zeit lebenden größeren, jedoch noch sehr primitiven Vertreter der Unterfamilie Aceratheriinae, eine hohe Spezialisierung ihrer Molaren und eine weitgehende Molarisierung der Prämolaren erfahren haben.

Für die systematische Gliederung der fossilen Nashörner geben die Molaren und ganz besonders die Prämolaren die besten Kriterien, die besonders dann unerlässlich werden, wenn, wie bei den meisten oligozänen Arten ein einschlägiges Schädelmaterial fehlt.

Von ursprünglich kleineren Höckerzähnen abgeleitet, findet man bereits bei den primitivsten Rhinocerotiden eine lophodonte Zahnform, bei der sich außer den primären, bereits sekundäre Höcker ausgebildet haben, die sich zu Jochen verbinden. In Anpassung an eine ausgesprochen herbivore Lebensweise kommt es zu einer immer komplizierter werdenden Fältelung des Schmelzes und durch die Molarisierung der Prämolaren zu einer mehr einheitlichen Formgestaltung der Backenzähne. An den nur schwach abgekauten oberen Molaren ist noch deutlich zu erkennen, daß das Ectoloph aus drei Höckern hervorgeht, nämlich aus einem ursprünglich schwächeren Parastyl und einem kräftigeren Para- und Metacon. Am Vorderzahn vereinigen sich

das Protocon mit dem Protoconulus zum Protoloph, das zum Parastyl zieht. Am Hinterzahn geht aus dem Hypocon und Metaconulus das Metaloph hervor, welches sich in Richtung Paracon fortsetzt. Diese beiden Querjoche schließen mit dem Ectoloph die Medifossette ein. Der hintere, frei auslaufende Abschnitt des Ectolophes, bestehend aus dem Metacon, bildet die äußere Begrenzung der Postfossette. (Siehe Textabb. 3.)

Für die eozänen und unteroligozänen Nashörner sind nach Osborn hinten schmalere, brachyodonte Molaren mit einem rudimentären äußeren Basalwulst typisch. Sie besitzen einen noch sehr dünnen, glatten Schmelz, ein nach außen flach abfallendes Ectoloph, bei dem das Parastyl, Para- und Metacon noch deutlich zu unterscheiden sind. Die Querjoche besitzen noch keine sekundäre Schmelzfalten und am dritten oberen Molar sind Meta- und Ectoloph noch als solche zu unterscheiden. Bei fortschreitender Entwicklung vereinigen sich am M<sup>3</sup> diese Joche bei gleichzeitiger Reduktion des Ectolophes, zu einem einheitlichen und schräggestellten Joch, das den hinteren und äußeren Abschluß des nun dreieckigen Zahnes bei gleichzeitigem Verlust der Postfossette bildet. In bezug auf die Ausbildung sekundärer Schmelzfalten ist an diesem Zahn eine gewisse Verzögerung im Vergleich zu den übrigen Molaren zu erkennen.

Bei den höher entwickelten oberoligozänen Nashörnern ist der jeweilige Ausbildungsgrad des Antecrochetes, der Parastyl- und Metaconulusfalte bis zu den ersten Anfängen eines Crochets von besonderer Bedeutung. Erst für die jungtertiären Formen ist das Auftreten eines kräftigen Crochets und der Crista, sowie die Rückbildung des Antecrochetes, der Parastyl- und Metaconulusfalte bezeichnend. Bei zunehmender Verstärkung des Schmelzes verschwinden die sekundären Falten am Protoloph, da diese nun auf das Metaloph übergehen. Durch die zunehmende Schrägstellung der ursprünglich mehr perpendikular angeordneten Querjoche und durch die Verlängerung des hinteren freien Abschnittes des Ectolophes, wird mit Ausnahme des dritten Molar, die Postfossette größer.

Die Prämolaren, die im Laufe ihrer phylogenetischen Entwicklung den Molaren immer ähnlicher werden, können in Einzelfällen sogar in bezug auf die Ausbildung sekundärer Schmelzfalten (Crista) diesen vorauslaufen, wie dies bei *Diceratherium* der Fall ist. Nach Osborn besitzt das Ectoloph der Prämolaren an der Außenseite ursprünglich nur zwei vertikale Einbuchtungen, denen sich später eine dritte, nämlich die Parastylfalte anschließen kann. Ein äußerer Basalwulst tritt nur am hinteren Zahnabschnitt auf, während der innere Basalwulst im allgemeinen sehr kräftig ist und sich über die ganze Innenwand erstreckt. Das Protoloph wird vom Deutocon, das Metaloph vom Tetartocon und das Ectoloph vom Parastyl, Protocon und Tritocon gebildet. Das am Tritocon frei auslaufende Außenjoch begrenzt nach außen die Postfossette, während Meta- und Protoloph die Medifossette einschlie-

ßen. Vor Beginn der Molarisation konvergieren die Querjoche ein wenig nach innen, um nach und nach einen mehr parallelen Verlauf anzunehmen, ähnlich wie bei den Molaren. Das Metaloph ist ursprünglich kürzer als das Protoloph und an der Innenseite kommt es bei primitiven Prämolaren, schon bei geringer Abkautung zu einer Verbindung zwischen Deuterocon und Tetartocon, so daß die Medifossette auch nach innen vollkommen abgeschlossen wird. Mithin wäre auch die ursprüngliche Form der Prämolaren gekennzeichnet, die außerdem einen stumpf dreieckigen bis gerundet viereckigen Umriß, infolge der schwächeren Entwicklung des Metalophs besitzen und deren Querjoche, mit oft recht unregelmäßiger Gestalt, nicht immer direkt mit dem Außenjoch verbunden sind.

Die Molarisierung der Prämolaren geht derart vor sich, daß das Metaloph an Größe dem Protoloph zumindest gleich wird und schließlich dieses sogar etwas übertrifft, wodurch nun bei fast paralleler Stellung der Querjoche, der Zahn eine fast viereckige Gestalt erreicht, und die Medifossette auch bei starker Usur nach innen offen bleiben. Andererseits kann die Medifossette noch bei extremer Abkautung des Zahnes durch das Eintreten eines Zwischenhöckers in die Usurfläche verschlossen werden, wie dies bei den Vertretern der Diceratheriinae der Fall ist. Bei diesen zeichnen sich die Prämolaren vor ihrer Molarisierung durch einen, zwischen Deuterocon und Tetartocon gelegenen Höcker aus, der schon bei schwacher Abkautung des Zahnes als eine *i n n e r h a l b* der Medifossette auftretende Schmelzbrücke, die Querjoche verbindet. Dadurch wird die Medifossette in zwei ungleiche Teile zerlegt und zwar in einen kurzen schmalen Teil der frei nach außen mündet und einen mindest doppelt so großen, meist viereckigen, inneren Teil, der inselförmig abgetrennt wurde. Bei abgeschlossener Molarisierung wurde auch dieser Zwischenhöcker reduziert und die Medifossette bleibt selbst bei starker Usur der Zähne geöffnet. Beide Formen der Molarisation vollziehen sich zeitlich verschieden, nämlich die der Aceratheriinae eigentlich erst im Untermiozän und die der Diceratheriinae schon im Oberoligozän, obwohl sie zu fast gleichen Endresultaten führen. (Siehe Textabb. 6 und 7.)

Wie ferner Abel nachweisen konnte, geht einerseits die Molarisierung der Prämolaren von vorne nach hinten vor sich, beginnend mit dem zweiten, dann dritten, um schließlich am vierten Prämolaren zu enden. Diese Art der Molarisation ist charakteristisch für die nordamerikanischen Nashörner der Unterfamilie Caenopinae. Aber bei allen europäischen Nashörnern (mit Ausnahme des von Abel beschriebenen *Epiaceratherium bolcense*) beginnt die Molarisierung am vierten Prämolaren und schreitet von hier nach vorne fort.

## C. Allgemeines über die Systematik der oligozänen Rhinocerotiden

### 1. Nach Osborn 1900

Den Auffassungen Flowers und Lydekkers folgend, teilte Osborn, auf Grund eingehender Untersuchungen die oligozänen Nashörner der Familie Rhinocerotidae in zwei Unterfamilien ein, und zwar in die kleineren Diceratheriinae (Oligozän bis Untermiozän) und in die größeren Aceratheriinae (Oligozän bis Pliozän). Sie charakterisieren sich dadurch, daß sie zwei Grundtypen vertreten, wobei die erstere bereits früher eine höhere Entwicklungsstufe erreichte als letztere, obwohl sie im Oligozän simultan auftreten.

Die *Diceratheriinae*: Höher entwickelte, kleine Nashörner mit niedrigem Schädelbau und sehr geringer Erhöhung am Hinterhaupt, mit ziemlich geradlinigem Verlauf des Schädelprofils. Relativ schwache Jochbögen, die sich nach hinten etwas erweitern. Besonders typische Form der Tympanalregion und sonstig anatomischer Eigenheiten. Sie haben schon im Oberoligozän ihre höchste Entwicklung mit weitgehender Molarisation der Prämolaren erreicht. Im Mitteloligozän sind sie noch recht primitiv, wie dies die Funde aus den Phosphoriten von Mouillac, Quercy und den Ligniten von Cadibona u. a. bestätigen. Ihr klassischer Vertreter aus dem Oberoligozän Europas ist *Diceratherium minutum* Cuvier von Moissac. Osborn nimmt an, daß sie, ähnlich wie man es bei *Diceratherium pleuroceros* Duvernoy nachweisen konnte, zwei auf den Nasalia nebeneinanderstehende Hörner besessen haben. Ihr erster Prämolare ist entweder stark reduziert oder fehlt; die Molaren sind quadratisch, meist mit einem Zwischenhöcker am Eingang zur Medifossette. In bezug auf die Entwicklung ihrer oberen Backenzähne sind sie den unteroligozänen Diceratheriiden von Nordamerika, besonders *Caenopus copei* sehr ähnlich.

Die Prämolaren dieser Primitivform sind ungleich den Molaren; bei stärkerer Abkauung vereinigen sich am P<sup>2</sup> bis P<sup>4</sup> das Proto- und Metaloph und am P<sup>2</sup> und P<sup>4</sup> bilden sie eine schwache Crista aus. Die Molaren mit einem rudimentären Antecrochet und rudimentärer Metaconulusfalte, zeichnen sich durch einen mehr oder weniger kräftigen äußeren Basalwulst aus und ein sehr wechselnder Basalwulst täuscht am Eingang zur Medifossette einen Höcker vor. Die Rhinocerotiden-Zähne aus den Phosphoriten von Mouillac, Quercy und aus den Ligniten von Cadibona usw. weisen diesen Charakter auf.

Das oberoligozäne *Diceratherium minutum* Cuvier von Moissac als Type, bildet an den oberen Prämolaren außer einem schwachen Antecrochet, bereits eine Crista und ein deutliches Crochet aus. Auch die oberen Molaren besitzen bereits außer dem Antecrochet eine Crista und ein spitze

auslaufendes Crochet, die jedoch bei stärkerer Abkautung verloren gehen. Bei Cuviers Type vereinigen sich am P<sup>4</sup> bei stärkerer Abkautung die Querjochc an ihrer Innenseite und ein schwaches Antecrochet wird ausgebildet. Die Molaren besitzen Antecrochet und Crochet sowie eine Metaconulusfalte und einen inneren medianen Basalwulst.

Vergleiche mit oberoligozänen Diceratherien Amerikas haben gezeigt, daß sie den europäischen selbst in ihren Grundzügen sehr ähnlich sind, ganz besonders was die Schädelform im Bereich der Occipitalregion, die Ausbildung der Jochbögen und die Paroccipitalregion betrifft.

Vertreter dieser Gruppe kennen wir aus dem Oberoligozän Deutschlands (Eselsberg und Eckingen bei Ulm a. d. Donau) und von Frankreich, die sich durch eine geringe Größenzunahme und eine fortgeschrittene Entwicklung ihrer oberen Backenzähne von den primitiveren unteroligozänen Formen unterscheiden. (*Diceratherium minutum* Cuv. (Type) P<sup>4</sup> bis M<sup>2</sup> = 100 mm; P<sup>2</sup> bis M<sup>3</sup> = 173 bis 180 mm.)

Die oligozänen Nashörner der Unterfamilie *Aceratheriinae* sind bei weitem größere Tiere mit im Alter langgestreckten etwas höheren Schädel, in der Occipitalregion; mit schmalen Nasenbeinen ohne Horn, breiten Jochbögen und spezifischer Ausbildung der Tympanalregion. Sie treten bereits im Unteroligozän simultan mit den kleineren Diceratherien auf und sind durch *Aceratherium Filholi* Osborn vertreten, dem im oberen Oberoligozän *Aceratherium lemanense* folgt. *Aceratherium Filholi* ist durch einen linken Oberkiefer mit P<sup>2</sup> bis M<sup>3</sup> bekannt und stammt aus den Phosphoriten von Quercy.

Die großen oberen Prämolaren sind einfach und ungleich den Molaren, mit unvollständig ausgebildeten Querjochen. Die oberen Molaren besitzen einen inneren Basalwulst, eine kräftige Protoconulusfalte, ein schwaches Antecrochet, aber das Crochet fehlt noch. Der hintere Teil des Metalophs am dritten oberen Molar zeichnet sich durch eine Depression aus.

Diese Art (*A. Filholi*), die oft irrtümlich als *Aceratherium lemanense* bestimmt wurde, wie dies bereits unabhängig von Osborn auch M. Boule feststellen konnte, unterscheidet sich von jener durch eine noch sehr primitive Ausbildung der Prämolaren, die noch keine Molarisierung erfahren haben.

*Aceratherium lemanense* Pomel, aus dem Oberoligozän, charakterisiert sich durch eine fortschrittliche Ausbildung der Backenzähne, insbesondere der Prämolaren und gehört deshalb einer höheren Entwicklungsstufe an. Ein kleiner erster Prämolar ist gewöhnlich vorhanden. P<sup>2</sup> bis P<sup>4</sup> besitzen eine Crista und ihre Medifossette bleibt selbst bei stärkerer Abkautung des Zahnes noch offen, da sie bereits gut ausgebildete Querjochc besitzen. Sie haben ein großes Antecrochet, eine Crista und einen inneren Basalwulst. Auch die Molaren zeichnen sich bereits durch ein kräftiges Antecrochet und eine Metaconulusfalte aus, die bei der Abkautung noch besser zum Vorschein kommen. Die

Crista und das Crochet werden bei extremer Usur jedoch schwächer. Am  $M^1$  und  $M^2$  ist die Postfossette relativ klein und der innere Basalwulst schwach oder nur im Bereich der Medifossette vorhanden.

Type:  $P^1$  bis  $M^3$  = 265 mm.

Die theoretische Abfolge der oligozänen  
Rhinocerotidae Europas (nach Osborn)

	Unterfamilie: Diceratheriinae	Unterfamilie: Aceratheriinae
Oberoligozän	<i>Diceratherium minutum</i> Cuvier	<i>Aceratherium lemanense</i> Pomel
Mitteloligozän	—	—
Unteroigozän	<i>Ronzotherium velaunum</i> <sup>1</sup> <i>Ronzotherium gaudryi</i> <sup>1</sup>	<i>Aceratherium filholi</i> Osborn

2. Nach O. Abel 1910

Hier wird die Ansicht vertreten, den Großteil der Ronzotherien als Primitivformen der unteroligozänen Nashörner, meist *Incertae sedis*, in eine eigene Gattung zu stellen, um von ihnen die Vertreter der Gattung *Praeaceratherium* (Abel) abzuleiten, die ihrerseits die Brücke zu den echten *Aceratherien* Europas bilden sollen. Dieser Auffassung liegen einzig und allein, ohne Rücksicht auf Alter, spezifische Schädelmerkmale oder Größe, fast ausschließlich Entwicklungskonzepte der oberen Backenzähne, ganz besonders der Prämolaren zu Grunde.

Die Gattung *Epiaceratherium* mit *E. bolcense* wird als primitivere Form mit einem dreieckigen vierten Prämolaren, von der Gattung *Praeaceratherium* abgetrennt. Bei letzterer besitzen die Prämolaren eine abgerundete, U-förmige Innenwand, die bei den Molaren W-förmig ist. Bei *Praeaceratherium* minus *Filhol* als Type dieser Gattung, ist der vierte Prämolare von trapezoider Gestalt. Er ist ausgesprochen molariform mit parallel verlaufenden Querjochen, die eine breite Medifossette einschließen, die auch bei stärkerer Abkauung offen bleibt. Am  $P^4$  fehlt der hintere Innenhöcker (*Tetartocon*), der aber am dritten Prämolaren noch gut entwickelt ist und sich an das innere Ende des Protoloph anlehnt. Am zweiten Prämolaren bildet das *Tetartocon* einen bogenförmigen, starken Kamm, der sich im Protoloph fortsetzt und die Medifossette nach innen abschließt. Die Molaren besitzen an der Vorder- und Hinterwand einen starken Basalwulst, der an der Innenseite des Zahnes entweder stark entwickelt sein kann oder bis auf einen Höcker am Ausgang

<sup>1</sup> = *Incertae sedis*.

der Medifossette reduziert wird. An der Außenseite ist er nur schwach ausgebildet. Das Protoloph des ersten oberen Molar ist an der Hinterwand verdickt, und zwar an jener Stelle, wo bei den spezialisierten Formen das Antecrochet ausgebildet wird. Ein Crochet und eine Crista fehlen oder sind nur angedeutet. Der zweite Molar ist bedeutend länger und breiter, aber einfacher gebaut. Anfänge von Crochet und Antecrochet sind hier noch schwächer als am ersten oberen Molar. Der dritte obere Molar zeichnet sich dadurch aus, daß er noch ein deutlich erkennbares Ectoloph besitzt und dadurch nicht einen dreieckigen, wie bei den höher entwickelten Formen, sondern einen trapezförmigen Querschnitt aufweist. *Praeaceratherium Filholi* Osborn ist aber noch primitiver und soll in den folgenden Ausführungen noch näher besprochen werden. Dieses stammt aus dem unteroligozänen Phosphoriten aus den schwäbischen Bohnerzen und der Meeresmolasse von Alzey.

Ihnen schließen sich in direkter Nachfolge die Protaceratherien des unteren Katt, entsprechend der Microbunodon-Phase, beziehungsweise des unteren Oberoligozäns an. Die Type dieser Gattung ist *Rhinoceros minutus* Cuvier (1822) von Sassello, ein kleines Nashorn, das Osborn zu der Unterfamilie Diceratheriinae gestellt hat. Die Vertreter der von Abel aufgestellten Gattung Protaceratherium, charakterisieren sich durch die Ausbildung eines Antecrochets und Crochets an den oberen Molaren, durch vierseitige Prämolaren mit konvergierenden Querjochen. Sie stammen aus den Phosphoriten von Quercy und aus den Ligniten von Cadibona in Böhmen und Piemont in Italien, vertreten durch *P. cadibonense* Roger. Einzelheiten über den Bau der Prämolaren und Molaren von Protaceratherium minutum Cuvier werden in den folgenden Ausführungen noch besprochen werden.

Wenigstens zum Teil aus den Protaceratherien hervorgegangen, dürften sich die Vertreter der Gattung Aceratherium ableiten lassen, da sie sich aus ersteren entwickelt haben könnten. Sie unterscheiden sich von Protaceratherium durch ihre Größe und den relativ einfacheren Bau der Prämolaren. Sie haben ihre Hauptverbreitung im Untermiozän Europas bis zum Pliozän, sind aber im Oberoligozän bereits vorhanden.

### 3. N a c h M. F. R o m a n 1912

Zusammenfassend hat Roman folgende Verteilung der oligozänen Nashörner gegeben:

	1. Gruppe	2. Gruppe	3. Gruppe	4. Gruppe
Oberoligozän	—	<i>Aceratherium lemanense</i> Pomel	<i>Aceratherium minutum</i> Cuvier	<i>Diceratherium asphaltense</i> Dep. u. Douxami

	1. Gruppe	2. Gruppe	3. Gruppe	4. Gruppe
Mittelloligozän				
Oberes Stampien	Eggsodon Pomeli Roman	Aceratherium lemanense Pomel Aceratherium Filholi Osborn (?)	Aceratherium minutum Cuvier	Diceratherium pleuroceros Duvernoy
Mittlere Stampien	Eggsodon cadibonense Roger Eggsodon Osborni Schlosser	Aceratherium Filholi Osborn	Aceratherium albigense Roman	—
Unteres Stampien	Eggsodon Gaudryi Rames	Aceratherium Filholi Osborn	—	—
Unteroligozän	—	Aceratherium velaunum Aymard	—	—

Dazu käme noch *Ceratorhinus tagicus* Roman aus dem Oberoligozän, als 5. Gruppe.

Die 1. Gruppe umfaßt kleine, wenig entwickelte Formen der Gattung *Eggsodon* mit drei oberen, typischen Rhinocerotiden-Molaren und vier, innen schmalere Prämolaren mit sehr starkem Basalwulst. Der älteste Vertreter dieser Gattung ist *Eg. Gaudryi* aus dem unteren Stampien, den Tönen von Brons (Canntal), und *Eg. Pomeli* das jüngste dieser Gruppe stirbt im Oberoligozän (bis Miozän) aus, ohne Nachkommen zu hinterlassen.

Die 2. Gruppe charakterisiert durch sehr große Arten, die sich parallel zur ersten Gruppe entwickeln. Sie tritt bereits im Unteroligozän auf, und zwar mit *Aceratherium velaunum*, das bereits die Charaktere der echten *Aceratherien* Europas aufweist. Es unterscheidet sich von seinem unmittelbaren Nachfolger, dem *Aceratherium Filholi* nur sehr wenig. Letzteres tritt bereits im Unterstampien auf, ist im Mittelstampien sehr häufig und reicht sogar bis ins Oberstampien, wo es durch besonders große Exemplare vertreten wird. Roman stellt wohl zur selben Entwicklungsreihe auch *Aceratherium lemanense*, wenn auch mit Vorbehalt, da die sehr große vertikale Verbreitung von *A. Filholi* noch nicht mit Sicherheit festgelegt werden konnte. Es sei nach seiner Auffassung ganz unmöglich, daß zwei Arten, bei denen die eine von der anderen abgeleitet wird, im selben geologischen Horizont auftreten. Es könnte sich bei *A. lemanense* eventuell um ein Nashorn aus dem Aquitan handeln.

In der 3. Gruppe finden wir Arten, die sich an die der 2. Gruppe anschließen, sich jedoch von diesen durch ihre auffallend geringe Größe unter-

scheiden und dem Mittel- bis Oberoligozän eigen sind. Roman vereinigt in dieser Gruppe zwei Arten, bei denen die Prämolaren den Molaren bereits sehr ähnlich sind. Die Medifossette ist ziemlich lang und nur ein Antecrochet kommt zur Ausbildung. *Aceratherium minutum* sei sicher der Vertreter einer Seitenlinie der vorhergehenden Gruppe, doch viel zu wenig bekannt um zu behaupten, daß es mit *A. Filholi* verwandt sein könnte. Es sei daher notwendig, es zumindest solange von *Diceratherium* abzutrennen, bis ihre Nasenbeine bekannt werden. Andererseits kann *Acerotherium albigense* Roman nicht der Vorfahre von *A. minutum* gewesen sein, da dieses Nashorn bereits im Mittelstamptien auftritt und selbst im Oberstamptien noch nachgewiesen wurde.

Die 4. Gruppe mit der Gattung *Diceratherium* ist eine parallel zur vorhergehenden Gruppe verlaufender Seitenzweig aus dem Oberstamptien. *D. pleuroceros* und *D. asphaltense* zeichnen sich durch zwei lateral an den Nasenbeinen auftretende knöcherne Protuberanzen aus, die Hörner trugen.

Die 5. Gruppe kommt für unsere Betrachtungen nicht in Frage.

#### 4. Nach St. Breuning 1924

Er teilt die oligozänen Nashörner der Familie Rhinocerotidae, die für unsere Untersuchung von Wichtigkeit sind, in vier Unterfamilien ein.

##### a) Unterfamilie *Eggysodontinae*

Da von diesen bisher keine Schädelreste bekannt sind, können nur spezifische Zahnmerkmale zur Bestimmung herangezogen werden. Die oberen Molaren charakterisieren sich durch fehlende oder nur schwach angedeutete sekundäre Schmelzfältelung, bei starker Neigung des Ectolophs nach innen. Die oberen Prämolaren sind von stumpf dreieckiger bis abgerundet viereckiger Gestalt und ihre Querjoch verschmelzen regelmäßig an der Innenseite, die Medifossette vollkommen einschließend. Die Molarisierung ist noch nicht eingetreten oder beginnt erst am P<sup>4</sup>. Der Basalwulst der Prämolaren ist sehr kräftig und nicht unterbrochen. Es handelt sich um eine Gruppe kleiner primitiver Formen aus dem Eozän bis Oligozän Europas, mit den Gattungen *Eggysodon*, *Meninatherium*, *Prohyracodon* und *Praeaceratherium*. Erstere, die von Abel als synonym *Praeaceratherium* eingezogen wurde, bleibt aufrecht und *Eggysodon cadibonense* Roger, das zur Gattung *Protaceratherium* gestellt wurde, gehört wohl dieser Gattung an, ist aber von *Protaceratherium minutum* Cuvier, dessen Prämolaren fast gänzlich molarisiert sind, zu trennen.

b) *Unterfamilie Aceratheriinae*

Mit dolichocephalem Schädel, langem und schmalem Nasalia ohne Horn und spezialisiertem Gebiß, mit den europäischen Gattungen *Protaceratherium* und *Aceratherium*, mit wichtigen Unterschieden im Gebiet der Naseninzisur. Letztere Gattung dürfte sich aus ersterer direkt entwickelt haben. *Protaceratherium* zeichnet sich durch Molaren mit einem kräftigen Antecrochet und einem kaum angedeuteten Crochet oder Crista aus. Die Prämolaren sind noch nicht ganz, zumeist nur der  $P^4$  molarisiert. Die Querjoche konvergieren schwach, zeigen jedoch keine Spur sekundärer Schmelzfalten. Der Basalwulst ist kräftig und nur wenig unterbrochen. Zur Gattung *Protaceratherium* gehören *P. minutum* Cuvier und *P. albigenense* Roman. Die Gattung *Aceratherium*, die Breuning scharf von den hornlosen Nashörnern Nordamerikas abgrenzt und damit ausschließlich europäische Formen umfaßt, charakterisiert sich durch Molaren und Prämolaren mit deutlichem Antecrochet und kräftigen Crochet sowie einen gut erhaltenen, wenn auch unterbrochenen Basalwulst. Besonders wichtig scheint die typische Rückverlagerung der Naseninzisur im Laufe ihrer phylogenetischen Entwicklung bei den Arten dieser Gattung, die bei *A. lemanense* aus dem Oberoligozän bis zur Mitte des  $P^3$ , bei *A. tetradactylum* (Mittelmiozän) bis zur Mitte des  $P^4$  und bei *A. incisivum* bis zwischen den  $P^4$  und  $M^1$  reicht.

c) *Unterfamilie Caenopinae*

Diese hornlosen Formen mit dolichocephalem Schädel amerikanischen Ursprungs werden von Breuning scharf von den europäischen *Aceratheriinae* abgetrennt. Soweit ihre Prämolaren noch nicht molarisiert sind, haben sie eine dreieckige Gestalt und ihre Querjoche konvergieren noch nach innen. Die Molarisierung beginnt am  $P^2$ . Die Molaren besitzen noch kein Crochet und die Nasalinzisur liegt niemals weiter zurück als bis über den  $P^2$ . Für den typischen Vertreter dieser Unterfamilie gilt *Praeaceratherium filholi* Osborn, für das Breuning die neue Gattung *Paracaenopus* aufstellte, die er auf Grund des Zahnbaues und des Molarisierungsgrades von *Praeaceratherium minus* abtrennt.

d) *Unterfamilie Diceratheriinae*

Zu dieser amerikanischen Unterfamilie ist *Protaceratherium minutum* Cuvier von Osborn ganz grundlos gestellt worden, denn es sei fraglich ob selbst *Rhinoceros pleuroceros*, ähnlich wie die nordamerikanischen *Diceratheriinae* Hörner besaßen.

Der große Meinungsunterschied in der systematischen Einteilung der palaeogenen Nashörner Europas, der jeweils, selbst bei ganz bedeutenden Forschern zu erkennen ist, scheint auf den ersten Blick fast unerklärlich. Man ist dabei vom Schema der progressiven Entwicklung der oberen Backenzähne ausgegangen und hat mit Hilfe von Detailstudien ihrer phylogenetischen Elemente, wie sie den Ungulatenzähnen im weiteren Sinn eigen sind, den jeweiligen Spezialisierungsgrad festzustellen versucht. Derartige Untersuchungsergebnisse hat man leider meist ohne Berücksichtigung anatomischer Merkmale des Schädels, da ein solcher entweder nicht bekannt oder nur schlecht erhalten war, zur Beurteilung und Unterscheidung primitiverer oder höher entwickelter Formen herangezogen. Hierbei wurde leider auch oft auf das geologische Alter weniger Wert gelegt, so daß, wie z. B. bei Abel, eine sehr gekünstelte phylogenetische Reihe von Epi- über Prae- und Protaceratherium zum Aceratherium entsteht, ohne die Tatsache zu berücksichtigen, daß höher entwickelte Formen simultan mit sehr primitiven gelebt haben, wie dies schon Osborn nachgewiesen hat, und auch die nachfolgenden Untersuchungen der Rhinocerotiden aus den Linzer Sanden beweisen werden.

Bei den hier zu beschreibenden Nashörnern handelt es sich um eine kleine Art die nach Osborn zu den Diceratheriinae, nach Roman zu Aceratherium (Seitenzweig kleiner Formen) und nach Abel und Breuning zu Protaceratherium gestellt werden müßte. Das große Nashorn wäre nach Osborn und Roman zu den Aceratheriinae, nach Abel zu Praeaceratherium und nach Breuning zu Paracaenopus zu stellen.

#### D. Das kleine Nashorn von Alharting

##### *Diceratherium Kuntneri* nov. sp.

**Material:** Maxillarreste desselben Individuums mit rechter und linker Backenzahnreihe von P<sup>2</sup> bis M<sup>3</sup>. Inv.-Nr. 69/1942, OÖ. Landesmuseum Linz.

Rechte Schädelhälfte eines jüngeren Individuums mit Jochbogen, gut erhaltenen Hinterhaupt und Backenzahnreihe vom P<sup>2</sup> bis M<sup>3</sup>. Gefunden 1943.

Schädel eines sehr alten Individuums ohne Jochbögen; linke und rechte Backenzahnreihe sehr stark abgekaut. Gefunden 1943.

Verschiedene, einzelne Prämolaren und Molaren. Gefunden 1943.

**Holotypus:** Linke und rechte obere Backenzahnreihe vom P<sup>2</sup> bis M<sup>3</sup>; Inv.-Nr. 69/1942 des OÖ. Landesmuseums in Linz a. d. Donau; gefunden am 7. 8. 1942.

**Locus typicus:** Sandgrube des Reisetbauer bei Alharting, westlich von Linz a. d. Donau.

**Stratum typicum:** Basale, stark eisenschüssige Schichte der oberoligozänen Linzer Sande (Katt).

**Derivatio nominis:** Nach Landesrat Emil Kuntner, Kulturreferent der NÖ. Landesregierung.

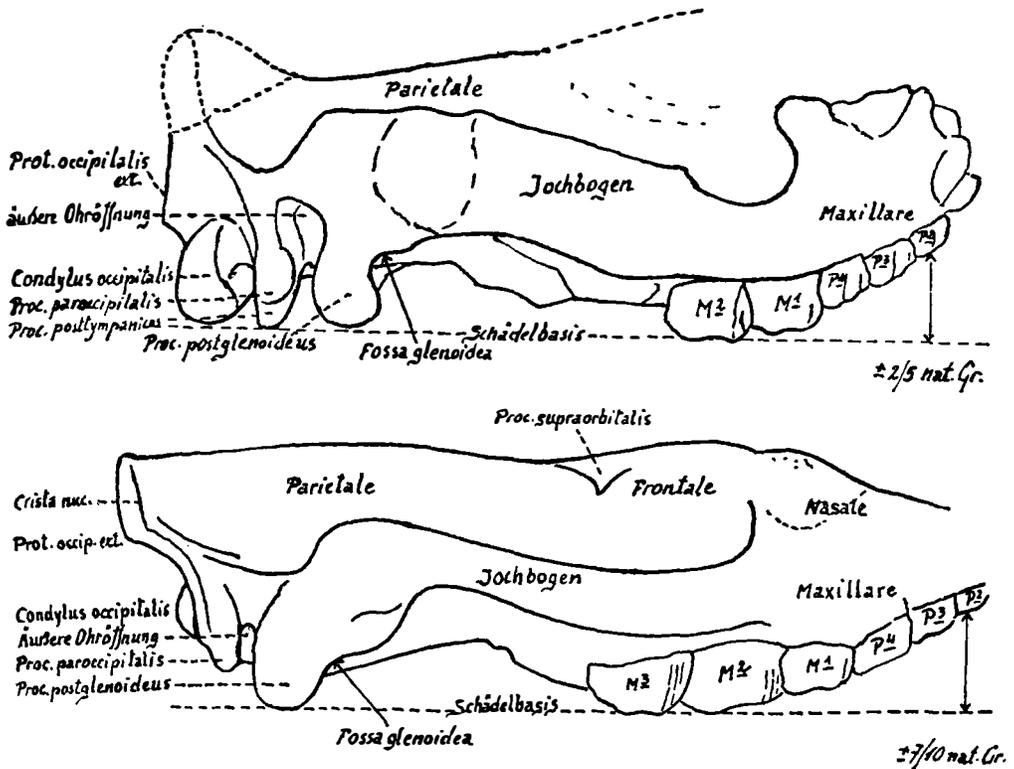
## D i a g n o s e :

Nahestehend *Rhinocerus minutus* Cuvier. Schädel relativ breit, besonders im Viceralsegment; Fossa orbitotemporal auffallend kurz; Jochbögen sehr niedrig und nach hinten sich erweiternd. Ohne Saggitalkamm, jedoch kräftige Cristae parietales; eine besonders charakteristische Tympanalregion, überraschend ähnlich der der amerikanischen Diceratherien, mit besonders kräftigen Processus postglenoideus, schmaler und tiefliegender äußerer Ohrenöffnung und dahinter einen relativ schwachen und kurzen Processus paramastoideus. Auffallend breite Stirn und breite Nasalia, die jederseits vor der Orbita aufgewölbt sind und eine große Zahl von kräftigen, wenn auch niedrigen Protuberanzen zur Ausbildung brachten, wie sie sonst nirgends an der Schädeloberfläche auftreten. Backenzahnreihen mehr geradlinig verlaufend. (Siehe Taf. XVI–XIX, Abb. 3–9.)

Obere Prämolaren weitgehend molarisiert; P<sup>2</sup> mit schwach konvergierenden, P<sup>3</sup> und P<sup>4</sup> mit fast parallelen Querjochen. P<sup>2</sup> fast quadratisch, P<sup>3</sup> und P<sup>4</sup> rechteckig, kürzer als breit, letztere mit kräftigerem Protoloph, ersterer mit kräftigerem Metaloph. Parastyl auffallend kräftig; innerer Basalwulst durchlaufend gut ausgebildet, äußerer Basalwulst fehlt am P<sup>2</sup> und P<sup>3</sup>, ist aber am P<sup>4</sup> noch vorhanden. Postfossette dreieckig und durch die kräftige Entwicklung des hinteren Abschnittes des Ectolophs nur auf die innere Hälfte des Zahnes beschränkt. Bei P<sup>4</sup> und weniger prägnant bei P<sup>3</sup>, kommt es schon bei schwacher Usur zur Ausbildung einer Schmelzbrücke innerhalb der Medifossette, zwischen Proto- und Metaloph, mittels eines akzessorischen Höckers, wodurch die Medifossette in einen größeren inneren und einen kleineren äußeren Teil getrennt wird. Als sekundäre Schmelzfalte tritt nur eine schwache Crista auf; ein Antecrochet kann angedeutet sein, doch fehlt jede Spur eines Crochets. Die tiefe Medifossette hat einen fast geradlinigen Verlauf und wird ihrem Ende zu etwas breiter.

Der subquadratische M<sup>1</sup> besitzt ein überaus kräftiges Antecrochet, das bei stärkerer Abkautung auf das Metaloph übergreift und dadurch den inneren Anteil der Medifossette zum Schwinden bringt; es bildet sich eine schwache Crista aber kein Crochet aus. Der Basalwulst ist an der Innenseite des Zahnes schwach, jedoch durchlaufend, an der Außenseite nur auf die vordere Zahnhälfte beschränkt.

M<sup>2</sup>, der größte Backenzahn mit merklich schräg nach innen und hinten verlaufenden Querjochen; mit einer nach innen sich trichterförmig öffnenden Medifossette, kräftiges Antecrochet, mäßige Crista und ohne Crochet. Ectoloph schräge nach hinten und innen verlaufend, mit der Zahnreihe einen Winkel von  $\pm 40$  Grad bildend. Sonst ähnlich dem M<sup>1</sup>. M<sup>3</sup> trapezoid, da noch ein Teil des Ectolophs in seiner ursprünglichen Lage erhalten ist. Es bildet mit dem Metaloph einen Winkel von  $\pm 110$  Grade,



Textabb. 4: Seitenansicht der Schädel von *Diceratherium Kuntneri* nov. sp. (unten) und *Praeaceratherium Kerschneri* nov. sp. (oben)

während das kräftigere Protoloph fast vertikal zum Ectoloph steht. Sehr schwaches Antecrochet, jedoch weder Crista noch Crochet ausgebildet. Medifossette breit, nach innen etwas schmaler werdend und leicht nach vorne abgeben. Basalwulst nur an der Innenseite der vorderen Zahnhälfte.

### I. Der Schädel

Das zu dieser Untersuchung vorliegende Material bezieht sich auf eine relativ gut erhaltene rechte Schädelhälfte sowie auf eine fast komplette Schädelbasis eines sehr alten Individuums ohne Jochbögen. Beide wurden im Jahre 1943 unter meiner Leitung in den tiefsten, eisenschüssigen Sandlagen der Reisetbauer-Sandgrube bei Alharting ausgegraben. Sie ergänzen sich dermaßen, daß eine verhältnismäßig sichere Rekonstruktion zu erzielen

ist. Da Suturen der einzelnen Schädelknochen, mit Ausnahme der Sutura parietal und frontal, nicht mehr vorhanden sind, können nur die einzelnen Regionen beschrieben werden.

Der Schädel dieses kleinen Nashorns ist relativ niedrig und breit, speziell an seinem Fazialteil, der außerdem den Kranialteil an Größe etwas übertrifft. Das im allgemeinen geradlinig verlaufende Schädelprofil fällt erst an der vorderen Nasenregion stärker ab. Am Übergang der Parietal- zur Frontalregion und zwischen letzterer und der Nasalregion ist eine schwache Senkung zu beobachten. Besonders typisch ist die Hinterhauptregion in ihrer Form und Lage zur Schädelbasis. Kräftige, fast eiförmige *Condyli occipitales* begrenzen seitlich das relativ kleine hochovale *Foramen magnum*, das nahe der Schädelbasis zu liegen kommt. Eine fast dreieckige, jedoch breite und niedrige Hinterhauptschuppe, die mit der Schädelbasis einen Winkel von annähernd 110 Grad einschließt, bildet den hinteren Abschluß der Schädelkapsel. An ihrem nahezu rechtwinkeligem Scheitel erhebt sich eine niedrige, wulstige *Protuberancia occipitalis externa*, von der einerseits die seitlich verlaufenden, kräftigen Nackenbandansätze, die bis zur Wurzel des *Processus paroccipitalis* reichen und andererseits die auffallend breite und gut entwickelte *Crista occipitalis media*, die sich verjüngend bis zum Dorsalrand des *Foramen magnum* erstreckt, entspringen. (Siehe Abb. 3, 4, 10.) Die *Exoccipitalia* zeichnen sich durch relativ schwache, niedrige und stumpfkegelförmige *Processi paroccipitales* aus, die die äußere Ohröffnung an ihrem Hinterrand begrenzen. An der etwas schlechter erhaltenen Schädelbasis sind außer einem flachen und relativ schmalen *Basioccipitale* mit niedrigen *Basilarhöckern*, kaum andere Einzelheiten zu beobachten. Die in ihrer Form und Lage von jener der Vertreter der Unterfamilie *Aceratheriinae* vollkommen abweichenden Gestaltung der Hinterhauptregion, kann als ein typisches Merkmal der Vertreter der *Diceratheriinae* angesehen werden. Der schwach konkav verlaufende dorsale Anteil der Scheitelbeine, mit noch offener Parietalsuture, wird seitlich durch die kräftige und etwas höher liegende *Crista parietalis* vom steil abfallenden, stark konvexen, lateralen Anteil getrennt. Wie schon erwähnt, läßt der Erhaltungszustand des Fossils eine weitere Charakterisierung der einzelnen Bauelemente der Schädelbasis nicht zu. Die *Pars squamosa* des Temporale gibt die Gelenksfläche für den Unterkiefer ab, die ihrerseits vorne und lateral unter Beteiligung des *Jugale* gebildet wird. Die auffallend weite, schwach konkave *Fossa glenoidea* wird hinten durch den breiten und hohen *Processus postglenoideus* abgeschlossen. Sie verläuft schräge von innen nach außen und hinten und bildet mit dem sehr kräftigen *Processus condyloideus*, der von innen schräg nach außen und vorne gerichtet ist, einen Winkel von annähernd 75 Grad. Die daraus resultierende dreieckige Form der nach außen offenen *Fossa glenoidea*, steht nicht allein im Einklang mit einer ziemlich freien, lateralen Gleitbewegung des Unterkiefers,

sondern spiegelt sich auch in der strukturellen Gestaltung des Gebisses, ganz besonders in der der oberen Backenzähne.

Zwischen dem Occipital- und Parietalsegment schaltet sich das Perioticum ein, das aus Pertosum und Mastoideum besteht, die frühzeitig miteinander verwachsen. Über diese Knochenpartie kann nur so viel gesagt werden, daß nur ein sehr kurzer Processus posttympanicus ausgebildet wird, der sich an den Processus paroccipitalis anlehnt und mit ihm verwächst, wodurch es zur Bildung eines kurzen, offenen Kanales kommt, der zur äußeren, falschen Ohröffnung führt. Die ganz eigenartige Gestaltung der Tympanalregion dieses kleinen Nashorns aus den Linzer Sanden ist ebenfalls sehr charakteristisch für die Vertreter der Diceratheriinae, im Gegensatz zu den Aceratheriinae.

Auffallend ist die sehr breite, oberflächlich glatte und nur schwach konvexe Stirne, wodurch der Eindruck entsteht, als handle es sich um eine fast brachycephale Form. Ein relativ schwacher Processus supraorbitalis, in dem die Crista parietalis als Crista frontalis ausläuft, markiert die hintere Grenze der Orbita. Sie reicht also vom Processus supraorbitalis, beziehungsweise von einer Vertikalen über dem Hinterrand des dritten bis zu einer Vertikalen über dem ersten Drittel des zweiten Molar und ist im Vergleich zur Fossa temporalis merklich kürzer. Die Orbitotemporalgrube wird nach außen von einem im Bereich der Fossa glenoidae sehr hohen, jedoch vor dieser, durch einen niedrigen und relativ breiten Jochbogen, der dann weiter vorne wieder etwas höher wird, begrenzt. Entsprechend dem Größenverhältnis der Fossa temporalis und der relativ schwachen Ausbildung des Jochbogens wäre eine dem Masseter stark überlegene Temporalmuskulatur anzunehmen, die die anterior-posteriore Exkursion der Unterkiefer getätigt hatte.

Durch die Nasofrontalsutur getrennt, gehen die Frontalia, nach und nach an Breite verlierend, in die Nasalia über, von denen an unserem Fossilmaterial nur das rechte Nasenbein erhalten ist. Auffällig ist eine schwache, kuppelförmige Aufwölbung dieses an seinem hinteren, seitlichen Abschnitt, die bis zur Lacrymalregion herabreicht und in der Profillinie angedeutet wird. Hier und ganz besonders am Rücken des vorderen Nasenbeines treten unregelmäßig angeordnete Knochenprotuberanzen, die zum Teil noch auf den vorderen Teil der Frontalia übergreifen. (Siehe Abb. 3 und 4.) Dies läßt die berechnete Vermutung aufkommen, daß an dieser Stelle kräftige integumentäre Gebilde, wie die eines Hornes vorhanden gewesen waren, die für die Vertreter der Diceratheriinae allgemein angenommen werden. Durch das Vorhandensein von Hörnern auf den Nasenbeinen, ließe sich auch die überraschende Breite der Stirne und aus der Schrägstellung der Hinterhauptregion der nach vorne gesenkt getragene Schädel in Einklang bringen, bedingt durch die stärkere Belastung und eine erhöhte mechanische Inanspruchnahme der vorderen Schädelpartie.

Der hinten relativ breite, harte Gaumen, nimmt nach vorne stark an Breite ab, wodurch sich die fast geradlinig verlaufenden Backenzahnreihen merklich nähern. Der durch einen flachen Bogen gekennzeichnete Vorderrand der Choane reicht bis zur Höhe des vorderen Viertels des dritten Molars und verläuft bei gleichbleibender Breite ungefähr bis zur Höhe der Proc. supraorbitales. Die sehr kräftigen Maxillaren, die am Außenrand ihrer Pars palatina die Backenzähne tragen, sind an ihren Außenflächen schwach konvex, auffallend glatt, da sie keine Crista facialis ausbilden. Sie steigen, beginnend am zweiten Molar, merklich über die Schädelbasis auf, so daß der zweite Prämolare etwa 35 mm höher zu liegen kommt. Vor diesem Zahn sind die uns vorliegenden Schädel abgebrochen, wodurch weder das Vorhandensein eines ersten Prämolars noch die Größe und Form der Intermaxillaren festgestellt werden kann. Eine Pneumatizität gewisser Schädelpartien, wie etwa das Auftreten eines Sinus frontalis, ist kaum anzunehmen.

Wie sehr die anatomischen Verhältnisse im Schädelbau dieses kleinen Nashorns aus den Linzer Sanden von denen der großen Form aus derselben Fundstätte abweichen, kann aus dessen Beschreibung entnommen werden.

#### Schädelmaße:

Länge des Schädels vom Foramen magnum bis zum Vorderrand des P <sup>2</sup> . . . . .	320 mm
Länge des Schädels von der Protuberancia occipitalis externa bis zum Vorderrand des P <sup>2</sup> . . . . .	330 mm
Schädelhöhe vom Basisoccipitale bis zur Protuberancia occipitalis externa (Hinterhauptöhe) . . . . .	± 85 mm
Schädelhöhe über dem Processus postglenoideus . . . . .	± 105 mm
Schädelhöhe über dem Basisphenoid . . . . .	± 75 mm
Schädelhöhe über der Alveole des M <sup>3</sup> . . . . .	± 85 mm
Schädelhöhe über der Alveole des P <sup>3</sup> . . . . .	± 41 mm
Größte Schädelbreite an den Jochbögen (rekonstruiert) . . . . .	± 203 mm
Schädelbreite in der Temporalgrube (geringste) . . . . .	± 65 mm
Schädelbreite am Processus paroccipitalis . . . . .	± 130 mm
Schädelbreite am Processus postglenoideus . . . . .	± 145 mm
Schädelbreite am Hinterhaupt in der Höhe des Foramen magnum . . . . .	± 100 mm
Schädelbreite am Vorderrand des M <sup>2</sup> . . . . .	± 140 mm
Schädelbreite am Vorderrand des P <sup>3</sup> . . . . .	± 70 mm
Abstand des Vorderrandes der Choane vom Foramen magnum . . . . .	± 200 mm
Breite des Jochbogens vor der Fossa glenoidea . . . . .	± 16 mm
Höhe des Jochbogens vor der Fossa glenoidea . . . . .	± 20 mm
Höhe des Jochbogens über dem M <sup>3</sup> . . . . .	± 24 mm
Äußere Länge der Fossa glenoidea . . . . .	± 62 mm
Tiefe der Fossa glenoidea . . . . .	± 34 mm

Note: Bedingt durch die stellenweise Deformation der Schädel durch Gebirgsdruck, konnten die meisten Maße nur annähernd ( $\pm$ ) ermittelt werden. Sie mögen vielmehr dazu dienen, einen allgemeinen Überblick über die jeweiligen Größenverhältnisse zu geben.

## II. Vergleichende Untersuchung der oberen Backenzähne der beiden Nashörner aus den oberoligozänen Sanden von Alharting

Man hat bisher angenommen, daß in zweifelhaften Fällen, wenn typische Zahnmerkmale zur Artbestimmung nicht ausreichend vorhanden sind, die

kleineren, im Verhältnis zu nahe verwandten Formen, als primitiver anzusprechen wären. Was diesbezüglich unser Fossilmaterial aus Alharting betrifft, so fanden sich die Schädel und Schädelreste des merklich kleineren Nashorns in etwas tiefer gelegenen Schichten und die des viel größeren Vertreters der Rhinocerotiden wohl am selben Fundort, jedoch in etwa fünf Meter höher gelegenen Sandlagen. Ob es sich dabei um altersverschiedene Horizonte handelt, kann nicht einwandfrei nachgewiesen werden, doch eines steht fest, daß die entsprechenden Sandlagen zumindest annähernd gleichen Alters sind. Dies würde beweisen, daß hier im unteren Katt ein kleines, bereits auf einer höheren Entwicklungsstufestehendes Nashorn neben einem viel primitiveren größeren gelebt hat, die verschiedenen Gattungen angehören, wie dies auch aus markanten morphologischen Unterschieden im Schädelbau und der phylogenetischen Entwicklung ihrer Backenzähne ersichtlich wurde.

Die 1934 von Sickenberg am Oberösterreichischen Landesmuseum in Linz untersuchten Rhinocerotidenzähne, von denen sich nur zwei M<sup>3</sup> und ein M<sup>2</sup> mit dem Fundort Linz, jedoch ohne nähere Angaben, bestimmen ließen, sollen wegen ihrer niedrigen Kronen, den trapezoiden Umriß der M<sup>3</sup>, das Fehlen von Crista und Crochet, die am vorderen Zahnabschnitt des M<sup>2</sup> ausgeprägte Neigung der Außenwand nach innen, die kräftige Entwicklung des Basalwulstes und wegen der auffallend geringen Größe als typische Merkmale eines primitiven Nashorns der Gattung Protaceratherium, im Sinne Abels angehören. Da genannter Autor gegenüber Acerotherium albigenae Roman keine nennenswerten Unterschiede erkennen konnte, bestimmte er diese Reste palaeogener Rhinocerotiden Oberösterreichs als Protaceratherium ex aff. albigenae. Wie schlecht jedoch diese wenigen Zähne erhalten sind, lassen auch die von Sickenberg angeführten Maße erkennen.

	Nach Sickenberg:			Nach Roman:
	M <sup>2</sup>	M <sup>3</sup>	M <sup>3</sup>	M <sup>2</sup>
Äußere Länge . . . . .	35 mm	—	—	— 29 mm
Innere Länge . . . . .	—	30 mm	35 mm	—
Größter Durchmesser . . . . .	—	37 mm	39 mm	—
Breite am Vorderjoch . . . . .	34 mm	—	—	— 30 mm
Breite am Hinterjoch . . . . .	33 mm	—	—	— 27 mm

### 1. Die Größenunterschiede der oberen Backenzähne der beiden Nashörner aus den Linzer Sanden

Wie aus der graphischen Darstellung der Längen-Breiten-Indizes der oberen Backenzähne dieser beiden Nashörner ersichtlich ist,

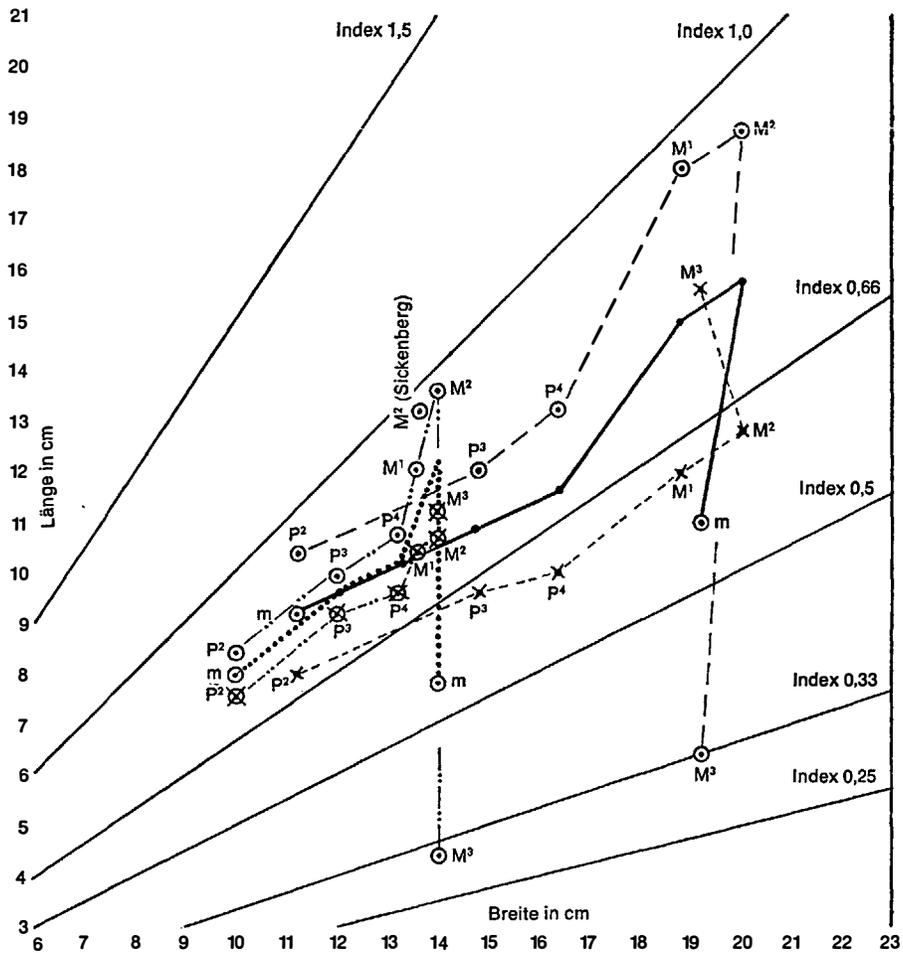
liegen diese für die kleine Form zwischen den Grenzwerten von 0,97 und 0,73, die der großen Form zwischen 0,95 und 0,61. Obwohl alle Zähne immer breiter als lang sind, kann man in bezug auf das jeweilige Längen-Breiten-Verhältnis doch charakteristische Merkmale erkennen, die auf unterschiedliche Entwicklungsstadien hinweisen (siehe Textabb. 5). Außerdem besteht eine gewisse Differenz zwischen der äußeren und inneren Zahnlänge, bedingt durch den mehr geradlinigen Verlauf der Backenzahnreihe beim kleinen Nashorn beziehungsweise den seitlich ausgebogenen Verlauf dieser bei der großen Form. Auch die relative Größe der einzelnen Zahnelemente ist hinsichtlich ihres Längen-Breiten-Verhältnisses merklich verschieden. Diesem entsprechend, müßte beim großen Nashorn der 25 mm lange zweite obere Prämolare statt mit einer Breite von 28 mm eine solche von 31 mm erreichen, berechnet aus dem Längen-Breiten-Verhältnis desselben Zahnes der kleinen Form. Er ist also relativ schmaler. Anders verhalten sich diesbezüglich der dritte und vierte obere Prämolare, die bei dem großen Nashorn vergleichsweise breiter sind als beim kleineren Nashorn. Bei letzterem ist der erste obere Molare relativ breiter, doch umgekehrt verhält sich der zweite obere Molare, der relativ schmaler ist.

Die Längen-Breiten-Indizes = äußere Länge: zur mittleren Breite des Zahnes

Kleines Nashorn (D. Kuntneri)		Großes Nashorn (P. Kerschneri)	
P <sup>2</sup> = 0,84	Breite nach hinten etwas zunehmend	P <sup>2</sup> = 0,92	Breite nach hinten stärker zunehmend
P <sup>3</sup> = 0,83		P <sup>3</sup> = 0,81	
P <sup>4</sup> = 0,81		P <sup>4</sup> = 0,80	
M <sup>1</sup> = 0,88	Breite merklich abnehmend	M <sup>1</sup> = 0,95	Breite etwas zunehmend
M <sup>2</sup> = 0,97		M <sup>2</sup> = 0,93	

Die Längen-Breiten-Unterschiede:

Differenzen zwischen Außenlänge und mittlerer Breite:		Differenzen zwischen Innenlänge und mittlerer Breite:	
Kleines Nashorn (D. Kuntneri)	Großes Nashorn (P. Kerschneri)	Kleines Nashorn (D. Kuntneri)	Großes Nashorn (P. Kerschneri)
P <sup>2</sup> = 4 mm	P <sup>2</sup> = 2 mm	P <sup>2</sup> = 6 mm	P <sup>2</sup> = 6 mm
P <sup>3</sup> = 5 mm	P <sup>3</sup> = 3 mm	P <sup>3</sup> = 7 mm	P <sup>3</sup> = 13 mm
P <sup>4</sup> = 5 mm	P <sup>4</sup> = 8 mm	P <sup>4</sup> = 8 mm	P <sup>4</sup> = 16 mm
M <sup>1</sup> = 4 mm	M <sup>1</sup> = 2 mm	M <sup>1</sup> = 8 mm	M <sup>1</sup> = 17 mm
M <sup>2</sup> = 1 mm	M <sup>2</sup> = 3 mm	M <sup>2</sup> = 8 mm	M <sup>2</sup> = 18 mm



Kleine Art		Große Art	
L:B	L:B	L:B	L:B
—○	---⊗	—○	---⊗
außen	innen	außen	innen
mm		mm	
P <sup>2</sup> 21 : 25	19 : 25	P <sup>2</sup> 26 : 28	20 : 28
P <sup>3</sup> 25 : 30	23 : 30	P <sup>3</sup> 30 : 37	24 : 37
P <sup>4</sup> 27 : 32	24 : 32	P <sup>4</sup> 33 : 41	25 : 41
M <sup>1</sup> 30 : 34	26 : 34	M <sup>1</sup> 45 : 47	30 : 47
M <sup>2</sup> 34 : 35	27 : 35	M <sup>2</sup> 47 : 50	32 : 50
M <sup>3</sup> 11 : 35	28 : 35	M <sup>3</sup> 16 : 48	39 : 48
(Maße x 4)			
m ... m = Mittelwert der Kleinen Art			
m - m = Mittelwert der Großen Art			
Kleine Art: Indexwerte zwischen 0,97 bis 0,73.		Große Art: Indexwerte zwischen 0,95 bis 0,61.	

Textabb. 5: Graphische Darstellung der Indexwerte der oberen Backenzähne von *Diceratherium Kuntneri* nov. sp. und *Praeaceratherium Kerschneri* nov. sp.

Diese Meßwerte lassen deutlich erkennen, daß die oberen Backenzähne des großen Nashorns, auch relativ gesehen, an ihrer Innenseite merklich kürzer sind als an der Außenseite, wodurch sie einen fast trapezoiden Umriß aufweisen.

Die des kleinen Nashorns sind dagegen mehr oder weniger rechteckig bis subquadratisch. Die festgestellten Größen- und Formunterschiede der oberen Backenzähne, ganz besonders der Prämolaren, werden außerdem durch charakteristische Struktureigenheiten, wie die Zahnhöhe, der Neigungsgrad des Ectolophes, die Lage der Querjoche, die Verbreitung des Basalwulstes und die sekundäre Schmelzfältelung ergänzt.

## 2. Die Höhe der Zahnkronen der Nashörner aus den Linzer Sanden bei Alharting

Wegen des sehr unterschiedlichen Abkaugegrades der oberen Backenzähne am vorliegenden Untersuchungsmaterial sind die jeweiligen Meßwerte sehr unterschiedlich, geben aber im großen und ganzen brauchbare Resultate.

### Höhe der Zahnkronen vom kleinen Nashorn: (D. Kuntneri nov. sp.)

kaum abgekaut	stark abgekaut
P <sup>2</sup> = 15 mm; 16 mm	P <sup>2</sup> = —
P <sup>3</sup> = 13 mm; 15 mm	P <sup>3</sup> = 12 mm
P <sup>4</sup> = 13,5 mm; 15 mm	P <sup>4</sup> = 13 mm
M <sup>1</sup> = 14 mm; 15 mm	M <sup>1</sup> = 11 mm
M <sup>2</sup> = 15 mm; 17 mm	M <sup>2</sup> = 12 mm
M <sup>3</sup> = 14,5 mm; 18 mm	M <sup>3</sup> = —

### Höhe der Zahnkronen beim großen Nashorn (P. Kerschneri)

P <sup>2</sup> = 26 mm; 27 mm	} mäßig abgekaut
P <sup>3</sup> = 25 mm; 28 mm	
P <sup>4</sup> = 28 mm; 29 mm	
M <sup>1</sup> = 27 mm; 32 mm	
M <sup>2</sup> = 32 mm; 35 mm	
M <sup>3</sup> = 30 mm; 34 mm	

Die relative Höhe der Zahnkronen  
(berechnet unter der Annahme gleicher Zahnbreiten)

Kleines Nashorn (D. Kuntneri)	Großes Nashorn (P. Kerschneri)
P <sup>2</sup> = 20,5 mm . . . . .	P <sup>2</sup> = 26 mm
P <sup>3</sup> = 20,0 mm . . . . .	P <sup>3</sup> = 28 mm
P <sup>4</sup> = 24,1 mm . . . . .	P <sup>4</sup> = 30 mm
M <sup>1</sup> = 30,3 mm . . . . .	M <sup>1</sup> = 33 mm
M <sup>2</sup> = 38,0 mm . . . . .	M <sup>2</sup> = 36 mm
M <sup>3</sup> = 37,0 mm . . . . .	M <sup>3</sup> = 34 mm

Diesen Meßwerten ist zu entnehmen, daß die oberen Prämolaren und der entsprechende erste Molar des kleinen Nashorns relativ niedrigere, der zweite und dritte Molar dagegen etwas höhere Zahnkronen ausbildeten, als dies beim großen Nashorn der Fall ist. Die angeführten Werte entsprechen der äußeren Höhe der Zahnkronen, denn an der Zahninnenseite sind sie annähernd um 10 Prozent niedriger.

3. Der Neigungsgrad des Ectolophs der oberen Backenzähne

Diesbezüglich kann man keine nennenswerten Unterschiede bei den beiden Nashörnern aus den Linzer Sanden feststellen. Dieser beträgt nämlich an der vorderen Zahnhälfte einheitlich fast 80 Grad und an der hinteren Zahnhälfte ist er mit durchschnittlich 58 Grad auffallend flacher.

4. Die Lage der Querjoche zum Ectoloph der oberen Backenzähne

Bei den primitiven Rhinocerotiden verlaufen die Querjoche der oberen Backenzähne, zumindest die der Prämolaren, mehr oder weniger perpendikular zum Ectoloph. Im Laufe der phylogenetischen Entwicklung dieser Tiere wechselt ihr ursprünglicher Verlauf, beginnend am Vorderjoch, wodurch sie nach und nach eine sehr schräge Lage einnehmen, da die Innenhöcker nach hinten verlagert werden. Dementsprechend können sie nach innen etwas konvergieren oder parallel angeordnet sein, wie sich dies noch bei den Prämolaren beobachten läßt, oder sie beginnen zu divergieren wie bei den Molaren beziehungsweise bei den molarisierten Prämolaren.

Diese Abänderung der Lage der Querjoche vollzieht sich zuerst am Proto-  
loph und geht erst nachher auf das Metaloph über. So finden wir, daß an den Prämolaren vorerst nur der vordere Innenhöcker (Deuterocon) nach hinten

verlagert wird, wodurch die Querjochs zu konvergieren beginnen. Diesem Beispiel folgt dann der hintere Innenhöcker (Tetartocon) des Metalophs und damit nehmen die Querjochs eine schräge Parallelstellung an. Der Tetartocon wandert in weiterer Folge noch mehr nach hinten ab, und es entsteht dadurch die divergierende Form der Querjochs. Trotz der Schwierigkeit einer einheitlichen Winkelmessung der Querjochs zum Ectoloph, dürften sich nur geringfügige Fehlerquellen eingeschlichen haben, so daß die gefundenen Werte zur Beurteilung der jeweiligen Lage des Proto- und Metalophs ausreichen dürften.

Das kleine Nashorn  
(*Diceratherium Kuntneri* nov. sp.)

P <sup>2</sup>	Vorderjoch Hinterjoch	70° 84°	}	sie konvergieren stark
P <sup>3</sup>	Vorderjoch Hinterjoch	75° 84°	}	sie konvergieren schwächer
P <sup>4</sup>	Vorderjoch Hinterjoch	70° 71°	}	sie sind fast parallel
M <sup>1</sup>	Vorderjoch Hinterjoch	68° 62°	}	sie divergieren schwach
M <sup>2</sup>	Vorderjoch Hinterjoch	62° 57°	}	sie divergieren schwach
M <sup>3</sup>	Vorderjoch Hinterjoch	95° 64°	}	sie divergieren sehr stark

Das große Nashorn  
(*Praeaceratherium Kerschneri* nov. sp.)

P <sup>2</sup>	Vorderjoch Hinterjoch	52° 66°	}	sie konvergieren schwach
P <sup>3</sup>	Vorderjoch Hinterjoch	65° 56°	}	sie divergieren schwach
P <sup>4</sup>	Vorderjoch Hinterjoch	68° 73°	}	sie divergieren schwach
M <sup>1</sup>	Vorderjoch Hinterjoch	65° 63°	}	sie divergieren schwach
M <sup>2</sup>	Vorderjoch Hinterjoch	59° 57°	}	sie divergieren schwach
M <sup>3</sup>	Vorderjoch Hinterjoch	98° 67°	}	sie divergieren sehr stark

Der Neigungsgrad der Querjochs der Prämolaren ist beim großen Nashorn viel stärker ausgeprägt. Die Molaren lassen diesbezüglich keinen nennenswerten Unterschied erkennen. Von großer Wichtigkeit für die Beurteilung

des jeweiligen Entwicklungsstadiums des Prämolaren ist aber nicht allein der Neigungsgrad der Querjochs, sondern die ursprüngliche Tendenz dieser, sich an der Innenseite des Zahnes so zu verbinden, daß schon bei geringer Abkautung die Medifossette vollkommen abgeschlossen wird. Es bildet sich zwischen der hinteren Außenwand des Deuterocons und der vorderen Außenwand des Tetartocons, also am Eingang zur Medifossette, ein hoher Basalhöcker aus, der mit genannten Innenhöckern zu einer schmalen Innenwand verschmilzt. Erst im Laufe der Molarisierung wird dieser Basalhöcker immer mehr reduziert und die Medifossette nach innen geöffnet. Eine derartige Strukturgestaltung der Prämolaren findet sich ausschließlich bei den Primitivformen der Unterfamilie Aceratheriinae. Sie sei jedoch nicht zu verwechseln mit der Art und Weise des Verschlusses der Medifossette der Prämolaren der primitiveren Vertreter der Unterfamilie Diceratheriinae. Bei diesen existiert nämlich zwischen den Innenhöckern, auf der Höhe des später sich ausbildenden Antecrochets, ein dem jeweiligen Entwicklungsgrad entsprechender kräftiger oder schwächerer Zahnhöcker, der bei stärkerer Abkautung des Zahnes *i n n e r h a l b* der Medifossette zu einer Schmelzbrücke wird. Diese teilt sich dadurch in eine kleinere äußere und eine größere innere Portion. Aber auch diese Schmelzbrücke verschwindet bei fortschreitender Molarisation der Prämolaren, und zwar zuerst am P<sup>2</sup>, dann am P<sup>3</sup> und schließlich am P<sup>4</sup>. Im Gegensatz dazu finden wir bei den Vertretern der Aceratheriinae eine Molarisierung der Prämolaren, die am P<sup>4</sup> beginnt, dann auf den P<sup>3</sup> übergreift, um am P<sup>2</sup> zu enden. Diese Art und Weise der Molarisierung der Prämolaren gibt nicht allein einen wichtigen Anhaltspunkt für die Beurteilung der phylogenetischen Entwicklung, sondern auch für die Taxonomie der Rhinocerotiden, auch wenn die Prämolaren niemals den Differenzierungsgrad der Molaren, selbst bei den höher entwickelten Nashörnern, ganz erreichen.

Ebenso ist die relative Längen- und Breitenausbildung der Querjochs an den oberen Prämolaren von Bedeutung. Diesbezüglich finden wir am zweiten Prämolaren des kleinen Nashorns, und nur noch an diesem, ein viel kürzeres und schmaleres Protoloph, das aber am P<sup>3</sup> und P<sup>4</sup> bereits an Länge und Breite das Metaloph übertrifft. Die Prämolaren des großen Nashorns zeichnen sich aber durchwegs durch ein viel kräftigeres und längeres Protoloph aus.

##### 5. D e r B a s a l w u l s t (Cingulum)

Es lassen sich in bezug auf die jeweilige Ausbildung des Basalwulstes an den oberen Backenzähnen der beiden Nashörner aus den Linzer Sanden markante Unterschiede feststellen, die auch taxonomisch gewertet werden können.

Die Prämolaren beider Arten sind an ihrem Vorder-, Innen- und Hinter- rand von einem solchen umgeben, während an der Außenseite des Zahnes

gelegentlich nur an der hinteren Hälfte ein Rudiment eines Basalwulstes vorzufinden ist.

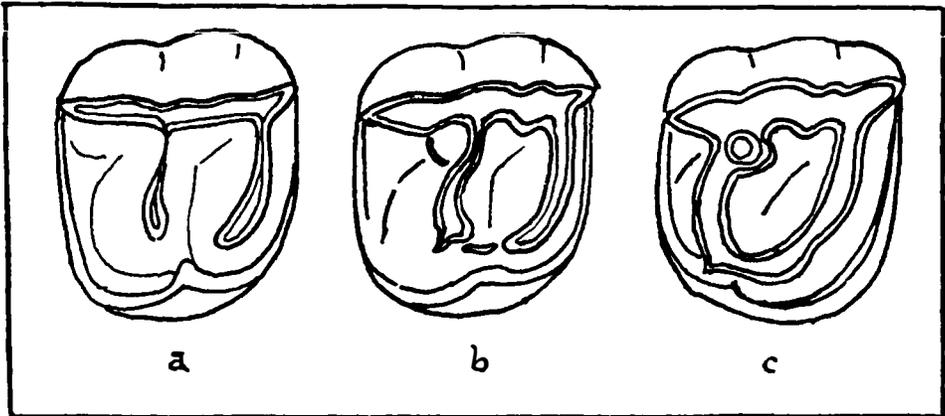
Beim kleinen Nashorn ist er relativ niedrig und breit, am Vorderrand sogar etwas wulstig ausgebildet. Beim großen Nashorn erhebt sich am hinteren Abschnitt des inneren Basalwulstes aller oberen Prämolaren eine relativ kräftige Spitze, die nach oben in eine scharfkantige Zahnleiste übergeht und dem Tetartocon anliegt. Bereits bei mittlerer Usur des Zahnes tritt diese in die Kaufläche ein und wird zu einer spitz auslaufenden Schmelzfalte am Metaloph (Tetartocon-Falte).

Was die oberen Molaren betrifft, so ist ihr Basalwulst im allgemeinen wesentlich schwächer ausgebildet, das heißt stärker reduziert als bei den Prämolaren. Beim kleinen Nashorn ist der erste und zweite obere Molar allseitig von einem Basalwulst umgeben, der am Vorder- und Hinterrand ziemlich stark, an der hinteren Zahnhälfte dagegen meist nur angedeutet ist. Der dritte Molar hat an der Vorderseite einen sehr breiten Basalwulst, der im weiten Bogen bis an den Vorderrand des Protocons reicht. Am Hinterrand kann ein Basalwulst angedeutet sein oder wie am Außen- und Innenrand fehlen. Beim großen Nashorn findet man annähernd ähnliche Verhältnisse, nur mit dem Unterschied, daß hier die Basalwülste am Vorder- und Hinterrand der Molaren viel schwächer ausgebildet sind und am Innenrand fehlen.

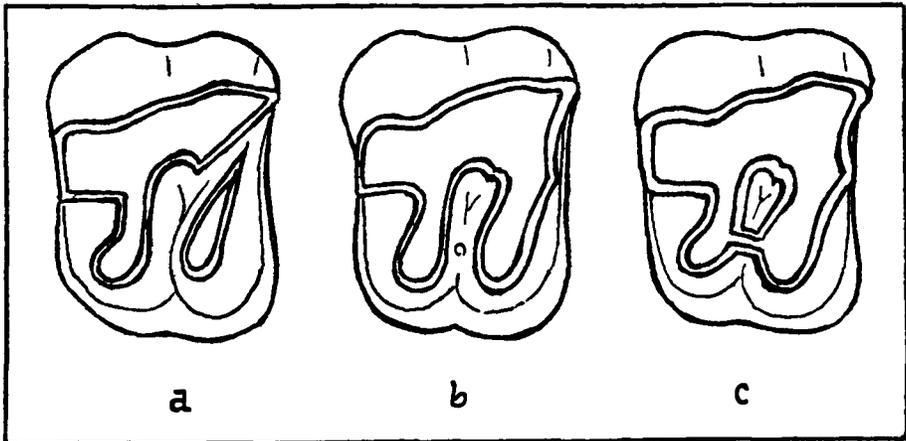
## 6. Die Schmelzfältelung der oberen Backenzähne

Die erste Faltenbildung an dem ursprünglich glatten Verlauf des Schmelzes der Joche tritt bei den primitiveren Rhinocerotiden am Protoloph auf, wo sie nach und nach ihr Maximum erreicht, um später, bei den geologisch jüngeren Formen, auf das Metaloph überzugehen. An beiden Nashörnern aus den Sanden von Alharting hat die Schmelzfältelung nur das Protoloph erfaßt, und das Metaloph wird von einer solchen noch nicht betroffen. Die diesbezüglich festzustellenden Unterschiede zwischen dem kleinen und großen Nashorn sind so bedeutend, daß es unmöglich wäre, sie in ein und dieselbe Gattung zu vereinen.

Die Prämolaren von *Praeaceratherium Kerschneri* nov. sp. weisen ein Ectoloph auf, das progressiv vom P<sup>2</sup> zum P<sup>4</sup> an Breite zunimmt. Das Vorderjoch wird von einem breiten, von vorne nach hinten merklich zusammengedrückten Deuterocon gebildet, der schon bei schwacher Usur mit einem schmalen Schmelzkamm gegen das Parastyl zieht, um sich in weiterer Folge mit diesem zu verbinden. Das Hinterjoch geht ebenfalls aus einem sehr schmalen, dafür etwas längeren Tetartocon hervor und verläuft in Richtung Protocon. Bei den noch nicht molarisierten Prämolaren treten zwischen dem Außenrand des Tetartocons und des Deuterocons und am äußeren Hinterrand des Tetartocons kräftige Basalhöcker auf, von denen der am Ausgang der Medi-



Textabb. 6: Typische Form der oberen Prämolaren von *Praeaceratherium Kerschneri* nov. sp. bei zunehmender Abkautung



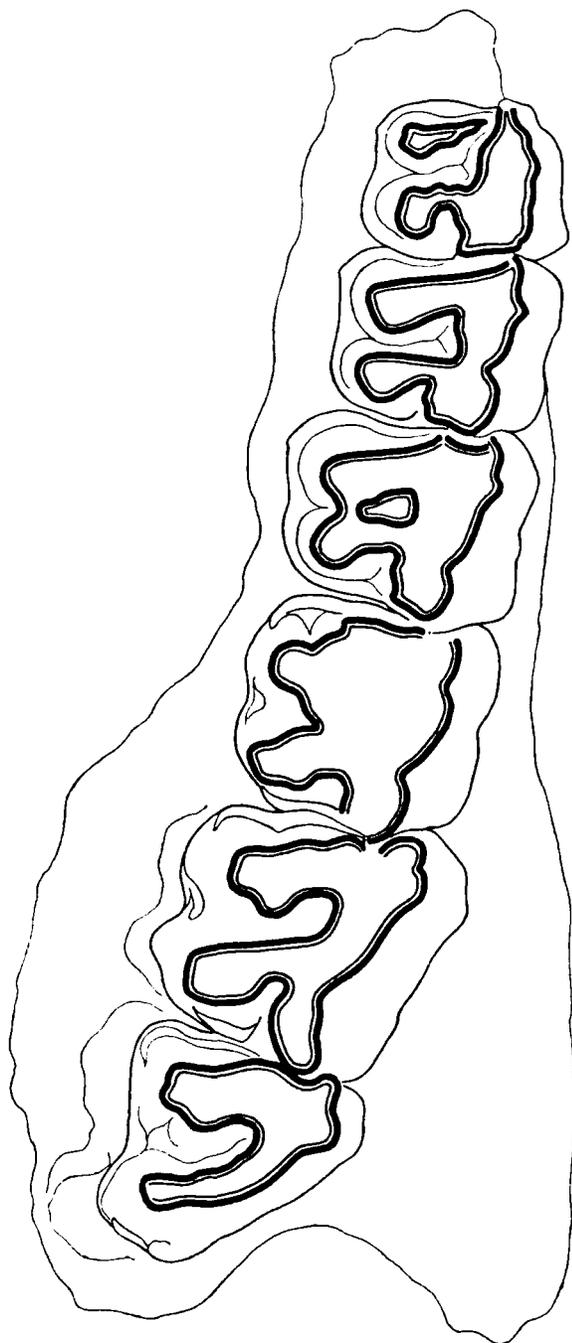
Textabb. 7: Typische Form der oberen Prämolaren von *Diceratherium Kuntneri* nov. sp. bei zunehmender Abkautung

fossette gelegene diese zum Abschluß bringt, der andere jedoch die Tetratocon-Falte bildet. Außerdem finden wir einen wahrscheinlich aus dem Tritocon hervorgegangenen Nebenhöcker innerhalb der Postfossette, der bei stärkerer Abkautung den äußeren Anteil des Hinterjoches gegen die Zahnmitte vorwölbt, um schließlich eine Schmelzinsel zu bilden. (Siehe Textabb. 6.) Abgesehen von dieser oft ganz bedeutenden Vorwölbung des Schmelzes in die Medifossette, kommt es dort nur zur Ausbildung einer Crista.

Auffallend verschieden ist dagegen die Struktur und die Ausbildung von Schmelzfalten der Prämolaren bei *Diceratherium Kuntneri*, die im Prinzip ähnlich dieser von *Diceratherium minutum* Cuvier sind. Die Querjocher verlaufen bei gleichbleibender Stärke konvergierend bis fast parallel, etwas schräg gestellt zum Ectoloph. Abhängig von der kräftigeren Entwicklung des Tritocons ist das hintere, freie Ende des Ectolophs auffallend breit, wodurch die typisch dreieckige Postfossette mehr nach innen verlagert wird. An sekundären Schmelzfalten finden sich Anfänge einer Crista und eines Antecrochets. Besonders charakteristisch ist der noch nicht ganz molarisierte vierte, obere Prämolare. Hier befindet sich etwa im ersten Drittel, innerhalb des Ausgangs der Medifossette, also nicht außerhalb dieser wie bei *Praeaceratherium Kerschneri*, ein Schmelzhöcker, der bei fortschreitender Usur eine Schmelzbrücke zwischen den Querjochen ausbildet. Gelegentlich kann ein solcher, jedoch bereits weitgehend reduzierter Höcker, auch noch am P<sup>3</sup> festgestellt werden, der aber nur bei sehr starker Abkautung in Erscheinung treten dürfte. (Siehe Textabb. 7.) Durch eine stärkere Ausbildung der Außenhöcker kommt es bei stärkerer Usur zu einem mehr oder weniger wellenförmigen bis „W“-förmigen Verlauf der Außenwand des Ectolophs, der an den Molaren noch deutlicher zu erkennen ist als bei den molarisierten Prämolaren.

Auch in bezug auf die allgemeine Form der Prämolaren und die Gestaltung und Größe der Medifossette zeigen sich charakteristische Unterschiede zwischen unserem *Diceratherium* und *Praeaceratherium* aus den Sanden von Alharting.

Der zweite obere Prämolare des kleinen Nashorns ist fast subquadratisch und weist an seiner Innenwand eine schwache Einbuchtung auf. Seine relativ große Medifossette nimmt gegen die Zahnmitte an Breite zu und biegt sich dann, spitz auslaufend, schräg nach vorne und außen ab. Der entsprechende Zahn des großen Nashorns ist relativ kleiner, mit trapezoidem Umriß und abgerundeter Innenseite. Die nach innen abgeschlossene Medifossette ist schrägoval und schmal. Der dritte obere Prämolare unseres *Diceratheriums* ist subquadratisch mit abgerundeter Innenwand und flacher Einbuchtung. Seine Medifossette ist fast geradlinig, langgestreckt und erweitert sich zungenförmig nach innen. Der rudimentäre Höcker zwischen dem äußeren Rand des Deutocon und Tetartocon kann bei starker Abkautung die Medifossette im äußeren Drittel teilen, ähnlich wie am P<sup>4</sup>. Der dritte obere Prämolare unseres *Praeaceratheriums* und ebenso der vierte sind ausgesprochen trapezoid mit abgerundeter Innenwand. Ihre nach außen geschlossenen Medifossetten sind breitoval, schräg gestellt, und verlaufen von hinten innen nach vorne und außen, wo sie eine stumpfe Spitze bilden, die bei stärkerer Usur verschwindet. Der noch kaum molarisierte vierte obere Prämolare von *Diceratherium Kuntneri* ist fast rechteckig bei etwas geringerer Länge, und seine



Textabb. 8: Linke obere  
Backenzahnreihe von  
*Diceratherium Kuntneri*  
nov. sp. 1 : 1 (schematisch)

Medifossette ist der des P<sup>3</sup> sehr ähnlich, nur daß hier die Schmelzbrücke merklich kräftiger ausgebildet wird und schon bei relativ schwacher Abkauung diese im äußeren Drittel abtrennt.

Die Unterschiede, die die Prämolaren der beiden Nashörner aus den Linzer Sanden erkennen lassen, stehen im Widerspruch zur Annahme einer phylogenetischen Zusammengehörigkeit, wie sie O. Abel für Praeaceratherium und Protaceratherium (= Diceratherium minutum Cuvier) angenommen hatte. Es soll in diesem Zusammenhang nochmals darauf hingewiesen werden, daß außer der fortgeschrittenen Molarisierung unseres kleinen Nashorns gegenüber der noch nicht eintretenden Molarisierung des großen, auch ihr geologisches Alter in Betracht gezogen werden muß. Unser Diceratherium Kuntneri ist, wenn schon nicht älter, zumindest aber gleichalterig mit Praeaceratherium Kerschneri aus den Linzer Sanden.

Auch die Molaren, die im allgemeinen für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen nicht so geeignet sind wie die Prämolaren, lassen in bezug auf ihre Struktur und den Ausbildungsgrad ihrer sekundären Schmelzfalten noch einige wichtige Unterschiede erkennen.

Während bei unserem Diceratherium die Backenzahnreihen einen mehr geradlinigen Verlauf einnehmen, zeigt sich beim Praeaceratherium eine deutliche Konvexität, die an der Grenze zwischen M<sup>1</sup> und P<sup>4</sup> ihre Kulmination erreicht, wobei der M<sup>1</sup> in Mitleidenschaft gezogen wird. Dieser erste obere Molar wird nämlich an seiner Innenseite stark eingeengt und bekommt dadurch eine ausgesprochen trapezoide Form. Der entsprechende Molar bei unserem Diceratherium ist dagegen fast subquadratisch, ähnlich dem P<sup>4</sup>, wenn auch etwas größer. Ein gut entwickeltes Antecrochet weist nur der M<sup>1</sup> unseres kleinen Nashorns auf, denn bei der Vergleichsform entspricht diesem bloß eine geringe Schmelzverstärkung, die höchstens als Protoconulusfalte aufgefaßt werden könnte. Crista und Crochet fehlen beiden Nashörnern. Ähnliches finden wir auch bezüglich der sekundären Schmelzfalten am M<sup>2</sup>, dem kräftigsten Zahn des Gebisses, bei beiden Nashörnern der Linzer Sande. Er ist außerdem bei Diceratherium Kuntneri im Verhältnis zur Breite relativ länger, jedoch bei unserem Praeaceratherium am vorderen Abschnitt merklich breiter.

Am dritten oberen Molar lassen sich ebenfalls einige Unterschiede feststellen. An der kurzen Außenwand dieses Zahnes ist bei Diceratherium Kuntneri noch eine ausgeprägte Parastyl- und vordere Schmelzfalte erhalten, denen sich dann, bogenförmig abbiegend, das Metaloph anschließt. Das etwas schwächere Metaloph schließt mit dem viel breiteren Protoloph, an dem sich auch ein Antecrochet ausbildet, eine Medifossette ein, die nach außen stark an Breite zunimmt und andererseits in ein abgerundetes Ende ausläuft. Dieser Zahn hat die Form eines außen schmalen und innen viel breiteren Trapezes. Bei unserem Praeaceratherium ist der dritte obere Molar fast dreieckig, da

sein Ectoloph viel stärker reduziert ist und nur mehr dessen Parastylfalte erhalten blieb. Zwischen Ecto- und Metaloph kann kaum mehr eine Grenze gefunden werden, da sie fast ineinander übergehen. Auch hier findet sich eine breit auslaufende Medifossette, doch das Antecrochet fehlt.

Eine ganz eigenartige Schmelzfältelung tritt bei unserem kleinen Nashorn am Vorderrand des Protoloph, und zwar besonders markant am P<sup>4</sup> und M<sup>1</sup> auf, die man als Protoloph-Falte bezeichnen könnte. Es ist dies eine spitz auslaufende Vorwölbung der Schmelzwand dieses Querjoches in Richtung zur Postfossette des vorhergehenden Zahnes, die aber unserem Praeaceratherium aus den Linzer Sanden fehlt. (Siehe Textabb. 8.)

### III. Vergleichende Untersuchung der oberen Backenzähne von *Diceratherium Kuntneri* nov. sp. mit nahestehenden Formen

#### a) *Diceratherium Kuntneri* nov. sp. und *Diceratherium minutum* Cuvier

Osborn hat nicht zu Unrecht die kleineren, oberoligozänen Nashörner Europas wegen ihrer typischen Schädelform, auch wenn noch kein Beweis vom Vorhandensein von zwei nasalen Hörnern vorlag, zur Unterfamilie *Diceratheriinae* gestellt. Sie kennzeichnen sich außerdem gegenüber den größeren mit ihnen simultan lebenden Nashörnern der Unterfamilie *Aceratheriinae* durch eine bei weitem fortgeschrittene Entwicklung ihrer oberen Backenzähne, speziell der zumindest teilweise molarisierten Prämolaren. Der Auffassung Abels entsprechend sind die kleineren jungpalaeogenen Protaceratherien die unmittelbaren Vorläufer der größeren Aceratherien. Zu ersteren stellte genannter Autor das vielumstrittene *Aceratherium minutum* Cuvier, das Osborn, im Hinblick auf die überraschende Ähnlichkeit in bezug auf Schädel- und Zahnmerkmale mit den nordamerikanischen Diceratherien, als solches identifizierte. Der systematischen Einteilung der Rhinocerotiden Abels widerspricht die Tatsache, daß das große Nashorn aus den Linzer Sanden, das *Praeaceratherium Filholi* Osborn nahesteht und simultan mit *Protaceratherium minutum* gelebt haben muß, eventuell sogar jünger sein könnte als letzteres, wie dies aus dem Fundumständen hervorgeht. Nach Abel sind die viel primitiveren Vertreter seiner Gattung *Praeaceratherium*, die unmittelbaren Vorläufer der Protaceratherien und entsprechen einem unteroligozänen Alter (Lattorfian), während letztere dem Stampien (Rupelian) angehören dürften.

Osborn gibt für *Diceratherium minutum* Cuvier folgende Diagnose:

Obere Prämolaren mit schwachem Antecrochet, mit Crista und Crochet. Die oberen Molare haben eine Crista und ein zugespitztes Crochet, die bei

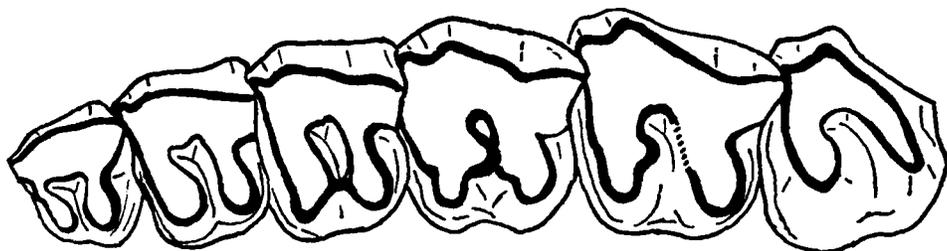
stärkerer Usur verschwinden. Sie besitzen auch ein Antecrochet, eine Postfossette und einen Basalhöcker am Eingang zur Medifossette. Länge der Zahnreihe vom  $P^2$  bis zum  $M^3 = 173$  bis 180 mm.

Dieses oberoligozäne Nashorn von St. Gerand-le-Puy, Moissac, Gannat und Eselsberg bei Ulm unterscheidet sich von den unteroligozänen Arten durch eine progressive Entwicklung der oberen Backenzähne und eine geringe Größenzunahme. Zusätzliche Charaktere der Cuvierschen Type findet man am vierten oberen Prämolaren, wo sich im äußeren Anteil der Medifossette, bei stärkerer Abkautung, das Protoloph mittels einer Schmelzbrücke mit dem Metaloph verbindet und ein schwaches Antecrochet vorhanden ist. Die oberen Molaren besitzen ein Antecrochet, ein Crochet sowie eine Metaconulusfalte und einen meist niedrigen Basalhöcker am Eingang zur Medifossette. Dazu sei noch bemerkt, daß die Duvernoysche Type von *Diceratherium pleuroceros* (*Rhinoceros pleuroceros*) nach Roman, aus dem oberen Stampien, mit *Diceratherium minutum* Cuvier, sei es in bezug auf die allgemeine Form und Struktur der oberen Backenzähne, sei es in bezug auf die Schädelform, ganz besonders hinsichtlich der niedrigen Hinterhauptregion, der nach hinten etwas ausholenden Jochbögen und der charakteristischen Tympanalregion, weitgehend übereinstimmt. Nach Osborn müssen jedoch die von den Diceratherien scharf zu trennenden, großen unter- bis mitteloligozänen Rhinocerotiden aus den Phosphoriten von Mouillac, Quercy und aus den Ligniten von Cadibona zur Unterfamilie Aceratheriinae gestellt werden.

Auch das von Roman 1912 aus Auson bei Alais beschriebene *Aceratherium minutum* ist dem Cuvierschen Typ aus Moissac so ähnlich, daß kein Zweifel besteht, sie als derselben Art angehörig aufzufassen. Ihre oberen Prämolaren sind annähernd subquadratisch und molariform, mit einem zwischen den einzelnen Zähnen schwachen Basalwulst, der an der hinteren Innenwand etwas stärker ausgebildet wird, jedoch am Außenrand fehlt.

Der zweite obere Prämolare von *Diceratherium minutum* ist an seiner Innenseite etwas kürzer und zeichnet sich durch ein schwach entwickeltes Parastyl aus. Das Protoloph mit einem relativ schwachen Deuterocon ist weniger entwickelt als das fast perpendiculär zum Ectoloph verlaufende Metaloph. Die sich nach der Zahnmitte erweiternde Medifossette geht nach vorne in eine spitz zulaufende, dreieckige Verlängerung über, ohne daß hier ein Antecrochet, Crochet oder Crista ausgebildet wird.

Bei unserem *Diceratherium Kuntneri* nov. sp. ist der außen etwas längere  $P^2$  mit Ausnahme der Außenwand von einem relativ kräftigen Basalwulst umgeben. Das merklich kürzere und schmalere Protoloph erreicht am Deuterocon die größte Breite und zieht sich verjüngend in schräger Richtung zum relativ gut entwickelten Parastyl, mit dem Ectoloph einen Innenwinkel von etwa 70 Grad bildend. Vom breiten und abgerundeten, etwas kräftigeren Tetartocon verläuft das ebenfalls schmale, jedoch längere Metaloph fast per-

Textabb. 9: Die obere Backenzahnreihe von *Diceratherium minutum* Cuvier (aus Roman)

pentikulär (84 Grad) zum Protocon des Außenjochs, wodurch die Querjoch nach innen schwach konvergieren. Die sich nach innen erweiternde Medifossette reicht mit ihrem spitzen Vorderteil weit an das Parastyl heran. In ihr kommt es zur Ausbildung einer sehr schwachen Crista, die bei stärkerer Abkauung verschwindet, doch jede Spur eines Antecrochets oder Crochets fehlt. Demnach gleicht dieser Zahn in Form, mit Ausnahme geringer Größen- und Strukturunterschiede am meisten dem von *Diceratherium minutum*.

Maße:	<i>Diceratherium Kuntneri</i>	<i>Diceratherium minutum</i>
	äußere Länge 22 mm	—
	innere Länge 17 mm	—
P <sup>3</sup>	mittlere Länge 19,5 mm	22 mm
	vordere Breite 24,5 mm	23 mm
	hintere Breite 24,5 mm	27 mm

Der dritte und ganz besonders der vierte obere Prämolare von *Diceratherium minutum* zeichnen sich bei zunehmender Größe dadurch aus, daß sie breiter als lang werden. Ihr Protoloph wird kräftiger und länger als das Metaloph. Der relativ schwache Basalwulst ist an der Innenseite des Zahnes zwischen den Querjochen unterbrochen und am Hinterrand etwas kräftiger. Ein Antecrochet und ein Crochet sind meist nur angedeutet und liegen sich fast gegenüber. Nach Roman vereinigen sich diese Sekundärfalten des Schmelzes bei fortschreitender Usur und bilden eine längsverlaufende Schmelzbrücke, die die Medifossette teilt.

Maße:	<i>Diceratherium Kuntneri</i>	<i>Diceratherium minutum</i>
P <sup>3</sup>	äußere Länge 24,5 mm	—
	innere Länge 23,0 mm	—
	mittlere Länge 23,5 mm	27 mm
	vordere Breite 29,0 mm	33 mm
	hintere Breite 27,0 mm	31 mm
P <sup>4</sup>	äußere Länge 26,0 mm	—
	innere Länge 23,5 mm	—
	mittlere Länge 24,5 mm	26 mm
	vordere Breite 32,0 mm	38 mm
	hintere Breite 30,0 mm	36 mm

Abgesehen von geringeren Größen- und Strukturunterschieden, wie etwa das Fehlen eines Crochets, die kräftigere Ausbildung des Basalwulstes und des Parastyls, sind auch der P<sup>3</sup> und P<sup>4</sup> unseres kleinen Nashorns aus den Linzer Sanden *Diceratherium minutum* ähnlich, wenn auch in gewisser Beziehung etwas primitiver.

Roman hat ferner darauf hingewiesen, daß sich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Rhinocerotiden das Verhältnis der Länge der Prämolarenreihe zu der der Molarenreihe zugunsten letzterer ändert. Auch diesbezüglich finden wir wichtige Unterschiede zwischen unserem *Diceratherium* aus Alharting und *Diceratherium minutum*, wobei ersterem die Verhältniszahl 79 : 100, bei letzterem 72 : 100 festzustellen ist und eine ähnliche Beurteilung erlauben würde.

Maße:	<i>Diceratherium Kuntneri</i>	<i>Diceratherium minutum</i>
	Länge der Prämolarenreihe (P <sup>2</sup> bis P <sup>4</sup> ) 68 mm	72 mm
	Länge der Molarenreihe (M <sup>1</sup> bis M <sup>2</sup> ) 86 mm	100 mm

Auch an den oberen Molaren unseres kleinen Nashorns, die im allgemeinen die für *Diceratherium minutum* charakteristische Form und Struktur erkennen lassen, sind Unterschiede festzustellen, die als Merkmale einer primitiveren Art ausgelegt werden können. Der erste obere Molar mit einem auffallend kräftigen Protoloph bildet ein sehr starkes Antecrochet aus, welches bei stärkerer Usur bis zum Metaloph vorstößt, dieses sogar überschneidet und damit die Medifossette zuerst abschließt und sie in weiterer Folge fast zum Schwinden bringt. Selbst jede Spur eines Crochets fehlt allen Molaren. Der zweite obere Molar mit sehr schräggestellten Ectoloph ist am Protoloph bedeutend breiter als am Metaloph. Auch hier finden wir ein kräftiges Antecrochet und eine schwache Crista, die eventuell auch am M<sup>1</sup> auftreten kann. Besonders typisch ist der dritte obere Molar von *Diceratherium Kuntneri* mit seinem wenn auch kurzem längsgestellten Ectoloph und dem viel längeren Metaloph, wodurch dieser Zahn trapezoid wird. Die bei den Prämolaren

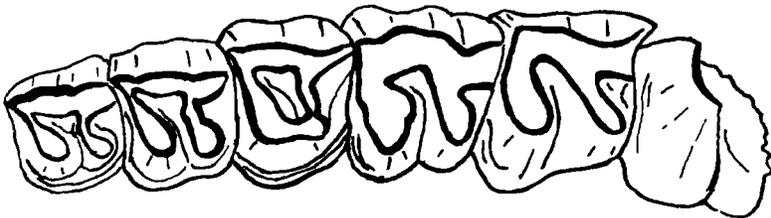
Maße:	<i>Diceratherium Kuntneri</i>	<i>Diceratherium minutum</i>
M <sup>1</sup>	äußere Länge 30,0 mm	± 33 mm
	innere Länge 28,0 mm (29 mm)	± 30 mm
	vordere Breite 32,0 mm (30 mm)	± 35 mm
	hintere Breite 33,0 mm	± 34 mm
M <sup>2</sup>	äußere Länge 31,5 mm (34 mm)	± 38 mm
	innere Länge 29,0 mm (30 mm)	± 31 mm
	vordere Breite 33,0 mm (35 mm)	± 37 mm
	hintere Breite 27,5 mm	± 32 mm
M <sup>3</sup>	äußere Länge 12,5 mm (18 mm)	± 10 mm
	innere Länge 25,5 mm (29 mm)	± 30 mm
	vordere Breite 29,0 mm (34 mm)	± 37 mm
	hintere Breite 36,5 mm	± 37 mm
	Länge der Backenzahnreihe (P <sup>2</sup> bis M <sup>3</sup> ) 153,0 mm	173 (181) mm

und Molaren streng dreieckige Postfossette wird durch den überaus breiten hinteren Abschnitt des Außenjoches beinahe bis zur Zahnmitte abgedrängt. Übereinstimmend mit der Diagnose von Osborn findet man am Eingang zur Medifossette der Molaren einen kleinen Basalhöcker, der jedoch am  $M^3$  nur angedeutet wird.

b) Vergleichende Untersuchung der oberen Backenzähne von *Diceratherium Kuntneri* mit *Acerotherium albigense Roman*

Wie schon erwähnt, hat Sickenberg einen ersten oberen Molar eines Nashorns aus den Linzer Sanden, auf Grund seiner Ähnlichkeit mit dem von *Acerotherium albigense Roman*, diesen als sehr nahestehend bezeichnet. Genauere Untersuchungen haben jedoch gezeigt, daß einerseits zwischen *A. albigense* aus dem mittleren Stampien und *Diceratherium Kuntneri* und andererseits zwischen letzteren und *Diceratherium minutum* verwandtschaftliche Beziehungen bestehen.

Die Prämolaren von *A. albigense* sind subquadratisch, vorne etwas schmaler. Bei *D. Kuntneri* ist der  $P^2$  vorne deutlich schmaler, bei auffallend kürzerem Protoloph;  $P^3$  fast gleich breit und  $P^4$  vorne breiter als hinten. Der  $P^2$  und  $P^3$ , letzterer mit einem kräftigeren Protoloph, sind bei *A. albigense* bereits molarisiert, nicht so der  $P^3$ .  $P^3$  und  $P^4$  zeichnen sich durch einen besonders kräftigen und hohen Deuterocon aus, von dem am  $P^4$  eine besonders breite Schmelzfalte zum Tetartocon zieht und damit die Medifossette nach außen abschließt. Bei *D. Kuntneri* sind die Querjochs dieser Prämolaren ähnlich wie bei *D. minutum*, jedoch relativ viel kräftiger und ziehen bei nahezu gleichbleibender Breite mit steilem Winkel zum Ectoloph. In der dementsprechenden ausgebildeten Medifossette, mit fast geradlinigen Verlauf und geringer Breitenzunahme nach innen, kommt es zur Anlage einer schwachen Crista, zumindest am  $P^3$  und  $P^4$ , die jedoch bei *A. albigense* fehlen. Was die Medifossette von *A. albigense* betrifft, ist diese an ihrer Mündung sehr eng, um sich dann stark zu erweitern und, der Lage des Protolophs ent-



Textabb. 10: Die obere Backenzahnreihe von *Acerotherium albigense Roman* (aus Roman)

sprechend, nach vorne zu verlängern. Auch was den Abschluß der Medifossette am P<sup>4</sup> betrifft, lassen sich markante Unterschiede erkennen. Bei A. albigena verbinden sich die beiden Innenhöcker in breiter Front an ihren Außenseiten vom Deuterocon her, während bei D. Kuntneri, ähnlich wie bei D. minutum, diese Verbindung durch einen im Eingang zur Medifossette gelegenen Schmelzhöcker erfolgt, welcher am unabgekauten Zahn deutlich zu erkennen ist. Hier kommt es also nicht mehr zu einem totalen Verschuß der Medifossette, sondern zur Teilung dieser in einen größeren inneren und einen kleinen äußeren Abschnitt.

Unterschiedlich ist auch der Verlauf der Außenseite der Prämolaren innerhalb der Zahnreihe. Bei A. albigena bilden diese eine kontinuierliche Reihe, während bei D. Kuntneri zumindest der P<sup>4</sup> (ähnlich den Molaren) einen Winkel von annähernd 22 Grad zum Verlauf zur Backenzahnreihe einschließt. Diese Schrägstellung des P<sup>4</sup> nach vorne außen ist auf die kräftige Entwicklung seines Parastyls, ähnlich wie bei den Molaren, zurückzuführen.

Was die Entwicklung des Basalwulstes betrifft, so ist dieser bei A. albigena an den Prämolaren ziemlich stark ausgebildet, ist aber am P<sup>2</sup> von D. Kuntneri auffallend schwach, doch am P<sup>3</sup> und P<sup>4</sup> noch relativ kräftig und mehr auf den hinteren Zahnabschnitt verlagert.

Auch an den Molaren lassen sich einige Unterschiede erkennen. Das Anterocrochet ist bei A. albigena am ersten oberen Molar wohl gut ausgeprägt, bei weitem aber nicht so kräftig wie bei D. Kuntneri oder D. minutum. Bei beiden Vergleichsformen beschränkt sich der Basalwulst der oberen Molaren bloß auf die Vorder- und Hinterseite des Zahnes, wenn auch gelegentlich an der Innenseite Reste eines solchen auftreten können.

Leider finden wir in der Originalbeschreibung von Acerotherium albigena sehr wenige Maße, um die Größe der einzelnen Zähne zu Vergleichszwecken anzuführen. Wir müssen uns daher begnügen festzustellen, daß A. albigena etwas kleiner als Diceratherium minutum ist.

Länge der Zahnreihe P <sup>2</sup> bis M <sup>3</sup> = 140 mm	Acerotherium albigena
Länge der Zahnreihe P <sup>2</sup> bis M <sup>3</sup> = 153 mm	Diceratherium Kuntneri
Länge der Zahnreihe P <sup>2</sup> bis M <sup>3</sup> = 170 mm	Diceratherium minutum
Länge der Zahnreihe P <sup>4</sup> bis M <sup>2</sup> = 78 mm	Acerotherium albigena
Länge der Zahnreihe P <sup>4</sup> bis M <sup>2</sup> = 86 mm	Diceratherium Kuntneri
Länge der Zahnreihe P <sup>4</sup> bis M <sup>2</sup> = 100 mm	Diceratherium minutum

### Z u s a m m e n f a s s u n g .

Die Untersuchung der Fossilreste des kleinen Nashorns aus den Linzer Sanden und Vergleiche mit nahestehenden oligozänen Formen, wie Acerotherium albigena Roman und Diceratherium minutum Cuvier, haben eine gewisse Zusammengehörigkeit dieser erkennen lassen, die man auch alters-

mäßig einstufen könnte. *Acerotherium albigense* aus dem mittleren Stampien würde als voraussichtlicher Vorfahre von *Diceratherium Kuntneri* auch in die Unterfamilie *Diceratheriinae* einzureihen sein, auch wenn es bei diesem noch nicht zur Ausbildung nasaler Hörner gekommen sein mag. Jedenfalls steht das kleinere *Diceratherium* (*Acerotherium*) *albigense* aus dem mittleren Stampien Frankreichs auf einer primitiveren Entwicklungsstufe als *Diceratherium Kuntneri* aus dem unteren Katt, beziehungsweise aus dem oberen Stampien.

Auch was die Ähnlichkeit von *Diceratherium Kuntneri* mit dem größeren *Diceratherium minutum* (wahrscheinlich aus dem unteren Aquitan) betrifft, sei hervorgehoben, daß ersteres sich durch bedeutende Zahnmerkmale primitiver Natur von letzterem leicht unterscheiden läßt und daher die Aufstellung einer neuen Art als berechtigt erscheint.

Wenn Osborn in seiner theoretischen Tabelle der Abfolge oligozäner Rhinocerotiden Europas den Platz für die mitteloligozänen Vorfahren des oberoligozänen *Diceratherium minutum* noch offenlassen mußte, da derartige Funde fehlten, könnte man hier *Diceratherium albigense* und *Diceratherium Kuntneri* einreihen.

*Diceratherium Kuntneri* zeichnet sich hauptsächlich dadurch aus, daß ein  $P^2$  und  $P^3$  bereits molariform sind, während der  $P^4$  diesen Grad der Spezialisierung noch nicht ganz erreicht hat. Die Molarisierung schreitet demzufolge, ähnlich wie bei den nordamerikanischen *Diceratheriinen*, von vorne nach hinten fort, also nicht wie bei den Vertretern der Unterfamilie *Aceratheriinae*, wo sie am vierten Prämolare beginnt.

## E. Das große Nashorn von Alharting

### *Praeaceratherium Kerschneri* n. sp.

**Material:** Schlecht erhaltene Einzelzähne und eine Zahnreihe; ohne Inventarnummer. Sandgrube Alharting.

Rechtes Oberkieferfragment mit  $M^2$  und  $M^3$ ; Inv.-Nr. 36/1935. Sandgrube Alharting.

Komplette Schädelbasis mit vollständigen Backenzahnreihen ( $P^2$  bis  $M^3$ ) und gut erhaltenen Jochbögen. Inv.-Nr. 62/1941. Sandgrube Alharting; 24. 7. 1940.

Linkes Oberkieferfragment mit  $P^4$  (fragmentiert),  $M^1$  und  $M^2$ ; Inv.-Nr. 61/1941. Sandgrube Alharting.

Oberschädel mit beiderseits kompletter Bezahnung ( $P^2$  bis  $M^3$ ); Jochbögen beiderseits beschädigt. Inv.-Nr. 68/1942; Sandgrube Alharting. 4. 9. 1941.

**Holotypus:** Oberschädel mit beiderseits kompletter Bezahnung ( $P^2$  bis  $M^3$ ), Jochbögen beiderseits beschädigt. Inv.-Nr. 68/1942 des OÖ. Landesmuseum in Linz a. d. Donau.

**Locus typicus:** Sandgrube des Reisetbauer bei Alharting, westlich von Linz a. d. Donau.

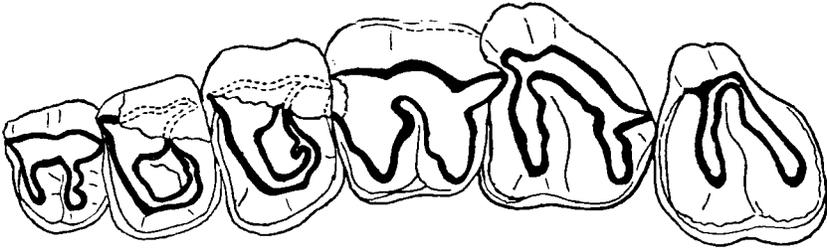
**Stratum typicum:** Oberoligozäne Linzer Sande, etwa fünf Meter über den basalen, eisenschüssigen Schichten (Katt bis Aquitan).

**Derivatio nominis:** Dr. Theodor Kerschner, ehem. Direktor des OÖ. Landesmuseum in Linz a. d. Donau.

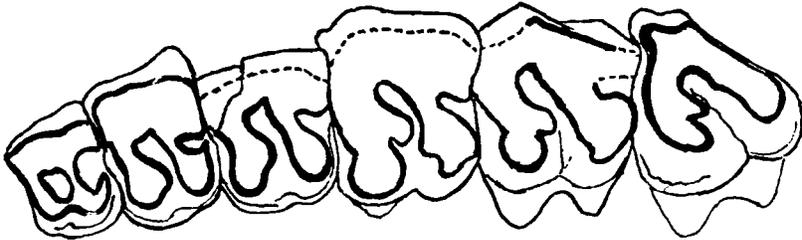
### Diagnose:

Nahestehend *Praeaceratherium Filholi* Osborn. Der Schädel dieses großen Nashorns kennzeichnet sich durch die überaus starke Konkavität seines Profils, mit einer hoch aufragenden Hinterhaupt- und Nasalregion und starker Depression im partialen Anteil. Der ausnehmend kräftig entwickelte Gesichtsschädel kommt wie bei allen Primitivformen höher über den schmalen und niedrigen Gehirnschädel zu liegen. Typisch sind die durch ihre übermäßige Höhe auffallenden Jochbögen, die caudal aus dem sehr breiten, flachen und weit abstehenden *Processus zygomaticus* des Temporale hervorgehen. Die Temporalgrube ist deshalb etwas breiter als lang. Die tiefe und außen sehr breite *Fossa glenoidea* begrenzt mit ihrem kräftigen *Processus postglenoideus* das nicht an die Außenwand des Schädels hervortretende relativ kleine *Perioticum*, so daß auch hier ein für die *Rhinocerotiden* typischer, falscher äußerer Gehörgang gebildet wird. Das nach oben an Breite zunehmende, steil aufragende Hinterhaupt besitzt weit vorstehende eiförmige *Condyli occipitales*, die ein nahezu kreisrundes *Foramen magnum* einschließen. Der Gesichtsschädel beginnt am hinteren Teil der Frontalregion, nach vorne zu immer breiter und höher werdend, und übertrifft damit sichtlich das *Cerebralkranium* an Mächtigkeit. Am Vorderteil der Frontalregion und schließlich in der Nasalregion nimmt der Schädel nach und nach an Breite ab, dafür aber an Höhe zu.

Die oberen Prämolaren sind insgesamt noch nicht molarisiert; sie haben unregelmäßig verlaufende und relativ schwache Querjoche, die schon bei geringer Abkauung die *Medifossette* nach innen verschließen. Ihr Bau ist ähnlich *Praeaceratherium Filholi*, doch unbedingt primitiver als bei *Aceratherium lemanense*. Die Molaren haben ein sehr schwaches *Antecrochet*, das nur am  $M^1$  stärker entwickelt wird. Anfänge von *Crista* und *Crochet* sind nicht festzustellen. Der  $M^3$  ist mehr oder weniger trapezoid, was durch ein noch erhaltenes Rudiment des *Ectolophes* bedingt wird. Er hat am Hinterrand des *Metalophes* keinen Höcker mehr. Die Prämolaren werden durch das weite Hervortreten des *Protolophes* mehr oder weniger dreieckig und zeichnen sich durch eine abgerundete Innenwand aus. Sie werden von einem relativ kräftigen Basalwulst am Vorder-, Innen- und Hinterrand umgeben, während ein solcher am Außenrand fehlt. An den Molaren ist der Basalwulst schmaler, tritt aber auch an der hinteren äußeren Zahnhälfte in rudimentärer Form



Textabb. 11: Linke obere Backenzahnreihe von Praeaceratherium Filholi Osborn (aus Roman)



Textabb. 12: Linke obere Backenzahnreihe von Aceratherium lemanense Pomel (aus Roman)

auf. *Aceratherium lemanense* mit weitgehender Molarisierung des dritten und vierten Prämolars repräsentiert einen viel höher entwickelten Vertreter der Gattung *Aceratherium* aus dem älteren Neogen, dem nahe verwandtschaftliche Beziehungen zu unseren Formen nicht abzuspochen sind.

## I. D e r S c h ä d e l

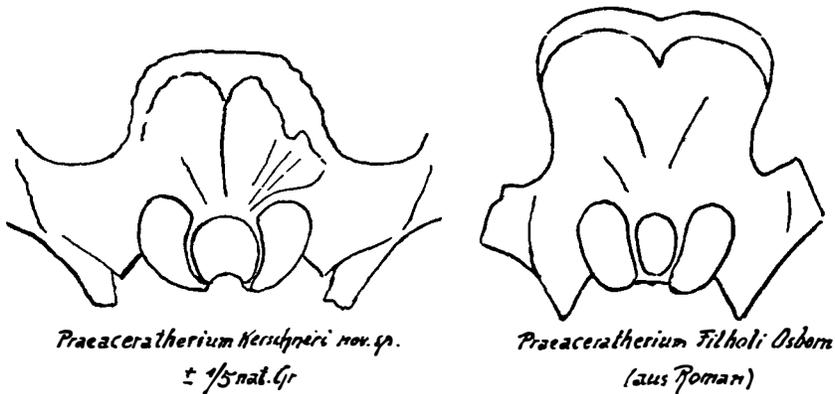
Zur Untersuchung dieses liegen uns zwei recht gut erhaltene Exemplare vor, die sich gegenseitig so weit ergänzen, um eine teilweise Rekonstruktion zu gewährleisten. Der eine, mit gut erhaltener Schädelbasis und kompletten Jochbögen, entspricht einem jüngeren, fast vollkommen ausgewachsenen Tier mit kaum in die Usur eintretenden Backenzähnen. Leider ist der dorsale Teil dieses Schädels im Bereich der Frontal- und ganz besonders der Nasalregion durch den Gebirgsdruck der sich kompaktierenden Sande in dorsoventraler Richtung stark zusammengedrückt und deformiert. Der zweite Schädel gehörte einem etwas älteren Individuum an, bei dem ebenfalls die Basis mit kompletten Backenzahnreihen gut erhalten ist. Hier sind jedoch die Jochbögen zum Großteil abgebrochen und das Hinterhaupt sowie die Nasalregion beschädigt. Dieser Schädel wurde deshalb zur Holotype gemacht, da die Backenzähne bei stärkerer Abkautung ihre typische Struktur viel klarer zum

Ausdruck bringen, als die kaum in Usur tretenden Zähne des anderen Individuums.

Der eigentliche Gehirnschädel ist auffallend kurz, schmal und niedrig, mit fast zylindrischer Form, doch bekommt der Hinterschädel durch die weit abstehenden Jochbogenfortsätze der Schläfenbeine eine ansehnliche Breite, die an den konvex verlaufenden Jochbögen mit 296 mm das Maximum erreicht. Merkwürdig ist auch die Lage des Gehirnteiles, der zwischen den weit ausholenden und sehr hohen Jochbeinen tief eingesenkt erscheint und, von der Seite gesehen, sich nur wenig über diese erhebt. Am Hinterhaupt findet man eine mäßig hohe, jedoch breite Schuppe mit geradlinig verlaufender, die Parietalia überragender wulstiger Kante mit einer kräftigen Crista nuchalis, die ihrerseits am Treffpunkt mit der schmalen Crista occipitalis media eine schwache Protuberancia occipitalis externa bildet. Sie erreicht eine Höhe von 115 mm über dem kreisrunden Foramen magnum, welches letzteres von besonders kräftigen, weit vorragenden, fast eiförmigen Condyl occipitales begrenzt wird. Der aus dem Exoccipitale hervorgehende kräftige Processus paroccipitalis reicht etwas weiter hinab als der Condylus occipitalis und ist somit bedeutend kräftiger und länger als derselbe bei *Praeaceratherium Filholi*. Auch in bezug auf die Hinterhauptregion finden wir gegenüber *Praeaceratherium Filholi* Unterschiede nicht allein hinsichtlich ihrer größeren Höhe und Breite, sondern in ihrer allgemeinen Formgestaltung (siehe Textabb. 15).

Der Gesichtsschädel, der merklich über den Gehirnschädel zu liegen kommt, übertrifft diesen in der Frontalregion an Breite und Höhe sowie in der schmaler werdenden Nasalregion ganz besonders an Höhe. Das Schädelprofil wird dadurch sattelförmig mit höher gelegener Hinterhaupt, stärkster Konkavität im Bereich der Scheitelbeine und kräftiges Ansteigen gegen den Vorderschädel.

Die Temporalregion wird durch den gut entwickelten und etwas längeren Processus paroccipitalis in Verbindung mit dem Processus posttympanicus einerseits und durch den breiten, ebenfalls fast vertikal absteigenden und etwas kürzeren Processus postglenoideus andererseits gebildet, die den falschen äußeren Gehörgang, von dem nicht an die Außenseite des Schädels hervortretenden Perioticum kommend, seitlich und dorsal begrenzen. Bei *Praeaceratherium Filholi* finden wir im allgemeinen ähnliche, wahrscheinlich jedoch primitivere Verhältnisse. Hier ist der sich stark nach vorne abbiegende Processus paroccipitalis und der Processus posttympanicus viel kürzer als der schräg nach hinten verlaufende Processus postglenoideus. Der allseitig begrenzte äußere Gehörgang kommt trotz seiner auffallend caudalen Lage noch teilweise unter die Fossa glenoidea zu liegen, während er bei unserem *Praeaceratherium* aus den Linzer Sanden bereits hinter diese verlagert wurde. Bei *Aceratherium lemanense* wird die nur noch höher gelegene, merklich



Textabb. 13: Die Hinterhauptform von *Praeaceratherium Kerschneri* nov. sp. und *Praeaceratherium Filholi* Osborn (aus Roman)

breitere Mündung des äußeren Gehörganges von einem kräftigen, etwas schräg nach vorne verlaufenden *Processus paroccipitalis* in Verbindung mit dem *Processus posttympanicus* nach hinten abgeschlossen, während der ebenfalls kräftige *Processus postglenoideus*, dem unseres großen Nashorns auffallend ähnlich ist.

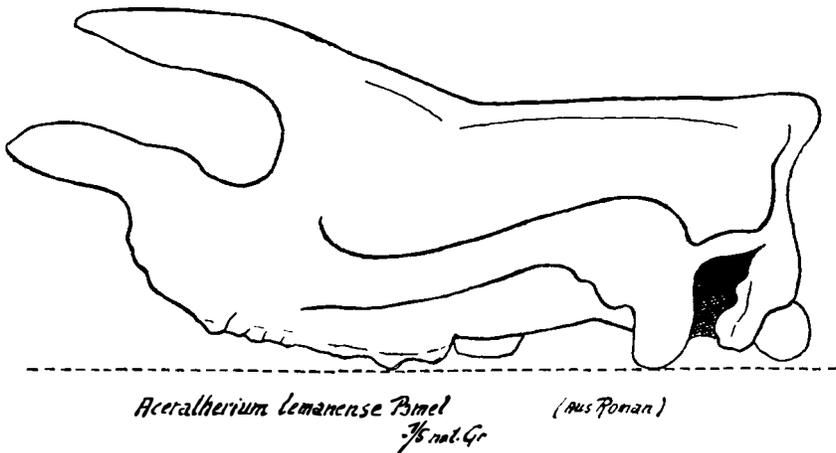
Der zuerst etwas ansteigende Jochbogen von *Praeaceratherium Filholi* erreichte scheinbar an seiner Mitte die höchste Erhebung, um von dort wieder abzufallen. Bei unserem großen Nashorn erreicht er über der *Fossa glenoidea* seine größte Aufwölbung, von wo er, ähnlich wie bei *Aceratherium lemanense*, bis zum Vorderrand der *Orbita* absinkt. Er ist bei den beiden erstgenannten Formen ausnehmend hoch und relativ schmal, bei letzterer jedoch viel niedriger und relativ etwas breiter.

An der vorderen Parietalregion erreicht der Gehirnschädel seine stärkste Abschnürung, von wo er dann gegen die Frontalregion stark an Breite und etwas an Höhe zunimmt, um vor der *Orbita* seine größte Höhe zu erreichen. Leider ist an beiden uns vorliegenden Schädeln die Nasalregion durch den Gebirgsdruck stark beschädigt und zum Teil deformiert, so daß sich über diese keine näheren Angaben machen lassen. Es kann aber angenommen werden, daß diese, wenn auch nicht so stark wie bei *Praeaceratherium Filholi*, relativ stark aufgewölbt gewesen sein mag. Der schwach ausgebildete *Processus supraorbitalis* der *Frontalia* läßt erkennen, daß die *Fossa temporalis* die *Fossa orbitalis* bei weitem an Länge und Breite übertrifft, im Zusammenhang mit einem überaus kräftigen Temporalmuskel und einem relativ kleinen Auge.

An der ventralen Schädelbasis finden wir ein sehr breites *Basioccipitale*, das in ein nach vorne keilförmig zugespitztes *Basisphenoid* übergeht. Vor

diesem tritt in die breite, halbkreisförmig endende Choane ein relativ breiter Vomer ein. Vor dem Condylus occipitalis liegt eine tiefe Fossa condyloidea, die vorne durch den kräftigen Processus paroccipitalis abgeschlossen wird. Lateral vom Basioccipitale, zwischen Hinterhaupt- und Temporalregion, keilt sich das relativ kleine Perioticum ein, das nach außen vom überaus gut entwickelten Processus zygomaticus des Temporale begrenzt wird. Diese weit ausholenden Jochfortsätze der Schläfenbeine bilden an ihrer ventralen Seite die überaus große Fossa glenoidea aus, die hinten von dem kräftigen und sehr hohen Processus postglenoideus abgeschlossen wird. Zwischen letzterem und dem Processus posttympanicus beziehungsweise dem Processus paroccipitalis verläuft der falsche äußere Gehörgang zur Außenseite des Schädels in Form eines sehr engen Kanals, der sich erst außen erweitert. Die Fossa glenoidea, die vorne durch den langgestreckten, walzenförmigen Condylus temporalis abgeschlossen wird, ist breiter als lang und verläuft schräg nach vorne außen. Sie ermöglicht dem Unterkiefer eine vorwiegend seitliche Exkursion und eine geringere Vor- und Rückwärtsbewegung. In der Fossa infratemporalis erkennt man zwei parallel verlaufende Gefäßrinnen, die zum Foramen lacerum anterior führen. Die Palatina umranden mit ihrer schmalen, horizontalen Portion die Choane und erstrecken sich vorne bis auf die Höhe des Vorderrandes des ersten Molars. Die Lage der Choane und ihre Breite variiert jedoch nach dem Alter des Tieres, denn sie kann auch bis zur Höhe des Vorderrandes des dritten oder des zweiten Molar reichen.

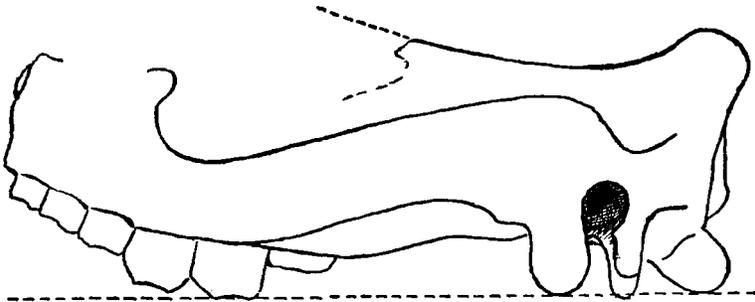
Die Maxillaren sind ausnehmend kräftig, sei es, was ihre äußere vertikale, oder auch ihre, die Backenzähne tragende, horizontale Portion betrifft. Zwi-



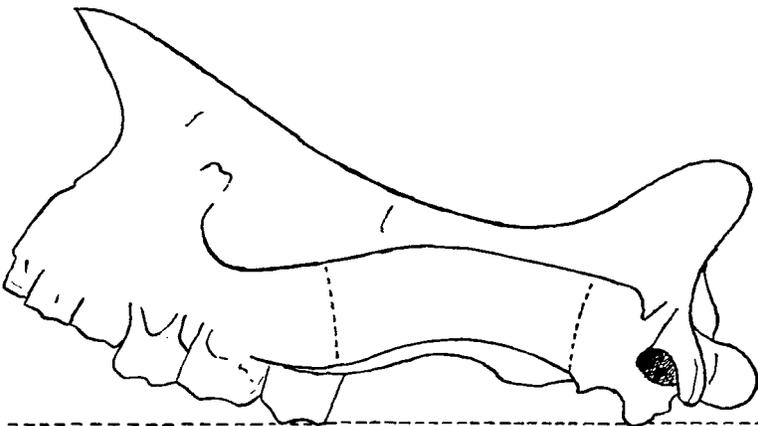
Textabb. 14: Seitenansicht des Schädels von *Aceratherium lemanense* Pomel,  $\frac{1}{8}$  nat. Gr. (aus Roman)

schon dem ersten und zweiten Molar erreicht ihre Konvexität ein Maximum, bedingt durch den schwach bogenförmigen Verlauf der Backenzahnreihen.

Eine vergleichende anatomische Untersuchung der Schädelbasis von *Praeaceratherium Filholi* mit *Aceratherium lemanense* ist leider nicht möglich, da auch die von Roman abgebildeten Exemplare für eine solche nicht ausreichen.



Textabb. 15: Seitenansicht des Schädels von *Praeaceratherium Kerschneri* nov. sp.,  $\frac{1}{5}$  nat. Gr. (Hinterhauptsregion rekonstruiert)



Textabb. 16: Seitenansicht des Schädels von *Praeaceratherium Filholi* Osborn (aus Roman),  $\frac{1}{5}$  nat. Gr. (Jochbogen ist rekonstruiert)

M a ß e :	Jüngerer Exemplar mit Jochbogen	Älteres Exemplar ohne Jochbogen (Holotypus)
Länge von einer Geraden zwischen den P <sup>2</sup> bis zum For. magnum	405 mm	455 mm
Länge von einer Geraden zwischen den P <sup>2</sup> bis zum Vorderrand der Choane	125 mm	170 mm
Vorderrand der Choane bis For. magnum	280 mm	285 mm
Breite des Schädels an den Jochbögen	305 mm	345 mm (rekonstr.)
Breite des Schädels am Hinterrand des P <sup>2</sup>	124 mm	126 mm
Breite des Schädels am Vorderrand des M <sup>1</sup>	170 mm	180 mm
Geringste Schädelbreite in der Fossa temporalis	96 mm	110 mm
Länge der Backenzahnreihe vom P <sup>2</sup> bis M <sup>3</sup> (M <sup>3</sup> noch nicht ganz durchgebrochen)	205 mm	215 mm
Länge der Prämolarenreihe vom P <sup>2</sup> bis P <sup>4</sup>	80 mm	85 mm
Länge der Molarenreihe vom M <sup>1</sup> bis M <sup>3</sup> (M <sup>3</sup> noch nicht ganz durchgebrochen)	118 mm	140 mm
Länge der Fossa glenoidea	28 mm	28 mm
Breite der Fossa glenoidea	60 mm	65 mm
Neigungsgrad der Fossa glenoidea	110 Grad	110 Grad
Höhe der Hinterhauptschuppe über dem For. magnum	112 mm	—
Breite der Hinterhauptschuppe an der Mitte	135 mm	—
Höhe des For. magnum	48 mm	—
Breite des For. magnum	50 mm	—
Abstand Occipitalkamm bis zur Schädelbasis	160 mm	—

## II. Vergleichende Untersuchung der oberen Backenzähne von *Praeaceratherium Kerschneri* mit denen von *Praeaceratherium Filholi* und *Aceratherium lemanense*

Für derartige Vergleiche konnten nur Originalbeschreibungen und die entsprechenden Abbildungen sowie Zeichnungen nahestehender Rhinocerotiden herangezogen werden, soweit es sich um die Struktur- und Größenverhältnisse der Backenzähne handelt. Abgesehen von markanten Schädelmerkmalen, die besonders deutlich an der Hinterhaupt- und Tympanalregion festzustellen sind, treten auch spezifische Unterschiede in Bezug auf den Entwicklungsgrad der oberen Backenzähne, besonders an den Prämolaren auf, die unser *Praeaceratherium Kerschneri* von *Praeaceratherium Filholi* einerseits und von *Aceratherium lemanense* andererseits leicht unterscheiden lassen.

Bei *Praeaceratherium Filholi* Osborn sind die Prämolaren bei fehlender Molarisierung vollkommen ungleich den Molaren, wenn auch im Prinzip denen von *Praeaceratherium Kerschneri* ähnlich. Mit Ausnahme des P<sup>2</sup> ist ihr Protoloph nur wenig länger als das Metaloph. Die Querjoche sind ganz unregelmäßig ausgebildet und schmaler, auch bei stär-

kerer Usur. Sie biegen sich gegen die Medifossette um, schließen diese schon bei schwacher Abkauung nach außen ab und begrenzen das durch seine Lage und unregelmäßige Formgestaltung eigenartige Quertal, da der hintere Innenhöcker (Tetartocon) fehlt oder kaum ausgebildet wird. Das auffallend kräftige Protocon am P<sup>3</sup> und P<sup>4</sup> engt die Medifossette an ihrem äußeren Vorderende merklich ein, so daß sie, umgekehrt wie an den Molaren, nach hinten außen verläuft. Die Postfossette verläuft bei mäßiger Tiefe flach bogenförmig gegen den Hinterrand des Ectolophes. Sekundäre Schmelzfalten werden nicht ausgebildet. Der vordere, hintere und ganz besonders der innere Basalwulst ist kräftig entwickelt, fehlt jedoch am Außenrand aller Prämolaren.

Bei *Praeaceratherium Kerschneri* nov. sp. ist am P<sup>3</sup> und ganz besonders am P<sup>4</sup> das Protoloph auffallend länger und kräftiger als das Metaloph, wodurch diese Prämolaren hinten merklich schmaler werden. Der zweite obere Prämolare ist fast subquadratisch mit viel schwächerem, doch gleich langem Protoloph. Die Querjoche sind daher relativ breiter und ihr noch konvergierender Verlauf ist nicht mehr so unregelmäßig wie bei *P. Filholi*, obwohl auch hier die schon bei schwacher Abkauung nach außen geschlossene Medifossette eine ähnliche Formgestaltung erreicht. Der P<sup>4</sup> ist, ähnlich wie bei den Molaren, im Zuge einer beginnenden Molarisierung an der Innenseite W-förmig gebuchtet. An allen Prämolaren ist eigentlich nur der innere Basalwulst gut ausgeprägt und dieser bildet vor der Medifossette einen basalen Höcker, der bei stärkerer Abkauung des Zahnes in dessen Usurfläche eintritt. Die Postfossette ist ähnlich wie bei *P. Filholi*, doch kommt es bei stärkerer Usur durch den in ihr auftretenden Höcker zur Ausbildung einer Schmelzinsel (siehe Textabb. 6). Sekundäre Schmelzfalten treten nicht auf.

Bei *Aceratherium lemanense* Pomel sind P<sup>2</sup> und P<sup>3</sup> bereits rechteckig, viel breiter als lang, und der P<sup>4</sup> wird fast subquadratisch mit W-förmiger Innenwand. Die Querjoche sind ähnlich denen der Molaren, gut entwickelt, und mit Ausnahme des P<sup>2</sup> ist das Protoloph länger und kräftiger als das Metaloph. Hier, bei weitgehender Molarisierung der Prämolaren, bleibt zumindest bei P<sup>4</sup> und P<sup>3</sup> die Medifossette auch bei starker Usur offen, und außerdem entwickelt sich hier bereits ein schwaches Antecrochet. Am P<sup>2</sup> und P<sup>3</sup> konvergieren die Querjoche noch ein wenig, jedoch am P<sup>4</sup> sind sie fast parallel. Die Postfossette von mehr oder minder dreieckiger Form, ist relativ tief. Der P<sup>2</sup> ist noch nicht molarisiert. Der Basalwulst ist eigentlich nur an der Innenseite des Zahnes etwas stärker entwickelt.

Die Molaren von *Praeaceratherium Filholi* Osborn sind mit Ausnahme des M<sup>3</sup> in bezug auf ihre Formgestaltung denen von *P. Kerschneri* ähnlich. Das Ectoloph des M<sup>1</sup> ist längsgestellt, und das kräftige Protoloph divergiert schwach zum Metaloph. Ein Antecrochet, das bei stärkerer Abkauung kräftiger wird und eine schwache, nur angedeutete Metaconulusfalte am M<sup>1</sup> und M<sup>2</sup> sind die einzigen sekundären Schmelzfalten. Die

nach außen sich weit öffnende Medifossette wird rasch nach innen schmaler und biegt sich am  $M^1$  und  $M^2$  dann deutlich nach vorne um. Am  $M^3$  ist noch ein relativ langes Ectoloph vorhanden und die Querjochschließen, stark divergierend, eine breite, sich schwach nach hinten neigende Medifossette ein. Auffallend ist die sehr kräftige Ausbildung des Parastyls am  $M^2$  gegenüber dem  $M^1$ , wodurch dieser Zahn merklich über die Zahnreihe hinausragt. Am  $M^1$  und  $M^2$  ist die Postfossette nur mäßig tief und hat die Gestalt eines stumpfwinkligen Dreiecks. Alle drei Molaren zeichnen sich durch einen relativ kräftigen Basalwulst aus, der besonders am  $M^3$  durch seine Breite auffällt. Ein Rudiment eines äußeren Basalwulstes weist nur der erste Molar an seiner hinteren Hälfte auf.

Die Molaren von *Praeaceratherium Kerschneri* nov. sp. lassen, wie schon in dessen Diagnose ausgedrückt wurde, in bezug auf ihren Entwicklungsgrad eine Mittelstellung zwischen *Praeaceratherium Filholi* und *Aceratherium lemanense* erkennen. Die kräftigen Molaren, von fast trapezoider Gestalt, zeichnen sich durch sehr kräftige breite Querjochschließen aus, und an der Ausbildung der sekundären Schmelzfalten hat sich kaum viel geändert. Die Medifossette hat an allen Molaren einen mehr geradlinigen Verlauf, und auch der  $M^1$  hat nun ein sehr kräftiges Parastyl ausgebildet. Das Ectoloph des  $M^3$  ist kaum noch zu erkennen und an dessen Stelle hat sich ein kräftigeres Parastyl entwickelt, das den Außenrand ersetzt. Die Postfossette des  $M^1$  und  $M^2$  ist relativ klein, jedoch tiefer und bekommt die Form eines spitzwinkligen Dreiecks. Ein relativ starker Basalwulst ist nur mehr am Vorder- und Hinterrand des  $M^1$  und  $M^2$  vorhanden, doch fehlt ein solcher am Innenrand aller Molaren, dafür tritt am Eingang zur Medifossette ein mehr oder weniger deutlich erkennbarer Basalhöcker auf. Auch an der hinteren Außenseite des  $M^1$  befindet sich ein Rudiment des Basalwulstes.

Die oberen Molaren von *Aceratherium lemanense* Pomel, mit breiten Querjochschließen am  $M^1$  und  $M^2$  und kräftigen Antecrochets, bilden nun am  $M^1$  auch ein Crochet aus. Bei fehlendem inneren Basalwulst wird ihre Innenwand stark W-förmig eingekerbt. Der  $M^3$  mit mehr dreieckigem Umriss, bedingt durch eine noch stärkere Reduktion des Außenjoches, besitzt noch einen schwachen inneren Basalwulst und ein auffallend kräftiges Antecrochet.

## F. Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse

Die aus den Linzer Sanden von Alharting bekanntgewordenen Schädel und Schädelreste fossiler Nashörner gehören Vertretern zweier, sich unabhängig voneinander entwickelnden Unterfamilien an, die hier im Mittel- bis Oberoligozän simultan auftraten.

Die von O. Abel zu den Protaceratheriinen gestellten kleineren Nashörner,

mit *Protaceratherium minutum* und ähnlichen Formen aus dem oberen Oligozän Europas, sind, wie dies schon H. F. Osborn nachzuweisen versuchte, Vertreter der Unterfamilie *Diceratheriinae*, zu denen auch unser *Diceratherium Kuntneri* nov. sp. gehört. Gleichzeitig mit diesen lebten seit dem unteren Oberoligozän (Stampien) große hornlose Vertreter der Unterfamilie *Aceratheriinae* mit *Praeaceratherium Filholi*, dem sich in weiterer Folge unser *Praeaceratherium Kerschneri* nov. sp. und schließlich *Aceratherium lemanense* anschließen.

Außer den charakteristischen Schädelmerkmalen und einer ähnlich verlaufenden Entwicklungstendenz der oberen Molaren finden wir in bezug auf die Molarisierung der Prämolaren wichtige Unterschiede. Diese beginnen bei *Diceratherium Kuntneri* nov. sp., ähnlich wie bei den nordamerikanischen *Diceratheriinae* am P<sup>2</sup>, dem dann P<sup>3</sup> und schließlich P<sup>4</sup> folgen. Bei unserem *Praeaceratherium Kerschneri*, einem Vertreter der großen europäischen Rhinocerotiden der Unterfamilie *Aceratheriinae* im Sinne Osborns, beginnt die Molarisierung der Prämolaren am P<sup>4</sup>, um dann gegen den P<sup>2</sup> fortzuschreiten.

Die theoretische Abfolge der oligozänen Rhinocerotiden Europas

	Unterfamilie: <i>Diceratheriinae</i>	Unterfamilie: <i>Aceratheriinae</i>
Oberes Oberoligozän	<i>Diceratherium minutum</i> Cuvier	<i>Aceratherium lemanense</i> Pomel
Unteres Oberoligozän	<i>Diceratherium Kuntneri</i> nov. sp.	<i>Praeaceratherium Kerschneri</i> nov. sp.
Oberes Unteroligozän	<i>Diceratherium albigense</i> Roman	<i>Praeaceratherium Filholi</i> Osborn

Vergleichende Übersicht der Hauptmerkmale an den oberen Backenzähnen der oligozänen Rhinocerotiden Europas

1. Unterfamilie: *Diceratheriinae*

a) Prämolaren:	<i>Diceratherium minutum</i> Cuvier	<i>Diceratherium Kuntneri</i> nov. sp.	<i>Diceratherium albigense</i> Roman
Molarisierung	P <sup>2</sup> bis P <sup>3</sup>	P <sup>2</sup> bis P <sup>3</sup>	P <sup>2</sup> bis P <sup>3</sup>

a) Prämolaren:	Diceratherium minutum Cuvier	Diceratherium Kuntneri nov. sp.	Diceratherium albigense Roman
Kronenumriß des P <sup>4</sup>	rechteckig	rechteckig	rechteckig
Lage der Querjoche am P <sup>4</sup>	fast parallel	fast parallel	schwach konvergierend
Basalwulst an der Innenwand	stark, aber unterbrochen	stark, aber nicht unterbrochen	stark, aber nicht unterbrochen
Crista:	am P <sup>3</sup> und P <sup>4</sup>	nur am P <sup>3</sup> deutlich	fehlt
b) Molaren:			
Crista:	schwach	fehlt	fehlt
Antecrochet	am M <sup>1</sup> und M <sup>2</sup> sehr stark	am M <sup>1</sup> und M <sup>2</sup> stark	nur am M <sup>1</sup>
Crochet	am M <sup>1</sup> stark, am M <sup>2</sup> schwach	fehlt	fehlt
Neigung des Ectolophs nach innen	schwach	weniger schwach	stärker

## 2. Unterfamilie: Aceratherinae

a) Prämolaren:	Aceratherium lemanense Pomel	Praeaceratherium Kerschneri nov. sp.	Praeaceratherium Filholi Osborn
Molarisierung	P <sup>4</sup> und P <sup>3</sup>	keine	keine
Crista	wenn vorhanden, so sehr schwach	fehlt	fehlt
Antecrochet	nur am P <sup>4</sup> und P <sup>3</sup>	fehlt	fehlt
Kronenumriß des P <sup>4</sup>	rechteckig	trapezoid	fast dreieckig
Lage der Querjoche am P <sup>4</sup>	parallel	fast parallel	schwach konvergierend
Basalwulst an der Innenwand	ziemlich stark	ziemlich stark	sehr stark

b) Molaren:	Aceratherium lemanense Pomel	Præaceratherium Kerschneri nov. sp.	Præaceratherium Filholi Osborn
Crista	wenn vorhanden, schwach	fehlt	fehlt
Antecrochet	sehr stark an allen Molaren	nur stark am M <sup>1</sup>	nur stark am M <sup>1</sup>
Crochet	nur stark am M <sup>1</sup>	fehlt	fehlt
Basalwulst an der Innenwand	rudimentär	rudimentär	stark

### Literaturverzeichnis

- O. A b e l, 1910: Kritische Untersuchungen über die paläogenen Rhinocerotiden Europas in: Abh. d. k. k. geolog. Reichsanstalt Wien; Band XX, Heft 3.
- J. F. B r a n d t, 1878: Versuch einer Monographie der tichorrhinen Nashörner in: Mém. Acad. Sci. St. Pétersbourg (7) XXIV.
- St. B r e u n i n g, 1924: Beiträge zur Stammesgeschichte der Rhinocerotiden in: Ver. Zoolog. Bot. Ges. Wien 73.
- G. L. D u v e r n o y, 1853: Nouvelles études sur les Rhinocéros fossiles in: Arch. du Muséum, Paris; T. VII.
- H. F. O s b o r n, 1898: The Extinct Rhinoceroses in: Mem. of the Amer. Museum of Nat. Hist. Vol. I, part. III.
- H. F. O s b o r n, 1900: Phylogeny of the Rhinoceroses of Europa in: Bull. of the Amer. Museum of Nat. Hist. New York; Vol. XIII.
- P o m e l, 1854: Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire.
- F. R o m a n, 1911: Les Rhinocérides de l'Oligocène d'Europe in: Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon.
- M. S c h l o s s e r, 1902: Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste aus den süddeutschen Bohnerzen in: pal. Abh. von Koken, neue Folge. Bd. V, Jena.
- O. S i c k e n b e r g, 1934: Die ersten Reste von Landsäugetieren aus den Linzer Sanden in: Verh. d. geolog. Bundesanstalt Wien, Heft 4/5, Seite 60—63.
- F. S p i l l m a n n, 1959: Die Sirenen aus dem Oligozän des Linzer Beckens, mit Ausführungen über „Osteosklerose“ und „Pachyostose“ in: Ost. Akad. der Wissenschaften, Wien; Denkschrift, Bd. 110, 3. Abh.
- W. T e p p n e r, 1914: Neogene Rhinocerotiden der Steiermark in: Mitt. des naturw. Vereins für die Steiermark.
- F. T o u l a, 1906: Das Nashorn von Hundsheim in: Abh. d. k. k. geolog. Reichsanstalt Wien.
- M. W e b e r, 1904: Die Säugetiere. Verlag Fischer, Jena.
- K. v o n Z i t t e l, 1918: Grundzüge der Paläontologie (Vertebrata), Verlag Oldenbourg, München-Berlin.

## Verzeichnis der Textabbildungen

- Textabb. 1: Die geologischen Verhältnisse der Reisetbauer-Sandgrube bei Alharting (die Nordwand)  
 1 = Fundstelle von *Praeaceratherium Kerschneri* nov. sp.  
 2 = Fundstelle von *Diceratherium Kuntneri* nov. sp.
- Textabb. 2: Die geographische Lage der Reisetbauer-Sandgrube bei Alharting, mit der Fundstelle fossiler Rhinocerosreste
- Textabb. 3: Schematische Terminologie der oberen Backenzähne der Rhinocerotiden
- Textabb. 4: Seitenansicht der Schädel von *Diceratherium Kuntneri* nov. sp. und *Praeaceratherium Kerschneri* nov. sp.
- Textabb. 5: Graphische Darstellung der Indexwerte der oberen Backenzähne von *Diceratherium Kuntneri* nov. sp. und *Praeaceratherium Kerschneri* nov. sp.
- Textabb. 6: Typische Form der oberen Prämolaren von *Praeaceratherium Kerschneri* nov. sp. bei zunehmender Abkauung
- Textabb. 7: Typische Form der oberen Prämolaren von *Diceratherium Kuntneri* nov. sp. bei zunehmender Abkauung
- Textabb. 8: Linke obere Backenzahnreihe von *Diceratherium Kuntneri* nov. sp. 1 : 1 (schematisch)
- Textabb. 9: Die obere Backenzahnreihe von *Diceratherium minutum* Cuvier (aus Roman)
- Textabb. 10: Die obere Backenzahnreihe von *Acerotherium albigense* Roman (aus Roman)
- Textabb. 11: Linke obere Backenzahnreihe von *Praeaceratherium Filholi* Osborn (aus Roman)
- Textabb. 12: Linke obere Backenzahnreihe von *Aceratherium lemanense* Pomel (aus Roman)
- Textabb. 13: Die Hinterhauptform von *Praeaceratherium Kerschneri* nov. sp. und *Praeaceratherium Filholi* Osborn (aus Roman)
- Textabb. 14: Seitenansicht des Schädels von *Aceratherium lemanense* Pomel,  $\frac{1}{5}$  nat. Gr. (aus Roman)
- Textabb. 15: Seitenansicht des Schädels von *Praeaceratherium Kerschneri* nov. sp.,  $\frac{1}{5}$  nat. Gr. (Hinterhauptregion rekonstruiert)
- Textabb. 16: Seitenansicht des Schädels von *Praeaceratherium Filholi* Osborn (aus Roman),  $\frac{1}{5}$  nat. Gr. (Jochbogen ist rekonstruiert)

Tafel XV

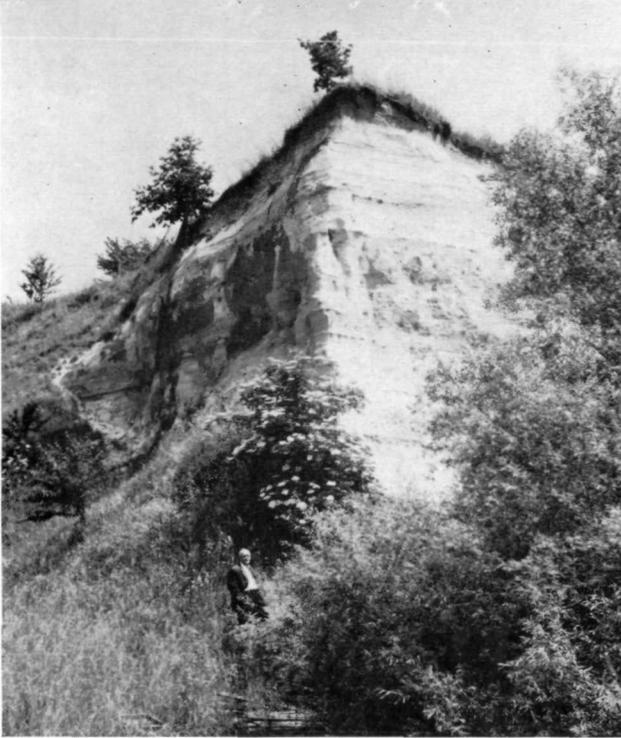


Abb. 1: Die Reisetbauer-Sandgrube bei Alharting (nördlicher Teil)

Abb. 2: Die Reisetbauer-Sandgrube bei Alharting (östlicher Teil)  
(Fotos: Max Eiersebner, OÖ. Landesmuseum)

1

2



Tafel XVI



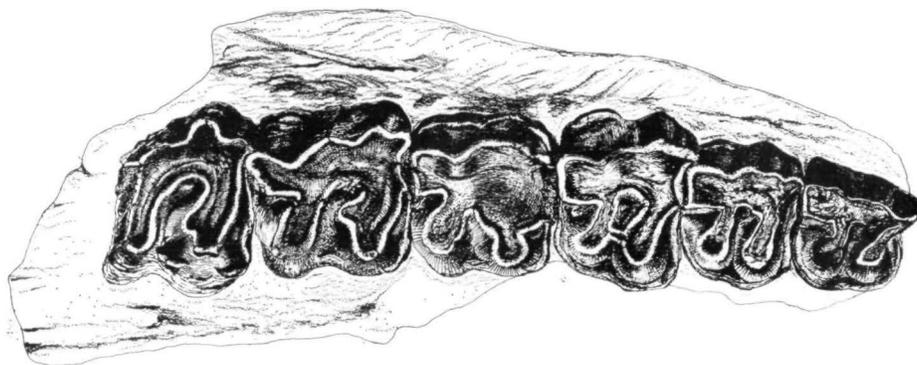
- Abb. 3: Seitenansicht des Schädels von *Diceratherium Kuntneri* nov. sp. etwa  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.  
Abb. 4: Dorsalansicht des Schädels von *Diceratherium Kuntneri* nov. sp. etwa  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.  
Abb. 5: Schädelbasis von *Diceratherium Kuntneri* nov. sp.  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.  
Abb. 6: Schädelbasis von *Diceratherium Kuntneri* nov. sp. (sehr altes Individuum)  
(Fotos: Eiersebner)



5



6



7



8



9

Abb. 7: Rechte obere Backenzahnreihe von *Diceratherium Kuntneri* nov. sp.  $\frac{2}{3}$  nat. Gr.  
Abb. 8 und 9: Rechte und linke obere Zahnreihe von *Diceratherium Kuntneri* nov. sp.  
 $\frac{2}{3}$  nat. Gr. (Fotos: Eiersebner)

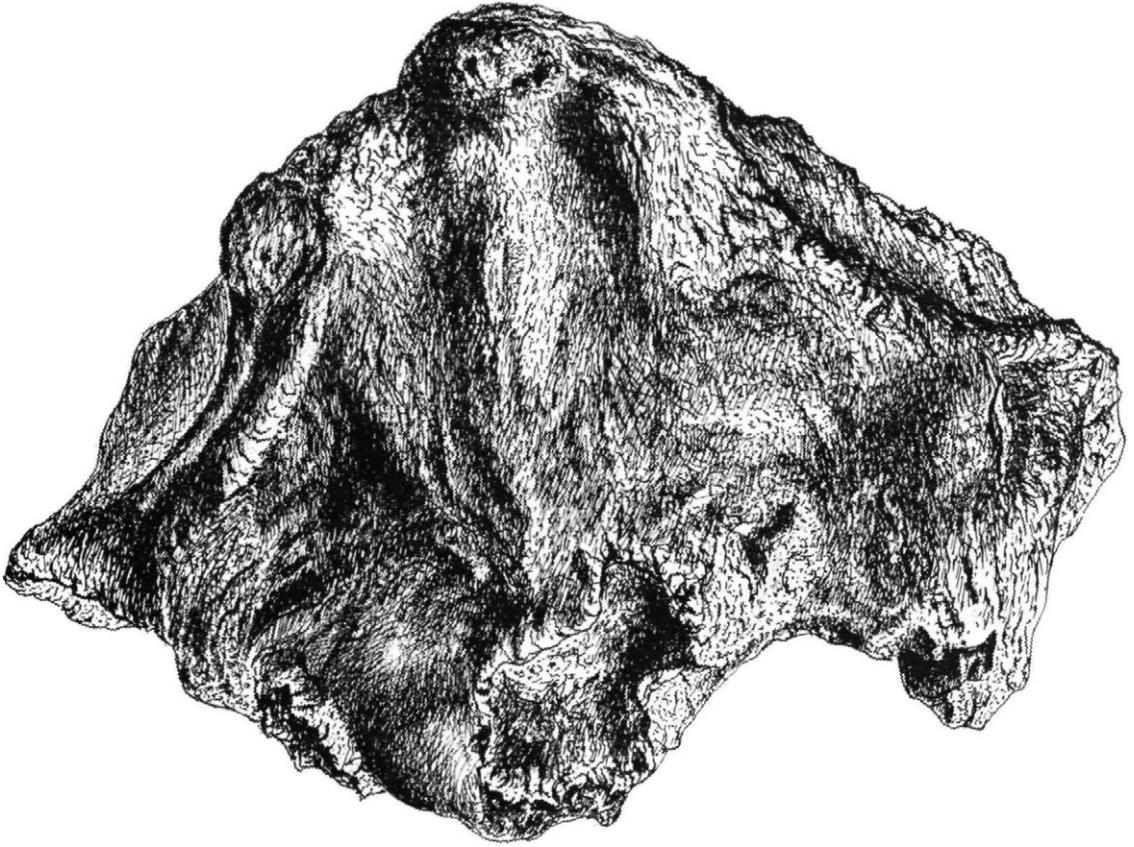
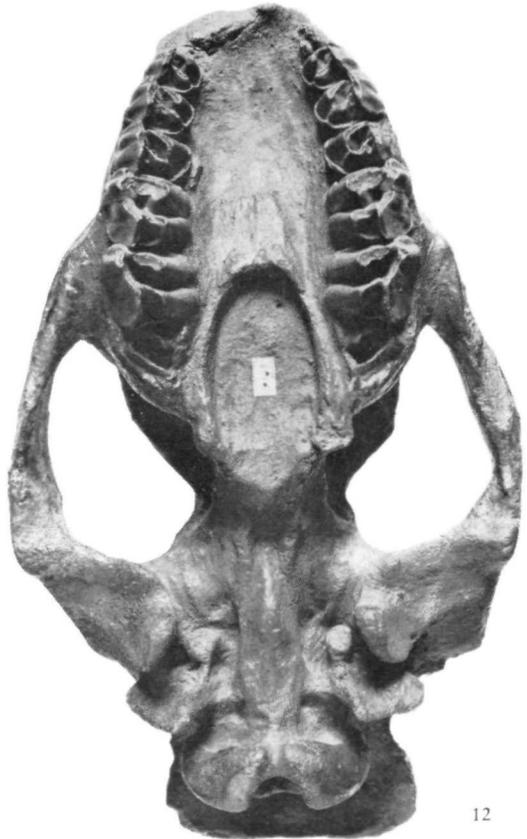


Abb. 10: Hinterhauptregion von *Diceratherium Kuntneri* nov. sp. nat. Gr.



11



12

Abb. 11: *Praeaceratherium Kerschneri* nov. sp.  $\frac{1}{5}$  nat. Gr. Seitenansicht des Schädels.  
Abb. 12: *Praeaceratherium Kerschneri* nov. sp. Ventralansicht (jüngeres Exemplar)  
 $\frac{1}{5}$  nat. Gr. (Fotos: Eiersebner)

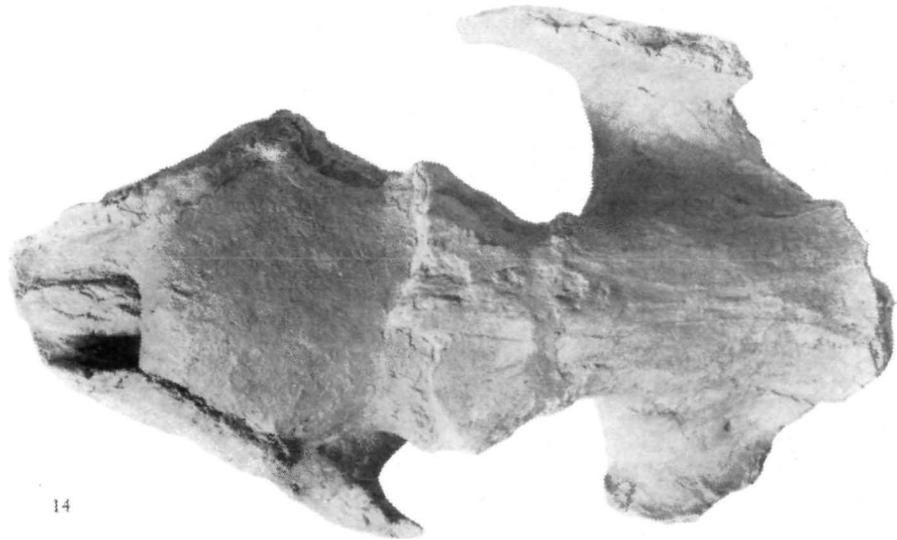


Abb. 13: *Praeaceratherium Kerschneri* nov. sp. Ventralansicht (älteres Exemplar) Holotypus  $\pm$   $\frac{1}{3}$  nat. Gr. (Foto: Eiersebner)

Abb. 14: *Praeaceratherium Kerschneri* nov. sp. Dorsalansicht (älteres Exemplar) Holotypus  $\pm$   $\frac{1}{3}$  nat. Gr. (Foto: Eiersebner)

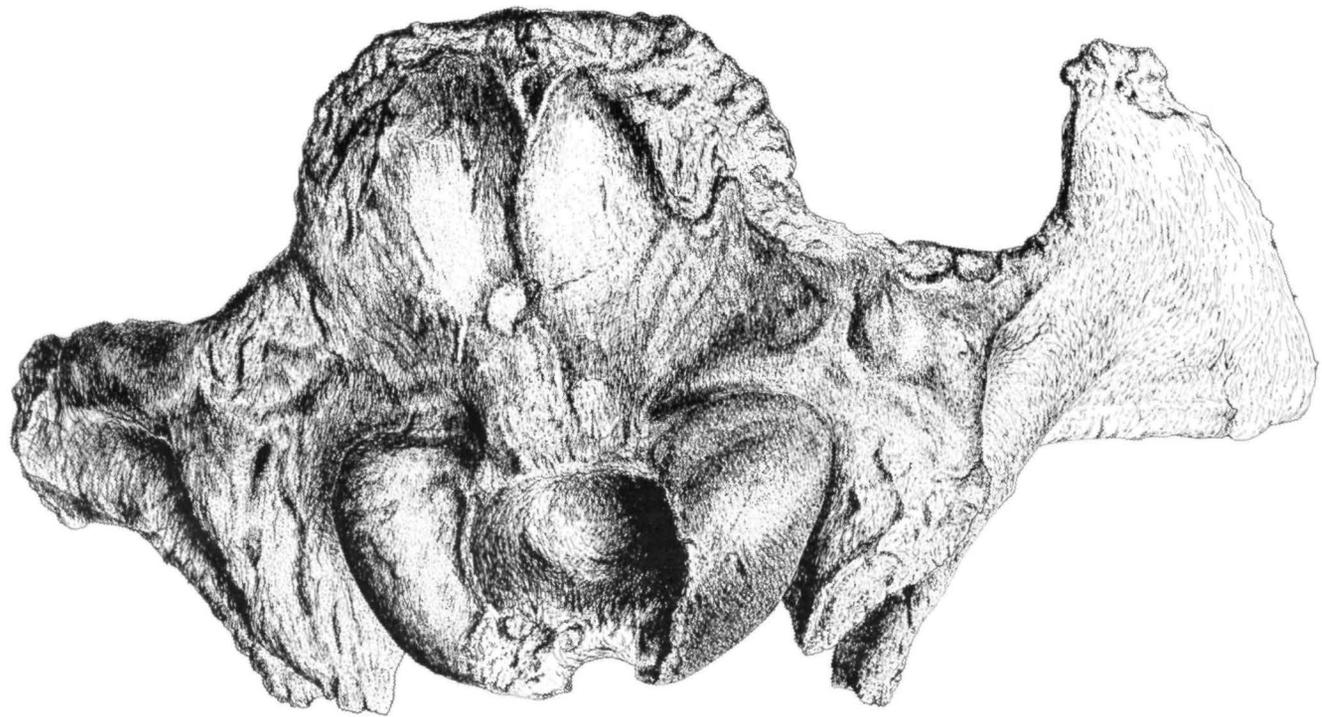


Abb. 15: Hinterhaupt von Praeacceratherium Kerschneri nov. sp.  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.