



**Freunde**

der Bayerischen Staatssammlung  
für Paläontologie und Historische Geologie  
München e.V.

---

## **Jahresbericht 2015 und Mitteilungen**

**44**



---

Verlag Dr. Friedrich Pfeil München 2016

ISSN 0942-5845

ISBN 978-3-89937-208-3



**Freunde**

der Bayerischen Staatssammlung  
für Paläontologie und Historische Geologie  
München e.V.

---

## **Jahresbericht 2015 und Mitteilungen**

**44**

---

Verlag Dr. Friedrich Pfeil München 2016

ISSN 0942-5845

ISBN 978-3-89937-208-3

## **Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek**

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation  
in der Deutschen Nationalbibliografie;  
detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über  
<http://dnb.dnb.de> abrufbar.

Redaktion: Oliver Rauhut, Martin Nose & Winfried Werner

### Anschrift des Vereins

Freunde der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie  
und Historische Geologie München e.V.

Richard-Wagner-Str. 10, D-80333 München

Tel (089) 2180-6630

Fax: (089) 2180-6601

E-Mail: [pal.freunde@lrz.uni-muenchen.de](mailto:pal.freunde@lrz.uni-muenchen.de)

Homepage: [www.palmuc.de/bspg](http://www.palmuc.de/bspg)

Postbank München

IBAN: DE75 7001 0080 0281 2128 03

BIC: PBNKDEFF

Deutsche Kreditbank (DKB) AG

IBAN: DE09 1203 0000 1004 4185 78

BIC: BYLADEM1001

Sonderkonto »Exkursionen«:

Postbank München

IBAN: DE23 7001 0080 0482 6128 02

BIC: PBNKDEFF

### Titelbild:

Backenzahn eines Hauerelefanten, *Prodeinotherium bavaricum*,  
aus dem Miozän von Gračanica, Bosnien; SNSB-BSPG 2015 I 41.

Breite ca. 7 cm. Foto: M. Schellenberger.

Copyright © 2016 by Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München  
Dr. Friedrich Pfeil, Wolfratshausener Straße 27, 81379 München

**[www.pfeil-verlag.de](http://www.pfeil-verlag.de)**

Alle Rechte vorbehalten

Druckvorstufe: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München

Druck: PBTisk a.s., Pířbram I – Balonka

Printed in the European Union

– gedruckt auf chlorfrei gebleichtem Papier –

ISSN 0942-5845 – ISBN 978-3-89937-208-3

# Wie fossile Nashörner zahn- ten und was uns dies über die Entstehung der miozänen Fossilfundstelle Sandelzhausen sagt

CHRISTINE BÖHMER\*, KURT HEISSIG\*\* und GERTRUD E. RÖSSNER\*\*

Die miozäne Fossilfundstelle Sandelzhausen ist berühmt für ihre Säugetiere und hat seit Bestehen des Vereins einen besonderen Stellenwert im Hinblick auf Fördermaßnahmen. Bergung, Erhaltung und Auswertung der Fossilien haben maßgeblich davon profitiert (siehe FAHLBUSCH 1995; FAHLBUSCH et al. 1997, 1998; FAHLBUSCH & LIEBREICH 1999, 2002; siehe außerdem FAHLBUSCH 1976, 2003; MOSER et al. 2009) und wurden zu einer der wichtigsten Informationsressourcen für den Übergangsbereich von Früh- zu Mittel-Miozän in Eurasien. Alle Sandelzhausen-Fossilien werden an der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie unter der Sammlungsnummer 1959 II aufbewahrt. In diesem Aufsatz möchten wir von jüngsten Forschungsergebnissen, basierend auf Sandelzhausen-Fossilien, berichten (siehe auch BÖHMER et al. 2015). Grundlegend für diese Studie war die, im Vergleich zu anderen Fundstellen außergewöhnlich gute quantitative Überlieferung verschiedenster Entwicklungsstadien vom Neugeborenen zum Greis vieler Arten. Durch die Untersuchung solcher »Fossilreihen« ist es möglich, den Reifungsprozess vom Jungtier (juvenile Stadien) bis hin zum erwachsenen Tier (adulte Stadien) zu dokumentieren und damit einzigartige Erkenntnisse über den Lebenszyklus der ausgestorbenen Lebewesen zu erlangen. In dieser Hinsicht unter allen Sandelzhausen-Arten herausragend ist das Nashorn *Prosantorhinus germanicus*.

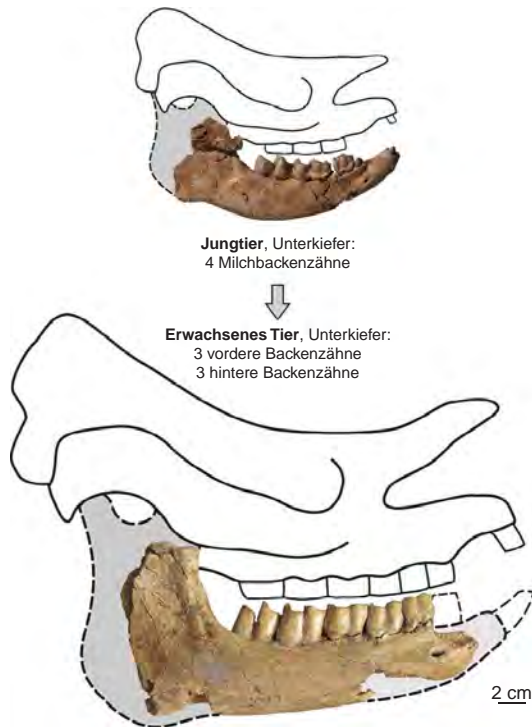
*Prosantorhinus* war ein relativ kleines und kurzbeiniges Nashorn, das zur Entstehungszeit der Fossilfundstelle Sandelzhausen vor rund 16 Millionen Jahren in Europa weit verbreitet war (HEISSIG 1972; CERDEÑO 1996). Es repräsentierte eine heute ausgestorbene Linie (Teleoceratini), die sich in ihrer nilpferdähnlichen, semiaquatischen Lebensweise von allen heute lebenden Nashörnern unterscheidet (HEISSIG 1972; PROTHERO et al. 1989; CERDEÑO 1996). In Sandelzhausen erhielt sich unter anderem eine bemerkenswerte Fülle an Resten von Milchgebissen von *Prosantorhinus* (PETER 2002), die einen einzigartigen Einblick in die Ontogenese (Individualentwicklung) des Gebisses dieser Tierart ermöglichen. Die überlieferten Unterkieferreste repräsentieren nahezu lückenlos die verschiedenen Stadien der Gebissentwicklung (die Reihenfolge der Zahnbildung, Zahneruption, Zahnnutzung) und erlauben deren Rekonstruktion. Durch den zusätzlichen Einsatz von Röntgentomographie konnten sogar noch im Kiefer befindliche, hoch fragile Zahnkeime dokumentiert werden, die die Kenntnisse zur Gebissentwicklung vervollständigen.

Insgesamt wurden 24 rechte und linke Unterkieferhälften von 18 Jungtieren untersucht. Die aktuelle Studie kommt, in Übereinstimmung mit der originären Beschreibung (WANG 1928, HEISSIG 1972), zu dem Ergebnis, dass das Milchgebiss des Unterkiefers

---

\* Muséum National d'Histoire Naturelle Paris, boehmer@vertevo.de

\*\* SNSB – Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München, und Department für Geo- und Umweltwissenschaften, LMU und GeoBio-CenterLMU, München



**Abb. 1:** Vom Jungtier zum erwachsenen *Prosantorhinus germanicus*. Das Milchgebiss des fossilen Nashorns besteht aus vier Milchbackenzähnen (oben, SNBS-BSPG 1959 II 4547), das bleibende Gebiss aus drei vorderen und drei hinteren Backenzähnen (unten, SNSB-BSPG 1959 II 2278).

zwei Schneidezähne, keine Eckzähne und vier Milchbackenzähne (Milchmolare) umfasst (Abb. 1; BÖHMER et al. 2015) und steht im Gegensatz zu PETER (2002), wo drei Milchbackenzähne in der Milchzahnformel für das Unterkiefergebiss angegeben werden. Während PETER (2002) vier vordere Backenzähne (Prämolare) für das erwachsene Unterkiefergebiss beschreibt, lautet die Zahnformel des Erwachsenenengebisses im Unterkiefer, basierend auf unseren Untersuchungen: zwei Schneidezähne, keine Eckzähne, drei vordere Backenzähne und drei hintere Backenzähne (Molare) (Abb. 1; WANG 1928, HEISSIG 1972, BÖHMER et al. 2015). Tabelle 1 vergleicht die Zahnformel im Unterkiefer von ausgestorbenen mit lebenden Nashörnern. Im Milchgebiss des Unterkiefers variiert die Anzahl der Schneidezähne unter den verschiedenen Nashörnern. Das Breitmaulnashorn (*Ceratotherium simum*) sowie die pleistozänen Nashörner *Coelodonta antiquitatis* und *Stephanorhinus hundsheimensis* besitzen keine Milchschnidezähne, während das Spitzmaulnashorn (*Diceros bicornis*) ein bis zwei Schneidezähne im juvenilen Unterkiefergebiss hat. Alle verglichenen Nashornarten weisen keine Milcheckzähne und vier Milchbackenzähne auf. Der Vergleich der Zahnformel des Erwachsenenengebisses

im Unterkiefer zeigt, dass alle verglichenen Nashornarten keine Schneidezähne und keine Eckzähne haben; abgesehen von *Prosantorhinus*, das zwei Schneidezähne hat. Mit einer Ausnahme (*Diceros*) enthält das adulte Gebiss im Unterkiefer aller verglichenen Nashornarten drei vordere und drei hintere Backenzähne. Für das Spitzmaulnashorn (*Diceros bicornis*) variiert die Anzahl der Prämolaren zwischen drei und vier, da es typischerweise einen permanenten Zahn an der ersten prämolaren Position (p1) hat und somit insgesamt vier vordere Backenzähne aufweist (HILLMAN-SMITH & GROVES 1994). Jedoch kann es in manchen Fällen zur Unterdrückung des p1 kommen, und somit hat das Spitzmaulnashorn insgesamt nur drei vordere Backenzähne (HILLMAN-SMITH & GROVES 1994).

### Ontogenetische Entwicklung des Gebisses bei *Prosantorhinus* im Vergleich mit heutigen Nashörnern

Die Auswertung der Entwicklungsstadien der Milchgebisse von *Prosantorhinus* basiert auf der oben beschriebenen Zahnformel und drei Parametern, die im Reifungsprozesses vom Jungtier zum erwachsenen Tier relevant sind: 1) Entwicklung von Zahnkeimen im Kiefer, 2) Zahndurchbruch und 3) Zahnabrieb. Während der Durchbruch und der Abrieb der Milchzähne makroskopisch, also mit dem bloßen Auge, beurteilt wurden, war für die Dokumentation vorhandener Zahnkeime innerhalb der Kieferknochen der Einsatz von nicht-zerstörerischen, radiologischen Methoden (Röntgen- und Computertomographie) notwendig.

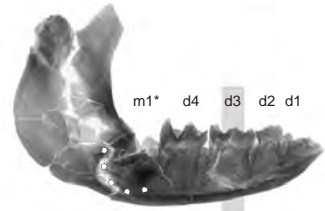
Die Untersuchung der fossilen Unterkiefer ergab elf verschiedene Entwicklungsstadien, deren chronologische Abfolge die Veränderungen vom Milchgebiss des Neugeborenen bis hin zum Erwachsenenengebiss zeigen (Abb. 1, Tab. 2). Zu Beginn bilden sich die Milchbackenzähne d2 und d3 und brechen durch. Ihnen folgen d1 und d4. Während letztere sich noch im Durchbruch befinden, entwickelt sich innerhalb des Unterkiefers

**Tab. 1:** Vergleichende Übersicht der Zahnformel (Gebissstruktur) im Unterkiefer von ausgestorbenen und lebenden Nashörnern. Abkürzungen: di, Milchsneidezahn; dc, Milcheckzahn; d, Milchbackenzahn; i, Schneidezahn; c, Eckzahn; p, vorderer Backenzahn; m, hinterer Backenzahn.

Nashornart	Milchgebiss im Unterkiefer			Erwachsenengebiss im Unterkiefer			
	di	dc	d	i	c	p	m
<i>Ceratotherium simum</i> (Breitmaulnashorn)	0	0	4	0	0	3	3
<i>Diceros bicornis</i> (Spitzmaulnashorn)	1-2	0	4	0	0	3-4	3
† <i>Prosantorhinus germanicus</i> (miozänes deutsches kleines Kurzfußnashorn)	2	0	4	2	0	3	3
† <i>Coelodonta antiquitatis</i> (pleistozänes Wollnashorn)	0	0	4	0	0	3	3
† <i>Stephanorhinus hundsheimensis</i> (pleistozänes Hundsheimer Nashorn)	0	0	4	0	0	3	3

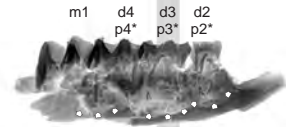
### Stadium 3

- vollständiges, funktionales Milchgebiss
- Beginn des Durchbruchs von m1



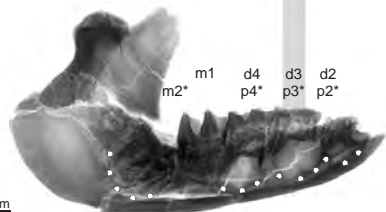
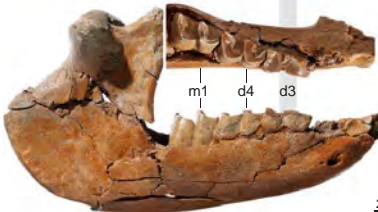
### Stadium 4

- vollständiges, funktionales Milchgebiss
- m1 im fortgeschrittenen Durchbruch
- Zahnkeime p2, p3 und p4



### Stadium 5

- Ausfall des d1
- Zahnkeim des m2



**Abb. 2:** Drei Entwicklungsstadien der Milchgebisse von *Prosantorhinus*. Die Abfolge macht die Veränderungen im Gebiss während des Reifungsprozesses der Jungtiere sichtbar. Links, von oben nach unten: Seiten- und Kauflächenansicht der Unterkiefer (SNSB-BSPG 1959 II 2253, 3362, 5978). Rechts, von oben nach unten: seitliche Röntgenaufnahme der Unterkiefer (SNSB-BSPG 1959 II 2253, 1939, 5978).

bereits der Keim des ersten hinteren Backenzahns (m1). Der m1 ist der erste bleibende Zahn, der bei *Prosantorhinus* durchbricht (Abb. 2). Es folgt die Bildung der Zahnkeime der vorderen Backenzähne p2, p3 und p4 im Unterkieferknochen (Abb. 2). Daran anschließend fällt der d1 aus. Dieser Milchbackenzahn wird bei *Prosantorhinus* nicht durch einen bleibenden Nachfolger ersetzt (BÖHMER et al. 2015), das heißt das erwachsene Nashorn hat keinen Zahn auf dieser Position. Etwa zur gleichen Zeit bildet sich der hintere Backenzahn m2 als Zahnkeim im Unterkieferknochen (Abb. 2). Nach dem Beginn des Durchbruchs des m2 folgt der sukzessive Durchbruch von p2, p3 und p4 und zum Schluss eruptiert der letzte hintere Backenzahn (m3) (Abb. 2). Insgesamt ist somit für *Prosantorhinus* eine Zahndurchbruchsequenz von (d2, d3), (d1, d4), m1, m2, p2, p3, p4, m3 dokumentiert (BÖHMER et al. 2015).

Im Vergleich mit Daten heute lebender Nashörner lassen sich Übereinstimmungen und Unterschiede beim Zahnwechsel nachweisen, die wichtige Informationen zur Rekonstruktion der Evolution der Zahnentwicklung bei Nashörnern erlauben. Generell

ist das für *Prosantorhinus* nachgewiesene Muster in der Gebissentwicklung charakteristisch für Nashörner (FORTELIUS 1985), mit Ausnahme einer gewissen Variabilität im ontogenetischen Durchbruchzeitpunkt des p2, p3 sowie des m2. Während beim Breitmaulnashorn (*Ceratotherium*) die vorderen Backenzähne vor dem Durchbruch des m2 gewechselt werden, eruptiert beim Spitzmaulnashorn (*Diceros*) zuerst der hintere Backenzahn m2, und anschließend folgt der Durchbruch der vorderen Backenzähne (Tab. 3). Interessanterweise entspricht die Sequenz von *Prosantorhinus* der Abfolge des Zahndurchbruchs von *Diceros*. Weiterhin scheint der Vergleich der Zahneruptionssequenzen von ausgestorbenen und heute lebenden Nashörnern darauf hinzudeuten, dass tendenziell bei Nashörnern mit hochkronigen Zähnen die vorderen Backenzähne vor den hinteren Backenzähnen durchbrechen. Dagegen brechen bei Nashörnern mit niedrigkronigen Zähnen zuerst m1 und m2 und anschließend p2, p3 und p4 durch. Diese Tendenz könnte mit der Nahrung der Nashörner in Zusammenhang stehen. Während Tiere mit niedrigkronigen Zähnen eher weiche, wenig abrasive Pflanzen fressen, weisen hochkronige Zähne auf harte, abrasive Pflanzen hin. Daher könnte es für Arten mit hochkronigen Zähnen wichtig sein, die vorderen Backenzähne zu einem früheren Zeitpunkt zu wechseln, da die Milchzähne schneller abgenutzt werden.

**Tab. 2:** Rekonstruierte Reihenfolge von elf Gebissentwicklungsstadien des Nashorns *Prosantorhinus germanicus* aus der miozänen Fosillagerstätte Sandelzhausen auf Basis der Unterkieferbezeichnung. Stadium 6 und 8 sind nicht belegt. Abkürzungen: d, Milchbackenzahn; p, vorderer Backenzahn; m, hinterer Backenzahn; M, Monate; J, Jahre.

Entwicklungsstadien und korrelierte Individualalter							
0	<2M		d2	d3			
1	2M-1J	d1	d2	d3	d4		
2	3M-1,5J	d1	d2	d3	d4		
3	9M-3J	d1	d2	d3	d4	m1	
4	9M-4J	d1	d2	d3	d4	m1	
5	9M-4J		d2	d3	d4	m1	
6	14M-7J		d2	d3	d4	m1	m2
7	1,5-9J		p2	d3	d4	m1	m2
8	2-9J		p2	p3	d4	m1	m2
9	6,5-9J		p2	p3	p4	m1	m2 m3
10	>7,5J		p2	p3	p4	m1	m2 m3

**Tab. 3:** Vergleich der Zahndurchbruchsequenzen von ausgestorbenen und heute lebenden Nashörnern mit hochkronigen und niedrigkronigen Backenzähnen. Klammern fassen Zähne ein, die mehr oder weniger gleichzeitig durchbrechen. Abkürzungen: d, Milchbackenzahn; p, vorderer Backenzahn; m, hinterer Backenzahn.

Nashornart
<i>Ceratotherium simum</i> (Breitmaulnashorn)
<i>Diceros bicornis</i> (Spitzmaulnashorn)
+ <i>Coelodonta antiquitatis</i> (pleistozänes Wollnashorn)
+ <i>Prosantorhinus germanicus</i> (miozänes deutsches kleines Kurzfußnashorn)
+ <i>Stephanorhinus hundsheimensis</i> (pleistozänes Hundsheimer Nashorn)



## Rekonstruktion der absoluten Individualalter mittels Korrelation mit lebenden Nashörnern

Mittels Korrelation der ontogenetischen Stadien der *Prosantorhinus*-Fossilien mit jenen heutiger Nashörner sind Rückschlüsse auf das absolute Individualalter der einzelnen Fossilien möglich (Tab. 2). Im frühesten Stadium (Stadium 0) besitzt *Prosantorhinus* nur zwei Milchzähne (den zweiten und dritten Milchbackenzahn) im Unterkiefer, die noch im Durchbruch sind. Diese Entwicklungsphase entspricht einem Neugeborenen. Auch heute lebende Nashörner werden mit dem zweiten und dritten Milchbackenzahn im Unterkiefer geboren (GODDARD 1970; HITCHINS 1978; HILLMAN-SMITH et al. 1986). Im darauffolgenden Stadium 1 von *Prosantorhinus* beginnt der Durchbruch des ersten und vierten Milchbackenzahnes. Der zweite und dritte Milchbackenzahn sind bereits im Abrieb, und die röntgenologische Untersuchung weist die Entwicklung des ersten bleibenden Backenzahnes m1 als Zahnkeim im Unterkieferknochen nach. Dies deutet auf ein Alter zwischen 2 bis 12 Monaten hin, da bei heutigen Nashörnern der Durchbruch der anderen Milchzähne in dieser Altersspanne stattfindet (GODDARD 1970; HILLMAN-SMITH et al. 1986). Im Stadium 2 von *Prosantorhinus* sind alle Milchbackenzähne vollständig durchgebrochen und in Abrieb. Bei heute lebenden Nashörnern ist

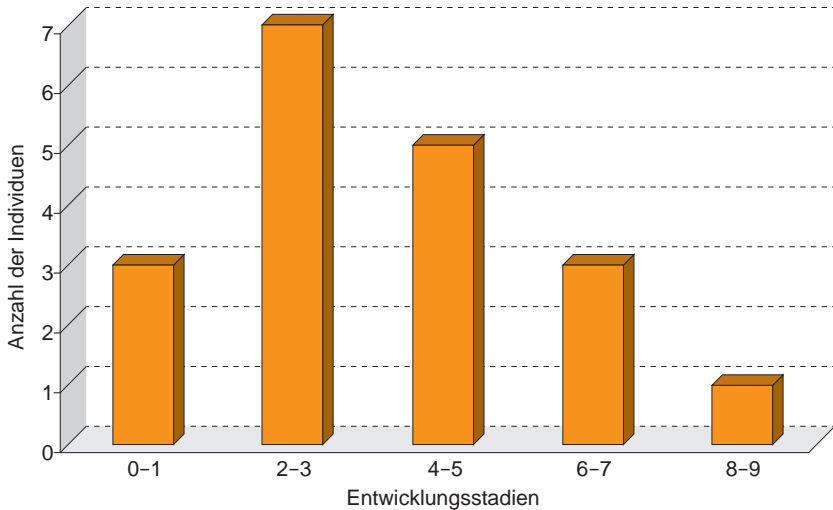
Zustand der extern sichtbaren Zähne	Zahnkeime (im Kieferknochen)
d2 und d3 brechen durch	
d1 und d4 brechen durch; d2 und d3 in Abnutzung	m1
vollständiges Milchgebiss in Abnutzung	m1
vollständiges Milchgebiss; d2-d4 in Abnutzung; m1 bricht durch	
vollständiges Milchgebiss; d2-d4 in Abnutzung; m1 nicht in Abnutzung	p2 p3 p4
d1 ausgefallen; d2-m1 in Abnutzung	p2 p3 p4 m2
d2-m1 in Abnutzung; m2 bricht durch	p2 p3 p4
p2 bricht durch (ersetzt d2); d3-m1 in Abnutzung; m2 bricht durch	p3 p4 m3
p2; d4-m2 in Abnutzung; p3 bricht durch (ersetzt d3)	p4 m3
p2-p3; m1-m2 in Abnutzung; p4 bricht durch (ersetzt d4); m3 bricht durch	
p2-m3 in Abnutzung	

Zahndurchbruchsequenz	Zahnkronen- morphologie	Referenz
(d2, d3), d4, d1, m1, p2, (p3, p4, m2), m3	hochkronig	BIGALKE et al. 1950; DITTRICH 1972; DITTRICH 1974; HILLMAN-SMITH et al. 1986
(d2, d3), (d4, d1), m1, m2, (p2, p3), p4, m3	niedrigkronig	ANDERSON 1966; DITTRICH 1974; GODDARD 1970; HITCHINS 1978
d3, d2, d1, d4, p2, p3, m1, m2, p4, m3	hochkronig	GARUTT 1994; SHPANSKY 2014
(d2, d3), (d1, d4), m1, m2, p2, p3, p4, m3	niedrigkronig	BÖHMER et al. 2015
(d2, d3, d4, d1), m1, m2, (p2, p3), p4, m3	niedrigkronig	KOENIGSWALD et al. 2007

ab einem Alter von etwa 1,5 Jahren das Milchbackenzahngewiss vollständig entwickelt (GODDARD 1970; HILLMAN-SMITH et al. 1986). Das Stadium 3 von *Prosantorhinus* ist durch den beginnenden Durchbruch des m1 charakterisiert (Abb. 2). Die röntgenologische Untersuchung zeigt, dass sich noch keine weiteren Zahnkeime im Unterkiefer gebildet haben (Abb. 2). Bis zu einem Alter von ungefähr 3 Jahren entwickelt sich bei heutigen Nashörnern der m1 als Zahnkeim und befindet sich schließlich in Eruption (GODDARD 1970; HILLMAN-SMITH et al. 1986). Nach dem vollständigen Durchbruch des m1 und der Entwicklung der Zahnkeime der vorderen Backenzähne (p2, p3, p4) (Stadium 4) und des hinteren Backenzahn m2 (Stadium 5), folgt als nächstes die Eruption des m2 (Stadium 6). Dieser Zahndurchbruch erfolgt beim heutigen Spitzmaulnashorn ab einem Alter von etwa 4 Jahren (GODDARD 1970; HITCHINS 1978). Wie bei *Prosantorhinus* (Stadium 7, 8 und 9) brechen bei *Diceros* in einem Alter zwischen 5 und 8 Jahren nacheinander die vorderen Backenzähne durch (GODDARD 1970; HITCHINS 1978). Der letzte Zahn, der bei heutigen Nashörnern im Alter von 8 bis 11 Jahren eruptiert, ist der m3 (GODDARD 1970; HITCHINS 1978). Dies entspricht dem Stadium 10 bei *Prosantorhinus*. Das durchschnittliche maximale Lebensalter von heutigen Nashörnern liegt bei 35 bis 40 Jahren (GODDARD 1970; HILLMAN-SMITH et al. 1986; HILLMAN-SMITH & GROVES 1994).

### **Altersstruktur von *Prosantorhinus* zum Zeitpunkt der Fossilienbettung (Sterbepprofil) und abgeleitete Erkenntnisse zur Entstehung der Fossilagerstätte Sandelzhausen**

Berücksichtigt man die repräsentierten Entwicklungsstadien und rekonstruierten absoluten Individualalter der untersuchten Fossilien, lassen sich letztlich Aussagen zur Altersstruktur der juvenilen *Prosantorhinus*-Individuen von Sandelzhausen zum Zeitpunkt der Fossilienbettung (Sterbepprofil) machen. Die Entwicklungsstadien 1-3 von *Prosantorhinus* sind in Sandelzhausen am häufigsten vertreten (Abb. 3) und dokumentieren einen häufigen Tod junger Nashörner im Alter zwischen wenigen Monaten bis zu 3 Jahren. Diese Altersspanne repräsentiert gesäugte Jungtiere bzw. Kälber, die von der Mutter umsorgt werden (HILLMAN-SMITH et al. 1986). Betrachtet man heute lebende Nashörner, sind die jungen Tieren in dieser Lebensphase einem erhöhten natürlichen Sterberisiko ausgesetzt. Die Untersuchung einer rezenten Nashornpopulation mit etwa 300 Individuen (davon 52 % adulte, 21 % subadulte [d. h. viele adulte Merkmale sind bereits entwickelt, aber die Tiere sind noch nicht geschlechtsreif] und 27 % juvenile Tiere) resultierte in einer minimalen, jährlichen Sterberate von 6 % für Neugeborene, 9 % für Kälber, 1 % für subadulte und 3 % für adulte Tiere (LAURIE 1982). Insbesondere das Überleben über das erste Lebensjahr hinaus wird durch verschiedene Gefahren erschwert. Zwar nehmen die jungen Nashornkälber vermehrt feste Nahrung zu sich, aber bis zu einem Alter von 1 bis fast 2 Jahren sind sie weitgehend von der Mutter abhängig, da sie zusätzlich gesäugt werden (LANGER 2008). Diese Übergangsphase ist entscheidend für die Entwicklung der jungen Pflanzenfresser, da sich eine funktionale mikrobielle Population im Verdauungstrakt entwickeln muss, um die Zersetzung von schwer verdaulichem Pflanzenmaterial zu gewährleisten (SAVAGE 1977; LANGER 1988). Einen wesentlichen Einfluss auf die Überlebenschance der Jungtiere hat auch die Ausprägung des Immunsystems zur Vermeidung von Todesfällen aufgrund von



**Abb. 3:** Die Verteilung der Entwicklungsstadien der fossilen *Prosantorhinus*-Unterkiefer zeigt eine Altersstruktur deren Hauptanteil bei eineinhalb- bis dreijährigen Individuen zum Zeitpunkt der Fossileinbettung (Sterbeprofil) liegt. Dies entspricht einer verstärkten Anreicherung von Entwicklungsstadien die einem erhöhten Sterberisiko ausgesetzt sind und damit einer Fossillagerstätte, die aufgrund von langfristiger Akkumulation gebildet wurde.

Infektionskrankheiten (MCDADE 2005; RAMSAY & ZAINUDDIN 1993). Einen weiteren Risikofaktor stellen Raubtiere dar. Subadulte Nashörner (zwischen 3 bis 5 Jahren) sind normalerweise in der Lage, sich gegen Angreifer wie z.B. Löwen, Tiger oder Hyänen zu verteidigen, wohingegen Kälber (<2 Jahre) einem erhöhten Risiko ausgesetzt sind, Opfer eines Raubtierangriffs zu werden (GODDARD 1966; BERGER & CUNNINGHAM 1995; BRAIN et al. 1999; HUTCHINS & KREGER 2006). Nicht zuletzt spielt auch das Sozialverhalten der Nashörner für das Überleben des Jungtieres eine entscheidende Rolle. In Abhängigkeit von den Umweltbedingungen liegt zwischen zwei Kalbungen ein Intervall von 2 bis 3 Jahren (LURIE 1982; HILLMAN-SMITH & GROVES 1994). Da die Tragzeit bei heutigen Nashörnern generell 15 bis 16 Monate beträgt (MILLER 2003), bedeutet dies, dass die Mutterkuh sich mit einem Bullen paart, wenn der aktuelle Nachwuchs erst etwa 1 bis 1,7 Jahre alt ist. Da das Paarungsverhalten mit einer gewissen Aggressivität einhergeht, wird bisweilen im Zuge dessen das Kalb vom Nashornbullen attackiert, was schließlich auch zum Tode des Jungtieres führen kann (LAURIE et al. 1983; HILLMAN-SMITH & GROVES 1994).

Wie schon lange bekannt, repräsentieren die Sandelzhausener Sedimente Teile der sogenannten Oberen Süßwassermolasse, deren Ablagerungsraum eine vielfältige Flusslandschaft war (FAHLBUSCH et al. 1972; SCHMID 2002; FAHLBUSCH 2003; RÖSSNER & NOSE 2008; MOSER et al. 2009; BÖHME 2010). Es gibt Hinweise darauf, dass sich die außerordentliche Fossiliendichte in Sandelzhausen durch saisonale Überschwemmungen angehäuft hat, aber es besteht Uneinigkeit über die Anreicherungsdauer im Rahmen

von zehn bis zehntausenden von Jahren (FAHLBUSCH et al. 1972; FAHLBUSCH et al. 1976; SCHMID 2002). In dieser Diskussion spielt die grundsätzliche Unterscheidung zweier verschiedenartiger Prozesse eine Rolle, die zur Entstehung von Fossilagerstätten führen können. Zum einen kann ein kurzfristiges Ereignis (eine Katastrophe) zum Tod der Tiere mit anschließender Fossilisation führen, und zum anderen kann ein langfristiger Prozess (Akkumulation) für die Bildung einer Fossilagerstätte möglich sein (KURTÉN 1953; VAN VALEN 1964; VOORHIES 1969; KLEIN & CRUZ-URIBE 1983; LYMAN 1994). Das Sterbeprofil von Tieren im ersten Modell spiegelt die Altersstruktur der natürlichen Population wider, da sich das katastrophale Ereignis auf alle Altersstufen gleichermaßen auswirkt (KLEIN & CRUZ-URIBE 1983; ANDERS et al. 2011). Im Gegensatz dazu zeigt das Mortalitätsprofil von Tieren im zweiten Modell einen Spitzenwert für Altersstufen, die einem erhöhten natürlichen Sterberisiko ausgesetzt sind (KLEIN & CRUZ-URIBE 1983) (siehe oben). Das juvenile Sterbeprofil von *Prosantorhinus* spiegelt das zweite Modell wider (Abb. 3) und deutet deshalb darauf hin, dass die Fossilien in Sandelzhausen über einen langfristigen Zeitraum von mehreren Jahrzehnten oder gar Jahrtausenden kumulativ abgelagert worden sind. Dies unterstützt die Hypothese zur Entstehungsgeschichte der Lagerstätte von Sandelzhausen, wie sie von SCHMID (2002) aufgestellt wurde.

## Literatur

- ANDERSON, J. L. (1966): Tooth replacement and dentition of the black rhinoceros (*Diceros bicornis* LINN.). – Lammergeyer, **6**: 41–46.
- BERGER, J. & CUNNINGHAM, C. (1995): Predation, sensitivity, and sex: why female black rhinoceroses outlive males. – Behavioral Ecology, **6**: 57–64.
- BIGALKE, R., STEYN, T., DE VOS, D. & DE WAARD, K. (1950): Observations on a juvenile female square-lipped or white rhinoceros (*Ceratotherium simum simum* (BURCH.)) in the National Zoological Gardens of South Africa. – Proceedings of the Zoological Society of London **120**: 519–528.
- BÖHME, M. (2010): Ectothermic vertebrates (Actinopterygii, Allocaudata, Urodela, Anura, Crocodylia, Squamata) from the Miocene of Sandelzhausen (Germany, Bavaria) and their implications for environment reconstruction and palaeoclimate. – Paläontologische Zeitschrift, **84**: 3–41.
- BÖHMER, C., HEISSIG, K. & RÖSSNER, G. E. (2015): Dental eruption series and replacement pattern in Miocene *Prosantorhinus* (Rhinocerotidae) as revealed by macroscopy and X-ray: implications for ontogeny and mortality profile. – Journal of Mammalian Evolution, DOI 10.1007/s10914-015-9313-x.
- BRAIN, C., FORGE, O. & ERB, P. (1999): Lion predation on black rhinoceros (*Diceros bicornis*) in Etosha National Park. – African Journal of Ecology, **37**: 107–109.
- CERDEÑO, E. (1996): *Prosantorhinus*, the small teleoceratine rhinocerotid from the Miocene of Western Europe. – Geobios, **29**: 111–124.
- DITTRICH, L. (1972): Birth and growth of a male white rhinoceros *Ceratotherium simum simum* at Hanover Zoo. – International Zoological Yearbook, **12**: 122–125.
- (1974): Beobachtungen zum Milchzahndurchbruch beim Spitzmaul- (*Diceros bicornis*) und Breitmaulnashorn (*Ceratotherium simum*). – Säugetierkundliche Mitteilungen, **22**: 289–295.

- FAHLBUSCH, V. (1976): Die obermiozäne Wirbeltierfundstelle Sandelzhausen. – Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil II, 5/6: 255.
- (1995): Sandelzhausen – Ausgrabung einer Ausgrabung. – Jahresbericht 1994 und Mitteilungen der Freunde der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie München e. V., 23: 47–55.
- (2003): Die miozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. – Zitteliana A, 43: 109–122.
- FAHLBUSCH, V., GALL, H. & SCHMIDT-KITTLER, N. (1972): Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 2. Sediment und Fossilinhalt – Probleme der Genese und Ökologie. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, 6: 331–343.
- FAHLBUSCH, V., HEISSIG, K., LIEBREICH, R., RÖSSNER, G. & WERNER, W. (1998): Neues aus Sandelzhausen – Grabungen 1997. – Freunde der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie e. V., Jahresbericht und Mitteilungen, 26: 50–62.
- FAHLBUSCH, V. & LIEBREICH, R. (1999): Die Fossilagerstätte Sandelzhausen. Grabung 1998. – Freunde der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie e. V., Jahresbericht und Mitteilungen, 27: 43–51.
- FAHLBUSCH, V. & LIEBREICH, R. (2002): Die Fossilagerstätte Sandelzhausen – Abschluß der Grabungen. – Freunde der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie e. V., Jahresbericht und Mitteilungen, 30: 28–38.
- FORTELIUS, M. (1985): Ungulate cheek teeth: developmental, functional, and evolutionary interrelations. – Acta Zoologica Fennica, 180: 1–76.
- GARUTT, N. V. (1994): Dental ontogeny of the woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* (BLUMENBACH, 1799). – Cranium 11: 37–48.
- GODDARD, J. (1966): Mating and courtship of the black rhinoceros in East Tsavo Park, Kenya. – East African Wildlife Journal, 3: 118–119.
- (1970): Age criteria and vital statistics of a black rhinoceros population. – East African Wildlife Journal, 8: 105–121.
- HEISSIG, K. (1972): Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen – 5. Rhinocerotidae (Mammalia) – Systematik und Ökologie. – Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, 12: 57–81
- HILLMAN-SMITH, A. K. K. & GROVES, C. P. (1994): *Diceros bicornis*. – Mammal Species, 455: 1–8.
- HILLMAN-SMITH, A. K. K., OWEN-SMITH, N., ANDERSON, J. L., HALL-MARTIN, A. J. & SELALADI, J. P. (1986): Age estimation of the white rhinoceros (*Ceratotherium simum*). – Journal of Zoology, London, 210: 355–379.
- HITCHINS, P. M. (1978): Age determination of the black rhinoceros (*Diceros bicornis* LINN.) in Zululand. – South African Journal of Wildlife Research, 8: 71–80.
- HUTCHINS, M. & KREGER, M. D. (2006): Rhinoceros behaviour: implications for captive management and conservation. – International Zoological Yearbook, 40: 150–173.
- KLEIN, R. G. & CRUZ-URIBE, K. (1983): The computation of ungulate age (mortality) profiles from dental crown heights. – Paleobiology, 9: 70–78.
- KOENIGSWALD, W. VON, SMITH, H., ARBOR, A. & KELLER, T. (2007): Supernumerary teeth in a subadult rhino mandible (*Stephanorhinus hundsheimensis*) from the middle Pleistocene of Mosbach in Wiesbaden (Germany). – Paläontologische Zeitschrift, 81: 416–428.
- KURTÉN, B. (1953): On the variation and population dynamics of fossil and recent mammal populations. – Acta Zoologica Fennica, 76: 1–122.
- LANGER, P. (1988): The mammalian herbivore stomach: comparative anatomy, function and evolution. – New York (Gustav Fischer Verlage).
- (2008): The phases of maternal investment in eutherian mammals. – Zoology, 111: 148–162.

- LAURIE, A. (1982): Behavioural ecology of the greater one-horned rhinoceros (*Rhinoceros unicornis*). – Journal of Zoology, London, **196**: 307–341.
- LAURIE, W. A., LANG, E. M. & GROVES, C. P. (1983): *Rhinoceros unicornis*. – Mammal Species, **211**: 1.
- LYMAN, R. L. (1994): Vertebrate Taphonomy. – Cambridge (Cambridge University Press).
- MCDADE, T. W. (2005): Life history, maintenance, and the early origins of immune function. – American Journal of Human Biology, **17**: 81–94.
- MILLER, R. E. (2003): Rhinocerotidae (Rhinoceroses). – In: FOWLER, M. E. & MILLER, R. E. (eds.): Zoo and Wild Animal Medicine. Elsevier, Missouri, pp. 558–569.
- MOSER, M., RÖSSNER, G. E., GÖHLICH, U. B., BÖHME, M. & FAHLBUSCH, V. (2009): The fossil lagerstätte Sandelzhausen (Miocene; southern Germany): history of investigation, geology, fauna, and age. – Paläontologische Zeitschrift, **83**: 7–23.
- PETER, K. (2002): Odontologie der Nashornverwandten (Rhinocerotidae) aus dem Miozän (MN5) von Sandelzhausen (Bayern). – Zitteliana **22**: 1–168.
- PROTHERO, D. R., GUÉRIN, C. & MANNING, E. (1989): The history of the Rhinocerotidae. – In: PROTHERO, D. R. & SCHUCH, R. M. (eds.): The Evolution of Perissodactyls, S. 321–340, New York (Oxford University Press).
- RAMSAY, E. C. & ZAINUDDIN, Z.-Z. (1993): Infectious diseases of the Rhinoceros and Tapir. – In: FOWLER, M. E. (ed.): Zoo and Wild Animal Medicine: Current Therapy. Saunders, Philadelphia, pp. 459–466.
- RÖSSNER, G. E. & NOSE, M. (2008): Das verlorene Paradies Süddeutschlands. – Museum aktuell, **143**: 17–19.
- SAVAGE, D. C. (1977): Microbial ecology of the gastrointestinal tract. – Annual Review of Microbiology, **31**: 107–133.
- SCHMID, W. (2002): Ablagerungsmilieu, Verwitterung und Paläoböden feinklastischer Sedimente der oberen Süßwassermolasse Bayerns. – Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, N. F., **172**: 1–247.
- SHPANSKY, A. V. (2014): Juvenile remains of the »woolly rhinoceros« *Coelodonta antiquitatis* (BLUMENBACH, 1799) (Mammalia, Rhinocerotidae) from the Tomsk Priob'ye area (southeast Western Siberia). – Quaternary International, **333**: 85–99.
- VAN VALEN, L. (1964): Age in two fossil horse populations. – Acta Zoologica, **45**: 93–106.
- VOORHIES, M. R. (1969): Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. – University of Wyoming Special Contributions, Geological Special Paper, **1**: 1–69.
- WANG, K.-M. (1928): Die obermiozänen Rhinocerotiden von Bayern. – Paläontologische Zeitschrift, **10**: 184–212.



Paläontologisches Museum München