

HELMUTH ZAPFE

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

Abstract

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

A small assemblage of *Chalicotherium goldfussi* KAUP from the Vallesian of Höwenegg, Hegau, is described. The assemblage includes a large, left M² and right P₄, M₁ and M₃. The right side elements may in part, or entirely, belong to a single individual. The postcranial skeleton is represented by a very large, crushed right humerus, and the fused proximal and median phalanx of digit III ("duplex bone"). The number of *Chalicotherium* individuals from this assemblage is estimated to be three or four. The referral of this material to *Chalicotherium goldfussi* is based on metric dimensions which fall at the upper statistical range of variation for *Ch. grande*, or in the case for M², greater than the range of variation. In addition, M² and the postcranial elements have morphological characteristics typical for *Ch. goldfussi*. The manus and pes skeletal elements are particularly characteristic, where ankylosing of the proximal and medial phalanx III seen in *Ch. goldfussi* is more complete than in its Middle Miocene forerunner, *Ch. grande*. In younger Pontian (= Turolian) age Vienna Basin deposits, *Ch. goldfussi* is known to have yet further osteological modifications of the proximal right phalanx manus digit III. The scarcity of *Ch. goldfussi* at Höwenegg is explained taphonomically. The unusual preservation of several complete ungulate skeletons is hypothesized to have occurred by death through carbon dioxide inhalation, which also prevented destruction of the carcasses by hyaenids and other carrion-feeding animals. The author suggests that high withered animals such as proboscideans and *Chalicotherium goldfussi* may have stood well enough above the layer of poisonous gas to avoid deathly inhalation. This hypothesis, barring its future modification by more information, may explain the unusual circumstances surrounding the Höwenegg fauna's depositional history.

Autor

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

1. Einleitung

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

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

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

2. Beschreibung des Materials

2.1 Zähne

M²

Unter den *Chalicotherium*-Zähnen von Höwenegg fällt ein M² sin. (Abb. 1) besonders durch seine Größe auf. Obwohl Dimensionen allein kein systematisches Merkmal bilden, paßt diese Größe (s. o.) doch sehr gut zu *Ch. goldfussi* (vgl. Maße). Wie bei SCHAEFER & ZAPFE (1971) ausgeführt, gibt es aber auch morphologische Anhaltspunkte, um die großen oberen Molaren von *Ch. goldfussi* zu erkennen. Das von SCHAEFER vor allem an Zähnen aus dem Vallesien von Charmoille beobachtete Merkmal zeigt die linguale (palatinale) Depression zwischen Protocon und Hypocon besonders breit und flach und gegen lingual offen (Abb. 1) (Obere M² von *Ch. goldfussi* aus dem Vallesien von Wien-Hetzendorf, Siebenhir-

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

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

Tabelle 1. M²

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

M₃ dext.

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

Tabelle 2. M₃

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

M₁ dext.

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

bei diesem Zahn sind die Dimensionen groß und passen gut zu den Zähnen aus den Dinotheriensanden (vgl. Maße). Ähnliches gilt für die Proportionen. Dem Verhältnis zwischen Trigonid- und Talonidbreite dürfte Bedeutung zukommen, da es sich bei P₄ wiederholt und auch bei den Zähnen aus den Dinotheriensanden vorkommt. – Der distale Wurzelstumpf trägt auf der lingualen Seite eine kieförmige Erhebung, die nur als individuelle Besonderheit zu werten ist.

Tabelle 3. M₁

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

P₄ dext.

Es liegt ein vollständiger P₄ dext. vor, der kaum abgekaut ist und noch beide vollständigen Wurzeln besitzt (Abb. 2). Auch dieser Zahn erweist sich im Vergleich zu *Ch. grande* als groß und verhält sich in seinen Proportionen wie M₁ und manche Zähne aus den Dinotheriensanden (vgl. Maße).

Tabelle 4. P₄

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

Morphologische Unterschiede zwischen *Ch. grande* und *Ch. goldfussi* sind an den Unterkieferzähnen bisher noch nicht bekannt. Die mandibularen Zähne von Höwenegg sind in den meisten Dimensionen größer als *Ch. grande* und zeigen teilweise einen Unterschied in den Proportionen, der auch an Zähnen der Typuslokalität vorkommt (WEHRLI 1939). Man darf sie deshalb zu *Ch. goldfussi* zählen. – Der Erhaltungszustand des M₁ dext. und P₄ dext. ist so ähnlich, daß man annehmen

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

2.2 Postcraniales Skelett

2.2.1 Humerus

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

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

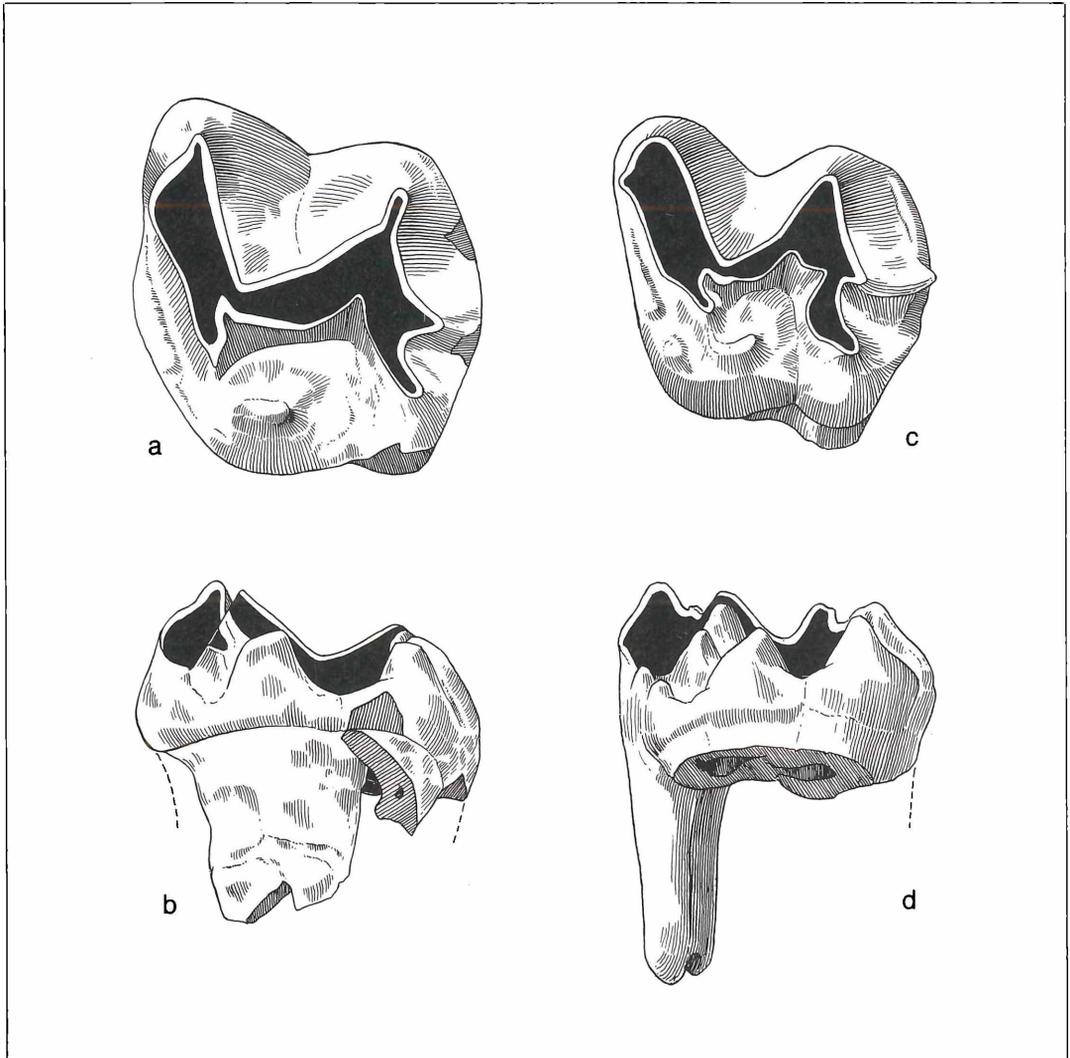


Abbildung 1. a–b *Chalicotherium goldfussi* KAUP, M^2 sin., Vallesien, Höwenegg (LNK te pl 3), c–d *Chalicotherium grande* (BLAINV.), M^2 sin., Mittel-Miozän, Spalte von Neudorf a. d. March (CSSR) (NHMW 1975/1754), a) und c) Ansicht der Kaufläche, b) und d) Ansicht von lingual (palatinal), man beachte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

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

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

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

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

2.2.2 Grundphalanx dext. des III. Fingers der Hand

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

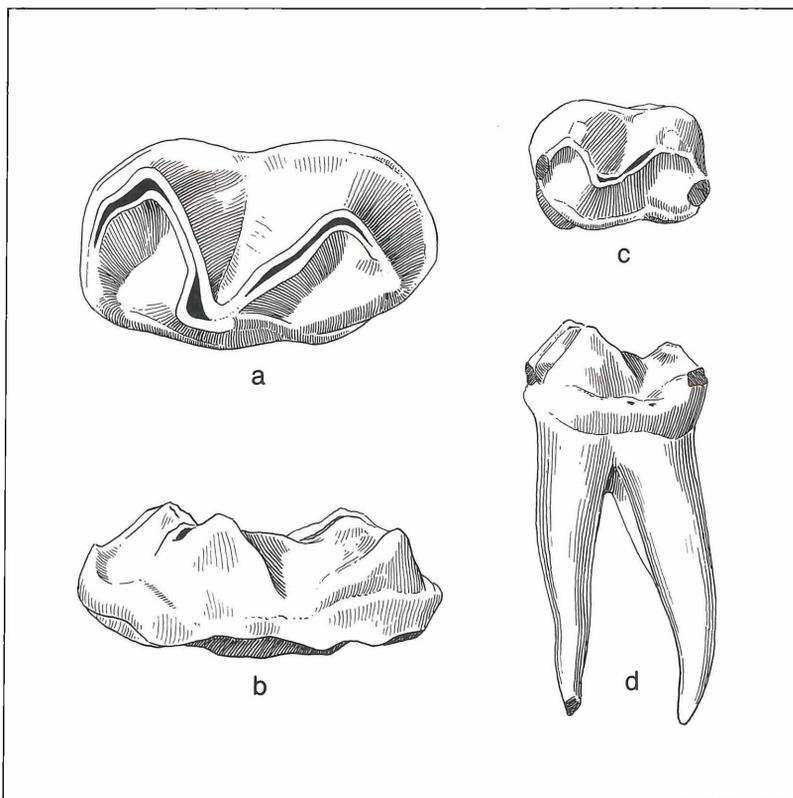


Abbildung 2. a–b *Chalicotherium goldfussi* KAUP, M₃ dext., Vallesien, Höwenegg (LNK te pli 1), a) Ansicht der Kaufläche, b) Ansicht lingual, c–d *Chalicotherium goldfussi* KAUP, P₄ dext., Vallesien, Höwenegg (LNK te pli 2), c) Ansicht der Kaufläche, d) Ansicht lingual, x 1.

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

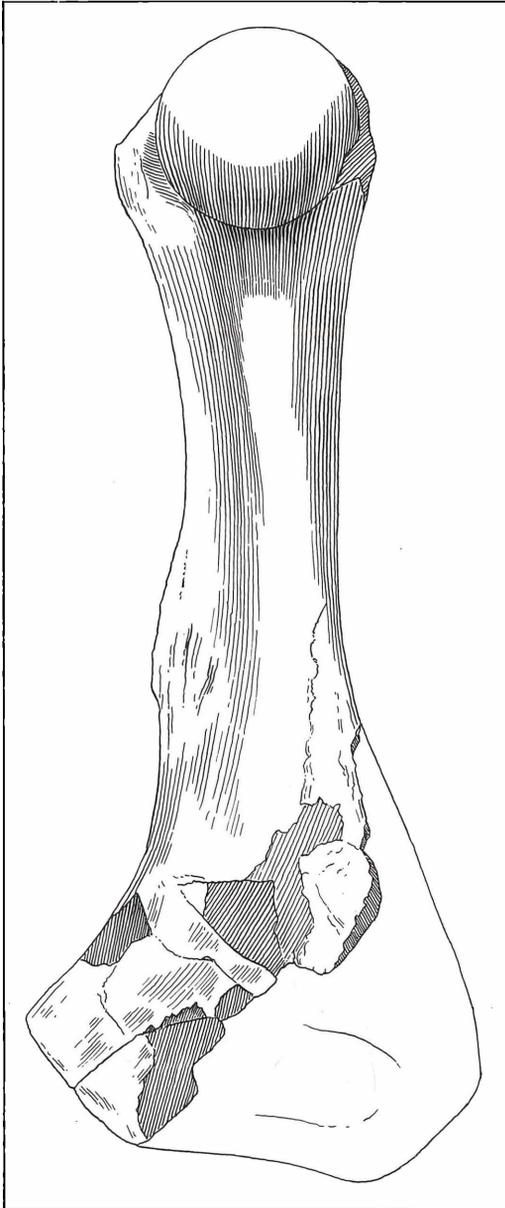


Abbildung 3. *Chalicotherium goldfussi* KAUP, Humerus dext., Vallesien, Höwenegg (Museum Donaueschingen Hö 01), Ansicht von hinten (dorsal), $\times 1/2$.

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

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

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

Tabelle 5. Grundphalanx III (manus)

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

2.2.3 Koossifizierte Grund- und Mittelphalanx III dext. des Fußes

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

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

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

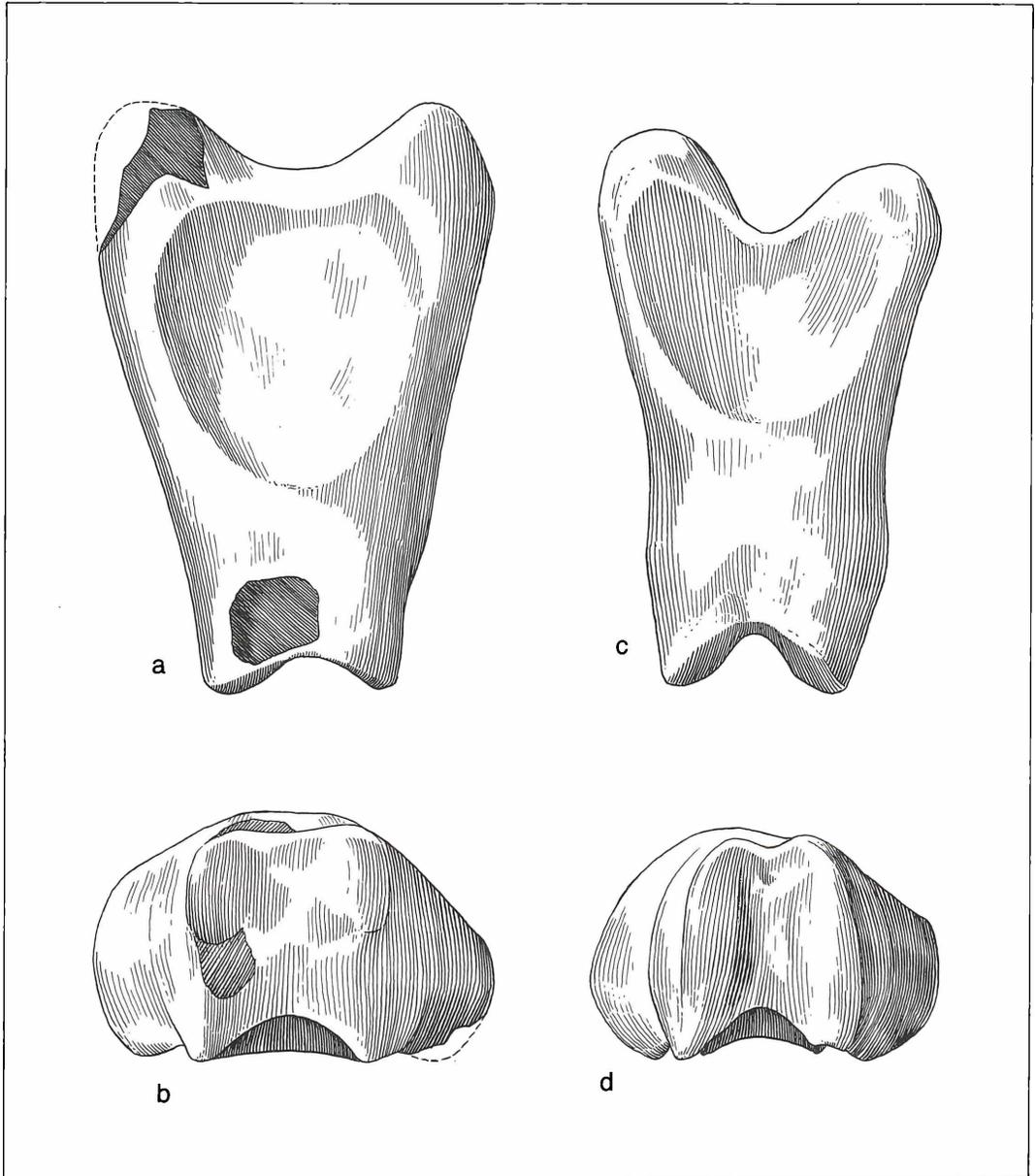


Abbildung 4. a–b *Chalicotherium goldfussi* KAUP, Grundphalanx III dext. der Hand, Pontien (Turolien) Prottes, nördl. Wiener Becken, NÖ (NHMW 1958/293), c–d *Chalicotherium grande* BLAINV., Mittel-Miozän, Spalte von Neudorf a. d. March (ČSSR) (NHMW 1975/1754), a) und c) Ansicht von oben (proximal), b)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

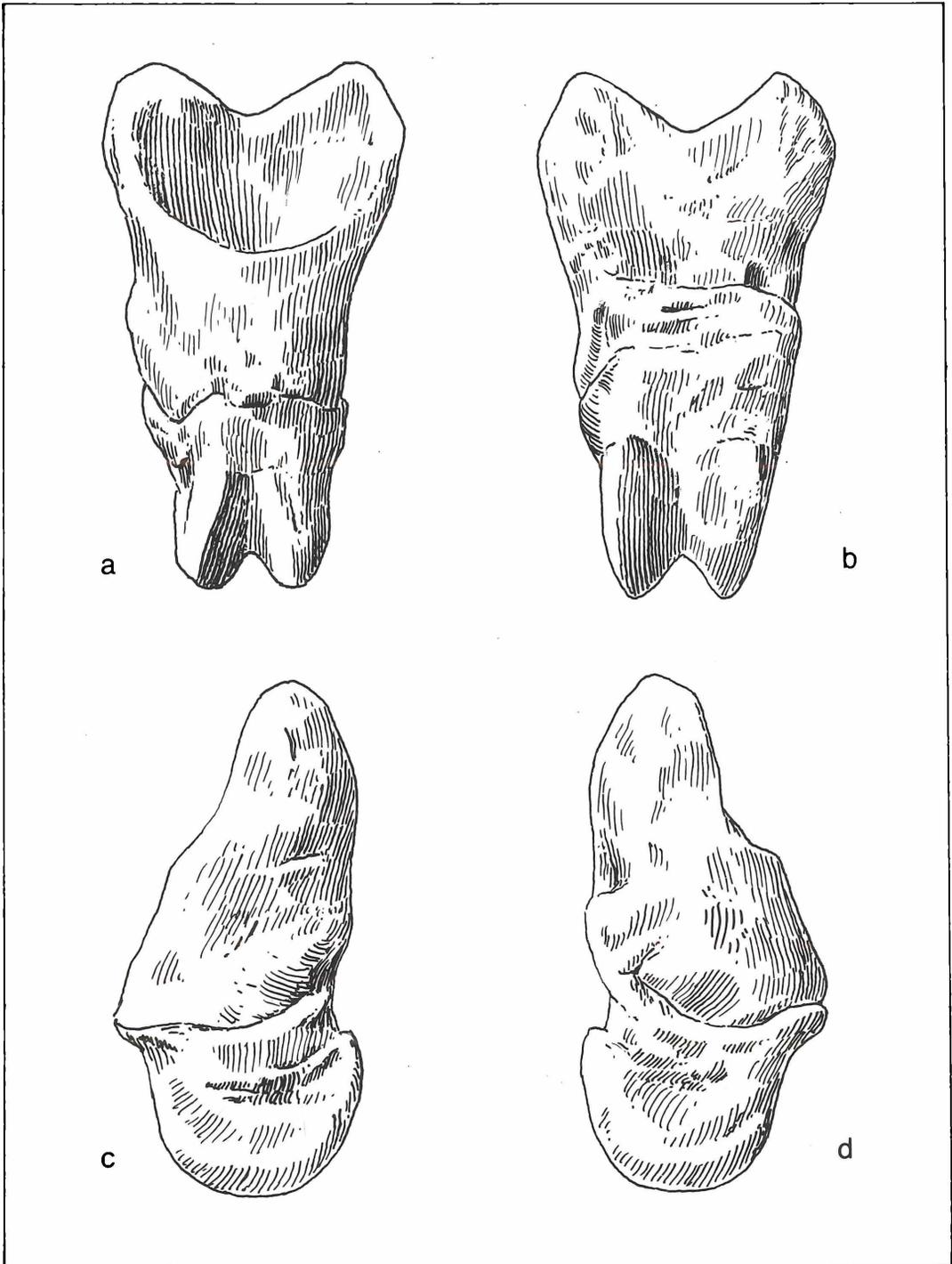


Abbildung 5. *Chalicotherium goldfussi* KAUP, Koossifizierte Grund- und Mittelphalanx III dext. des Fußes (Museum Donaueschingen Hö 142), a) Ansicht von oben (proximal), b) von unten (plantar), c) medial, d) lateral, x 1.

Tabelle 6. Grundphalanx III (pes)

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

Tabelle 7. Mittelphalanx III (pes)

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Auch für das berühmte Vorkommen fossiler Wirbeltiere

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

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

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

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

4. Zusammenfassung

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

5. Literatur

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

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Andrias](#)

Jahr/Year: 1989

Band/Volume: [6](#)

Autor(en)/Author(s): Zapfe Helmuth [Helmut]

Artikel/Article: [Chalicotherium goldfussi Kaup aus dem Vallesien vom Höwenegg im Hegau \(Südwestdeutschland\) 117-126](#)