carolinea, 62 (2004): 5-50, 41 Abb.; Karlsruhe, 15.12.2004

SAMUEL GIERSCH

Die Fauna aus den mittelmiozänen Krokodilschichten der Bohlinger Schlucht

Ein Beitrag zur Paläoökologie und Biostratigraphie der Oberen Süßwassermolasse am Schiener Berg (Baden-Württemberg)

Kurzfassung

Aus der Bohlinger Schlucht (BS) am Nordrand des Schiener Berges (westlicher Bodensee, Baden-Württemberg) werden 5 neue Fossil-Fundstellen innerhalb der Steinbalmensande (Obere Süßwassermolasse, Miozän) vorgestellt. Diese Fundstellen lieferten bei einer Grabung im Herbst 2003 etwa 100 Kleinsäuger- und 70 Großsäugerreste, sowie zahlreichen Fossilien von Pflanzen, Wirbellosen und Reptilien, darunter auch 40 Reste von Krokodiliern. Der größte Teil der Funde stammt aus den Fundstellen BS 3 und BS 6. Die Lithologie der Fundstellen wird beschrieben; Florenund Faunenlisten werden zusammengestellt.

Die Wirbeltierreste wurden bestimmt, beschrieben und biostratigraphisch, sowie paläoökologisch ausgewertet. Das Alter der Fundstellen BS 3 und BS 6 wird auf den mittleren Bereich der Säugerzone MN6 (unteres Astaracium, 14,5 Ma – 14,2 Ma) eingeengt. Aufgrund des Fauneninhalts und der Höhenlage im Profil ist für die anderen Fundstellen eine Zugehörigkeit zum mittleren bis oberen Teil von MN6 wahrscheinlich. Die im Hangenden der Steinbalmensande in der Bohlinger Schlucht anstehenden Mergel der Oberen Öhniger Schichten sind der Säugetierzone MN7 zuzuordnen.

Sedimentologische, taphonomische und paläobiologische Daten deuten darauf hin, dass die Taphozönosen der einzelnen Fundstellen in einem langsam fließenden, mäandrierenden Flusssystem gebildet wurden. Die nähere Umgebung dieses Flusses war von Galerie- und Auwäldern bestanden. Einige Faunenelemente deuten darauf hin, dass neben feuchten Auwäldern auch trockenere Areale mit vermutlich offener Vegetationsstruktur existierten.

Die Paläoklimate der einzelnen Fundstellen werden diskutiert. Der Fossilbericht deutet darauf hin, dass das Krokodil *Diplocynodon* am Schiener Berg innerhalb MN6 ausstarb. Dies wird als Anzeichen für ein Absinken der Jahresmitteltemperaturen angesehen. Ergänzt durch Temperaturwerte, die aus paläobotanischen Daten abgeleitet wurden, wird damit eine Klimaänderung in der Oberen Süßwassermolasse am Schiener Berg innerhalb des Zeitraumes zwischen 14,5 Ma und 13,5 Ma rekonstruiert. Diese Klimaänderung ist durch ein Absinken der mittleren Jahrestemperatur auf etwa 16 °C und eine Abkühlung der mittleren Temperatur des kältesten Monats auf etwa 7 °C gekennzeichnet. Da *Diplocynodon* bei diesen Temperaturwerten ausstirbt, wird vermutet, dass die Minimaltemperaturen, unter denen diese Gattung existieren konnte, etwas höher lagen, als sie für den rezenten *Alligator* gemessen werden.

Abstract

The fauna from the middle-miocene Krokodilschichten at the Bohlinger Schlucht. – Contributions to paleoecology and biostratigraphy of the Upper Freshwater Molasse at the Schiener Berg (Baden-Württemberg). Five new fossil localities within the Steinbalmensande (Upper Freshwater Molasse, Miocene) from the Bohlinger Schlucht (BS) at the Northern Schiener Berg (Baden-Württemberg) are presented. At these localities about 100 small mammal and 70 large mammal remains as well as a large number of plant, invertebrate and reptile fossils, among them 40 of crocodilia, were found during a sampling campaign in 2003. Most of the fossils come from the localities BS 3 and BS 6. The lithology of the localities is described, lists of faunas and floras are presented.

The vertebrate fossils were identified, described and evaluated biostratigraphically as well as paleoecologically. The age of the localities BS 3 and BS 6 can be confined to middle MN6 (Lower Astaracian). Based on the vertebrate fossils and the elevation in the profile an age of middle to upper MN6 is assigned to the remaining localities. The marks of the Obere Öhninger Schichten out cropping above the Steinbalmensande probably represent MN7.

Sedimentological, taphonomical and paleobiological data show that the fossil assemblage was formed in a slow, meandering river system. The vicinity of which was dominated by bottomland riparian forests. However, some taxa suggest the presence of drier areas with open vegetation close by.

Paleoclimatic conditions can be reconstructed using both the floral and faunal elements. The crocodile *Diplocynodon* disappears during the mammal unit MN6 at the Bohlinger Schlucht profile. From this follows that probably the average temperatures decreased. Together with the paleobotanical data this points to a climate change at the Schiener Berg within the period of the Upper Freshwater Molasse between 14,1 and 13,5 Ma. This climate change was characterized by a decrease in mean annual temperature (MAT) to ~16 °C and a decrease in mean temperature of the coldest month (CMM) to -7° C as inferred from palaeobotanical data. While the CMM remained at -7° C *Diplocynodon* gradually became extinct. This indicates that the restricting minimum temperatures for *Diplocynodon* probably lay a few degrees higher than measured for the extant *Alligator*. A hypothesis on the details of the extinction-event is presented.

Autor

Dipl.-Geoökol. SAMUEL GIERSCH, Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe, Erbprinzenstraße 13, 76133 Karlsruhe, Tel.: 0721/175-2807, e-mail: Samuel.Giersch@smnk.de

Inhalt

Kurzfassung	5
Abstract	5
Inhaltsverzeichnis	5
1. Einleitung	6

4	1		L	
1	۲	•		
			L	

2. Material und Methoden	7
3. Das Arbeitsgebiet	9
4. Systematische Paläontologie	13
5. Biostratigraphische Einstufung	
der Fundstellen	39
6. Paläoökologie	41
6.1. Genese der Fundstellen	41
6.2. Taphonomie	41
6.3. Rekonstruktion der ehemaligen Biotope	43
6.4. Paläoklimatische Schlussfolgerungen	45
6.5. Diskussion der Ergebnisse	
7. Zusammenfassung und Ausblick	
8. Literatur	
Anhang	

1. Einleitung

Spätestens als im Jahre 1726 der Züricher Stadtarzt JOHANN JAKOB SCHEUCHZER in einem fossilen Riesensalamander (Andrias scheuchzeri) aus den Öhniger Kalken das "Beingerüst eines in der Sündflut ertrunkenen Menschen" erkannte und ihn als mahnendes Beispiel seinen Zeitgenossen vorhielt, ist der Schiener Berg als Fenster in die erdgeschichtliche Vergangenheit weit über seine Grenzen hinaus berühmt geworden (ZIEGLER 1986). Erst ab dem Jahre 1845 aber wurde der Schiener Berg durch OSWALD HEER (z.B. 1859) zum Gegenstand moderner paläontologischer Forschung. HEER war es, der als Pionier der Paläoökologie neben seinem Studium der berühmten Öhniger Fossilien, erstmals auch Blattfossilien aus den Pflanzenmergeln der am Nordrand des Berges gelegenen Bohlinger Schlucht wissenschaftlich beschrieb.

BÖHNDEL (1916) erwähnte als erster Wirbeltierreste in den Sandsteinen der Bohlinger Schlucht. Diese Funde beschränkten sich auf ein nicht näher bestimmbares Bruchstück eines Röhrenknochens und auf einige Panzerplattenreste von Schildkröten. Zwischen 1930 und 1947 wurden von STAUBER, FUNKE und PFANNEN-STIEL bei Grabungen aus zwei Mergelhorizonten in der Bohlinger Schlucht etwa 16000 Blattfossilien geborgen. Die wissenschaftliche Auswertung dieser Funde erfolgte durch STAUBER (1937), HANTKE (1954) und NÖTZOLD (1957).

STAUBER und PFANNENSTIEL sammelten in der Bohlinger Schlucht während der Suche nach Pflanzenfossilien vereinzelt fossile Knochenfragmente und Zähne, die grob als Reste von Cerviden (Hirsche), Castoriden (Biber) und Krokodiliern bestimmt wurden. Eine wissenschaftliche Bearbeitung dieser spärlichen Funde unterblieb aber bis heute. Zuletzt erwähnt RUTTE (1956) im Rahmen seiner detaillierten Untersuchungen zur Geologie des Schiener Berges Krokodil-Reste aus einer Fundstelle in der Bohlinger Schlucht und deutet allgemein auf einen geringen Fossilinhalt der Steinbalmensande am Schiener Berg hin.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden die Steinbalmensande der Bohlinger Schlucht erneut auf ihren Fossilinhalt untersucht. Dabei wurde aus verschiedenen Lokalitäten umfangreiches Material fossiler Wirbeltiere zutage gefördert. Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, die neu entdeckte Fauna taxonomisch einzuordnen und biostratigraphisch sowie paläoökologisch auszuwerten.

Geologischer Rahmen

Tertiäre Ablagerungen finden sich in Süddeutschland vor allem im nördlichen Vorlandbecken des Alpen-Orogens, dem sogenannten Molassebecken. Dieses Becken nahm während seiner Absenkung im Oligozän und Miozän gewaltige Mengen an Abtragungsmaterial aus den sich hebenden Alpen auf. In diesem Zeitraum war das Molassebecken zweimal von einem flachen Meeresausläufer – der Paratethys – bedeckt. Entsprechend wechselten marine und terrestrische Ablagerungsbedingungen. Lithostratigraphisch werden die Sedimentfüllungen des Beckens daher vom Liegenden zum Hangenden wie folgt gegliedert: Untere Meeresmolasse, Untere Süßwassermolasse, Obere Meeresmolasse und Obere Süßwassermolasse (GEY-ER & GWINNER 1991).



Abbildung 1. Paläogeographie der Oberen Süßwassermolasse im Badenium und Sarmatium, nach GEYER & GWINNER (1986) verändert.

Zur Zeit der Oberen Süßwassermolasse (höheres Untermiozän bis Obermiozän) wurde das nördliche Alpenvorland von einem breiten Flusssystem durchzogen. Dieses floss beckenaxial von ENE nach WSW parallel zum Gebirgsrand und bildete im sich synsedimentär absenkenden Becken eine ausgedehnte, schwach nach WSW geneigte Aufschüttungsebene. Die Fließrichtung ist an der Korngrößensortierung ersichtlich. Den Schottern im östlichen Molassebecken folgen im Westen feiner werdende Glimmersande. Diese ehemalige Fließrichtung ist auch aus der Schrägschichtung des Sedimentkörpers ersichtlich (SACH 1999). Das

Material der Sedimente entstammt größtenteils den östlichen Zentralalpen (Tauern), wie aus dem granatund epidot-dominierten Schwermineralspektrum hervorgeht (FÜCHTBAUER 1954).

Das Gefälle im Molassebecken war so gering, dass der Fluss eine komplizierte Fließstruktur entwickelte. Auf einer Breite von 100 km durchzogen mäandrierende, sich teilende und miteinander verflochtene Fließrinnen die Schwemmlandebene. Besonders im westlichen Molassebecken herrschten mäandrierende Fließrinnen vor. Dazwischen waren Altarme, Seen und Sümpfe weit verbreitet, wie Mergellagen und kleine Kohleflöze anzeigen (RUTTE 1956, LEMCKE 1988). Von Süden schütteten radial aus den Alpen kommende Flüsse ausgedehnte Schuttfächer in das Becken, die sich südlich der Beckenachse mit den axial transportierten Sedimenten verzahnen. Beide Sedimentkomplexe sind heute mineralogisch an der sog. "A-Grenze" zu trennen (FÜCHTBAUER 1954).

Ab dem Pannonium wird durch Anhebung des gesamten nordalpinen Raumes die Sedimentation beendet. Schon im Badenium wurden durch die Absenkung des Beckens im Bereich des heutigen Hegau und westlichen Bodensees in einer krustalen Schwächezone herzynisch streichende Störungen reaktiviert. Daraus entstanden die Bodenseebrüche und das Bonndorfer Grabensystem, in deren Überschneidungszone der Hegau-Vulkanismus empordrang. In diesem Bruchsystem bilden der Randen und der Schiener Berg die Hochschollen (GEYER & GWINNER 1991). Am Schiener Berg sind heute in Folge der "Schiener Berg-Nordrandverwerfung" mit einer Sprunghöhe von ca. 170 m (SCHREINER 1973) große Teile der Oberen Süßwassermolasse aufgeschlossen.

2. Material und Methoden

Materialaufbereitung

Das Fossilmaterial wurde vom Verfasser im Oktober und November 2003 zusammengetragen. Die makroskopischen Reste wurden direkt im Aufschluss mit Spachtel und Präpariernadel komplett freigelegt und bedurften keiner weiteren Präparation. Zerbrochene Zähne wurden noch im Aufschluss in Fundlage mit Sekundenkleber stabilisiert. Um Mikrofossilien zu gewinnen, wurden aus den Fundschichten ca. 100 kg Gesteinsmaterial entnommen. Dieses wurde, da kaum verfestigt, ohne weitere Aufbereitung geschlämmt. Im Siebturm mit den Maschenweiten 4,0 mm, 2,0 mm, 1,0 mm und 0,5 mm wurde das Material durch Spülen in Fraktionen getrennt und nach sorgfältigem Trocknen am Binokular ausgelesen. Blattfossilien aus den Mergeln wurden langsam getrocknet und, wenn nötig, mit Nitrocellulose-Lack fixiert. Neben zahllosen Knochenbruchstücken, Resten von Pflanzen und Invertebraten liegen insgesamt etwa 100 Kleinsäuger- und 70 Großsäugerreste vor. Von Krokodiliern wurden ca. 40 bestimmbare Stücke geborgen. Das gesamte Material wird im Staatlichen Museum für Naturkunde in Karlsruhe unter den Inventarnummern-Serie SMNK-PAL 3901-3977 aufbewahrt.

Bestimmung der Funde

Um die Fundstellen biostratigraphisch einzuordnen, wurden Klein- und Großsäugerreste untersucht. Die Bestimmung der Fundstücke erfolgte durch eine vergleichend-anatomische und biometrische Analyse. Die Datengrundlage für den morphologischen Vergleich bildet vor allem die gattungs- und artcharakteristische Schmelzmusterung der Zähne. Diese wurde erfasst und mit entsprechenden Gattungs- und Artdiagnosen verglichen. Die Subjektivität des jeweiligen Autors bereitet bei der deskriptiven Merkmalsanalyse Probleme, da sie eine exakte Reproduzierbarkeit der Ergebnisse verhindert. Daher wurde, wenn möglich, der Vergleich am Originalmaterial gegenkontrolliert.

Biometrische Analyse und Statistik

Für die biometrische Analyse wurden die Zähne mit einer Nonius-Schieblehre (EFHA), auf 0,05 mm genau vermessen. Alle Maßangaben erfolgen in Millimetern, Längen- und Breitenma-Be liegen senkrecht zueinander. Die Kleinsäugerzähne wurden unter einem Stereo-Mikroskop (Wild M3) mit eingebautem Messokular bei 16-facher, bzw. 40-facher Vergrößerung vermessen. Jedes Maß wurde zweimal, vor und nach Drehung des Objektes um 180°, abgenommen, um die durch das stereoskopische Sehen bedingten Differenzen auszugleichen.

Nur von wenigen der untersuchten Taxa liegt genügend Zahnmaterial für eine statistische Auswertung der biometrischen Analyse vor. Angegeben werden Stichprobenumfang, kleinster Messwert der Stichprobe, größter Messwert der Stichprobe, sowie der arithmetische Mittelwert.

Um biometrische Vergleiche des Osteodermen-Materials von Krokodiliern durchführen zu können, wurden folgende Maße abgenommen:

An vollständig erhaltenen, gekielten Dorsal-Osteodermen wurde der Flächeninhalt gemessen und durch Quotientbildung mit der Anzahl der Gruben der Fazies externa in Beziehung gesetzt. Zusätzlich wurde der mittlere Grubenabstand erfasst (vergl. Abb. 2). Dafür wurde ein Raster von 12 Messpunkten über jedes Osteoderm gelegt und an jedem Messpunkt die kürzeste Strecke zwischen zwei Gruben von Grubenrand zu Grubenrand gemessen. Von den 12 Messungen wurde der Mittelwert errechnet. Anschließend wurden die Merkmale "Gruben pro Fläche" und "mittlerer Abstand der Gruben" im zweidimensionalen Merkmalsraum (Abb. 9) gegeneinander aufgetragen.



Abbildung 2. Mess-Schema zur Erfassung des mittleren Grubenabstandes von Krokodilier-Osteodermen. In der Abbildung sind die Rasterpunkte 1-6 auf einer Osteodermen-Hälfte gekennzeichnet. Die Messstrecken sind durch Pfeile markiert.

Schreibweise

Die Terminologie der beschriebenen Merkmale folgt, wenn nicht anders angegeben, PEYER (1968), ROMER & PARSONS (1983) und MÜLLER (1989).

Folgende Abkürzungen werden verwendet:

Fundstellen:	BS 1 (-6) R: H:	- Bohlinger Schlucht 1 bis 6 - Rechtswert - Hochwert
Geologie:	OSM	- Obere Süßwassermolasse
Маве:	L B H	- Länge - Breite - Höhe
Material:	inf. sup. dext. sin. I C P M D	 inferior (Zähne des Unterkiefers) superior (Zähne des Oberkiefers) dexter (rechts) sinister (links) Incisivus (Schneidezahn) Caninus (Eckzahn) Prämolar (Vorbackenzahn) Molar (Backenzahn) Deciduus (Milchzahn)
Museen:	BSP NMB SMNK SMNS	 Bayerische Staatssammlung für historische Geologie und Palä- ontologie, München Naturhistorisches Museum zu Basel Staatliches Museum für Natur- kunde Karlsruhe Staatliches Museum für Natur- kunde Stuttgart
Nomenklatur:	aff. cf. gen. indet. non det. sp.	 affinis ("aus der Verwandtschaft von") confer ("vergleiche mit") Genus ("Gattung der bestimmten Familie") indeterminatus ("nicht bestimmbar") non determinatus (" nicht weiter bestimmt") Species ("Art der bestimmten Gattung")
Statistik:	n min max Y	 Stichprobenumfang minimaler Messwert einer Stichprobe maximaler Messwert einer Stichprobe arithmetischer Mittelwort
	^	- anumeuscher willeiwert

Abbildungen

Für die zeichnerische Dokumentation wurde ein Stereomikroskop (Wild M3) mit Zeichenspiegel (Leica 10446193) verwendet. Die Zeichnungen wurden in 16-facher, bzw. 40facher Vergrößerung mit Graphitmine ("Graphite Pure 2900", Faber Castell) und Tuschestift ("Profipen 1800", Edding) auf granuliertem Zeichenkarton und transparenter Zeichenfolie ausgeführt. Auf den Originalzeichnungen wurde neben jedem Objekt ein Maßstabsbalken von 5 mm, bzw. 1 mm Länge aufgetragen. Pfeile auf den Abbildungen der Kleinsäugerzähne weisen nach mesial.

Palökologische Rekonstruktion

Die Rekonstruktion fossiler Organismen und ihres Lebensraumes erfolgte nach dem Aktualismusprinzip (vergl. z.B. ETTER 1994). Um die ehemaligen physiologischen Leistungen und ökologischen Verhältnisse fossil überlieferter Organismen abzuschätzen, werden dabei folgende Verfahren angewendet:

a) Konstruktionsmorphologie:

Die Grundlage für eine Rekonstruktion der Physiologie eines fossilen Organismus bildet dessen anatomische Konstruktion. Diese wird mit konstruktionsmorphologischen Modellen für rezente Organismen verglichen. Im Gegensatz zum taxonomischen Aktualismus (z.B. Etter 1994, HALLER-PROBST 1997) werden dabei keinerlei Aussagen über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen dem fossilen und dem rezenten Organismus getroffen. Besitzt der fossile Organismus eine ähnliche oder gleiche Konstruktion wie der rezente Vergleichsorganismus, so ist das am rezenten Organismus gewonnene Modell mit hoher Wahrscheinlichkeit auch auf den fossilen Organismus anwendbar.

b) Die sedimentologischen Daten der Fundstelle geben Auskunft über die Bildungsbedingungen und lassen daher Rückschlüsse auf die ehemalige Biotopstruktur und das Paläoklima zu.

c) Besteht an verschiedenen Fundstellen eines Taxons bereits eine Vorstellung über die ehemaligen ökologischen Faktoren der einzelnen Fundstellen, z.B. durch Auswertung sedimentologischer, geochemischer oder paläobiologischer Daten, so können die Habitatbedingungen und die Breite der ökologischen Amplitude für dieses Taxon abgeschätzt werden.

Rekonstruktion des Paläoklimas

Neben paläobotanischen Daten liefern vor allem die Reste von Krokodilen wertvolle Hinweise für die Rekonstruktion der Klimaentwicklung. Rezente Krokodile sind als ektotherme Vertebraten an spezielle Klimatie gebunden und können daher Hinweise auf bestimmte klimatische Eckdaten geben (STEEL 1989, HALLER-PROBST 1997). Von besonderem Interesse ist im vorliegenden Falle die Frage, welcher Klimafaktor, oder welche Kombination von Klimafaktoren die nördliche Verbreitungsgrenze dieser Tiergruppe bestimmen. In der rezenten Fauna besitzt die Gattung *Alligator* die nördlichste Verbreitung unter den Crocodylia, und wird daher als Modell für die Verhältnisse der Krokodilier in der Oberen Süßwassermolasse herangezogen.

Beobachtungen an der rezenten Gattung Alligator

Die Verbreitung von Alligator ist disjunkt. In Nordamerika besiedelt Alligator mississipiensis küstennahe Gebiete an der Nordküste des Golf von Mexiko und erreicht in North Carolina / USA auf Höhe des 35. Breitengrades seine nördliche Verbreitungsgrenze. In China lebt Alligator sinensis in einem 25 000 km² großen Areal am Unterlauf des Chang jiang (Yangtze) auf Höhe des 31. Breitengrades (STEEL 1989, HALLER-PROBST 1997). Die Areale liegen nach TROLL & PFAFFEN (1964 in HALLER-PROBST 1997) innerhalb der warmgemäßigten Subtropen in den Subzonen IV,7 und V,2, die durch ein sommerheißes, dauerfeuchtes Klima mit Nieder-

schlags-Maximum im Sommer, bzw. sommerhumides Klima gekennzeichnet sind.

Die nördliche Verbreitungsgrenze für Alligator ist nach STEEL (1989), HALLER-PROBST (1997) und MARWICK (1998a) mit folgenden Klimafaktoren korreliert:

Mittlere Temperatur des kältesten Monats: 5,5 °C Mittleres T.-Minimum im kältesten Monat: -1,7 °C (*A. sinensis*), 1,7 °C (*A. mississipiensis*) Mittlere Jahrestemperatur: 15,7 °C (*A. sinensis*) 16,4 °C (*A. mississipiensis*)

MARWICK (1998a) zeigt, dass die biogeographische Verbreitung von Alligator neben der Temperatur auch von der hydrologischen Situation des potentiellen Areals bestimmt wird: Je näher eine Population an ihrem physiologischen Temperatur-Limit lebt, desto empfindlicher wird sie gegenüber Aridität. In ariden oder semiariden Klimaten sind daher die limitierenden Minimum-Temperaturen auch bei gleicher mittlerer Jahrestemperatur höher als in humiden Gebieten. Die Anwesenheit eines stehenden Gewässers, welches Temperaturspitzen abpuffert, kann dann für die Existenz der Population entscheident sein.

Zusätzlich hängt die Existenz einer Population von der Dauer der jährlichen Kälteperioden ab. In den von Alligator besiedelten Klimazonen kann zwischen November und März das absolute Monatsminimum der Temperatur unter 0 °C liegen, sodass zeitweilig Frostperioden überdauert werden müssen. Beide Alligator-Arten legen daher winterliche Ruhephasen ein (STEEL 1989). Dafür werden selbstgegrabene Höhlen aufgesucht, die aufgrund ihrer unmittelbaren Ufernähe zum Teil mit Wasser gefüllt sind. In der Höhle unter Wasser getaucht, können die Tiere Frostphasen überleben. Die über den Wasserspiegel erhobene Schnauzenspitze ermöglicht dabei die Atmung, sogar bei gefrorener Wasseroberfläche (HALLER-PROBST 1997).

Auch die Reproduktion von *Alligator* wird in hohem Maße durch niedrigere Temperaturen negativ beeinflusst. Durch ein verzögertes Wachstum an der nördlichen Verbreitungsgrenze werden die Tiere erst mit 15 – 18 Jahren geschlechtsreif, im Gegensatz zu Populationen wärmerer Gebiete, in denen die Tiere schon nach 7 – 9 Jahren fortpflanzungsfähig sind. Längere Nesttemperaturen von unter 27°C oder über 34°C führen zum Tod der Embryonen. Neben der Temperatur bestimmen auch Luftfeuchtigkeit und Wasserstand den Bruterfolg. Viele frische Gelege fallen den Frühjahrshochwässern zum Opfer, da die Nester meistens vor dem Höhepunkt der Regenzeit gebaut und belegt werden (HALLER-PROBST 1997). Ausgeprägte Saisonalität der Niederschläge kann dadurch zusätzlich negativ auf die Populationsentwicklung einwirken.

Deutlich ist, dass viele physiologische Parameter von Alligator direkt von der Temperatur abhängen. Die nördliche, potentielle Verbreitungsgrenze ist also in erster Linie eine autökologische Leistungsgrenze, die durch die mittlere Tages-Temperatur des kältesten Monats von minimal 5,5 °C bestimmt wird. Unter Beachtung der oben getroffenen Annahmen können damit durch die Anwesenheit von Krokodilresten im terrestrischen Fossilbeleg Hinweise auf bestimmte Minimum-Temperaturen gewonnen werden, die jedoch nicht unter 5,5 °C liegen dürften.

Die reale Verbreitung der Tiere im Bereich ihrer potentiellen Nordgrenze wird allerdings in erheblichem Maße durch klimatische Extremereignisse bestimmt. So können sporadisch auftretende Extremfröste ganze Teilpopulationen auslöschen (STEEL 1989). Daneben üben z.B. auch einzelne Hochwasserereignisse auf die nahe ihrer potentiellen Verbreitungsgrenze lebenden Populationen eine verstärkte Stress-Wirkung aus, da die Reproduktionsrate der Tiere temperaturabhängig verlangsamt ist. STEEL (1989) berichtet, dass *Alligator sinensis* durch ein extremes Hochwasser des Yangtze im Jahre 1957 so stark dezimiert wurde, dass die Population bis heute (1989) ihre ursprüngliche Größe nicht wiedererlangt hat, und offensichtlich nachhaltig beeinträchtigt wurde.

3. Das Arbeitsgebiet

Schiener Berg

Der westöstlich gestreckte, 10 km lange Schiener Berg begrenzt den Hegau nach Süden. Er erhebt sich dabei bis zu 250 m über die Niederung der Ach, des Rheins und des Bodensees. Die östliche Hälfte des Höhenrückens nimmt weite Teile der Halbinsel Höri ein, die den Bodensee an seinem westlichen Ende in Untersee und Zeller See teilt. Seine größte Höhe erreicht der Berg am Langenmoosen mit 685 m ü.NN.

Die Obere Süßwassermolasse am Schiener Berg gliedert sich vom Liegenden zum Hangenden in: "Haldenhofmergel", "Steinbalmensande", "Öhninger Schichten", "Grobsandstufe" und "Obere Sande" Die Steinbalmensande, die den Sockel des Berges aufbauen, sind Teil der beckenaxialen Glimmersandschüttung der Oberen Süßwassermolasse. Die oberen 100 Meter der Steinbalmensande sind v.a. in der Bohlinger Schlucht großflächig und durchgängig aufgeschossen. Diese Schlucht schneidet sich westlich der Ruine Schrotzburg in den steil abfallenden Nordrand des Berges ein und zieht als selten wasserführender Waldtobel von 670 m ü.NN auf 480 m ü.NN nach Norden herab. Die dem Schiener Berg auflagernden "Älteren und Jüngeren Deckenschotter" des Günz- und Mindelglazials sind als umgelagerter Hangschutt auf den Flanken und am Grunde des Tobels zu finden. Damit ist die nacheiszeitliche Entstehung der Schlucht belegt. Die fluviatil aus der Schlucht ausgeräumten Sand- und Geröllmassen erstrecken sich als Schuttfächer nach N bis zur Ortschaft Bohlingen. In dieser Schlucht liegen die Eundstellen.

3.1. Lithologie des Fundgebietes

Das in der Bohlinger Schlucht aufgeschlossene Profil ist von monotonen Sandsteinen, den Steinbalmensanden, aufgebaut. Diesen Sandsteinen sind Aufarbeitungsgeröll-Linsen, die sog. Krokodilschichten, und nicht aushaltende Mergelbänke eingeschaltet.

Steinbalmensande

Der Name stammt von SCHMIEDLE (1918) und bezieht sich auf die sogenannten "Balmen". Als Balmen werden die durch lokale Anreicherung eines kalkigen Bindemittels zementierten Sandsteinpartien bezeichnet, die im Aufschluss als laib- oder linsenförmige, selten als bankige Simse von mehreren Metern Länge herauswittern (RUTTE 1956). Am Schiener Berg sind die Steinbalmensande 290 m mächtig. Die Grenze zum Liegenden, den "Haldenhofmergeln", ist aus Bohrungen bekannt und liegt bei 310 m. ü.NN etwa 130 m unter dem Fuß des Berges (SCHREINER 1973). Im Hangenden stehen ab etwa 600 m. ü.NN die Mergel, Grobsande und Deckentuffe der "Öhninger Schichten" an.

Die Steinbalmensande bestehen aus sehr gut sortierten Fein- bis Mittelsanden mit einer mittleren Korngröße von 0,2 mm. Den überwiegend kantigen Quarzkörnern sind reichlich Glimmerplättchen, v.a. Muskovit, beigemengt. Feldspat und Schwerminerale, wie z.B. Granat, Epidot und Staurolith sind untergeordnete Bestandteile (FÜCHTBAUER 1954). Frisch aufgeschlossen stehen die Sande als weißlich bis silbrig-hellgraue Sandsteine an, welche sich mit der Hand zerreiben lassen. Die Sande sind kalkig gebunden. Sekundäre Kalkverlagerung kann zur Ausbildung der Balmen führen, oder bizarr geformte Konkretionen formen, die an "Lößkindel" erinnern. Trotz des geringen Bindemittelgehaltes von 10-15 %, erzeugen die Kleinheit des Korns und die hohe Lagerungsdichte ein sehr gutes Stehvermögen des Materials. Fast alle Aufschlusswände in den Steinbalmensanden sind senkrecht. Das Verwitterungsmaterial ist locker und von gelblich-hellbrauner Farbe. Stellenweise sind im Anstehenden synsedimentär gebildete Stauchungen und Schrägschichtungen zu sehen, die auf den fluviatilen Transport des Materials hinweisen.

Krokodilschichten

RUTTE (1956) bezeichnet die den Steinbalmensanden eingeschalteten Aufarbeitungshorizonte "nach dem reichlichen Auftreten von Krokodilresten an einer Lokalität in der Bohlinger Schlucht" als Krokodilschichten (RUTTE 1956, 153). Die Form der Krokodilschichten ist sehr variabel. Im Aufschluss stehen neben cm-dünnen Lagen, die sich horizontal über mehrere Meter verfolgen lassen, auch bis zu 1.8 m mächtige Bänke, selten auch Linsen an. Häufig sind die einzelnen Bänke oder Linsen ganz oder teilweise als Balmen verfestigt und ragen als Simse aus der Aufschlusswand hervor. Vereinzelt lassen sich verhärtete Stellen in Platten aufspalten. Das Material der Krokodilschichten ist stets gleichförmig zusammengesetzt. Den Hauptbestandteil bilden eckige, haselnuss- selten bis brotlaibgroße Mergelbrocken von grün-grauer oder brauner Farbe. Sie entstammen eindeutig den in die Steinbalmensande eingeschalteten Mergelbänken, wie RUTTE (1956) nachweisen konnte. Die eckigen Bruchstücke weisen darauf hin. dass die Mergel schon vor dem fluviatilen Transport verfestigt waren und nur kurze Strecken transportiert wurden. Solche Sedimente stammen z.B. aus verlandeten Stillwasserbereichen oder ausgetrockneten Überflutungszonen.

Nebenbestandteile sind gut gerundete Mergelgerölle von weißlich-grauer Farbe, welche stark auf Salzsäure reagieren. Ihre Größe reicht von Grobsand bis Feinkies. Diese Gerölle sind fluviatile Aufarbeitungsprodukte wenig verfestigter Mergel. Ein weiterer Bestandteil der Krokodilschichten ist Glimmersand, der mit demjenigen der Steinbalmensande identisch ist. Häufig bestehen graduelle Übergänge zwischen den Aufarbeitungslagen und den umgebenden Sanden. Dies ist ein Zeichen dafür, dass das Krokodilschicht-Material in unverfestigte Sande geschüttet wurde. Untergeordneter Bestandteil der Krokodilschichten ist der Fossilinhalt, der vor allem aus Bivalven und Gastropoden besteht. Diese sind stellenweise in Nestern angereichert und zeigen keinerlei Einregelung. Daneben sind Fragmente von Schildkrötenpanzern und Knochenbruchstücke anderer Wirbeltiere häufig. Vereinzelt lassen sich Zähne



Abbildung 3. Vereinfachte Geologische Karte des Schiener Berges nach RIETSCHEL (1985) verändert.

oder komplette Knochen finden. Pflanzenfossilien sind teilweise als vereisente oder verkieselte Reste, teilweise als Kohle in den Schichten enthalten. Selten sind in größeren Mergelbrocken gut erhaltenen Blattfossilien zu finden.

Zur Genese der Fundstellen siehe auch Kapitel 6.1.

Mergel

Die Mergellagen sind grünlichgrau bis braun oder schwarz und 0,1 m bis 4 m mächtig. Meistens keilen sie lateral nach wenigen Metern aus. Die z.T. feinsandreichen Mergel sind i.d.R. fossilfrei. Tonreichere Mergel lassen sich ich 0,4 bis 2,5 cm mächtige Schichten spalten und können Pflanzenhäcksel oder auch gut erhaltene Blattfossilien enthalten. In den Mergeln der Bohlinger Schlucht liegen bedeutende Fundstellen für Pflanzenfossilien. Zur Petrologie der Mergel vergl. HANTKE (1954) und RUTTE (1956).

3.2. Die Fundstellen in der Bohlinger Schlucht

Die Fundstellen sind in der Reihenfolge ihrer Erstbeprobung durchnummeriert. Der Probennahme-Punkt 5 enthielt kein verwertbares Material und wurde nicht weiter bearbeitet.

Bohlinger Schlucht 1 (535 m ü.NN) Koordinaten: R: ³⁴92180; H: ⁵²85250

In der Ostwand der Schlucht ist bei ca. 535 m ü.NN eine 1,5 m breite und maximal 0,5 m mächtige linsenförmige Krokodilschicht direkt über der Talsohle aufgeschlossen. Lateral keilt die Schicht in die Steinbalmensande aus. Gegenüber den anderen Fundpunkten in der Bohlinger Schlucht sind hier faust- bis brotlaibgroße Mergelbrocken besonders häufig. Die einzelnen Mergelstücke besitzen eine 3 - 15 mm mächtige Schichtung und tragen auf den Schichtflächen sehr gut erhaltene Blattfossilien.

Alle identifizierbaren Pflanzen-Taxa werden auch von HANTKE (1954) aus dem sogenannten "Unteren Pflanzenlager" beschrieben, welches als "eine bis 1 m mächtige, zuweilen deutlich geschichtete Mergellinse zutage tritt, deren plankonvexe Gestalt auf eine alte, langsam mit Schlamm ausgefüllte Flussrinne hindeutet" (HANTKE 1954, 37). Zur Lokalisierung dieser Pflanzenfundstelle gibt HANTKE (1954) nur die Höhenlage 535 m ü.NN an. Sowohl in der Form und Höhenlage, als auch in den Taxa und der Qualität der wiedergefundenen Pflanzenfossilien stimmen HANTKES Unteres Pflanzenlager und die Fundstelle BS 1 überein. Ich vermute daher, dass die hier anstehende Krokodilschicht einen aufgearbeiteten Randbereich der von HANKTE beschriebenen Flussrinne darstellt. Die ursprünglich anstehende pflanzenführende Mergellinse ist wohl innerhalb der vergangenen 50 Jahre der Prallhangdynamik in der Bohlinger Schlucht zum Opfer gefallen.



Abbildung 4. Lage der Fundstellen. Kartengrundlage: Deutsche Grundkarte 1:5000 Blatt 8219¹⁷

Fossilliste Bohlinger Schlucht 1 Plantae: *Gleditsia lyelliana Populus mutabilis Salix* sp. *Ulmus longifolia* (Frucht) Reptilia: Chelonii indet.

Bohlinger Schlucht 2 (590 m ü.NN) Koordinaten: R: ³⁴92135; H: ⁵²85070

Diese Fundstelle ist eine 1 m mächtige, balmenartig verhärtete Krokodilschicht auf 590 m ü.NN, die als Sims bis 60 cm aus den Steinbalmensanden hervortritt. Die Schicht lagert horizontal und ist auf beiden Talflanken aufgeschlossen. Das nördliche Ende ist durch Hangrutschungen überdeckt. Im Liegenden stehen 1,5 m blaugraue mergelige Sande an, die von Steinbalmensanden unterlagert werden. Im Hangenden schließen sich ebenfalls Steinbalmensande an. Beim Abbau der durch kalzitisches Bindemittel stark verhärteten Bank werden eingeschlossene Fossilien i.d.R. zerstört.

Fossilliste Bohlinge	er Schlucht 2
Plantae	indet. (Holzreste)
Gastropoda:	Cepaea sp.
Reptilia:	Chelonii indet.
Mammalia:	Rhinocerotidae indet.
	Dicrocerus elegans

Bohlinger Schlucht 3 (517 m ü.NN) Koordinaten: R: ³⁴92184; H: ⁵²85353

Der Aufschluss liegt an der Ostwand der Schlucht auf einer Höhe von 517 m ü.NN. Vor Grabungsbeginn waren hier am Prallhang des selten wasserführenden Canvons 0.5 m² einer Krokodilschicht-Bank direkt an der Talsohle aufgeschlossen. Während der Grabung wurde durch Abtragen des Hangschutts die maximal 1,5 m mächtige, horizontale Schicht auf einer Länge von 6 m freigelegt. Auf Höhe der Talsohle geht die Schicht im Liegenden in die Steinbalmensande über. Aus dem Grenzbereich wurden einige komplette Knochen geborgen. Im Hangenden wird die Schicht von einer 5 m mächtigen Schicht von umgelagerten Quartärschottern überdeckt, die unter einer dünnen Bodenschicht ansteht. Lateral keilt die Krokodilschicht in die Steinbalmensande aus. Die Form der Krokodilschicht lässt eine verfüllte Rinne erkennen, die von der Schluchtwand längs oder diagonal angeschnitten wird. In der gesamten Schicht sind Unio-Schalen häufig. Der weitere Fossilinhalt besteht neben mittel- bis gut gerundeten Knochenfragmenten (v.a. Panzerplatten von Testudinata und Röhrenknochen-Bruchstücken), aus Zähnen von Klein- und Großsäugern, die regellos in der gesamten Schicht verteilt sind. Stellenweise sind Gastropoden in Nestern angereichert. Von diesen Bereichen wurden ca. 50 kg Material für Schlämmproben entnommen. Diese Proben enthielten neben Kleinsäugerzähnen auch Caraceen-Oogonien und Schlundzähnchen von Fischen.

Im Rahmen der Grabung im Herbst 2003 lieferte die Fundstelle Bohlinger Schlucht 3 neben zahlreichen Säugetierarten auch die meisten Nachweise für *Diplocynodon* in Form von Zähnen, Osteodermen und Schädelfragmenten.

Fossilliste Bohlinger Schlucht 3 Plantae: indet. (Holzreste) Cariophytae non det. Gastropoda: Radix socialis dilatata Planorbis cornu

	Campyiaea sp.
	Limax sp.
	<i>Milax</i> sp.
	Cepaea s. silvana
	Cepaea eversa larteti
	Cepaea s. sylvestrina
	Tropidomphalus incrassatus
Bivalvia:	Unio flabellatus
Pisces:	Channa sp.
	indet.
Reptilia:	Serpentes indet.
	Lacertilia indet.
	Trionyx sp.
	Chelonii indet.
	Diplocynodon cf. ratelii
Mammalia:	Galerix exilis
	Palaeosciurus sutteri
	Heteroxerus huerzleri
	Prolagus oeningensis
	Lagopsis versus
	Steneofiber minutus
	Steneofiber cf. depereti
	Paraglirulus werenfelsi
	Cricedodon cf. sansaniensis
	Megacricetodon minor
	Megacricetodon germanicus
	Lartetictis sp.
	Rhinocerotidae indet.
	Dorcatherium crassum
	Dicrocerus elegans
	Heteroprox larteti
	cf. Micromeryx flourensianus
	Gomphotherium sp.

Radix sp.

Bohlinger Schlucht 4 (560 m ü.NN) Koordinaten: R: ³⁴92178: H: ⁵²85119

Auf der Höhe von etwa 560 m ü.NN ist in der Ostwand der Schlucht 5 m über dem Talgrund eine keine balmenartig verhärtete Krokodilschicht auf einer Länge von 2,5 m aufgeschlossen. Die Oberseite der 30 cm starken, horizontal gelagerten Bank ist durch abgerutschte Sande verdeckt. Aus der Unterseite wurden nach längerem Suchen wenige Fossilien herausgebrochen.

Fossilliste Bohlinger Schlucht 4			
Gastropoda	<i>Cepaea</i> sp.		
Bivalvia	Unio flabellatus		
Mammalia	Steneofiber minutus		

Bohlinger Schlucht 6 (535 m ü.NN) Koordinaten: R: ³⁴92182; H: ⁵²85273

Auf der Suche nach der Typlokalität der Krokodilschichten, die It. RUTTE (1956) in der Schlucht auf 530 m ü.NN liegen soll, wurde nach Entfernen des Hangschutts in der Ostwand der Schlucht auf 535 m ü.NN eine Krokodilschicht-Bank freigelegt. Die Schicht hat eine maximale Mächtigkeit von ca. 1,8 m und ist 9 m lang. Sie fällt mit etwa 7° nach S ein. Im Norden keilt die Schicht 5 m über dem Talgrund aus. Am Südende teilt sich die

Schicht in zwei Horizonte auf, die 0,5 m, bzw. 1 m über der Talsohle in die Steinbalmensande übergehen. Im Liegenden sind die Steinbalmensande aufgeschlossen. Das Top der Schicht ist postglazial während der Eintiefung der Bohlinger Schlucht erodiert und von schlecht sortierten Kiesen, umgelagertem Moränenmaterial, überlagert worden. Davon zeugt eine kiesgefüllte Rinne, die im nördlichen Drittel des Aufschlusses 80 cm breit und 1 m tief eingeschnitten ist. Zum Hangenden hin wird die Krokodilschicht zunehmend sandiger und ist plattig verhärtet. Auf der Oberfläche der Platten sind vereisente Blattreste häufig.

Der Fossilinhalt ist etwas geringer als in der Fundstelle Bohlinger Schlucht 3. Unio-Schalen und Gastropoden sind selten. Innerhalb der Schicht gibt es einen Fossilanreicherungs-Horizont 0,9 m unterhalb des Tops. Dieser Horizont enthält mehr Sand als die übrige Krokodilschicht und birgt Reste von Großsäugern, wie Kieferfragmente, Geweihstangen und komplette Extremitätenknochen. Krokodilier sind von dieser Fundstelle nur durch ein Osteodermenfragment belegt. Schlämmproben aus dieser Schicht lieferten Caraceen-Oogonien und Schlundzähnchen von Fischen, aber nur wenig Kleinsäugerzähne.

Fossilliste Bohlinger Schlucht 6			
Plantae:	indet. (Holzreste)		
	Cariophytae non det.		
	Cinnamomum polymorphum		
	<i>Salix</i> sp.		
Gastropoda:	Radix socialis dilatata		
	Planorbis cornu		
	Radix sp.		
	Limax sp.		
	Milax sp.		
	Cepaea silvana silvana		
	Cepaea eversa larteti		
	?Abida sp.		
Bivalvia:	Unio flabellatus		
Pisces:	indet.		
Reptilia:	Trionyx sp.		
	Chelonii indet.		
	Diplocynodon sp.		
Mammalia	Plesiosorex aff. germanicus		
	Prolagus oeningensis		
	Lagopsis versus		
	cf. Eurolagus fontannesi		
	Steneofiber minutus		
	Steneofiber cf. depereti		
	Paraglirulus werenfelsi		
	Cricedodon cf. sansaniensis		
	Semigenetta sansaniensis		
	Rhinocerotidae indet.		
	Dorcatherium crassum		
	Dicrocerus elegans		
	Heteroprox larteti		
	cf. Micromeryx flourensianus		
	Eotragus clavatus		

4. Systematische Paläontologie

FLORA

4.1. Plantae

Vorbemerkung:

Die Pflanzenfunde der Bohlinger Schlucht sind durch HANKTE (1954) monographisch bearbeitet worden. HANTKE beschreibt 45 Arten aus zwei Fundstellen. 14454 Blattfossilien stammen aus dem sog. Obere Pflanzenlager (600 m ü. NN), eine 4 m mächtigen Mergellage, die im Hangenden der Steinbalmensande ansteht und stratigraphisch den Oberen Öhniger Schichten zugeordnet werden kann (RUTTE 1956). Für die vorliegende Arbeit ist besonders das von HANTKE beschriebene, 65 m tiefer liegende Untere Pflanzenlager von Bedeutung, welches sich innerhalb der Steinbalmensande auf der gleichen Höhe der Wirbeltierfundstelle BS 6 befindet. Aus dieser Fundstelle bearbeitete Hantke 602 fossile Pflanzenreste, Innerhalb der Steinbalmensande kann damit einer diversen Flora eine reichhaltige Fauna zu Seite gestellt werden.

Folgende 19 Arten werden von HANKTE (1954) aus dem Unteren Pflanzenlager beschrieben:

Myrica serotina Juglans acuminata Populus mutabilis* Populus latior Populus balsamoides Salix lavateri* Salix angusta Ulmus longifolia* Zelkova ungeri Liquidambar europaea Platanus aceroides Cinnamomum polymorphum* Persea princeps Ceratophyllum schrotzburgense Rosa sp. Gleditsia lyelliana Leauminose Sapindus falcifolius Fraxinus stenoptera Gramineen- und Cyperaceen-Reste

Für die systematische Beschreibung siehe HANTKE (1954). Die mit * gekennzeichneten Arten wurden bei der Grabung 2003 erneut nachgewiesen. In den Schlämmproben aus den Krokodilschichten fanden sich immer wieder Caraceen-Oogonien, die aber nicht weiter bestimmt wurden.

14

carolinea, 62 (2004)

MOLLUSCA

4.2.Klasse Gastropoda

Limnische und terrestrische Gastropoden sind am Schiener Berg durch verschiedene Autoren beschrieben und taxonomisch eingeordnet worden (z.B. HANTKE 1954 mit Angaben von WENZ 1936, RUTTE 1956). Hier wird eine Übersicht über die in den Fundstellen der Bohlinger Schlucht erneut nachgewiesene Arten gegeben.

Limnische Gastropoden Radix socialis dilatata NOULET Planorbarius cornu ssp.

Terrestrische Gastropden Limax sp. LINNE Milax sp. GRAY Tropidomphalus incrassatus incrassatus KLEIN Cepaea silvana silvana KLEIN Cepaea sylvestrina sylvestrina SCHLOTHEIM Cepaea eversa larteti BOISSY Campylaea insignis ZIETEN ?Abida sp.

4.3. Klasse Bivalvia

Unio lavateri MÜNSTER

Die spitz-eiförmige Schale ist bis zu 90 mm lang und flach gewölbt. Anwachsstreifen skulpturieren die Oberfläche. Teilweise hängen beide Klappen noch zusammen.

Die dickschalige Muschel ist besonders in der Fundstelle BS 3 reichlich vertreten.

4.4. Überordnung Teleostei

Channidae gen. et sp. indet.

Material:

SMNK-PAL 3952 10 Wirbel aus BS 3 und BS 6 2 Mandibelfragmente von Channidae

Fische sind in der Bohlinger Schlucht v.a. durch nicht näher bestimmbare Centra amphicoeler Wirbel belegt. Nur zwei etwa 7 mm × 10 mm große Knochenbruchstücke sind durch die ihnen aufsitzenden röhrenförmigen Zahnalveolen als Mandibelreste der Schlangenkopf-Fische (Channidae) näher zu bestimmen (Вöнме, mündliche Mitteilung).

REPTILIA

4.5. Ordnung Chelonia BRONGNIART, 1800

Chelonia non det.

Zu den häufigsten Wirbeltier-Resten in den Fundstellen der Bohlinger Schlucht gehören Bruchstücke von Schildkröten-Panzern. Die meisten lassen sich den Testudinidae zuordnen, werden im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht weiter bestimmt. Familie Trionychidae Gattung *Trionyx Trionyx* sp.

Panzerbruchstücke der Weichschildkröte sind in den Fundstellen selten zu finden. Die 4 vorliegenden Fragmente sind durch ihre mit flach eingesenkten Grübchen skulpturierte Oberfläche sicher dieser Gattung zuzuordnen (MUNK, mündl. Mitteilung).

4.6. Ordnung Crocodylia GMELIN, 1788

Unterordnung Eusuchia Huxley, 1875 Familie Leidyosuchidae RAUHE & ROSSMAN, 1995 Gattung *Diplocynodon* POMEL, 1847 *Diplocynodon* cf. *ratelii* POMEL, 1847

Material:

SMNK-PAL 3904	rechtes Jugale (Fragment)	
	rechtes Squamosum (Fragment)	
SMNK-PAL 3901	16 Einzelzähne	
SMNK-PAL 3905	15 Osteodermen (z. T. fragmentiert)	

Beschreibung:

Für die Beschreibung finden die von RAUHE (1993) und ROSSMAN (2000) angegebenen Termini Verwendung.

Jugale

Das vorliegendes Stück ist ein rechtes Jugale, dessen mittleres Drittel auf einer Länge von 38 mm erhalten ist. Der rostrale Teil mit dem Anschluss an Maxillare und Lacrimale fehlt. Genauso ist der caudale Fortsatz zum Temporale abgebrochen. Die dorsale und ventrale Kante konvergieren nach caudal. Der Übergang der Facies externa von lateral nach ventral ist gleichmäßig aerundet. Auf der Internseite entspringt der Processus frontalis, der das untere Drittel der nach intern geneigten, caudodorsal verlaufenden Columna postorbitalis bildet. In seiner ventralen Hälfte ist die Ansatzstelle für das Ectopterygoid erhalten. Der dorsale Rand, der im rostralen Bereich die caudolaterale Begrenzung der Orbita darstellt, ist nach extern wulstartig verstärkt und im Bereich der Orbita nach dorsal gewölbt. Dieser Rand zieht nach caudal extern der Columna postorbitalis zum Infratemporalfenster durch. Der Querschnitt des caudalen, schmaleren Teils des Jugale ist an der caudalen Bruchfläche des Stücks zu erkennen und zeigt einen lateral abgeflachten, schmalen, leistenförmigen Umriss. Die Columna postorbitalis setzt intern des Dorsalrandes an. Im caudalen Bereich des Sattels zwischen Columna postorbitalis und Dorsalrand befindet sich eine kleine Gefäßöffnung. Ein größeres Gefäßloch von 3 mm Durchmesser liegt auf der Internseite rostral des Sockels der Columna postorbitalis, und mündet in einen caudorostral verlaufenden Gefäßkanal. Rostral dieser Öffnung liegt auf der Internseite ein weiteres Gefäßloch. Der Bereich zwischen diesen beiden Öffnungen und der Ectopterygoid-Ansatzstelle ist heraus-gebrochen und gibt den Blick auf den Gefäßkanal frei.



Abbildung 5. *Diplocynodon* cf. *ratelii* – rechtes Jugale, Fragment. a) Ansicht von extern; b) Ansicht von dorsal; c) Ansicht von intern. Maßbalken: 10 mm.

Die Facies externa ist stark skulpturiert. Direkt ventral des dorsalen Wulstrandes, sind tiefe, polygonal umgrenzte Gruben vorhanden. Diese werden nach ventral im Bereich der abgerundeten Ventralrandes zunehmend von seichteren, kreisförmigen Gruben abgelöst. Vom Grunde der meisten Gruben führen kleine Gefäßöffnungen in den großen Gefäßkanal des Jugale. Squamosum

Vom rechten Squamosum liegt ein schlecht erhaltenes Bruchstück vor. Das 25 mm lange, 10 mm breite Stück stammt aus dem rostralen, zwischen Supratemporalfensters und lateralem Cranialrand gelegenen Bereich des Schädeldaches. Die Internseite bildet die caudolaterale Begrenzung des ovalen Supratemporalfensters. Das rostrale Ende des Stücks zeigt ventral-intern die Ansatzstelle des Quadratums und dorsal eine Bruchfläche im Übergangsbereich zum Postfrontale. Die Dorsalseite ist eben und mit tiefen Gruben skulpturiert. Die Externseite ist ein Stück des lateralen Cranialrandes. Ventral ist eine 6,5 mm breite Rinne sichtbar, die von rostral-extern



Abbildung 6. *Diplocynodon* cf. *ratelii* – rechtes Squamosum, Fragment. a) Ansicht von ventral; b) Ansicht von dorsal. Maßbalken: 10 mm.

nach caudal-intern parallel zur Ansatzstelle des Quadratum verläuft. Ihre externe Begrenzung ist gleichzeitig der Dorsalrand des Infratemporalfensters. Der sich caudal anschließende Bereich mit Übergang zum Parietale fehlen. Im caudalen Bereich der Rinne, wie auch im caudolateralen Bereich des Supratemporal-Fensterrandes sind Gefäßöffnungen sichtbar.

Zähne

Von der Fundstelle liegen 16 isolierte Zähne vor. Das meiste sind Kronen, nur an einem Zahn SMNK-PAL 3901 (14) ist die Wurzel erhalten. 11 Zahnkronen sind im Laufe des Zahnwechsels ausgestoßen worden. 5 Kronen sind ausgebrochen, oder nach dem Tode der Tiere samt Wurzel aus der Alveole gefallen. Die Höhe der Kronen varijert stark und reicht von 5 mm bis 22 mm. Der Umriss der Kronenbasis ist in einem Fall kreisrund, in allen anderen oval. Alle Kronen sind kegelförmig und leicht gebogen. Dabei variiert die Form von spitzkonisch bis gerundet-stumpfkonisch. Zwei Zahnkronen, SMNK-PAL 3901 (13) und (14), sind an ihrer Basis eingeschnürt, und dadurch "herzförmig" (sensu SCHERER 1981). Diese Kronenform ist typisch für Zähne aus dem distalen Maxillar- oder Mandibularbereich (BERG 1966). Die an SMNK-PAL 3901 (14) erhaltene röhrenförmige Wurzel ist 15 mm hoch und labiolingual abgeplattet. Die Lingualseite ist schwach



Abbildung 6. *Diplocynodon* cf. *ratelii* – verschiedenen Zahnformen. a) spitzkonisch; b) stumpfkonisch; c) "herzförmig" mit Wurzel. Maßbalken: 10 mm.

konkav. Die Seiten der ausgeworfenen Kronen laufen basal in eine scharfe Kante aus. Die Basis wird durch die trichterförmige Vertiefung gebildet. Unter dem Binokular zeigt die Oberfläche dieses Trichters eine feine Granulierung. Alle Kronen tragen zwei glatte, scharfe Kanten, die auf der mesialen und distalen Seite des Apex bis zur Kronenbasis durchlaufen. Der Schmelz zeigt an allen Kronen feine Längsrisse, die sicher erst postmortal entstanden sind, 11 Kronen zeigen eine glatte Oberfläche. An drei Kronen, SMNK-PAL 3901 (4), (7) und (8), ist unter dem Binokular eine leichte Kannellierung des Schmelzes festzustellen. Die Kannellierung ist lingual etwas stärker ausgebildet als labial. Zwei Kronen, SMNK-PAL 3901 (13) und (14), besitzen einen fein gerunzelten Schmelz. Es liegen also drei verschiedene Schmelzskulpturierungen vor.

Osteoderme

Es liegen 15 isolierte, zum großen Teil unvollständige Osteoderme vor. Diese stammen von verschiedenen Körperregionen. Für die Beschreibung werden sie in drei Morphotypen eingeteilt.

Morphotyp I

Von dorsal gesehen ist der Umriss des Osteoderm guadratisch bis rechteckig und maximal 1,2 fach breiter als lang. Die Facies externa besitzt median einen caudocranial verlaufenden Kiel, an den sich lateral die Alae osteodermicae anschließen. Der craniale Rand des Osteoderms wird von der Facies articularis anterior gebildet Diese Gelenkfläche nimmt etwa ein Achtel der Gesamtlänge des Osteoderms ein. Die Facies articularis anterior ist gegen den kieltragenden Osteodermenteil abgegrenzt und erhebt sich nach dorsal über die Alae osteodermicae. Die Oberfläche der Facies articularis anterior ist glatt. Die lateralen und medialen Kanten des Osteoderms sind gesägt (Suturae serratae). Caudal laufen die Alae osteodermicae in eine scharfe, im Bereich des Kiels nach dorsal geschwungene Kante aus. Der länglich-ovale Kiel ist doppelt so hoch wie die Alae osteodermicae stark sind und läuft nach allen Seiten gleichmäßig in

die Alae osteodermicae aus. Der Kiel ist gleichmäßig konvex. Sein höchster Punkt liegt etwa in der Mitte der Facies externa. Die Facies externa besitzt runde Gruben, die Fossae osteodermicae, mit einem Durchmesser von 1.2 bis 1.9 mm. Die Fossae sind gleichmäßig über die Alae osteodermicae verteilt. In den Randbereichen der Facies externa sind die Fossae durch Rinnen miteinander verbunden und werden so zu den Sulci osteodermici. Die Sulci laufen radial auf die Mitte des Osteoderms zu. Die Fossae finden sich auch auf den Flanken des Kiels. Die Dorsalseite des Kiels ist mit nadelstich-artigen Grübchen und feinen Rillen von einigen zehntel Millimetern Größe skulpturiert. Der Querbruch durch das Osteoderm zeigt, dass die Bereiche der Facies externa zwischen den Fossae, sowie die Grate zwischen den Sulci schwach nach dorsal konvex sind. Vom Grunde einiger Fossae führen Kanäle ins Innere des Osteoderms. Die Facies interna des Osteoderms ist schwach konkav und glatt. Etwa in der Mitte sind zwei Foramina nutricia aeöffnet.

Diesem Morphotyp lassen sich 12 Stücke zuordnen. Rechteckige, gekielte Osteodermen stammen aus dem Dorsalpanzer der Tiere.

Morphotyp II

Von diesem Morphotyp liegt kein vollständiges Osteoderm vor. Die erhaltenen Außenkanten der vorliegenden zwei Stücke werden von einer halbkreisförmig durchlaufenden Sutura serrata gebildet. Damit ist ein ovaler oder D-förmiger Umriss der Stücke wahrscheinlich. Die Facies externa besitzt nur Fossae osteodermicae und keine Sulci. Die Alae osteodermicae steigen gleichmäßig zu einem kräftig nach dorsal gewölbten Mediankiel an. Die dorsale Oberfläche des Kiels ist. wie bei Morphotyp I perforiert. Im Querbruch ist der von Hohlräumen durchzogene Innenbereich des Kiels zu sehen. Die Facies interna ist glatt und leicht konkav gewölbt. Mindestens vier Foramina nutricia sind vorhanden. Osteodermen mit halbkreisförmigen Suturae serratae sind für die Nuchal-Region typisch, können aber auch die lateralen Endplatten der einzelnen Oste-





odermen-Reihen des Dorsalpanzers darstellen (RAUHE 1993). Eine genauere Zuordnung des fragmentierten Materials ist nicht möglich.

Morphotyp III

Ein Fragment stammt von einem gerundet-rechteckig umrissenen Osteoderm ohne Mediankiel. Seine Facies externa besitzt kreisrunde, tiefe Fossae von 1,2 bis 2,2 mm Durchmesser, wie sie für Osteodermen aus dem Gastralpanzer kennzeichnend sind (SCHERER 1979, RAUHE 1993). Die Fossae sind durch schmale Grate gegeneinander abgegrenzt. Facies externa und interna sind eben.

Taxonomie:

Anders als z.B. aus den eozänen Fundstellen Messel oder Geiseltal (vergl. RAUHE 1990), ist ein sympatrisches Auftreten zweier oder mehrerer Crocodylier-Taxa in Wirbeltier-Fundstellen mit miozänem Alter bis heute nicht bekannt. Daher wird davon ausgegangen, dass das vorliegende Material einer Art zuzuordnen ist.

Die am Jugale auf der Facies interna ansetzende Columna postorbitalis zeigt, dass dieser Knochen mit Sicherheit von einem eusuchiden Krokodilier stammt (KUHN 1968). Aus dem europäischen Miozän sind nur zwei Gattungen von Crocodylia bekannt (BÖHME 2003): *Gavialosuchus* TOULKA & KEIL, 1885, ein tomistomider Krokodilier, und die Gattung *Diplocynodon* POMEL, 1847, die zu den Leidyosuchidae gestellt wird (RAUHE & ROSSMANN 1995). Die Krokodile aus der Bohlinger Schlucht gehören mit Sicherheit nicht zu *Gavialosuchus*, da diese Gattung eine völlig andere Zahn- und Osteodermen-Morphologie besitzt. Reste von *Gavialosuchus* wurden bis heute ausschließlich in marinen oder brackischen Sedimenten gefunden. Es wurde durch die Regression am Ende der Oberen Meeresmolasse (MN3 – MN4b) aus Mitteleuropa verdrängt (Rossmann et al. 1999, BÖHME 2003).

Die wenigen Merkmale, die am vorliegenden Material beobachtet werden können, stimmen mit Diplocynodon überein. Dazu gehören die Form des Jugale, die Skulpturierung der Östeodermen und die Beschaffenheit der Zähne. Nach RAUHE & ROSSMANN (1995) sind vier Arten von Diplocynodon valid: Diplocynodon ratelii POMEL, 1847, Diplocynodon tormis BUSCALIONI et al., 1992, Diplocynodon hantoniensis WOOD, 1844 und Diplocynodon darwini LUDWIG, 1877. Die taxonomische Trennung der Arten erfolgt i.d.R. anhand von Schädelmerkmalen (z.B. BERG 1966, KUHN 1968, RAUHE & ROSSMANN 1995). Da aus der Bohlinger Schlucht bis heute nur sehr wenig Schädelmaterial vorliegt, ist eine Zuordnung mit großen Unsicherheiten behaftet. Für die taxonomische Zuordnung werden daher alle verfügbaren Einzelmerkmale des Materials ausgewertet, also auch Finzelzähne und Osteoderme.

Vergleiche

Zähne

Anhand der Zahnskulptur kann *D. hantoniensis* ausgeschlossen werden: Diese Art besitzt in der apikalen Kronenhälfte fein gesägte Zahnkanten (RAUHE & ROSSMANN 1995). An den Zähnen der Krokodile aus der Bohlinger Schlucht findet sich dieses Merkmal nicht. Die verbleibenden Arten sind anhand von Einzelzähnen nicht zu trennen. In Fundstellen von *Diplocynodon ratelii* wurde mehrfach beobachtet, dass glatte, gerunzelte und kannelierte Zähne gemeinsam vorkommen. BERG (1967) stellt diese Besonderheit



Abbildung 9. Größenklassen der Osreodermenmerkmale von Diplocynodon darwini und Diplocynodon ratelii. bei Diplocynodon aus dem Mainzer Becken fest, und interpretiert sie als intraspezifische Variation. SCHERER (1973, 1978, 1979) beobachtet das gleiche Merkmal an D. ratelii aus der Oberen Süßwassermolasse von Bayern aus den Funstellen Appertshofen, Viehausen und Sandelzhausen und vermutet, dass die Variabilität der Schmelzskulptur ein spezifisches Merkmal darstellt. Eine Durchsicht des D. ratelii-Materials in der Bayerischen Staatssammlung für Geologie und Paläontologie zu München ergab, dass neben 28 Einzelzähnen aus Montaigu-le-Blin (Untermiozän) auch die 8 Einzelzähne (1993 IX 323) von der Typlokalität für D. ratelii, St. Gérand-le-Puy (Untermiozän), diese Variabilität besitzen. An einem linken Maxillare-Fragment (1953 II 13) aus Appertshofen (MN5a) befinden sich glatte und kannelierte Zähne nebeneinander, was die an den Einzelzähnen getroffene Beobachtung belegt. Die Krokodilzähne aus der Bohlinger Schlucht stimmen neben Zahnform und Zahngrößenspektrum auch in diesem Merkmal mit dem D. ratelii-Material aus der bayerischen OSM überein. Es ist wahrscheinlich, dass beide Populationen der gleichen Art angehören. Die Variabilität der Schmelzskulptur tritt so häufig auf, dass die Diagnose von BRINKMANN & RAUHE (1998) für D. ratelii wie folgt ergänzt wird:

Die Skulpturierung des Zahnschmelzes ist variabel. Innerhalb der Bezahnung treten glatte, kannelierte und fein gerunzelte Zähne nebeneinander auf.

Osteoderme

Die vorliegenden dorsalen Osteoderme besitzen einen Mittelkiel und längliche Gruben im Randbereich der Fazies externa. Damit stimmen sie nach der neuen Diagnose von BRINKMANN & RAUHE (1998) mit *D. ratelii* überein. Um die morphologische Übereinstimmung genau zu überprüfen, wurden die Details biometrisch erfasst und statistisch ausgewertet. Das Ergebnis zeigt, dass die Morphologie der gekielten Dorsal-Osteoderme von *D. ratelii* mit den Osteodermen aus der Bohlinger Schlucht übereinstimmen und sich eindeutig von *D. darwini unterscheiden.* Dem Ergebnisse liegen die Maße von 13 Osteodermen der Art *D. darwini* und 21 Osteodermen der Art *D. ratelii* verschiedener Fundstellen zugrunde. Damit kann die Diagnose von *D. ratelii* (BRINKMANN & RAUHE 1998) im Punkt "Osteoderme" ergänzt werden:

Diplocynodon ratelii besitzt im Vergleich zu *D. darwini* weniger Gruben in der Facies externa der Dorsal-Osteodermen. Der Abstand der Gruben ist bei *D. ratelii* im Vergleich zu *D. darwini* größer.

Jugale und Squamosum

Das Jugale wurde mit einzelnen Jugale von *D. ratelii* aus der bayerischen OSM verglichen. Sowohl das Stück (1953 II 28) aus Appertshofen (MN5a), wie auch das Stück (1959 II 436) aus Sandelzhausen (MN5) stimmen in allen Details mit dem Stück aus der Bohlinger Schlucht überein. Das vorliegende SquamosumFragment ist zu klein, für einen Merkmalsvergleich auf der diagnostischen Ebene.

Da sich die Differentialdiagnose für *Diplocynodon tormis* nur auf Schädelmerkmale bezieht, die am vorliegenden Material nicht beobachtet werden können, ist eine Differenzierung von *D. tormis* nicht möglich. Diese Art ist bis heute nur aus dem Eozän Spaniens nachgewiesen (BUSCALIONI et al. 1992). Eine Zugehörigkeit des Materials aus der Bohlinger Schlucht zu dieser Art ist daher unwahrscheinlich. Obwohl die meisten diagnostischen Merkmale für *D. ratelii* am vorliegenden Material nicht zu beobachten sind, ist es aufgrund der Übereinstimmung des Materials in allen beobachtbaren Merkmalen sehr wahrscheinlich, dass die Krokodilier aus der Bohlinger Schlucht zu *D. ratelii* gehören. Ich bezeichne die Art daher als *Diplocynodon* cf. *ratelii*.

MAMMALIA

4.7. Ordnung Insectivora BOWDICH, 1821

Familie Metacodontidae BUTLER, 1948 Gattung *Plesiosorex* POMEL, 1854 *Plesiosorex* aff. *germanicus* SEEMAN, 1938

Material:	
SMNK-PAL 3966	
Maße von M1:	

Mandibelfragment dext. mit M1 $4,5 \times 2,51$



Abbildung 10. *Plesiosorex* aff. *germanicus* – Mandibelfragment mit M1. a) Ansicht von labial; b) Ansicht von occlusal.

Beschreibung:

Die Zahnkrone ist in Trigonid und Talonid geteilt. Das Trigonid ist höher als das Talonid und läuft nach mesiolingual in eine langgezogene Spitze aus. Der Trigonidwinkel beträgt etwa 45°. Distal schließt sich das kurze rechteckige Talonid an. Die occlusale Ansicht der Kaufläche gleicht dadurch einem Keil. Die Höcker des wenig abgekauten Zahnes besitzen steile Flanken und scharfkantige Grate. Der höchste Höcker ist das Protoconid. Das Ento- und Paraconid sind etwas niedriger als das Metaconid und höher als das Hypoconid. Die labiale Paraconid-Flanke trägt am unteren Kronenrand ein schwaches Präcingulid.

Das Mandibularfragment stammt aus dem mittleren Kieferbereich und zeigt rostral die distale Alveole des P4. Die caudale Bruchfläche halbiert die distale Alveole des M2. Das Foramen mentale öffnet sich labial auf der Höhe der mesialen Wurzel von M1.

Taxonomie:

Metacodontidae sind im Miozän in Europa nur durch die Gattung Plesiosorex vertreten (ZIEGLER 1999). Die sehr seltenen Plesiosorex-Funde beschränken sich bis heute auf Zähne und Kieferfragmente. Es werden die vier Arten P. soricionides, P. styriacus, P. germanicus und P. schaffneri unterschieden. Der im Ober-Oligozän und Unter-Miozän (bis MN2a) verbreitete P. soricionides kann aufgrund seines deutlich kleineren M1 inf, ausgeschlossen werden. Außerdem liegt bei P. soricionides das Foramen mentale unter dem P4 inf. (ZIEGLER 1990). Im Mittel-Miozän (MN4-MN6) treten P. styriacus und P. germanicus auf. P. germanicus ist nur geringfügig größer als P. styriacus, lässt sich aber durch kräftige Präcingulide am M2 inf. und M3 inf. eindeutig von diesem unterscheiden (ENGESSER 1972. SCHÖTZ 1989). Der Zahn aus der Bohlinger Schlucht passt sehr gut in die Größenklasse von P. germanicus aus Viehhausen. Das schwache Präcingulid am vorliegenden Zahn verhindert aber eine Identifikation als P. germanicus oder P. styriacus, da beide Arten cingulidfreie untere M1 besitzen (SCHÖTZ 1989). ENGESSER (1972) beschreibt schwache Präcingulide an allen unteren Molaren von P. schaffneri. Der M1 inf. dieser in MN8 und MN9 verbreitetet Art ist allerdings größer als der vorliegende Zahn.

Von MN2 bis MN9 nimmt *Plesiosorex* an Größe zu. Nach ZIEGLER (1999) ändert sich dabei das Längenverhältnis von Talonid und Trigonid am M1 inf. zugunsten eines deutlich verlängerten Trigonids. Dieses Verhältnis beträgt bei *P. styriacus* und *P. germanicus* 1,4, beim zeitlich jüngeren *P. schaffneri* dagegen 1,7. Am Zahn aus der Bohlinger Schlucht besitzen Trigonid und Talonid ein Längenverhältnis von 1,6. Er wird aufgrund der übereinstimmenden Größe und der Lage des Foramen mentale als *Plesiosorex* aff. *germanicus* bezeichnet. Eine neuen Art lässt sich mit dem spärlichen Material nicht definieren. Familie Erinaceidae BONAPARTE, 1838 Gattung *Galerix* POMEL, 1848 *Galerix exilis* BLAINVILLE, 1840

Material: SMNK-PAL 3967

Beschreibung:

Die Krone besteht aus einem kräftigen, distomesial gestreckten Haupthügel, an den mesiolingual ein breites, halbkreisförmiges Talon anschließt. Das distale Ende der Kaufläche weist nach labiodistal. Vom Haupthöcker zieht ein scharfer Grat über distolingual bis in die distale Ecke der Krone. Die mesiolinguale Ecke der Zahnkrone trägt den Innenhöcker. Von ihm zieht ein niedriger Grat zur distalen Kante des Talons. An der mesialen Flanke der Krone ist ein schwaches Cingulum entwickelt. Der Zahn besitzt eine zapfenförmige Wurzel.

P3 sup. sin.1.97 × 1.66

Taxonomie:

Der Zahn stammt ohne Zweifel von einem Erinaceiden der Gattung *Galerix*. Die im Miozän in Süddeutschland vorkommenden Arten *Galerix aurelianus*, *G. stehlini*, *G. sozialis*, *G. symeonidis* und *G. exilis* werden anhand ihrer Größe und einzelner Zahnmerkmale unterschieden. Die P3 sup. von *G. aurelianus* und *G. stehlini* sind etwas größer als der vorliegende Zahn. Der P3 sup. von *Galerix exilis* besitzt einen Innenhöcker. Am P3 sup. von *G. symeonidis* und *G. sozialis* sind dagegen zwei Innenhöcker ausgebildet. (ENGESSER 1972, ZIEGLER & FAHLBUSCH 1986). Der Igelzahn aus der Bohlinger Schlucht ist aufgrund seines einzelnen Innenhöckers eindeutig *Galerix exilis* zuzuordnen.

4.8. Ordnung Rodentia Bowdich, 1821

Familie Sciuridae GRAY, 1821

Gattung *Heteroxerus* STEHLIN & SCHAUB, 1951 *Heteroxerus huerzleri* STEHLIN & SCHAUB, 1951 vel *rubricati* CRUSAFONT et al., 1955

Material.		
SMNK-PAL 3969	M1/M2 sup. dext.	1,52 × 1,88



Abbildung 11. Galerix exilis - P3 sup. sin

carolinea, 62 (2004)



Abbildung 12. Heteroxerus huerzleri - M1/M2 sup. dext.

Beschreibung:

Die distale und mesiale Flanke der trapezförmig umrissenen Krone konvergieren nach lingual. Die Kaufläche ist schwach konkav. Im lingualen Kronenbereich sind Protoconus und Hypoconus durch einen mesiodistal ziehenden Protoconus-Hinterarm verbunden. Er mündet mesial in ein Cingulum, welches am mesialen Kronenrand transversal bis zum labialen Zahnrand verläuft. Am distalen Ende geht der Hypoconus in den nach labial ziehenden Posteroloph über. Der Hypoconus liegt, deutlich vom Protoconus abgesetzt, im distolingualen Bereich der Kaufläche. Vom Protoconus zieht der Protoloph nach labial zum Paraconus. In der distolabialen Ecke der Zahnkrone erhebt sich der Metaconus, dessen Metaloph nach lingual über den Metaconulus zieht und lingual davon nach distolingual zum Posteroloph umbiegt. Metaconus und Metaconulus sind etwa gleichgroß. Zwischen Metaconus und Paraconus zieht eine flache Synklinale kommaförmig vom labialen Zahnrand nach distolingual bis zum Hypoconus. Die flache Synklinale zwischen Paraconus und Mesialcingulum ist am labialen Zahnrand durch ein kleines Cingulum verschlossen.

Taxonomie:

Aufgrund seiner Morphologie gehört der Zahn eindeutig zu Heteroxerus. Der markante Hypoconus ist ein Gattungsmerkmal (ZIEGLER & FAHLBUSCH 1986). Eine eindeutige Artdiagnose ist nicht durchführbar, da die Arten unzureichend definiert sind und eine große Variabilität der Merkmale innerhalb einzelner Populationen beobachtet wird (ZIEGLER & FAHLBUSCH 1986, BOLLIGER 1992). So sind die beiden gleichgroßen, in der Literatur nebeneinander existierenden Arten H. huerzleri und H. rubricati anhand ihrer Merkmale nicht zu trennen. Eine eventuelle Synonymisierung sollte aber erst nach einer gründlichen Revision der Gattung erfolgen. Die oberen Molaren von H. grivensis sind größer als der vorliegende Zahn. Diese Art wird daher ausgeschlossen. Der Zahn des Erdhörnchens aus der Bohlinger Schlucht liegt im Größenspektrum der von ZIEGLER & FAHLBUSCH (1986)



Abbildung 13. Palaeosciurus sutteri – M1/M2 sup. sin.

veröffentlichen Maße für *Heteroxerus huerzleri* und *H. rubricati* und ist daher dieser Artengruppe zuzuordnen.

Genus *Palaeosciurus* POMEL, 1853 *Palaeosciurus sutteri* ZIEGLER & FAHLBUSCH, 1986

Material:

SMNK-PAL 3968 M1/M2 sup. sin. 2,30 × 2,55

Beschreibung:

Die Kaufläche ist konkav. Die linguale Flanke der gerundet-rechteckigen Krone ist stark konvex. Der Protoconus ist mesiodistal gestreckt und distal zu einem Pseudo-Hypoconus verbreitert (senu ZIEGLER & FAHLBUSCH 1986). Der Protoloph zieht vom Protoconus transversal zum Paraconus. Er ist an seinem lingualen Ende zum Protoconulus verbreitert und lingual davon durch eine Einschnürung vom Protoconus abgesetzt. In gleicher Weise ist der nach distolabial zum Metaconus ziehende Metaloph vom Protoconus-Hinterarm getrennt. Mesialer und distaler Zahnrand werden von Cingula eingenommen, die niedriger sind als Proto- und Metaloph. Zwischen Paraconus und Metaconus steht isoliert am labialen Kronenrand ein kräftiges Mesostyl.

Taxonomie:

Durch das isolierte Mesostyl und den vom Protoconus abgeschnürten Meta- und Protoloph mit Protoconulus, ist *Palaeosciurus*-Art der Bohlinger Schlucht eindeutig von *P. fissurae* und *P. feignouxi* zu unterscheiden. Sowohl die Größe, als auch Morphologie des vorliegenden Zahnes stimmen mit *Palaeosciurus sutteri* überein (ZIEGLER & FAHLBUSCH 1986). Eine Zugehörigkeit zu dieser Art steht außer Zweifel. DE BRUIJN (1999) gibt für *Palaeosciurus* eine biostratigraphische Reichweite von MN2 bis MN4 an. Nach ENGESSER (mündl. Mitteilung) ist *Palaeosciurus* bis in basale MN7 verbreitet.

Familie Castoridae GRAY, 1821

Gattung Steneofiber GEOFFROY-SAINT-HILAIRE, 1833 Steneofiber minutus VON MEYER, 1838

Matetrial:			
SMNK-PAL 3923	(1)	Linf.	3,1 × 3,5
	(2)	l sup.	3,0 × 3,1
SMNK-PAL 3924	(1)	P4 inf. dext.	5,4 × 3,6
	(2)	P4 inf. dext.	5,7 × 3,0
	(3)	P4 inf. sin.	$5,5 \times 3,9$
SMNK-PAL 3925	(1)	M inf. sin.	3,1 × 3,0
	(2)	M inf. sin	3,1 × 4,0
	(3)	M inf. dext.	2,9 × 3,3
SMNK-PAL 3926	(1)	P4 sup. sin.	4,1 × 3,9
	(2)	P4 sup. sin.	4,8 × 4,7
	(3)	P4 sup. sin.	$4,5 \times 4,0$
	(4)	P4 sup. dext.	4,1 × 4,1
	(5)	P4 sup. dext.	3,7 × 3,9
	(6)	P4 sup. dext.	$4,4 \times 4,5$
	(7)	P4 sup. dext.	4,1 × 4,3
	(8)	P4 sup. dext.	$4,0 \times 4,0$
SMNK-PAL 3927	(1)	M3 sup. sin.	4,0 × 3,1
	(2)	M sup. dext.	3,1 × 3,4
SMNK-PAL 3922	Mandibu	larfragment sin. mit	t:
		Incisive	3,6 × 3,3
		P4	5,2 × 4,0
FS 36 / 288	Geol. PA	AL Inst. Freiburg,	jetzt SMNK
	(leg. Pfar	nnenstiel 1947)	
		D4 sup.	5,8 × 5,0
		P4 sup.	$3,8 \times 4,0$
		P4 sup.	3,5 × 4,0
		P4 sup.	$4,0 \times 4,0$
		M3 sup.	3,6 × 3,2

Tabelle 1: Statistische Zahnwerte für Steneofiber minutus.

- Position	P4	sup	M	sup	P4	inf.	M inf.		
1 conton	L	В	L	В	L	В	L	В	
n	12	12	3	3	3	З	3	з	
min	3,5	3,9	3,1	3,1	5,4	3,0	2,9	3,0	
max	4,8	4,7	4,0	3,4	5,7	3,9	3,1	4,0	
х	4,09	4,13	3,55	3,25	5,5	3,5	3,03	3,43	

Beschreibung:

Incisivus

Der Umriss der Querschnittsfläche ist asymmetrisch gerundet-dreieckig mit zwei leicht konvexen Seiten. Die dritte, stärker gewölbte Seite wird vom mesialen Schmelzband gebildet. Dessen Wölbung variiert von Stück zu Stück: SMNK-PAL 3923 (2) besitzt ein flacher gewölbtes Schmelzband als die anderen Fragmente, und lässt sich dadurch dem Oberkiefer zuordnen (CRU-SAFONT et al. 1948 in HUGUENEY 1999). Die Oberfläche des mesialen Schmelzbandes ist glatt, und zeigt nur vereinzelt ganz schwache Anwachsstreifen.

Unterkieferzähne

P4 inferior

Der Prämolar ist, wie alle anderen Backenzähne auch, subhypsodont, d. h. die Kronen ist deutlich höher als lang. An den vier P4 inf. sind unterschiedliche Usurstadien zu sehen: Wenig abgekaute Zähne zeigen einen



Abbildung 14. Steneofiber minutus – Incisivus. a) Querschnitt durch ein Incisivus; b) laterale Ansicht eines Incisivenbruchstücks. Maßbalken: 1mm.

ovalen Umriss, der bei fortschreitender Abkauung zunehmend rechteckig wird. Mit zunehmender Usur neigt sich die Kaufläche nach distal, und erreicht bei stark abgekauten Zähnen einem Winkel von ca. 45° Auf der labialen Zahnflanke trennt das tiefe Hypostriid den mesial gelegenen Paraconid vom distalen Entoconid. Diese Furche läuft in der Kaufläche in das labial V-förmig geöffnete Hypoflexid aus. Die distale Seite des Hypoflexid weist transversal bis leicht distolingual, während die mesiale Seite an allen Stücken deutlich distolingual verläuft. Das Hypostriid zieht weit Richtung Wurzel herunter und endet ca. 1,5 mm oberhalb des Wurzelansatzes.

In die linguale Zahnflanke ist das Mesoflexid eingetieft, welches in der Kaufläche das Mesoflexid bildet. Das Mesoflexid liegt etwa in der Hälfte der Kauflächenlänge und zieht kommaförmig in mesiolingualer Richtung in die Kaufläche herein. Es endet mesial vor dem Ende des Hypoflexids. Das Mesoflexid ist an den Stücken aus der Bohlinger Schlucht unterschiedlich gestaltet: An SMNK-PAL 3924 (3) zweigt von der mesialen Seite des Mesoflexids eine zusätzliche Schmelzschlinge nach mesiolingual ab (Abb. 15). Bei stark abgekauten Zähnen schließt sich das Mesoflexid zum Mesofossettid. Das Mesostriid zieht etwa bis zur Mitte der schmelztragenden Kronenhöhe wurzelwärts. In der Kaufläche sind mesial das Parafossettid und distal das Metafossettid durch geschlossene Schmelzringe abgegrenzt. Das Parafossettid ist hakenförmig in transversaler Richtung gestreckt, zeigt aber in Abhängigkeit vom Abkaugrad verschiedene Ausbildungen. Am wenig abgekauten P4 (SMNK-PAL 3924 (2)) ist das Parafossettid zum mesiolingalen Zahnrand hin geöffnet, schließt sich aber bei zunehmender Usur. Das Parafossettid von SMNK-PAL 3924 (3) weicht von der einfachen Form ab und trägt, wie das Mesoflexid dieses Zahnes, mesial eine zusätzliche Schlaufe. Das Metafossettid ist an allen Stücken S-förmig gekrümmt. Der Zahn besitzt eine mesiale und eine distale Wurzel.

carolinea, 62 (2004)



M1/M2 inferior

Die genaue Zahnposition ist bei unteren wie oberen M1/M2 nicht zu bestimmen, da sie morphologisch zu ähnlich sind. Untere und obere Molaren können durch ihre Wurzelstellung unterschieden werden: Alle Molaren besitzen drei Wurzeln, eine breite lange und zwei kurze dünne. Bei den unteren Molaren steht die breite Wurzel parallel zu Hypofossettid und distalem Zahnrand, an den oberen Molaren steht sie lingual (KUSS 1960). Der Kauflächenumriss ist gerundet-quadratisch. Das Hypostriid zieht über die Hälfte der Kronenhöhe wurzelwärts. Das Hypoflexid biegt in der Kaufläche nach distolabial um. Das Mesoflexid liegt in der Hälfte der Kauflächenlänge und zieht kommaförmig in mesiolingualer Richtung in die Kaufläche herein. Mesoflexids sind mit der am P4 inf. vergleichbar. Das Mesostriid zieht lingual ca. auf einem Viertel der Kronenhöhe Richtung Wurzel. An SMNK-PAL 3925 (1) steht am unteren Ende des Mesostriids ein kleines Stylid. Mesial des Parafossettids besitzt dieser Zahn ein zusätzliches Fossettid An SMNK-PAL 3925 (3) ist am Parafossettid eine zusätzliche mesiale Schmelzschlaufe ausgebildet. Das Metafossettid ist an zwei Zähnen ovallänglich. Bei SMNK-PAL 3925 (3) ist das Metafossetid lingual als Metaflexid geöffnet. Hier zieht ein Metastriid etwa ein Viertel der Kronenhöhe wurzelwärts



Abbildung 16. *Steneofiber minutus* – M 1/2 inf. Maßbalken: 1 mm.

Oberkieferzähne

P4 superior

Die Oberkieferprämolaren sind etwas länger als die Molaren. Sie sind nach labial gekrümmt und besitzen zwei Wurzeln. Der Ansatz der breiten Wurzel liegt unter dem inneren Kronenrand und nimmt die gesamten Zahnbreite von distolingual nach mesiolabial ein. Die zweite, kleine Wurzel steht unter der distolabialen Ecke der Zahnkrone.

Der Umriß der Kaufläche ist rechtwinkelig dreieckig. Die Hypothenuse dieses Dreiecks ist konvex nach mesiolingual gewölbt. Der rechte Winkel liegt in der distolabialen Ecke der Kaufläche. Von der distolingualen Ecke der Kaufläche zieht der Hypoflexus nach mesio-labial bis zur disto-mesialen Mediane der Krone. Die Hypostria zieht über die Hälfte der Kronenhöhe wurzelwärts. Im labialen Rand der Kaufläche sind zwei Flexii geöffnet. Mesial zieht der Paraflexus nach distolingual. Er endet an der Mediane gegenüber der Spitze des Hypoflexus und liegt somit in dessen Verlängerung. Distal des Paraflexus liegt der Mesoflexus, der sich, nach mesiolingual gewölbt, bis zum distalen Zahnrand erstreckt. Bei unabgekauten Zähnen sind im labialen Öffnungsbereich des Mesoflexus mesial und distal akzessorische Schmelzschlingen zu sehen, die bei zunehmender Usur schnell abgetragen werden. Diese Zähne zeigen einen Metaflexus mit einem kleinen Ansatz zu einer Metastria. Schreitet die Usur voran, so wird zunächst der Metaflexus zur Metafossette geschlossen, kurz darauf der Mesoflexus. Da die Parastria immer länger als die Mesostria ist zieht etwa bis zur Hälfte der Kronenhöhe wurzelwärts. Im disto-labialen Bereich der Kaufläche ist eine kleine ovale Metafossette ausgebildet.

M1/M2 superior

Ein Molar ist aufgrund seiner Wurzelstellung als oberer Molar zu erkennen, die genaue Position ist aber nicht bestimmbar. Die abgekaute Krone hat einen rechteckigen Umriß und ist 0,3 mm breiter als lang. Die Anordnung der Fossetten entspricht der des P4 sup. Die Mesofossette ist stark gekrümmt, die Parafossette geschlossen.



Abbildung 17. *Steneofiber minutus* – P4 sup. sin. a) Ansicht von labial; b) Ansicht von occlusal; c) Ansicht von lingual. Maßbalken: 1 mm.





Abbildung 19. Steneofiber minutus – M3 sup. sin. a) Ansicht von labial; b) Ansicht von occlusal; c) Ansicht von lingual. Maßbalken: 1 mm.

M3 superior

Die beiden oberen M3 aus der Bohlinger Schlucht besitzen einen gerundet-dreieckigen Kauflächenumriss und unterscheiden sich dadurch von anderen Molaren. Das Kauflächenmuster ist dem des P4 sup. sehr ähnlich. Die labiale und linguale Seite sind allerdings weiter nach distal verlängert und laufen in einer nach distolabial weisenden Spitze der Kaufläche zusammen. Im distalen Bereich der Kaufläche sind neben der Metafossette zusätzliche Fossetten vorhanden. Bei einem Exemplar (FS 36/288) ist labial zwischen Para- und Mesofossette ein weiterer Schmelzring sichtbar. An diesem Stück besitzt die stark gekrümmte Mesofosstette eine Öffnung im distalen Zahnrand.

Taxonomie:

Eine Vergrößerung der Prämolaren gegenüber den Molaren wird von HUGUENEY (1999) als Gattungsmerkmal für *Steneofiber* angeführt. Die Maße der vorliegenden Einzelzähne deuten auf vergrößerte Prämolaren hin, der Grad der Prämolaren-Vergrößerung ist aber, besonders wegen der geringen Anzahl an Molaren,

Abbildung 18. *Steneofiber minutus* – M1/M2 sup. dext. a) Ansicht von labial; b) Ansicht von occlusal; c) Ansicht von lingual. Maßbalken: 1 mm.

nicht abzuschätzen. Ein weiteres Gattungsmerkmal für *Steneofiber* sind die subhypsodonten Zähne mit deutlichen Wurzeln. Die Kronenhöhe ist gleich der Zahnlänge oder etwas länger, erreicht aber die doppelte Zahnlänge, wie es für *Trogontherium* typisch ist, nicht (HUGUENEY 1999). Damit das vorliegende Material eindeutig *Steneofiber* zuzuordnen.

Das wichtigste Artmerkmal zur Trennung einzelner Biberarten ist die Größe der Zähne (STROMER 1928, FRANZEN und STORCH 1975, STEFEN 1997, HUGUE-NEY 1999). Aufgrund der Größe ist das vorliegende Material der kleinsten miozänen Biberart Steneofiber minutus zuzurechnen. Sowohl Steneofiber eseri als auch Steneofiber depereti MAYET sind größer. STEFEN (1997) beobachtet, dass der P4 sup. von Steneofiber minutus morphologisch von anderen Arten zu trennen ist: "P4 sup. ist bei S. minutus dreieckig, Hypo- und Paraflexus liegen deutlich in einer Linie, und der Paraflexus ist in eine kurze Parastria geöffnet" (Stefen 1997, 55). Diese Merkmale finden sich an allen P4 sup. aus der Bohlinger Schlucht, auch an verschieden weit abgekauten Zähnen in unveränderter Ausprägung. Bei S. eseri ist dagegen eine Parastria nur an unabgekauten Zähnen angedeutet. Die schon bei geringer Usur geschlossene Parafossette verschiebt sich mit zunehmender Usur gegenüber dem Hypoflexus nach distal. Aufgrund der beobachteten Merkmale ist das Bibermaterial aus der Bohlinger Schlucht eindeutig Steneofiber minutus zuzuordnen.

Steneofiber cf. depereti MAYET, 1908

Material:		
SMNK-PAL 3930	Incisivus	6,8 × 6,6
SMNK-PAL 3929	M inf. dext. 7,3 × 7,5	
	M3 sup. sin.	9,8 × 9,4
SMNK-PAL 3928	M1/M2 sup. dext.	$5,1 \times 6,8$



Abbildung 20. *Steneofiber* cf. *depereti* – Incisivus. a) Querschnitt durch einen Incisivus; b) laterale Ansicht eines Incisivenbruchstücks (SMNK-PAL 3930). Maßbalken: 5 mm.

Beschreibung:

Incisivus

Es liegt die 25 mm lange Spitze eines leicht nach distal gekrümmten Incisiven vor. Der Querschnitt des Zahnes ist dreieckig. In Querschnitt zeigt das mesiale Schmelzband nur eine ganz flache Wölbung nach mesial. Der Schmelz ist 0,5 mm stark.

M inferior

Die genaue Position des stark abgekauten unteren Molaren kann nicht bestimmt werden. Die mesiale und distale Flanke der Krone sind nach mesial geneigt. Die Kaufläche hat einen gerundet-rechteckigen Umriss und ist 0,2 mm breiter als lang. Die distolinguale Ecke der Krone fehlt, daher sind Meta- und Mesofossettid lingual unvollständig erhalten. Das Hypostriid endet wurzelwärts 3 mm vor der Kronenbasis und besitzt eine Zementfüllung. Das Hypoflexid zieht nach lingual bis zur Mediane der Kaufläche. Das Parafossettid erstreckt sich transversal von labialen zum lingualen Zahnrand und ist am labialen Ende etwas nach mesial gebogen.

M1/M2 superior

Der subhypsodonte Zahn ist nach labial gekrümmt. Die Kronenhöhe beträgt etwa das Doppelte der Zahnlänge. Der Kauflächenumriss ist rechteckig und mesial konvex. Die Hypostria zieht lingual 1,5 mm wurzelwärts. Der Hypoflexus verläuft parallel zum mesialen Zahnrand von lingual bis zur Mediane der Kaufläche. Die Parafossette nimmt den mesiolabialen Bereich der Kaufläche ein. Ihr linguales Ende liegt mesial des Hypoflexus. Distal davon befindet sich die Mesofossette. Sie zieht vom lingualen zum distalen Rand der Zahnkrone. Die Metafossette ist in der distolabialen Ecke der Kaufläche ausgebildet. Hypostria und Mesoflexus sind mit einer Zementschicht gefüllt.

M3 superior

Der Zahn ist nach distolabial gekrümmt und weit abgekaut. Die Kaufläche ist gerundet-dreieckig umrissen und läuft nach distal in eine Spitze aus. Der Hypoflexus öffnet sich im lingualen Zahnrand und verläuft wellenförmig nach mesiolabial. Labial davon zieht eine



Abbildung 21. *Steneofiber* cf. *depereti*. a) M1/M2 sup. dext.; b) M3 sup. sin. Maßbalken: 5 mm.

S-förmige Parafossette nach labiodistal. Distal von Hypoflexus und Parafossette liegt die Mesofossette, die bogenförmig vom distoligualen zum distolabialen Kronenrand zieht. Die distale Spitze der Kaufläche trägt die von mesiolingual nach distolabial verlaufende Metafossette. Neben Hypoflexus und Mesofossette ist auch die Metafossette mit Zement gefüllt. Taxonomie:

Die oben beschriebenen vier Biberzähne aus der Bohlinger Schlucht unterscheiden sich durch ihre Größe eindeutig von Steneofiber minutus. Daneben sind strukturelle Unterschiede zu bemerken: Die Schmelzfalten der Molaren sind teilweise mit Zement gefüllt, der Querschnitt des Incisiven ist deutlicher dreieckig. Aufgrund ihrer Größe können die Zähne Steneofiber depereti oder Chalicomvs jägeri zugeordnet werden. Bei mittelmiozänen Vorkommen überschneiden sich deren Größenklassen. Ab MN5 können die jüngeren Steneofiber-Formen, ähnlich wie Chalicomys, zementgefüllte Schmelzfalten besitzen. Eine Unterscheidung beider Gattungen ist bei stark abgekauten Zähnen dann kaum möglich (HUGUENEY 1999). Der vorliegende Incisivus stimmt biometrisch und morphologisch mit Steneofiber depereti überein (STEFEN 1997; HUGUENEY 1999). Die Molaren sind zu weit usiert, um Aussagen über die Kronenhöhe machen zu können. Einzig der obere M1 oder M2 zeigt mit seiner subhypsodonten Krone mit kurzer Hypostria eindeutige Merkmale für Steneofiber. Der große Biber aus der Bohlinger Schlucht wird daher als Steneofiber cf. depereti bezeichnet.

Familie Gliridae THOMAS, 1897 Gattung *Paraglirulus* ENGESSER, 1972 *Paraglirulus werenfelsi* ENGESSER, 1972

Beschreibung:

Die niedrige Zahnkrone besitzt eine konkave Kaufläche mit nahezu quadratischem Umriß. Auf der lingualen Seite der Kaufläche läuft ein kräftiger Endoloph von distal nach mesial durch. Er verbindet die 5 transversal ziehenden Hauptgrate. Diese sind von mesial nach dis-



Abbildung 22. Paraglirulus werenfelsi - M2 sup. dext.

tal: Anteroloph, Protoloph, mesialer Centroloph, Metaloph und Posteroloph. Die beiden mesialen Hauptgrate, wie auch die beiden distalen, sind auf der labialen Seite miteinander verbunden. Das labiale Ende des Centroloph steht frei. Zwischen den Hauptgraten verlaufen die niedrigeren Nebengrate. Alle Grate verlaufen annähernd senkrecht zum Endoloph.

Taxonomie:

Das gesamte Erscheinungsbild der Kaufläche zeigt, dass der Zahn von *Paraglirulus* stammt. Der M2 sup. von *Paraglirulus lissiensis* ist kleiner als der vorliegende Zahn (MAYR 1979). Auch liegen bei dieser Art die Quergrate nicht im rechten Winkel zum Endoloph. Diese Art ist auszuschließen. Mit dem in ENGESSER (1972) abgebildeten zweiten oberen Molaren von *P. werenfelsi* aus Sansan, (Ss. 6689), stimmt der Zahn aus der Bohlinger Schlucht in allen Details überein (ENGESSER 1972, 214). Ich ordne den Gliriden aus der Bohlinger Schlucht daher *Paraglirulus werenfelsi* zu.

Familie Cricetidae STEHLIN und SCHAUB, 1951 Gattung *Megacricetodon* FAHLBUSCH, 1964 *Megacricetodon minor* (LARTET, 1851)

Material: SMNK-PAL 3963 M1 inf. dext. 1,52 × 0,94 SMNK-PAL 3964 M2 inf. sin. 1,21 × 0,94

Beschreibung:

Die einzelnen Elemente der Zahnkronen werden nach dem Vorschlag von WOOD und WILSON (1936) benannt.

M1 inferior

Die gleichmäßig zum Anteroconid konvergierendes Seitenlinien geben der Krone einen keilförmigen Umriss. Der Anteroconid ist ungeteilt und parabelförmig gerundet. Der kräftige labiale Anterolophid-Arm zieht bis an die Basis des Protoconids. Ein lingualer Anterolophid-Arm ist nicht ausgebildet. Der Protoconid-Vorderarm ist bis zum Anteroconid verlängert, trägt aber keinen Quersporn. Die labialen Höcker sind gleichmä-Big gebaut und leicht nach mesial geneigt. Die lingualen Höcker sind transversal gestreckt. Ihre Lophide sind parallel und münden, etwas nach mesial gebogen, in Längsgrat und Protoconid-Vorderarm ein. Ein kurzes Mesolophid ist vorhanden. Das Posterolophid ist vom Entoconid durch ein weit geöffnetes Posterosinusid getrennt und reicht nicht bis zum lingualen Rand der Krone. Der Zahn ist zweiwurzelig.

M2 inferior

Der gerundet-rechteckige Kronenumriss ist im Bereich des Labialsynklinids schwach konkav. Der kräftige labiale Anterolophid-Arm endet niedrig an der Protoconid-Basis. Der linguale Anterolophid-Arm ist als kurzes Cingulid augebildet. Die Höcker hängen leicht



Abbildung 23. Megacricetodon minor - M1 und M2 inf. dext.

nach mesial über. Das Posterosinusid ist nach distolingual geöffnet, da das Posterolophid vor dem lingualen Zahnrand endet.

Taxonomie:

Diese kleine *Megacricetodon*-Form mit ungeteiltem Anteroconid am unteren M1 trägt alle Merkmale von *Megacricetodon minor* (FAHLBUSCH 1964). Die Größe der Zähne liegt schon im Bereich der etwas größeren Form *M. similis*. Diese unterscheidet sich morphologisch allerdings durch das häufig zweigeteilte Anteroconid und linguale, bzw. labiale Quersporne (BOLLIGER 1994). FAHLBUSCH (1964) vermutet, dass sich *M. minor* kontinuierlich zur jüngeren Form *M. similis* entwickelt. Die kleine *Megacricetodon*-Art aus der Bohlinger Schlucht stützt diese Hypothese.

Megacricetodon germanicus AGUILAR, 1980

Material: M1 inf. sin. 1,70 × 1,03

Beschreibung:

Der untere M1 hat einen gerundet-keilförmigen Umriss. Das Anteroconid ist ungeteilt und läuft labial in einen kräftigen und langgezogenen Anterolophid-Arm aus. Der etwas schwächere linguale Anterolophid-Arm zieht bis an die Basis des Metaconids.

Distal des Anteroconids ist am Protolophid-Vorderarm durch eine Schmelzverdickung ein labialer Quergrat angedeutet. Die lingualen Höcker sind nach mesial geneigt. Das Mesolopid endet kurz vor der distolabialen Flanke des Metaconids. Das Posteriolophid zieht bogenförmig bis an den lingualen Zahnrand und endet



Abbildung 24. Megacricetodon germanicus - M1 inf. sin.

niedrig an der distolingualen Seite der Entoconid-Basis. Das Posterosinusid wird dadurch geschlossen.

Taxonomie:

Die mittelgroßen *Megacricetodon*-Arten *M. bavaricus* und *M. germanicus* können nur aufgrund ihrer Größe unterschieden werden. Der vorliegende untere Molar ist zu groß für *M. bavaricus*. Seine Größe stimmt mit *M. germanicus*, z.B. aus Göttschlag überein (BOLLIGER 1994). Die Art aus der Bohlinger Schlucht liegt auch im Größenspektrum von *M. gregarius*, diese Art besitzt aber am unteren M1 ein breites, tiefgespaltenes Anteroconid und kann dadurch sicher von *M. germanicus* unterschieden werden (ZIEGLER 1995) Der vorliegende Zahn ist daher zu *M. germanicus* zu stellen.

Gattung *Cricetodon* LARTET, 1851 *Cricetodon* cf. *sansaniensis* LARTET, 1851

Material:		
SMNK-PAL 3958	M1 sup dext	$3,45 \times 2,24$
	M1 sup dext	$3,45 \times 2,19$
	M1 sup dext	$2,90 \times 1,94$
	M1 sup dext	$3,00 \times 2,12$
	M1 sup sin	$2,97 \times 1,82$
	M1 sup sin	$3,40 \times 2,12$
	M1 sup sin	$3,40 \times 2,19$
	M1 sup sin	$3,33 \times 2,24$
SMNK-PAL 3961	M2 sup sin	$2,66 \times 2,06$
	M2 sup dext	$2,30 \times 1,84$
	M2 sup dext	$2,43 \times 1,88$
	M2 sup sin	$2,43 \times 1,94$
	M3 sup dext	$1,90 \times 1,80$
SMNK-PAL 3959	M1 inf dext	2,66 × 1,82
	M1 inf dext	$3,03 \times 1,88$
	M1 inf sin	$2,79 \times 1,64$
SMNK-PAL 3960	M2 inf. dext	$2,55 \times 2,06$
	M2 inf dext	$2,42 \times 1,88$
	M2 inf sin	$2,55 \times 1,88$
	M3 inf sin	$2,55 \times 1,82$
	M3 inf sin	$2,73 \times 1,94$

Beschreibung:

Der Schmelz ist an allen Zähnen dick und stark gerunzelt. Die hohen und voluminösen Höcker sind durch tiefe und enge Synklinalen getrennt.

Unterkieferzähne

M1 inferior

Der Umriss der Krone ist gerundet-keilförmig. Seine größte Breite besitzt der Zahn auf der Höhe von Entoconid und Hypoconid. Das Anteroconid ist mesial gleichmäßig gerundet und läuft labial in ein kräftiges Anterolophid aus. Dieses Anterolophid zieht sich bogenförmig bis an die Basis der mesialen Protoconid-Flanke und umschließt damit eine mesial des Protoconids gelegene, rundliche Vertiefung. Das linguale Anterolophid ist schwach entwickelt oder fehlt. Vom Metaconid zieht das Metalophulid I nach mesial zum Anteroconid. Annähernd parallel dazu verbindet

Position	M1	sup	M2	sup	МЗ	sup	M1	inf	M2	inf	Ma	3 inf
	L	В	L	В	L	В	L	В	L	В	L	В
N	8	8	4	4	1	1	3	3	3	3	2	2
Min	2,90	1,82	2,30	1,84	1,90	1,80	2,66	1,64	2,55	2,06	2,55	1,82
Max	3,45	2,24	2,66	2,06	1,90	1,80	3,03	1,88	2,42	1,88	2,73	1,94
Х	3,24	2,11	2,46	1,93	1,90	1,80	2,83	1,78	2,51	1,94	2,64	1,88

Tabelle 2: Statistische Zahnwerte für Cricetodon cf. sansaniensis.

das Anterolophulid Anteroconid und Protoconid. Das Metalophulid II ist an zwei Zähnen ausgebildet und zieht von Metaconid nach distolabial. Ein Zahn zeigt am Metaconid eine dritte Verbindung: Zwischen Metalophulid I und II zieht ein weiteres Lophulid direkt nach labial zum Protoconid. Das Mesolophid ist sehr kurz bis kurz ausgebildet, d.h. es nimmt höchstens ein Viertel des Abstandes zwischen Längsgrat und lingualem Zahnrand ein. An zwei Zähnen ist ein sehr kurzes Ectomesolophid ausgebildet. Der Längsgrat ist gestreckt oder leicht geschwungen. Das Posterolophid zieht vom Hypoconid weit nach lingual, endet aber vor der Basis des Entoconids. Dadurch ist das Posterosinusid nach lingual geöffnet. In einem Fall zieht das Posterolophid bis an die Basis des Entoconids. Das Posterolophid ist am distalen Zahnrand durch eine deutlich Einkerbung vom Hypoconid getrennt. Das Hauptsinusid zwischen Protoconid und Hypoconid verbreitert sich zur Zahnmitte hin und ist in zwei Fällen am labialen Zahnrand durch ein Cingulid verschlossen. Der M1 inf. ist zweiwurzelig.

M2 inferior

Am gerundet-rechteckig umrissenen unteren M2 ist ein kräftiger labialer Anterolophid-Arm ausgebildet, der bogenförmig zur Protoconid-Basis zieht. Bei stark abgekauten Zähnen verschmelzen Protoconid und labialer Anteroconid-Arm am labialen Kauflächenrand und umschließen ein rundes Fossettid. Ein lingualer Anterolophid-Arm fehlt. Ein Protoconid-Sporn ist angedeutet. Das Mesolophid erreicht den lingualen Kauflächenrand nicht und endet kurz vor der distalen Flanke des Metaconids. Ein Zahn besitzt ein kurzes Ectomesolophid. Das labiale Hauptsinusid verläuft quer zur Mediane der Krone und ist labial durch ein Cingulid verschlossen. Der distale Zahnbereich ist wie am M1 inf. ausgebildet. Der M2 inf. besitzt zwei Wurzeln.

M3 inferior

Der rechteckige Umriß der Zahnkrone ist distal stark abgerundet. Die linguale und labiale Flanke konvergieren leicht nach distal. Ein lingualer Anterolophid-Arm fehlt. Der labiale Anterolophid-Arm ist schwächer als am M2 inf. ausgebildet und zieht bis an die Basis des Protoconids. Der Protoconid-Vorderarm ist lang und kräftig im Verhältnis zum Hypoconid-Vorderarm und dem Hypolophulid I. Das Mesolophid ist halblang ausgebildet, d.h., es endet auf halber Strecke zwischen Längsgrat und lingualem Kronenrand frei im lingualen Sinusid. Das labiale Sinusid ist gerade und zieht in einem Fall nach labial, im anderen Fall leicht nach mesiolabial.

Das Posterolophid verläuft vom Hypoconid bogenförmig über distal nach lingual und endet niedrig an der distalen Entoconidbasis. Dadurch wird das Posterosinusid am Zahnrand geschlossen.

Oberkieferzähne

M1 superior

Der Umriss der Krone ist gerundet-rechteckig bis asymmetrisch-eiförmig, da der Anteroconus nach labial verschoben ist. Die labiale Flanke verläuft gerade, während die linguale Flanke im Bereich des Protoconus nach außen gewölbt ist. Der Anteroconus ist breit und wird mesial durch eine senkrechte Furche in zwei etwa gleichgroße Einzelhöcker geteilt. Die Furche endet apikal der Kronenbasis, sodass der mesiale Zahnrand am Wurzelansatz gleichmäßig gerundet bleibt. An der distalen Flanke des labialen Anteroconus-Höckers setzt der Anteroconus-Sporn an. Der Anteroconus-Sporn zeigt am Material zwei unterschiedliche Ausbildungen. An vier Zähnen biegt er nach labial um und zieht Richtung Zahnrand. An den anderen Zähnen zieht er nach distal und endet vor der mesialen Paraconus-Flanke. Der linguale Anterolophus-Arm ist kräftig ausgebildet und endet an drei Zähnen in einem kleinen Stylum. Der labiale Arm ist kurz oder fehlt. An 2 Zähnen trägt der Protoconus-Vorderarm distal des Anteroconus lingual und labial einen sehr kurzen Quersporn. Das Postectoloph am Paraconus ist an vier Zähnen kurz, an den anderen Zähnen halblang ausgebildet. An einem Zahn fehlt es. Das Mesoloph ist sehr kurz bis kurz. Fünf Zähne besitzen ein sehr kurzes Ectomesoloph. Der Metalophulus II zieht bis zum distalen Zahnrand, biegt hier nach lingual um und vereinigt sich mit dem Hypoconus-Hinterarm. Die linguale Synklinale zieht bogenförmig um einen schwach ausgebildeten Protoconus-Sporn nach mesial. Der Längsgrat ist gerade bis leicht geschwungen. Der M1 sup. besitzt vier Wurzeln.

M2 superior

Die Krone ist gerundet-rechteckig umrissen. Der labiale Anterolophus-Arm ist kräftig ausgebildet und endet in der mesiolabialen Ecke der Zahnkrone. Zwischen ihm und dem Paraconus zieht eine tiefe Synklinale vom labialen Zahnrand bis zum Protoconus. Der lingu-



Abbildung 24. Cricetodon cf. sansaniensis. a) Oberkieferzahnreihe dext. zusammengesetzt mit M1 bis M3; b) Unterkieferzahnreihe dext. zusammengesetzt mit M1 bis M3, M2 und M3 invers.

ale Anterolophus-Arm zieht als schwaches Cingulum zur Protoconus-Basis. Der Protoconus-Sporn ist stärker als am M1 sup. entwickelt. Die linguale Synklinale ist dadurch kommaförmig nach mesial gebogen. Der Postectoloph zieht bis vor die mesiale Flanke des Metaconus. Der Mesoloph ist angedeutet. Ein Cingulum verschließt am labialen Zahnrand die Hauptsynklinale. Ein dünner Hypoconid-Hinterarm zieht nach distolabial und nimmt am distalen Zahnrand den kräftigen Metalophulus II auf. Die Verbindungsstelle ragt spornartig in den distalen Kronenrand. Der M2 sup. ist vierwurzelig.

M3 superior

Die lateralen Flanken der stumpf-eiförmig umrissenen Krone konvergieren nach distal. Der Anterolophus und der Postectoloph sind abgebrochen. Der Mesoloph endet frei am labialen Zahnrand. Am Protoconus ist ein Sporn ausgebildet. Dadurch zieht der linguale Hauptsinus kommaförmig nach mesiolabial. Am lingualen Zahnrand ist er durch ein schwaches Cingulum verschlossen. Meta- und Hypoconus stehen am distalen Zahnrand eng beieinander. Ein Posteroloph zieht hakenförmig vom Hypoconus zur Basis des Metaconus.

Taxonomie:

Die Größe und Morphologie der Zähne stimmen mit der Gattung *Cricetodon* überein (vergl. FAHLBUSCH 1964, RUMMEL 1999, RUMMEL 2000, RUMMEL & KÄLIN 2003). Morphologisch stehen die Zähne den Arten *Cricetodon meini, C. jotae, C. aureus, C. bolligeri* und *C. sansaniensis* nahe und werden mit diesen verglichen. Die Zähne von C. meini sind deutlich kleiner als das Material aus der Bohlinger Schlucht und besitzen weder Postectoloph noch Anteroconus-Sporn. Dafür ist ein langer lingualer Quersporn ausgebildet. Die Zähne von C. bolligeri sind etwas kleiner als die vorliegenden Zähne. Diese Art zeigt ausgeprägtere Postectolophe, deutliche Stylide und ein längeres Ectomesolophid (RUMMEL 1995). Die Zahngröße des Cricetiden aus der Bohlinger Schlucht liegt etwa im Größenbereich von C. aureus und C. jotae, unterscheidet sich von diesen aber durch seinen langen Anteroconus-Sporn. Auch die Postectolophe sind an den vorliegenden Zähnen kürzer als bei C. aureus (vergl. RUMMEL 2000). Mit den Zähnen von C. sansaniensis stimmt das vorliegende Material morphologisch überein, wie der Vergleich mit dem Originalmaterial aus Sansan zeigt. Bei beiden Populationen verlaufen am unteren M1 Anterolophulid und Metalophulid I parallel. Ein Metalophulid II ist bis auf wenige Ausnahmen vorhanden. Die Ausbildung von Anteroconus-Sporn, Postecto- und Mesoloph am oberen M1 entsprechen sich völlig. Die oberen M1 aus der Bohlinger Schlucht variieren stark in der Länge. Dabei zeichnen sich zwei Größenklassen ab. 5 Zähne sind gleichgroß wie die durchschnittlichen Zähnen aus Sansan. 3 Zähne sind kleiner und liegen außerhalb der Variationsbreite von C. sansaniensis aus Sansan. Ob hier zwei Arten getrennt werden müssen, kann erst mit mehr Material eindeutig geklärt werden. Insgesamt ist das vorliegende Material etwas kleiner als C. sansaniensis aus Sansan, und wird daher als Cricetodon cf. sansaniensis bezeichnet.

4.9. Ordnung Lagomorpha BRANDT, 1855 Familie Ochotonidae THOMAS, 1897 Gattung *Prolagus* POMEL, 1853 *Prolagus oeningensis* KÖNIG, 1825

Material: SMNK-PAL 3970

SMNK-PAL 3971 FS 36 / 290 P3 inf. sin. 1 Zahn P3 inf. dext. 2 Zähne P4/M sup. 8 Zähne P3 sup. sin. 1 Zahn leg. PFANNEN-STIEL 1947

Beschreibung:

P3 inferior

Die Kaufläche des vollhypsodonten Zahnes zeigt von occlusal einen dreieckigen Umriss. Der distale Kauflächenbereich wird vom Distallobus eingenommen, der nach mesial labial mit dem Mittellobus, und lingual mit dem Internlobus (BOLLIGER 1992, 159) verbunden ist. Mesial von Mittel- und Internlobus steht ein isolierten Mesialpfeiler. Der Distallobus besitzt zwischen den Verbindungen zu Mittel -, und Internlobus einen nach meisal gerichteten Sporn. Der Mittellobus wird auf der Labialseite von einem Synklinid durchzogen.

P3 superior

Der dreieckige Kauflächenumriss wird im Gegensatz zum P3 inf. nur von zwei parallelen Schmelzfalten durchzogen. Diese gehen von der mesio-labialen Zahnflanke aus, und ziehen über lingual bis kurz vor den distalen Zahnrand.

P4 oder M superior

Die genaue Position der Einzelzähne kann nicht bestimmt werden. Die Zähne sind vollhypsodont und nach labial gekrümmt. Die labial leicht konkav Abbildung 27. *Prolagus* oeningensis -- P3 inf. von occlusal. Maßbalken: 1 mm.



eingebuchtete Kaufläche hat einen rechteckig-ovalen Umriss. Von lingual zieht eine zementgefüllte Innensynklinale bis maximal zur Zahnmitte. Im labialen Beeich der Kaufläche sind haken- oder kommaförmige Schmelzinseln erhalten, die bis zum mesiolabialen Zahnrand durchziehen.

Taxonomie:

Innerhalb der Ochotoniden hat sich besonders der P3 inf. zur Unterscheidung einzelner Arten bewährt (z.B. TOBIEN 1963, 1975, ENGESSER 1972, BOLLIGER 1992). Aufgrund ihrer charakteristischen Ausprägung können auch die drei einzelnen P3 inf. aus der Bohlinger Schlucht sicher *P. oenigensis* zugeordnet werden. Die hakenförmigen Schmelzschlaufen der oberen Molaren sind nach TOBIEN (1963) sog. Altstruktur-Reste und charakteristisch für *Prolagus.*

Diskussion:

Mit dem in ENGESSER (1972) abgebildeten Material aus Anwil und La Grive stimmen die vorliegenden P3 inf. besonders gut überein. Nur das Labialsynklinid am Mittellobus ist bei den Zähnen der Bohlinger Schlucht flacher ausgebildet und gleicht eher der aus Sansan



Abbildung 26. Cricetodon cf. sansaniensis – Längen-Breiten-Diagramm des M1 sup. aus der Bohlinger Schlucht (BS). Die Punkte repräsentieren die 8 Zähne aus den Fundstellen BS 3 und BS 6. Zum Vergleich sind die Streubreiten des M1 sup. von C. sansaniensis aus Sansan (Ss) und von C. aff. aureus aus Sagentobel (ST) mit eingezeichnet. bekannten Morphologie ENGESSER (1972). Um hier einen eindeutigen Trend nachzuweisen liegt allerdings noch zu wenig Material vor.

Lagopsis versus HENSEL, 1856

Material:		
SMNK-PAL 3973	P3 inf. sin.	4 Zähne
SMNK-PAL 3974	M sup.	15 Zähne
SMNK-PAL 3977	Mandibelfra	agment sin. mit P4 und M2

Beschreibung:

P3 inferior

Die occlusale Ansicht des vollhypsodonten Zahnes zeigt einen Distallobus, der nach mesial in einen kräftigen Mesialpfeiler übergeht. Die Verbindung zwischen Mesialpfeiler und Distallobus wird lingual durch eine tiefe, nach mesial umbiegende Innensynklinale, labial durch eine nach distal weisende Außensvnklinale eingeengt. Der Mesialpfeiler ist durch die mesiale Innenbucht lingual und die mesiale Außenbucht labial gegliedert. Alle Synklinalen sind zementgefüllt. Zwei der vier Zähne besitzen auf der mesiolabialen Seite des Vorderpfeilers eine zusätzliche zementgefüllte Einbuchtung. Bei den anderen Zähnen ist diese Bucht nur angedeutet. Ein Zahn weist gegenüber der labialen Zusatzbucht auf der mesiolingualen Seite eine weitere Bucht auf, besitzt damit also sechs deutliche Schmelzfalten.

M superior

Die genaue Zahnposition der oberen Molaren ist nicht bestimmbar. Der Zahn ist vollhypsodont und nach labial gekrümmt. Die Kaufläche hat einen rechteckig-ovalen Umriss und ist labial leicht konkav eingebuchtet. Von lingual zieht die zementgefüllte Innensynklinale bis fast an den labialen Zahnrand und teilt die Kaufläche in Mesial- und Distallobus.

Mandibelfragment

Das Mandibelfragment trägt nur noch die indifferenten P4 und M2. In der Zahnreihe ist distal deutlich die runde Alveole für einen stiftförmigen M3 zu erkennen, wie ihn z.B. der Mandibelast von *L. versus* aus Georgensg-



Abbildung 28. *Lagopsis versus.* a) P3 inf. Ansicht von occlusal; b) P3 sup. Ansicht von occlusal; c) M2/ M3 Ansicht von occlusal. Maßbalken: 1 mm.

münd trägt (TOBIEN 1963). Da *Prolagus* und *Piezodus* keinen M3 bestitzt, stelle ich das Fragment zu *Lagopsis versus*.

Taxonomie:

Die Morphologie des P3 inf. lässt an der Zugehörigkeit des Zahns zu *Lagopsis versus* keinen Zweifel. Die oberen Molaren tragen keine Altstrukturen, und lassen sich dadurch gut von *P. oenigensis* unterscheiden.

Diskussion:

Der Vergleich mit dem von TOBIEN (1963) und EN-GESSER (1972) veröffentlichten Material zeigt, dass die mesiale Innenbucht des P3 inf. aus der Bohlinger Schlucht etwa die gleiche Morphologie wie die Zähnen aus La Grive hat. Die angedeutete bis mäßig entwickelte mesiolabiale Zusatzbucht der vorliegenden Zähne unterscheidet das Bohlinger Material von den Zähnen aus Rümikon und Schwamendigen, denen diese Zusatzbucht gänzlich fehlt. Die Ausprägung der Zusatzbucht erreicht am Bohlinger Material aber nicht die Tiefe, die an den Zähnen aus Anwil oder La Grive zu beobachten ist. Eine mesiolinguale Zusatzbucht ist auch an einem von TOBIEN (1963) abgebildeten Zahn aus Zeglingen (O.S.M. 1242) zu sehen, dort allerdings nicht so ausgeprägt wie beim Bohlinger Zahn. Morphologisch stehen die P3 inf. der Bohlinger Schlucht zwischen den Zähnen von Rümikon und Anwil. Innerhalb der biostratigraphischen Verbreitung von L. versus im mittleren Miozän lassen sich an Zahnmorphologie und -größe Entwicklungstendenzen feststellen (TOBIEN 1963, ENGESSER 1972). So sind die Zähne jüngerer Fundstellen, (z.B. La Grive, Anwil), deutlich größer und mit mehr und tieferen Buchten am Vorderpfeiler des P3 inf. ausgestattet. Eine biostratigraphische Interpretation der Funde aus der Bohlinger Schlucht bleibt aber aufgrund der wenige Fundstücke und der bekannten hohen Variabilität der Merkmale (BOLLIGER 1992) unter Vorbehalt. Die von ENGESSER (1972) beschriebene



Abbildung 29. cf. *Eurolagus fontannesi*. a) P4 sup. dext. Ansicht von occlusal; b) P4 sup. dext. Ansicht von lateral. Maßbalken: 1 mm.

relative Seltenheit von *Lagopsis versus* gegenüber *Prolagus oenigensis* in der Molasse ist im Ochotonidenmaterial aus der Bohliger Schlucht bis jetzt nicht festzustellen. Hier ist *Lagopsis versus* häufiger.

Gattung *Eurolagus* LOPEZ-MARTINEZ, 1977 cf. *Eurolagus fontannesi* DEPÉRET, 1887

Material: SMNK-PAL 3975 P4 sup. dext.

Beschreibung:

Der nach labial gebogene Oberkieferzahn besitzt eine ausgeprägte Partialhypsodontie (TOBIEN 1974), d. h. der Schmelz zieht auf der Lingualseite weiter auf die Hauptwurzel herab als an der Labialseite. Der Zahn ist dreiwurzelig. Neben der lingual stehenden Hauptwurzel hängen labial zwei kleine Wurzeln an (Abb. 29 b). Der Umriss der Kaufläche ist gerundet rechteckig, wobei mesiale und distale Flanke nach lingual konvergieren. Die Krone ist lingual durch eine spitz zulaufende Innensynklinale eingeschnürt. Vom mesiolabial liegenden Mesialhügel zieht eine U-förmige, zementgefüllte Schmelzschlinge, die Mittelsynklinale, über lingual nach distolabial. Sie trennt, nach TOBIEN (1974), ein anteriores Labialelement vom Mittelelement. Das U-förmige Mittelelement umschließt lingual eine kleine zementgefüllte Außensynklinale und ist distal mit dem hinteren Innenelement verbunden.

Taxonomie:

Die Pfeifhasengattungen *Eurolagus* und *Amphilagus* unterscheiden sich durch ihre Teilhypsodontie oben genannten Gattungen (BOON-KRISTKOIZ et al. 1999). *Eurolagus* und *Amphilagus* werden aufgrund ihrer unterschiedliche Größe getrennt LOPEZ-MARTINEZ (1977). Der vorliegende Zahn stimmt in Morphologie und Größe gut mit den bei ENGESSER (1972) und TOBIEN (1974) abgebildeten P4 sup. von *Eurolagus fontannesi* überein. Das Schmelzmuster zeigt geringe Abweichungen, da der Zahn aus der Bohlinger Schlucht nur sehr gering abgekaut ist. Eine Zugehörigkeit zu *Amphilagus ulmensis* ist ohne den diagnostisch wichtigen P3 inf. nicht sicher auszuschließen. Der vorliegende Zahn wird daher als cf. *Eurolagus fontannesi*

4.10. Ordnung Carnivora BOWDICH, 1821

Familie Mustelidae FISCHER VON WALDHEIM, 1817 Gattung *Lartetictis* GINSBURG & MORALES, 1996 *Lartetictis* sp.

 Material:
 M1 sup. dext.
 12,8 × 17,5

Beschreibung:

Die Kaufläche des vorliegenden Molaren hat durch die starke Verbreiterung des distolingualen Kronenbereiches einen breit gerundeten, L-förmigen Umriss. Die



Abbildung 30. *Lartetictis* sp. – M1 sup. dext. Ansicht von occlusal.

niedrige Krone ist konkav gewölbt und mit drei flachen Höckern besetzt. Der Paraconus ist etwas kräftiger als der Metaconus und steht näher am labialen Zahnrand. Lingual des Paraconus erhebt sich der Protoconus am mesialen Zahnrand. Vom Protoconus aus zieht ein wulstartiger Grat parallel zum lingualen Kronenrand nach distal. Dieser endet etwa in der Mitte der Krone. Der linguale und der labiale Zahnrand sind von kräftigen, wulstigen Cingula umgeben. Das Labialcingulum zeigt auf Höhe des Paraconus eine Schmelzverdickung. Diese ist nach distal durch eine Einkerbung vom distolabialen Kronenrand getrennt. Der Schmelz ist kräftig gerunzelt. Der Zahn besitzt drei Wurzeln: Labial stehen unter Para- und Metaconus zwei stiftförmige Wurzeln. Unter Protoconus und Protoconusgrat befindet sich eine breite, labiodistal und mesiolingual abgeflachte Wurzel, deren Ansatz nach distal bis unter den distolingual verbreiterten Bereich der Krone reicht.

Taxonomie:

Reste semiaquatisch lebender Carnivoren aus dem Miozän sind selten. Daher ist die Systematik der ganzen Gruppe der Musteliden bis heute nur unzureichend geklärt (HEIZMANN & MORLO 1998). GINSBURG & MORALES (1996) stellen für einen Teil der europäischen Formen die monotypische Gattung *Lartetictis* mit der Art *Lartetictis dubia* BLAINVILLE, 1841 auf. Der M1 aus der Bohlinger Schlucht stimmt morphologisch mit *Lartetictis dubia* aus Sansan und Goldberg im Ries weitgehend überein, so dass mir die Zuordnung zu *Lartetictis* gerechtfertigt erscheint. Der vorliegende Zahn ist allerdings deutlich größer. Die Maße stimmen etwa mit einem von THENIUS (1949) veröffentlichen M1 überein, der It. GINSBURG & MORALES (1996) zu *Lartetictis dubia* gehören soll. Dieser Zahn weicht allerdings durch seinen kaum verbreiterten distolingualen Kronenbereich signifikant vom M1 aus der Bohlinger Schlucht und den kleineren *Lartetictis dubia*-Formen ab (THENIUS 1949, 703, Abb. 3). Es ist daher zweifelhaft, ob alle von GINSBURG & MORALES (1996) als *L. dubia* bezeichneten Funde dieser Art zugerechnet werden dürfen. Der Zahn aus der Bohlinger Schlucht wird daher als *Lartetictis* sp. bezeichnet.

Familie Viverridae GRAY, 1821 Gattung *Semigenetta* HELBING, 1927 *Semigenetta sansaniensis* LARTET, 1851

Material:

SMNK-PAL 3940Mandibularfragment sin. mit CaninusSMNK-PAL 3941P4 inf. dext. (Fragment) - × 3,7 mm

Beschreibung:

Vom Unterkiefer ist das rostrale Drittel des linken Astes bis zur distalen Alveole von P3 inf. erhalten. Der Hinterrand der Alveole ist aufgebrochen. Der Kieferknochen ist im Bereich des P1 inf. in einer leichten Wölbung nach ventral verbreitert und verjüngt sich gleichmäßig geschwungen nach rostral. Die Symphyse erstreckt sich nach caudal bis unter die mesiale Wurzel von P2 inf. Labial sind zwei Foramina mentalia vorhanden. Das Größere mit einem Durchmesser von 1,8 mm liegt unter der mesialen Wurzel von P2 inf. und öffnet sich nach labiorostral. Das Kleinere liegt unter der mesialen Wurzel von P3 inf. und hat einen Durchmesser von 0,7 mm.

Von der Bezahnung ist nur der Caninus erhalten. Er steht nicht in der Zahnreihe, sondern ist leicht nach labial herausgedreht. Seine Krone ist gedrungen und gleichmäßig nach distal gebogen. In der Mitte der Labialseite ist eine deutliche Längsfurche vorhanden, die etwa im unteren Drittel der Krone ansetzt und bis zur Spitze durchzieht. Die Krone besitzt distolingual eine schwache Längskante. Eine weitere Längskante zieht im vorderen Drittel der lingualen Kronenseite herab. Sie biegt 1 mm apikal der Kronenbasis nach distal und läuft in diese aus.

Position und Wurzelstellung der Backenzähne sind anhand der Alveolen rekonstruierbar. Der P1 inf. war einwurzelig und nach mesial geneigt. Zwischen ihm und dem Caninen erstreckt sich ein Diastema von 5 mm Länge. Die beiden folgenden Prämolaren besaßen zwei Wurzeln. Mesial und distal des P2 inf. sind 1 mm kurze Diasteme vorhanden.

Der isolierte vierte Prämolar des Unterkiefers hat einen länglich-ovalen Umriss. Die mesiale Wurzel und ein Teil der Krone fehlen. Vom Protoconid zieht eine scharfe Kante nach distolabial. Sie wird im unteren Drittel durch einen kleinen Nebenhügel (Deuteroconid) unterbrochen, der distolabial auf dem Distalflanke des Protoconids aufgesetzt ist. Das distale Ende der Zahnkrone wird von einem kräftigen Cingulid halbkreisförmig umgeben.

Taxonomie:

Das Mandibularfragment wurde in unmittelbarer Nähe des Unterkieferprämolaren gefunden. Bei der relativen Seltenheit von Fossilmaterial carnivorer Säugetiere ist die Wahrscheinlichkeit groß, das beide Stücke von einem Individuum stammen.

Die Stücke stimmen in allen beobachtbaren Merkmalen mit der Beschreibung von *Semigenetta sansaniensis* durch HEIZMANN (1973) überein. Der für die Gattungsdiagnose entscheidende M1 inf. fehlt jedoch. Trotzdem betrachte ich die Gattungszuge-



Abbildung 31. Semigenetta sansaniensis – Mandibelfragment mit Caninus. a) Ansicht von lingual; b) Ansicht von labial; c) Ansicht von occlusal. Maßbalken: 10 mm.

hörigkeit aufgrund der Lage der Foramina mentalia in Verbindung mit der auch an der rezenten Genetta anzutreffenden labialen Längsfurche des Eckzahns als gesichert (HEIZMANN 1973). Der biometrische Vergleich mit einem Mandibelfragment von S. sansaniensis (SMNS Nr. 5083a) aus Steinheim zeigt eine weitgehende Übereinstimmung der Maße. Die Länge der Strecke zwischen Vorderseite des Eckzahns und der Mitte des P3 inf. ist an beiden Stücken identisch: ebenso der Abstand zwischen der mesialen Flanke des Caninus und den Foramina mentalia. Auch die Querschnitte beider Stücke entsprechen sich. Beim Stück aus der Bohlinger Schlucht standen die ersten drei Prämolaren allerdings etwas enger als bei der Mandibel aus Steinheim. Es ist daher anzunehmen. dass die Zähne etwas kürzer waren als am Vergleichsstück. Dafür ist das rostrale Diastema des vorliegenden Fragments etwas länger. Der P4 inf. aus der Bohlinger Schlucht ist um 0,3 mm schmaler als der Durchschnitt der P4 inf. aus Steinheim. Die Kronenhöhe dieses Zahnes ist 0,9 mm niedriger als die Krone des Vergleichsstücks. Diese Daten deuten darauf hin, dass die Zähne am vorliegenden Stück insgesamt etwas kleiner waren als bei Semigenetta sansaniensis aus Steinheim.

Im Miozän entwickeln sich zwei bis drei Linien von *Semigenetta* nebeneinander. Dabei ist eine kontinuierliche Größenzunahme der Tiere zu beobachten. Die Linie mit der weitesten Verbreitung führt von *S. laugnacensis*, DE BONIS in MN2b und *S. elegans*, DEHM in MN3 und MN4 über *S. repelini*, HELBING (MN4/5) zu *S. sansaninesis* in MN6 und MN7/8 (HEIZMANN 1975, GINSBURG 1999).

HEIZMANN (1973) beobachtet eine sehr geringe innerartliche Größenvariation innerhalb der Steinheimer *Semigenetta*-Population. Ich deute daher die schwächer entwickelte Dentition der vorliegenden *Semigenetta* als Hinweis darauf, dass die Fundstelle Bohlinger Schlucht älter als Steinheim ist. Die Größenabweichungen zwischen dem Material aus der Bohlinger Schlucht und *S. sansaninesis* von Steinheim (MN7) betragen aber alle weniger als einen Millimeter und rechtfertigen keine andere Zuordnung des Materials als zur Art *S. sansaniensis*.

4.11. Ordnung Perissodactyla OWEN, 1848

Familie Rhinocerotidae GILL, 1872 Rhinocerotidae indet.

Material: SMNK-PAL 3944 4. Metaca SMNK-PAL 3957 Distales E Zahnfragment (BS 3)

4. Metacarpale sin. Fragment (BS 6) Distales Ende einer Rippe (BS 2)

Von Nashörnern liegen aus der Bohlinger Schlucht nur wenige, nicht genauer bestimmbare Reste vor. Ein 6×4 cm großer Zahnsplitter lässt sich aufgrund seines dicken, streifigen Schmelzes den Nashörnern zuordnen. Auch Rippenfragment ist als Nashornrest bestimmbar. Nach HEISSIG (mündl. Mitteilung) gehört das Metacarpale-Fragment wahrscheinlich dem Tribus der Aceratheriini an, eine genauere Determination ist aber nicht möglich.

4.12. Ordnung Artiodactyla OWEN, 1848

Familie Moschidae GRAY, 1821 Gattung *Micromeryx* LARTET, 1851 cf. *Micromeryx flourensianus* LARTET, 1851

Material: SMNK-P

MNK-PAL 3939	D4 sup.	5,2 × 4,3
	P3 sup.	6,2 × 4,5
	P4 sup.	4,5 × 5,4
	M sup.	5,9 × - (Fragment)

Beschreibung:

Die Morphologie der vorliegenden Zähne zeigt den typischen Aufbau von Ruminantier-Zähnen (vergl. GENTRY et al 1999). Die Kauflächen besitzen einen D-förmigen Umriss. Labial zeigen die selenodonten Zahnkronen dieser etwa hasengroßen Wiederkäuer kräftige Style. Am P3 und P4 ist zwischen Metaconus und Hypoconus eine kräftige mediale Crista ausgebildet. Am P4 läuft eine zusätzliche Crista vom Hypoconus nach mesial in die Fossette zwischen Paraconus und Hypoconus.



Abbildung 32. cf. *Micromeryx flourensianus.* a) P3 sup.; b) P4 sup.; c) M1/M2 sup (Fragment). Maßbalken: 5 mm

Taxonomie:

Die vorliegenden Zähne stimmen morphologisch und größenmäßig gut mit entsprechenden Fundstücken der Art *Micromeryx flourensianus* aus Steinheim (SMNS) und Thannhausen (BSP) überein. Die sowohl in der Größe als auch in der Morphologie sehr ähnliche Gattung *Lagomeryx parvulus* unterscheidet sich von *Micromeryx* durch etwas niederkronige Zähne mit massigerem, dickerem Schmelz (RÖSSNER, mündl. Mitteilung). Für eine sichere Unterscheidung der beiden Arten ist ein P4 inf. oder M3 inf. erforderlich. Die Zähne aus der Bohlinger Schlucht werden daher als cf. *Micromeryx flourensianus* bestimmt.



Abbildung 33. *Heteroprox larteti* – rechte Geweihstange mit Rosenstock und Teil des Frontale. a) Ansicht von rostral; b) Ansicht von medial. Maßbalken: 10 mm.

Familie Cervidae GRAY, 1821 Gattung *Heteroprox* STEHLIN, 1928 *Heteroprox larteti* FILHOL, 1891

Material: SMNK-PAL 3910

rechte Geweihstange mit Rosenstock und Teil des Frontale.

Beschreibung:

Die Gesamtlänge des vorliegenden Stückes beträgt 111 mm; der Querschnitt der Stange 10 mm proximal der Gabelung 30,5×11,1 mm. Der Rosenstock von ca. 35 mm Länge trägt eine einfache, lateral etwas abgeplattete Gabel, deren Spitzen abgebrochen sind. Im Übergang zwischen Rosenstock und Gabel ist keine Rose ausgebildet. Beide Sprosse der Gabel sind ungefähr gleich stark. Der Sattel zwischen Gabelsprossen ist gleichmäßig geschwungen und scharfgratig. Die Gabel ist durch Furchen skulpturiert, die von proximal nach distal ziehen. Besonders auf der Rostralseite der Gabel sind diese Längsfurchen kräftig. Der Rosenstock sitzt dem Orbitaldach des Frontale auf. Eine Bruchkante auf der Externseite der Rosenstockbasis zeigt, dass der Rosenstock einige mm medial des dorsalen Orbita-Randes ansetze. Auf der rostralen Seite der Rosenstockbasis öffnet sich das Foramen supraorbitale. Es besteht aus einer in caudorostraler Richtung gestreckten Grube, die nach caudal spitz zuläuft. Von dieser Grube führt ein Kanal in die Orbita. Der rostrale Teil der Grube fehlt.

Taxonomie:

Vergleiche mit Geweihstücken von *H. larteti* aus Sansan und Steinheim zeigen eine Übereinstimmung in allen diagnostischen Merkmalen. Das Stück aus der Bohlinger Schlucht zeigt sämtliche von STEHLIN (1928) beschrieben Geweihmerkmale für *Heteroprox larteti*. Die Stellung des Rosenstocks auf dem Orbitaldach und das Fehlen einer eigentlichen Rose sind zu beobachten. Auch die Lage und Ausbildung des Foramen supraorbitale entsprechen der Beschreibung STEHLINS. Die Maße der Stange entsprechen den von DEHM (1944) angegebenen Werten für *Heteroprox larteti*. Ohne Zweifel gehört das beschriebene Stück aus der Bohlinger Schlucht dieser Art an.

Gattung *Dicrocerus* LARTET, 1837 *Dicrocerus elegans* LARTET, 1837

M1/2 sup. sin.	15,1 × 17,5 (BS 3)			
M sup. sin.	15,8 × 18,2 (BS 6)			
M3 sup. sin.	15,0 × 17,4 (Länge			
	ergänzt, BS 6)			
linke Geweihstan	ge, Abwurf; (BS 6)			
rechte Geweihstange, Abwurf; (BS 2				
	M1/2 sup. sin. M sup. sin. M3 sup. sin. linke Geweihstan rechte Geweihsta			

Beschreibung:

Molaren

Die selenodonten Zahnkronen der oberen Molaren besitzen einen kräftig gerunzelten Schmelz. Am Protoconus klafft zwischen dem posterioren Ende der verkürzten Postprotocrista und der Prähypocrista ist eine deutliche Lücke, die erst bei sehr stark abgekauten Zähnen verschwindet. Auf der labialen Seite des Protoconus ist an allen Zähnen eine Neocrista ausgebildet. Auf der lingualen Kronenseite verläuft ein kräftiges Cingulum.

Geweihstangen

Beide Abwurfstangen sind einfache Gabeln, deren Sprosse über einen breiten Sattel verbunden sind. Der rostrale Spross ist etwas schlanker. Die Gabel, deren Sprosse



Abbildung 34. *Dicrocerus elegans* – linke Geweihstange, Ansicht von lateral. Maßbalken: 10 mm.



Abbildung 35. *Dicrocerus elegans* – rechte Geweihstange, Ansicht von medial. Maßbalken: 10 mm.

durch kräftige Längsfurchen skulpturiert sind, besitzt eine Rose. Die Rose ist auf Intern- und Externseite der Stange kräftig ausgebildet. Die Sprosse entspringen direkt aus der Rose. Bei SMNK-PAL 3907 sind die Spitzen beider Sprosse abgebrochen. Vom rostralen Spross sind bis zur Basis der Gabel 68 mm erhalten, vom caudalen Spross 50 mm. Die Höhe der Gabel von der Basis bis zum Sattel beträgt 21,5 mm. Die Längsfurchen der Externseite beider Sprosse bilden am proximalen Gabelende deutlich hervortretende Perlen. Die Unterseite der in caudorostraler Richtung gestreckten, länglich-ovalen Rose ist durch einen scharfen Grat begrenzt wird. Hier setzte der Rosenstock an. Diese Abwurffläche hat einen Durchmesser von 25,6 × 15,2 mm und ist leicht nach medial geneigt.

Von der Stange SMNK-PAL 3909 ist nur die Internseite der Gabel mit beiden Sproßansätzen und der halben Rose erhalten. Die Externseite fiel der Verwitterung zum Opfer und gibt den Blick auf die innere Knochenstruktur des Geweihs frei. Die proximalen Enden der Sprosse sind lateral abgeplattet und laufen in eine kräftige Rose aus. Die Höhe der Gabel von der Abwurffläche zum Sattel beträgt 34,5 mm. Die Abwurffläche hat in caudorostraler Richtung einen Durchmesser von 34 mm und ist, wie die gesamte Rose, deutlich nach intern geneigt.

Taxonomie:

Die im Mittelmiozän in Mitteleuropa weit verbreiteten Hirscharten *Euprox furcatus* und *Dicrocerus elegans* tragen beide einfache Gabelgeweihe, deren Stangen

Tabelle 3: Statistische Zahnwerte für Dorcatherium crassum

durch Rosen scharf vom Rosenstock abgegrenzt sind. STEHLIN (1928) weist auf die Unterscheidungsmerkmale hin, die durch die Form der Rose gegeben sind. Bei Euprox verjüngt sich der Stangendurchmesser oberhalb der Rose wieder etwas, um dann in einigem Abstand über der Rose in die Gabel zu münden. Bei Dicrocerus entspringen die Gabelsprosse direkt aus der Rose, eine Verjüngung direkt oberhalb der Rose ist nicht vorhanden. Die Abwurffläche der Rose ist bei Dicrocerus deutlich oval und nach medial geneigt. Dem steht die mehr kreisförmige und schwach nach lateral geneigte Rose von Euprox gegenüber. Dicrocerus ist in Mitteleuropa nur durch die Art elegans bekannt (HEIZ-MANN 1996). Beide Stücke aus der Bohlinger Schlucht zeigen die für Dicrocerus elegans typische Ausformung der Rose und werden dieser Art zugerechnet. Das Material aus der Bohlinger Schlucht stimmt mit D. elegans aus Sansan vollkommen überein, wie der Vergleich mit Originalmaterial im Naturhistorischen Museum in Basel zeigt.

Die Molaren lassen sich anhand des kräftigen Lingualcingulums von den Molaren der Gattungen *Heteroprox* und *Euprox* unterscheiden, an denen dieses Cingulum nicht oder nur schwach ausgebildet ist. Von *Dorcatherium* unterscheiden sich die vorliegenden Zähe durch ihre höheren, selenodonten Kronen.

Familie Tragulidae MILNE-EDWARDS, 1864 Gattung *Dorcatherium* KAUP, 1834 *Dorcatherium crassum* LARTET, 1851

Material:			
Einzelzähne:			
SMNK-PAL 3918		D2 inf. sin.	11,6 × 5,1
		P3 inf. sin.	11,0 × 6,2
		beide Zähne ge	ehören zu einem
		Individuum	
SMNK-PAL 3918		P3 inf. dext.	12,2 × 4,8
SMNK-PAL 3917		M1/2 inf. dext.	11,1 × 7,0
SMNK-PAL 3916	(1)	M3 inf. dext.	17,7 × 8,5
	(2)	M3 inf. dext.	18,0 × 8,6
SMNK-PAL 3915	(1)	M sup. sin.	12,6 × 15,1
	(2)	M sup. sin.	12,7 × 14,5
	(3)	M sup. dext.	11,5 × 13,4
			(Länge ergänzt)
	(4)	M sup. dext.	12,9 × 14,8
Kieferfragmente:			
SMNK-PAL 3913	Fragm	nent des linken M	landibelastes mit
	0	P3 inf. sin.	$12,4 \times 5,4$
		P4 inf. sin.	$11,4 \times 5,9$

Position	osition M sup		P3 inf		P4 inf		M1/M2 inf		M3 inf	
	L	в	L	В	L	В	L	В	L	В
n	5	5	3	3	1	1	2	2	2	2
min	11,5	13,4	11,0	4,8	11,4	5,9	11,1	7,0	17,7	8,5
max	12,9	15,1	12,4	6,2	11,4	5,9	11,5	7,2	18,0	8,6
Х	12,32	14,28	11,86	5,46	11,4	5,9	11,3	7,1	17,85	8,55



Abbildung 36. *Dorcatherium crassum* – linkes Mandibelfragment mit P3 bis M1. a) Ansicht von occlusal; b) Ansicht von lingual. Maßbalken: 10 mm.

M1 inf. sin.	11,5 × 7,2	
	(Länge ergänzt)	
SMNK-PAL 3914	Fragment der rechten	Maxillarbezah-
	nung mit	
	D3 sup. dext.	9,4 × 8,6
	D4 sup. dext.	10,3 × 10,4
	M1 sub dext	11.9×13.6

Beschreibung:

h

Kieferfragmente

Vom linken Mandibelast existiert ein Mittelstück von 5,7 cm Länge mit den Zähnen P3, P4 und M1. Die posteriore Hälfte von M1 fehlt. Von P2 sind die unteren Enden der Alveolen sichtbar, seine Wurzelstellung ist damit rekonstruierbar. Das labial liegende Foramen mentale befindet sich senkrecht unter dem anterioren Wurzelansatz von P2. Der Eintrittsbereich des Foramen mentale ist nach rostral geweitet. Die Zähne sind stark abgekaut.

Das 3,6 cm lange Stück des rechten Maxillare trägt neben einem M1 die Milchzähne D3 und D4. Vom Gaumenbereich ist ein schmaler Streifen erhalten. Die einzelnen Zähne sind kaum abgekaut und unter Molaren beschrieben.

Die Unterkieferzähne

Prämolaren

Alle Prämolaren zeigen, wie die Molaren eine kräftige Schmelzrunzelung. Die Krone wird von einem Haupthöcker gebildet und ist länglich-oval umrissen. Am P3 sind an den zentralen Haupthöcker mesial und distal zwei Nebenhöcker angegliedert, die nur die halbe Kronenhöhe erreichen. Die Spitzen der Nebenhöcker gehen bei stärkerer Abnutzung der Zähnen verloren. Die Höcker sind besonders auf der lingualen, schwächer auf der labialen Flanke der Krone durch Furchen voneinander abgesetzt. Vorder- und Hinterarm der Höcker liegen alle auf der Medianen und bilden eine mesiodistal verlaufende Schneide, deren Enden nach lingual umbiegen. Nach FAHLBUSCH (1985) und GENTRY et al. (1999) trägt besonders der P4 für *Dorcatherium* charakteristische Merkmale: Von der zentralen Spitze ausgehend, ziehen ein lingualer und ein labialer Grat nach distal. Sie umgeben eine tiefe Furche, deren distales Ende nach lingual umbiegt. Die Furche zieht nach mesial fast bis zur Kronenmitte und bleibt auch bei stark abgekauten Zähnen sichtbar. Der distale Nebenhöcker des P3 zeigt die gleiche Furche, allerdings wesentlich kürzer. P2 und P1 liegen nicht vor.

Molaren

Die brachyodonten Zähne besitzen, von occlusal gesehen, einen asymmetrischen, 8-förmigen Kronenumriss. Der Umriss ist mesial und distal im Bereich der Kontakt-Fassetten abgeplattet. Am M3 inf. schließt sich distal ein gleichmäßig gerundeter Lobus an. Der Schmelz ist kräftig gerunzelt. Den wenig selenodonten Außenhöckern (Proto- und Hypoconid) stehen breite Innenhöcker (Meta- und Entoconid) gegenüber. Die drei unteren Molaren zeigen die für Dorcatherium charakteristische Verbindung der vier Haupthöcker (vergl. z.B. MOTTL 1961, FAHLBUSCH 1985). Bei diesem sog. Dorcatherium-Muster (MOTTL 1961) sind die Hinterarme von Meta- und Protoconid, Postmeta- und Postprotocristid, in jeweils zwei Leisten aufgespalten: Von der Spitze des Metaconids ziehen eine Lingualleiste und eine labial gelegene linguale Medianleiste nach distal. Die Lingualleiste endet an der Basis des Metaconids. Diese Lingualleiste ist von der lingualen Medianleiste durch die distolingual verlaufende "Dorcatherium-Falte" (GENTRY et al. 1999) im Metaconid getrennt. Von der Spitze des Protoconids zieht eine Labialleiste nach distal und eine lingual gelegene labiale Medianleiste nach distolingual. Diese beiden Leisten stehen V-förmig zueinander. Die Spitze dieses V liegt auf dem Protoconid während es sich nach distolingual öffnet. Beide Schenkel des V begrenzen eine Furche, die bei stark abgekauten Zähnen sehr kurz werden kann. Linguale und labiale Medianleiste vereinen sich kurz vor dem gemeinsamen Übergang in den Vorderarm des Entoconids. Der Vorderarm der Hypoconids geht in die Labialleiste des Protoconids über. Der Übergang ist durch eine kleine Einschnürung gekennzeichnet. Der Hinterarm des Hypoconids läuft bis auf die Lingualseite der Krone hinüber.

Der posteriore Lobus des M3 liegt etwa auf der Mediane der Krone. Seine kräftige Labialleiste berührt den Hypconidhinterarm, während die schwächere Lingualleiste durch eine Einschnürung und Schmelzfältelungen vom Hypoconidhinterarm getrennt ist. Bei SMNK-PAL 3916 (2) ist in der zwischen beiden Leisten liegenden Synklinale ein zusätzlicher Grat ausgebildet, der nach mesiolingual verläuft und die Lingualleiste vom Hypoconidhinterarm trennt. Mesial besitzen alle unteren Molaren ausgeprägte Cingulide, die sich an-



Abbildung 37 *Dorcatherium crassum.* a) M3 inf. dext.; b) M1/M2 inf. dext.; c) P3 inf. dext. Ansicht von occlusal; d) P3 inf. dext. Ansicht von labial; e) M1/M2 sup. sin. Maßbalken: 10 mm.

deutungsweise auf der Labialseite fortsetzen. Der M1 oder M2 zeigt ein deutliches distales Cingulid, während dieses am hintere Lobus des M3 nur schwach zu erkennen ist. Zwischen Protoconid und Hypoconid steht auf der Labialseite ein kräftiges Ectostylid. Zusätzlich ist am M3 labial zwischen Posteriorlobus und Hypoconid ein kleines Postecostylid ausgebildet.

Oberkieferzähne

Die brachvodonten Zahnkronen besitzen einen kräftig gerunzelten Schmelz. Das Lingualcingulum setzt auf der mesialen Seite des Protoconus ein und zieht bis an die Basis des Hypoconus. Im Bereich der Synklinale zwischen Proto- und Hypoconus ist das Lingualcingulum verbreitert. Hier am Fuß des Hypoconus erhebt sich ein kleines Entostyl. Auf der Labialseite sind Paraund Mesostyl stark ausgeprägt. Sie sind durch Furchen vom mesiolabialen Bereich von Para- und Metaconus abgesetzt. Der Hypoconus ist breit-halbmondförmig. Sein Vorderarm kappt den Hinterarm des Protoconus, sodass dieser bereits am Hypoconus endet. Bei zwei Exemplaren zeigt der Protoconus im Bereich der verkürzten Postprotocrista eine kleine Einfaltung nach lingual. Maxillare Prämolaren liegen bis jetzt nicht vor. Die Milchzähne zeigen die gleiche Morphologie wie die

Oberkiefer-Molaren. Lediglich am D2 ist der Protoconus so weit nach anterior versetzt, dass die Präprotocrista distolingual zum Paraconus verläuft. Die Milchmolaren sind deutlich kleiner als die Molaren.

Taxonomie:

Das oben beschriebene Material stammt zweifelsfrei von Dorcatherium.

Die unverwechselbare Zahnmorphologie von *Dorcatherium* zeigt allerdings bei den einzelnen Arten innerhalb der Gattung kaum signifikante Unterschiede. Eine Artunterscheidung wird daher bis heute hauptsächlich auf Grundlage der absoluten Größe vorgenommen (FAHL-BUSCH 1985, GENTRY et al. 1999). Auf Artniveau besitzen v.a. P4 und M3 des Unterkiefers so deutlich getrennte Zahngrößenklassen, dass eine Zuordnung auch von Einzelzähnen sicher möglich ist. Die Zugehörigkeit zu Dorcatherium guntianum, der kleinsten Dorcatherium-Art, ist sicherlich auszuschließen, da die Zähne aus der Bohlinger Schlucht dafür zu groß sind. Dagegen stimmen die Zahnmaße mit der in Europa häufigsten Art Dorcatherium crassum überein. Von der etwa gleichgroßen Art Dorcatherium naui unterscheiden sich die vorliegenden Zähne durch eine etwas niedrigere Kronenhöhe (Röss-NER, mündl. Mitteilung). Alle oben angeführten Zähne, besonders die signifikanten P4 und M3 des Unterkiefers liegen im Größenbereich von D. crassum verschiedener Fundstellen. Ich ordne die Zähne daher dieser Art zu. Ein Vergleich des Mandibelfragment der Bohlinger Schlucht mit der in GENTRY et al. (1999) abgebildeten D. crassum-Mandibel von Griesbeckerzell zeigt: Zahnform, Höhe und Umriss des Mandibulare, Form und Lage der Foramen mentale stimmen völlig überein und lässt an der Zugehörigkeit zu D. crassum keinen Zweifel. Das Oberkieferfragment stelle ich aufgrund der Größe des M1 ebenfalls zu D. crassum.

Familie Bovidae GRAY, 1821 Gattung *Eotragus* PILGRIM, 1939 *Eotragus clavatus* (GERVAIS, 1850)

Material:

SMNK-PAL 3912

Mandibelfragment dext. mit M1 inf. - M3 inf. (BS 6)

Beschreibung:

Das rostrale Ende der Mandibel ist ab dem Diastema zwischen Incisivus und P2 abgebrochen. Am caudalen



Abbildung 38. *Eotragus clavatus* – rechter Mandibelast, Ansicht von labial; Maßbalken: 10 mm.

Abbildung 39. *Gomphotherium* sp. – D3 inf. sin. a) Ansicht von occlusal; b) Ansicht von lingual.

Ende fehlen der Processus articularis und der Processus coronoideus. Die ventrale Kante des Dentale ist, von lateral gesehen, gleichmäßig konvex gebogen und, von ventral gesehen, leicht S-förmig. Der Querschnitt des Dentale ist schlank-oval und nur lingual im Bereich der Molaren-Wurzeln etwas verbreitert. Nach caudal verbreitert sich der Knochen dorsoventral. Direkt caudal des M3 biegt der Ansatz des Processus coronoideus steil nach dorsal. Auf der labialen Fläche des Kiefergelenks ist ein nach rostral gebogener Wulst für der Ansatz der Kaumuskulatur sichtbar. Das Foramen mentale liegt auf Höhe der distalen Wurzel des P2 auf der Labialseite des Dentale und ist nach rostral geöffnet.

Von der Bezahnung sind die drei unteren Molaren erhalten. Die Stellung der Prämolaren ist anhand der Wurzelreste und Alveolen rekonstruierbar. Von occlusal gesehen, haben die selenodonten Kronen der Molaren einen gerundet rechteckigen bis B-förmigen Umriss. Sie sind leicht nach mesial geneigt und besitzen eine schwach gerunzelten Schmelz. Die Flanken der stark abgekauten Kronen stehen labial und lingual parallel zu einander und sind höher als bei Cerviden (GENTRY et al. 1999). Die Lingualflanken von Entoconid und Metaconid sind schwach konvex gewölbt und tragen keine Metastylide. Labial befindet sich im Synklinid zwischen Proto und Hypoconid ein Ectostylid. Die Kronen besitzen an mesialer und distaler Flanke schwache Cingulide.

Taxonomie:

Am vorliegenden Stück sind die Kronen trotz starker Usur höher als bei gleichgroßen Cerviden. Die Mandibel aus der Bohlinger Schlucht kann daher den Boviden zugeordnet werden, deren selenodonte Gebisse im Miozän zunehmend höhere Kronen bekommen (GENTRY et al. 1999). Innerhalb der Boviden zeigt das Stück beste Übereinstimmung mit *Eotragus*. Im Naturhistorischen Museum zu Basel wurde das Stück mit zwei Mandibeln von *Eotragus clavatus* aus Sansan (SS 5789, SS 5790) verglichen. Die dabei festgestellte vollkommene Übereinstimmung aller Merkmale rechtfertigt die Zuordnung des Unterkiefer-Astes aus der Bohlinger Schlucht zu *Eotragus clavatus*.

4.13. Ordnung Proboscidea ILLIGER, 1811

Familie Gomphotheriidae HAY, 1922 Gattung *Gomphotherium* BURMEISTER, 1837 *Gomphotherium* sp.

Material:

SMNK-PAL 3906 D3 inf. sin. 39,8 × 23,8 (BS 3)

Beschreibung:

Die vorliegende Zahnkrone sitzt einer kalzitisch verfestigten Linse aus Krokodilschicht-Material auf und ist aus mehreren Einzelteilen zusammengesetzt worden. Kleine Teile des Zahnschmelzes fehlen.

Die in occlusaler Ansicht länglich-oval umrissene Krone des Milchmolaren ist bunodont mit hoch aufragenden Höckern. Der Zahn besitzt zwei Joche. Das mesiale Joch (Joch I) wird aus Meta- und Protoconid aufgebaut, und zieht von mesiolabial nach distolingual diagonal zur Mediane der Krone. Das distale Joch (Joch II), aus Ento- und Hypoconid aufgebaut, zieht von distolabial nach mesiolingual. Beide Joche konvergieren nach lingual. Joch I ist 5mm höher als Joch II. Mesial des Joches I liegt ein Anteroconid, dessen Höhe die halbe Kronenhöhe erreicht. Distal des Joches Il endet die Krone im sog. "hinteren Anhang" (sensu GÖHLICH 1998, 19). Dieser wird durch drei transversal angeordnete Höcker aufgebaut, die ca. ein Drittel der Kronenhöhe erreichen. Zwischen den Haupthöcker ist die von distal nach mesial durchlaufende Medianfurche eingetieft. Im Sattel zwischen Joch I und Joch II steht labial der Mediane, ("prätrit" sensu VACEK 1877 in GÖHLICH 1998, 20), der Sperrhöcker, dessen Apex auf halber Kronenhöhe liegt. Den vier Haupthöckern sind 3 bis 5 mm niedrigere Nebenhöcker angegliedert. Diese liegen bei Meta- und Entoconid auf der Lingualseite, bei Proto- und Hypoconid auf der Labialseite. Sie stehen adaxial, d.h. näher an der Medianfurche als die Haupthöcker.

Taxonomie:

Die geringe Anzahl der Joche und die einzeln stehenden Höcker der bunodonten Krone weisen den Zahn eindeutig als *Gomphotherium*-Milchzahn aus (GÖHLICH 1998, 1999). Eine artliche Zuordnung kann allerdings an einzelnen Milchzähnen nicht vorgenommen werden.

5. Biostratigraphische Einstufung der Fundstellen

Die Fundstellen werden nach dem System der "European Neogene Mammal Faunal Zones" (MN-Zonen) biostratigraphisch eingeordnet (vergl. STEININGER et al. 1996, MEIN 1999). Die einzelnen Zonen sind durch Groß- und Kleinsäugerfaunen von Referenzlokalitäten definiert und keine chronostratigraphischen Zonen im eigentlichen Sinne (FAHLBUSCH 1981). Neben der stratigraphischen Reichweite einzelner Arten und Gattungen bildet das evolutive Niveau der Kleinsäuger-Taxa die Grundlage der Zonierung. Durch die schnelle Veränderung der Zahnmerkmale, insbesondere bei den Rodentia, können im Miozän Zeitbereiche mit einer Dauer von 500 ka. in Einzelfällen bis 300 ka ausgegliedert werden (BOLLIGER 1992, BÖHME 2003). Zusätzlich werden die einzelnen MN-Zonen durch bestimmte Säugetier-Vergesellschaftungen (associations) charakterisiert (MEIN 1999).

Für die Alterseinstufung wurden das stratigraphische Erst- und Letztauftreten der in den Fundstellen nachgewiesenen Säugetier-Taxa aus der Literatur zusammengestellt (Abb. 40). Zusätzliche biostratigraphische Informationen lieferte das Entwicklungsniveau von *Cricetodon* cf. *sansaniensis*, welches mit *Cricetodon* der regionalen Referenzfaunen aus den Fundstellen Sagentobel und Mettlen 4 (Schweizer Molasse) verglichen wurde. Diese Fundstellen lassen sich absolut datierbaren Schichten zuordnen.

Bohlinger Schlucht 3 (517 m ü.NN)

Unter den Großsäugern sind 2 Taxa für eine biostratigraphische Einordnung geeignet: Die Arten *Heteroprox larteti* und *Dicrocerus elegans* tauchen stratigraphisch erstmals im mittleren Bereich von MN5 auf. *Heteroprox larteti* ist bis in die Zone MN7/8 nachgewiesen, wäh-

	MN3	MN4	MN5	MN6	MN7/8	MN9	MN 10	MN11
Plesiosorex aff germanicus								
Galerix exilis			-					
Paláosciurus sutteri								
Heteroxerus huerzleri								
Steneofiber minutus		-			-			
Steneofiber cf. depereti								
Paraglirulus werenfelsi								
Megacricetodon minor								
Megacricetodon germanicus								
Cricedodon cf sansaniensis								
Prolagus oeningensis								
Lagopsis versus							-	
Eurolagus fontannesi			_					
Semigenetta sansaniensis								
cf Micromeryx flourensianus				_				
Heteroprox larteti								
Dicrocerus elegans		_	-					
Dorcatherium crassum	1	_						
Eotragus clavatus			_					
Gomphotherium angustiden								

Abbildung 40. Stratigraphische Verbreitung der in den Fundstellen BS 3 und BS 6 vorkommenden Säugetiere. rend die stratigraphische Verbreitung von *Dicrocerus elegans* auf die Zonen MN5 bis MN6 beschränkt ist (GENTRY et al. 1999). Unter den Kleinsäugern aus dieser Fundstelle werden 2 Taxa zur Alterseinstufung herangezogen: Nach ZIEGLER (1999) repräsentiert der Erinaceide *Galerix exilis* die Zone MN6.

Für eine genauere zeitliche Einordnung ist Cricetodon cf. sansaniensis besonders geeignet. Diese Art ist auf die Zonen MN6 und MN7/8 beschränkt. In diesem Zeitraum verändern sich an dieser Art Merkmale und Größe der Zähne signifikant, (FAHLBUSCH 1964, EN-GESSER 1972, BOLLIGER 1994, RUMMEL & KÄLIN 2003). Die Zähne der jüngeren Formen nehmen gegenüber den älteren Formen an Größe zu. Zudem zeigen Populationen der Cricetodon sansaniensis-Gruppe aus jüngeren Fundstellen (höchste MN6 oder jünger) selten ein Metalophulid II am M1 inf., d.h. sie besitzen häufig nur noch ein Metalophulid I. Die älteren Formen zeigen dagegen am M1 inf. immer Metalophulid I und II. Einer der drei unteren M1 von Cricetodon cf. sansaniensis aus der Bohlinger Schlucht besitzt nur ein Metalophulid I. Die anderen M1 inf. zeigen dagegen Metalophulid I und II, wie es für C. sansaniensis von der europäischen Referenzlokalität für MN6 und Typuslokalität dieser Art, Sansan in Südfrankreich, die Regel ist. Insgesamt ist C. cf. sansaniensis aus der Bohlinger Schlucht etwas kleiner als die Typus-Art aus Sansan (Abb 31), und ist daher sicherlich älter. Ein Vergleich von Cricetodon cf. sansaniensis aus der Bohlinger Schlucht mit den Cricetodon-Formen der regionalen Referenzfaunen von Sagentobel und Mettlen 4 aus der Schweizer Molasse erlaubt eine genauere stratigraphische Einordnung der Fundstelle. Cricetodon cf. sansaniensis aus der Bohlinger Schlucht ist größer als Cricetodon aff. aureus aus Sagentobel, erreicht aber nicht die Größe von C. cf. sansaniensis aus Mettlen 4. Nach BOLLIGER (2000) repräsentiert Sagentobel den unteren Teil von MN6. RUMMEL & KÄLIN (2003) bezeichnen Mettlen 4 als hohe MN6. Die Fundstelle BS 3 ist folglich jünger als Sagentobel, aber älter als Mettlen 4, und wird als mittlere MN6 eingestuft. Das absolute Alter der Fundstelle liegt damit zwischen 14,5 Ma (Sagentobel) und 14,2 Ma (Mettlen 4) (vergl. STEINIGER 1999).

Bohlinger Schlucht 6 und Bohlinger Schlucht 1 (535 m ü.NN)

Diese Fundstelle BS 6 liegt im Profil der Bohlinger Schlucht etwa 80 m südlich und 18 m höher als BS 3. Die Fundstelle ist daher sicher jünger als BS 3, auch wenn innerhalb der monotonen Steinbalmensande eine direkte lithostratigraphische Korrelation nicht möglich ist, da keine Leithorizonte existieren.

Die biostratigraphisch aussagekräftigen Faunenelemente dieser Fundstelle sind die gleichen, wie in Fundstelle BS 3. Die wenigen Belege von *Cricetodon* cf. *sansaniensis* dieser Fundstelle zeigen keine signifikanten Unterschiede zu den Belegen dieses Hamsters



Abbildung 41. Synoptisches Profil zur Stratigraphie und Palökologie der OSM in der Bohlinger Schlucht

aus BS 3. Folglich ist auch die Fundstelle BS 6 dem mittleren Bereich der Säugerzone MN6 zuzuordnen. Die Fundstelle BS 1 liegt auf gleicher Höhe über NN 23 m südlich von BS 6 und besitzt demzufolge wahrscheinlich ein ähnliches Alter wie BS 6. Diese Fundstelle ist aufgrund ihres Fossilinhaltes und ihrer Höhenlage über NN höchstwahrscheinlich mit dem Unteren Pflanzenlager (HANTKE 1954) identisch.

Bohlinger Schlucht 4 (580 m ü.NN) und Bohlinger Schlucht 2 (590 m ü.NN)

25 m oberhalb der Fundstelle BS 6 steht die Krokodilschicht der Fundstelle BS 4 an. Aus dieser Fundstelle liegt als einziges Säugetier *Steneofiber minutus* vor, der aus den Zonen MN4 bis MN11 nachgewiesen wurde und daher für stratigraphische Aussagen unbrauchbar ist. 10 m darüber liegt im Profil auf 590 m ü.NN die Fundstelle BS 2, aus der *Dicrocerus elegans* nachgewiesen wurde. Diese Art kommt in MN5 und MN6 vor. Aufgrund der Höhenlage im Profil sind die Fundstellen BS 4 und BS 2 jünger als BS 6 (mittlere MN6), und repräsentieren daher wahrscheinlich hohe MN6. Im Hangenden ist die Fundstelle BS 2 durch eine 10 m mächtige Lage aus Steinbalmensanden von der Basis des Oberen Pflanzenlagers ("Schrotzburger Mergel", 600 m ü.NN) getrennt.

Das Obere Pflanzenlager repräsentiert in der Bohlinger Schlucht die Oberen Öhniger Schichten, die am Schie-

ner Berg aus Mergeln und Süßwasserkalken aufgebaut sind (RUTTE 1956). Umfangreiche lithostratigraphische Untersuchungen am Schiener Berg durch RUTTE (1956) ergaben, dass die Mergel des Oberen Pflanzenlagers mit den Mergeln im Hangenden der Kalke des (ehemaligen), 4 km südöstlich gelegenen oberen Öhniger Steinbruches zu korrelieren sind. Der aus den Kalken der Oberen Öhninger Schichten nachgewiesene Cervide Palaeomeryx eminens erlaubt eine Einstufung der Öhninger Fundstellen in die Säugerzone MN7, (GENTRY et al. 1999). Das bedeutet, dass die im Hangenden der Öhniger Fundstellen anstehenden Mergel, die in der Bohlinger Schlucht als "Schrotzburger Mergel" (= Oberen Pflanzenlager) ausstreichen, gleich alt oder etwas jünger sind und mit hoher Wahrscheinlichkeit ein der Zone MN7 entsprechendes Alter besitzen. GREGOR (1990, in MAI 1995) ordnet die Flora des Oberen Pflanzenlagers der Phytozone "OSM 3b2" zu, die mit MN7 korreliert ist. Folglich bilden die 10 m Steinbalmensande zwischen 590 m ü.NN (BS 2) und 600 m ü.NN (Oberes Pflanzenlager) im Profil der Bohlinger Schlucht den Übergangsbereich von MN6 nach MN7. Vermutlich markiert die lithologische Grenze zwischen den Steinbalmensanden im Liegenden und den Mergeln der Oberen Öhniger Schichten im Hangenden die Lage der biostratigraphischen "Grenze" zwischen MN6 und MN7

Insgesamt repräsentieren die in der Bohlinger Schlucht aufgeschlossenen Steinbalmensande und Oberen Öhniger Schichten also einen Zeitbereich, der mittlere und obere MN6 und untere MN7 umfasst. Setzt man für die Fundstelle BS 6 (535 m ü.NN) ein absolutes Alter von mindesten 14.2 Ma und für die biostratigraphische Grenze zwischen MN6 und MN7 an der Basis des Oberen Pflanzenlagers (600 m ü.NN) 13,5 Ma an (vergl. STEINIGER et al. 1999), so beträgt die minimale Sedimentationsdauer der im Profil aufgeschlossenen 65 m Steinbalmensande 700 ka. Hantke (1954, 90) vermutet, dass das unteren Pflanzenlager (= BS 1, 535 m ü.NN) nur 16 bis 20 ka älter als das Obere Pflanzenlager ist. Aufgrund der hier vorgestellten biostratigraphischen Situation wird dieser Altersunterschied als viel zu gering angesehen. Zwischen Unterem und Oberem Pflanzenlager erstreckt sich ein Sedimentationszeitraum von mindestens 700 000 Jahren (vergl. Abb. 41).

6. Paläoökologie

6.1. Genese der Fundstellen

Die Sedimente der Glimmersandrinne sind fluviatil transportiert worden. Dies ist z.B. direkt aus der Schrägschichtung der Sandkörper, der Oberflächenbeschaffenheit der Körner und nicht zuletzt aus den stellenweise dachziegelartig eingeregelten Unio-Schalen ersichtlich (RUTTE 1956). Zahlreiche zusätzliche Beobachtungen vervollständigen das Bild der Flusslandschaft. Die den Glimmersanden eingeschalteten Krokodilschichten sind typische Aufarbeitungs-geröll-Lagen (RUTTE 1956, SCHREINER 1973), deren Genese mit dem "Point bar"-Modell für mäandrierende Flüsse beschrieben werden kann (COLLINSON 1978 in FÜCHTBAU-ER 1988). Durch Unterschneidung wird der Prallhang erodiert und das abgetragene Material durch den fluviatilen Transport sortiert. Die ausgewaschenen Grobsedimente werden als Sohlenfüllung (channel lag) am Grunde des Flussbettes resedimentiert, feinere Fraktionen kommen am Gleithang zur Ablagerung (point bar deposits) oder werden abgeführt. Dieser Prozess führt zu einer lateralen Verlegung der Fließrinnen, deren grobklastische Sohlenfüllung dabei flächig quer zur Fließrichtung geschüttet wird. Im Aufschluss ist diese dann als horizontal gelagerte Bänke oder als Linsen zu erkennen. Damit sind die Krokodilschichten in erster Linie das Ergebnis eines kontinuierlichen Erosions- und Aufarbeitungsprozesses durch mäandrierende Flüsse. Kurzzeitige Überflutungsereignisse, die RUTTE (1956, 153) als Ursache für die Genese der Krokodilschichten anführt, spielten sicherlich eine untergeordnete Rolle.

Die kantigen Mergelbrocken und -scherben, die den Hauptanteil des Krokodilschicht-Materials bilden, weisen auf kurze Transportwege hin. Liefergebiete waren dabei im Prallhang und oberflächlich anstehende Mergelbänke oder eingetrocknete Hochwassersedimente (overbank deposits), die hinter dem Uferwall abgelagert wurden.

Die Form und Ausdehnung der Mergelbänke innerhalb der Glimmersande zeigen an, dass diese am Grunde von sehr langsam fließenden oder stehenden Gewässern sedimentiert wurden. Sandreiche Mergel wurden dabei in Altwasserarmen abgelagert, die mit der Hauptfließrinne in Verbindung standen, während sich die tonreichen Mergel in von der Fließrinne abgeschnürten Totwasserbereichen (oxbow-lakes) absetzten.

Das Gesteinsmaterial, welches der Fluss aus Nordosten mit sich führte, wurde durch kontinuierlichen Transport und wiederholte Umlagerung sehr gut sortiert. Im Bereich der Glimmersandrinne kamen überwiegend glimmerreiche Quarzsande mit einer durchschnittlichen Korngröße von 0,2 mm zu Ablagerung, die heute die Zusammensetzung und das Korngrößenspektrum der Steinbalmensande dominieren. Über das HJULST-RÖM-SUNDBORG-Diagramm (FÜCHTBAUER 1988) lässt sich abschätzen, dass die mittlere Fließgeschwindigkeit des Flusses 15 cm über Grund etwa 15 cm pro Sekunde betragen haben muss. Aus den sedimentologischen Daten ergibt sich so das Bild eines langsam fließenden, mäandrierenden Flusses, dessen Fließrinne von Altwasserarmen gesäumt war.

6.2. Taphonomie

Fossile Reste sind innerhalb der Krokodilschichten statistisch verteilt und nicht eingeregelt. In der Fundstelle BS 6 sind Knochen- und Geweihfragmente in einer den Aufarbeitungsgeröllen eingeschalteten sandigen Zwischenschicht angereichert. Die fossilführenden Krokodilschichten sind nach der Klassifikation von Fossillagerstätten durch SEILACHER (1970) Konzentratlagerstätten vom Seifen-Typ. Nach TOBIEN (1968) lassen sich die Krokodilschichten aufgrund ihres Bildungsmilieus den fluviolakustrinen Fossillagerstätten vom Molasse-Typ zuordnen.

Erhaltungsfähigkeit und Erhaltungszustand

Generell wird der Inhalt einer Taphozönose durch die Erhaltungsfähigkeit der Organismenreste bestimmt. Erwartungsgemäß sind in der Bohlinger Schlucht Reste von Organismen mit dünnen Schalen oder leicht zerbrechlichen Knochen unterrepräsentiert. Daher wurde von Vögeln lediglich ein nicht näher identifizierbares Sternum geborgen. Die Gründe für die Seltenheit von Fischresten vermutet RUTTE (1956) in "den flachen, schnell fließenden, und äußerst veränderlichen Gewässern" (RUTTE 1956,168), die keinen geeigneten Lebensraum für Fische darstellten. Im Gelände und in den Schlämmproben sind allerdings neben den selteneren Wirbeln häufig Schuppen und Schlundzähne, sowie Knochen- und Grätenbruchstücke zu finden. Diese weisen auf eine durchaus reichhaltige, aber durch die geringe Erhaltungsfähigkeit schlecht überlieferte Fischfauna hin. Aufgrund der dünnen Schale sind Gehäuse limnischer Gastropoden in den Fundstellen der Bohlinger Schlucht viel seltener als die Reste dickschaliger Land-Gastropoden.

Die fossilen Reste der Reptilien und Säugetiere liegen in den Krokodilschichten in unterschiedlichen Erhaltungszuständen vor. Neben vollständigen Langknochen und zahntragenden Kieferfragmenten sind bis zur Unkenntlichkeit abgerollte und zugerundete Knochenbruchstücke zu finden. Durchweg sehr gut erhalten sind Zähne, deren Schmelz mit einer Mohsschen Härte von 5 (Apatit) gegenüber Abrieb und Fragmentierung durch fluviatilen Transport besonders widerstandsfähig sind. Artikulierte Skelette liegen nicht vor, d. h. alle Organismenreste wurden nach dem Zerfall der Weichteile und vor ihrer endgültigen Einbettung durch strömendes Wasser bewegt. Dabei wurden die Skelette disartikuliert und die Einzelknochen größtenteils fragmentiert. Dass frische Knochen innerhalb des langsam fließenden, mäandrierenden Flusses in der Glimmersandrinne getrümmert wurden, ist sicher auszuschließen, da die Transportenergie hierfür zu gering war. Eine Trümmerung innerhalb der Glimmersande setzt voraus, dass die Knochen vor ihrem fluviatilen Transport durch Verwitterung und evtl. durch den Einfluss von Humussäuren am primären Einbettungsort mürbe wurden. Wahrscheinlicher ist es, dass das schlecht erhaltene Knochenmaterial in den Oberläufen des Flusssystems, in denen eine höhere Transportenergie zu erwarten ist, durch Aufprall und zwischen mitgeführten Geröllen zerbrochen wurde.

Besonders der überwiegend aus Konglomeraten und groben Sandsteinen aufgebaute alpine Hörnli-Schuttfächer (z.B. BOLLIGER 1992), in dessen distalem Bereich die Fundstellen liegen, kommt als Liefergebiet für getrümmertes Knochenmaterial in Frage.

Fluviatile Sortierung

Eine Taphozönose, die durch fließendes Wasser angereichert wird, unterliegt i.d.R. der fluviatilen Sortierung (ETTER 1994). In Abhängigkeit von Flussbettform und Strömungsgeschwindigkeit, sowie der Form und Dichte des Zahn- und Knochenmaterials kommen Reste eines bestimmten Größenspektrums bevorzugt in einer Fundstelle zur Ablagerung, während andere Stücke abgeführt werden. Daher kann über die in der Taphozönose vertretenen Faunenelemente nur bedingt auf die ursprüngliche Fauna geschlossen werden, da evtl. gewisse Organismengruppen selten oder nicht zu Ablagerung kamen.

Die unterschiedlichen Durchschnittsmaße der aus BS 3 und BS 6 vorliegenden Funde lassen vermuten, dass das Fossilmaterial aus der Bohlinger Schlucht einer schwachen Sortierung unterlag. Die durchschnittliche Größe der Knochenbruchstücke in BS 6 liegt bei $2,5 \times 2,5 \times 0,5$ cm, während in BS 3 kleinere Bruchstücke von 1 × 1 × 0.4 cm vorherrschen. Gleichzeitig sind komplette Knochen und größere, zahntragende Kieferfragmente in BS 6 häufiger, BS 3 dagegen birgt deutlich mehr Kleinsäugerzähne unter 3 mm Länge. Diese Unterschiede weisen darauf hin, dass im Vergleich zur Fundstelle BS 3, eine etwas höhere Fließgeschwindigkeit die Anreicherung von Kleinsäugerzähnen in BS 6 verhindert, und andererseits die Sedimentation größere Knochenfragmente begünstigt hat. Dass zusätzlich unterschiedliche ökologische Rahmenbedingungen die Unterschiede in den Säuger-Faunen beider Fundstellen bestimmten, kann wegen der geringen Funddichte insgesamt weder ausgeschlossen, noch bestätigt werden.

Die unterschiedliche Häufigkeit der Reste von Diplocynodon cf. ratelii in den Fundstellen BS 3 und BS 6 ist dagegen mit hoher Wahrscheinlichkeit nicht auf eine fluviatile Sortierung zurückzuführen, wie ein Vergleich der Fundstücke innerhalb der Fundstellen zeigt. Von den 32 vorliegenden Stücken von Diplocynodon stammen 31 aus BS 3. Aus BS 6 wurde dagegen nur ein einziger Osteodermenrest geborgen. Die Diplocynodon-Fundstücke aus BS 3, insbesondere die Osteoderme und Schädelfragmente sind größer als die meisten Knochenreste dieser Fundstelle und liegen im durchschnittlichen Größenbereich der Funde aus BS 6. Dass größenselektierende Sedimentationsbedingungen eine Ablagerung von Diplocynodon-Resten in BS 6 verhindert haben, ist daher auszuschließen. Wahrscheinlicher ist dagegen. dass veränderte Umweltbedingungen, die die Populationsdichte von Diplocynodon im Einzugsbereich der Fundstelle herabsetzten, für die Seltenheit dieser Tiergruppe in BS 6 verantwortlich sind.

In den höhergelegenen Fundstellen der Bohlinger Schlucht fehlt *Diplocynodon*. Auch in den 4 km südöstlich gelegenen Öhniger Fundstellen, in denen zahlreiche Amphibien und Reptilien nachgewiesen wurden, sind nie Krokodilreste gefunden worden. Daraus wird geschossen, dass das Verteilungsmuster der *Diplocynodon*-Reste in der Bohlinger Schlucht in idealer Weise einen kontinuierlichen Aussterbeprozess dieser Tiergruppe innerhalb des Sedimentationszeitraumes der Steinbalmensande nachzeichnet.

Die Taphozönosen

Die Zusammensetzung der Taphozönosen aus den Fundstellen der Bohlinger Schlucht zeigt, dass hier Reste von Pflanzen und Tieren aus verschiedenen Biotopen gemeinsam in das Sediment eingebettet worden sind. Der endgültige Einbettungsort ist also überwiegend nicht mit dem ehemaligen Lebensbereich oder dem Todesort der Organismen identisch. Entsprechend sind in den Taphozönosen autochtone, parautochtone und allochtone Elemente vertreten. Anhand der vorliegenden Fossilreste lassen sich folglich neben Aussagen über mögliche Transportwege und Einbettungspfade der Tier- und Pflanzenreste, auch Aussagen über die verschiedenen Biotope in der unmittelbaren und weiteren Umgebung der Fundstelle machen.

Die Größe des Einzugsbereiches der Fundstellen ist nur allgemein abzuschätzen. Sicherlich hatten die Umlagerungshorizonte des Glimmersand-Flusssystems ein größeres Einzugsgebiet als die unter ruhigen Sedimentationsbedingungen in Stillwassern abgelagerten Mergel. Ausgehend von der zur Trümmerung von Knochen benötigten Strömungsenergie und Geröllfracht ist anzunehmen, dass sich das Einzugsgebiet mindestens 50 bis 100 km, evtl. auch noch weiter stromaufwärts erstreckte. Die möglichen Eintragspfade der Organismenreste in den Flusslauf sind mannigfaltig. Aquatische und semiaquatische Organismen lebten und starben innerhalb des Flusssystems und wurden nach mehr oder weniger langem Transport am Grunde der Fließrinne abgelagert und eingebettet. Terrestrisch lebende Wirbeltiere könnten durch Unfälle in den Fluss gelangt sein. Ob die nachgewiesenen Großsäuger wie Traguliden oder Cerviden teilweise auch Beutetiere von Krokodilen waren, kann nicht bewiesen werden, da entsprechende Beißmarken im Fossilmaterial fehlen. Es ist auch anzunehmen, dass ein Teil der Wirbeltierreste, (z.B. die Geweihabwürfe von Dicrocerus), und Landgastropoden-Gehäuse nach einer primären Ablagerung an Land durch Ufererosion und Hochwasserereignisse aufgearbeitet und sekundär am Grunde der Fließrinne eingebettet worden sind.

Die Anreicherungen von Kleinsäugerfaunen in Gewässersedimenten werden i.d.R. als zusammengeschwemmte Reste von Raubvogelgewöllen gedeutet (MAYR 1979, HEIZMANN & FAHLBUSCH 1983, ZIEGLER & FAHLBUSCH 1986, HARZHAUSER et al. 2003). Der Transportweg der Kleinsäuger-Reste und damit die Zusammensetzung der Faunenelemente in der Taphozönose währen demnach neben dem sekundären Transport durch fließendes Wasser primär durch die Jagddistanz und Beutepräferenz der Raubvögel bestimmt. Anzunehmen ist aber auch, dass ufernah siedelnde Bodenbewohner bei Hochwasser aus ihren Wohnhöhlen verdrängt wurden und ertranken.

Aus der prozentualen Zusammensetzung der Faunenelemente innerhalb der Taphozönose lassen sich aufgrund der insgesamt geringen Anzahl an Funden keine verwertbaren Daten über die Dominanz einzelner Taxa gewinnen. Nur allgemein ist festzustellen, dass, wie beim vorliegenden Fossil-Lagerstättentyp nicht anders zu erwarten, diejenigen Tierarten überwiegen, die entweder aquatisch oder semiaquatisch lebten, oder die feuchten Auwälder besiedelten (vergl. z.B. SACH 1999).

6.3. Rekonstruktion der ehemaligen Biotope

Die in den Fundstellen der Bohlinger Schlucht nachgewiesenen Organismen

lassen sich grob folgenden Paläobiotopen zuordnen:

-Flussläufe und Altwasserarme

- -Uferbereiche, Galerie- und Auenwälder
- -trockene Biotope mit offener Vegetation

Flussläufe und Altwasserarme

Die Flussläufe und Stillgewässer der Aue waren der Lebensraum für Armleuchteralgen (Caraceen), Wasserpflanzen (*Ceratophyllum*), Wasserschnecken (*Radix socialis dilatata, Planorbis cornu* ssp.), Süßwassermuscheln (*Unio flabellatus*) und Fische (*Channa* sp.).

Auch für semiaquatische Reptilien stellte der Glimmersandfluss einen geeigneten Lebensraum dar. Daher sind Reste der Weichschildkröte *Trionyx* nicht selten. In der Mitte der Säugerzone MN6 herrschten noch optimale Lebensbedingungen für das Krokodil *Diplocynodon*: Ein 22 mm langer Zahn aus dem vorderen Kieferbereich zeigt an, dass sich im ehemaligen Umfeld der Fundstelle BS 3 stattliche Exemplare von 2 bis 2,5 m Länge entwickeln konnten.

Unter den semiaquatisch lebenden Säugetieren dominieren die Biber (*Steneofiber*). Der rezente *Castor* besiedelt stehende Gewässer oder Flüsse, die mittlere Fließgeschwindigkeiten nicht überschreiten. Im Sommer trockenfallende sowie sehr breite oder schnellfließende Flüsse werden nicht besiedelt (HOLTMEIER 2002). Setzt man für *Steneofiber* ein ähnliches Verhalten voraus, dann war der mäandrierende, gemächlich fließende Glimmersandfluss ein ideales Habitat für Biber, wofür auch die Häufigkeit von *Steneofiber* im Fossilbericht spricht. Neben dem kleinen *Steneofiber minutus*, der etwa die halbe Größe des rezenten *Castor fiber* erreichte, ist von der Fundstelle auch der größere *Steneofiber* cf. *depereti* belegt. In zahlreichen mittelmiozänen Fundstellen von *S. minutus* wird das Auftreten einer weiteren Biberform beobachtet (ENGES-SER 1972), so dass davon auszugehen ist, dass beide Formen sympatrisch waren. Dies war wahrscheinlich möglich, weil sich beide Arten in ihren Habitat-Ansprüchen unterschieden. Die unterschiedliche Größe könnte darauf hinweisen, dass die Arten z.B. unterschiedlich breite Fließrinnen innerhalb des Flusssystems besiedelten.

Neben *Steneofiber* ist aus der Fundstelle BS 3 die semiaquatisch lebende Säugetiergattung *Lartetictis* nachgewiesen, für die eine mit der rezenten *Lutra* vergleichbare Lebensweise angenommen wird (HEIZMANN & MORLO 1998). Wie *Lutra* wird sich *Lartetictis* vorwiegend von Fisch ernährt haben. Die Anwesenheit von *Lartetictis* zeigt damit an, dass der Glimmersandfluss Lebensraum für eine reichhaltige Fischfauna war.

Uferbereiche, Galerie- und Auenwälder

Landwärts schlossen sich an die Flussläufe feuchte. zeitweise überschwemmte Auenwälder an. Hier wuchsen Ulmus longifolia, Liquidambar europaea, Populus balsamoides, Populus latior, Salix lavateri und Salix angusta (vergl. HANTKE 1954). Auf frischen bis mäßig feuchten, nur durch gelegentliche Hochwässer beeinflussten Standorten waren Platanus aceroides. Cinnamomum polymorphum. Sapindus falcifolius und Fraxinus stenoptera verbreitet. In überwiegend trockenen, von stark schwankenden Grundwasserständen geprägten Galeriewäldern fanden Populus mutabilis, Zelkova ungeri und Gleditsia lyelliana einen geeigneten Lebensraum. Besonders Populus mutabilis zeigt trockene, evtl. semiaride Standort- und Klimabedingungen an. Darauf weist die rezente Populus euphratica hin, die aufgrund ihrer identischen Blattmorphologie als Modell für P. mutabilis heranzuziehen ist (HANTKE 1954). Populus euphratica ist von Marokko über den nahen und mittleren Osten bis in die Mongolei und nach Zentral-China verbreitet. In diesen Regionen bildet P. euphratica v.a. in semiariden bis vollariden Gebieten Galeriewälder entlang der Flüsse. Sie ist resistent gegen lang anhaltende Trockenheit und stark schwankende Wasserstände (SHARMA et al. 1999). In den Galerie- und Auwäldern herrschten günstige Lebensbedingungen für eine diverse Fauna. Weit verbreitet waren die Gastropoden (Cepaea, Tropidomphalus) unter denen besonders die Nacktschnecke Limax und die im Fossilbericht sehr häufige Cepaea silvana silvana frische Standorte anzeigen (GALL 1972).

Vielen Säugetieren boten die Wälder in Gewässernähe Schutz und Nahrung. Hier lebten verschiedene Kleinsäuger wie Schläfer (*Paraglirulus*, MAYR 1979) und Haarigel (*Galerix*, vergl. ZIEGLER 1998). Auch für den Pfeifhasenartigen *Prolagus oenigensis* wird die Bindung an gewässerreiche Habitate angenommen (EN-GESSER 1972). Unter den Großsäugern sind sicher die Traguliden (*Dorcatherium*) als Bewohner von Wäldern

in unmittelbarer Wassernähe anzusehen, da sie sich aufgrund ihrer Fußkonstruktion auf morastigen Böden fortbewegen konnten (GENTRY et al. 1999). Zudem ist anzunehmen, dass Dorcatherium, vergleichbar mit den rezenten, anatomisch ähnlich gebauten Traguliden der Regenwälder Afrikas und Asiens (Hyemoschus, Tragulus), schwimmen konnte, und gewässerreiche Biotope besiedelte. Die brachyodonte Bezahnung weist Dorcatherium als typischen herbivoren Laub- und Kräuterfresser (browser) aus (RÖSSNER 1998). So ist davon auszugehen, dass neben Blättern und Früchten von Bäumen, v.a. eine weichblätterige Krautschicht im Unterholz der Auenwälder die Nahrungsgrundlage für Dorcatherium bildete. Die gleiche Ernährungsweise besaßen auch die Cerviden Heteroprox und Dicrocerus, für die daher ebenfalls Wälder als Verbreitungsschwerpunkt anzunehmen sind (GENTRY et al. 1999). Dicrocerus und Heteroprox waren kleinwüchsig, d.h., von Schnauzenspitze bis Schwanz maximal 1 m lang und nicht schwerer als 45 kg. Sie sind daher mit rezenten kleinen Wiederkäuern wie Ducker vergleichbar, die heute ausschließlich im Unterholz von Wäldern leben. Als ein weiterer Bewohner waldreicher Habitate gilt das hornlose Nashorn Aceratherium, welches mit seinen brachvodonten Backenzähnen, wie die o.g. Ruminantier, auf Blätternahrung angewiesen war (HEISSIG 1999).

Trockene Biotope mit offener Vegetation

Einige Tierarten deuten darauf hin, dass im weiteren Umkreis des Flusslaufes trockene Lebensräume mit offener Vegetation vorhanden waren. Hier lebten die Landschnecken *Cepaea eversa larteti* und *Milax* sp. in einer Xerotherm-Vegetation auf trockenen Sanden (GALL 1972). In der Kleinsäuger-Fauna gelten sowohl das Erdhörnchen *Heteroxerus*, als auch die unter den Kleinsäugern dominanten Cricetiden als xerophil. (WEERD & DAAMS 1978 in BOLLIGER 2000, WERNER 1994, DAXNER-HÖCK 2003). Unter den Großsäugern bevorzugten offenbar der kleine Moschide *Micromeryx* und der Bovide *Eotragus* trockene Biotope mit einer offenen Vegetationsstruktur oder Trockenwälder. Auch *Micromeryx* und *Eotragus* waren als Browser auf laubreiche Nahrung angewiesen (Rössnen, mündl. Mitteilung).

Die Sedimente, sowie die fossile Tier- und Pflanzenwelt der Bohlinger Schlucht zeugen also von einer ausgedehnten Flusslandschaft, in der unterschiedliche Biotope vorhanden waren. Der mäandrierende, gemächlich fließende Fluss war Lebensraum für viele aquatisch und semiaquatisch lebende Tiere. Die Fließrinne und ihre benachbarten Altwasser-Arme waren teilweise von feuchten Auenwäldern aber auch von trockeneren Galeriewäldern gesäumt, die einer vielfältigen Fauna Schutz und Nahrung boten. Außerhalb der Flussniederungen waren trockene Freiflächen und Trockenwälder verbreitet, die von einer xerophilen Fauna besiedelt wurden.

6.4. Paläoklimatische Schlussfolgerungen

Im Unter- und Mittelmiozän entwickelte sich nach Вонме (2003, 398) das Klima in Mitteleuropa folgendermaßen:

Zwischen 18 Ma und 14 – 13,5 Ma (Ottangium bis Unter-/Mittelbadenium) herrschte in Mitteleuropa ein klimatisches Optimum mit Jahresmitteltemperaturen zwischen 17,4 - 22 °C. Zwischen 14 Ma und 13,5 Ma sank die Jahresmitteltemperatur um maximal 7 °C ab und lag im Oberbadenium und Untersarmatium zwischen 15,4 bis 14,8 °C. Die mittleren Minimaltemperaturen des kältesten Monats sanken im gleichen Zeitraum um 11 °C von 9 °C auf – 2 °C. Einer niederschlagsreichen Periode im Ottangium und Karpatium folgte im Unterbadenium eine Zeit mit ausgeprägter Saisonalität mit bis zu 6 niederschlagsfreien Monaten. Der durch die Fundstellen in der Bohlinger Schlucht repräsentierte Zeitabschnitt des Badeniums zwischen 14.5 - 14,2 Ma und 13,5 Ma erstreckt sich also über die von BÖHME (2003) beobachtete Zeitspanne der starken Abkühlung zwischen 14.0 Ma und 13.5 Ma am Ende des miozänen Klimaoptimums. Im Folgenden ist zu prüfen, in wie weit die paläontologischen Befunde aus der Bohlinger Schlucht mit diesem Klimamodell übereinstimmen.

Anhand der Paläoflora aus der Bohlinger Schlucht ermittelt HANTKE (1954, 103) folgende Klimawerte¹:

Mitteltemperatur des kältesten Monats: 7 - 8 °C Mitteltemperatur des wärmsten Monats: etwa 24 °C Mittlere Jahrestemperatur: etwa 16 °C Jährliche Niederschlagsmenge 1300 – 1500 mm

Für die Rekonstruktion des Paläoklimas fasst HANTKE das Untere Pflanzenlager (535 m ü.NN) und das Obere Pflanzenlager (= Schrotzburger Mergel, 600 m ü.NN) zusammen, da die 22 Arten des Unteren Pflanzenlagers auch in der Flora der oberen Fundstelle vertreten sind (vergl. auch NÖTZOLD 1957). Auch die etwa 500 Arten umfassende Flora der Öhniger Fundstellen weist auf die oben genannten Klimawerte hin (HANTKE 1954, RIETSCHEL et al. 1985, MAI 1995).

Nach blattmorphologischen Untersuchungen von ZEUNER (1932, in MAI 1995) und MANZE (1968, in MAI 1995), die in der Öhniger und Schrotzburger Flora eine überdurchschnittlich dichte Blattnervatur beobachten, könnte die Jahresniederschlagssumme auch niedriger gewesen sein. MANZE gibt für Öhningen und Schrotzburg einen Jahresniederschlag von ca. 850 mm

an, wobei besonders das Frühjahr durch Wärme und Trockenheit gekennzeichnet gewesen sein soll. Für ein niederschlagsarmes Klima spricht einerseits das Fehlen von Sumpfpflanzen, wie *Nyssa* oder *Taxodium* in den o.g. Floren, sowie andererseits die subxerophytische Flora aus den 14 km nordwestlich gelegenen Tuffen des Hohenkrähen, die etwa das gleiche Alter (MN6 bis MN7) wie Öhningen und Schrotzburg besitzt (MAI 1995).

Paläoklimatische Analyse der einzelnen Fundstellen Bohlinger Schlucht 3 (517 m ü.NN)

In der Fundstelle BS 3 ist *Diplocynodon* häufig. Daraus ist zu schließen, dass für Krokodilier im Einzugsbereich des Ablagerungsraumes optimale Lebensbedingungen bestanden. Damit sind Paläo-Jahresmitteltemperaturen zwischen 16 und 27 °C anzunehmen (vergl. Kapitel 2.). Da paläobotanische Funde fehlen, lassen sich nur schwer Rückschlüsse auf mögliche jährliche Niederschlagsmengen ziehen. Für generell trockene Bedingungen spricht das Fehlen von Amphibien und hydrophilen Kleingastropoden. Auch die von xerophilen Arten dominierte Kleinsäugerfauna belegt die Anwesenheit trockener Böden (vergl. GALL 1972, HARZHAU-SER et al. 2003).

BOLLIGER (2000) schließt aus der Fauna der 6 km westlich der Bohlinger Schlucht gelegenen Fundstelle Wiesholz, die etwa das gleiche Alter wie BS 3 besitzt, auf ein von Saisonalität geprägtes Trockenklima. Auch aus dieser Fundstelle sind Krokodilier nachgewiesen.

Bohlinger Schlucht 6 und Bohlinger Schlucht 1 (= Unteres Pflanzenlager, 535 m ü.NN)

Aus diesem Fundstellenkomplex stammt ein Teil der paläobotanischen Daten, die der Klimarekonstruktion durch HANTKE (1954) zugrunde liegen. Betrachtet man das Arteninventar des Unteren und Oberen Pflanzenlagers getrennt, so lassen sich keine Hinweise darauf finden, dass den beiden Fundstellen unterschiedliche Temperaturwerte zuzuordnen sind. Es können also für BS 6 und BS 1 die oben genannten Werte angenommen werden. Die prozentuale Zusammensetzung der Flora des Unteren Pflanzenlagers könnte ein Hinweis darauf sein, dass im Umkreis dieser Fundstelle ein trockenes Klima herrschte. So dominieren hier die Arten Gleditsia lyelliana (36 %) und Populus mutabilis (32 %), die als Zeiger für trockene Auwälder und Galerie-Wälder gelten (HANTKE 1954). Im Oberen Pflanzenlager sind diese Arten nur spärlich vertreten.

Aus der Fundstelle BS 6 sind Krokodilier durch einen einzelnen Osteodermenrest nachgewiesen. Diese Fundstelle markiert damit bis heute das jüngste Auftreten (last occurence data, LOD) von Krokodiliern am Schiener Berg (vergl. Kapitel 6.2.). Vermutlich existierte diese Tiergruppe hier an ihrer nördlichen Verbreitungsgrenze. Einen Hinweis darauf könnte auch das gemeinsame Auftreten der Krokodilier mit der Auenwald-Baumart *Gleditsia lyelliana* innerhalb des

¹ Die von HANTKE für die Bohlinger Schlucht rekonstruierten Paläo-Temperaturwerte wurden von UHL et al. (2003) sowohl durch "Leaf margin analysis" (LMA), als auch durch "Coexistence approach" (CA) bestätigt.

Fundstellenkomplexes geben. Nach GREGOR & HANT-KE (1980) können die rezenten einsamigen Gleditsia-Arten Gleditsia aquatica in Nordamerika und Gleditsia heterophylla in Südost-China als Modell für Gleditsia lyelliana dienen. Beide Arten besiedeln in der jeweiligen Region innerhalb des gleichen Subklimats IV,7 (sensu TROLL & PFAFFEN 1964, vergl. Kapitel 2) an den Ostseiten der Kontinente größtenteils dieselben Biotope wie die Alligator-Arten. Nur die nördlichen und südlichen Verbreitungsgrenzen verlaufen unterschiedlich. Alligator ist im Unterschied zu Gleditsia weiter nach Süden verbreitet. Gegenüber Alligator dringt Gleditsia 2-3 Breitengrade weiter nach Norden vor, und wächst in beiden Teilarealen auch im Übergangsbereich zum Subklimat III.8, einem kühlgemäßigten Waldklimat. In einem Klima mit der Jahresmitteltemperatur von 16 °C herrschen für beide Gleditsia-Arten optimale Wuchsbedingungen (MAI 1995). Gleichzeitig markiert diese Temperatur in etwa die nördliche Verbreitungsgrenze von Alligator.

Aufgrund der signifikanten Bindung von *Gleditsia* und *Alligator* an die gleichen Biotope und Subklimate im Überschneidungsbereich der Areale, ist die einsamige *Gleditsia* eine Zeigerpflanze für die nördlichen Verbreitungsgebiete von *Alligator*. Wenn entsprechendes für die fossile *Gleditsia* gilt, dann lebten die Krokodilier im Umfeld der Fundstelle BS 6 an ihrer nördlichen, temperaturbestimmten Verbreitungsgrenze.

Bohlinger Schlucht 4 (580 m ü.NN), Bohlinger Schlucht 2 (590 m ü.NN)

Aus den höher gelegenen Fundstellen innerhalb der Steinbalmensande liegen noch zu wenig Funde vor, um paläoklimatologische Schüsse ziehen zu können. Aufgrund der Höhenlage im Profil sind hier aber die gleichen Paläoklimawerte, wie sie für die Öhniger Fundstellen und das Obere Pflanzenlager angegeben wurden, anzunehmen.

6.5. Diskussion der Ergebnisse

Im Profil der Bohlinger Schlucht ist zu beobachten, wie die Populationsdichte von Diplocynodon im Mittelbadenium geringer wird, und diese Gattung ausstirbt. Da die Verbreitung von Krokodiliern in erster Linie von der Temperatur abhängt, deutet diese Entwicklung auf eine Klimaverschlechterung innerhalb des Zeitraumes zwischen 14,5 Ma und 14,2 Ma hin. Dabei sanken die jährlichen Mitteltemperaturen auf 16 °C, und die Mitteltemperatur des kältesten Monats auf 7 - 8 °C ab, wie aus den paläobotanischen Daten zu schließen ist. Aufgrund der paläobotanischen Befunde ist ab 14,2 Ma keine weitere Abkühlung festzustellen. Setzt man für Diplocynodon dieselben Minimaltemperaturen voraus, die mit der nördlichen Verbreitungsgrenze des rezenten Alligator korreliert sind, so hätte Diplocynodon im Bereich der Glimmersandrinne aufgrund der herrschenden Temperaturen bis ins Sarmatium hinein

überleben können, insbesondere weil weder in der Öhninger noch in der Schrotzburger Flora Anzeichen für ein Absinken der mittleren Minimumtemperaturen des kältesten Monats unter 0 °C zu finden sind. Im Gegenteil schließt schon HEER (1859) anhand einer phänologischen Analyse von zeitgleich eingebetteten Blätter und Blüten aus der Öhninger Flora auf milde Winter und früh einsetzende Vegetationsperioden. BÖTTCHER (1987) weist darauf hin, dass Andrias scheuchzeri, wie er z.B. aus Öhnigen nachgewiesen ist, in Paläofaunen ebenfalls ein warmgemäßigtes Klima anzeigt. Trotz eines warmgemäßigten Klimas (Cfa-Klima nach KÖPPEN 1931 in GREGOR et al. 1989), wie es für Öhnigen und Schrotzburg interpretiert wurde, starb Diplocynodon aus. Eine ähnliche Situation ist in der gesamten Oberen Süßwassermolasse zu beobachten. So weisen nach GREGOR et al. (1989) und MAI (1995) die paläobotanischen Daten aus zahlreichen mittelmiozänen Fundstellen des Molassebeckens auf ein warmgemä-Bigtes Klima mit einer Jahresmitteltemperatur von 16 °C und einer Mitteltemperatur des kältesten Monats von 6 – 7 °C hin. Erst während des Sarmatiums (MN8) setzte eine weitere Abkühlung des Klimas ein. Wie biostratigraphische Daten anzeigen, stirbt Diplocynodon im gesamten Molassebecken vor dem Beginn des Sarmatiums innerhalb von MN6 aus (vergl. BÖHME 2003). An dieser Stelle wird noch einmal darauf hingewiesen. dass das Ries-Ereignis vor 14,9 Ma keine erkennbare nachhaltige Auswirkung auf die Biosphäre hatte (vergl. GREGOR 1989).

Insgesamt bestätigen die paläontologischen Befunde aus der Bohlinger Schlucht die von BöHME (2003) angegebene Klimaentwicklung innerhalb von MN6. Das Aussterbemuster von *Diplocynodon* weist auf eine Klimaverschlechterung hin, die allerdings offensichtlich schon vor 14,2 Ma einsetzte. Damit stimmt die von ZA-CHOS et. al. (2001, in BÖHME 2003) anhand von Tiefseesedimenten ermittelte δ^{18} O-Kurve überein. Diese Kurve weist auf eine Abkühlung der Ozeantemperaturen ab 14,5 Ma hin. Ein Absinken der mittleren Minimaltemperatur des kältesten Monats auf –2 °C steht allerdings im Widerspruch zu dem aus den Floren der Bohlinger Schlucht abgeschätzten Klima-Charakter.

7. Zusammenfassung und Ausblick

Die neuen Fundstellen in der Bohlinger Schlucht am Nordrand des Schiener Berges konnten der Säugerzone MN6 zugeordnet werden. Für zwei Fundstellen (BS 3 und BS 6) wurde das Alter auf den mittleren Bereich von MN6 (14,5 Ma – 14,2 Ma) eingeengt. Sedimentologische und paläontologische Daten weisen darauf hin, dass die Taphozönosen in einem langsam fließenden, mäandrierenden Flusssystem gebildet wurden. Die Umgebung des ehemaligen Flusses war von Gale-

rie- und Auwäldern bestanden. Zudem deuten einige Faunenelemente an, dass neben feuchten Auwäldern auch trockenere Areale mit vermutlich offener Vegetationsstruktur existierten.

Der Fossilbericht deutet darauf hin, dass das Krokodil *Diplocynodon* am Schiener Berg innerhalb MN6 ausstarb. Zu dieser Zeit herrschte ein Klima mit einer Jahresmitteltemperatur von etwa 16 °C und einer Mitteltemperatur des kältesten Monats von etwa 7 °C. Es wird vermutet, dass die Minimaltemperaturen, unter denen *Diplocynodon* existieren konnte, über denen des rezenten *Alligator* lagen. Folglich lebte *Diplocynodon* wahrscheinlich ab etwa 14,5 Ma in der Molasse im nördlichen Randbereich seines potentiellen Areals.

Um den Zeitbereich des Aussterbens von Diplocynodon am Schiener Berg genauer bestimmen zu können, wäre eine genauere Datierung der einzelnen Fundstellen nötig. Weitere Grabungen, insbesondere nach Kleinsäugern könnten dabei helfen, die biostratigraphische Einordnung der Steinbalmensande zu präzisieren. Hier wäre sicher auch eine paläomagnetische Untersuchung der Sedimente im Profil der Bohlinger Schlucht hilfreich, die auch eine von der Biostratigraphie unabhängige Korrelation der Fundstellen mit anderen Bereichen der Molasse ermöglichen würde. Auf dieser Basis wäre es im folgenden möglich, eine evtl. Heterochronität des Ausstrebens von Diplocynodon zu erkennen und evtl. Regionen mit günstigeren oder ungünstigeren Paläo-Lebensbedingungen für diese Tiergruppe zu ermitteln.

8. Literatur

- ANTUNES, M. (2000): Les Crocodiliens de Sansan. In Ginsburg, L.(ed.), La Faune miocène de Sansan et son environnement. – Mém. Mus. Natn. Hist, nat., 183: 315-319; Paris.
- BACMEISTER, A. (1936): Pollenformen aus den obermiozänen Süsswasserkalken der "Öhninger Fundstätten" am Bodensee. – Bericht über das geobotanische Forschungsinstitut Rübel, 29-37; Zürich.
- BERG, D. E. (1966): Die Krokodile insbesondere Asiatosuchus und aff. Sebecus? aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessen. – Abh. Hess. Landesamt Bodenforsch., 52: 1-105: Wiesbaden.
- BERG, D. E. (1971): Oligozäne Vertreter der alligatorinen Krokodilgattung *Diplocynodon.*– Abh. Hess. Landesamt Bodenforsch., **60**: 25-30; Wiesbaden.
- BERG, D. E. (1964): Krokodile als Klimazeugen. Geologische Rundschau, 54: 328-333; Stuttgart.
- BÖHME, M. (2003): The miocene climatic optimum: evidence from ectothermic vertebrates of Central Europe. – Paleogeography, -climatology, -ecology, 195: 389-401; Amsterdam.
- BOLLIGER, T. (1992): Kleinsäugerstratigraphie in der miozänen Hörnlischüttung (Ostschweiz). – Documenta Naturae, **75**: 1-296; München.
- BOLLIGER, T. (2000): Wiesholz (canton of Schaffhausen, Switzerland), a peculiar mammal fauna from mica-rich sands

(Upper Freshwater Molasse, Miocene, early MN6) – Revue Paléobiol., **19** (1): 1-18; Genf.

- BOLLIGER, (1994): Die Obere Süßwassermolasse in Bayern und der Ostschweiz: bio- und lithostratigraphische Korrelationen. – Mitt. bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 34: 109-144; München.
- BOON-KRISTKOIZ, E. & KRISTKOIZ, A. (1999): Order Lagomorpha. – in Rössner, E. & Heissig, K.: The Miocene Land Mammals of Europe, 259-270; Dr. Friedrich Pfeil / München.
- BÖTTCHER, R. (1987): Neue Funde von Andrias scheuchzeri (Cryptobranchidae, Amphibia) aus der süddeutschen Molasse (Miozän). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **131**: 1-38; Stuttgart.
- BRINKMANN, W. & RAUHE, M. (1998): Diplocynodon ratelii POMEL, 1847 (Crocodylia, Leidyosuchidae) aus dem Unter-Oligozän von Céreste (Südfrankreich). – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 209: 295-321; Stuttgart.
- BRUJJN, H. DE, (1999): Superfamily Sciuroidea. in Rössner, E. & Heissig, K.: The Miocene Land Mammals of Europe, 271-280; Dr. Friedrich Pfeil/München.
- BUSCALIONI, A.; SANZ, J.; CASONOVA, L. (1992): A new species of the eusuchian crocodile *Diplocynodon* from the Eocene of Spain. – N. Jb. f
 ür Geol. Pal
 äont., Abh., **187**: 1-29; Stuttgart.
- DAXNER-HÖCK, G. (2003): Cricetodon meini and other Rodents from Mühlbach and Grund, Lower Austria (Middle Miocene, late MN 5). – Annalen des Naturhistorischen Museums Wien, **104** A: 267-291; Wien.
- DEHM, R. (1944): Frühe Hirschgeweihe aus dem Miocän Süddeutschlands. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1944** (1): 81-98; Stuttgart.
- DEL FAVERO, L. (1999): Un Esemplare di Diplocynodon POMEL, 1847 (Crocodylia, Leidyosuchidae) conservato nel Museo Geopaleontologico dell'Università di Padova, Lavori. – Soc. Ven. Sc. Nat., 24: 107-117; Venezia.
- EISBACHER, G. H. (1991): Einführung in die Tektonik, 338 S.; Stuttgart (Enke).
- ENGESSER, B. (1972): Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland). – Tätigkeitsber. naturforsch. Ges. Baselland, 28: 37-363; Liestal.
- ETTER, W. (1994): Palökologie, eine methodische Einführung. – 294 S.; Basel (Birkhäuser).
- FAHLBUSCH, V. (1981): Miozän und Pliozän was ist das? Zur Gliederung des Jungtertiärs in Süddeutschland. – Mitt. bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 21: 121-127; München.
- FAHLBUSCH, V. (1985): Säugetierreste (Dorcatherium, Steneofiber) aus der miozänen Braunkohle von Wackersdorf/ Oberpfalz. – Mitt. bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 25: 81-94; München.
- FAHLBUSCH, V. (1964): Die Cricetiden (Mamm.) der Oberen Süßwasser-Molasse Bayerns. – Abh. bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., N. F., 118: 1-136; München.
- FRANZEN, J. L. UND STORCH, G. (1975): Die unterpliozäne (turolische) Wirbeltierfauna von Dorn-Dürkheim, Rheinhessen (SW-Deutschland). – Senckenbergiana lethaea, 56: 233-303; Frankfurt a. M.
- FÜCHTBAUER, H. (1954): Eine sedimentpetrographische Grenze in der oberen Süßwassermolasse des Alpenvorlandes. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1954** (6): 337-347; Stuttgart.
- FÜCHTBAUER, H. (1988): Sedimente und Sedimentgesteine, 1141 S.; Stuttgart (Schweizerbart).
- GALL, H. (1972): Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen 4. Die Molluskenfauna (Lamellibranchiata, Gastropoda) und ihre stratigraphische und ökologische Bedeutung. – Mitt. bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 12: 3-32; München.

- GALL, H. (1980): Eine Gastropodenfauna aus dem Landshuter Schotter der Oberen Süßwassermolasse (Westliche Paratethys, Badenien) von Gündlkofen/Niederbayern. – Mitt. bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 20: 51-77; München.
- GENTRY, A. W.; RÖSSNER, G. E.; HEIZMANN, E. P. J. (1999): Suborder Ruminantia. – in Rössner, E. & Heissig, K.: The Miocene Land Mammlas of Europe, 225-258; Dr. Friedrich Pfeil/München.
- GERGOR, H.-J. ET AL. (1989): Neue mega- und mikrofloristische Untersuchungen in der jungtertiären Molasse Bayerns. – Geol. Bavar., **94**: 281-369; München.
- GEYER, O. & GWINNER, M. (1991): Geologie von Baden-Württemberg. – 482 S.; Stuttgart (Schweizerbart).
- GINSBURG, L. & MORALES, J. (1996):, Lartetictis et Adroverictis, vouveaux genres de Melinae (Mustelidae, Carnivora, Mammalia) du Miocène de l'Ancien Monde. – Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Section C, 18 (4): 663-671; Paris.
- GINSBURG, L. & MORALES, J. (2001): Les faunes de mammiféres terrestres du Miocène moyen des Faluns du bassin de Savigné-sur-Lathan (France). – Geodiversitas, 23 (3): 381-394; Paris.
- GINSBURG, L. & MORALES, J. (1999): Order Carnivora. in Rössner, G. & Heissig, K.: The Miocene Land Mammals of Europe, 109-148; Dr. Friedrich Pfeil/München.
- GÖHLICH, U. B. (1998): Elephantoidea (Proboscidea, Mammalia) aus dem Mittel- und Obermiozän der Oberen Süßwassermolasse Süddeutschlands: Odontologie und Osteologie – Münchner geowiss. Abh., A, 36: 1-245; München.
- GÖHLICH, U. B. (1999): Order Proboscidea. in Rössner, G. & Heissig, K.: The Miocene Land Mammals of Europe, 157-168; Dr. Friedrich Pfeil/München.
- GREGOR, H. J. & HANTKE, R. (1980): Revision der fossilen Leguminosengattung *Podogonium* HEER (= *Gleditsia* L.) aus dem europäischen Jungtertiär. – Feddes Repert., **91** (3):151-182; Berlin.
- HALLER-PROBST, M. (1997): Die Verbreitung der Reptilia in den Klimazonen der Erde. – Cour. Forsch.instit. Senckenberg, **203**: 1-65; Frankfurt a. M.
- HANTKE, R. (1954): Die fossile Flora der obermiozänen Oehniger-Fundstelle Schrotzburg. – Denkschr. schweiz. naturf. Ges. Abh., 2: 27-118; Zürich.
- HANTKE, R. (1980): Die Bedeutung der als ausgestorben betrachteten Leguminosengattung *Podogonium* HEER (= *Gleditsia* LINNÉ) für die Obere Süßwassermolasse und für die Vogesen-Schüttung im Delsberger Becken (Jura). – Eclog. geol. Helv., **73** (3): 1031-1043; Basel.
- HARZHAUSER, M. ET AL. (2003): Paleoecology and biostratigraphy of the section Mühlbach (Gaindorf Formation, lower Middle Miocene, Lower Badenian, Austria). – Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, **104** A: 323-334; Wien.
- HEER, O. (1859): Flora tertiara helvetica. Bd 3; 378 S.; Winterthur.
- HEISSIG, K. (1989): Neue Ergebnisse zur Stratigraphie der mittleren Serie der Oberen Süßwassermolasse Bayerns. – Geol. Bavar., 94: 239-257; München.
- HEISSIG, K. (1972): Die obermiozäne Fossillagerstätte Sandelzhausen. 5 Rhinocerotidae (Mammalia), Systematik und Ökologie. – Mitt. bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 12: 57-81; München.
- HEISSIG, K. (1999): Family Rhinocerotidae. in Rössner, G. & Heissig, K.: The Miocene Land Mammals of Europe, 175-188; Dr. Friedrich Pfeil/München.

- HEIZMANN, E P J & FAHLBUSCH, V (1983): Die mittelmiozäne Wirbeltierfauna vom Steinberg (Nördlinger Ries) Eine Übersicht. – Mitt. bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 23: 83-93; München
- HEIZMANN, E. P. J. & MORLO, M. (1998): Die semiaquatische Lartetictis dubia (Mustelinae, Carnivora, Mammalia) von Goldberg/Ries (Baden-Württemberg). – Mainzer naturwiss. Archiv / Beiheft, 21: 141-153; Mainz.
- HEIZMANN, E. P. J. (1973): Die tertiären Wirbeltiere des Steinheimer Beckens, Teil V, Die Carnivoren des Steinheimer Beckens. Palaeontographica, Supplement VIII, 95 S.; Stuttgart.
- HEIZMANN, E. P. J. (1996): Miozäne Großsäugetiere. Stuttgarter Beitr. Naturk. C, **39**, 60 S.; Stuttgart.
- HUGUENEY, M. (1999): Family Castoridae. in Rössner, G. & Heissig, K.: The Miocene Land Mammals of Europe, 281-300; Dr. Friedrich Pfeil/München.
- KÄLIN, D. (1999): Tribe Cricetini. in Rössner, G. & Heissig, K.: The Miocene Land Mammals of Europe, 373-387; Dr. Friedrich Pfeil/München.
- KUHN, O. (1968): Die vorzeitlichen Krokodile. 124 S., Krailling (Oeben).
- KUSS, S. E. (1960): Eine neuentdeckte Säugetierfauna aus dem Aquitan von Büchelberg in der Pfalz. – Notitzbl. hess. Landesamt Bodenforsch., 88: 29-62; Wiesbaden.
- LAEMMERT, A. (1993): Dorsal and Ventral Armour and Various Positions of Embedding in *Diplocynodon* (Crocodilia). – Kaupia Darmstädter Beitr. Naturgesch., **3**: 35-40; Darmstadt.
- LEMCKE, K. (1988): Geologie von Bayern I, Das bayerische Alpenvorland vor der Eiszeit. – 175 S.; Stuttgart (Schweizerbart).
- MAI, H.-D. (1995): Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas. - 691 S.; Jena (Gustav Fischer).
- MARWICK, P. (1998a): Fossil crocodilians as indicators of Late Cretaceous and Cenozoic climates: implications for using paleontological data in reconstructig palaeoclimate.
 Paleogeography, -climatology, -ecology, 137: 205-271: Amsterdam.
- MARWICK, P. (1998b): Crocodilian diversity in space and time: the role of climate in palaeoecology and its implications for understanding K/T extinctions. – Palaeobiology, **24** (4): 470-497
- MAYR, H. (1979): Gebißmorphologische Untersuchungen an miozänen Gliriden (Mammalia, Rodentia) Süddeutschlands. – Inaugural-Diss. Fak. für Geowiss. Ludwig-Maximilians-Univ., 380 S.; München.
- MEIN, P. (1999): European Miocene Mammal Biochronology. – in Rösser, E. & Heissig, K.: The Miocene Land Mammals of Europe, 25-38; Dr. Friedrich Pfeil/München.
- MEYER, H. v. (1856): Crocodilus Büticonensis, aus der Süsswasser-Molasse von Bütikon in der Schweiz. – Palaeontographica, 4: 67-71; Kassel.
- MÜLLER, A. (1989): Lehrbuch der Paläozoologie. Bd. 3, Teil 3, 809 S.; Jena (VEB Gustav Fischer).
- NÖTZOLD, T. (1957): Miozäne Pflanzenreste von der Schrotzburg am Bodensee. – Ber. Naturforsch. Ges., 47: 71-102; Freiburg i. Br.
- POMEL, A. (1847): Note sur des animaux fossiles decouvertes dans le departement de l'Allier. – Bull. Soc. géol. France, 2. Sér., **4**: 378-385; Paris.
- RAUHE, M. (1990): Habitat-Habitus-Wechselbeziehungen von Allognathosuchus gaudryi STEFANO 1905 (= Allognathosuchus haupti WEITZEL1935). – Geol. Jb., Hessen, 118: 53-61; Wiesbaden.

- PAUHE, M. (1993). Postacranialskelett und Taxonomie des Alligatoriden Allognathosuchus haupti (Mitteleozän von Messel, Darmstadt) unter Berücksichtigung der Anatomie und Altersvariationen von Allognathosuchus cf. haupti.– Dissertation, unveröffentl., Johannes Gutenberg-Universität, Mainz.
- RAUHE, M. & ROSSMANN, T. (1995): News about fossil crocodiles from the Middle Eocene of Messel and Geiseltal, Germany. – Hallesches Jb. Geowiss., 17: 81-92; Halle (Saale).
- REICHENBACHER, B. ET AL. (1998): Graupensandrinne Ries-Impakt: Zur Stratigraphie der Grimmelfinger Schichten, Kirchberger Schichten und Oberen Süßwassermolasse. - Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, **149** (1): 127-161; Stuttgart.
- RIETSCHEL, S. ET AL. (1985): Südbadische Fossilfunde, Führer zu Ausstellungen 6. – 46 S., (Landessammlungen für Naturkunde); Karlsruhe.
- ROSSMANN, T. (2000): Skelettanatomische Beschreibung von Pristichampsus rollinatii GRAY Crocodilia, Eusuchia, – Cour. Forsch.instit. Senckenberg, **221**; Frankfurt a. M.
- ROSSMANN, T.; BERG, D.; SALISBURY, S. (1999): Studies on Cenozoic crocodiles: 3. Gavialosuchus cf. gaudensis (Eusuchia, Tomistomidae) from the Lower Miocene of south Germany. – N. Jb. für Geol. Paläont., Mh. 1999 (6): 321-330; Stuttgart.
- RÖSSNER, G. (1998): Wirbeltiere aus dem Unter-Miozän des Lignit-Tagebaues Oberdorf (Weststeirisches Becken), Österreich: 9. Ruminantia (Mammalia). – Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, **99** A: 169-193; Wien.
- RÖSSNER, G. & HEISSIG, K. (ed.). (1999): The Miocene Land Mammals of Europe – 515 S.;München (Dr. Friedrich Pfeil).
- RUMMEL, M. (1999): Tribe Cricetodontini. in Rössner, G. & Heissig, K.: The Miocene Land Mammals, 359-364; Dr. Friedrich Pfeil/München.
- RUMMEL, M. (2000): Die Cricetodontini aus dem Miozän von Petersbuch bei Eichstätt. Die Gattung *Cricetodon* LARTET 1851. – Senckenbergiana lethaea, **80** (1): 149-171; Frankfurt a.M.
- RUMMEL, M. (1995): Cricetodon bolligeri n. sp. Ein neuer Cricetide aus dem Obermiozän von Petersbuch bei Eichstätt. – Mitt. bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 35: 109-123; München.
- RUMMEL, M. & KÄLIN, D. (in Vorbereitung), Die Gattung Criceton (Mammalia, Rodentia) aus dem Mittelmiozän der Schweizer Molasse.
- RUTTE, E. (1956): Die Geologie des Schienerberges (Bodensee) und der Öhninger Fundstätten). – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 102 (2): 143-282; Stuttgart.
- SACH, V. J. (1999): Litho- und biostratigraphische Untersuchungen in der Oberen Süßwassermolasse des Landkreises Biberach a. d. Riß (Oberschwaben). – Stuttgarter Beitr. Naturk. B, 276: 1-167; Stuttgart.
- SCHERER, E. (1973): Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen 9. Crocodilia. – Mitt. bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 13: 103-114; München.
- SCHERER, E. (1978): Krokodilreste aus der miozänen Spaltenfüllung Appertshofen nördlich von Ingolstadt. – Mitt. bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **18**: 65-91; München.
- SCHERER, E. (1979): Krokodilreste aus der miozänen Braunkohle von Viehausen bei Regensburg. – Mitt. bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **19**: 125-137; München.
- SCHERER, E. (1981): Die mittelmiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen 12. Crocodylia (abschließender Bericht). – Mitt. bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 21: 81-87; München.

- SCHÖTZ, M. (1989): Die Plesiosorex-Funde (Insectivora, Mamm.) aus der Kiesgrube Maßendorf (Obere Süßwassermolasse Niederbayerns). – Mitt. bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 29: 141-157; München.
- SCHREINER, A. (1973): Geologische Karte von Baden-Württemberg 1:25 000, Erläuterungen zu Blatt 8219 Singen. – Landesvermessungsamt Baden-Württemberg, Stuttgart.
- SEILACHER, A. (1970): Begriff und Bedeutung der Fossil-Lagerstätten. – N. Jb. für Geol. Paläont., Mh., 1970 (1): 34-39; Stuttgart.
- SHARMA, A. ET AL. (1999): Introduction of *Populus euphratica* in Indian semi-arid trans Gangetic plains. – Annals of Forestry, **7**:1-8.
- STEEL, R. (1989): Crocodiles. 197 S.; London (Christopher Helm).
- STEFEN, C. (1997): Steneofiber eseri (Castoridae, Mammalia) von der Westtangente bei Ulm im Vergleich zu anderen Biberpopulationen. – Stuttgarter Beitr. Naturk. B, 255: 1-73; Stuttgart.
- STEININGER, F. F. ET AL. (1996): Circum Mediterranean Neogene (Miocene and Pliocene) Marine-Continental Chronologic Correlations of Europan Mammal Units. – in Bernor, R. L. et al.: The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas, 7-46; Columbia University Press/New York.
- STEININGER, F. F. (1999): Chronostratigraphy, Geochronology and Biochronologie of the Miocene "European Land Mammal Mega-Zones" (ELMMZ) and the Miocene "Mammal-Zones" (MN). – in Rössner, G. & Heissig, K.: The Miocene Land Mammals of Europe, 9-24; Dr. Friedrich Pfeil/München.
- STROMER, E. (1928): Wirbeltiere im obermiocänen Flinz Münchens. Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-nat. Abt., 32 (1): 1-71; München.
- THENIUS, E. (1949): Die Carnivoren von Göriach (Steiermark). – Sitzungsberichte der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, A, **158**: 696-762; Wien (Springer).
- TOBIEN, H. (1963): Zur Gebißentwicklung tertiärer Lagomorphen (Mamm.) Europas. – Notizbl. hess. L.-Amt Bodenforsch., 91: 16-35; Wiesbaden.
- TOBIEN, H. (1968): Typen und Genese tertiärer Säugerlagerstätten. – Eclog. geol. Helv., **61**: 549-575; Basel.
- TOBIEN, H. (1974): Zur Gebißstruktur, Systematik und Evolution der Genera Amphilagus und Titanomys (Lagomorpha, Mammalia) aus einigen Vorkommen im jüngeren Tertiär Mittel- und Westeuropas. – Mainzer geowiss. Mitt., 3: 95-214; Mainz.
- UHL, D. ET AL. (2003): Reconstructing palaeotemperatures using leaf floras - case studies for a comparison of leaf margin analysis and the coexistence approach. – Review of Palaeobotany & Palynology, **126**: 49-64; Elsevier.
- WENZ, W. & ZILLICH, A. (1960): Gastropoda. Teil 2: Euthyneura. – Handbuch der Paläozoologie, 6 (2), 835 S.; Berlin.
- WERNER, J. (1994): Beitr. zur Biostratigraphie der Unteren Süßwassermolasse Süddeutschlands- Rodentia und Lagomorpha (Mammalia) aus den Fundstellen der Ulmer Gegend. – Stuttgarter Beitr. Naturk. B, **200**:1-263; Stuttgart.
- WOOD, A. E.; WILSON, R.W. (1936): A suggested nomenclature for the cups of the cheek teeth of Rodents. – Journal of Paleontology, **10** (5): 388-391.
- ZIEGLER, B. (1986): Der schwäbische Lindwurm. 172 S.; Stuttgart (Konrad Theiss).
- ZIEGLER, R. (1990): Didelphidae, Erinaceidae, Metacodontidae und Dimylidae (Mammalia) aus dem Oberoligozan und Un-

termiozän Süddeutschlands. – Stuttgarter Beitr. Naturk. B, **158**: 1-99; Stuttgart.

- ZIEGLER, R. (1995): Die untermiozänen Kleinsäugerfaunen aus den Süßwasserkalken von Engelswies und Schellenfeld bei Sigmaringen (Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturk. B, 228: 1-53; Stuttgart.
- ZIEGLER, R. & FAHLBUSCH, V. (1986): Kleinsäuger-Faunen aus der basalen Oberen Süßwasser-Molasse Niederbayerns. - Zitteliana, 14: 3-80; München.
- ZIEGLER, R. & MÖRS, T. (2000): Marsupialia, Lipotyphla und Chiroptera (Mammalia) aus dem Miozän des Braunkohlentagebaus Hambach (Niederrheinische Bucht, NW-Deutschland). – Palaeontographica A, 257 (1-3): 1-26; Stuttgart.

Anhang

Systematische Zusammenstellung der nachgewiesenen Taxa

Klasse Gastropoda Radix socialis dilatata Planorbis cornu Radix sp. Campylaea sp. Limax sp. Milax sp. Cepaea silvana silvana Cepaea silvana silvana Cepaea sylvestrina sylvestrina ?Abida sp. Tropidomphalus incrassatus incrassatus

Klasse Bivalvia: Unio lavateri

Stamm Vertebrata

Überordnung Teleostei *Channa* sp.

Klasse Reptilia Serpentes indet. *Trionyx* sp. Chelonii indet. *Diplocynodon cf. ratelii* POMEL, 1847

Klasse Mammalia Ordnung Insectivora BOWDICH, 1821 Familie Metacodontidae BUTLER, 1948 *Plesiosorex* aff. *germanicus* SEEMANN, 1938 Familie Erinaceidae BONAPARTE, 1848 *Galerix exilis* BLAINVILLE, 1840

Ordnung Rodentia BOWDICH, 1821 Familie Sciuridae GRAY, 1821 Palaeosciurus sutteri ZIEGLER & FAHLBUSCH, 1986 Heteroxerus huerzleri STEHLIN & SCHAUB, 1951 Familie Castoridae GRAY, 1821 Steneofiber minutus VON MEYER, 1838 Steneofiber cf. depereti MAYET, 1908 Familie Gliridae THOMAS, 1897 Paraglirulus werenfelsi ENGESSER, 1972

Familie Cricetidae ROCHEBRUNE, 1883 Megacricetodon minor (LARTET, 1851) Megacricetodon germanicus AGUILAR, 1980 Cricetodon cf. sansaniensis LARTET, 1851

Ordnung Lagomorpha BRANDT, 1855 Familie Ochotonidae BRANDT, 1855 Prolagus oeningensis KÖNIG, 1825 Lagopsis versus HENSEL, 1856 cf. Eurolagus fontannesi DEPÉRET, 1887

Ordnung Carnivora BOWDICH, 1821 Familie Mustelidae FISCHER VON WALDHEIM, 1817 Lartetictis sp. Familie Viverridae GRAY, 1821 Semigenetta sansaniensis LARTET, 1851

Ordnung Perissodactyla OWEN, 1848 Familie Rhinocerotidae OWEN, 1845. Rhinocerotidae indet.

Ordnung Artiodactyla OWEN, 1848 Familie Moschidae GRAY, 1821 cf. *Micromeryx flourensianus* LARTET, 1851 Familie Cervidae GRAY, 1821 *Heteroprox Larteti* FILHOL, 1891 *Dicrocerus elegans* LARTET, 1837 Familie Tragulidae MILNE-EDWARDS, 1864 *Dorcatherium crassum* (LARTET, 1851) Familie Bovidae GRAY, 1821 *Eotragus clavatus* GERVAIS, 1850

Ordnung Proboscidea ILLIGER, 1811 Familie Gomphotheriidae HAY, 1922 Gomphotherium sp. CUVIER, 1817

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: <u>Carolinea - Beiträge zur naturkundlichen Forschung in</u> <u>Südwestdeutschland</u>

Jahr/Year: 2004

Band/Volume: 62

Autor(en)/Author(s): Giersch Samuel

Artikel/Article: Die Fauna aus den mittelmiozänen Krokodilschichten der Bohlinger Schlucht 5-50