



universität  
wien

# DIPLOMARBEIT / DIPLOMA THESIS

Titel der Diplomarbeit / Title of the Diploma Thesis

„Der Hauerelefant, *Deinotherium giganteum*, aus der obermiozänen Fundstelle des Mistelbacher Schotter (Niederösterreich): Eine Pathologie am Calcaneus?“

verfasst von / submitted by

Stefanie Reichl

angestrebter akademischer Grad / in partial fulfilment of the requirements for the degree  
of

Magistra der Naturwissenschaften (Mag.rer.nat.)

Wien, 2016 / Vienna, 2016

Studienkennzahl lt. Studienblatt /  
degree programme code as it appears on  
the student record sheet:

A 190 299 445

Studienrichtung lt. Studienblatt /  
degree programme as it appears on  
the student record sheet:

Lehramtsstudium  
UF Psychologie und Philosophie  
UF Biologie und Umweltkunde

Betreut von / Supervisor:

Ao. Univ.-Prof. Dr. Doris Nagel



## Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich bei allen herzlich bedanken, die mich beim Verfassen der Arbeit unterstützt haben.

Zunächst möchte ich mich bei meiner Diplomarbeitsbetreuerin Ao. Univ.-Prof. Mag. Dr. Doris Nagel für ihre Anregungen, sowie für die inhaltliche Unterstützung und ihre Betreuung bedanken.

Weiters möchte ich mich beim Verwalter des Museums Mistelbach Gerhard Weichselbaum dafür bedanken, dass er den Knochenfund Prof. Nagel und damit dem Institut für Paläontologie für genauere Untersuchungen zur Verfügung gestellt hat.

Ebenso möchte ich mich bei Ao. Univ.-Prof. Dr.med.vet. Gerhard Forstenpointner und Ao. Univ.-Prof. Dr.med.vet. Gerald Weissengruber (Institut für Anatomie, Universität für Veterinärmedizin) für die Hilfe bei der anatomischen Beschreibung des Calcaneus, sowie für das zur Verfügung stellen des Vergleichsmaterials bedanken.

Besonders möchte ich mich bei meiner Familie bedanken. Meinen Eltern bin ich für ihre Unterstützung im gesamten Verlauf meines Studiums dankbar, ohne sie wäre mein Studium nur schwer möglich gewesen. Ebenso möchte ich mich bei meinem Bruder Thomas für seine Hilfe bedanken.

Meinem Freund Patrick möchte ich besonders für seine Unterstützung während des Verfassens der Arbeit danken.



## Eidesstattliche Erklärung

Hiermit gebe ich die Versicherung ab, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig und ohne Benutzung anderer als der angegebenen Hilfsmittel angefertigt habe. Alle Stellen, die wörtlich oder sinngemäß aus veröffentlichten und nicht veröffentlichten Publikationen entnommen sind, sind als solche kenntlich gemacht.

Die Arbeit wurde in gleicher oder ähnlicher Form weder im In- noch im Ausland (einer Beurteilerin/ einem Beurteiler zur Begutachtung) in irgendeiner Form als Prüfungsarbeit vorgelegt.

Datum:

Wien, 29. Mai 2016

Unterschrift:

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'A. Rindl'. The signature is written in a cursive style with a large initial 'A'.



# INHALTSVERZEICHNIS

<b>KURZFASSUNG – ABSTRACT</b> .....	9
<b>1 EINLEITUNG</b> .....	11
<b>2 GLIEDERUNG DER ERDGESCHICHTE</b> .....	15
2.1 Erdzeitalter und Epochen .....	15
<b>3 DIE ENTWICKLUNG DER PARATETHYS</b> .....	19
3.1 Allgemeines – Gliederung .....	19
3.2 Entwicklung der Paratethys .....	19
<b>4 EINBLICK IN DAS MIOZÄN EUROPAS</b> .....	25
4.1 Die Gegebenheiten vom frühen bis zum mittleren Miozän .....	26
4.2 Das späte Miozän: der Beginn des Vallesium .....	27
4.3 Das Vallesium .....	28
4.4 Die Vallesian Crisis .....	29
4.5 Das Turolium .....	32
4.6 Das Messinium – die Messinian Crisis .....	36
4.7 Das Ende des Miozäns .....	38
<b>5 DIE EVOLUTION DER PROBOSCIDEA (RÜSSELTIERE)</b> .....	39
5.1 Einteilung der Proboscidea .....	39
5.2 Die Ausbreitung der Proboscidea .....	42
<b>6 DIE FUNDSTELLE: DER MISTELBACHER SCHOTTER (NIEDERÖSTERREICH)</b> .....	45
6.1 Zeitliche Einordnung des Fundes .....	45
6.2 Geographische Lage der Fundstelle .....	46
<b>7 DER FUSS – UNTER BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DES CALCANEUS – DER ELEFANTEN</b> .....	55
7.1 Die Einheiten der Hinterextremitäten der Säugetiere .....	55
7.2 Die Lage des Calcaneus .....	58
7.3 Die Fortbewegung beim Elefanten .....	61

7.4 Der Fußpolster des Elefanten und seine Bedeutung für die Fortbewegung .....	62
7.5 Beispiele für Krankheiten im Elefantenfuß .....	65
<b>8 MATERIAL UND METHODE .....</b>	<b>67</b>
8.1 Material .....	67
8.2 Methodik.....	68
<b>9 AUSWERTUNG UND ERGEBNISSE .....</b>	<b>69</b>
9.1 Morphologische Beschreibung des Knochenfundes.....	69
9.2 Vergleich des Materials .....	72
<b>10 DISKUSSION UND INTERPRETATION .....</b>	<b>81</b>
10.1 Vergleich des Calcaneus des <i>Deinotherium giganteum</i> und des <i>Prodeinotherium</i> .....	81
10.2 Mögliche Ursachen der Verknöcherung .....	84
<b>TABELLENVERZEICHNIS .....</b>	<b>89</b>
<b>ABBILDUNGSVERZEICHNIS .....</b>	<b>91</b>
<b>QUELLENVERZEICHNIS .....</b>	<b>95</b>
Literatur .....	95
Quellen aus dem Internet .....	100

## KURZFASSUNG – ABSTRACT

In dieser Arbeit wird das Fersenbein (Calcaneus) eines Hauerelafanten (*Deinotherium giganteum*) untersucht, welches aus der obermiozänen Fundstelle des Mistelbacher Schotter stammt.

Im Zuge dessen wird ein Überblick über die damalige Umwelt, sowie die damaligen klimatischen und geologischen Verhältnisse gegeben.

Der Fokus der Arbeit liegt auf der Beschreibung der auffälligen Strukturen des Knochenfundes, sowie der morphologischen Analyse des Knochens. Um die Besonderheiten der Strukturen zu verdeutlichen, wurde der Calcaneus mittels einer Schiebelehre vermessen und mit Calcanei von rezenten Elefanten verglichen.

Ziel der Arbeit ist es, die Besonderheiten in Form und Struktur dieses speziellen Knochenfundes festzustellen und dessen Ursachen zu klären.

This thesis focuses on the calcaneus of a *Deinotherium giganteum*. The specimen was found in the "Mistelbacher Schotter" and was assigned to the Upper Miocene. Furthermore, an insight is given into the environment, including climatic and geological changes throughout the Miocene.

The focus lies on the description and morphological analysis of the specimen and its conspicuous structures. The specimen was measured with a calliper to illustrate the specific characteristics. The results were compared to data of the extant elephants.

The intention of the thesis has been to identify the special structures of this specific calcaneus of *Deinotherium giganteum* and to clarify the possible reasons that led to it.



# 1 EINLEITUNG

Das Wissen über Lebensweise und Lebensbedingungen des *Deinotherium giganteum* ermöglicht einen Einblick in dessen Leben und Umfeld.

Im Vallesium herrschte in der Region der Urdonau eine große Artenvielfalt. Dies war ein Indiz für die guten Lebensbedingungen (BAUER 2009).

Deinotherien sind grasende Herbivoren mit primitiver Zahn- und Schädelmorphologie (ähnlich den Tapiren) und elefantenähnlichem Skelett.

Die Tiere breiteten sich in Afrika, Mittel-, Ost- und Südeuropa und in Süd- und Ostasien aus. Sie bewohnten diese Regionen, da sie an warme Waldvegetationen angepasst waren. Deinotherien besiedelten dabei bevorzugt Waldhabitats mit dichter Flussvegetation und teilweise auch Sümpfen (Abb. 1). Daher besiedelten sie Feuchtgebiete des Deltabereichs der Urdonau. *Deinotherium giganteum* wurde besonders groß und war aufgrund seines digitigraden Ganges an terrestrische Habitats angepasst (HUTTUNEN 2000).

„As a consequence of their size and great weight some special skeletal adaptations are present: The legs are in an almost vertical position under the body like columns or pillars. [...] Manus and carpus are digitigrade and constructed of five fingers and five toes respectively. Fingers and toes half surround a cushion pad, that make elephants walk gently.“ (GÖHLICH 1999, p.157)

Deinotherien hatten eine Ernährung, welche ihrer Umgebung entsprach. Sie bevorzugten eine C3-Diät, das heißt sie präferierten Blätter, Früchte und in geschlossener Vegetation wachsende Pflanzen. Aus ihrem Ernährungsverhalten kann man daher schlussfolgern, dass sie geschlossene Vegetation bevorzugten (HUTTUNEN 2000).

Der Körperbau des *Deinotherium giganteum* ist dem der rezenten Elefanten ähnlich. Das Tier besaß lange Extremitäten und eine graviportale Stellung. Sie bewegten sich aufgrund ihres enormen Körpergewichts nur langsam fort. Ihre plantigrade Position des Fußes wurde wahrscheinlich durch einen ausgeprägten

Fußpolster unterstützt. Jedoch ist dies nur eine Annahme, da der Fußpolster fossil nicht erhalten bleibt (HUTTUNEN 2000).

„The elephants can move in a variety of landscapes: they can walk in shallow water and swim in deep water, walk on soft ground, run on hard ground, climb uphill, glide downhill, and kneel down on the ground." (HUTTUNEN 2000, p. 87)

Das Elefantenknie war flexibel und dadurch war eine Bewegung des Knies möglich. Sie konnten sich in unterschiedlichsten Landschaften fortbewegen, wie in seichten und tiefen Gewässern, sowie auf weichem und hartem Untergrund (HUTTUNEN 2000).

Weitere Besonderheiten innerhalb ihres Körperbaus stellen der Rüssel und die Stoßzähne dar. Die Funktion des Rüssels ist beim *Deinotherium giganteum* bis heute nicht gänzlich geklärt. Bei rezenten Elefanten dient der Rüssel dazu Früchte zu ergreifen und zum Mund zu führen, er eignet sich zum Riechen und man kann mit ihm niederfrequente Geräusche produzieren. Weiters ist er ein Hilfsmittel beim Trinken und Spielen. Ob der Rüssel beim *Deinotherium giganteum* die gleichen Funktionen ausübte oder ob er andere Funktionen hatte ist nicht abzuschätzen (HUTTUNEN 2000). Harris jedoch spricht sich gegen die Funktion des Rüssels zur Nahrungsaufnahme aus, da den Deinotherien die oberen Stoßzähne fehlten. Dadurch wäre keine lange Entwicklung des Rüssels notwendig und die Deinotherien könnten direkten Kontakt zur Nahrungsquelle aufnehmen (HARRIS 1975).

Die Funktion der Stoßzähne kann man ebenso nicht genau abklären. „Harris has ruled out the possibilities that the tusks were used for signalling functions (sexual or other purposes) or for self defence." (HARRIS 1975, p. 356)

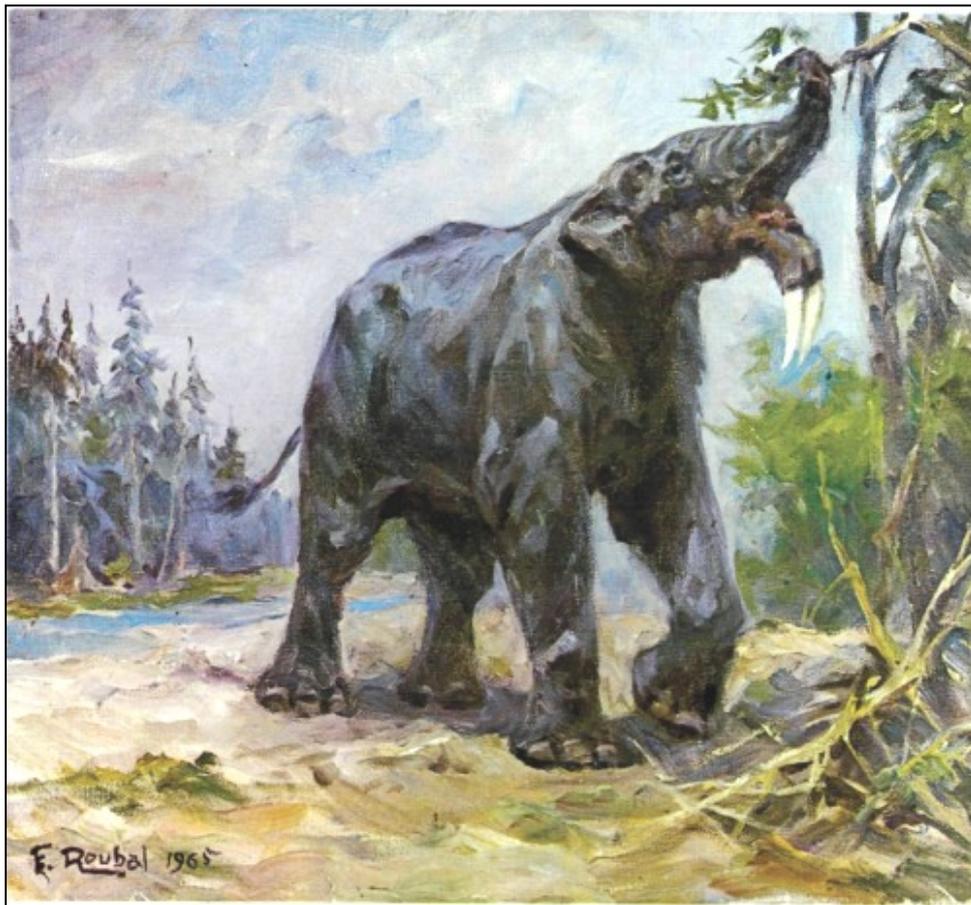
Jedoch wurde bis heute kein Sexualdimorphismus der Stoßzähne beschrieben und die abwärts geneigten Stoßzähne der Deinotherien waren nicht besonders gut als Waffen geeignet (HUTTUNEN 2000).

Die Stoßzähne konnten auch nebensächliche Funktionen, wie das Ansammeln von Nahrung haben (HARRIS 1975).

„These include uprooting vegetation, or sorting, stripping and chopping vegetation from desired food source. The mobility of the neck allowed choosing food sources from several elevations. Even if no sexual

dimorphism has been recorded for the tusks yet, it does not mean that it did not exist." (HUTTUNEN 2000, p.88)

Zusammenfassend betrachtet zeigt sich, dass im Laufe der Entwicklung des *Deinotherium giganteum* eine enorme Größenzunahme erkennbar ist (HUTTUNEN 2000).



**Abb. 1:** Lebensraum des *Deinotherium giganteum* (Aus: BACHMAYER & ZAPFE 1976, Abb. 1)



# 2 GLIEDERUNG DER ERDGESCHICHTE

## 2.1 Erdzeitalter und Epochen

Nachfolgend wird ein Überblick über die einzelnen Zeitabschnitte der Erdzeitalter und ihrer Epochen gegeben.

Um die Gliederung der Erdgeschichte besser verstehen zu können, müssen zunächst die Begriffe „Stratigraphie“, „Biostratigraphie“ und „Leitfossilien“ erklärt werden. In der Stratigraphie werden die Gesteine nach ihrer zeitlichen Entstehung geordnet. In der Biostratigraphie spielen Fossilien eine bedeutende Rolle. Mithilfe der Fossilien kann die Altersstellung der Gesteine ermittelt werden. Von besonderer Bedeutung sind hierbei Leitfossilien. Diese sind in bestimmten Schichtfolgen wesentliche Marker. Eigenschaften von Leitfossilien sind, dass sie sehr häufig und charakteristisch im Auftreten sind, unabhängig von der Fazies sind und eine weite räumliche (horizontale) aber geringe zeitliche (vertikale) Ausbreitung haben. Damit ist eine zeitliche Einstufung möglich (ZIEGLER, 2008).

ÄON	ÄRA	PERIODE	EPOCHE	Ma		
PHANEROZOIKUM	KÄNOZOIKUM	Quartär	Holozän	1,8		
			Pleistozän			
		Tertiär	Neogen		Pliozän Miozän	
			Paläogen		Oligozän Eozän Paleozän	
		MESOZOIKUM	Kreide		Jung-	144
					Alt-	
	Malm Dogger Lias					
	Trias		Jung-	206		
			Mittel-			
	Perm		Jung-	248		
		Mittel-				
	JUNG-	Karbon	Zechstein	290		
			Rotliegendes			
			Stephan Westfal Namur			
		Devon	Vise Tournai	354		
			Jung-			
			Mittel-			
	PALÄOZOIKUM	ALT-	Alt-	417		
			Jung-			
Pridoli Ludlow Wenlock Llandovery						
Ordovizium		443	495			
		Ashgill Caredoc Llandello Llanvirn Arenig Tremadoc				
		Kambrium				
Präkambrium	Jung-	545				
	Mittel-					
			Alt-	4800		

**Abb. 2:** Geologische Zeitabschnitte und deren Untergliederungen. Altersangabe in Millionen von Jahren (Aus: FAUPL 2003, Abb. 2)

Die Erdgeschichte wird in vier geologische Zeitabschnitte – Äone – unterteilt. Diese sind das Hadäikum, Archäikum, Proterozoikum und Phanerozoikum. Hadäikum, Archäikum und Proterozoikum werden zum Präkambrium zusammengefasst (Abb.2). Das Hadäikum war vor ca. 4,6 bis 4 Giga (Ga.= Jahrmilliarde) Jahren und wird auch als "vorgeologische Phase" bezeichnet. Über jenen Zeitabschnitt gibt es nur wenig Information. Die Informationen stammen aus der Meteoriten-, Mond- und Planetenforschung (FAUPL 2003).

Vor 4 bis 2,5 Ga. Jahren war das Archäikum. Aus jener Zeit sind die ältesten Gesteine bekannt. Es kam zur Entwicklung der "normalen" Erdkruste, primitiven Lebensaktivitäten und es sind keine plattentektonischen Vorgänge bekannt. Im Proterozoikum, vor 2,5–0,545 Ga. Jahren, wird die Kruste endgültig durch die Plattentektonik geformt. Es gab bereits eine fortgeschrittene Lebensentwicklung. Jedoch war die Fossilisation schwer möglich, da es kaum Organismen mit hartschaligen Skeletten gab. Wie bereits erwähnt, werden jene drei Zeitabschnitte zum Präkambrium zusammengefasst. Auf das Präkambrium folgt nun das zeitlich wesentlich kürzere Phanerozoikum. In jenem traten hartschalige Skelette auf, wodurch eine Fossilisation und damit das Auftreten von Fossilien (Leitfossilien), möglich waren (FAUPL 2003).

Einen interessanten Faktor bei der Betrachtung der Erdgeschichte stellen die unterschiedlichen großen Zeiträume dar. In Abbildung 3 werden die Zeitabschnitte mit dem Verlauf eines Jahres verglichen.

„Der moderne Mensch erscheint etwa 4 Minuten vor Jahresende (FAUPL 2003, p. 22).“ Es wird verdeutlicht, dass die präkambrischen Äone einen bedeutend größeren Zeitraum in Anspruch nehmen als das Phanerozoikum. Das Präkambrium beansprucht verglichen circa 10 Monate, während hingegen das Phanerozoikum nur 1,5 bis 2 Monate andauert (Abb.3).





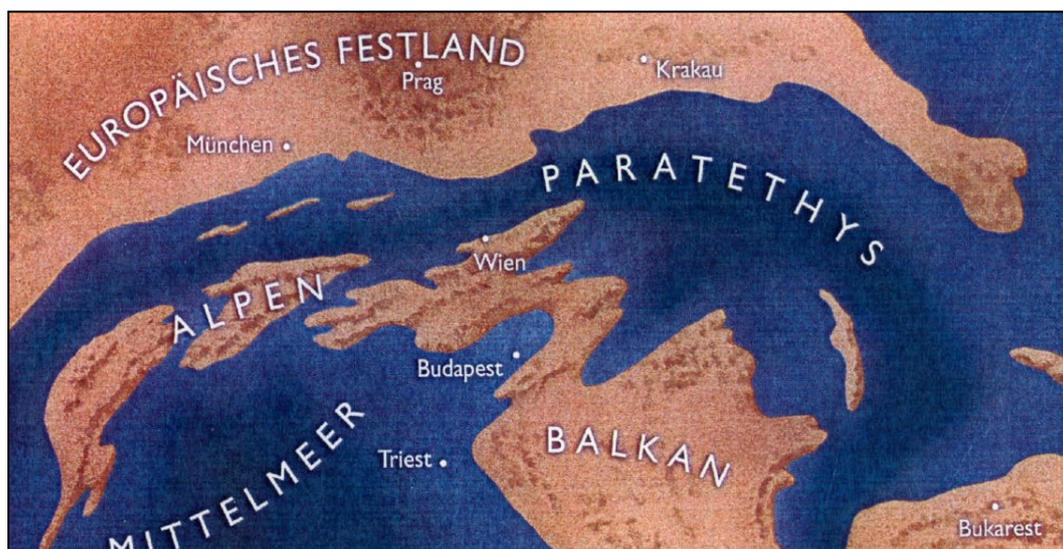
## 3 DIE ENTWICKLUNG DER PARATETHYS

Im folgenden Kapitel der Arbeit wird ein Überblick, über die zeitliche Entwicklung der Paratethys in Europa gegeben. Dabei wird zunächst auf allgemeine Fakten eingegangen. Anschließend wird die Veränderung des Meeresraumes im Laufe des Tertiärs geschildert.

### 3.1 Allgemeines – Gliederung

Mit dem Ende der Tethys im Paläogen treten das Mittelmeer und die Paratethys an dessen Stelle. Die Paratethys wird in drei Bereiche unterteilt. In die westliche Paratethys, welche über die Rhonesenke, Schweizer und Deutsche Molasse bis zum Lech (im heutigen Vorarlberg), reicht. Die zentrale Paratethys beinhaltet die deutsch-österreichische Molassezone, die Karpatenvortiefe, das Wiener Becken, und das Pannonische und Dazische Becken. Schließlich setzt sich die östliche Paratethys aus dem Schwarzen Meer und dem Aralo-Kaspischen Becken zusammen. Im Laufe des Tertiärs kam es aufgrund der Ausbildung von neuen Becken und Meerestransgressionen immer wieder zur Veränderung des Meeresraumes (FAUPL 2003).

### 3.2 Entwicklung der Paratethys



**Abb. 4:** Die Paratethys im Paläogen (Aus: HARZHAUSER & RÖGL 2005a, Abb. 4)

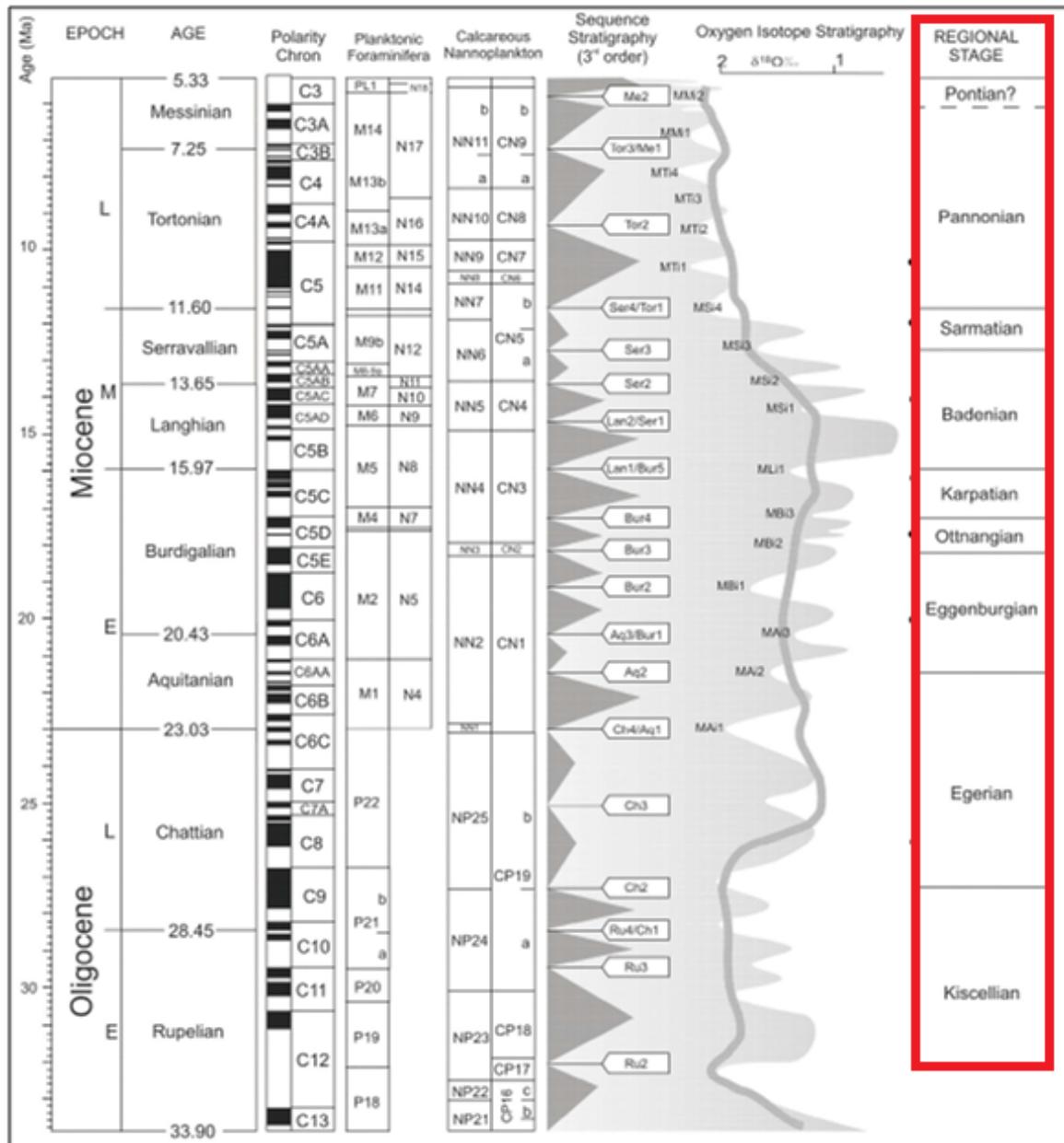
### **3.2.1 Paläogen (vor 65–23 Millionen Jahren)**

Abbildung 4 ist zu entnehmen, dass die Tethys, der alte äquatoriale Meeresbereich, welcher seit circa 200–150 Millionen Jahren bestand, immer mehr verschwand und sich ein neuer Ost-West verlaufender Meerestrog, nördlich der Alpen, entwickelte. In jenem lagerten sich Sande, Lehme, und Schotter der Alpen und der Böhmisches Masse ab. Am Ende des Eozäns (vor 35 Millionen Jahren) sanken das Alpenvorland und die Böhmisches Masse ab, wodurch es zu Meeresüberflutungen kam. Diese gelangten vom Niederösterreichischen Alpenvorland ostwärts (über die Gegend des heutigen Amstetten, Melk, Krems) bis an das Kaspische Meer und bildeten damit einen Teil der Paratethys. Zu jener Zeit war die Fauna nördlich der Alpen recht monoton, da es eine schlechte Wasserzirkulation gab und somit wenig Sauerstoff. Zwischen dem heutigen Linz und Amstetten kam es zu tektonischen Brüchen, wodurch sich von Amstetten aus die Küste veränderte. Aufgrund des Schutzes vor der Strömung bildeten sich hier Schlammflächen an der Küste (Mangroven und Austernbänke). Am nördlichen Festland wuchsen wärmeliebende subtropische Wälder. Im Oligozän war die Paratethys über den Rheingraben immer wieder mit der Nordsee verbunden. Es kam erstmals zur Verlandung der Paratethys westwärts von der heutigen Schweiz bis Oberbayern. Grund dafür war die voranschreitende Alpenbildung. Im Osten blieb die Verbindung zum Mittelmeer aufrechterhalten (HARZHAUSER & RÖGL 2005a).

### **3.2.2 Neogen (vor 23–1,8 Millionen Jahren)**

Das westliche Molassebecken fiel vorübergehend trocken. Das Meer reichte im Osten bis zum heutigen München. Einige Zeitabschnitte jener Epochen sind nach Niederösterreichischen Orten benannt, da man dort besonders charakteristische Ablagerungen entdeckt hatte. Sie werden auch als die zentralen Stufen der Paratethys bezeichnet. Jene sind in Abbildung 5 unter der Spalte, "Regional Stage", ersichtlich. In den folgenden Kapiteln werden diese Stufen genauer erklärt. Der Übergang vom Oligozän (Paläogen) zum Miozän (Neogen) zeigt keine Besonderheiten (HARZHAUSER & RÖGL 2005b).

Jenem Übergang wird eine eigene Zeitstufe zugeteilt – das Egerium. In diesem Abschnitt entwickelte sich bereits mehr Sauerstoff in tiefen Meeresbecken (HARZHAUSER & RÖGL 2005b).



**Abb 5:** Regionale bzw. zentrale Stufen der Paratethys (Aus: PILLER, HARZHAUSER & MANDIC 2007, Abb. 5)

### 3.2.2.1 Eggenburgium

Es gab noch eine Verbindung des Molassemeeres zum Mittelmeer (entlang des nördlichen Alpenbogens über das Rhonetal). Im frühen Miozän kam es zur

Bildung des Seeweges zwischen dem Iran und dem Indischen Ozean. Daher gab es eine ungehinderte zirkum-äquatoriale Strömung. Diese führte zum Ansteigen der Temperaturen und dadurch kam es in der Paratethys zu einem plötzlichen Aufkommen von tropischen Muscheln. Daher ist diese Zeitstufe nach den fossil reichen Sedimenten rund um Eggenburg (im Bezirk Horn in Niederösterreich) benannt. Aufgrund des Anstieges des Meeresspiegels kam es mehrfach zu einer Verschiebung der Süßwasser-Brackwasser-Seewasser-Bereiche (HARZHAUSER, RÖGL & STEININGER 2005).

### **3.2.2.2 Ottnangium**

Im Ottnangium kam es zu einer Abkühlung. Dadurch verschwanden die tropischen Muscheln und Schnecken. Es kam zur Einwanderung neuer Lebewesen über eine neue Meeresöffnung im Westen (vom Alpenvorland über die Schweiz bis ins Rhone-Becken). Weiters wurde die Verbindung zum indischen Ozean unterbrochen, wodurch es zu einer veränderten Meeresströmung kam. Die neue Meeresströmung war die Ursache für die Abkühlung des Meerwassers. Es drangen nun kalte Tiefenwasser in die Paratethys ein. Die weltweite Absenkung des Meeresspiegels und die vorangehende Hebung der Alpen führten zum Verlanden des Meeres im Alpenvorland. Die Paratethys wurde zunehmend isoliert und süßte aus. Dies hatte Auswirkungen auf das gesamte Meer (bis nach Asien). Meeresformen von Muscheln und Schnecken wurden durch Brack- und Süßwasserarten ersetzt (HARZHAUSER & RÖGL 2005c).

### **3.2.2.3 Karpatium und Badenium**

Am Ende des Untermiozän – im Karpatium – stiegen die Temperatur und damit verbunden der Meeresspiegel wieder (Wassertemperatur im Winter nicht unter 15 Grad, frostfreie Winter mit mindestens 8 Grad Celsius). Im Süden entstand wieder eine Verbindung zum Mittelmeer. Es kam zur Wiederansiedelung von Meerestieren (zum Beispiel Alligatoren). Die Paratethys reichte im Westen bis ins nördliche Niederösterreich, im Norden bis nach Polen und im Osten bis zum Karpatenbogen. Tektonische Bewegungen führten zur Zerrung zwischen den Alpen und den Karpaten. Dadurch kam es zur Entstehung von Zerrungsbecken.

Dies sind Einsenkungen, welche tief in die Alpen reichten und von Meerwasser überflutet wurden. Dadurch entstand das Korneuburger-, Wiener- und Steirische Becken. Es bildete sich wieder eine Verbindung zum Mittelmeer - über Pressburg, Laibach und Triest (HARZHAUSER & RÖGL 2005d).

Im Badenium herrschte eine sehr warme Wassertemperatur vor, da sich erneut eine Verbindung zum indischen Ozean bildete. Es gab eine Vielfalt an Meeresorganismen, wie Papageienfische, Barrakudas, Seeigel und dickschalige Austern, die in Lagunen und Korallen lebten. Voraussetzung für die Vielfalt waren die tropischen Temperaturen und die breiten Verbindungen zu den Ozeanen (HARZHAUSER & RÖGL 2005d).

#### **3.2.2.4 Sarmatium**

Die Paratethys wurde zum Binnenmeer, das bedeute sie war erneut von den offenen Ozeanen isoliert. Sie reichte nun vom Wiener Becken bis zum Aral See.

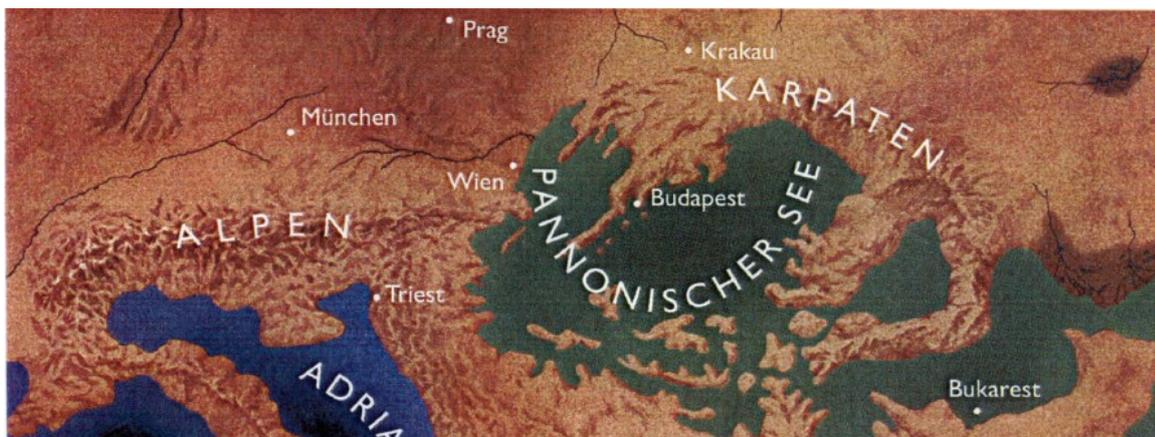
Aufgrund der Isolation kam es zu einem erhöhten Stress für das Ökosystem. Es gab kaum Austausch mit dem Mittelmeer, dies verursachte einen veränderten Wasserchemismus und ebenso einen höheren Ertrag an Nährstoffen und Vulkanismus. Resultat des erhöhten Stresses war der Verlust von Meerestieren. Jene Organismen die überlebten, besiedelten ökologische Nischen des Binnenmeeres. Es war auch kein Faunenaustausch mit dem Mittelmeer möglich.

Im frühen Sarmatium drang das Meer das letzte Mal in die Molassezone vor. Aus dem Wiener Becken drang nach Westen ein Meeresarm. Die erneute Hebung der Alpen drängte das Meer weiter aus der Molassezone. Sie führte dazu, dass die Flüsse des Alpenraumes nun Ablagerungen von Schotter in die Molassezone, das Wiener- und Steirische Becken brachten. Im späten Sarmatium kam es zur Änderung des Klimas, es wurde wärmer und trockener. Dadurch drang weniger Wasser von den Flüssen ins Meerwasser und es wurde salzig und mit gelöstem Kalk übersättigt. Gegen Ende des Sarmatiums sank der Meeresspiegel der Paratethys wieder. Ursache war die zunehmende Eisbildung an den Polen, welche Wasser band. Infolgedessen fielen das Wiener- und Steirische Becken trocken und es bildeten sich Täler (HARZHAUSER & RÖGL, 2005e).

### 3.2.2.5 Pannonium

Das Molassemeer hatte nun keine Verbindung mehr zu anderen Ozeanen, war vollständig vom Mittelmeer isoliert und das Vorland der Alpen und der Karpatenbogen verlandete (Abb. 6).

Das Meer zog sich weit nach Osten zurück und im Westen entstand ein großer Brackwassersee – der Pannon-See. Er erstreckte sich über die ungarische Tiefebene bis hin zum Karpatenbogen in Rumänien und bis nach Bosnien im Süden. Es kam zur Aussüßung des Wassers, wodurch die marine-sarmatische Tierwelt ausstarb. Am nordwestlichen Ende des Pannon-See formte das Wiener Becken eine große Bucht. Im Raum Mistelbach entwickelte sich am nordwestlichen Seeufer eine Deltalandschaft. Die Reste des ehemaligen Flusskörpers sind heute als Schotterkörper von Krems über Hollabrunn bis Mistelbach vorhanden (Hollabrunner-Mistelbacher Formation). Die Flusslandschaft der Molassezone bestand aus sommergrünen Auwäldern und war sehr artenreich. Der größte Bewohner der Auwälder war der Hauerelefant, auf welchen ab Kapitel 5 genauer eingegangen wird. Vor 9 Millionen Jahren kam es zum Rückzug des Pannon-Sees aus dem Wiener Becken. Damit einhergehend verschwanden die Auwälder und die darin lebenden Tiere. Grund dafür waren die jahreszeitlichen Schwankungen (kalte Winter) und weniger Niederschlag als zuvor. Dies führte zu einer veränderten Vegetation (teilweise Steppen). Mit dem Ende des Pannons endete auch die marine Geschichte Österreichs (HARZHAUSER, RÖGL & DAXNER-HÖCK 2005).



**Abb. 6:** Die Entstehung des Pannon-See (Aus: HARZHAUSER, RÖGL & DAXNER-HÖCK 2005, Abb. 6)

## 4 EINBLICK IN DAS MIOZÄN EUROPAS

In diesem Kapitel wird ein Überblick über die einzelnen Abschnitte des Miozäns, dem längsten Zeitabschnitt des Neogens, gegeben. Ebenso werden die genauen Verhältnisse zu jener Zeit in Europa erklärt (FRANZEN 2014).

Dabei wird vor allem auf das Obermiozän eingegangen, da der Knochenfund aus diesem Zeitabschnitt stammt. Die zeitliche Einteilung und Benennung des Miozäns ist aufgrund der "European Land Mammal Mega-Zones" und der "Mammal Neogene-Zones" (MN-Zones) möglich (siehe Abb. 7). Abbildung 7 zeigt im roten Rahmen die Benennungen der Zonen der europäischen Landsäugetiere des mittleren und späten Miozäns. Das Kapitel bezieht sich, zur zeitlichen Orientierung, auf die "European Land Mammal Mega-Zones". Im späten Miozän war vor allem das Vallesium und Turolium von Bedeutung. Das Vallesium reicht von 11,1 Mio. Jahren bis 8,7 Mio. Jahren. Es bildet den Beginn des Obermiozäns (späten Miozän) und beinhaltet die Zonen MN9 und MN10. Das darauffolgende Turolium hielt bis vor 4,9 Mio. Jahren an. Dazu zählen die Zonen MN11, MN 12 und MN13.

TIME (Ma)	EUROPEAN LAND MAMMAL		EPOCH		AGES		
	MEGA - ZONES	MN - ZONES	PLIOCENE EARLY	ZANGLIAN	MED.	CENT. PARA.	EAST. PARA.
5	RUSCINIAN	MN 14				DACIAN	KIMM - ERIAN
6	TUROLIAN (3.8 Ma.)	MN 13 (1.7 Ma.)	MIOCENE LATE	TORTONIAN	MESSINIAN	PONTIAN	PONTIAN
7		MN 12 (1.4 Ma.)					
8		MN 11 (0.7 Ma.)					
9	VALLESIAN (2.4 Ma.)	MN 10 (1.0 Ma.)	MIOCENE MIDDLE	SERRAVALLIAN	PANNONIAN	MAEOTIAN	
10		MN 9 (1.4 Ma.)					
11	ASTARACIAN (3.9 Ma.)	MN 7+8 (2.4 Ma.)	MIOCENE MIDDLE	SERRAVALLIAN	PANNONIAN	MAEOTIAN	KHERSON.
12							
13	ASTARACIAN (3.9 Ma.)	MN 7+8 (2.4 Ma.)	MIOCENE MIDDLE	SERRAVALLIAN	PANNONIAN	MAEOTIAN	VOLHYN.
14							
15	ORL.	MN 5		LANG.	BADENIAN		KARAG. TSHOK.
							TAIRICH.

**Abb. 7:** "European Land Mammal Mega-Zones" und "Mammal Neogene-Zones" (MN-Zones) des mittleren und späten Miozäns (Aus: STEININGER 1999, Abb. 7)

## 4.1 Die Gegebenheiten vom frühen bis zum mittleren Miozän

### 4.1.1 Damalige Lage

Wegen des Temperaturanstieges im Oligozän stieg der Meeresspiegel an und dadurch bedeckten Flachwassermeere (Paratethys) küstennahe Areale in Europa. Zentraleuropa war ebenso von der Paratethys bedeckt. Es gab Meeresverbindungen zum indischen Ozean und Mittelmeer (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).

### 4.1.2 Klima

Im Oligozän stieg die Temperatur an. Dadurch wurde im frühen Miozän ein Klimaoptimum erreicht. Es war warm und humid. Tropische Lebensbedingungen breiteten sich aus (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).

### 4.1.3 Flora

In Südeuropa dominierten große Wälder mit hoher Varietät (zum Beispiel bei der Fundstelle des Vallés-Penedés Becken in Spanien). Aufgrund der warmen Temperaturen entwickelten sich auch Mangroven, die bis nach Sibirien reichten (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).

### 4.1.4 Fauna

Die marine Fauna des Mittelmeeres und der Paratethys war eine warmwasser-Fauna, welche aus tropischen Fischen und Nautiloideen bestand. Die terrestrische Säugetierfauna ähnelte jener aus dem späten Oligozän. Es gab noch Perissodactyla (Unpaarhufer), wie zum Beispiel Tapire. Weiters gab es Vertreter der Rhinocerotidae. Auch einige Formen der Artiodactyla (Paahufer) überdauerten das Oligozän. Die Suidae (echten Schweine) waren ebenfalls mit einigen Vertretern vorhanden. Ihre Hauptvertreter waren die Hyotheriinae (mittelgroße Schweine). Diese verbreiteten sich über ganz Europa und waren omnivor. Im frühen Miozän dominierten vor allem die Ruminantia (Wiederkäuer). Hierbei vor allem die Familie der Moschidae (Moschushirsche).

Die Moschidae differenzierten sich rasch und entwickelten unterschiedliche Größen. Ebenso traten Rodentia (Nagetiere) im frühen Miozän auf. Die vier häufigsten Formen waren die Cricetidae (Wühler), Gliridae (Bilche), Eomyidae (Mäuse) und die Sciuridae (Hörnchen). Bei den Carnivoren gab es zwei mittelgroße Vertreter. Die Nimravidae (katzenartigen Raubtiere) verschwanden im Oligozän und im Miozän erschienen Barbourfelidae. Sie breiteten sich sehr weit aus und ihre Stabilität war im Verhältnis zu ihrer geringen Artbildungsrate sehr gut. Die Amphicyonidae (Bärenhunde) hingegen entwickelten sehr viele verschiedene Spezialisten, von omnivoren bis karnivoren Arten. Sie wurden im Miozän immer größer und robuster (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).

## 4.2 Das späte Miozän: der Beginn des Vallesium

### 4.2.1 Damalige Lage

Vor 11 bis 12 Millionen Jahren nahm die Kälte zu. Dadurch wuchsen die Eiskappen an den Polen und der weltweite Meeresspiegel sank um 140 Meter. Es entwickelten sich zahlreiche Landbrücken und Gebiete, welche lange voneinander isoliert waren, wurden miteinander verbunden. Dies hatte zur Folge, dass es zum Faunenaustausch über neue Landbrücken kam. Es bildete sich zum Beispiel die Bering-Straße, sie ermöglichte den Austausch zwischen Asien und Nordamerika (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).

### 4.2.2 Klima

Im Vallesium nahm die Kälte drastisch zu. Die Eisschilder der Antarktis wuchsen und es kam vermehrt zu kalter Tiefenzirkulation der Ozeane (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).

### 4.2.3 Fauna

Die Folge der Bering-Straße war die schnelle Ausbreitung der heute ausgestorbenen Gattung *Hippotherium* (pferdeähnliches Tier). Jene Gattung breitete sich von Nordamerika über Asien bis nach Europa aus. *Hippotherium*

war in seiner Einwanderung besonders erfolgreich, da es mit den schwierigen Bedingungen innerhalb des Areals der Bering-Straße (kaum energiereiche Nahrung) gut umgehen konnte. Weitere Immigranten Europas waren Lagomorpha (Hasenartige) der Gattung *Alilepus*, erste Giraffidae (Giraffen) der Gattung *Decennatherium* und Machairodontinae (Säbelzahnkatzen) der Gattung *Machairodus*. Ebenso siedelten sich Lagomorpha der Familie Leporidae in Europa an. Die Karnivoren des mittleren Miozäns waren recht klein, wie zum Beispiel die Barbourfelidae. Eine Ausnahme stellten die Amphicyonidae dar. Die Einwanderer besetzten dabei neue Nischen und verdrängten kaum vorhandene Formen aus deren Nischen beziehungsweise Lebensräumen. Im späten Miozän entstand dadurch eine artenreiche Fauna, welche dem frühen Vallesium ähnelte (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).

## 4.3 Das Vallesium

### 4.3.1 Fauna

Das frühe Vallesium wurde durch ein friedvolles koexistieren von verschiedenen Arten charakterisiert. Dies führte in Westeuropa zu einer enormen Artenvielfalt, die mit keiner anderen Epoche des Känozoikums zu vergleichen ist. Das westeuropäische Ökosystem des Vallesium setzte sich aus Immigranten auf der einen Seite und denselben Gattungen, die im mittleren Miozän die subtropischen Wälder besiedelten, auf der anderen Seite zusammen (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).

Die bedeutendsten Pflanzenfresser waren die Proboscidea (Rüsseltiere). Besonders interessant ist, dass es zu einem Nebeneinander von Rüsseltierarten kam. Darunter die Gomphotheriidae der Gattung *Tetralophodon* und die Deinotheriidae der Gattung *Deinotherium* (FRANZEN 2014).

Den Hauptteil der Pflanzenfresser machten jedoch die Perissodactyla (Unpaarhufer) darunter die Chalicotherien (Krallentiere) und die Rhinocerotidae (Nashörner) aus. Unter den kleinen Pflanzenfressern siedelten sich die Hyracoidea (Schliefer) an. In den Eichen-Lorbeerwäldern fanden sich auch Suidae und Moschidae, die bereits im mittleren Miozän eingewandert sind. Bei den Cervidae (Hirschen) wanderten neue Gattungen (*Amphiprox*) ein, welche

bereits Anpassungen an lichtere Wälder und einen gebirgigeren Lebensraum zeigten. Unter den Fleischfressern wanderten Amphicyonidae der Gattung *Amphicyon* ein. Unter den Ursidae (Bären) tritt erstmals die Gattung *Indarctos* auf. Weiters gab es Hyaenidae (Hyänen), Viverridae (Schleichkatzen) und Mustelidae (Marder). Bei den Rodentia waren der Castoridae (Biber), Sciuridae und die Gliridae vorherrschend. Die Bedingungen im Vallesium wirkten sich auf die Nashörner aus. Sie reduzierten sich sehr stark. Bei den Hominoidea kam es zur Entwicklung verschiedener Formen, welche an die Vegetationen angepasst waren (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).

## 4.4 Die Vallesian Crisis

### 4.4.1 Damalige Lage

Im Obermiozän kam es zur Entwicklung der Vallesian Crisis, welche vor circa 9,5 bis 9 Millionen Jahren stattfand. Im Verlauf der Vallesian Crisis kam es zu einer zunehmenden Veränderung der Säugetierfauna (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).

Die Ursprünge der Vallesian Crisis waren vermutlich die Tiefenzirkulationen der Ozeane und das damit verbundene allmähliche Wachsen der westlichen Eisschilde der Antarktis (BAUER 2009).

### 4.4.2 Flora und resultierende Ursachen der Vallesian Crisis

Die Krise führte zu einer veränderten Zusammensetzung der Flora. Laurophyll Wälder wurden durch Grasländer und andere Arten von Wäldern ersetzt. Beweise dafür sind der Verlust von Wald bildenden Pflanzenarten und die Ausbildung sigmodonter Zähne bei Nagetieren. Ein Beispiel für diese Veränderungen ist das Vallés-Penedés Becken in Spanien, wo ein Großteil der humiden Elemente des Mittelmiozäns, beziehungsweise des frühen Vallesiums, verschwanden. Die Wälder bestanden aus temperaten Wäldern mit laubabwerfenden Bäumen (Erle, Eiche, Walnuss usw.). Teilweise waren noch subtropische Elemente vorhanden. Diese zeigten an, dass es im Sommer immer noch zu Trockenperioden kam. Die Veränderung der Fauna war nicht die Konsequenz des Austausches von

subtropischen Wäldern mit Grasländern, sondern der Austausch eines Typs Wald mit einem anderen. Die subtropischen immergrünen Wälder Westeuropas wurden schrittweise durch saisonal laubabwerfende Wälder ersetzt. Diese Veränderung der Struktur der Vegetation führte zur Reduktion der Fauna und damit zur Krise. Die Pflanzenfresser lebten in ursprünglich laurophyllen, immergrünen Wäldern und ernährten sich von deren Früchten. Die kälteren Temperaturen (im Jahresdurchschnitt von etwa 10–15 Grad) beeinflussten das Leben der großen Säuger zwar nicht direkt, jedoch hatte die Kälte Auswirkung auf die Vegetation. Es kam langsam zum Austausch mit saisonalen Wäldern die an die schrittweise veränderten Bedingungen (kalte Winter und warme Sommer mit weniger Niederschlag) angepasst waren. Dadurch waren die Pflanzenfresser indirekt also doch von der Kälte betroffen. Sie mussten nun mehrere Monate ohne Früchte auskommen. Dies führte allmählich zur Reduktion der Herbivoren. Der kontinuierliche Verlust der Herbivoren wiederum hatte eine Reduktion der Prädatoren/Karnivoren zur Folge. Ursache für die Vallesian Crisis war die Veränderung der Wälder bedingt durch den geringeren Niederschlag. Die Folge dessen war ein zunehmender Verlust der Artenvielfalt (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).

#### **4.4.3 Fauna**

Während jener Zeit kam es zu einem schrittweisen Rückgang der Säugetierfauna. Bei den großen Säugetieren waren die Perissodactyla, darunter Rhinocerotidae und die Tapire besonders betroffen. Bei den Tapiren überlebten nur kleine Formen bis ins Turolium. Die im frühen Vallesium erworbene Diversität der Suidae reduzierte sich ebenso sehr stark. Die modernen Suinae jedoch legten an Diversität zu. Es wanderte zum Beispiel im Osten *Microstonyx* ein. Weiters führte der Zeitraum der Krise zur Reduktion der Cervidae und die Ausbreitung der Bovidae wurde gehemmt.

Die Ursachen der Krise beeinflussten auch die Rodentia. Es kam zum Verlust der meisten Cricetidae und Gliridae sowie der Sciuridae und Castoridae. Von den Veränderungen, welche die Krise mit sich brachte, waren kleine Säugetiere, wie Lagomorpha und die Insektivoren unbeeinflusst. Die Muridae (Mäuse) breiteten sich im Verlauf der Vallesian Crisis aus. Sie breiteten sich in West- und Zentraleuropa aus und Mitglieder jener Gruppen wurden im Obermiozän zur

dominanten Gruppe der Rodentia. Während der Krise kam es auch zur Evolution der Cricetinae (Hamster) der Gattung *Cricetulodon*. Sie entwickelten schrittweise ein spezielles Gebiss mit sigmodonten Muster und somit einer anderen Kaubewegung. Sie begannen Europa im frühen Vallesium zu besiedeln und zählten in West- und Osteuropa zu den gängigsten Nagern.

Auch die großen Karnivoren, darunter die Barbourfelidae und Amphicyonidae, waren zunehmend vom Verlauf der Krise betroffen. Die Amphicyonidae starben während der Vallesian Crisis aus. Unter den Amphicyonidae konnten nur einige wenige Formen bis ins Turolium überdauern. Beim Verlust der Amphicyonidae spielten die Ursidae und Hyaenidae eine entscheidende Rolle, da sie sich besser an das Nahrungsangebot anpassen konnten. Jedoch starben auch einige Hyaenidae aus. Unter den Ursidae verschwanden die Formen des frühen Miozäns und die modernen robusten Arten konnten sich im Verlauf der Krise Schritt für Schritt durchsetzen. Weiters kam es zu einer allmählichen Reduktion der Mustelidae (Marder). Der Verlauf der Vallesian Crisis führte auch sukzessive zur Reduktion der Hominoiden aus Europa (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).

Im Vallesium und im Verlauf der Vallesian Crisis wanderten waldbewohnende Formen aus dem Osten in Europa ein, da die Bedingungen in ihrem Ursprungsgebiet zunehmend arider wurden (BAUER 2009).

## 4.5 Das Turolium

### 4.5.1 Die Flora

Zu jener Zeit breitete sich die Trockenheit des Westens und die damit verbundenen Grasländer immer mehr in den Osten aus. Aufgrund der Trockenheit und den von Grasland dominierten Biomen, kam es zusätzlich zur Ausbreitung von offenen Wäldern im Westen. Ein Standort mit hoher Vielfalt war damals das Teruel Becken in Spanien, welches auch namensgebend für diesen Zeitabschnitt war. Im Zuge dessen kam es zu einer wichtigen Veränderung der Vegetation, welche die damalige Fauna stark beeinflusste. Es kam zu einer Verschiebung von einer C<sub>3</sub>- zu einer C<sub>4</sub>-Pflanzen dominierten Flora. Zu den C<sub>4</sub>-Pflanzen zählen Gräser und andere Pflanzen, welche Grasländer prägen. C<sub>4</sub>-Pflanzen zeichnen sich gegenüber C<sub>3</sub>-Pflanzen aus, da sie besser mit Wasserknappheit, höheren Temperaturen und Sonneneinstrahlung umgehen können. Dementsprechend haben C<sub>4</sub>-Pflanzen einen Photosytheseweg eingeschlagen, welcher effizienter ist und dadurch sind die Pflanzen besser an die vorherrschenden ariden Verhältnisse angepasst (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).

### 4.5.2 Klima

Wie bereits erwähnt, nahm die Trockenheit in Richtung Westen hin immer mehr zu und führte dazu, dass sich die Fauna von Ost nach West verschob. Es herrschten zunehmend aride Verhältnisse mit weniger Niederschlag. Jedoch gibt es im frühen Turolium in West- und Zentraleuropa noch Elemente eines humiden Waldes (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).

### 4.5.3 Fauna

Auf dem Kontinent herrschte eine Vielfalt an großen Herbivoren (Hippotherien, Antilopen, Rhinocerotidae, Proboscidea). Das Turolium wurde wegen der zahlreichen großen Herbivoren mit dem ersten Auftreten von Savannenbiomen assoziiert. Die zunehmend trockeneren Bedingungen führten dazu, dass sich Arten aus dem Osten in Richtung Westen ausbreiteten.

Vor 9,6 Millionen Jahren kam es zu dramatischen Veränderungen in der Faunenzusammensetzung. Pakistan und die Himalaya Region waren lange Zeit

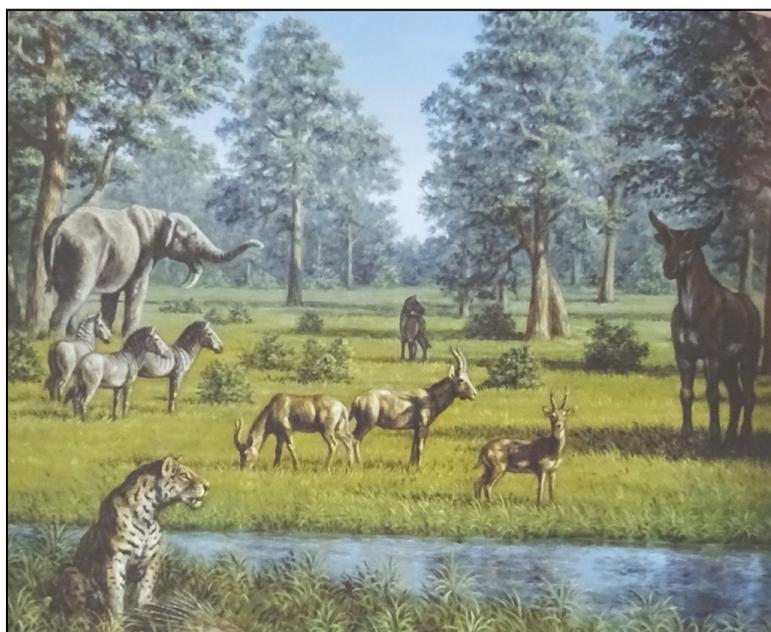
von keinen Veränderungen in der Faunenzusammensetzung betroffen. Grund dafür waren wahrscheinlich monsunartige Luftströme, welche die subtropischen Bedingungen länger aufrechterhielten. Dadurch konnten Tragulidae (Hirschferkel), Bovidae (Rinder), Karnivore, aquatische Rhinocerotidae, Proboscidea, Gliridae und Hominoidea lange Zeit überdauern. Erst vor 8,3 bis 7,8 Millionen Jahren kam es auch dort zu drastischen Veränderungen, welche kaum mit der Vallesian Crisis zu vergleichen sind. Es folgten ökologische Veränderungen und damit einhergehende Aussterbeereignisse. Es verschwanden Formen der Cricetidae, Bovidae und Tragulidae (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).

Vor 8,7 Millionen Jahren, zu Beginn des Turolium, wurde West- und Zentraleuropa von wenigen Überlebenden des Vallesium charakterisiert. Dazu zählten Deinotherien, Chalicotherien, Moschidae und Tragulidae. Gegen Ende des Turolium verschwanden all diese Gruppen aus Europa. Außerhalb Europas konnten sie jedoch überleben, wie zum Beispiel die Deinotherien (sie überdauerten in Afrika bis ins frühe Pleistozän). Alle anderen vorhandenen Säugetiergruppen sind Indikatoren für die Ausbreitung von lichten Wäldern und Grasländern. In Abbildung 8 sieht man ein typisches offenes Waldgebiet während des Turolium in Spanien und seine Bewohner. Es zeigte sich, dass es eine große Vielfalt und Ausbreitung der Bovidae gab. Unter ihnen verbreiteten sich sehr rasch die Gazellen, Antilopen, die Gruppe der Ovibovini und die Ziegen. Es gab auch eine hohe Diversität an Giraffidae. Diese breiteten sich vor allem in östlichen Gebieten aus und zeigten einen Trend zu längeren Beinen. Bei den Cervidae zeigte sich nur geringe Vielfalt. Die Cervidae des Turolium ähnelten denen aus dem Vallesium, mit der Ausnahme, dass sie aufgrund des neuen Nahrungsangebotes starke hypsodonte (hochkronige) Zähne entwickelt haben. Die Hippotherien nahmen im Turolien stark zu und erreichten ihr Maximum. Jede einzelne Region beheimatete mindestens zwei bis drei Arten. Weiters entwickelten sie unterschiedliche Größen, sodass sie in unterschiedlichen Höhen fressen konnten. Die Rhinocerotidae setzten sich aus den zwei Hauptgruppen zusammen, welche das Vallesium überdauern konnten. Hierzu zählten die hornlosen Aceratherien und die behornnten Rhinocerotherien. Weiters erlangten Hyracoidea eine enorme Diversität (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).

Unter den Kleinsäugetern gab es, im Vergleich zum Vallesium, keine nennenswerten Veränderungen. Es waren weiterhin Muridae, Sciuridae, Cricetidae und Gliridae vorhanden.

Bei den Karnivoren überdauerten die Machairodontinae. Es kam auch zum ersten Auftreten der echten Felidae (Katzen). Die Entwicklung der Felidae war ein Indikator für das Aufkommen von offeneren Wäldern, da diese der bevorzugte Lebensraum der Tiere waren. Die modernen Felidae waren an die neuen Verhältnisse angepasst und hatten eigene Jagdmethode entwickelt. Die Flora des frühen Turolium bestand aus dichten Wäldern, in welchen sich die Beute rasch verstecken konnte. Von Bedeutung waren dabei lange Eckzähne, mit denen man Beute durch einen Kehlbiss rasch töten konnte. Moderne Katzen waren nun an die offeneren Wälder angepasst. Ihre Extremitäten waren auf Schnelligkeit ausgelegt und konnten über längere Distanzen Beute jagen. Dabei war eine aktive und kooperative Jagd Voraussetzung um die Beute zu erlegen (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).

Im frühen Turolium nahm auch die Vielfalt der Hyanidae zu. Unter ihnen waren der mungoartige *Plioviverops* und die großen Knochenbrecher der Gattung *Adcrocuta* die häufigsten. Die großen Ursidae (Bären) wurden von *Indarctos atticus* vertreten. Erst im späten Miozän – Turolium – kam es zur ersten Einwanderung der Canidae (echten Hunden) der Gattung *Canis* aus Nordamerika (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).



**Abb. 8:** Am Fluss liegende Waldfläche Spaniens (im Turolium). Von links nach rechts zu sehen sind: *Deinotherium*, *Hippotherium*, *Machairodus*, einige Bovidae, Cervidae und ein Giraffidae. (Aus: AGUSTÍ & ANTÒN 2002, Abb. 8)

Eine Besonderheit des Turolium war die Fauna der Inselhabitats. Nur wenige Arten konnten sich in den speziellen Gebieten Europas länger halten. Die Hominoidea starben während der Vallesian Crisis in Europa fast aus. Sie setzten ihre Evolution weitgehend in Asien und Afrika fort. Ein Sonderfall der Hominoidea ist *Oreopithecus*. Er lebte vor 9–7 Millionen Jahren auf einer Insel, welche aus der heutigen Toskana, Sardinien und Korsika bestand. Jene Insel bot vor allem den Immigranten zwischen dem Vallesium und Turolium Schutz, sodass sie sich bis zum Ende des Miozäns dort halten konnten. Funde aus dem frühen Turolium auf diesen Inseln belegen, dass es auch nicht endemische Arten, wie Cricetidae und Muridae, gegeben hat. Es gab auf den Inseln jedoch auch zahlreiche endemische Arten, welche sich von ihren Verwandten am Festland deutlich unterschieden. Unter den kleinen Säugetieren traten Gliridae auf der Insel auf, welche im Vergleich zu jenen am Festland viel größer waren. Die Rodentia der Insel waren generell deutlich größer. Ursache jenes Phänomens war das Fehlen der Prädatoren (großen Raubtiere) auf den Inseln. Am Kontinent lebende Rodentia hatten kleine Körpergrößen, da sie dadurch besser in den Untergrund flüchten konnten. Aufgrund ihrer kleinen Größe mussten sie sich jedoch auch ständig Nahrung zu führen, um ihr schlechtes Oberflächen-Volumen-Verhältnis, und die damit verlorene Energie ausgleichen zu können. Auf den Inseln konnten Rodentia und andere kleine Säugetiere unter Abwesenheit von Prädatoren, beziehungsweise Karnivoren, enorme Dimensionen erreichen, da sie keine Feinde hatten. *Oreopithecus* und einige andere Arten sind daher erst im späten Miozän (Turolium) zu den Inselbewohnern dazu gestoßen. Die Bedingungen auf der Insel ähnelten einem vallesianischen Ökosystem. Daher sind dort noch alte vallesische Vertreter, wie große Säugetiergruppen (Bovidae, Giraffidae, Ursidae, Suidae) zu finden (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).

Vor 6,5 Millionen Jahren bildete sich wieder eine Verbindung zwischen dem Kontinent und der toskanisch-sardinischen Insel. Auf die Insel kamen große europäische Tierherden. Unter ihnen befanden sich zahlreiche Prädatoren, wie zum Beispiel *Machairodus*. Diese löschten die endemischen Arten rasch aus, da die Inselbewohner mit den Neulingen vom Festland und deren Konkurrenz nicht mithalten konnten. Es gab noch weitere Inseln im Süden. An der adriatischen Küste Italiens bildete das Gorgona, das Vorgebirge an der Ostküste Italiens, Inselgruppen. Die Inselgruppen beherbergten ihre eigene endemische Fauna,

welche aus kleinen Säugetiergruppen bestand. Dazu zählen Muridae, Cricetidae und Gliridae. Jene Formen entwickelten ebenso beachtliche Größen wie auf der toskanisch-sardinischen Insel, da es hier ebenso keine Feinde gab. Die Insel beherbergte kleine Raubtiere, wie Mustelidae und große Ruminantia. Unter den Ruminantia trat eine besonders bizarre Gattung auf, die *Hoplitomeryx*. Diese besaßen ein zusätzliches Horn, zwischen ihren beiden Hörnern auf der Stirn und spitze Canini (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).

Der Zeitpunkt der Besiedelung der Inseln führte immer wieder zu Diskussionen. Es werden zwei Wellen der Besiedelung genannt. Die erste war während des mittleren Miozäns und die zweite war im späten Vallesium oder frühen Turolium. Das Ergebnis der zwei Immigrationsperioden war die spezielle Fauna der Inseln (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).

## 4.6 Das Messinium – die Messinian Crisis

### 4.6.1 Damalige Lage

Im Verlaufe des Turolium wanderte die afrikanische Platte mehr und mehr in Richtung Nordwesten. Dadurch schloss sich die Schleuse zwischen dem Mittelmeer und dem Atlantischen Ozean. Der Wasserhaushalt des Mittelmeeres war bereits damals empfindlich, da er zu Evaporation (Verdunstung) neigt. Der Zustrom des Atlantischen Ozeans kompensiert die Evaporation. Im späten Miozän gab es zwei Zuströme des Atlantischen Ozeans in das Mittelmeer. Einerseits gab es die nördliche Beltische Straße, welche südlich von Spanien verlief. Andererseits gab es die südliche Rif-Straße, welche sich nördlich von Marokko befand. Getrennt wurden beide Straßen durch die Alboran-Mikroplatte, welche sich in der Mitte beider befand.

Vor 5,8 bis 5,6 Millionen Jahren kam es zum Absinken des Meeresspiegels. Ursache dessen war die starke Vereisung und das Wachsen der antarktischen und womöglich auch der arktischen Polkappen. Dadurch wurde zum ersten Mal die Zirkulation des Mittelmeerwassers und des Atlantik unterbrochen. Dies führte wiederum dazu, dass am Rande des Meeres liegende Becken zu Seen wurden,

welche vom Meer isoliert waren. Aufgrund der hohen Evaporationsrate trockneten die Seen rasch aus und hinterließen Salz- und Gipslager.

Vor 5,6 Millionen Jahren stieg der Meeresspiegel wieder. Jedoch waren die plattentektonischen Kräfte so groß, dass das Mittelmeer vollständig isoliert wurde. Das Mittelmeer trocknete fast komplett aus und bildete aus dem östlichen und westlichen Becken zwei Salzseen. Am Rande der ehemals getrennten Kontinente entwickelten sich Flüsse. Diese Flüsse bildeten tiefe Schluchten, welche die Gewässer trennten. Es kam nun zur enormen Anreicherung von Gipsen und Salzen am Rande des heutigen Mittelmeeres (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).

#### **4.6.2 Flora**

Wie zuvor erwähnt bildeten sich in diesen Regionen Salzseen. Salzseen entstehen bevorzugt in Trockengebieten und Wüsten, da sich durch die dauerhafte Evaporation (Verdunstung) der Gehalt von Salzen und Mineralien stabil hält, beziehungsweise erhöhen kann. Bei den Salzseen traten trockene Wüsten- und Steppenlandschaften auf, da gewöhnliche Flora unter den stark salzhaltigen Bedingungen nicht bestehen konnte. Unter den Bewohnern von Wüsten- und Steppenlandschaften gibt es jedoch einige Formen, welche sich den salzhaltigen Bedingungen anpassen konnten (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).

#### **4.6.3 Fauna**

Das Austrocknen des Mittelmeeres hatte erstaunlicherweise keine Auswirkungen auf die kontinentale Fauna. Die Artenvielfalt nahm im Messinium sogar um einiges zu, da es die Entwicklung von dichteren Wäldern und somit das Wiedererscheinen von Waldbewohnern mit sich brachte.

Große Säugetiere wie die Tapire, moderne Suidae, Cervidae und Bovidae (Gazellen, Antilopen), traten wieder in Erscheinung. Es kamen auch Gomphotherien mit einer neuen Art (*Anancus*). Die Stoßzähne ähneln bereits jenen von rezenten Elefanten. Auch Mastodonten erschienen wieder. Unter den Karnivoren kam es zu einer hohen Diversität der Machairoodontinae. Die wichtigste Veränderung des Messiniums betraf die Ursidae und Canidae. Bei den Ursidae entwickelten sich robuste große Formen der Gattung *Agriotherium*. Diese ähnelten den modernen Ursidae. Unter den Canidae zeigten sich neue Formen, wie die ersten Vorfahren der Vulpini (Füchse). Die Ausbreitung der

modernen Canidae beeinflusste vor allem die hundeähnlichen Hyaeniden, da es zu einer sehr starken Reduktion der Hyaenidae kam.

Das bedeutendste Ereignis der Messinian Crisis war der Verlust der marinen Barrieren, welche die afrikanische und europäische Fauna trennte. Die Folge dessen war, dass die afrikanische Fauna nach Europa immigrierte und umgekehrt. Es tauchten erstmals afrikanische Immigranten, wie Hippopotamidae (Flusspferde), einige Antilopenarten, die mit afrikanischen Arten verwandt waren und einige moderne Bovidae auf. Vor 6 Millionen Jahren betraten die ersten Camelidae (Kamele) Europa und gelangten auf die Iberische Halbinsel. Zur gleichen Zeit gelangten die Makaken (Primaten) auf die Iberische Halbinsel. Der Austausch der Fauna der Iberischen Insel und Afrikas zeigte sich besonders bei den Rodentia. Die Muridae gewannen an Bedeutung und Artenvielfalt, da diese vermehrt auftraten. Weiters überlebten zwei Gruppen der Cricetidae die Vallesian Crisis und es siedelten sich viele neue Rodentia an. Ebenso erreichten auch einige europäische Gattungen den Norden Afrikas (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).

## 4.7 Das Ende des Miozäns

Nach der vollständigen Isolation und Austrocknung des Mittelmeeres kam es zur Ablagerung von Gipsschichten auf den Böden der Becken. Über Gibraltar gelangten kleine Salzwasserflüsse des atlantischen Ozeans in die Becken, die aufgrund der Austrocknung entstanden. Vor 5 Millionen Jahren stieg der Meeresspiegel wieder und Wasser des atlantischen Ozeans gelangte abermals in das Mittelmeer (AGUSTÍ & ANTÒN 2002) "Im Gegensatz zur Paratethys, deren Geschichte im späten Miozän endete, bekam das Mittelmeer eine zweite Chance." (BAUER 2009, p. 29)

Das Miozän endete und das Pliozän, beziehungsweise das darauffolgende Quartär (Eiszeitalter) mit seinen Eiszeiten begann (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).

# 5 DIE EVOLUTION DER PROBOSCIDEA (RÜSSELTIERE)

Das folgende Kapitel widmet sich der Einteilung der Rüsseltiere und der Evolution beziehungsweise Ausbreitung selbiger.

## 5.1 Einteilung der Proboscidea

Der Name der Rüsseltiere stammt vom lateinischen Wort "proboscis" ab, was so viel wie „Rüssel“ bedeutet. Ein Rüssel ist eine knochenlose Verbindung der Nase und der Oberlippe (GÖHLICH 1999).

Die Proboscidea zählen zu den Afrotheria und im speziellen zu den Tethytheria, zusammen mit ihrer Schwesterngruppe den Sirenia (Seekühe) und der ausgestorbenen Ordnung der Desmostylia. Je nach Fachliteratur werden auch die Embrithopoda dazu gezählt. Der Ursprung der Proboscidea liegt im Paläozän von Afrika, wo die ersten elefantenähnlichen Proboscidea auftraten. Im Laufe der Evolution wurden sie immer größer, Rüssel und Stoßzähne verlängerten sich und die Zähne wurden hochkroniger und waren durch ein erhöhtes Auftreten von Lamellen gekennzeichnet (GÖHLICH 1999).

Früher waren Proboscidea weit verbreitet. Heute findet man sie nur mehr in einzelnen geschützten Regionen. Die heutigen Elefanten sind auf zwei Arten reduziert. Dazu zählt der asiatische (*Elephas maximus*) und der afrikanische (*Loxodonta africana*) Elefant (TURNER & ANTÓN 2004). In Abbildung 9 wird eine Klassifizierung der Proboscidea dargestellt. Zur Ordnung der Proboscidea zählen unter anderem die Familie der Moeritheridae, die Mastodontidea, die Stegodonten und die Familie der Elephantidae.

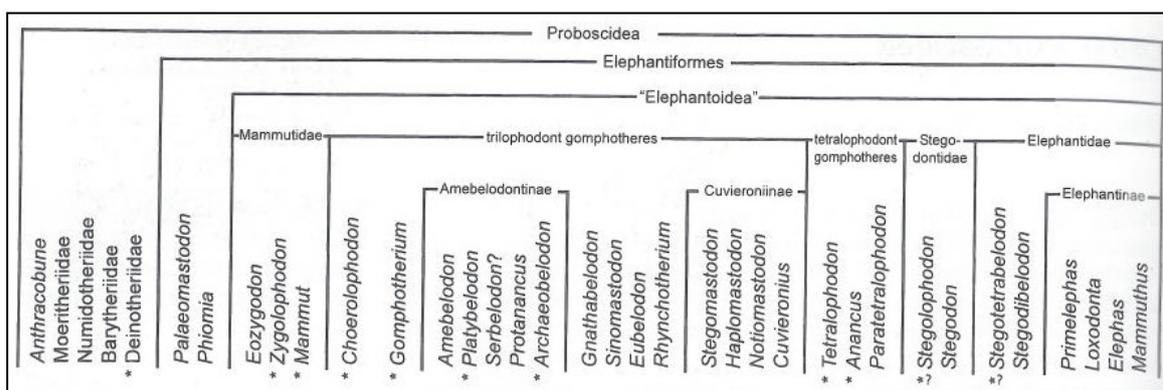


Abb. 9: Klassifizierung der Proboscidea (Aus: GÖHLICH 1999, Abb. 9)

Je nach Fachliteratur werden auch die Deinotheriidae dazu gezählt. Die rezenten asiatischen und afrikanischen Gattungen, sowie *Mammuthus*, zählen zu den Elephantidae, den echten Elefanten. Nachfolgend werden die Proboscidea-Familien des Miozäns Europas beschrieben.

### **5.1.1 Die Familie der Mammutidae: Die Mastodonten**

Die Mammutidae können bis vor circa 22 Millionen Jahren zurückverfolgt werden (TURNER & ANTÓN 2004).

Weiters waren sie in Europa durch die Gattung *Zygodon* vertreten.

Die Mastodonten bilden die Vorfahren der Elephantidae (echten Elefanten) und unterschieden sich von den Elephantidae aufgrund ihrer Zähne. Sie besaßen ein zygodontes Gebiss (Abb. 10). Das heißt ihre Zähne hatten Zahnhöcker, die durch kammartige Schmelzleisten verbunden waren. Die Schmelzleisten waren aber kürzer als bei heutigen Elefanten. Dadurch waren alle Backenzähne gleichzeitig im Kiefer vorhanden (GÖHLICH 1991).

Die Zähne der echten Elefanten hingegen waren von einer Entwicklung zur Hochkronigkeit (Hypsodontie) und Lamellenvermehrung geprägt. Daher waren ihre Zähne hochkronig und mit vielen Schmelzkanten versehen, um das härtere Nahrungsangebot verarbeiten zu können. Es kam zu extremen Zahnvergrößerungen und deswegen haben nur mehr 1 bis 1,5 Zähne pro Kieferhälfte Platz. Daher kam es zu einem Wechsel im Zahnersatz, der als horizontaler Zahnwechsel bezeichnet wird (GÖHLICH 1991).

Zu beachten ist, dass das *Mammuthus* nicht zu den Mastodonten zählt, da es den Elephantidae zugeordnet wird und sich demnach erst im Übergang vom Miozän zum Pliozän entwickelt hat. Ebenso hat es mit den echten Elefanten einen lamellenartigen Aufbau und eine ausgeprägte Hochkronigkeit der Backenzähne, sowie eine Bildung der Stoßzähne aus den oberen Schneidezähnen gemeinsam (GÖHLICH 1991).

### **5.1.2 Die Familie der Gomphotheriidae (Gomphotherien): Die "schweine-bezahnten" Proboscidea**

Die Gomphotherien waren weit verbreitet (Afrika, Eurasien, Nordamerika). Der Schädel und die Zähne wichen von denen der heutigen Elefanten ab, da der

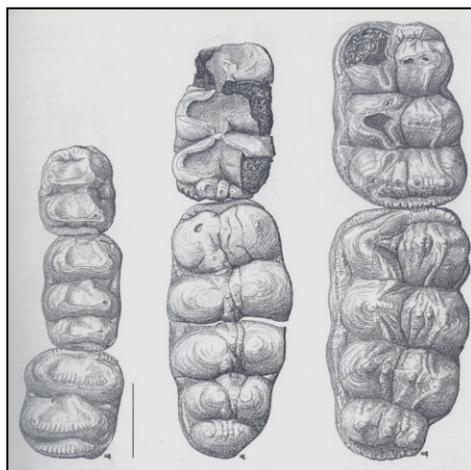
Schädel sehr lang war und sie bunodonte Zähne besaßen (Abb. 10). Jede Zahnkrone trug ein Paar Höcker, wobei der dritte Backenzahn charakteristisch war, da er drei Paar Höcker besaß. Frühe Formen der Gomphotheriidae werden als Vorfahren der echten Elefanten vermutet. Die Gomphotheriidae wurden vor allem durch die Gattung *Anancus* repräsentiert. Kennzeichen dieser Gattung sind vor allem ihre äußerst geraden Stoßzähne. Ein Paar befand sich im Oberkiefer und war nach unten gerichtet, während das andere Paar im Unterkiefer relativ gerade ausgerichtet und kleiner war. *Gomphotherium* wurde in etwa 2,5 Meter groß (TURNER & ANTÓN 2004).

### 5.1.3 Die Familie der Deinotheriidae (Deinotherien)

Die Verwandtschaft der Deinotherien mit den Proboscidea ist immer noch umstritten, da es nur wenige postcraniale Skelettfunde gibt. Die meisten Beschreibungen stammen von Zahnfunden (HUTTUNEN 2000).

In der Fachliteratur werden die Deinotherien als eine Unterordnung der Deinotherioidea angesehen oder als eine ausgestorbene Ordnung, die eine Schwestergruppe der Proboscidea darstellt, betrachtet. (TURNER & ANTÓN 2004).

Deinotherien heben sich von anderen Proboscidea ab, da ihnen die oberen Stoßzähne fehlten und die Unteren markant nach unten gerichtet waren. Ihre Zähne waren niederkronig und hatten zwei bis drei Leisten, die mit dickem Schmelz bedeckt waren. Die Backenzähne waren recht einfach, sie bestanden aus zwei schneidenden Rippen (lophodont, Abb.10). Wie bei dem zygodonten *Zygodon* zeigte sich, dass ihr Gebiss an das Abweiden von Blättern angepasst war. Weiters hatten sie einen verlängerten flachen Schädel und besaßen hohe säulenförmige Extremitäten.



**Abb. 10:** Backenzahnstrukturen der Proboscidea. links: lophodonte Backenzähne von Deinotherien; in der Mitte: bunodonte Backenzähne von Gomphotherien, rechts: zygodonte Backenzähne von Mammutidae (Aus: GÖHLICH 1999, Abb. 10)

Deinotherien wurden im Verlaufe des Miozän die größten Rüsseltiere die es je gegeben hat (von 2,5m–4m) (THENIUS & HOFER 1960). In Europa lebten die Gattungen *Prodeinotherium* und *Deinotherium* (GÖHLICH 1991).

## 5.2 Die Ausbreitung der Proboscidea

„THE EVOLUTION of the African mammals over the past 35 Ma or so occurred against the background of changes in the climatic and physical environment of the continent. The major events during the period included the immigration and emigration of taxa, the turnover and extinction of species, the appearance of the modern fauna, and the evolution of humans. With so many species coming and going over such a long time during which significant changes in the physical environment took place, a number of problems beset any attempt at a synthesis.“ (TURNER & ANTÓN 2004, p. 215).

Beim Versuch einen Überblick über die Evolution der Säugetiere in Afrika zu erstellen treten einige Probleme auf. Dabei stößt man zunächst auf die Frage: "Was versteht man unter der afrikanischen Säugetierfauna?". Aufgrund der Landbrücken kam es zu einem häufigen Austausch. Ein weiteres Problem ist, dass Fossilfunde in manchen Regionen besser, beziehungsweise schlechter vorhanden sind. Weiters gibt es auch chronologische Lücken. Klar ist, dass der Hauptteil der faunalen Evolution im letzten Teil des Miozäns stattfand. Wichtige Faktoren waren dabei die Immigration, Auslöschung, die lokale Evolution von neuen Gruppen und die Transformation von Wald-Ökosystemen in offene Savannen-Gebiete. Von zentraler Bedeutung waren dabei vor allem die veränderten klimatischen Bedingungen. Das heißt die Gegebenheiten, wie wir sie heute kennen, gingen aus einem konstanten Umwälzungsprozess hervor (TURNER & ANTÓN 2004).

Im frühen Miozän war das Klima durch Stabilität gekennzeichnet. Trotzdem kam es auf Grund von tektonischen Ereignissen zu veränderten klimatischen Bedingungen. Vor 19 Millionen Jahren aktivierte sich im Südosten ein Grabensystem, welches entlang der Roten Meer-Verwerfung verlief. Beweise für

jenes Ereignis waren die Präsenz von Flachwasser Sedimenten entlang der Küste des Sudans und der östlichen Wüste bis in den Norden. Die Konsequenz daraus war, dass die arabische Platte gegen den Uhrzeigersinn rotierte und mit der Anatolischen Platte kollidierte. Das marine Portal zwischen dem heutigen Mittelmeer und dem Indo-Pazifik schloss sich und es bildete sich eine kontinentale Landbrücke zwischen Eurasien und Afrika, die als die "Gomphotherien-Landbrücke" oder auch "Migration Bridge" bekannt ist. Dieses Ereignis hatte enorme Auswirkungen auf die weitere Evolution der terrestrischen Fauna Eurasiens und Afrikas, indem es zu Aus- und Einwanderungen kam.

Der erste Beweis für den Austausch der afrikanisch-eurasischen Fauna war *Brachyodus*, ein Anthracotheriidae ähnlich einem heutigen Flusspferd. Sie traten in Europa jedoch nur kurz auf und im mittleren Miozän verschwanden sie wieder. Sie überlebten allerdings im Südwesten von Afrika und Asien.

Jedoch bewohnten damals andere Tierarten Europa über einen längeren Zeitraum. Zu ihnen zählen die Proboscidea der Gattung *Gomphotherium* und *Deinotherium* (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).

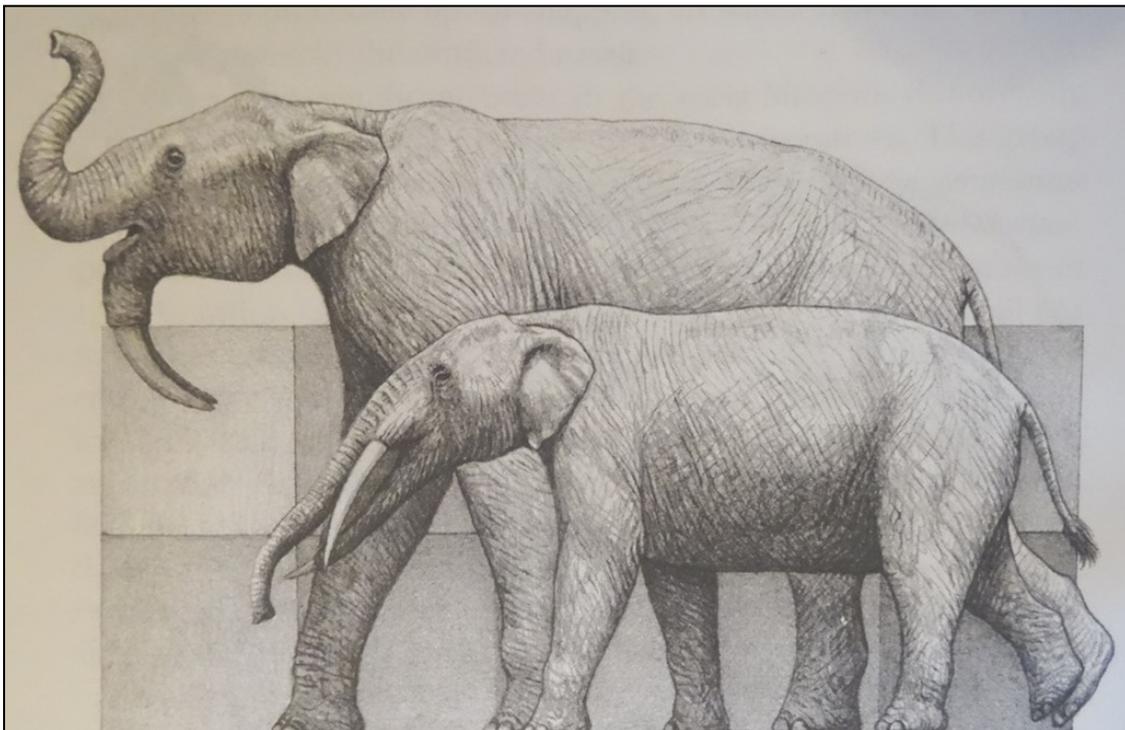
The basal "Tortonion" ("Ältere Serie") is defined by the lack of *Prodeinotherium* and the presence of *Gomphotherium angustidens*, whereas in the Early and Middle Sarmatian ("Mittlere Serie"), both *P. bavaricum* and *G. angustidens* coexist. The Late Sarmatian and Early Pannonian ("Jüngere Serie") is dominated by gomphotheres of different individual sizes and the large taxon *D. aff. giganteum*." (HUTTUNEN & GÖHLICH 2002, p. 490)

Die ersten Proboscidea die Europa betraten waren die Gomphotherien, repräsentiert durch die Gattung *Gomphotherium*. Während des frühen Miozäns verbreitete sich diese Gattung weltweit.

Gleichzeitig mit den Gomphotherien kam eine zweite Gruppe der Mastodonten nach Europa, die Gattung der *Zygodonten*. Sie unterschieden sich von den Gomphotherien aufgrund ihrer zygodonten Backenzähne. Der typische Mastodonten-Höcker der Backenzähne fehlte und war zu scharfen Rippen umgeformt, mit klar definierten schneidenden Kanten. Diese Ausbildung der

Zähne verdeutlichte ein anderes Nahrungsangebot, welches aus härterer und trockenerer Nahrung bestand als jenes der Gomphotherien.

Neben dem *Gomphotherium* und *Zygodon* konnte eine dritte Gruppe der Proboscidea Eurasien erfolgreich besiedeln – diese waren die Deinotherien. Deinotherien zählen zu den Proboscidea, jedoch werden sie nicht zu den Elephantoidea gerechnet, wie die zuvor genannten Gattungen. Sie repräsentieren eine andere, heutzutage ausgestorbene Gattung der Proboscidea. Im Vergleich zu den Gomphotherien ist die Herkunft der Deinotherien nicht eindeutig geklärt. Sie sind eventuell mit einer primitiven Gruppe afrikanischer Proboscidea, den Barytherien, verwandt. Die ersten Deinotherien in Europa waren von der Gattung *Prodeinotherium*. Sie waren relativ klein und wurden nur etwa zwei Meter groß. Jedoch erreichten die späteren Repräsentanten der Gattung *Deinotherium* eine Größe von bis zu vier Metern (Abb. 11). Damit waren sie die größten terrestrischen Säugetiere dieser Zeit (AGUSTÍ & ANTÒN 2002).



**Abb. 11:** Größenvergleich zwischen *Gomphotherium angustidens* und *Deinotherium giganteum*. *Deinotherium giganteum* im Hintergrund ist um einiges größer als die Gomphotherien-Art (Aus: AGUSTÍ & ANTÒN 2002, Abb. 11)



Der Knochenfund wurde im Mistelbacher Schotter entdeckt, welcher zur Hollabrunner-Mistelbacher Formation zählt (siehe Kapitel 6.2.5 Molassezone Niederösterreichs: Die Hollabrunner-Mistelbacher Formation). Die Hollabrunner-Mistelbacher Formation ist im Obermiozän insbesondere im sogenannten „Pannonium“ entstanden. Der Fund stammt damit aus einem Zeitraum von zirka 11 bis 7 Millionen Jahren (Abb. 12) (HUTTUNEN 2000).

„The oldest study locality in the Molasse Basin is Grund near Hollabrunn (Badenian) [...] Short ingressions phases of reduced marine Sarmatian and brackish Pannonian occurred in the Molasse Basin north of the Danube. On top of these sequences fluvial gravel beds of the Hollabrunn-Mistelbach Formation, of a pre-Danube system follow transgressively. The gravel beds extend from the region of Krems over Hollabrunn to Mistelbach along the Zaya valley, and end in the Vienna Basin. [...] The age of the formation is Pannonian.“ (HUTTUNEN 2000, p. 8)

## 6.2 Geographische Lage der Fundstelle

### 6.2.1 Allgemeine Lage des Fundes

Der Knochenfund stammt aus dem nördlichen Wiener Becken, dem Gebiet um Mistelbach (Niederösterreich) und geologisch gesehen aus dem Mistelbacher Schotter, einem Teilbereich der Molassezone (Abb.13).

Abbildung 13 gibt einen schematischen Überblick über die geologischen Großeinheiten Niederösterreichs. Im Nordwesten befindet sich die Böhmisches Masse als kristalliner Sockel. Die Böhmisches Masse Niederösterreichs beinhaltet im Waldviertel den Dunkelsteinerwald und das Amstettner Bergland. Im Süden und Osten schließt die Molassezone als Vortiefe der Alpen an. Der niederösterreichische Anteil der Molasse reicht von Enns über Tulln bis Laa an der Thaya. Daran schließt der Alpen- und Karpatengürtel an.

Dieser besteht aus der Flyschzone mit Klippenzonen, den Kalkalpen mit der im Süden angrenzenden Grauwackenzone und der Zentralalpenzone im Südwesten des Landes. Die Fortsetzung geht über das Leithagebirge in die kleinen Karpaten (Hainburger Berge) über.

Die Basis Niederösterreichs bildet das nördliche Kristallin der Böhmisches Masse. Dieses ist aufgrund von Überschiebungsbewegungen Großteils von Molasse überlagert. Aufgrund der Einengung des Alpenkörpers, schoben sich Molasseschichten unter den Alpenkörper und reichen somit bis weit in den Süden unter die östlichen Alpen (siehe Kapitel 6.2.4 Molassezone und Gebirgsbildung). Über die Molasse schoben sich Flysch- und Klippenzone, sowie die Kalkalpen (WESSELY 2006).

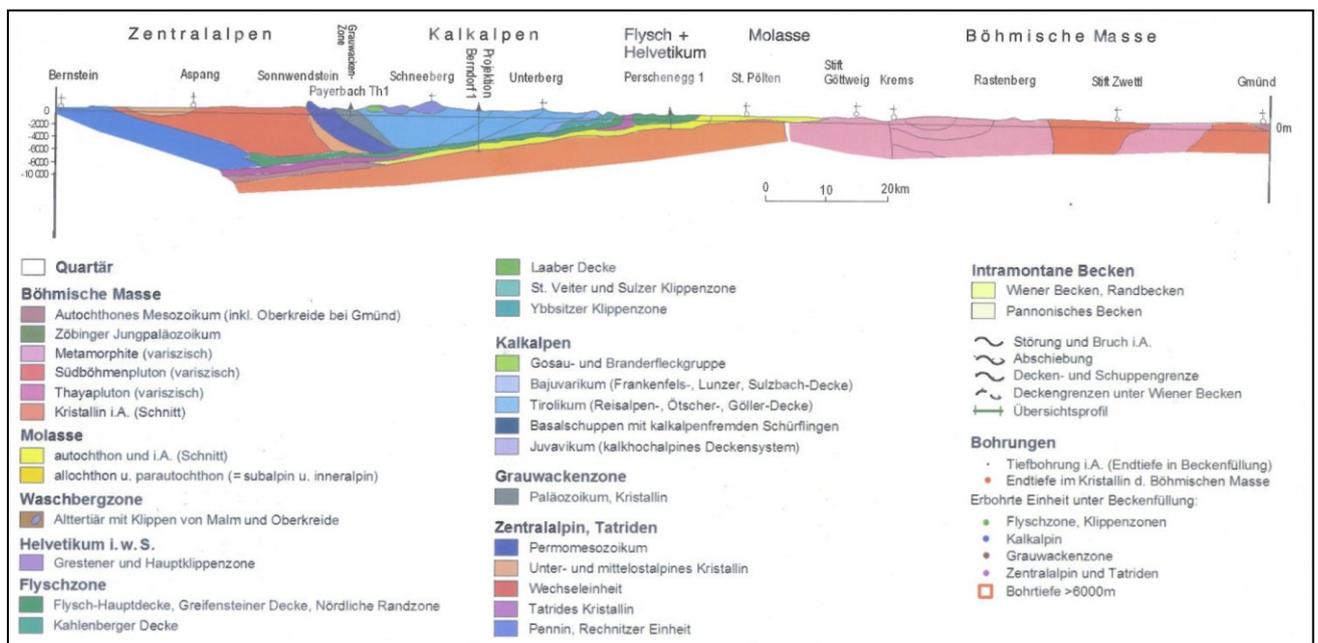


Abb. 13: Vereinfachte Darstellung der geologischen Einheiten Niederösterreichs (WESSELY 2006, Abb. 13)

## 6.2.2 Die Österreichische Molasse

„Bei der „Molasse“ handelt es sich um Abtragungs- und Zerkleinerungsprodukte (=Sedimente) des Alpenkörpers im Süden und der Böhmisches Masse im Norden. Die Molassezone stellt die Sedimentfüllung des ehemaligen Meeresbereiches der Paratethys zwischen der Böhmisches Masse im Norden und dem Ostalpin im Süden dar.“ (WESSELY 2006, p. 41)

Die Molassezone ist daher ein Vorlandbecken mit asymmetrischem Querschnitt. Sie wird zur Böhmisches Masse hin seichter und tiefer in Richtung Süden zum Alpenkörper (WESSELY 2006).

Der österreichische Anteil der Molasse wird in den östlichen und westlichen Teil gegliedert. Die westliche Molassezone befindet sich in Voralberg (hat nur einen kleinen Anteil der Molasse), Salzburg, Oberösterreich und Niederösterreich bis nach Amstetten. Der östliche Anteil der österreichischen Molasse reicht von Amstetten in Niederösterreich nach Osten nördlich der Donau. Die Molassezone im Abschnitt von Salzburg über Ober- bis nach Niederösterreich gehört damit zum Bereich der zentralen Paratethys (FAUPL 2003).

Die Ablagerungen der Molasse werden je nach Lage in drei Hauptfazies beziehungsweise Bereiche gegliedert. Dazu zählt die externe Randfazies, welche den nördlichen Rand des Beckens, der an die Böhmisches Masse angrenzt, bezeichnet. Die südliche Alpenrandfazies steht der Randfazies gegenüber und bezeichnet den tektonisch aktiven Alpenrand. Die Beckenfazies befindet sich zwischen der Randfazies und der Alpenrandfazies und besteht aus tonreichen feinschichtigen Sedimenten (Schlier), die zum Alpenkörper hin an Sedimentgröße zunehmen.

### **6.2.3 Überblick der Molasseschichtfolgen**

Das Alter der Molassezone reicht vom Obereozän bis zum Obermiozän (Pannonium bzw. Pont). Die Sedimente variieren von Seichtwasserbildungen des nördlichen Randbereiches bis hin zu Tiefwasserablagerungen an der Stirn des Alpen- Karpatenkörpers (WESSELY 2006).

In Abbildung 14 werden die einzelnen Molasseschichtfolgen schematisch dargestellt. Die Molasseschichtfolge setzte im Obereozän mit Sandsteinen und Coralinaceenkalken ein. Diese bildeten einen Riffsaum am Südwestrand der Böhmisches Masse und wurden von Fischschiefer überlagert. Im Unteroligozän begann die Tonmergelstufe und damit die Schlierentwicklung. Im Eger kam es am Nordrand des Molassebeckens zur Ablagerung von Melker und Linzer Sanden. Im Becken setzten sich Schliersedimente ab.

Am tektonisch aktiven Alpenrand erfolgten die größten Ablagerungen und es lagerten sich Tiefwasserkonglomerate- und Sande ab. Während des Eggenburgiums war die südliche Böhmisches Masse weitgehend überflutet und so kam es zur Ablagerung der fossilreichen Eggenburger-Gruppe. Bekanntere Funde darunter sind zum Beispiel Seekühe. Die Randfazies war durch das Buchbergkonglomerat repräsentiert. Aus dem Alpenkörper kam es zu Geröllschüttung mit Flyschsandstein. Im Eggenburgium kam es zur Herstellung einer Verbindung zwischen der Molassezone und dem nördlichen Wiener Becken. Das frühe Oligozän war durch einen hohen Meeresspiegel gekennzeichnet. Die gesamte Molassevertiefe war mit Meer bedeckt, dadurch kam es zu Gezeitenströmungen, welche man heute anhand des Sedimentgefüges nachverfolgen kann. Der externe nördliche Rand der Molassezone bestand im Oligozän zum Beispiel aus den Phosphoritsanden von Plesching. Funde in jenem Bereich sind unter anderem Haifischzähne. In den geschützten Buchten Niederösterreichs, nördlich der Donau, kam es zu Ablagerungen von Diatomeenschiefer. Gegen Ende des Oligozän verdeutlichten Oncophoraschichten den Brackwassereinfluss und im Westen kam es schließlich zur Aussüßung des Beckens. Im Karpat lagerten sich im Westen nur mehr kohleführende Süßwasserschichten ab. Das Meer zog sich nach Niederösterreich in das Molassebecken nördlich der Donau zurück. Im Karpatium und Badenium kam es hier noch zu marinen Ablagerungen (Laaer-, Grundner Schichten). Im Pontium, welches je nach Literatur zum Pannonium gezählt oder separat betrachtet wird, lagerten sich der Hollabrunner Schotterkegel und der Mistelbacher Schotterfächer ab. Mit diesen Ablagerungen endet die neogene Sedimentation in jenem Bereich der östlichen Molassezone (FAUPL 2003).

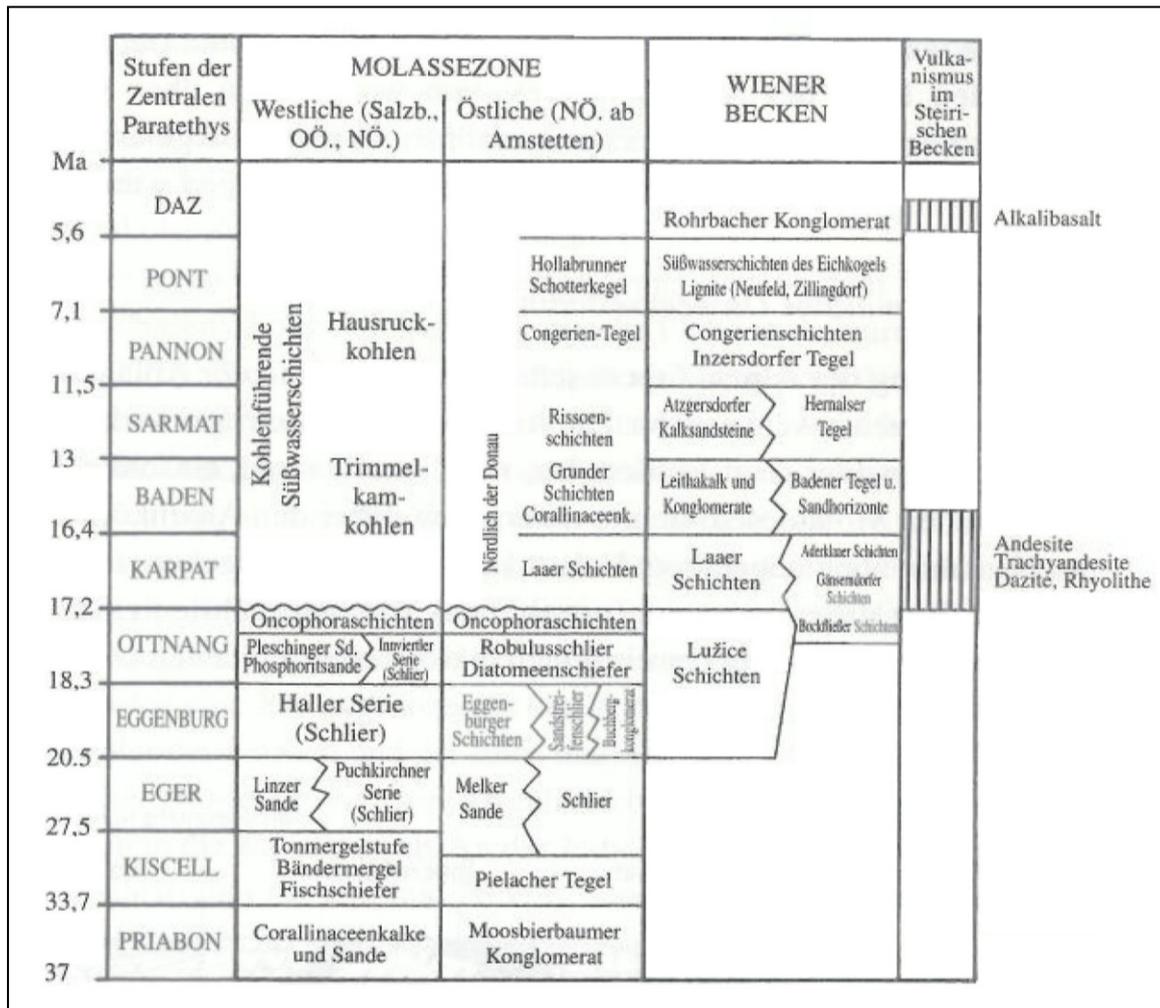


Abb. 14: Schichtfolge der östlichen und westlichen Molassezone (Aus: FAUPL 2003, Abb. 14)

#### **6.2.4 Molassezone und Gebirgsbildung**

Die Eingrenzung des Alpenkörpers setzte sich während der Molassesedimentation fort. Dadurch wanderte die Molasse immer mehr in den Norden. Das nördliche Vorland und die darauf abgelagerte Molasse unterschoben daher den Alpenkörper. Diese Vorgänge führten zur heutigen Anordnung der tektonischen Einheiten (FAUPL 2003).

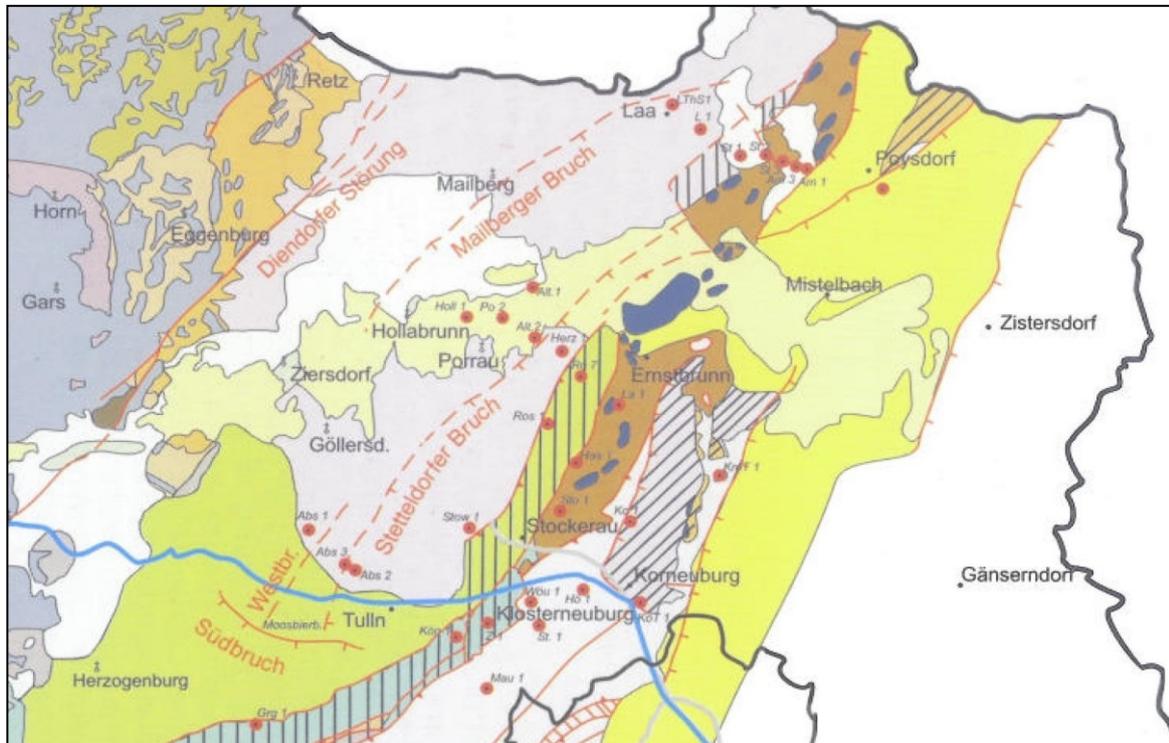
Aufgrund der tektonischen Einflüsse unterscheidet man verschiedene Typen von Molasse. Die autochthone Molasse ist jene Molasse, welche vor und unter der alpinen Decke ungestört im Verband mit ihrer Unterlage liegt. Die allochthone Molasse oder auch subalpine oder gestörte Molasse bezeichnet die tektonisch verformte Molasse vor und unter der alpinen Decke. Die paraautochthone Molasse besteht aus Molassesedimente, die auf tektonisch bewegten Sedimentdecken abgelagert sind und mitsamt diesen weiterverschoben wurden (z. B.: Korneuburger Becken). Eine Sonderform der paraautochthonen Molasse ist die inneralpine Molasse. Darunter versteht man, jene Molasse die in den alpidischen Deckenbau mit einbezogen wurde (WESSELY 2006).

Während jener neoalpinen Einengung führte das Brechen des Gebirgskörpers der Ostalpen zur Bildung von intramontanen Becken. Hierzu zählen zum Beispiel das Steirische- und Wiener Becken, das Becken der Mur- Mürzfurche bzw. das Klagenfurter Becken (FAUPL 2003).

#### **6.2.5 Molassezone Niederösterreich: Die Hollabrunner-Mistelbacher Formation**

Im Pannonium (teilweise auch schon im Sarmatium) kam es zur fluviatilen Anlieferung von Sedimenten der Molassezone in das Wiener Becken. Der Ablagerungszeitraum erstreckte sich über vier Millionen Jahre hinweg und wird als die Hollabrunner-Mistelbacher Formation bezeichnet (Abb. 15). Die fluviatilen Sande und Schotter erstrecken sich von Krems über Hollabrunn nach Mistelbach und münden schließlich ins Wiener Becken. Der Schotter besteht hauptsächlich aus Quarz mit variablen Inhalt an kristallinen Gestein und Kalkstein (HUTTUNEN 2000).

Die Sedimente wurden durch den großen pannonischen Strom, die Urdonau, abgelagert (WESSELY 2006).



**Abb. 15:** Hollabrunner-Mistelbacher Formation (in hellgelb) (Aus: WESSELY 2006, Abb. 15)

Die Hollabrunner-Mistelbacher Formation wurde ursprünglich getrennt als Hollabrunner Schotterkegel und Mistelbacher Schotterfächer betrachtet. Der Hollabrunner Schotterkegel geht Richtung Osten in den Mistelbacher Schotterfächer über. Nach heutigem Forschungsstand werden beide Schotterflächen zur Hollabrunner-Mistelbacher Formation zusammen gezählt (BAUER 2009).

## 6.2.6 Die Fundstelle: Der Mistelbacher Schotter

„Unter ‚Mistelbacher Schotter‘ werden Kiese und andere grobklastische Sedimente zusammengefasst, die als fluviatile Restschotter im Gebiet um Mistelbach einer miozänen Basis aufgelagert wurden.“ (GYURITS 1970, p. 1)

Das damalige Klima in der Gegend um Mistelbach war warm und gemäßigt ohne Trockenheit und mit frostfreien Wintern. Im späteren Pannon breitete sich die Trockenheit stärker aus. Es gab mesophytische Wälder und im Bereich des Pannon-Sees Feuchtgebietsvegetation. Diese Bedingungen ermöglichten eine vielfältige Landfauna (BAUER 2009).

Knochenfunde aus dem Pannon stammen in der Regel von Kleinsäugetern. Hierbei findet man besonders Zähne von Nagetieren. Großsäugerfunde hingegen stellen eher Zufallsfunde dar. Die Schottergruben des Mistelbacher Schotters jedoch sind klassische Fundorte für Großsäugetiere, wie zum Beispiel aus Gaiselberg, Hauskirchen und Ebendorf (WESSELY 2006).

Zu dieser Zeit gab es in Mistelbach und Umgebung Seitenarme des Urdonau-Deltas. Die unterschiedliche Transportkraft der Seitenarme führte zu unterschiedlichen Korngrößen des Ablagerungsmaterials. In der Gegend um Mistelbach wurde vermehrt Schotter abgelagert. Schotter hat eine Korngröße von 32 bis 63 mm. Infolgedessen musste die Transportgeschwindigkeit sehr hoch sein um das große Material befördern zu können. Daher kam es, wegen der erhöhten Geschwindigkeit und dem großen Transportmaterial, zu erhöhter Reibung während des Transports und dadurch zu Beschädigungen des organischen Materials. Kleinere Knochenfunde zerbrachen oder wurden vollständig beim Transport zerstört (BAUER 2009).

Größere Knochen konnten besser diesen Bedingungen widerstehen und wurden nur teilweise beschädigt. Ein weiterer Grund weshalb in jenen Schottern vermehrt Knochen von Großtieren zu finden sind ist, dass die hohe Transportgeschwindigkeit dafür sorgte, dass die kleineren Knochen aufgrund ihres geringeren Gewichts weiter transportiert wurden (BAUER 2009).

Die nachfolgende Tabelle 1 bietet einen Überblick über Säugetierfossilien, welche sich in Sammlungen im Bezirk Mistelbach befinden. Zu beachten ist, dass die Tabelle nicht aktuell ist und dass sie damit nur einen groben Überblick bietet. Die

Tabelle verdeutlicht, dass es im Bereich der Schotter vermehrt zu Funden von Großtierknochen kam (BAUER 2009).

**Tab 1:** Übersicht über die sich in österreichischen Sammlungen befindlichen Säugetierreste des Bezirks Mistelbach (nach: Bauer 2009, Tab.1)

	Halicoridae	Proboscidea indet.	Deinotheriidae	Mastodontidae	Suidae	Bovidae	Cervidae	Cetacea indet.	Equidae	Chalicotheriidae	Rhinocerotidae	Carnivora indet.	Sciuridae
Laa a. d. Thaya		1	1										
Diepolz			1										
Gnadendorf a. d. Zaya				1									
Bischofswarth b. Feldsberg		1											
Steinabrunn	3												
Garschöntal	1	1						1					
Schrattenberg											1		
Feldsberg													1
Rabensburg								1					
Falkenstein	1												
Poysbrunn	1	1					1				1	1	
Enzersdorf								1			1		
Ameis				1			1				3		
Klein Hadersdorf		1		10		1	2				3		
Wilhelmsdorf				2			2		1				
Poysdorf	1	1	3	4									
Wetzelsdorf			1	1									
Ernstbrunn									1				
Zwentendorf			1										
Asparn a. d. Zaya			1								1		
Phyra bei Ernstbrunn			2	2	1				1		3		
Nodendorf	1							1					
Hüttendorf		1		1		1			1				
Mistelbach		3	9	5		1				1	4		
Mistelbach, Umgebung	1	2	1	3	1	4			1	1	3		
Ebendorf			1										
Lanzendorf b. Mistelbach									1		1		
Paasdorf		1	14	1							4		
Wilfersdorf			9	1							1		
Hobersdorf			1								1		
Ladendorf			1										
Schrick			1										
<b>gesamt</b>	<b>9</b>	<b>13</b>	<b>47</b>	<b>32</b>	<b>2</b>	<b>7</b>	<b>5</b>	<b>4</b>	<b>7</b>	<b>2</b>	<b>27</b>	<b>1</b>	<b>1</b>

# 7 DER FUSS – UNTER BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DES CALCANEUS – DER ELEFANTEN

In diesem Teil der Arbeit wird zunächst auf die Einheiten der Hinterextremitäten der Säugetiere, sowie auf die genaue Lage des Calcaneus bei den Elefanten eingegangen. Weiters werden die Fortbewegung, die Bedeutung des Fußpolsters für die Fortbewegung und mögliche Krankheiten im Fuß des Elefanten erläutert.

## 7.1 Die Einheiten der Hinterextremitäten der Säugetiere

Folgender Abschnitt beschäftigt sich mit der Beschreibung der Hinterextremitäten und deren Einheiten innerhalb der Säugetiere. Hierbei wird vor allem auf die Besonderheiten der Hinterextremitäten der Elefanten eingegangen.

Die Hinterextremitäten von Säugetieren bestehen aus drei Grundeinheiten beziehungsweise Gelenken mit den jeweils zugehörigen Gelenkscapseln und Bändern. Vom Körper abwärts betrachtet (distal) setzt zunächst das Hüftgelenk – *Articulatio coxae* – an. Es besteht aus Anteilen von Darmbein (*Os ilium*), Sitzbein (*Os ischii*), Schambein (*Os pubis*) und dem *Os acetabuli*. In Kontakt treten dabei die Hüftpfanne (*Acetabulum*) und der Femurkopf und bilden ein Kugelgelenk. Das Hüftgelenk führt die Bewegungen zwischen dem Stamm und den Hinterextremitäten in Form von Schwung- und Standphasen aus. Es ist daher essentiell für die Fortbewegung (STANEK 2012).

Als nächstes Gelenk folgt das Kniegelenk (*Articulatio genus*). Das Kniegelenk setzt sich aus dem Kniekehlgelenk und dem Kniescheibengelenk zusammen. Das Kniekehlgelenk bildet mit den Menisken ein Spiralgelenk. Das Kniescheibengelenk ist hingegen ein Schlittengelenk. Das Kniegelenk der

Elefanten weist eine Besonderheit auf, die ähnlich dem Menschen ist. In Normalstellung ist es fast ganz durchgestreckt ( $180^\circ$ ). Die Ursache dessen ist der Gang (Elefanten sind Zehenspitzenläufer). Säugetiere haben im Bereich des Kniegelenks drei Arten von Bandapparaten, wie die Bänder der Menisken, die an der Tibia befestigt sind und die Bänder des Kniescheiben- und Kniekehlgelenks. Die Verbindung am Wadenbein (Fibula) und Schienbein (Tibia) ist von Tier zu Tier unterschiedlich, da es zu einer unterschiedlichen Rückbildung der Fibula bei Säugetieren kommt (STANEK 2012).

Der Fuß bildet die Abschlusseinheit und wird auch als Autopodium bezeichnet. Als Autopodium werden auch die Hände der Vorderextremitäten bezeichnet. Das Autopodium der Hinterextremität setzt sich aus den Fußwurzelknochen (Basipodium, Ossa tarsi), dem Mittelfuß (Metatarsus) beziehungsweise Mittelfußknochen (Metapodium, Ossa metatarsalia) und dem Endfuß (Akropodium) mit den Hinterzehenknochen (Ossa digitorum pedis) zusammen (Abb. 16). Im Laufe der Entwicklung der Wirbeltiere kam es zu Umbauvorgängen des Autopodiums. Ursache dessen war die Anpassung der Bewegungsart an den jeweiligen Lebensraum und den Untergrund (SCHMID 1972).

Die Fußsohlenfläche (Planta pedis) ist dem Fußrücken (Dorsum pedis) gegenüber. Innerhalb der beiden Flächen wird weiters zwischen der Fersengegend (Regio calcanea) und den beiden Fußrändern unterschieden.

Bei Landwirbeltieren besitzt das Fußskelett eine Querwölbung. Wichtig für diese Entwicklung sind der Tuber calcanei (Fersenhöcker) und die Verlagerung des Calcaneus unter den Talus. Beim Menschen kommt es zusätzlich zu einer Längswölbung (STANEK 2012).

Der Fuß der Säugetiere wird zunächst aus dem Hinterfußwurzelgelenk (Articulatio tarsi) gebildet. Das Gelenk setzt sich aus dem distalen Gelenk von Fibula und Tibia und der Tarsalia zusammen. Es bildet somit ein zusammengesetztes Gelenk, welches als Tarsalgelenk beziehungsweise Fußwurzel (Tarsus) bezeichnet wird. Der Tarsus setzt sich aus zwei Reihen von Knochen (Fußwurzelknochen) zusammen. Diese stehen in gelenkiger Verbindung zueinander und bilden das obere und untere Sprunggelenk. Die proximale Reihe (zum Körper hinführend) beinhaltet den Talus und Calcaneus und steht in direkter Verbindung mit Fibula und Tibia. Die distale Reihe (vom Rumpf weg

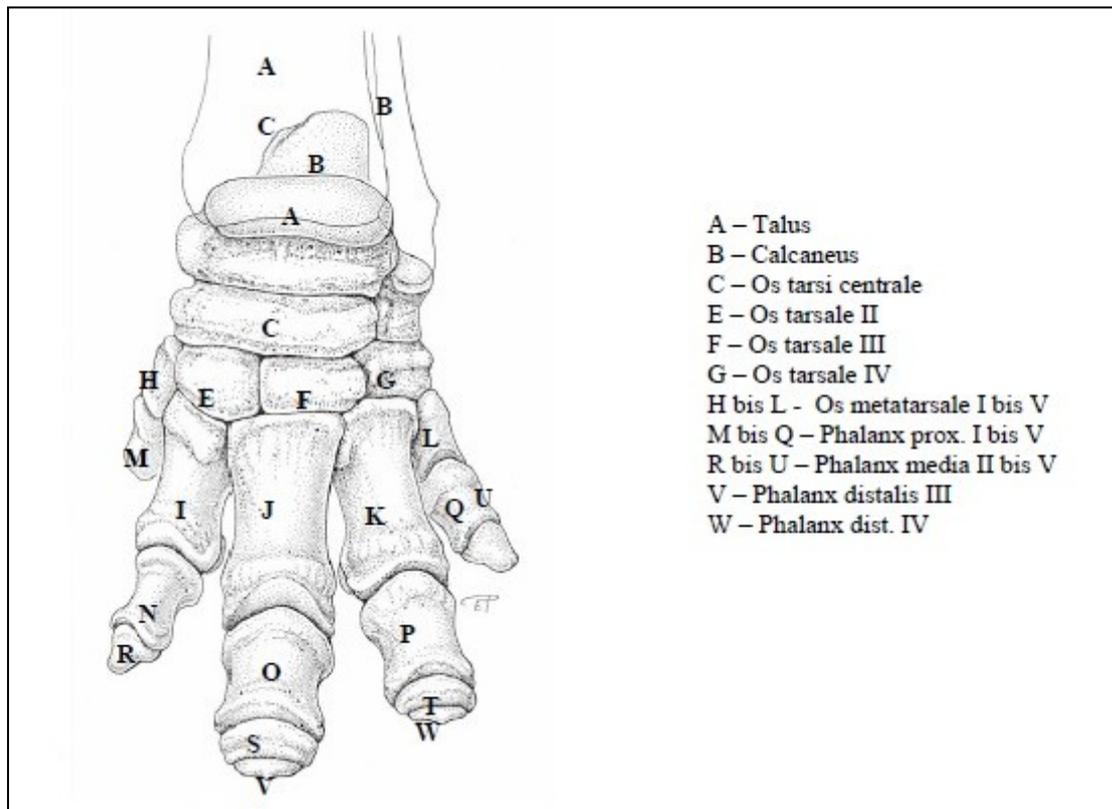
leitend) schließt jene Knochen ein, die an die Mittelfußknochen (Ossa Metatarsalia) des Mittelfußes (Metatarsus) grenzen (STANEK 2012).

Die unterschiedliche Bewegungsmöglichkeit ist abhängig vom Bau des Tarsalgelenks. Der Bau beeinflusst in weiterer Folge die Streckung und Beugung des Gelenks. Über die Bildung des Gelenkkörpers des Tarsus ist bei den fossilen Proboscidea wenig Information vorhanden, da es nur wenige Knochenfunde diesbezüglich gibt (STANEK 2012).

Der Bandapparat des Tarsus besteht aus den Seitenbändern (Lig. collateralia), den proximalen und distalen Fußwurzelbändern und den Fußwurzel-Mittelfußbändern. Die Seitenbänder sind sowohl lang als auch kurz und befinden sich seitlich des Tarsus und sind von besonderer Bedeutung für die Fortbewegung. Die proximalen und distalen Fußwurzelbänder befinden sich in den Gelenksspalten und verlaufen daher längs, schräg oder quer über diese. Zu den proximalen Fußwurzelbändern zählt das Lig. talocalcaneum laterale und das Lig. talocalcaneum plantare. Beiden Bändern kommt wenig Bedeutung zu und sie befinden sich zwischen Sprung- und Fersenbein. Die distalen Bänder beinhalten das Lig. tarsi dorsalia, plantaria und interossea. Zu den Bändern des Fußgewölbes zählt das Lig. plantare longum und Lig. plantare. Die funktionell bedeutendste Bandstruktur der plantaren Fußwurzelbänder ist das Ligamentum plantare longum. Dieses Band verbindet den Tarsus mit dem Metatarsus. In dieser Arbeit wird in späterer Folge (Kapitel 9.1) noch genauer auf diese Struktur und deren Bedeutung eingegangen. Das Lig. plantare schließt medial an das Lig. plantare longum an und bildet einen Bandfächer bis an die Ossa Metatarsalia III-I (STANEK 2012).

Als nächstes folgt das Acropodium, welches aus fünf Zehen und bei den Elefanten aus einer sechsten Zehe, welche plantar zur ersten liegt besteht. Diese sechste Zehe wird als Prähallux bezeichnet. Der Prähallux ist eine Knorpelbildung, der durch ein festes Fasergerüst mit dem Os tarsale I, Os metatarsale I und geringfügig auch mit dem Os tarsi centrale in Verbindung steht. Die dritte und vierte Zehe werden als die Hauptzehen betrachtet, da sie die einzigen mit drei Zehengliedern sind und das meiste Gewicht tragen (da Elefanten Zehengänger sind). Die Zehengelenke bestehen jeweils aus einem Zehengrundgelenk, Zehenmittelgelenk und den Zehenendgelenken (STANEK 2012).

Je nachdem um welches Tier es sich handelt, treten Unterschiede in der Ausbildung der Zehengelenke auf (STANEK 2012).



**Abb. 16:** Skelettelemente eines Elefantenfußes, Ansicht: von vorne, dorsal (Aus: STANEK 2012, Abb. 16)

## 7.2 Die Lage des Calcaneus

Im Folgenden werden der Aufbau und die genaue Lage des Calcaneus beschrieben. Im Zuge dessen wird das Sprunggelenk, welches zuvor im Kapitel 7.1 "Die Einheiten der Hinterextremitäten der Säugetiere" erwähnt wurde ausführlicher behandelt.

Der Calcaneus befindet sich anatomisch gesehen im Sprunggelenk (Lage im Fuß siehe Abb. 16).

„Das Sprunggelenk ist ein zusammengesetztes Gelenk, welches aus oberem und unterem Sprunggelenk besteht. Diese bilden gemeinsam zwar keine

anatomische jedoch aufgrund des über beide Gelenke verspannten Muskel- und Bandapparates eine funktionelle Einheit." (MOSER 2013, p. 12)

Das obere Sprunggelenk (Articulatio talocruralis) besteht aus drei knöchernen Anteilen. Dazu zählen das untere (distale) Ende des Schien- (Tibia) und Wadenbeins (Fibula) und das Sprungbein (Talus). Die Knochengabel (Malleolengabel), die sich aus Wadenbein und Schienbein zusammensetzt, bildet die konkave nach innen gewölbte Gelenkspfanne. Demgegenüber steht der konvexe Teil des Gelenkkopfes, der durch die Sprungbeinrolle (Trochlea tali) gebildet wird. Die Bänder des oberen Sprunggelenks werden zu "Innen- und Außenbändern" zusammengefasst. Sie haben die Funktion der Stabilisierung des Gelenks inne. Das untere Sprunggelenk (Articulatio talotarsalis) wird in das distale (vordere, vom Rumpf weg) untere und proximale (hintere, zum Körper hin) untere Sprunggelenk unterteilt. Das untere Sprunggelenk setzt sich aus dem Sprungbein (Talus), dem Fersenbein (Calcaneus) und dem Kahnbein (Os naviculare) zusammen. Hauptelement des unteren Sprunggelenks ist jedoch der Calcaneus (MOSER 2013).

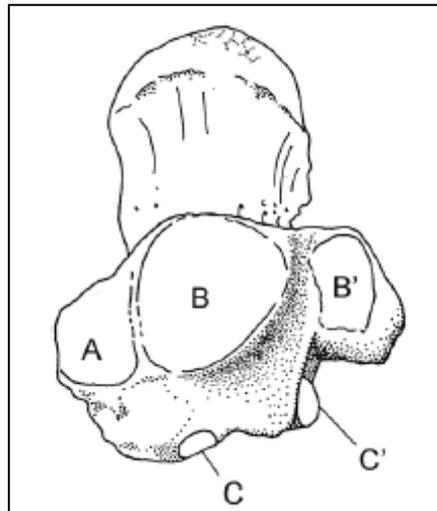
„Der Calcaneus ist der größte Fußwurzelknochen und weist eine trapezartige Form mit langer Längs- und schmalerer Querachse auf, wobei sich die Breite distal-medial im Bereich der Gelenksflächen vergrößert. Die Gelenksflächen sind nach cranial gerichtet. Proximal geht der schlanke Corpus in den Tuber calcanei über, welcher sowohl medial als auch lateral einen Processus tuberis calcanei aufweist. Der Calcaneus ist, im Gegensatz zum Talus, Ursprungsstelle einiger Muskeln und Ansatzstelle der Achillessehne." (MOSER 2013, p. 18-19)

Wie im obigen Zitat erwähnt, befinden sich im unteren Sprunggelenk um einiges mehr Bänder als im oberen Sprunggelenk. Diese bewirken den straffen Zusammenhalt des Gelenks (MOSER 2013).

Der Calcaneus wirkt als Hebelarm für die Flexoren des Unterschenkels. Diese sind Muskelgruppen, welche eine Beugung verursachen und über die Achillessehne am Calcaneus ansetzen (DocCheck 2016 [Online 1] Stand: 2016-04-29).

Die Lastübertragung erfolgt nun vom oberen Sprunggelenk über den Talus auf den darunterliegenden Calcaneus und das Os naviculare (MOSER 2013).

In Abbildung 17 wird ein schematischer Überblick über den Aufbau eines Calcaneus (eines *Prodeinotherium bavaricum*) gegeben.



**Abb. 17:** Aufbau eines Calcaneus von proximal. Fläche der Fibula (A), des Astragalus (B+B') und für das Navicular (C+C') (Aus: HUTTUNEN & GÖHLICH 2002, Abb. 17)

Proximal sind drei unterschiedliche Gelenkflächen am Calcaneus sichtbar. Lateral befindet sich eine konvexe rechtwinkelige Fläche (A), die mit der distalen Fibula artikuliert. Die zwei Astragalus Flächen (B+B') sind durch einen tiefen Sulcus calcanei, einer Knochenvertiefung, voneinander getrennt. Die große laterale Fläche (B) ist dreieckig gerundet und die kleinere mediale Gelenkfläche (B') befindet sich am Sustentaculum tali. Auf der medialen Seite der Basis des Calcaneus befindet sich eine kleine gerundete Navicularfläche (C). Auf der proximalen Seite der Basis des Calcaneus befindet sich eine weitere kleinere Navicularfläche (C'). Dem Bereich der Gelenkflächen gegenüber steht der große Tuber calcanei (HUTTUNEN & GÖHLICH 2002).

## 7.3 Die Fortbewegung beim Elefanten

Der Mensch ist der klassische Sohlengänger, welcher fast die ganze Fläche der Sohle für die Fortbewegung nutzt. Daher bieten die Tastsinnesorgane der Fußsohle Kontakt zum Untergrund. Die Skelettelemente des Fußes haben Funktion als Stützorgan und sind daher massiv gebaut um den Hauptteil der Druckkräfte aufzunehmen. Besondere Bedeutung haben dabei der Talus, Calcaneus und die Knochen des ersten Strahls (STANEK 2012).

Der Elefant hingegen weist eine besondere Form der Fortbewegung auf, welche von den Sohlengängern zu unterscheiden ist. Er ist ein sogenannter Zehenspitzenwärtler und nutzt die unguligrade Gangart. Der Name "Unuligrada" kommt von Huftieren, welche zu den Zehenspitzenwärtlern zählen. Die Fortbewegung des Elefanten erfolgt nur auf den vordersten Finger- und Zehenknochen (Phalangen, Phalanx distalis) (DocCheck 2016 [Online 2] Stand: 2016-04-29).

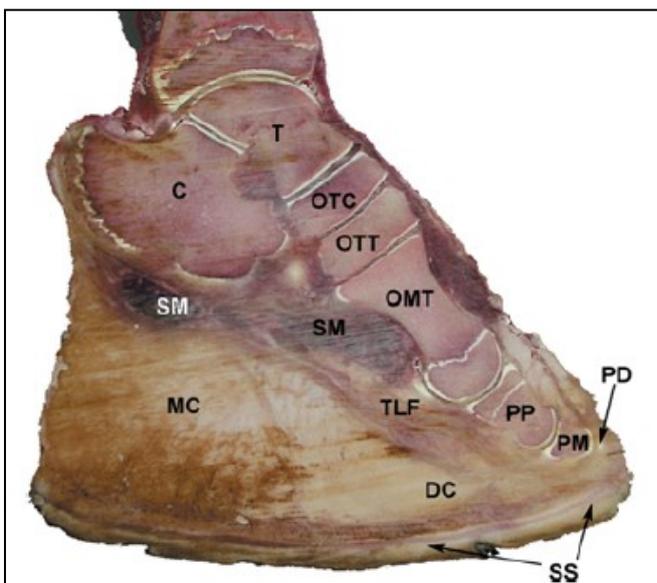
Der Fuß des Elefanten ist säulenartig, daher sind äußerlich keine Zehen oder Finger ersichtlich. Die proximaleren Anteile des Fußskelettes lagern mitsamt Muskeln und Bändern in einem dicken Fußpolster aus elastischem Bindegewebe auf (siehe Kapitel 7.4) (GÖHLICH 1999).

In Abhängigkeit zur Belastung kommt es mit zunehmender Masse zu einer Reduktion der Größe der Tarsalknochen, aber im Gegensatz dazu werden die ansetzenden Sehneinrichtungen bedeutend stärker ausgebildet. Dabei kommt dem Prähallux eine wichtige Rolle beim Stand und der Fortbewegung zu (STANEK 2012).

## 7.4 Der Fußpolster des Elefanten und seine Bedeutung für die Fortbewegung

Der Elefant besitzt einmalige Extremitäten mit vielen morphologischen Besonderheiten und Strukturen. Alle Strukturen des Bewegungsapparates sind in einer säulenförmigen verlängerten Extremität integriert. Eine dieser besonderen Strukturen ist der Fußpolster im Fuß des Elefanten. Der folgende Abschnitt beschreibt nun den Aufbau des Fußpolsters am Beispiel eines afrikanischen Elefanten und widmet sich der Bedeutung des Polsters für die Fortbewegung.

Der Fuß des Elefanten ist mit einem subcutanen, unter der Haut liegendem, Fußpolster ausgestattet (Abb. 18). Der Polster besteht aus komplexen Strukturen von weiß-gelblichen fetthaltigem Gewebe, welches voneinander durch Bindegewebe (Kollagen, Reticulin) beziehungsweise elastischen Fasern und Sehnen getrennt ist. Das fibrös verbundene Gewebe befindet sich dabei entweder im Bereich zwischen den Handwurzel- und Fußwurzelknochen, Mittelhand- und Mittelfußknochen und den Finger- und Zehengliedern oder es umgibt Muskeln, Sehnen, Bänder und die Sohlenhaut. Der Fußpolster wird in zwei Bereiche geteilt. Dicke Bündel faserigen Gewebes formen einen großen metapodialen Bereich (Mittelhand und Mittelfuß) und einen kleineren digitalen Bereich (Finger und Zehen)(WEISSENGRUBER et al. 2006).

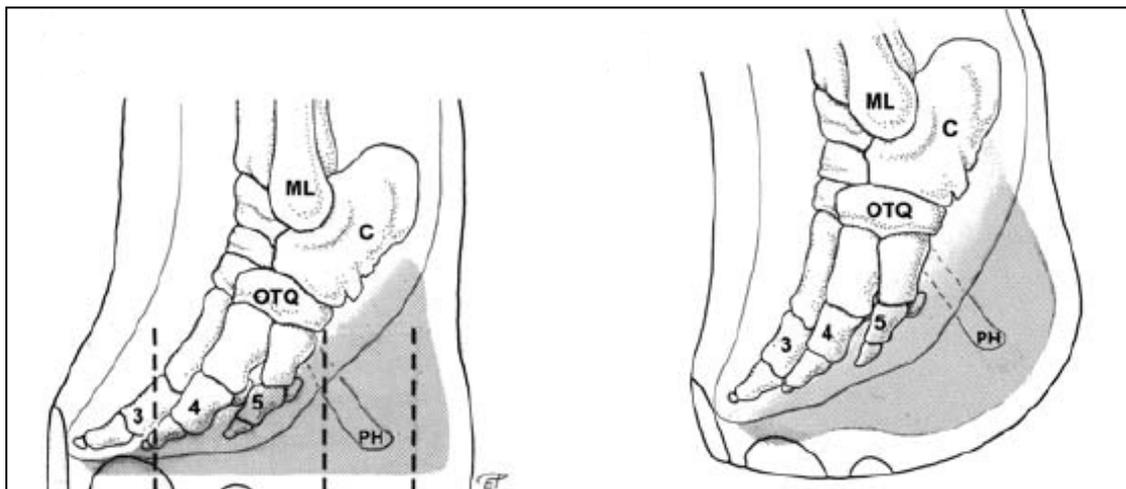


**Abb. 18:** Aufbau des Fußpolster eines afrikanischen Elefanten, sagittaler Schnitt durch die Hinterextremität. T=Talus, C=Calcaneus, OTC=Os tarsi centrale, OTT=Os tarsale tertium, OMT=Os metatarsale tertium, PP=Proximale Phalangen, PM=Mediale Phalangen, PD=Distale Phalangen, SM= kleine Muskeln der planta pedis, TLF=Sehne des langen Zehenbeugers, SS=Sohlenhaut, MC=Metatarsale Bereiche des Fußpolsters, DC=Digitale Bereiche (Aus: WEISSENGRUBER et al. 2006, Abb. 18)

Beide Bereiche sind mit weiß-gelblichen, fetthaltigem Gewebe und kleinerem kammernbildendem fibrösem Gewebe gefüllt. Aufgrund dessen berührt kein Finger- und Zehenglied den Boden direkt. Die vordersten Finger- und Zehenglieder sind fest in das Corium (Lederhaut) des Nagels eingewachsen.

Das Gefäßsystem innerhalb des Polsters ist sehr gut ausgebildet und im gesamten Polster ist ein gut entwickeltes Netzwerk von Nerven vorhanden. Die Sohle des Elefantenfußes wird von einer dicken Haut (Epidermis) umgeben. Zwischen der Haut, den tieferen Strukturen der Haut und dem Fußpolster befinden sich große Venen in fetthaltigem Gewebe, welche polsterähnliche Strukturen bilden. Die wichtigsten Venen liegen benachbart zu den Knochen und daher außerhalb des Fußpolsters (WEISSENGRUBER et al. 2006).

Die Position des Prepollex und Prähallux ist essentiell, da dieser mit der Kapsel des Fußpolsters verwachsen ist. Er steigert bei richtiger Position die Festigkeit und Stabilität des Fußpolsters und somit des Gelenks (WEISSENGRUBER et al. 2006).



**Abb. 19:** Belastung des Fußpolster eines afrikanischen Elefanten bei der Fortbewegung, linke Hinterextremität. ML= Malleolus, C=Calcaneus, OTQ= Os tarsale quartum, PH= Prähallux, 3-4= Phalangen (Aus: WEISSENGRUBER et al. 2006, Abb. 19)

Der Polster hat bedeutende Funktionen im Bezug auf die Fortbewegung. Er verteilt das Gewicht während der Belastung, speichert und absorbiert mechanische Zwänge, retourniert Belastungsenergie, versucht gegen lokalen Stress an zu kämpfen und den Druck möglichst gering zu halten (Abb. 19) (WEISSENGRUBER et al. 2006).

Die Verteilung der Belastung wird in folgendem Zitat deutlicher.

„Cushions in the feet of African elephants are highly specialized structures adapted to enable pain-free weight bearing and locomotion of the largest terrestrial animal. They compress and expand during the gait cycle, making elephant feet far more dynamic structure than might be assumed (RAMSAY & HENRY 2001).

The cushions are characterized by lobules of adipose tissue and by fibrous connective tissue arranged in main sheets and thinner septa. It seems logical that under high loads the chambered structure of the foot cushion in the African elephant guarantees protection for the foot bones by spreading the load over the whole palmar (plantar) surfaces of digital, metapodial and tarsal bones. Under compression, the volume of the liquid-filled chambers has to remain constant (ROME 1998). [...] Compression and expansion of the loaded foot during the locomotion cycle (KEET et al. 1997; our personal observation) may therefore mainly be caused by expansion of the metapodial compartments." (WEISSENGRUBER et al. 2006, p. 789)

Sowohl in den Vorder- als auch in den Hinterextremitäten ist die Ausbreitung des Polsters nur begrenzt möglich, da die Skelettelemente und der Präpollux beziehungsweise Prähallux die Ausbreitungsmöglichkeit sehr stark begrenzen. Jedoch führen die zahlreichen elastischen Fasern und Verbindungen des Gewebes zur enormen Ausdauer des Fußpolsters der Elefanten.

Aufgrund der guten Ausbildung der Nerven im gesamten Fußpolster des Tieres hat der Polster ebenso sensorische Funktion, indem er der Wahrnehmung des Untergrundes dient. Der Elefantenfußpolster hat eine hohe Konzentration an sensorischen Rezeptoren, wie die Vater-Pacini-Körperchen und die Meissner-Körperchen. Diese machen den Elefantenfuß sehr sensibel und statten ihn mit feinstem Berührungssinn aus, wodurch er sogar eines der meist sensitiven Elemente des Elefantenkörpers ist.

Durch die Kombination beider Hauptfunktionen des Fußpolsters ist es dem Elefanten möglich die physische Umwelt beim Gehen wahrzunehmen (WEISSENGRUBER et al. 2006).

## 7.5 Beispiele für Krankheiten im Elefantenfuß

Im folgenden Kapitel wird auf Krankheiten innerhalb des Elefantenfußes eingegangen. Dabei werden Krankheitsbilder zweier Elefanten des Zoos Schönbrunn (Wien) geschildert und auf deren Ursachen eingegangen.

„Lameness in captive elephants is most commonly caused by pododermatitis or degenerative joint disease. Hard surface such as concrete, which produce a damp and cold environment, wet and muddy conditions, as well as restricted movement are the major causes of these problems.“ (HITTMAYER & VIELGRADER 2000, p. 511)

Krankheiten des Fußes und Verletzungen des Muskel-Skeletts treten häufiger bei Elefanten auf, welche in Gefangenschaft gehalten werden. Jedoch treten Fußprobleme, wie man in Kapitel 10.2 "Mögliche Ursachen der Verknöcherung" sieht auch bei frei-lebenden Tieren aus ähnlichen Gründen auf. Die Gründe für die Lahmheit bei Elefanten sind oft Sohlengeschwüre, überwachsene oder gespaltene Nägel, Nagel-Oberhaut-Probleme, Knochenmarkentzündungen, Gelenkentzündungen, Frakturen, Dislokationen und degenerative Gelenkskrankheiten. Auslöser dieser Krankheiten ist das Gehen auf hartem Untergrund (Stein, Beton) sowie das Gehen auf kaltem, feuchtem und schlammigem Untergrund. Weiters führen ebenso einseitige und beschränkte Bewegungsfreiheit, sowie unangemessene Bewegung zur Entwicklung all jener Krankheiten (HITTMAYER & VIELGRADER 2000).

Anhand der radiographischen Untersuchung zweier afrikanischer Elefanten des Zoos Schönbrunn in Wien kann man nun Rückschlüsse über die Gründe und das Ausmaß von Problemen beziehungsweise Lahmheiten im Fuß dieser Elefanten ziehen. Es handelt sich dabei um einen 37-jährigen weiblichen adulten Elefanten, welcher Lahmheit an der rechten Vorderextremität aufwies. Die Lahmheit wurde durch eine Entzündung des interdigitalen Bereichs des zweiten und dritten Fingers verursacht (interdigitaler Abszess). Von der Entzündung waren auch die umgebende Haut (und Sohle) und der Nagel betroffen. Weiters wurden bei dem Tier mehrere degenerative Gelenkskrankheiten identifiziert, deren Ursachen

Bewegungsmangel und einseitige Bewegung waren. Der Elefant versuchte nun, um dem Schmerz zu entgehen, so wenig Gewicht wie möglich auf die betroffene Extremität zu lagern, dadurch wurden die anderen Extremitäten stärker belastet. Weiters verweigerte das Tier das Niederlegen. Nach Behandlung (Öffnung des Abszesses) regenerierte der Elefant sehr schnell und nach drei Monaten war die Entzündung abgeheilt (HITTMAYER & VIELGRADER 2000).

Das zweite Tier der Untersuchung ist ein 13-jähriger afrikanischer Elefant, welcher erst kurz zuvor nach Schönbrunn gekommen war. Der Elefant wies eine Lahmheit an der linken Hinterextremität auf, welche überschneidend mit der Übersiedlung auftrat. Am Tier wurden Untersuchungen vom Knie abwärts durchgeführt, da der genaue Ort der Lahmheit nicht feststellbar war. Die Untersuchung ergab leichte Läsionen (Verletzungen) an den Rändern der Fußwurzel und offene Epiphysen (knorpelige Gelenksenden) sowie Anzeichen von degenerativen Gelenkskrankheiten (HITTMAYER & VIELGRADER 2000).

In jenem Teil der Arbeit wird darauf hingewiesen, dass es zahlreiche Krankheiten gibt, von welchen die Füße des Elefanten betroffen sein können und dass diese am lebenden Tier sehr schwer nachvollziehbar sind. Es verdeutlicht auch, dass Krankheiten im Elefantenfuß vermehrt bei in Gefangenschaft befindlichen Tieren auftreten, da diese Tiere auf härterem Untergrund gehen, an Bewegungsmangel leiden und an Infekten erkranken, welche zu chronischen Entzündungen führen können. Jedoch sind natürlich auch wild-lebende Tiere von Krankheiten, Degenerationen und Schädigungen im Fuß betroffen, diese sind jedoch noch schwerer nachvollziehbar (HITTMAYER & VIELGRADER 2000).

## 8 MATERIAL UND METHODE

Die Arbeit behandelt den Calcaneus eines *Deinotherium giganteum* (Hauerelefanten) aus den Schottern der Hollabrunner-Mistelbacher Formation (Niederösterreich). Dabei werden der Knochenfund und das Vergleichsmaterial zunächst vermessen. Danach wird der Calcaneus des Hauerelefanten morphologisch beschrieben und analysiert. Anschließend wird der Fund mit dem Vergleichsmaterial morphologisch wie metrisch verglichen.

### 8.1 Material

Der Calcaneus des *Deinotherium giganteum* wurde im Bereich des Mistelbacher Schotters entdeckt und ist im Museumsdepot Mistelbach verwahrt. Der Verwalter des Museums Gerhard Weichselbaum stellte ihn Prof. D. Nagel, Institut für Paläontologie, für genauere Untersuchungen zur Verfügung. Über das exakte Alter und Geschlecht des Tieres kann man keine genauen Angaben machen, da man kaum Vergleichsmaterial zur Verfügung hat. Es wird jedoch aufgrund der Größe und Struktur des Knochens angenommen, dass es sich um ein adultes Tier handeln muss.

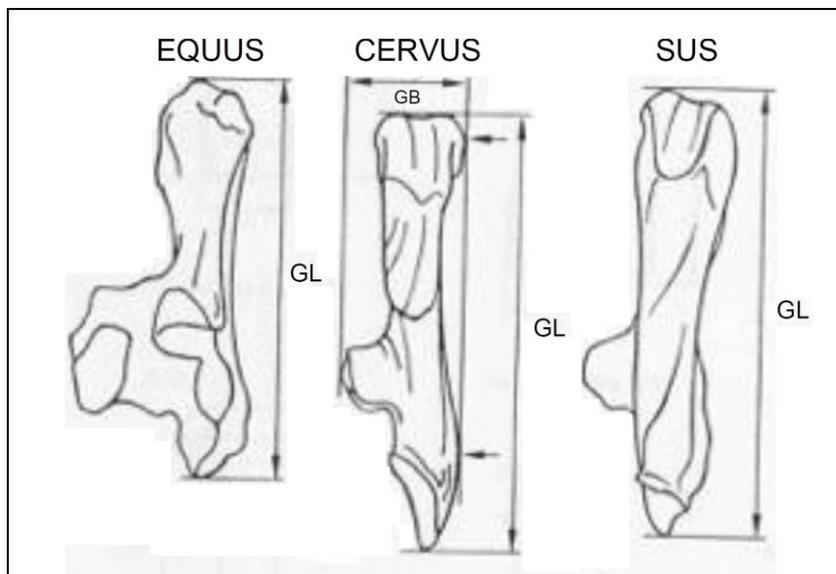
Das Vergleichsmaterial stammt aus der Veterinärmedizinischen Universität Wien. Es handelt sich dabei um zwei weibliche adulte afrikanische Elefanten (*Loxodonta africana*). Die Tiere lebten im Tiergarten Schönbrunn und wurden in etwa 40 Jahre alt. Für die Untersuchung zu Verfügung gestellt wurden von jenen Tieren jeweils der linke Calcaneus und ein rechter Calcaneus. Die Inventarnummern der Tiere lauten "Lox 1" und "Lox 2". Weiters wurde der rechte und linke Calcaneus eines adulten männlichen indischen Elefanten (*Elephas maximus*) zur Verfügung gestellt. Das Tier stammte aus dem Safaripark Gänserndorf und hat die Inventarnummer "Ele 1".

## 8.2 Methodik

Die Knochen wurden mithilfe einer Schiebelehre (auch Schublehre oder Messschieber genannt) vermessen. Die Schiebelehre hat drei Anzeigen, eine Nonius-, eine Rundskala- und eine Ziffern- Anzeige. Die Knochen wurden auf 0,1 mm genau vermessen.

Am Calcaneus wurden folgende Maße genommen: die Gesamtlänge (GL, Abb. 20), die laterale Gesamtbreite (GB 1, Abb. 20) und die anterior-posterior Breite (GB 2).

Die nachfolgenden Abbildungen und Tabellen, sofern keine Angaben gemacht wurden, wurden selber angefertigt und müssen bei Wiederverwendung entsprechend zitiert werden. Weiters beziehen sich die nachfolgenden Benennungen der anatomischen Strukturen auf die Nomina Anatomica Veterinaria 2005 (NAV, 2005).



**Abb. 20:** Beispiel für die Messung der Gesamtlänge und der lateralen Gesamtbreite am Calcaneus (Aus: VAN DEN DRIESCH 1976, Abb. 20)

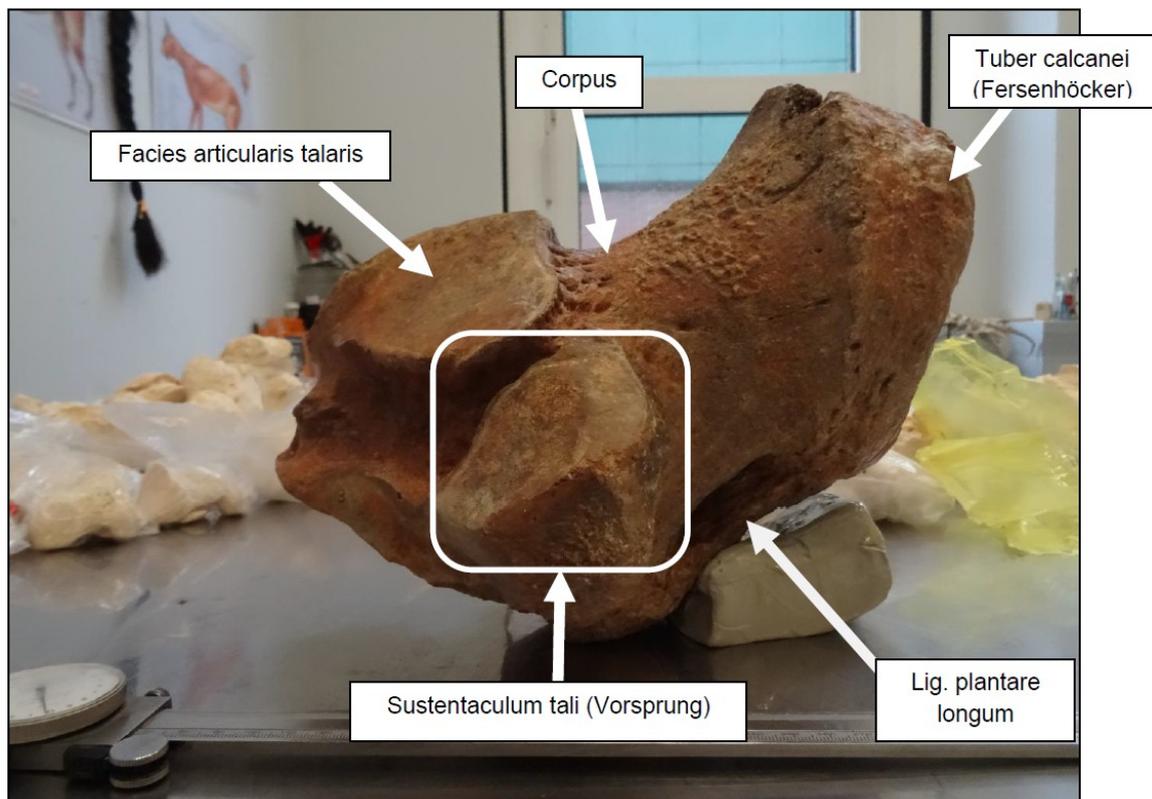
## 9 AUSWERTUNG UND ERGEBNISSE

### 9.1 Morphologische Beschreibung des Knochenfundes

„Besides the 'mastodonts', deinotheres were the largest land-mammals of their time. Within the *Prodeinotherium-Deinotherium*-lineage the body-height increased from c. 2,5 m to c. 4 m." (GÖHLICH 1999, p. 160)

Dementsprechend ist der Calcaneus deutlich größer, als der eines afrikanischen oder indischen Elefanten (Maße in Kapitel 9.2).

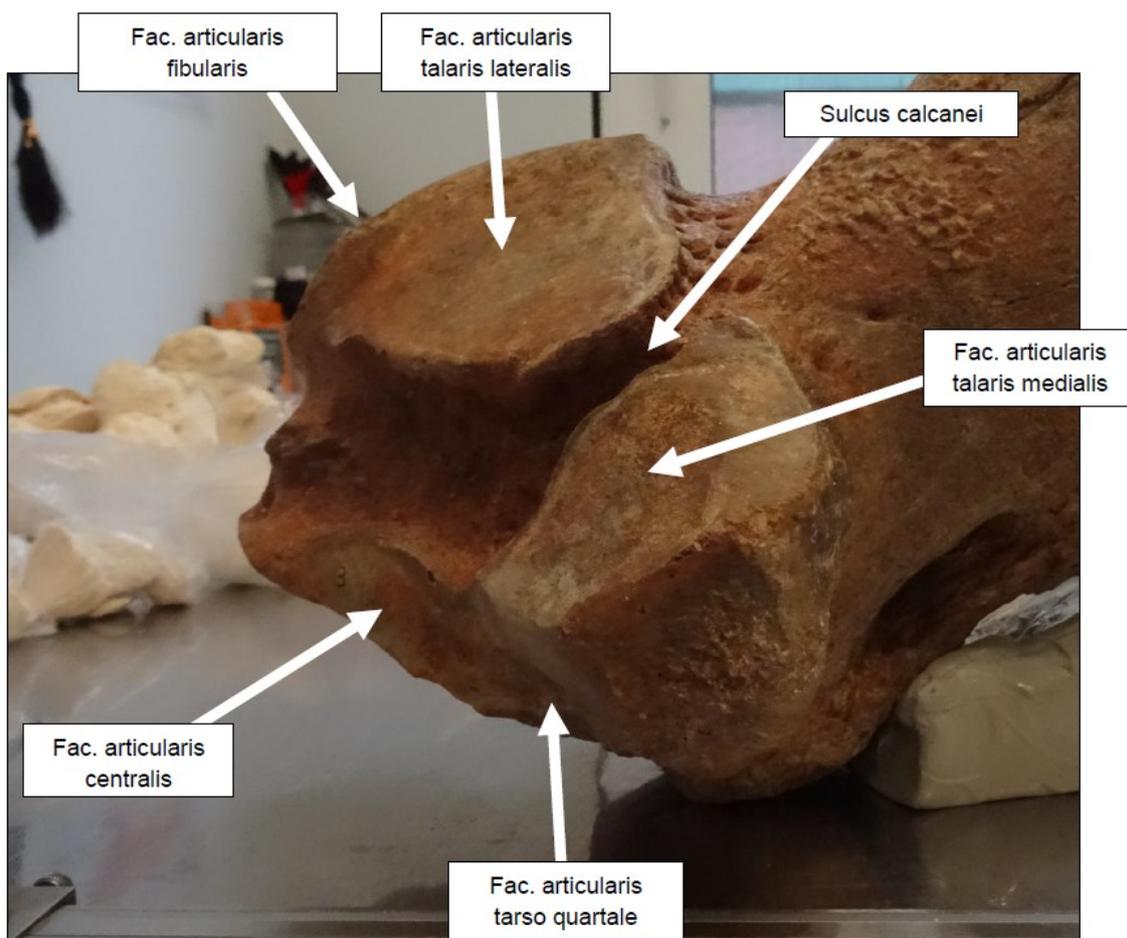
Der Tuber calcanei (Fersenhöcker) welcher die Ansatzstelle für die Achillessehne (Tendo calcanei) darstellt, befindet sich am dorsalen Ende des Fersenbeins. Er bildet einen massiv abgerundeten Knochenvorsprung (MOSER 2013).



**Abb. 21:** Benennung der wichtigsten Abschnitte am Calcaneus von *Deinotherium giganteum* aus dem Mistelbacher Museum, circa in Lebendposition

Der *Tuber calcanei* geht distal in den um einiges schlankeren und leicht gedrehten Hals (oder auch *Corpus*) über. Dieser ist im Verhältnis zum Rest des Knochens schmaler (Abb. 21).

Distal vom *Corpus* setzen die Gelenksflächen an (Abb. 22). Die Gelenksflächen sind gut erhalten und recht gut zu unterscheiden. Sie sind uneben und weisen partiell Aus- und Einwölbungen auf. Das *Sustentaculum tali*, steht im Vergleich zu den anderen Gelenksflächen hervor und bildet einen Knochenvorsprung. Dieses Merkmal ist jedoch bei allen terrestrischen Säugetieren vorhanden. Zwischen der *Fac. articularis talaris lateralis* und der *Fac. articularis talaris medialis*, die sich am *Sustentaculum tali* befindet, ist eine Vertiefung. Diese wird als *Sulcus calcanei* bezeichnet.



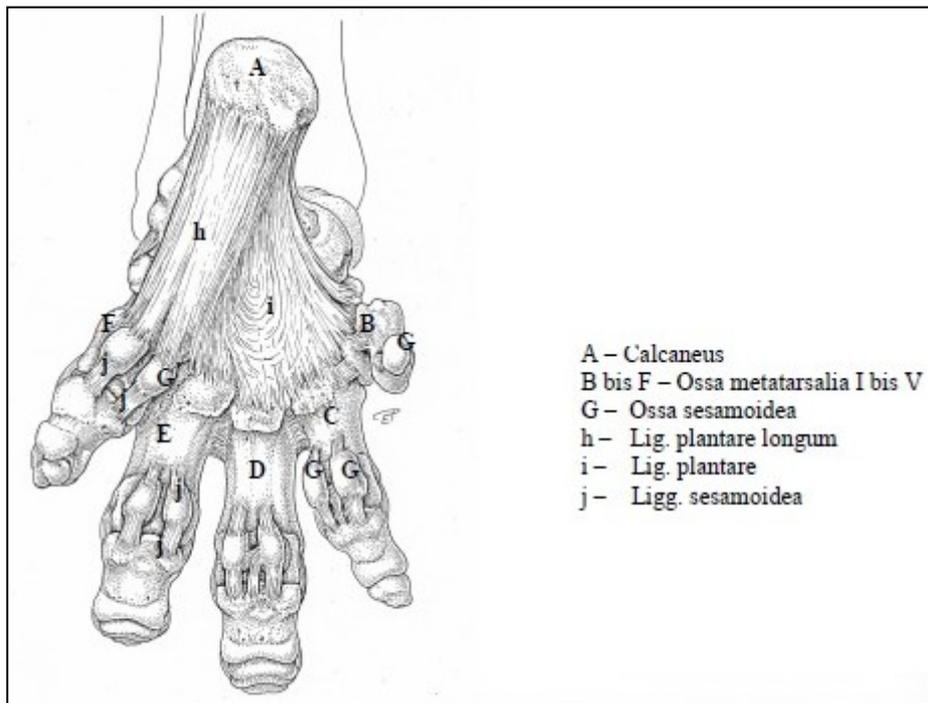
**Abb.22:** Gelenksflächen des *Calcaneus* von *Deinotherium giganteum* aus dem Mistelbacher Museum

Eine Besonderheit am Knochen stellt die verknöcherte längliche Struktur auf der Plantarseite des Knochens dar. Diese setzt am unteren Ende des Tuber calcanei an und verläuft parallel zum Corpus, ist aber nicht komplett mit dem Calcaneus verwachsen, sondern formt mehr oder weniger eine "Lücke". Sie ist um einiges schmaler als der Corpus. Bei jener Verknöcherung handelt es sich um das verknöcherte Ligamentum plantare longum (Abb. 23). Dieses Ligamentum ist ein Sehnenband, welches das Fersenbein mit dem Os cuboideum (Würfelbein) verbindet. Aufgrund seiner massiven und straffen Struktur stützt jenes Band den Tarsus vor dem dorsalen Überkippen (STANEK 2012).



**Abb. 23:** Verknöcherung des Lig. plantare longum von *Deinotherium giganteum* aus dem Mistelbacher Museum

In Abbildung 24 werden die Bänder der Plantarseite eines Elefantenfußes dargestellt. Die Abbildung zeigt die verknöcherte Struktur des Lig. plantare longum (h). Das Lig. plantare longum und das Lig. plantare (i) ist beim Elefanten aufgrund des Gewichts und des Zehenspitzenanges massiv ausgebildet.



**Abb. 24:** Bandapparat des Elefantenfußes: schematische Darstellung des Lig. plantare longum, Ansicht von plantar (Aus: STANEK 2012, Abb. 24)

## 9.2 Vergleich des Materials

Der Calcaneus des *Deinotherium giganteum* wird im folgenden Teil mit dem Calcaneus eines indischen und zweier afrikanischer Elefanten verglichen.

Dabei werden die Messdaten (Tab. 2) miteinander verglichen und die morphologischen Unterschiede analysiert.

Die Abmessung betrifft die Gesamtlänge (GL), die laterale Gesamtbreite (GB 1) und die anterior-posterior Breite (GB 2) des Calcaneus.

Das Material des indischen Elefanten, *Elephas maximus*, wird mit "Ele 1" abgekürzt. Die zwei afrikanischen Elefanten (*Loxodonta africana*) werden jeweils mit "Lox 1" und "Lox 2" abgekürzt.

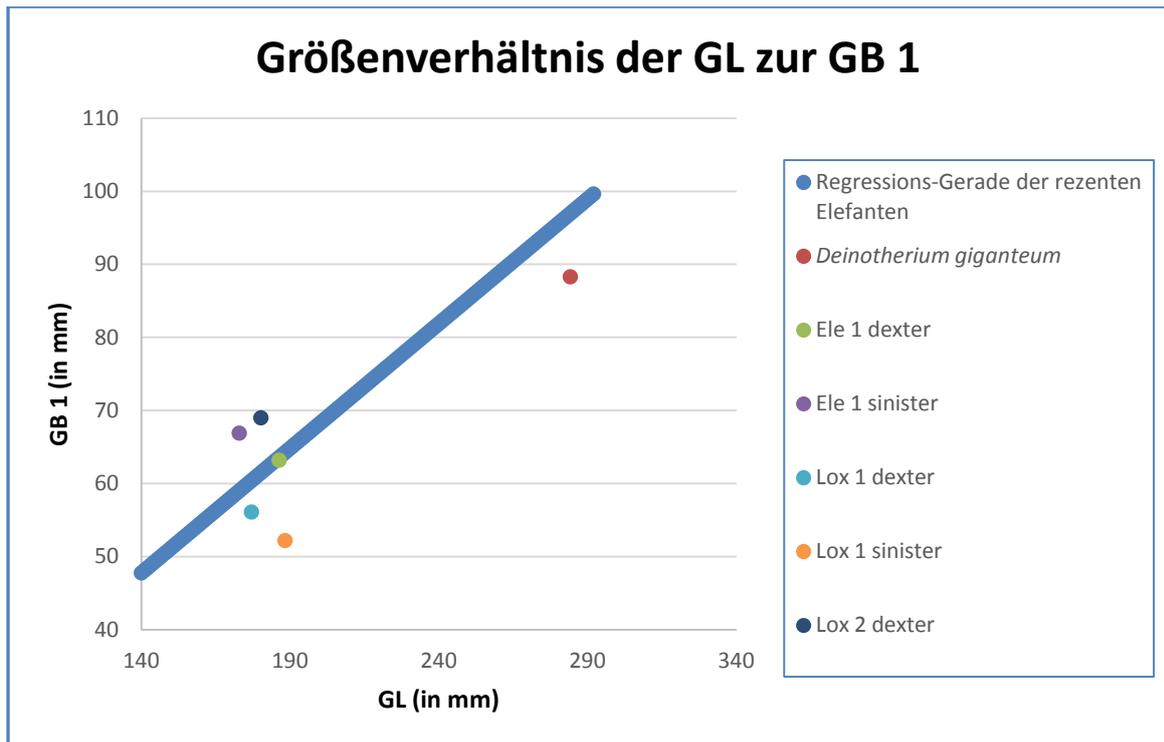
Die Tiere wurden entsprechend ihrer Inventarnummer benannt. Die Maße werden in mm angegeben. Genauere Details zum Material und zur Methode der Abmessung wurden bereits in Kapitel 8 behandelt.

**Tab. 2:** Messdaten des Calcaneus des *Deinotherium giganteum* aus dem Mistelbacher Museum im Vergleich zum Calcaneus rezenter Elefanten

	<b>GL</b> (in mm)	<b>GB 1</b> (in mm)	<b>GB 2</b> (in mm)
<b><i>Deinotherium giganteum</i></b>			
	284,2	88,3	103,9
<b>Ele 1</b>			
dexter	186,3	63,2	78,1
sinister	172,9	66,9	75,0
<b>Lox 1</b>			
dexter	177,0	56,1	80,2
sinister	188,3	52,2	83,2
<b>Lox 2</b>			
dexter	176,4	69,0	78,1

Der auffälligste und bedeutendste Unterschied am Calcaneus des *Deinotheriums* zu jenen der rezenten Elefanten liegt in der Größe des Knochens (Abb. 27). Tabelle 2 verdeutlicht diesen Unterschied anhand der Gesamtlänge. Die Gesamtlänge des Deinotherien-Fundes ist um fast 1/3 größer als jene der rezenten Elefanten. Der Calcaneus des indischen Elefanten ist annähernd gleich groß wie der des afrikanischen Elefanten.

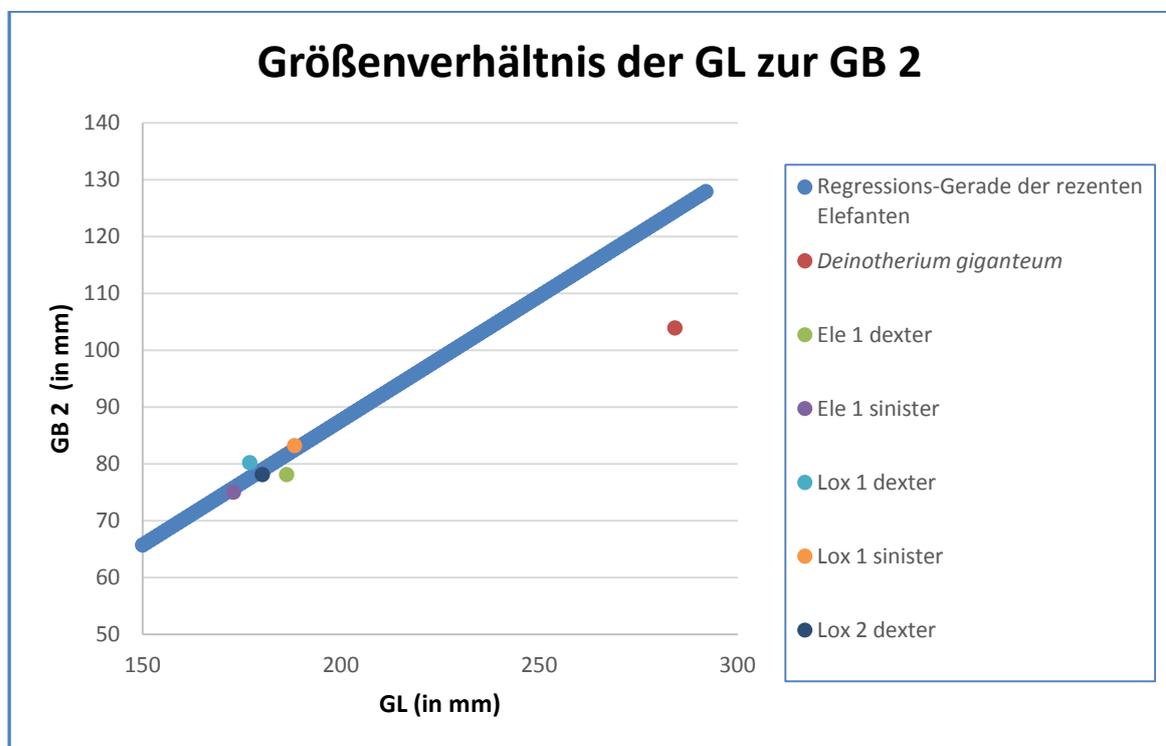
Der Unterschied beim Größenverhältnis Gesamtlänge (GL) zu lateralen Gesamtbreite (GB 1) tritt vor allem beim *Deinotherium* und bei einem der afrikanischen Elefanten (Lox 1) auf (Abb. 25). Beim *Deinotherium* beträgt die Gesamtbreite (GB 1) nur 31% der Gesamtlänge und beim afrikanischen Elefanten (Lox 1) dagegen 30%. Beim indischen Elefanten (Ele 1) und beim zweiten afrikanischen Elefanten (Lox 2) ist der Größenunterschied der Gesamtbreite sogar 34–35% von der Gesamtlänge. *Deinotherium* liegt demnach im unteren Bereich im Vergleich zu den rezenten Elefanten. Gesamtgesehen wirkt *Deinotherium* schmaler im Vergleich zur Gesamtlänge.



**Abb. 25:** Punktdiagramm mit Regressions-Gerade der rezenten Elefanten: Größenverhältnis der Gesamtlänge (GL) zur lateralen Gesamtbreite (GB 1) der rezenten Elefanten und des *Deinotherium giganteum* aus dem Mistelbacher Museum im Vergleich

Weiters ist der Corpus der afrikanischen Elefanten etwas gedrehter als jener des indischen Elefanten (Abb. 27). Die unterschiedliche Struktur des Corpus stellt jeweils ein Spezifikum dar, mit welchem man die Tiere charakterisieren und voneinander unterscheiden kann (pers. comm. Forstenpointner).

Im Gegensatz zum Größenverhältnis der lateralen Gesamtbreite und der Gesamtlänge ist der Unterschied im Größenverhältnis zur Gesamtlänge im Vergleich zur anterior-posterior Breite (GB 2) zwischen den rezenten Elefanten und dem *Deinotherium* noch stärker. Das Größenverhältnis der anterior-posterior Breite zur Gesamtlänge beträgt beim *Deinotherium giganteum* 36%. Bei den rezenten Elefanten sind die Werte sehr eng beisammen und liegen bei durchschnittlich 43%. Dies ist ein markanter Unterschied der verdeutlicht, dass beim *Deinotherium* die anterior-posterior Breite im Vergleich zur Gesamtlänge wesentlich geringer ist als bei den rezenten Elefanten (Abb. 26).



**Abb. 26:** Punktdiagramm mit Regressions-Gerade der rezenten Elefanten: Größenverhältnis der Gesamtlänge (GL) zur anterior-posterior Breite (GB 2) der rezenten Elefanten und des *Deinotherium giganteum* aus dem Mistelbacher Museum im Vergleich

Betrachtet man das dorsale Ende der verschiedenen Fersenbeine, lassen sich am Fersenhöcker unterschiedliche Merkmale feststellen. Bei *Loxodonta* ist die Ansatzfläche der Achillessehne am Fersenhöcker flacher als bei *Elephas*. Bei *Deinotherium giganteum* ähnelt diese jenem des indischen Elefanten (siehe auch Abb. 27).



**Abb. 27:** Größenunterschied der Calcanei, links: *Deinotherium giganteum* aus dem Mistelbacher Museum, in der Mitte: afrikanische Elefant, rechts: indische Elefant

Betrachtet man die Plantarseite der Knochen fällt auf, dass bei den rezenten Arten sehr kleine fasernartige Verknöcherungen des Ligamentum plantare longum vorhanden sind, jedoch in keinem so großen Ausmaß wie beim *Deinotherium giganteum*.

Die Gelenksflächen der rezenten Elefanten sind im Vergleich zu denen des *Deinotheriums* sehr glatt und gerade. Weiters sind sie sehr gut zu erkennen und lassen sich auch um einiges deutlicher unterscheiden als die des *Deinotheriums* (Abb. 28).



**Abb. 28:** Vergleich der Gelenksflächen, links: *Deinotherium giganteum* aus dem Mistelbacher Museum, in der Mitte: afrikanische Elefant, rechts: indischer Elefant

Vergleicht man die Gelenksflächen des indischen mit jenen der afrikanischen Elefanten zeigt sich, dass die Gelenksflächen bei *Loxodonta* nicht so stark vergrößert sind wie bei *Elephas*. Die Flächen bei *Loxodonta* wirken im Vergleich etwas schmaler und sind nicht so gedrungen und abgerundet wie von *Elephas*. Dieser Unterschied verdeutlicht sich auch in der Form des Sustentaculum tali. Das Sustentaculum tali des afrikanischen Elefanten ist eckig, das des indischen Elefanten ist rundlicher (Abb. 29).



**Abb. 29:** Unterschiedliche Größe und Form des Sustentaculum tali bei *Loxodonta* (links im Bild) und *Elephas* (rechts im Bild)

Ein weiterer Unterschied lässt sich bei den Gelenksflächen Facies articularis talaris lateralis und Facies articularis talaris medialis feststellen. Bei *Elephas* scheinen jene Flächen einander zu berühren. Beim *Deinotherium* und bei *Loxodonta* jedoch liegen die Flächen weiter auseinander. Dadurch ist der Sulcus calcanei bei diesen stärker ausgeprägt (Abb. 30).

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass sich die Knochen der unterschiedlichen Tiere in Form und Struktur sehr stark ähneln. Der Fersenhöcker, der Corpus und die Gelenkflächen sind grundsätzlich gleich aufgebaut. Abbildung 30 veranschaulicht nochmals die Unterschiede der Calcanei. Der wichtigste Unterschied liegt eindeutig in der enormen Größe des Calcaneus des *Deinotherium giganteum* im Vergleich zu den rezenten Elefanten.



**Abb. 30:** Vergleich der Calcanei der Elefanten in annähernder Lebendposition, links: *Elephas*, rechts: *Loxodonta*, hinten: *Deinotherium giganteum* aus dem Mistelbacher Museum



## 10 DISKUSSION UND INTERPRETATION

Im Zuge der morphologischen Beschreibung und Analyse des Knochenfundes (siehe Kapitel 9.1) wurde eine auffällige Struktur festgestellt. Es handelt sich dabei um ein auf Plantarseite befindliches sehr stark verknöchertes Ligamentum plantare longum. In dieser Diskussion und Interpretation werden die möglichen Ursachen für die starke Verknöcherung geklärt. Weiters wird der Calcaneus des *Deinotherium giganteum* des Mistelbacher Museums mit jenem des *Prodeinotherium*, welcher zuvor in Kapitel 7.2 erwähnt wurde, verglichen.

### 10.1 Vergleich des Calcaneus des *Deinotherium giganteum* und des *Prodeinotherium*

In Kapitel 7.2 wurde zur Erläuterung des schematischen Aufbaus des Calcaneus bei den Deinotherien der Calcaneus eines *Prodeinotherium* beschrieben. Im Folgenden wird der Calcaneus des *Deinotherium giganteum* aus dem Mistelbacher Museum mit dem des zuvor erwähnten *Prodeinotherium bavaricum* verglichen.

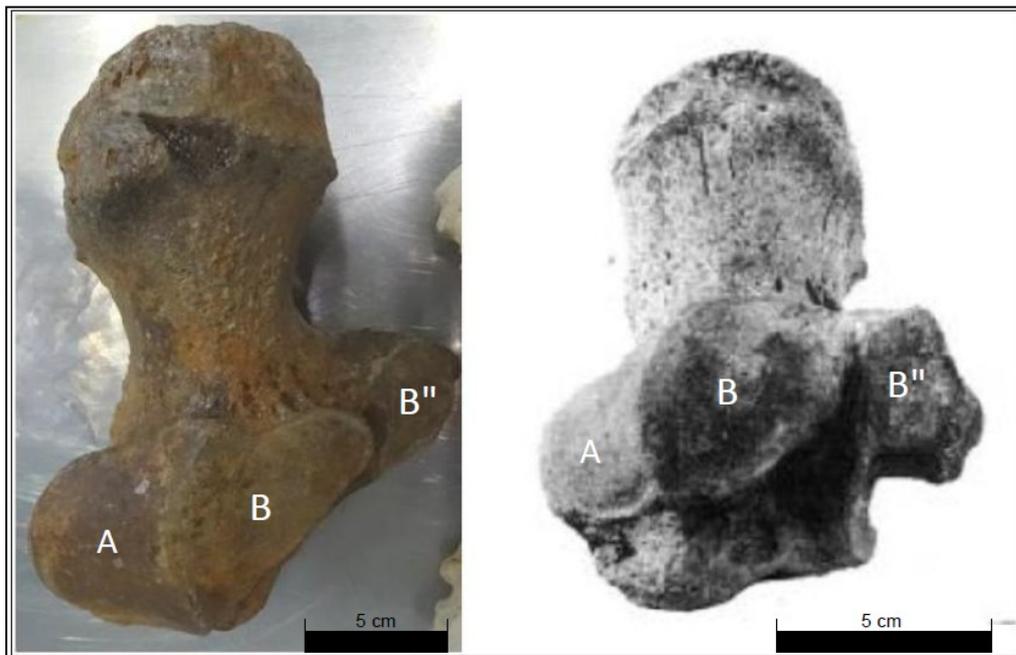
„Anyhow, the general pattern - mean temperature decline and appearance of open-habitat fauna - co-occurred with the disappearance of *Prodeinotherium* and the dominance of *Deinotherium* in the fossil record. HARRIS (1978) has suggested that *Prodeinotherium* and *Deinotherium* enjoyed a different mode of life because they coexisted for some time in the Middle Miocene. *Deinotherium* was, in fact, clearly more cursorial and larger. [...] *Prodeinotherium* and *Deinotherium* are, however, morphologically very alike.“ (HUTTUNEN 2000, p. 86)

*Prodeinotherium* und *Deinotherium* zählen zur Familie der Deinotheriidae. *Prodeinotherium* ist dabei die ältere und kleinere Gattung und *Deinotherium* die erdgeschichtlich jüngere und größere Gattung. Während eines kurzen Zeitraums

im Miozän konnten beide Gattungen koexistieren, da sie einen unterschiedlichen Lebensstil führten (HARRIS 1978).

Der Fund des *Prodeinotherium bavaricum*, aus Kapitel 7.2, stammt aus der miozänen oberen Süßwasser Molasse von Unterzolling (Deutschland). Es wurden dabei ein kompletter rechter Calcaneus mit angebrochener Plantarseite und ein linker Calcaneus, bestehend aus einem Fragment des Tuber calcanei und der lateralen Astragalusfläche untersucht (HUTTUNEN & GÖHLICH 2002).

Der Calcaneus des *Deinotherium giganteum* aus dem Mistelbacher Museum ist dem des *Prodeinotherium bavaricum* aus Unterzolling im Aufbau und der Form sehr ähnlich. Beide besitzen einen massiven Tuber calcanei, einen schmäleren Corpus und einen stark verbreiterten Bereich an dem sich die unterschiedlichen Gelenksflächen befinden. Die Gelenksflächen beider Deinotherien sind sehr ähnlich aufgebaut. Abbildung 31 verdeutlicht den ähnlichen Aufbau der Calcanei beider Tiere (Abkürzungen siehe Abb. 17). Die Facies articularis centralis wirkt beim *Deinotherium* gerader. Die Stellung des Tubus, das Größenverhältnis der Gesamtlänge zur lateralen Gesamtbreite beziehungsweise zur anterior-posterior Breite ist aus der Abbildung nicht zu entnehmen und die Maße waren nicht angegeben.



**Abb. 31:** Ähnlichkeit des Aufbaus des Calcaneus des *Deinotherium giganteum* aus dem Mistelbacher Museum (links) und des *Prodeinotherium bavaricum* aus Unterzolling (rechts: HUTTUNEN & GÖHLICH 2002, Abb. 31)

Im Bezug auf den Aufbau des Calcaneus gibt es wenig klare Unterschiede zwischen den beiden Tieren. Die einzigen vorhandenen Unterschiede betreffen die Verknöcherung des Lig. plantare longum beim *Deinotherium* aus dem Mistelbacher Museum und den generellen Größenunterschied beider Calcanei.

Am *Prodeinotherium bavaricum* aus Unterzolling wird keine Verknöcherung des Lig. plantare longum, wie beim *Deinotherium giganteum*, erwähnt. Es könnte auch daran liegen, dass der rechte Knochen auf der Plantarseite gebrochen war, beziehungsweise der linke Calcaneus nur fragmenthaft vorhanden war.

Der zweite große Unterschied der Calcanei bezieht sich auf die Gesamtgröße der Knochen. Der Calcaneus des *Deinotherium* hat eine Gesamtlänge von 284,2 mm. Der linke Calcaneus (Fragmente des Tuber calcanei und der lateralen Astragalusfläche) des *Prodeinotherium* hat eine Länge von 161 mm. Die Länge des linken Calcaneus entspricht nicht der Gesamtlänge, da nur ein Fragment des Knochens vorhanden ist. Jedoch zeigt sich anhand dieser Länge bereits, dass der Calcaneus des *Deinotherium* circa 50% größer war, als der des *Prodeinotherium*.

## 10.2 Mögliche Ursachen der Verknöcherung

Zunächst muss man festhalten, dass in der Literatur kein weiterer Calcaneus des *Deinotherium giganteum* mit einer derartigen Verknöcherung des Ligamentum plantare longum belegt ist. Es gibt zwar Funde von Calcanei dieses Tieres, jedoch ist bei den Tieren kein verknöchertes Band vorhanden. Weiters ist zu erwähnen, dass bei den Calcanei der rezenten Elefanten zwar eine faserartige Verknöcherung des Lig. plantare longum erkannt wurde (siehe Kapitel 9.2). Jedoch ist diese faserartige Verknöcherung wesentlich geringer als beim *Deinotherium giganteum* des Mistelbacher Museums. Weiters muss man anmerken, dass Verknöcherungen von bandartigen Strukturen im Fuß von Tieren bereits beschrieben sind. Diese betreffen jedoch nicht das Lig. plantare longum. Sollten sie auftreten, betreffen sie alle Strukturen gleichermaßen und nicht nur eine Struktur in einer derartig starken Form.

Unter Berücksichtigung der geringen Information, welche es im Bezug auf den Calcaneus des *Deinotherium giganteum* gibt, wird nun versucht ein Überblick über die möglichen Ursachen jener Verknöcherung zu geben.

Zu Beginn sollte die Frage geklärt werden, ob die Verknöcherung des Fundes pathologischen Ursprungs oder regulär ist. Wie zuvor erwähnt waren leichte Verknöcherungen im Lig. plantare longum auch bei den Vergleichsstücken der rezenten Elefanten festzustellen, wenn auch nie in diesem Ausmaß. Die Tendenz dürfte bei den Proboscidea vorhanden sein. Weiters sind am restlichen Calcaneus keine weiteren Ossifikationen festzustellen, auch keine übermäßigen Abnutzungserscheinungen, die auf Verletzungen oder Fehlstellungen hinweisen. Somit ist wahrscheinlicher, dass es sich um einen regulären Zustand handelt, aber nur weitere Funde können diese Frage wirklich beantworten.

Nun stellt sich die Frage, wie das Tier zu jener Verknöcherung gekommen ist.

Das Ligamentum plantare longum ist ein wichtiges Band auf der Plantarseite des Elefantenfußes und trägt enorme Lasten. Dementsprechend könnte die Ursache der Verknöcherung an den Lebensbedingungen beziehungsweise im Fußpolster liegen. „Most foot problems are caused by wet and dirty conditions, hard concrete floors, or inadequate exercise and movement.“ (HITTMAIR & VIELGRADER 2000,

p. 511) Unter den Lebensbedingungen könnte ein harter verschmutzter Untergrund zu der Schädigung geführt haben. Weiters wären eine dauerhafte falsche Ausübung einer Bewegung oder eine plötzliche Größenzunahme, welche das Band stark belastete, mögliche Ursachen. Ebenso könnte eine falsche Massenverteilung im Fuß des Elefanten, welche das Band stärker beansprucht, dazu geführt haben. Betrachtet man den Fußpolster, könnte man die Theorie aufstellen, dass jener defekt war und es deshalb zur Überbelastung kam, jedoch ist die Information diesbezüglich sehr gering.

„The uniquely designed limbs of the African elephant, *Loxodonta africana*, support the weight of the largest terrestrial animal. Besides other morphological peculiarities, the feet are equipped with large subcutaneous cushions which play an important role in distributing forces during weight bearing and in storing or absorbing mechanical forces. Although the cushions have been discussed in the literature and captive animals, in particular, are frequently affected by foot disorders, precise morphological data are sparse." (WEISSENGRUBER et al. 2007, p. 781)

Die Beurteilung der Ursachen der Verknöcherung des Bandes am Calcaneus ist besonders schwer, da es keine Belege für solche Verknöcherungen gibt. Die folgende Beschreibung der wahrscheinlichen Ursachen für die Verknöcherung des Lig. plantare longum beim *Deinotherium giganteum* aus dem Mistelbacher Museum stellt daher eine Erstbeschreibung beziehungsweise -beurteilung dar.

Ein möglicher Grund für die Verknöcherung kann eine genetische "Neigung" darstellen, aufgrund welcher es bei diesem Individuum von *Deinotherium giganteum* zu einer Verknöcherung des Lig. plantare longum kam. Als Beispiel einer solchen Neigung kann das Pferd genannt werden, bei welchem vermehrt eine Verknöcherung des Fußsockels beziehungsweise "Spat" auftritt.

„Ein Spat beim Pferd ist eine Erkrankung eines oder beider Sprunggelenke. Er führt bei Pferden häufig zu Lahmheit. Das Sprunggelenk setzt sich aus mehreren kleinen Knochen zusammen. Beim Spat entzündeten sich diese kleinen, wenig beweglichen Gelenke (straffe Gelenke). [...] Beim Spat kann

die Innenseite des Sprunggelenks aufgerieben sein; kleine knöcherne Vorsprünge sind fühl- und sichtbar. Häufig ist aber auch keine Veränderung des Knochens fühlbar. [...] Tierärzte vermuten verschiedene Ursachen für die Entstehung eines Spats: Fehlstellungen des Gelenks und des Beins, dadurch wird das Sprunggelenk des Pferdes fehlbelastet, Fütterungsfehler, Verletzungen wie Tritte, Quetschungen oder Verstauchungen, starke sportliche Leistung, eine Vererbung wird diskutiert." (KIESEWETTER 2011 [Online 3] Stand: 2016-05-20)

Es stellt sich jedoch die Frage, ob die Neigung nur bei jenem Tier, bei jedem *Deinotherium giganteum*, bei allen Deinotherien oder sogar bei anderen Proboscidea auftritt. Die Antwort ist jedoch schwer zu geben, da es zwar Material, jedoch keine oder kaum Untersuchungen diesbezüglich gibt.

Die zuvor genannte Ursache leitet bereits die nächste Variante ein. Die Verknöcherung des Lig. plantare longum ist individuellen Ursprungs und tritt somit nur bei diesem Individuum und bei sonst keinem anderen auf. Die Hypothese wird dadurch bekräftigt, dass man eine Verknöcherung des Lig. plantare longum bei keinem weiteren *Deinotherium giganteum* und auch bei keinen anderen Deinotherien bisher dokumentiert hat. Jedoch ist es schwierig eine endgültige Aussage diesbezüglich zu treffen, da bis heute nur wenig Material und Informationen zur Verfügung stehen.

„Deinotheres are relatively common finds from the European Miocene, but they appear usually as isolated finds, they are mostly teeth, and the information on the variation of the group has remained fragmentary. [...] There are practically no published standardized data covering the stratigraphic and geographic distribution of the European deinotheres with conclusive thoughts on the variation and taxonomy of the group. Questions concerning number of species, size and morphology, sexual dimorphism, and ontogenetic changes have thus remained unanswered." (HUTTUNEN 2000, p. 4)

Ein weiterer möglicher Grund ist, dass es eine Alterserscheinung ist, welche im höheren Alter bei diesem Tier aufgetreten ist. Um dieses Argument zu

bekräftigen, kann man die im Alter bevorzugt auftretende Arthrose (Gelenkverschleiß) von Pferden nennen. „Arthrosen betreffen ein oder meist mehrere Gelenke Ihres Pferdes und werden sehr häufig bei alten Pferden festgestellt. Charakteristisch sind Steifheit und Lahmheit.“ (WIEMER 2016 [Online 4] Stand: 2016-05-20)

Aufgrund fehlender weiterer genauerer Informationen bleibt die Frage offen, ob das Tier wegen der Verknöcherung in seiner Bewegungsfreiheit eingeschränkt war oder ob es sich an einem gewissen Punkt nicht mehr frei (in diesem Bereich) bewegen konnte. Grundsätzlich ist zu sagen, dass der Fuß des Elefanten aufgrund seiner zahlreichen Bänder sehr straff ist und dadurch eine gewisse Hartelastizität gegeben ist. Sollte es zur Einschränkung der Hartelastizität kommen, wird der Elefant etwas steifer auftreten, jedoch schränkt es ihn nicht grundlegend in seiner Bewegung ein. Er verwendet lediglich etwas mehr Energie für seine Fortbewegung auf (pers. comm. Forstenpointner).

Fasst man nun die wahrscheinlichsten Ursachen der Verknöcherung des Lig. plantare longum zusammen, stellt man fest, dass zwei der genannten Gründe am wahrscheinlichsten sind. Diese Ursachen sind die Verknöcherung als individueller Aspekt des Tiers oder als eine altersbedingte, nicht pathologische und nicht schmerzhaftige Erscheinung.



## TABELLENVERZEICHNIS

**Tab 1:** Übersicht über die sich in österreichischen Sammlungen befindlichen Säugetierreste des Bezirks Mistelbach [nach: BAUER 2009, p. 36-37, Tab. 1]

**Tab. 2:** Messdaten des Calcaneus des *Deinotherium giganteum* im Vergleich zu Calcanei rezenter Elefanten



# ABBILDUNGSVERZEICHNIS

**Abb. 1:** Lebensbild und mögliche Funktion des Rüssels des *Deinotherium giganteum* [Aus: BACHMAYER & ZAPFE (1976): p. 162ff., Abb. 1]

**Abb. 2:** Geologische Zeitabschnitte und deren Untergliederungen. Altersangabe in Millionen von Jahren [Aus: FAUPL (2003): p.22, Abb.2 ]

**Abb. 3:** Geologische Zeitabschnitte im Vergleich zum Verlauf eines Jahres [Aus: FAUPL (2003): p.21, Abb. 3]

**Abb. 4:** Die Paratethys im Paläogen [Aus: HARZHAUSER & RÖGL (2005): p.13, Abb.4]

**Abb. 5:** Regionale bzw. zentrale Stufen der Paratethys [Aus: PILLER, HARZHAUSER & MANDIC (2007): p. 153, Abb. 5]

**Abb. 6:** Die Entstehung des Pannon-See [Aus: HARZHAUSER, RÖGL & DAXNER-HÖCK (2005): p.69, Abb. 6]

**Abb. 7:** "European Land Mammal Mega-Zones" und "Mammal Neogene - Zones" (MN-Zones) des mittleren und späten Miozäns [Aus: STEININGER (1999): p.15, Abb. 7]

**Abb. 8:** Am Fluss liegende Waldfläche Spaniens (im Turolium). Von links nach rechts zu sehen sind: ein *Deinotherium*, *Hyppotherium*, die Säbel-Zahn Katze *Machairodus*, einige Bovidae, Cervidae und eine Giraffidae. [Aus: AGUSTÍ & ANTÒN (2002): p. 116 ff., Abb. 8]

**Abb. 9:** Klassifizierung der Proboscidea [Aus: GÖHLICH (1999): p. 158, Abb. 9]

**Abb. 10:** Backenzahnstrukturen von Proboscidea. links: lophodonte Backenzähne von Deinotherien; in der Mitte: bunodonte Backenzähne von

Gomphotherien, rechts: zygodonte Backenzähne von Mammutidae [Aus: GÖHLICH (1999): p.159, Abb. 10]

**Abb. 11:** Größenvergleich zwischen *Gomphotherium angustidens* und *Deinotherium giganteum*. *Deinotherium giganteum* im Hintergrund ist um einiges größer als die Gomphotherien Art [Aus: AGUSTÍ & ANTÒN (2002): p.111, Abb. 11]

**Abb. 12:** Zeitliche und räumliche Einordnung der Deinotherienfunde in der Molassezone Österreichs [Aus: HUTTUNEN (2000): p. 8ff., Abb. 12]

**Abb. 13:** Vereinfachte Darstellung der geologischen Einheiten Niederösterreichs [Aus: WESSELY (2006): p. 13, Abb. 13]

**Abb. 14:** Schichtfolge der östlichen und westlichen Molassezone [Aus: FAUPL (2003): p. 217, Abb. 14]

**Abb. 15:** Hollabrunner-Mistelbacher Formation (in hellgelb) [Aus: WESSELY (2006): p. 42, Abb. 15]

**Abb. 16:** Skelettelemente eines Elefantenfußes, Ansicht: von vorne, dorsal [Aus: STANEK (2012): p.43, Abb. 16]

**Abb. 17:** Aufbau eines Calcaneus von proximal. Fläche der Fibula (A), des Astragalus (B+B'') und für das Navicular (C+C'') [Aus: HUTTUNEN & GÖHLICH (2002): p. 508, Abb. 17]

**Abb. 18:** Aufbau des Fußpolster eines afrikanischen Elefanten, sagittaler Schnitt durch die Hinterextremität. T=Talus, C=Calcaneus, OTC=Os tarsi centrale, OTT=Os tarsale tertium, OMT=Os metatarsale tertium, PP=Proximale Phalangen, PM=Mediale Phalangen, PD=Distale Phalangen, SM= kleine Muskeln der planta pedis, TLF=Sehne des langen Zehenbeugers, SS=Sohlenhaut, MC=Metatarsale Bereiche des Fußpolsters, DC=Digitale Bereiche [Aus: WEISSENGRUBER et al. (2006): p. 784, Abb. 18]

**Abb. 19:** Die Belastung des Fußpolster eines afrikanischen Elefanten bei der Fortbewegung, linke Hinterextremität. ML= Malleolus, C=Calcaneus, OTQ= Os tarsale quartum, PH= Prähallux, 3-4= Phalangen [Aus: WEISSENGUBER et al. (2006): p. 783, Abb. 19]

**Abb. 20:** Beispiel für die Messung der Gesamtlänge und der lateralen Gesamtbreite am Calcaneus [Aus: VAN DEN DRIESCH (1976): p. 82, Abb. 20]

**Abb. 21:** Benennung der wichtigsten Abschnitte am Calcaneus von *Deinotherium giganteum* aus dem Mistelbacher Museum, circa in Lebendposition

**Abb. 22:** Gelenksflächen des Calcaneus von *Deinotherium giganteum* aus dem Mistelbacher Museum

**Abb. 23:** Verknöcherung des Lig. plantare longum von *Deinotherium giganteum* aus dem Mistelbacher Museum

**Abb. 24:** Bandapparat des Elefantenfußes: schematische Darstellung des Lig. plantare longum, Ansicht von plantar [Aus: STANEK (2012): p. 50, Abb. 24]

**Abb. 25:** Punktdiagramm mit Regressions-Gerade der rezenten Elefanten: Größenverhältnis der Gesamtlänge (GL) zur lateralen Gesamtbreite (GB 1) der rezenten Elefanten und des *Deinotherium giganteum* aus dem Mistelbacher Museum im Vergleich

**Abb. 26:** Punktdiagramm mit Regressions-Gerade der rezenten Elefanten: Größenverhältnis der Gesamtlänge (GL) zur anterior-posterior Breite (GB 2) der rezenten Elefanten und des *Deinotherium giganteum* aus dem Mistelbacher Museum im Vergleich

**Abb. 27:** Größenunterschied der Calcanei, links: *Deinotherium giganteum* aus dem Mistelbacher Museum, in der Mitte: afrikanische Elefant, rechts: indische Elefant

**Abb. 28:** Vergleich der Gelenksflächen, links: *Deinotherium giganteum* aus dem Mistelbacher Museum, in der Mitte: afrikanische Elefant, rechts: indischer Elefant

**Abb. 29:** Unterschiedliche Größe und Form des Sustentaculum tali bei *Loxodonta* (links im Bild) und *Elephas* (rechts im Bild)

**Abb. 30:** Vergleich der Calcanei der Elefanten in annähernder Lebendposition, links: *Elephas*, rechts: *Loxodonta*, hinten: *Deinotherium giganteum* aus dem Mistelbacher Museum

**Abb. 31:** Ähnlichkeit des Aufbaus des Calcaneus des *Deinotherium giganteum* aus dem Mistelbacher Museum (links) und des *Prodeinotherium bavaricum* aus Unterzolling (rechts, aus: HUTTUNEN & GÖHLICH 2002, Abb. 31)

# QUELLENVERZEICHNIS

## Literatur

**AGUSTÍ J. und ANTÓN M. (2002):** Mammoths, Sabertooths and Hominids. 65 Million Years of Mammalian Evolution in Europe. – Columbia University Press, New York. 313 pp.

**BACHMAYER F. und ZAPFE H. (1976):** Ein bedeutender Fund von *Dinotherium* aus dem Pannon von Niederösterreich. – In: Annalen des Naturhistorischen Museums, Band 80: 145–162. Wien.

**BAUER K. (2009):** Die Tierwelt im Obermiozän der Hollabrunner-Mistelbacher Formation im Vergleich zur Serengeti (rezent) – Guild Analyse. – Diplomarbeit an der Universität Wien zur Erlangung des akademischen Grades „Magistra der Naturwissenschaften (Mag.rer.nat.)“, Wien. 109 pp.

**DRIESCH A. VAN DEN (1976):** Das Vermessen von Tierknochen aus vor- und frühgeschichtlichen Siedlungen. – Institut für Paläoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin, München. München. 114 pp.

**FAUPL P. (2003):** Historische Geologie. Eine Einführung. 2., verbesserte Auflage. – Facultas Verlags- und Buchhandels AG, Wien. 271 pp.

**FRANZEN J.L. (2014):** Die Umrisse des heutigen Europas werden deutlich und früheste Vorfahren des Menschen erscheinen. Tertiär: Miozän. – In: ROTHE P., STORCH V. und VON SEE C. (Hrsg.): Lebensspuren im Stein. Ausflüge in die Erdgeschichte Mitteleuropas: 208–220 – Wiley-VCH Verlag & Co.KGAA, Weinheim.

**GÖHLICH U.B. (1999):** Order Proboscidea. – In: RÖSSNER G.E. und HEISSIG K. (Hrsg.): *The Miocene Land Mammal of Europe: 157–168* – Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.

**GYURITS K. (1970):** *Der Mistelbacher Schotterkegel*. – Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades an der Philosophischen Fakultät der Universität Wien, Wien. 128pp.

**HARRIS J.M. (1975):** Evolution of feeding mechanism in the family Deinotheriidae (Mammalia: Proboscidea). – *Zoological Journal of the Linnaean Society* 56: 331–362.

**HARRIS J.M. (1978):** Deinotherioidea and Barytherioidea. – In COPPENS V.J. und COOKE H.B.S.: *Mammalian Evolution in Africa: 315–332*. Cambridge: Harvard University Press.

**HARZHAUSER M. und RÖGL F. (2005a):** Das Werden der Paratethys. Paläogen (65 bzw. 35–23 Millionen Jahre, Alttertiär). – In: STEININGER H. und STEINER E. (Hrsg.): *Meeresstrand am Alpenrand: Molassemeer und Wiener Becken; [Ausstellung des Niederösterreichischen Landesmuseums in Zusammenarbeit mit dem Naturhistorischen Museum und dem Institut für Paläontologie der Universität Wien]*: 13–16, Niederösterreich.

**HARZHAUSER M. und RÖGL F. (2005b):** Die fossilreichsten Schichten Niederösterreichs. Neogen (Jungtertiär, 23–1,8 Millionen Jahre). – In: STEININGER H. und STEINER E. (Hrsg.): *Meeresstrand am Alpenrand: Molassemeer und Wiener Becken; [Ausstellung des Niederösterreichischen Landesmuseums in Zusammenarbeit mit dem Naturhistorischen Museum und dem Institut für Paläontologie der Universität Wien]*: 19, Niederösterreich.

**HARZHAUSER M. und RÖGL F. (2005c):** Vertreibung aus dem Paradies. Ottnangium (19–17,5 Millionen Jahre). – In: STEININGER H. und STEINER E. (Hrsg.): *Meeresstrand am Alpenrand: Molassemeer und Wiener Becken; [Ausstellung des Niederösterreichischen Landesmuseums in Zusammenarbeit*

mit dem Naturhistorischen Museum und dem Institut für Paläontologie der Universität Wien]: 35, Niederösterreich.

**HARZHAUSER M. und RÖGL F. (2005d):** Artenvielfalt ohne Ende. Karpatium (17,5–16,5 Millionen Jahre) und Badenium (16,5–13 Millionen Jahre). – In: **STEININGER H. und STEINER E. (Hrsg.):** Meeresstrand am Alpenrand: Molassemeer und Wiener Becken ; [Ausstellung des Niederösterreichischen Landesmuseums in Zusammenarbeit mit dem Naturhistorischen Museum und dem Institut für Paläontologie der Universität Wien]: 43–49, Niederösterreich.

**HARZHAUSER M. und RÖGL F. (2005e):** Vom Wattmeer in den Persischen Golf. Sarmatium (13–11,5 Millionen Jahre). – In: **STEININGER H. und STEINER E. (Hrsg.):** Meeresstrand am Alpenrand: Molassemeer und Wiener Becken; [Ausstellung des Niederösterreichischen Landesmuseums in Zusammenarbeit mit dem Naturhistorischen Museum und dem Institut für Paläontologie der Universität Wien]: 57–60, Niederösterreich.

**HARZHAUSER M., RÖGL F. und DAXNER-HÖCK (2005):** Das Ende eines Meeres: Brackwassersee und Urdonau. Pannonium (11,5-7 Millionen Jahre). – In: **STEININGER H. und STEINER E. (Hrsg.):** Meeresstrand am Alpenrand: Molassemeer und Wiener Becken; [Ausstellung des Niederösterreichischen Landesmuseums in Zusammenarbeit mit dem Naturhistorischen Museum und dem Institut für Paläontologie der Universität Wien]: 69–75, Niederösterreich.

**HARZHAUSER M., RÖGL F. und STEININGER H. (2005):** Tropenstrände am Rande des Weinviertler Molassemeeres. Eggenburgium (20,5–19 Millionen Jahre). – In: **STEININGER H. und STEINER E. (Hrsg.):** Meeresstrand am Alpenrand: Molassemeer und Wiener Becken; [Ausstellung des Niederösterreichischen Landesmuseums in Zusammenarbeit mit dem Naturhistorischen Museum und dem Institut für Paläontologie der Universität Wien]: 25–31, Niederösterreich.

**HITTMAIR K.M. und VIELGRADER H.D. (2000):** Radiographic Diagnosis of Lameness in African Elephants (*Loxodonta africana*). – In: *Veterinary Radiology & Ultrasound*, Vol. 41 (Nr. 6): 511–515. Wien.

**HUTTUNEN K.J. (2000):** Deinotheriidae (Proboscidea, Mammalia) of the Miocene of Lower Austria, Burgenland, and Franzensbad, Czech Republic: Systematics, Odontology, and Osteology. – Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades an der Formal- und Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Wien, Wien. 89 pp.

**HUTTUNEN K. und GÖHLICH U.B. (2002):** A partial skeleton of *Prodeinotherium bavaricum* (Proboscidea, Mammalia) from the Middle Miocene of Unterzolling (Upper Freshwater Molasse, Germany). – In: *Geobios* 35: 489–514 - Elsevier Verlag.

**KEET D.F., GROBLER D.G., RAATH J.P., GOUWS J., CARSTENS J. und NESBIT J.W. (1997):** Ulcerative pododermatitis in free-ranging African elephant (*Loxodonta africana*) in the Kruger National Park. *Onderstepoort J Vet Res* 64, 25–32.

**MOSER K. (2013):** Das Sprunggelenk von römischen Gladiatoren im Vergleich. – Diplomarbeit an der Universität Wien zur Erlangung des akademischen Grades Magistra der Naturwissenschaften (Mag.rer.nat.), Wien. 84 pp.

**PILLER W.E., HARZHAUSER M. und MANDIC O. (2007):** Miocene Central Paratethys stratigraphy – current status and future directions. – In: *Stratigraphy*, Vol.4(2–3):151–168.

**RAMSAY E.C. und HENRY R.W. (2001):** Anatomy of the elephant foot. – In: CSUTI B., SARGENT E.L. und BECHERT U.S. (Hrsg.): *The Elephant's foot: 9–12* - Ames, IA: Iowa State University Press.

**ROME K. (1998):** Mechanical properties of the heel pad: current theory and review of the literature. – In: *Foot* 8, 179–185.

**SCHMID E. (1972):** *Atlas of Animal Bones: for prehistorians, archaeologists and quaternary geologists.* – Elsevier Publishing Company, Amsterdam. 159pp.

**STANEK G.J. (2012):** Die Gelenke der Hinterextremität des Afrikanischen Elefanten (*Loxodonta africana*) – Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Würde eines Doctor Medicinae Veterinariae der Veterinärmedizinischen Universität Wien, Wien. 76 pp.

**STEININGER F.F. (1999):** Chronostratigraphy, Geochronology and Biochronology of the Miocene "European Land Mammal Mega-Zones " (ELMMZ) and the Miocene "Mammal Zones (MN-Zones)". – In: RÖSSNER G.E. und HEISSIG K. (Hrsg.): The Miocene Land Mammal of Europe: 9–24 - Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.

**STORCH G. (2014):** Grube Messel – ein Schaufenster in die Vergangenheit. Tertiär: Eozän. – In: ROTHE P., STORCH V. und VON SEE C. (Hrsg.): Lebensspuren im Stein. Ausflüge in die Erdgeschichte Mitteleuropas: 186–197 - Wiley-VCH Verlag & Co.KGaA, Weinheim.

**THENIUS E. und HOFER H. (1960):** Stammesgeschichte der Säugetiere. Eine Übersicht über Tatsachen und Probleme der Evolution der Säugetiere. – Springer-Verlag OHG, Berlin-Göttingen-Heidelberg. 322 pp.

**TURNER A. und ANTÓN M. (2004):** Evolving Eden. An Illustrated Guide to the Evolution of the African Large-Mammal Fauna. – Columbia University Press, New York. 269 pp.

**WEISSENGRUBER G.E., EGGER G.F., HUTCHINSON J.R., GROENEWALD H.B., ELSÄSSER L., FAMINI D. und FORSTENPOINTNER G. (2006):** The Structure of the cushions in the feet of African elephants (*Loxodonta africana*). – In: Journal of Anatomy, Vol. 209: 781–792.

**WESSELY G., mit Beiträgen von DRAXLER I., Gangl G., GOTTSCHLING P., HEINRICH M., HOFFMANN T., LENHARDT W., MATURA A., PAVUZA R., PERESSON H. & SAUER R. (2006):** Geologie der österreichischen Bundesländer. Niederösterreich. – Geologische Bundesanstalt, Wien. pp 416.

**ZIEGLER B.** (2008): Paläontologie. Vom Leben in der Vorzeit. – Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller), Stuttgart. 293 pp.

## Quellen aus dem Internet

**Online 1:** DocCheck Medical Services GmbH (2016): Calcaneus. Online im Internet: URL: <http://flexikon.doccheck.com/de/Calcaneus> [Stand: 2016-04-29]

**Online 2:** DocCheck Medical Services GmbH (2016): Zehenspitzenhänger. Online im Internet: URL: <http://flexikon.doccheck.com/de/Zehenspitzenh%C3%A4nger> [Stand: 2016-04-29]

**Online 3:** KIESEWETTER I. (2011): Spat beim Pferd. – Vetproduction GmbH. Online im Internet: URL: <http://www.tiermedizinportal.de/tierkrankheiten/pferdekrankheiten/spat-beim-pferd/413041> [Stand: 2016-05-20]

**Online 4:** WIEMER F. (2016): Das alte Pferd. Welche spezifischen Probleme haben alte Pferde? Online im Internet: URL: <http://www.tierarzt-praxisfuerpferde.de/impressum.html> [Stand: 2016-05-20]