

NEUFUNDE VON CERVIDEN-RESTEN AUS DEM UNTERPLEISTOZÄN VON UNTERMASSFELD

1. Einleitung

Seit Vorlage der Cerviden-Funde aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld in Thüringen (H.-D. Kahlke 1997) konnten mit Fortsetzung der Ausgrabungsarbeiten in den Jahren 1990-97 neue Fossilreste der Familie Cervidae geborgen werden, die zur weiteren Klärung noch offener Fragen beitragen können. Insbesondere trifft dies für die Neufunde der Gattung *Capreolus* zu, die interessante Verbindungsmöglichkeiten zur Gattung *Procapreolus* Schlosser, 1924 aufzeigen. Weiter liegt ein zweiter Mandibelfund des unterpleistozänen Elchs *Alces carnutorum* sowie eine Serie von Geweihresten eines Kleinhirshes spätvillafränkischen Charakters (*Cervus* s. l. *nestii vallonnetensis*) vor, die für die Rekonstruktion der jahreszeitlichen Einlagerung der Stücke in die fluviatilen Sande der Fundstelle ausgewertet werden kann. Von der spät- bis epivillafränkischen Spezies *Eucladoceros giulii* konnte ein teilweise erhaltener Schädel mit Geweih vom zweiten Kopf und der vollständigen Oberkieferbezahnung geborgen werden. Im Zusammenhang mit den neuen Funden von Dmanisi (Kleiner Kaukasus, Georgien; Vekua 1995) stellt sich erneut die Frage nach dem Evolutionszentrum der Rothirsche (Elaphinen) sowie ihrem ersten Auftreten in Mitteleuropa.

2. Beschreibung und Diskussion der Funde

2.1. Familie: Cervidae Gray, 1821

Gattung: *Capreolus* Frisch, 1775

Capreolus cusanoides n. sp.

Zu den Neufunden der Jahre 1990-97 gehören eine teilweise erhaltene schädelechte Stange sin. IQW 1993/24 320 (Mei. 23 849), eine vollständige Oberkieferzahnreihe sin. IQW 1993/24 360 (Mei. 23 889) und eine vollständige Mandibelbezahnung sin. IQW 1989/23 221 (Mei. 22 740). Bei der geringen Anzahl der *Capreolus*-Individuen, die durch Fossilfunde von der Fundstelle Untermaßfeld belegt sind, ist es wahrscheinlich, daß die vorliegende schädelechte Stange und die Oberkieferzahnreihe dem gleichen Individuum zuzuordnen sind. Die Abrasionsstufe der Oberkieferzahnreihe zeigt ein Individualalter von 3-4 Jahren an und spricht damit ebenfalls für diese Vermutung. Die isoliert aufgefundene Mandibel mit der Zahnreihe P₂-M₃ sin. gehörte einem zweiten Individuum an. Dazu treten von der Fundstelle noch wenige Metapodienreste, denen die Epiphysen fehlen.

Schädelechte Stange IQW 1993/24 320 (Mei. 23 849) (Taf. 72, 1; Abb. 1b)

Das Fossil, das in mehrere Bruchstücke zerfallen freigelegt wurde, zeigte scharfkantige Bruchstellen, so daß eine exakte Zusammensetzung möglich war. Die Stange ist durch eine relativ starke Verplattung charakterisiert. Die Rose ist auf der Innenseite der Stange schwach ausgebildet, ebenfalls auf der teilweise ausgebrochenen Außenseite. Sie erinnert in Größe und Form an die Stange rezenter sibirischer Rehe, *Capreolus pygargus* (Pallas, 1771), zeigt aber im Gegensatz zu diesen eine tieferstehende Vordersprosse. Eine geringe Perlung ist auf die hintere Innenseite der Stange beschränkt und besteht nur aus wenigen »Perlen«. Demgegenüber sind die Gefäßrillen auf der Innenseite der Stange stark entwickelt. Die Verplattung der Stange nimmt in den oberen Partien zu und erreicht im Bereich unterhalb Stangenspitze und Hintersprosse ihre stärkste Ausprägung. Vordersprosse und Stangenende sind beide oberhalb ihrer Basis abgebrochen. Die ehemalige Gesamthöhe der Stange (Unterseite der Rose bis Stangenende) ist auf etwa 220-240mm zu schätzen.

Länge der Stange von der Unterkante der Rose bis zum Abbruch des Stangenendes	165,2
Länge der Stange von der Unterkante der Rose bis zur Basis der Vordersprosse	71,0
Länge der Hintersprosse	ca. 41,0
Umfang der Stange unterhalb der Basis der Vordersprosse	ca. 70,0
Durchmesser der Rose (longitudinal)	ca. 24,5
Durchmesser der Stange unterhalb der Basis der Vordersprosse (longitudinal)	34,0
Durchmesser der Stange unterhalb der Basis der Vordersprosse (transversal)	17,5

Tab. 1 Schädelechte Stange IQW 1993/24 320 (Mei. 23 849) (Maße in mm).

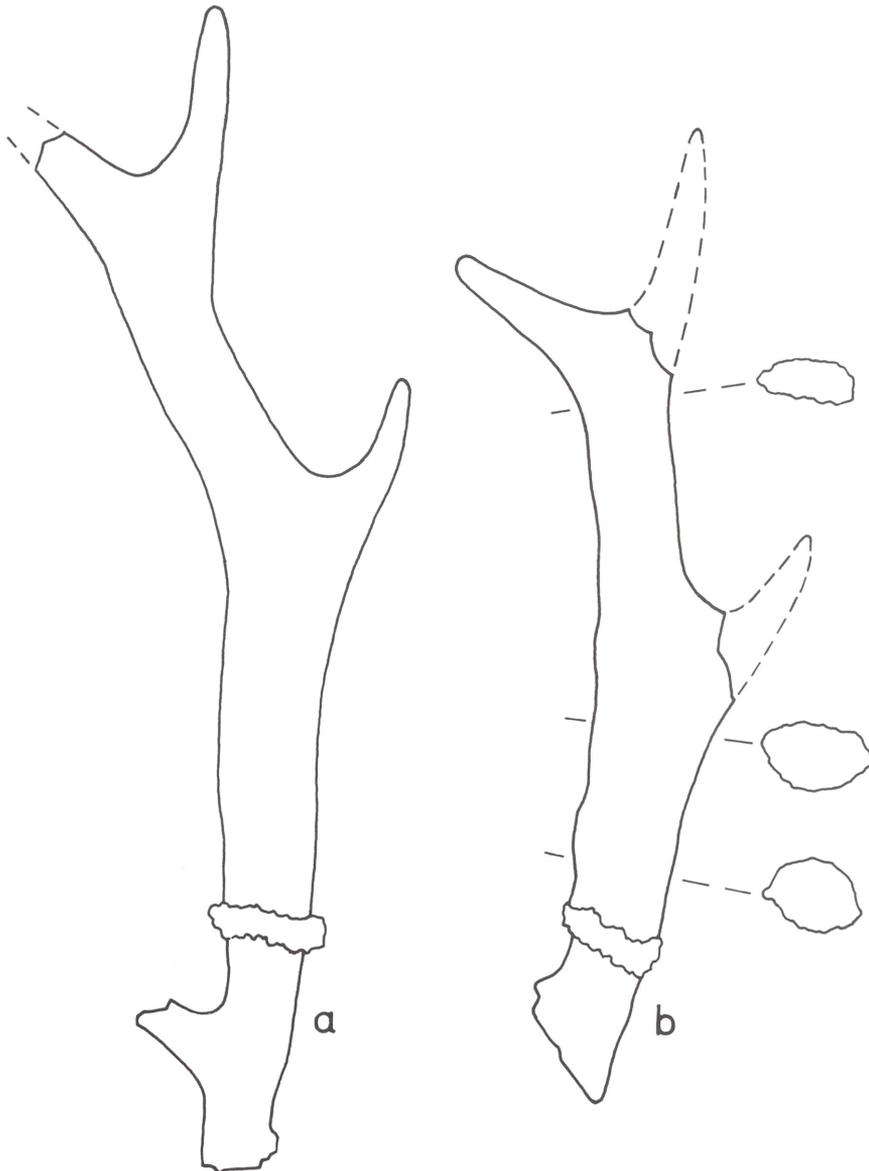


Abb. 1 a *Procacreolus cusanus* (Croizet et Jobert, 1828) von Étouaires, rechte schädelechte Stange (Neotypus), Außenansicht (nach Heintz 1970, II, 47, Fig. 71). – b *Capreolus cusanoides* n. sp. von Untermaßfeld, linke schädelechte Stange IQW 1993/24 320 (Mei. 23 849) (Holotypus), Innenansicht. – M = ca. 1:2.

Schon bei der Beschreibung der *Capreolus*-Funde aus dem Unteren Mittelpleistozän von Süßenborn (H.-D. Kahlke 1956, I, 52, 1969, 604) sowie von Mosbach (H.-D. Kahlke 1960, 69) waren Stangen aufgefallen, die eine mehr oder weniger ausgeprägte Verplattung zeigen, welche zwar nicht die Ausbildung des Stückes von Untermaßfeld erreichen, aber doch – meist bei der Sechser-Stufe des Gehörns – von beiden Populationen in größerer Anzahl vorliegen¹. Die Rehstange von Untermaßfeld (Abb. 1b) legt nun in morphologischer wie metrischer Hinsicht einen Vergleich mit *Procapreolus cusanus* (Croizet et Jobert, 1828) aus dem Ravin des Étouaires (Unteres Villafranchium, MN 16, ca. 3,0-3,4 Ma B. P.) nahe². Trotz der beträchtlichen chronologischen Differenz (Untermaßfeld ca. 0,98 Ma B. P.) ist die Übereinstimmung der Rehstange von Untermaßfeld mit der von *Procapreolus cusanus* (Neotyp: Heintz 1970, I, 68 u. Taf. I, 5a-b; II, 3a-b) insbesondere im Hinblick auf die Verplattung der Stange so groß, daß beide Formen einer Evolutionslinie s.l. angehören dürften. Auch ein Vergleich mit den von Heintz (1970, I, 77; Comparaison avec *Capreolus*) vorgelegten Tabellen zeigt, daß die für *Procapreolus cusanus* aufgezählten morphologischen Merkmale zum Teil auch für die *Capreolus*-Funde von Untermaßfeld zutreffen. Da inzwischen von Untermaßfeld eine vollständige Oberkieferzahnreihe und zwei solche des Unterkiefers vorliegen, können wir auch diese Skelettelemente beschreiben und mit den entsprechenden Zahnreihen von *Procapreolus* metrisch vergleichen. Dabei zeigt sich, daß die Zahnreihenlängen des Ober- sowie des Unterkiefers des Untermaßfelder Rehes den Werten von *Procapreolus cusanus* entsprechen bzw. diese nur wenig übertreffen (*P. cusanus* nach Heintz 1970, II, 136: P²-M³ = 65,0 mm; P₂-M₃ = 66,0-71,0 mm). Die Maße von Untermaßfeld sind: P²-M³ = 68,9 mm; P₂-M₃ = 72,3-75,5 mm.

Bezeichnung des Reh-Oberkiefers IQW 1993/24 360 (Mei. 23 889) (Taf. 72, 2-4)³

P²: Das Parastyl ist betont ausgebildet, das Metastyl weniger. In Übereinstimmung mit dem gleichen Zahnelement bei *C. constantini* (Vislobokova et al. 1995, 148) ist das Paracon säulenförmig gestaltet, wobei sich die »Säule« in Richtung Zahnbasis verdickt.

P³: Im Gegensatz zu *C. constantini* ist am P³ das Parastyl stärker ausgebildet als das Paracon und gleicht somit der Morphologie pleistozäner *Capreolus*-Gebisse (z.B. von Weimar-Ehringsdorf, Eem). Das Paracon gestaltet sich schmal säulenförmig. Es ist somit weniger betont als bei P². Auch das Metastyl zeigt eine weniger starke Entwicklung. Ebenfalls im Gegensatz zu *C. constantini* besitzt P³ keine »mittlere Furche«, die Protocon und Hypocon lingual trennt.

P⁴: Am P⁴ ist das Parastyl am stärksten ausgebildet, Paracon und Metastyl treten demgegenüber zurück.

M¹: In Übereinstimmung mit dem Mandibulargebiss zeigt M¹ die am stärksten ausgebildete Basalsäule (Entostyl). Dazu verläuft an der Basis des Protocons – beginnend am Entostyl und endend etwa in der Mitte der inneren Außenwand des Protocons – eine rudimentäre Basalleiste (Cingulum).

M²: Die Basalsäule ist am M² am geringsten ausgebildet, das Mesostyl nimmt im Vergleich mit M¹ an Stärke zu.

M³: Am M³ ist die Basalsäule (Entostyl) etwas stärker als am M² entwickelt, dazu verläuft eine sehr schwache und kurze Basalleiste (Cingulum) vom Entostyl zur inneren Außenwand des Protocons. Der Vergleichsreihe von Weimar-Ehringsdorf (Eem) fehlen solche.

Basalleisten, die die Zahnbasis der Oberkiefermolaren zum Teil umschließen (vgl. *Procapreolus ucrainicus* Korotkevic), sind von Untermaßfeld nicht bekannt.

¹ Selbstverständlich gibt es auch in rezenten europäischen Reh-Beständen Verplattungen des Gehörns, die sich aber meist auf die Partien oberhalb der Vordersprosse beschränken. Verplattungen einer rezenten Rehstange in der aus Untermaßfeld vorliegenden Form würden bei heutigen Böcken als Abnormität bezeichnen werden. Bei *Procapreolus cusanus* (Croizet et Jobert, 1828), von der eine genügende Anzahl von Stangen vorliegt (Heintz 1970, I, Taf. I-II; II, 47-49), charakterisiert die extreme Verplattung der Stange

aber die Spezies. Dazu schließt *P. cusanus* in der Variationsbreite Stangen mit extrem tiefstehender Vordersprosse ein.

² Die hier zitierten Vergleichsfunde von Étouaires wurden ursprünglich (Croizet u. Jobert 1828, Taf. VIII, Fig. 1-2) in die Gattung *Cervus* s. l., später aber (Korotkevic 1963; Czyzewska 1968; Vislobokova 1990; Abbazzi et al. 1995) zu *Procapreolus* Schlosser, 1924 gestellt. Schlosser (1924b, 638) ordnete *C. cusanus* der Gattung *Capreolus* zu.

³ Zur Nomenklatur der Zähne vgl. Heintz (1970, II, 24-31).

	P ²	P ³	P ⁴
Länge an der Basis	12,0	10,7	10,0
Breite	9,1	12,4	12,4
	M ¹	M ²	M ³
Länge an der Basis	11,5	12,0	12,1
Breite (Vorderprisma)	13,4	14,0	14,3
Breite (Hinterprisma)	12,5	13,2	13,1

$$P^2-P^4 = 33,7$$

$$M^1-M^3 = 37,0$$

$$P^2-M^3 = 68,9$$

Tab. 2 Oberkieferbezeichnung IQW 1993/24 360 (Mei. 23 889) (Maße in mm).

Bezeichnung des Reh-Unterkiefers IQW 1989/23 221 (Mei 22 740) (Taf. 72, 5-6)

P₂: Die Form gestaltet sich mehr dreieckig als rechteckig. Das Parastyloid ist im Gegensatz zu *C. constantini* (Vislobokova et al. 1995, 148) betont ausgebildet, ein Paraconid (zwischen Tal 1 und Tal 2) fehlt. Entoconid und Entostylid stehen im oberen Drittel der Zahnkrone noch getrennt, darunter sind sie verschmolzen. Beim abradierten P₂ ist somit Tal 4 als Grube ausgebildet, die anfangs noch nach innen (lingual) geöffnet ist.

P₃: Wenig molarisiert. Parastyloid, Paraconid und Metaconid stehen getrennt. Das Metaconid zeigt lingual eine beginnende Molarisierung durch Ausbildung einer geringen, quergestellten Wand an. Entoconid und Entostylid sind bereits weitgehend verschmolzen, so daß eine Grube (Tal 4) gebildet wurde, die bei geringerer Abrasion nach innen (lingual) oben noch offen ist.

P₄: Molarisiert. Paraconid und Metaconid sind durch eine Innenwand miteinander verschmolzen. Labial zwischen Protoconid und Hypoconid ist oberhalb der Zahnkronebasis ein sehr geringes Styloid (vgl. Ectostylid der Molaren) ausgebildet.

M₁-M₃: Bei M₁ ist das Ectostylid (Basalsäule) sehr stark ausgebildet, schwach dagegen am M₂. Am M₃ ist die Basalsäule wiederum stärker entwickelt, erreicht aber nicht die Höhe und Stärke der Basalsäule des M₁. Ein Medianstylid (an der Zahnbasis zwischen zweitem Prisma und Talon) ist am M₃ – nach den bisher vorliegenden Funden zu urteilen – nicht entwickelt. Bei Mandibel IQW 1982/18 586 (Mei 18 106) ist am Talon des M₃ (hinterer Flügel, labial) ein starker accessorischer Wulst in Form eines Stylids ausgebildet (vgl. H.-D. Kahlke 1997, 183, Abb. 2a-b). An den Molaren finden sich mittelstarke bis geringe Basalleisten.

	P ₂	P ₃	P ₄
Länge an der Basis	9,0	10,5	11,8
Breite	6,2	7,6	8,1
	M ₁	M ₂	M ₃
Länge an der Basis	12,2	12,5	18,5
Breite (Vorderprisma)	8,4	9,2	9,0
Breite (Hinterprisma)	9,0	9,5	8,9

$$P_2-P_4 = 31,8$$

$$M_1-M_3 = 43,8$$

$$P_2-M_3 = 75,5$$

Tab. 3 Unterkieferbezeichnung IQW 1989/23 221 (Mei 22 740) (Maße in mm).

Im Hinblick auf die beschriebenen morphologischen und metrischen Anklänge der neuen *Capreolus*-Funde von Untermaßfeld an späte Vertreter der Gattung *Procapreolus* (*P. cusanus*) einerseits (unteres Ruscinium bis frühes Villafranchium, MN 14-NM 16) und an untermittelpleistozäne Funde der nächst-

jüngeren *Capreolus*-Spezies von Mosbach, Süßenborn etc. (*C. suessenbornensis*) andererseits, sehen wir in der Rehform von Untermaßfeld eine neue Spezies, die morphologisch wie chronologisch zwischen den beiden genannten Taxa vermittelt ⁴. Wir schlagen für diese Spezies den Namen *Capreolus cusanoides* n. sp. vor.

- Derivatio nominis: wegen der Ähnlichkeit mit *Procapreolus cusanus* (Croizet et Jobert, 1828).
- Holotypus: linke, schädelechte Stange IQW 1993/24 320 (Mei. 23 849) (Taf. 72, 1; Abb. 1b).
- Paratypen: Oberkieferzahnreihe mit P²-M³ sin. IQW 1993/24 360 (Mei. 23 889), Mandibelfragment mit P₂-M₃ dex. IQW 1982/18 586 (Mei. 18 106) (H.-D. Kahlke 1997, 183) und Mandibelfragment mit P₂-M₃ sin. IQW 1989/23 221 (Mei. 22 740).
- Locus typicus: Untermaßfeld bei Meiningen, Thüringen.
- Stratum typicum: Unterer (geschichteter) Abschnitt der Oberen Fluviatilen Sande, Unterpleistozän, Oberes Waalium.
- Diagnosis: Cervide der Gattung *Capreolus* Frisch, 1775.
- Differentialdiagnosis: Im Gegensatz zu den beiden pleistozänen *Capreolus*-Spezies *C. suessenbornensis* Kahlke, 1956 (Unteres Mittelpleistozän) und *C. capreolus* Linnaeus, 1758 (ab Oberem Mittelpleistozän) zeigt die neue *Capreolus*-Art noch starke morphologische Anklänge an *Procapreolus cusanus*: kleine, geringe Rose, geringe Perlung, starke Verplattung der gesamten Stange.

Zu Herkunft und Entwicklungsgeschichte der Rehe in Europa

Bezüglich der phylogenetischen Herkunft der Rehe liegen zur Zeit nur Hypothesen vor. Vislobokova (1994, 81) vertritt die Meinung, daß frühe Ausgangsformen der Capreolini wahrscheinlich im Oberen Mittelmiozän (ca. 12 Ma B. P.), das heißt noch vor der großen Prä-Beringian-Transgression (ca. 12-10 Ma B. P.; Péwé 1975, 12) die Beringbrücke überquerten. Fossilnachweise solcher Formen fehlen bisher. Weiter unterschieden Vislobokova (1994, 81) bzw. Vislobokova u. Kalmykov (1994, 218) drei phyletische Linien, die seit Ende des Miozäns in Eurasien existierten:

Procapreolus ucrainicus Korotkevic, 1965 – *P. wenzensis* (Czyzewska, 1960) – *Capreolus constantini* Viskobokova et Kalmykov, 1995;
Procapreolus lóczyi (Pohlig, 1911) – *P. cusanus* (Croizet et Jobert, 1828);
Procapreolus latifrons Schlosser, 1924 – *P. stenos* Lin et Pan, 1978.

Vislobokova nahm weiterhin an, daß die europäischen *Procapreolus*-Linien im Pliozän ausstarben, die asiatische Linie (*Procapreolus latifrons* – *P. stenos*) aber in Süd-China bis in das frühe Pleistozän überdauerte.

Die fossilen Spezies:

- *P. ucrainicus* Korotkevic, 1965 ist aus dem Oberen Miozän (»Sarmat«) des nördlichen Schwarzmeer-Raumes beschrieben worden (Korotkevic 1965, 1970, 1974). Es handelt sich um die chronologisch älteste bisher bekannte Spezies der Gattung *Procapreolus* (El'dari, MN 10).
- *P. florovi* Korotkevic, 1974 stammt ebenfalls aus dem Oberen Miozän des Schwarzmeer-Raumes (Korotkevic 1974, 68).
- *P. lóczyi* (Pohlig, 1911) ist von folgenden obermiozänen bis unterpliozänen Fundstellen bekannt: Ungarn – Polgárdi, Fonyód, Karád, Baltavár (Pohlig 1911, 1-4), Tatarus, Hatvan, Rozsaszentmárton (Gaal 1943, 88; Kretzoi 1952, 28-31); Österreich – Himberg (Thenius 1948, 304) sowie Arsenal-

⁴ Die Nennung von *Capreolus suessenbornensis* aus Untermaßfeld bei Pfeiffer (1998, 49) nach H.-D. Kahlke (1977) beruht auf einem Irrtum. In der tatsächlich 1997 erschie-

nenen Arbeit werden sämtliche Untermaßfelder Rehfunde unter *Capreolus* sp. geführt (H.-D. Kahlke 1997, 181 ff.).

schotter/Wien (allochthone Lagerstätte; Thenius 1948, 292), Ilz (Thenius 1950, 249; Mottl 1970, 58), Nikitsch/Burgenland (Thenius 1956, 146). Thenius (1956, 147) stellte *P. lóczyi* nicht in die Verwandtschaft der Rehe, sondern in jene der heutigen Muntjakhirsche.

- *P. concudensis* (Hernandez-Pacheco, 1930) wurde aus unterpliozänen »Hipparionschichten von Conclud« (Teruel, Spanien) beschrieben und später von Franzen u. Storch (1976, 72) aus dem Unterpliozän von Dorn-Dürkheim (Rheinhausen) genannt. Nach Thenius (1948, 295) liegt eine weitgehende Übereinstimmung von *P. concudensis* mit *P. lóczyi* vor.
- *P. moldavicus* (Janovskaja, 1954) wurde von den unterpliozänen (Oberes Ruscinium, MN 15) Fundstellen Fagadyl, Lucesti und Tataresti (Moldova) beschrieben (Vangengejm et al. 1998, 63).
- *P. latifrons* Schlosser, 1924 wurde erstmals aus dem Unterpliozän (? »Pont«) der Mongolei (Schlosser 1924a, 87, 1924b, 638) und später von Dzagkso-Hajrhan 1, Hircis-Nur-Folge (Vislobokova 1983, 52) beschrieben. Auch aus China sind Funde dieser Spezies bekannt: Baode (Paote) (Pont; Zdansky 1925, 24; Teilhard de Chardin u. Young 1931, 55) und Yushe (? Pont; Zdansky 1927, 6). Schließlich wurde die Art in SE-Kasachstan, Saissan-Senke (Kalmakpay-Fauna, Karabulak-Folge, Spät-Miozän, MN 13) nachgewiesen (Vangengejm et al. 1993, 37; Sotnikova et al. 1997, 246). Von Hatvan (Ungarn) ist *Procapreolus latifrons* (als westlichstes Vorkommen) ebenfalls angegeben worden (Gaal 1943, 87, Taf. 6, 1 u. 7, 1). Die von dort vorliegenden Funde sind allerdings nach Kretzoi (in lit. 3. 8. 1998) zu geringfügig, um eine genauere Bestimmung zu ermöglichen. Gaal (1943, 76) vertritt ein obermiozänes Alter (»oberes Sarmat«) der Fundstellen um Hatvan.
- *P. rütimeyeri* (Schlosser, 1903) ist aus dem Unterpliozän (»Pontian«) der Mongolei bekannt (Schlosser 1903, 119, 1924a, 83; Zdansky 1925, 17).
- *P. jinensis* Dong et Ye, 1996 ist auf Fossilmaterial der Mittleren und Oberen Manhui-Folge (spätes Miozän) von Shanxi, China, begründet worden. Die Spezies, von der bisher Stangen- und Gebißreste vorliegen, ist durch eine geringere Körpergröße charakterisiert (Dong u. Ye 1996, 143).
- *P. wenzensis* (Czyzewska, 1960) wurde aus dem Pliozän (? Mittelpliozän, »below the cave filling with Upper Pliocene bone breccia«) Polens beschrieben (Czyzewska 1960, 299, 1968, 557). Die Spezies liegt weiterhin von den spätruscinischen Fundstellen Hadzi-Abdul (Moldova) (Vangengejm et al. 1998, 62) und Wölfersheim (Hessen) (Tobien 1977, 66) vor.
- *P. cusanus* (Croizet et Jobert, 1828) konnte bisher von Spanien bis zum Kaukasus-Gebiet durch Fossilfunde belegt werden. Diese stammen aus dem Unteren Ruscinium bis Unteren Villafranchium (MN 14-16). Die ältesten bisher bekannten Fundstellen liegen im Raume der Süd-Ukraine sowie des nördlichen Kaukasus. Croitor (1997, 11) betont, daß *P. cusanus* im östlichen Teil seines Verbreitungsgebietes (Moldova) durch eine stärkere Form vertreten ist, als in Westeuropa.
- *P. stenos* Lin et Pan, 1978 überdauerte als einzige bisher bekannte Spezies der Gattung *Procapreolus* bis in das Untere Pleistozän (Yuanmou, Yunnan, Süd-China; Lin et Pan 1978, 101).

Während Vislobokova (1994, 81), Vislobokova u. Kalmykov (1994, 218, *Capreolus* sp.) sowie Vislobokova et al. (1995, 150) die Meinung vertraten, daß *Capreolus constantini* Vislobokova et Kalmykov, 1995 von *Procapreolus wenzensis* (Czyzewska, 1960) abzuleiten ist, schloß Czyzewska (1968, 573) bereits eine solche Möglichkeit aus. Sie betrachtete *P. wenzensis* als eine Spezies, die im Pliozän erlosch. Begründet wurde ihre Auffassung damit, daß eine unmittelbare Vorform der Gattung *Capreolus* unter anderem in der Schädelanatomie weitgehend mit *Capreolus* übereinstimmen müßte, was im genannten Fall nicht zutrifft. Außerdem besitzt *P. wenzensis* obere Canini. Czyzewska (1968, 572) wies hingegen darauf hin, daß *Procapreolus cusanus* eine »moderne« Bezeichnung besaß und gewissermaßen »a position intermediate between the species of Lower Pliocene *Procapreolus* and Pleistocene and Recent roe deer of the genus *Capreolus*« einnimmt. Sie hält folglich eine Ableitung der Gattung *Capreolus* von der Evolutionsstufe des *Procapreolus cusanus* für wahrscheinlicher. Ausgehend von dem relativ geringen bislang vorhandenen Fundmaterial vertritt Lister (1984, 223-224) eine ähnliche, wohl noch etwas kritischere Position: »*C. cusanus* could be viewed as providing an evolutionary link between *Capreolus* and *Procapreolus*«.

Seit der Jahrhundertwende wurde *Cervus* s. l. *cusanus* Croizet et Jobert, 1828 von vielen Forschern in die Gattung *Capreolus* Frisch, 1775 gestellt: Pavlov [M. V. Pavlova] (1896, 7), Hilzheimer (1922, 744-745), Schlosser (1924b, 638), Thenius (1948, 293, 1972, 247), Bout u. Azzaroli (1952, 39), Alekseeva (1961, 88) etc. In jüngerer Zeit setzte sich mehr und mehr die Auffassung durch, die genannte Spezies der Gattung *Procapreolus* Schlosser, 1924 zuzuordnen.

Im europäischen Raume – von Spanien bis zum Kaukasus – sind *Procapreolus cusanus*-Populationen seit dem Unteren Ruscium bis zum Unteren Villafranchium bekannt, wobei die frühesten bisher vorliegenden Vertreter aus der südlichen Ukraine und dem nördlichen Kaukasus-Gebiet stammen und somit offensichtlich das primäre Herkunftsgebiet dieser Evolutionsstufe anzeigen. *Procapreolus ucrainicus* und *P. cusanus* sind durch einen übereinstimmenden Aufbau des Gehörns, allerdings durch Unterschiede in der Bezahnung gekennzeichnet (Cyzewska 1968, 572). *Procapreolus cusanus* besitzt im Gegensatz zu *P. ucrainicus* in der Unterkieferbezahnung teilweise nur angedeutete bis schwach entwickelte *Palaeomeryx*-Falten (vgl. auch Heintz 1970, I, 82; Stefaniak 1995, 330) und in der des Oberkiefers selten ein geringes Cingulum, die die eingeschlagene Evolutionsrichtung anzeigen.

Wir stellen *Cervus* s. l. *cusanus* Croizet et Jobert, 1828 in die Gattung *Procapreolus* Schlosser, 1924. In *P. cusanus* sehen wir einen Vertreter des europäisch-west-sibirischen Zweiges der Gattung (Abb. 2), von dem jene epivillafrankische (unterpleistozäne) Form abzuleiten ist, die wir *Capreolus cusanoides* n. sp. nennen. Die bisher angenommenen Verbindungen von *Procapreolus cusanus* zu unterpliozän-obermiozänen Ausgangsformen bleiben solange hypothetisch, bis ein aussagekräftigeres Fossilmaterial, insbesondere an Schädeln, Gebissen und Fußknochen (tele- oder plesiometacarpal), zur Untersuchung vorliegt. Spezies mit oberen Canini (*P. wenzensis* etc.) stehen außerhalb des hier betrachteten Evolutionsgeschehens (vgl. auch Thenius 1956, 147; Cyzewska 1968, 572).

Nach der zur Zeit bekannten geographischen Verbreitung der Gattung *Procapreolus* sowie nach der Verteilung von »Frühformen« der Gattung *Capreolus* einerseits und unter Einbeziehung des natürlichen rezenten Verbreitungsraumes der Gattung *Capreolus* (Heptner et al. 1966, 229, Abb. 68) andererseits liegt es nahe, für *Capreolus* ein Evolutionszentrum innerhalb Eurasiens zu vermuten (Abb. 2, II). Da bislang keine mögliche pliozäne Ausgangsform oder -gruppe für die Gattung *Capreolus* außerhalb dieses Raumes bekannt ist, frühe Gattungsvertreter aber während des Unteren bis Mittleren Villafranchiums (MN 16-17) in Transbaikalien, W-Sibirien, N-China und Mitteleuropa erscheinen (Abb. 2, 22-27), ist nach heutigem Wissensstand für *Capreolus* nur ein zentraleurasischer Entstehungsraum denkbar. Die zum Teil unterschiedliche primäre taxonomische Beurteilung jener Arten, die heute vorläufig in der Gattung *Procapreolus* zusammengefaßt werden⁵, läßt erwarten, daß bei Vorliegen geeigneterer Fossilfunde innerhalb des weiten eurasischen Verbreitungsraumes zwei oder mehrere synchrone Evolutionslinien unterscheidbar werden.

Wie bereits aufgezeigt, liegt mit *Capreolus constantini* von Udunga (Transbaikalien) der bisher älteste asiatische Nachweis der Gattung vor. Die Funde stammen aus der MN-Zone 16a. Es handelte sich dabei um große Rehe, die an die rezenten Populationen der Spezies *C. pygargus* (Pallas, 1771) erinnern. Die ältesten bisher bekannten Funde der Gattung aus Europa sind von Hajnácka I (Slowakei) sowie von Budei-2 (Moldova) bekannt geworden (*Capreolus* sp.). Sie werden ebenfalls mit MN 16 (Unteres Villafranchium) datiert.

Die Fossilfunde von Untermaßfeld, auf die eine neue Spezies *Capreolus cusanoides* n. sp. begründet wird, sind chronologisch dem Spätvillafranchium/Epivillafranchium zuzuweisen. Das Gehörn der neuen Spezies stimmt in morphologischer Hinsicht noch weitgehend mit dem von *Procapreolus cusanus* überein, erreichte aber weder die Höhe noch die extreme Abplattung der *P. cusanus*-Stange (vgl. Variationsbreite von *P. cusanus* von Étouaires in Heintz 1970, I, Taf. I-II). Allerdings erinnert das Gehörn des Rehes von Untermaßfeld auch an Varianten rezenter sibirischer Rehe (*C. pygargus*; vgl. Heptner et al.

⁵ Es war nicht zu ermitteln, ob die Typus-Spezies der Gattung *Procapreolus* Schlosser, 1924 *P. rütimeyeri* (Schlosser,

1903), *P. lóczyi* (Pohlig, 1911) oder *P. latifrons* Schlosser, 1924 ist.

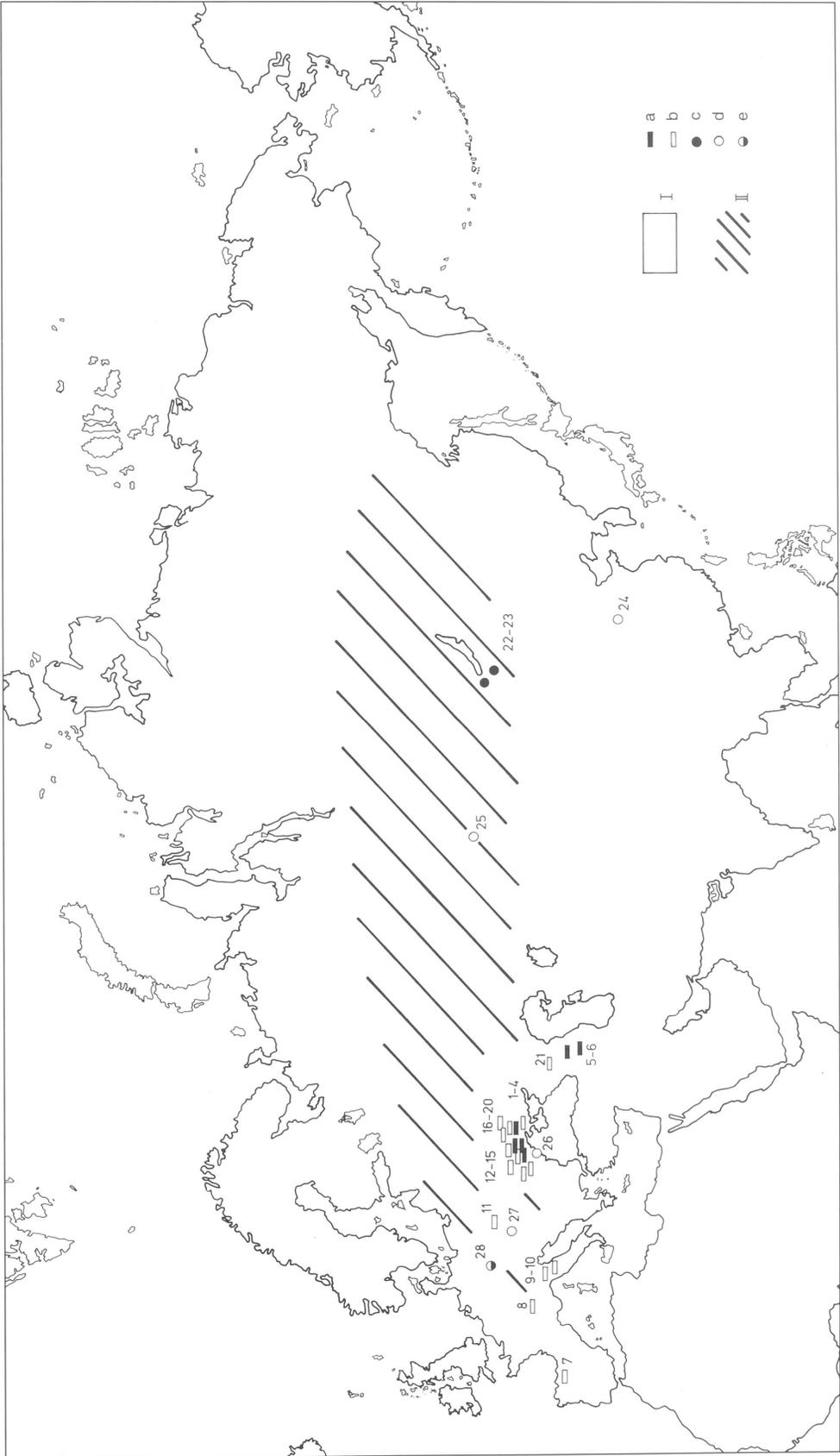


Abb. 2 Verbreitungsgebiet der Gattungen *Procacpreolus* Schlosser und *Capreolus* Frisch (Frühformen).

I Zur Zeit bekanntes Verbreitungsgebiet der europäisch-westasiatischen und zentral- bis ostasiatischen Vertreter der Gattung *Procacpreolus* (graue Flächen). Im europäisch-westasiatischen Verbreitungsgebiet wurde eine Auswahl von Fundstellen der Vertreter der hypothetischen Evolutionslinie *P. icrainicus* – *P. casanus* – *C. casanoides* (Abb. 2, 28) eingetragen (vgl. Anm. 17).

II Hypothetischer Evolutionsraum der Gattung *Capreolus*

Europäisch-westasiatisches Verbreitungsgebiet der Gattung *Procacpreolus* mit ausgewählten Fundstellen der Spezies *P. icrainicus* und *P. casanus*.

Procacpreolus icrainicus Korotkevic, 1965

Vorkommen: Ukraine, Kaukasus, Transkaukasien (Obermiozän bis Unterpliozän)

Fundstellen (a)

1. Novoukrainka bei Budenivka, Razdel'nanskij rajon, Odessa-obl (Korotkevic 1970, 74, Abb. 22, »Sarmat«; Dubrovo u. Kapelist 1979, 55, Nr. 196, »Meot«)
2. Novoelizavetovka, Siraevskij rajon, Odessa-obl., »Sarmat« (Korotkevic 1970, 74; Dubrovo u. Kapelist 1979, 54, Nr. 195)
3. Belka, Ivanovskij rajon, »Meot« (Korotkevic 1970, 74, 186, Abb. 29; Dubrovo u. Kapelist 1979, 50, Nr. 182, *Procacpreolus* cf. *icrainicus*)
4. Cerevitschny, Odessa-obl., »Meot« (Korotkevic 1970, 74, 186, Abb. 30, *Procacpreolus* sp.)
5. El'dari, Eldari-Steppe, Transkaukasus, »Oberes Sarmat«, MN 10 (Aleksjev 1929, 201; Korotkevic 1970, 74, 95-96; Vislobokova 1994, 81; Mein 1990, 77)
6. Rustavi, südlich Tbilisi (Korotkevic 1970, 74)

Procacpreolus casanus (Croizet et Jobert, 1828)

Vorkommen: NE-Spanien, Zentral-Frankreich, Italien, Rumänien, Polen, Ukraine, Kaukasus, Transkaukasien (Pliozän)

Fundstellen (b)

7. Villaroya, Logroño, NE-Spanien, Unterer Villafranchium, MN 16a (Aguirre u. Morales 1990, 8)
8. Errouaires, Französisches Zentralmassiv, Unterer Villafranchium, MN 16a (Heintz 1970, I, 90). Der Nachweis von *V. alette* (Heintz 1970, II, 206) ist nicht sicher.
9. Montopoli, südwestlich Florenz, Italien, Unterer Villafranchium, MN 16b (Masini et al. 1994; Abbazzi et al. 1995, 344; Benvenuti et al. 1995, 458). Dazu tritt möglicherweise noch die Fundstelle Fornace Gagnoli bei San Donato nahe Vinci westlich von Florenz (Azzaroli 1992, 21).

chium, MN 16b (Masini et al. 1994; Abbazzi et al. 1995, 344; Benvenuti et al. 1995, 458). Dazu tritt möglicherweise noch die Fundstelle Fornace Gagnoli bei San Donato nahe Vinci westlich von Florenz (Azzaroli 1992, 21).

10. Aulla, Val di Magra, nördliche Appenninen, Unterer Villafranchium, MN 16 (Abbazzi et al. 1995, 344)
11. Weze-2, Dzialoszyn, südliches Polen, Unterer Villafranchium, MN 16 (Stefaniak 1995, 330)
12. Beresti, Rumänien, Unterer Ruscinium (Parscovian), MN 14b (Macarovic 1972a, 566, 1972b, 94; Radulescu u. Samson 1995, Tab.)
13. Malusteni, Rumänien, Oberes Ruscinium (Siensian), MN 15a (Macarovic 1972a, 566, 1972b, 95; Radulescu u. Samson 1995, Tab.)
14. Vozniseny, Leovskij rajon, Moldova, Unterpliozän (Godina u. David 1973, 57, *Procacpreolus* sp.)
15. Koculiná, Komratskij rajon, Moldova, Unterpliozän (Godina u. David 1973, 59, *Procacpreolus* sp.)
16. Černaá Losina, Stepnaá Dolina, Nikolaevskaá obl., Süd-Ukraine, Pliozän (Korotkevic 1970, 98, 188, Abb. 35; Dubrovo u. Kapelist 1979, 66)
17. Andreevka, Nikolaevskaá obl., Berezenskij rajon, Miozän (Korotkevic 1970, 102, *Procacpreolus* cf. *casanus*; Dubrovo u. Kapelist 1979, 50, »Meot«, *P. casanus*)
18. Nerubay bei Odessa (Nordmann 1860, 242, »tertiäre Ablagerungen«; Pavlova 1896, 4, *Capreolus casanus*)
19. Fundstelle im Kreis Akkerman bei Odessa (Venükova 1902, 19, tertiäre *Capreolus*-Funde). Thénus (1948, 295) stellte das Material zu *P. löczyi*.
20. Kučurgan Dolina, Novopetrovka, Odessa-obl., Ukraine, Unterpliozän (Korotkevic 1970, 106, Abb. 38-40, *Procacpreolus* cf. *casanus*; Dubrovo u. Kapelist 1979, 79-80, *P. casanus*)
21. Kosákinskij kar'er, Stavropol, Vorkaukasus (Vereságin 1959, 52, Abb. 25, 5, *Capreolus* sp.; Alekseeva 1961, 87-88, *Procacpreolus* sp.; Korotkevic 1970, 107, *Procacpreolus* cf. *casanus*; Alekseeva u. Svyreva 1986, 123, *Procacpreolus* cf. *casanus*)

Zentral- bis ostasiatisches Verbreitungsgebiet der Gattung *Procacpreolus*

Procacpreolus jinensis Dong et Ye, 1996

Vorkommen: Shanxi (spätes Miozän)

Procacpreolus ruetimeyeri (Schlosser, 1903)

Vorkommen: Mongolei, Shanxi (Anlo) (spätes Miozän bis frühes Pliozän)

Procacpreolus latifrons Schlosser, 1924

Vorkommen: Mongolei (Dzagkso-Hajran 1, Ebene der

Großen Westseen), nördliches Zentral-China (Baode-Gebiet und Yushe-Becken) (Unterpliozän)

Weiter nach Westen hin liegen Funde von *Procacpreolus* sp. aus dem Irtysch-Gebiet von Gusingj Perélet, Pavlodar vor (Savimov 1972, 132; Aubekeova-Tleuberdina 1977, 76). Von Esekartkan, SE-Kasachstan, wird *Procacpreolus*? angegeben (Tleuberdina 1982, 61).

Procacpreolus stenos Lin et Pan, 1978

Vorkommen: Yunnan (Unterpleistozän)

Es ist anzunehmen, daß die europäischen und asiatischen Nachweise der Gattung *Procacpreolus* Teile eines ehemals kontinuierlichen Areals dokumentieren.

Eurasisches Verbreitungsgebiet früherer Vertreter der Gattung *Capreolus* Frisch, 1775

Capreolus constantini Vislobokova et Kalmykov, 1995
Vorkommen: Transbaikalien (Spätpliozän)

Fundstellen (c)

22. Udunga, Transbaikalien, MN 16a (Vislobokova u. Kalmykov 1994, 222; Vislobokova et al. 1995, 146)
23. Beregováá, Transbaikalien, MN 16b (Vislobokova et al. 1993, 556; Vislobokova et al. 1995, 149)

Capreolus sp.

Vorkommen: Shanxi, W-Sibirien, Moldova, Slowakei (Spätpliozän)

Fundstellen (d)

24. Tunliu, Shanxi, MN 16b (Zong et al. 1982, 247; Li et al. 1984, Tab.; Dong u. Ye 1996, 141)
25. Podpusk-Lebáz'e, Kasachstan, MN 17 (Vislobokova 1996, 7, Pl. 5, 3a-b)
26. Budej-2, Vulkanestskij rajon, Moldova, MN 16 (Godina u. David 1973, 56)
27. Hajnáčka, Slowakei, MN 16 (Fejfar et al. 1990, 52)

Capreolus casanoides n. sp.

Vorkommen: Mitteleuropa (Unterpleistozän)

Fundstelle (e)

28. Untermaßfeld, Thüringen

1966, 234, mittlere Reihe). Sowohl die transbaikalische Frühform der Gattung *Capreolus* von Udunga als auch die zentraleuropäische von Untermaßfeld sind durch eine starke Reduktion beziehungsweise das Fehlen archaischer Elemente im Zahnbau (*Palaeomeryx*-Falte, Cingulum im Oberkiefergebiss) gekennzeichnet. Sie entstammen offensichtlich einer Wurzel, die dem Evolutionsniveau des *Procapreolus cusanus* (Unteres Ruscinium bis Unteres Villafranchium) entsprechen dürfte und mit großer Wahrscheinlichkeit im Kontaktgebiet Zentral-/Nordeurasien zu lokalisieren ist (vgl. auch Vislobokova 1994, 82).

Die asiatische (sibirische) Rezentform *C. pygargus* zeigt stärkere Anklänge an die Ausgangsform der Gattung *Procapreolus*, während die rezenten europäischen Rehe (*C. capreolus*) eine Weiterentwicklung mit Anpassung an das atlantisch-mediterran beeinflusste Klimagebiet Europas widerspiegeln (Abb. 2). Ob es sich bei den genannten Rezentformen um zwei separate Spezies oder nur um Subspezies handelt, ist umstritten (Heptner et al. 1966, 233). Die chronologische Fossilabfolge zeigt, daß sich *C. capreolus* als Reh des atlantisch-mediterran beeinflussten Verbreitungsareals im Laufe der Entwicklung vom Ausgangstypus der Gattung *Procapreolus* entfernte, die sibirische Rezentform dagegen betonte Anklänge an *Procapreolus* konservierte (vgl. auch Korotkevic u. Danilkin 1992, 20).

Neben der ältesten bisher bekannten *Capreolus*-Spezies, *C. constantini* von Udunga (MN 16a) und Berigovaâ (MN 16b) (beide Transbaikalien) liegt ein weiterer früher *Capreolus*-Nachweis aus der Podpusk-Lebâze-Faunenfolge (West-Sibirien südlich Pawlodar, Ende MN 17/post MN 17) vor. Leider handelt es sich hier nur um ein isoliertes schädelechtes Stangenbruchstück, das wenige Zentimeter oberhalb der Rose abgebrochen ist (Vislobokova 1996, 7; *Capreolus* sp., »uppermost part of the sandy member of Pliocene sediments«, »MN 18«). Weiter westlich wird aus der limnischen Beckenfüllung von Hajnácka (MN 16, Fejfar et al. 1990, 52) ebenfalls *Capreolus* sp. genannt. Chronologisch wie geographisch schließt sich die neue Spezies aus dem Spätvillafranchium/Epivillafranchium von Untermaßfeld an. Auch aus China liegt ein spät-unterpleistozäner Fund von Tunliu (SE-Shanxi, Xicun-Fauna, Zong et al. 1982, 246) vor.

Chronologische Stellung und geographische Lage der aufgezählten frühen *Capreolus*-Funde unterstützen die Annahme eines zentral-nordeurasischen Evolutionszentrums der Gattung, aus der sich auch die Anpassung der ursprünglichen Reh-Populationen an die globale Abkühlungs-Periode der Zeitspanne 3,8-3,5 Ma B. P. erklärt (vgl. auch Vislobokova 1994, 82).

Zusammenfassend ist festzustellen, daß während des Untervillafranchiums (MN 16) bzw. zeitlicher Äquivalente sowohl in E-Sibirien als auch in Mitteleuropa *Procapreolus* bereits durch *Capreolus* ersetzt war.

Die nächstjüngere, dem Unteren Mittelpleistozän entstammende europäische Rehform *Capreolus suessenbornensis* Kahlke, 1956 (Süßenborn, Mosbach usw.) zeigt in der Gestaltung des Gehörns einerseits noch geringe Anklänge an frühere Formen (H.-D. Kahlke 1956, I, Taf. 20-21, Abb. 37), andererseits schließt die Population von Süßenborn bereits Vertreter des »atlantischen Typus« ein (H.-D. Kahlke 1956, I, Abb. 38).

Im glazialen Oberpleistozän Mitteleuropas ist der Zuzug »östlicher« Rehe (H.-D. Kahlke 1975, 230-231) festzustellen. Die entsprechenden Interglazialformen hingegen besitzen bereits das typische Gehörn der »atlantischen Waldform«. Die durch Einkreuzungen in historischer Zeit teilweise veränderten rezenten Bestände Europas können bei diesen Betrachtungen übergangen werden.

2.2. Familie: Cervidae Gray, 1821

Gattung: *Alces* Gray, 1821

Alces carnutorum (Laugel, 1862)

Nach Vorliegen bereits einer zu *Alces carnutorum* gehörigen Mandibelhälfte aus Untermaßfeld (H.-D. Kahlke 1995) ist nunmehr ein zweites Fundstück mit der Zahnreihe P₃-M₃ sin. verfügbar.

Linker Mandibelast IQW 1997/26 001 (Mei. 25 530) (Taf. 73, 1-2)

Das Stück gehört einem zweiten Individuum von Untermaßfeld an. Es gestaltet sich etwas kräftiger als das bereits beschriebene Fundstück IQW 1994/24 746 (Mei. 24 275). Der Mandibelkörper ist nur ein-

seitig erhalten. Die Zähne der Reihe (P₃-M₃) sind vollständig vorhanden, allerdings teilweise verdrückt. Die Zahnmaße können somit nur gerundet (in vollen mm) angegeben werden.

Maße (in mm): P₃-P₄ = 72,0 M₁-M₃ = 103,0 P₃-M₃ = 148,0

Die Werte der Molarenreihe M₁-M₃ liegen bereits im unteren Bereich der Variationsbreite von *Alces latifrons* (Johnson, 1874).

Insgesamt gehören die inzwischen bekannten *Alces*-Funde von Untermaßfeld zu 4-5 Individuen.

Neue Informationen zu sehr alten Elch-Funden aus Transbaikalien haben dazu beigetragen, das bisherige Wissen zur Evolution und Verbreitung dieser Tiergruppe in Eurasien wesentlich zu bereichern (H.-D. Kahlke 1990, 86). Von Udunga (MN 16a; Vislobokova et al. 1993, 556, 1994, 130, 1995, 153) liegen inzwischen geringe schädelechte Stangenbruchstücke vor, die als die ältesten zur Zeit bekannten Elch-Reste anzusehen sind. Leider erlauben die bisherigen Stücke noch keine genauere spezifische Zuordnung (*Alces* sp.). In Verbindung mit den frühen südost- und zentralasiatischen Elch-Funden von Navruho (Tadjikistan, Oberpliozän, MN 16-17; Vislobokova 1988, 97) und Podpusk (West-Sibirien, spätes Plio- und Pleistozän, MN 17; Vislobokova 1986, 240) zeichnet sich nunmehr eine Verbreitung früher Elche von Westeuropa (Senèze, MN 17) bis Transbaikalien ab. Dabei liegen die bislang ältesten Nachweise aus dem östlichen Teil des Verbreitungsraumes vor.

2.3. Familie: Cervidae Gray, 1821

Gattung: *Eucladoceros* Falconer, 1868

Eucladoceros giulii Kahlke, 1997

Unter den Neufunden der Spezies *Eucladoceros giulii* aus Untermaßfeld befindet sich ein Schädelbruchstück mit Geweih, das bereits in der Erstbeschreibung (H.-D. Kahlke 1997) erwähnt wurde⁶. Das teilweise erhaltene Calvarium IQW 1990/23 672-75 (Mei. 23 201-04) trägt das bislang einzige Verf. bekannte Geweih vom zweiten Kopf eines *Eucladoceros*-Hirsches entsprechender stratigraphischer Stellung. Das Individualalter des Tieres ist mittels der erhaltenen Oberkieferbezaehlung zu bestimmen (Taf. 74, 1-3). Da die Milchzähne der Zahnreihen D²-M² dex. und D²-M³ sin. teilweise stark abradiert sind, aber noch vollständig im Oberkiefer stehen, die M¹-M² nur geringe Ankaueung zeigen sowie der M³ sin. als vollständig entwickelter, aber noch nicht in die Abrasionsebene eingeschobener Zahn vorliegt, ist das Sterbealter des Hirsches mit etwa 24-25 Monaten anzugeben. Erst zu Beginn des dritten Lebensjahres wird das Milchgebiß innerhalb von 3-4 Monaten durch das definitive Prämolarengebiß ersetzt und der letzte Molar tritt in die Abrasionsebene ein⁷.

Oberkieferzahnreihe sin. IQW 1990/23 675 (Mei. 23 204) (Taf. 74, 2)

Von genanntem Gebiß sind die Reihen D²-M² dex. und D²-M³ sin. erhalten. Eine detaillierte Beschreibung wird für die linke, vollständig vorliegende Zahnreihe sowie einen weniger abradierten Vergleichsfund gegeben.

D²: Protocon und Hypocon sind lingual durch einen tiefen Einschnitt getrennt. An der Zahnbasis, zwischen Protocon und Hypocon steht eine geringe, basalsäulenförmige Bildung (vgl. Entostyl der Molaren). Da der D² stark abgekaut ist, können Einzelheiten des Zahnbaues nur an einem anderen entsprechenden Fossil der gleichen Fundstelle aufgezeigt werden, nämlich an dem teilweise erhaltenen Oberkiefergebiß mit D²-D⁴ dex. et sin. IQW 1995/25 081 (Mei. 24 610). Das Parastyl ist hier betont ent-

⁶ Bei Abschluß des Manuskriptes zur ersten Beschreibung der Untermaßfelder Cerviden im Jahre 1989 war die Präparation des Schädelfundes IQW 1990/23 672-75 (Mei. 23 201-04) noch nicht beendet. In der entsprechenden Publikation (H.-D. Kahlke 1997, 229) konnte daher nur die

bereits präparierte linke Geweihstange beschrieben und abgebildet werden. Nunmehr wird der vollständige Fund vorgelegt (Taf. 74, Fig. 1-3).

⁷ Dieser Bestimmung wurden die von *Cervus elaphus* bekannten Daten zugrunde gelegt.

wickelt, ebenfalls das Paracon. Auch labial ist die Trennung Parastyl/Paracon und Metacon/Metastyl durch eine flachgewölbte Eintiefung markiert.

D³: Der stark abradierte Zahn ist molarisiert. Der hintere Flügel des Hypocons zeigt den Sporn der Molaren. Eine basalsäulenartige Bildung fehlt. Am oben genannten Vergleichsfund ist die entostylartige Bildung gering entwickelt. Dazu zeigt der entsprechende Vergleichszahn ausgeprägte Basalleisten an Vorder- und Hinterprisma (Cingulum).

D⁴: Der vierte Milchzahn ist ebenfalls stark abgekaut, so daß nicht alle Einzelheiten erkannt werden können. Er ist vollständig molarisiert. Bei dem oben genannten Vergleichsfund verdickt sich das Cingulum zwischen Protocon und Hypocon zu einem »Entostyl«.

M¹: Die Molaren des definitiven Gebisses sind wenig, zum Teil nicht abradiert. In Übereinstimmung mit anderen Spezies der Gattung (z.B. *Eucladoceros senezensis* Depéret, 1910) ist das Entostyl am M¹ am stärksten entwickelt. Es baut sich aus zwei Spitzen auf, die jeweils wie ausgezogene Basalleisten erscheinen. Auch die Basalleisten selbst sind betont angelegt. Das Hypocon zeigt ausgeprägt den Sporn aller Molaren.

M²: Am M² sind Parastyl und Mesostyl stärker ausgeprägt als am M¹. Das noch nicht abradierte Mesostyl läuft in eine abgestumpfte Spitze aus. Das Entostyl ist geringer entwickelt als am M¹.
M³: Am M³ sind Parastyl und Mesostyl am stärksten ausgebildet. Der vorliegende M³ ist noch nicht in die Abrasionsebene eingeschoben, so daß keine Einzelheiten über die Ausbildung der Zahnbasis angegeben werden können. Vergleichsfunde der gleichen Spezies vom gleichen Fundort zeigen eine recht variable Stärke und Ausbildung von Basalleisten und -säulen.

	D ²	D ³	D ⁴
Länge an der Basis	21,5	22,6	21,4
Breite	14,0	18,0	21,0
	M ¹	M ²	M ³
Länge an der Basis	22,8	25,2	26,0
Breite (Vorderprisma)	24,0	25,1	–
Breite (Hinterprisma)	23,5	24,0	–

$$D^2-D^4 = 64,2$$

$$M^1-M^3 = 78,2$$

$$D^2-M^3 = 129,9$$

Tab. 4 Linke Oberkieferbezahnung IQW 1990/23 675 (Mei. 23 204) (Maße in mm)⁸.

Leider fehlen bisher von Untermaßfeld einigermaßen erhaltene reife Geweihe von *Eucladoceros giulii*. Das hier beschriebene Fossil ist der vollständigste Geweihfund der genannten Fundstelle.

2.4. Familie: Cervidae Gray, 1821

Gattung: *Cervus* s. l.

Cervus s. l. *nestii* Forsyth Major, 1879

Cervus s. l. *nestii vallonnetensis* de Lumley, Kahlke, Moigne et Moullé, 1988

Auf die Funde des fossilen Hirsches aus der Grotte du Vallonnet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes Maritimes) wurde 1988 die Subspezies *Cervus* s. l. *nestii vallonnetensis* begründet. Mit dem Fossilfund IQW 1992/24 201 (Mei. 23 730) liegt nun von Untermaßfeld der erste teilweise erhaltene Schädel mit Geweihstange dieser Subspezies vor.

Schädelbruchstück IQW 1992/24 201 (Mei. 23 730) (Taf. 75, 3)

Von diesem Schädel ist nur das Cranium cerebrale mit der linken Geweihstange erhalten. Auffallend ist

⁸ Die Maße mußten an den im Verband der Zahnreihe stehenden Zähnen genommen werden.

die starke Reliefbildung am Os occipitale. Die Stange steht auf relativ hohem Rosenstock und zeigt somit einen juvenilen Hirsch an. Die Basalsprosse (»Augsprosse«) ist abgebrochen, auch die Spitze der vorderen »Gabelsprosse« fehlt. Die Stange endet in einer Gabel, wobei beide Distalsprossen nach innen gebogen sind. Der genannten individuellen Altersbestimmung entspricht die etwa 1,30m vom Schädelrest entfernte geborgene linke Oberkieferzahnreihe IQW 1994/24 451 (Mei. 23 980), die wahrscheinlich dem gleichen Schädel angehörte.

Länge der Stange von der Unterkante der Rose bis zur Spitze der Hintersprosse (entlang der Stange)	ca. 750
Länge der Stange von der Unterkante der Rose bis zur Gabelung	ca. 420
Länge der Hintersprosse	ca. 330

Tab. 5 Geweihstange des Fundes IQW 1992/24 201 (Mei. 23 730) (Maße in mm).

Zahnreihe P²-M³ sin. IQW 1994/24 451 (Mei. 23 980) (Taf. 75, 1-2)

Nach der Abrasion der Zähne zu urteilen erreichte dieser Hirsch ein Alter von 2-3 Jahren.

P²: Die labiale Außenwand ist relativ lang, das heißt, die Basallänge des P² ist etwas größer als jede der beiden folgenden Prämolaren. Das Parastyl ist gering ausgebildet, ebenfalls das Paracon, das Metastyl nur angedeutet. Zwischen Protocon und Hypocon verläuft eine tiefe vertikale Furche, wobei die linguale Zahnwand tief getrennt wird und somit Protocon und Hypocon im oberen Drittel des Zahnes getrennt stehen.

P³: Am P³ ist das Parastyl stärker ausgebildet, geringer das Paracon. Stark dagegen ist das Metastyl entwickelt. Der Zahn zeigt keine Furchung bzw. Trennung der lingualen Zahnwand.

P⁴: An diesem Zahn ist das Parastyl am stärksten ausgebildet, das Paracon tritt zurück und das Metastyl ist ebenfalls weniger betont entwickelt. Basal wird am Protocon eine kurze und sehr gering ausgebildete Basalleiste (Cingulum) erkennbar.

Die Molaren des Oberkiefers sind mehr uniform gestaltet. Charakteristisch sind die sehr gering entwickelte Basalleiste sowie das entsprechende Entostyl.

M¹: Das Parastyl ist betont ausgebildet und verdickt sich in Richtung Zahnbasis, ebenfalls das Mesostyl. Das Metastyl ist ohne basale Verdickung säulenförmig ausgebildet. Der Zahn zeigt am Vorderprisma ein geringes Cingulum und zwischen Protocon und Hypocon ein relativ schwaches, in zwei Spitzen getrenntes Entostyl.

M²-M³: Beide Molaren weisen jeweils ein stark entwickeltes Parastyl und Mesostyl auf. Auch das Metastyl ist am M² und M³ stärker ausgebildet als am M¹. Am M² ist das Entostyl geringer ausgeprägt, ein basales Cingulum verläuft vom Entostyl entlang der Basis von Protocon und Hypocon. Der M³ zeigt nahezu die gleiche Ausbildung an der lingualen Zahnkronenbasis.

	P ²	P ³	P ⁴
Länge an der Basis	13,6	ca. 12,5	11,1
Breite	11,5	-	15,3
	M ¹	M ²	M ³
Länge an der Basis	17,0	18,4	18,6
Breite (Vorderprisma)	17,6	20,3	18,6
Breite (Hinterprisma)	17,4	19,0	17,1

$$P^2-P^4 = 39,0$$

$$M^1-M^3 = 54,6$$

$$P^2-M^3 = 90,5$$

Tab. 6 Oberkieferbezahnung IQW 1994/24 451 (Mei. 23 980) (Maße in mm).

Schädelechte Stange IQW 1989/23 251 (Mei. 22 770) (Taf. 76, 1)

Die zweite mehr oder weniger vollständig erhaltene schädelechte Stange gleicher Geweihform stammt von einem älteren Hirsch, wenngleich die Schädelnähte auch hier noch nicht ganz verwachsen sind. Die starke Rose ist ebenmäßig ausgebildet, die Perlung der Stange ist auf die Basalsprosse und die unteren Partien der Stange begrenzt. Der Winkel zwischen Stange und der aufgebogenen Basalsprosse (»Aug-sprosse«) stimmt mit dem anderer Geweihfunde dieser Subspezies überein. Eine »Mittelsprosse« fehlt. Die Stange endet in einer Gabel. Beide Distalsprossen sind wenig oberhalb ihrer Basis abgebrochen. Leider ist in diesem Falle das Individualalter nicht durch zugehörige Zahnfunde zu bestimmen.

Länge der Stange von der Unterkante der Rose bis zum Abbruch der vorderen Gabelsprosse (entlang der Stange gemessen)	ca. 580
Umfang des Rosenstocks	ca. 138
Umfang der Rose	ca. 215
größter Durchmesser der Rose	ca. 75
Länge der Basalsprosse (von der Oberkante der Rose entlang der Biegung bis zur Spitze gemessen)	ca. 225

Tab. 7 Schädelechte Stange IQW 1989/23 251 (Mei. 22 770) (Maße in mm).

Unter den Neufunden von Untermaßfeld liegt weiterhin ein teilweise erhaltenes Geweih des gleichen Typs vor, welches noch nicht aus seinem Fundblock freigelegt und präpariert wurde.

Die genannten drei Geweihfunde des »kleinen Cerviden« von Untermaßfeld, die eine Rekonstruktion der Stange beziehungsweise des Geweihs erlauben, zeigen einen Typus an, der ein »Sechsergeweih« als Endstufe ausweisen könnte. Insbesondere spricht die recht starke Stange IQW 1989/23 251 (Mei. 22 770) für eine solche Folgerung. Die Geweihform der »Sechserstufe« ist bereits aus dem Unteren Villafranchium Europas von Étouaires (*Cervus* s. l. *pardinensis* Croizet et Jobert 1828, vgl. Heintz 1970) bekannt. Azzaroli (1992) nannte diese Spezies *Pseudodama pardinensis*⁹. Innerhalb der Evolutionsreihe des *Cervus* s. l. *nestii* unterscheidet Azzaroli (1992) drei Spezies (*Pseudodama lyra*, *P. nestii*, *P. farnetensis*), die das »Sechsergeweih« als Stufe der Geweihentwicklung in ihrer individuellen Variationsbreite einschließen¹⁰. Bisher liegt nur von *Cervus* s. l. *nestii* die »Achterstufe« der Geweihbildung vor (zuletzt Azzaroli 1992, Taf. 4, 1a-c). Da unter den Geweihfunden von *Cervus* s. l. *nestii*¹¹ beide Geweihstufen bekannt sind, könnte auch von der Spätform aus Farneta und Untermaßfeld (*C. s. l. nestii vallonnetensis*) das Achterstadium erwartet werden. Die geringe Anzahl der von beiden Fundstellen vorliegenden Geweihreste könnte die Ursache für ein bisheriges Fehlen derartiger Stücke sein. In diesem Zusammenhang ist interessant, daß der Morphotyp »*Dama nestii eurygonos*« Azzaroli, 1948 mit leicht nach innen gebogenen Distalsprossen sich auch im Fossilmaterial von Untermaßfeld abzeichnet (Taf. 75, 3). Zur Frage der Zuweisung europäischer (villafrankischer) Fossilformen zu *Axis* bzw. zu einer neuen Gattung *Euraxis* äußerten sich Stefano u. Petronio (1998, 37) sowie Pfeiffer (1999, 165).

Die jahreszeitliche Einordnung der Masseneinlagerung von mehr oder weniger vollständigen Kadavern in das Leichenfeld von Untermaßfeld läßt sich aus dem Verhältnis schädelechter Stangen zu Abwürfen der von *Cervus* s. l. *nestii vallonnetensis* vorliegenden Geweihfunde ableiten. Insgesamt liegen von der Untermaßfelder Population 32 schädelechte Stangen beziehungsweise Stangenbruchstücke mit erhalte-

⁹ Zu *Pseudodama* vgl. H.-D. Kahlke (1997, 195).

¹⁰ *P. lyra* (Azzaroli 1992, 7, Taf. 1, 1a-c), *P. nestii* (Azzaroli 1992, 12-13, Taf. 1, 2a-b, 3a-b), *P. farnetensis* (Azzaroli 1992, 19-20, Taf. 5, 2a-b, 3a-b). *Cervus* s. l. *nestii vallonnetensis* Lumley, Kahlke, Moigne et Moullé, 1988 besitzt gegenüber *P. farnetensis* (1992) die Priorität (vgl. Taf. 75-76).

¹¹ Azzaroli 1992, Taf. 4: *P. nestii*, Upper Valdarno, IGF 363 = Neotyp. Wenn der Name einer Spezies, von der kein Holotyp ausgewiesen wurde (1879), übernommen wird, sollte man von Neotyp sprechen (vgl. Heintz 1970, 68; Azzaroli 1992, 12).

ner Basis (16 dex., 16 sin.) sowie drei teilweise erhaltene Schädel mit beiden Stangen (Bruchstücke) vor. Diesen stehen ein Abwurfstangenbruchstück sowie ebenfalls drei Schädel beziehungsweise Schädelbruchstücke gegenüber, die von Hirschen stammen, die bereits abgeworfen hatten. Ein solches Verhältnis (35:4) zeigt an, daß genannte Cerviden, von wenigen Ausnahmen abgesehen, während der Zeitspanne Anfang Oktober bis Ende März/Anfang April verendeten¹², also zu einer Jahreszeit, die reich an Niederschlägen war. Geschwächte oder vom Hochwasser eingeschlossene Tiere (auch anderer Arten) fielen den Fluten zum Opfer und wurden im Raum der heutigen Fundstelle akkumuliert.

3. Zur Frage des Evolutionszentrums der Gattung *Cervus* Linnaeus, 1758 und des frühesten Vorkommens der Rothirsche (Elaphinen) in Zentral-Europa

In unserem Zusammenhang kommt der von Dmanisi (Kleiner Kaukasus, Georgien) beschriebenen Spezies *Cervus* s. l. *perrieri* Croizet et Jobert, 1828 (Vekua 1995, 119) besondere Bedeutung zu. Der entsprechende Fundhorizont gehört zum »Unteren« Komplex der Sal'ca-Achalkalaki-Folge, die chronologisch in den Grenzbereich Oberes Akčagyl/Unteres Apsheron gestellt wird (spätes Pliozän bis frühes Unterpleistozän) (Sologasvili et al. 1995, 73)¹³. Es handelt sich um einen großen Cerviden, der in seiner Geweihform sowie in Anzahl und Anordnung der Geweihsprossen (reifes Geweih) noch Anklänge an die untervillafrankische Spezies *Cervus* s. l. *perrieri* erkennen läßt. Darüber hinaus zeigt der Dmanisi-Cervide aber in der betont quergestellten, basal verbreiterten und verplatteten distalen Gabel wie auch in der relativ hohen, schmalen Form des Mandibelkörpers (Vekua 1995, Taf. 42, Abb. 3) eine neue Entwicklungstendenz an. Mit der Anlage eines accessorischen »Geweihknopfes«, wie er mitunter auch bei *Cervus* s. l. *nestii* zu finden ist (Taf. 76, 2), oder einer accessorischen zweiten Basalsprosse (Eissprosse) wäre hier das »Elaphinen-Stadium« erreicht. Da von Dmanisi nur wenige Geweihreste vorliegen, wäre eine Vermehrung des Materials durch weitere Ausgrabungen wünschenswert.

Die genannte Cerviden-Spezies unterscheidet sich in der schlanken, grazilen Form der Stange und in der Ebenmäßigkeit der Geweihbildung von der untervillafrankischen Form des *Cervus* s. l. *perrieri* von Étouaires (Heintz 1970, I, Taf. XV-XVII). In der Höhe des Mandibelkörpers kommt sie den Elaphinen nahe. Wir sehen in besagter Cervidenform von Dmanisi, ein »Übergangsstadium« ohne zweite Basalsprosse (?), das bereits in die Gattung *Cervus* s. str. (Elaphinen) gestellt werden sollte, wie dies auch Vekua (1995, 119; *Cervus*) vertrat. Wir schlagen vor, den von Vekua (1995, 119-121) beschriebenen und zu *Cervus perrieri* Croizet et Jobert gestellten Cerviden von Dmanisi als neue Art *Cervus abesalomi* zu führen:

- Synonymie: *Cervus perrieri* Croizet et Jobert, 1828 (Vekua 1995, 119).
- Derivatio nominis: nach dem Vornamen des bekannten georgischen Paläontologen Abesalom Vekua.
- Holotypus: linke schädelechte Stange D. 1495 (Vekua 1995, Taf. 39, Fig. 1).
- Paratypen: Mandibelbruchstück mit P₂-M₃ sin. (Vekua 1995, Taf. 42, Fig. 3), Skelettreste der Hinterextremität (Vekua 1995, Taf. 43).
- Locus typicus: Dmanisi, ca. 100 km südlich von Tbilisi, Georgien.
- Stratum typicum: »Unterer« Komplex der Sal'ca-Achalkalaki-Folge, spätes Pliozän bis frühes Unterpleistozän, MN 17.
- Diagnosis: Cervide der Gattung *Cervus* Linnaeus, 1758.
- Differentialdiagnosis: *Cervus abesalomi* n. sp. ist als der älteste bisher bekannte Elaphine (Gattung *Cervus* s. str.) anzusehen. Er schob bereits ein Geweih, das bis auf das mögliche Fehlen der Eissprosse (2. Basalsprosse) mit dem der frühmittelpleistozänen Spezies *Cervus acoronatus* Beninde von Süßenborn und Tiraspol (»Ostformen«) übereinstimmt.

¹² Nach dem vorwiegend mediterran geprägten Verbreitungsgebiet der fossilen Spezies/Subspezies *Cervus* s. l. *nestii vallonnetensis* haben wir uns hier an den Daten des rezenten Damwildes orientiert, dessen primäres Verbreitungsgebiet ebenfalls vorwiegend im Raume nördlich und östlich des Mittelmeeres lag.

¹³ Die Bearbeitung der Kleinsäugerfauna bestätigte die Stellung dieses Horizontes nahe der Plio-Pleistozän-Grenze (früher Abschnitt des Oberen Villányiums und Biharium, Muschelivili 1995, 182; vgl. auch Maisuradze 1995, 48).

Das bisher bekannte Verbreitungsgebiet von *Cervus* s. l. *perrieri* Croizet et Jobert, 1828 erstreckt sich – grob umrissen – von Spanien (Villaroya; Heintz 1970, I, 222) über Frankreich (Étouvelles, ? Viallette; Heintz 1970, I, 222) bis nach Niederösterreich (*Cervus* cf. *perrieri*; Thenius 1978, 116), Rumänien (Covrigi- und Tulucesti-Gebiet, Iaras-2; Radulescu u. Samson 1995, 378-380, Tab.) und Rußland (Zuravlevka bei Tul'cino¹⁴, Raum Podolsk; Pavlova 1896, 4 sowie Andiashevka, Bezirk Odessa; Borissâk u. Belâeva 1948, 85). Die Funde stammen meist aus dem Unteren Villafranchium (Zone MN 16a). Dazu tritt eine Fundstelle in der Türkei (Çalta nordwestlich von Ankara), die mit MN 15 (Ruscium) gleichgestellt wird¹⁵. Ob eine Ableitung des *Cervus abesalomi* n. sp. von *Cervus* s. l. *perrieri* vertreten werden kann, ist zur Zeit nicht zu belegen, da sichere Zwischenstufen fehlen¹⁶.

Im reichen Untermaßfelder Cervidenmaterial läßt sich eine dem Fund von Dmanisi ähnliche bzw. gleiche Elaphinen-Form bislang nicht nachweisen. Mit der Einwanderung früher Rothirsche nach Mitteleuropa wäre somit im spätesten Unterpleistozän zu rechnen, da *Cervus acoronatus* Beninde bereits im unteren Mittelpleistozän von Ostengland (Cromer Forest-Bed Serie) bis nach Moldova (Tiraspol) verbreitet war.

Zusammenfassung

Die seit 1990 in Untermaßfeld geborgenen Cerviden-Funde erweisen sich in mehrfacher Hinsicht als bedeutungsvoll. Einmal erlauben die Neufunde weitere Skelettreste einer spätvillafrankisch/epivillafrankischen *Capreolus*-Form zu untersuchen, die noch morphologische Anklänge an die frühvillafrankische Spezies *Procapreolus cusanus* (Croizet et Jobert, 1828) zeigt. Als Ergebnis der Untersuchungen wird die Benennung einer neuen Spezies, *Capreolus cusanoides* n. sp. vorgeschlagen.

Die Restauration eines individuell jungen Schädels von *Eucladoceros giulii* mit nahezu vollständiger Geweihstange sowie gesamter Oberkieferbezahnung ermöglicht es, einen vollständigeren Einblick in die Geweihmorphologie genannter Spezies zu erlangen.

Weiter liegt von Untermaßfeld eine zweite Mandibelhälfte vom Elch vor, die durch die Dimensionen der Zahnreihe M₁-M₃ die engen morphologischen und metrischen Beziehungen zwischen *Alces carnutorum* (Laugel, 1862) und *A. latifrons* (Johnson, 1874) anzeigt.

Die zahlenmäßig vergrößerte Geweihsammlung des *Cervus* s. l. *nestii vallonnetensis* de Lumley, Kahlke, Moigne et Moullé, 1988 erlaubt die begründete Feststellung, daß die Hauptphase der Kadaverakkumulation des Leichenfeldes von Untermaßfeld in die Zeitspanne zwischen Anfang Oktober und Ende März/Anfang April des folgenden Jahres fiel.

Der von Vekua (1995) als *Cervus perrieri* beschriebene Cervide von Dmanisi (Kleiner Kaukasus, Georgien) vereinigt in sich morphologische Merkmale des untermassfeldischen *C. s. l. perrieri* Croizet et Jobert, 1828 mit solchen des untermittelpleistozänen *Cervus acoronatus* Beninde, 1937. In vorliegender Arbeit wird der genannte Hirsch von Dmanisi redefiniert und als neue Spezies *Cervus abesalomi* n. sp. benannt. In dieser Form wird ein Repräsentant des ältesten Stadiums der Elaphinen s. str. gesehen. Da von Untermaßfeld trotz umfangreicher Funde ein gleichartiger oder ähnlicher Cervide fehlt, muß angenommen werden, daß die Einwanderung früher Rothirsche osteuropäisch-zentralasiatischen Ursprungs nach Mitteleuropa erst gegen Ende des späten Unterpleistozäns erfolgte. Mit dem frühen Mittelpleistozän war von Ost-England bis Moldova der Elaphine *Cervus acoronatus* verbreitet.

¹⁴ Von hier liegt lediglich ein Metatarsus vor (*Cervus* cf. *perrieri*).

¹⁵ »le Cervidé de Calta est une forme de grande taille, bien plus proche de <<*Cervus*>> *perrieri* du Villafranchien inférieur. . . » (Ginsburg et al. 1974, 2741)

¹⁶ Immerhin fällt auf, daß von mehreren pliozänen Fundstellen SE-Europas neben den üblichen spätneogenen Cervidenspezies auch *Cervus* sp. und *Cervus* cf. *perrieri* genannt werden. Aus dem Oberpliozän von Rostov am Don und Taganrog melden Borissâk u. Belâeva (1948, 80) *Cervus* aff. *elaphus*, aus Celeken liegt nach den gleichen Autoren (l. c., 77) *Cervus elaphus* aff. *maral* vor.

¹⁷ (zu Abb. 2) Dabei wurde offengelassen, ob *P. ucrainicus* Korotkevic, 1965 aus Prioritätsgründen durch *P. lóczyi* (Pohlig, 1911) zu ersetzen ist. Diese und andere Fragen sollten anhand der Originale überprüft werden. Dazu steht weiter die Prioritätsfrage für die Gattung an: *Procapreolus* Schlosser, 1924 = *Palaeaxis* Pohlig 1911 (vgl. M. Kretzoi 1952, 5). Die Fossilfunde von *Capreolus* (?) *formosanus* Shikama, 1937 aus dem Oberpliozän von Taiwan sind für eine sichere Bestimmung leider nicht ausreichend.

Summary

The fossil record of Cervidae recovered at Untermaßfeld since 1990 is important for several reasons. Firstly, the new material provides further fossils of a Late Villafranchian/Epivillafranchian roe deer, very similar to the Early Villafranchian species *Procapreolus cusanus* (Croizet et Jobert, 1828). As a result of these studies, the Untermaßfeld roe deer is referred to as a new species, *Capreolus cusanoides* n. sp.

The restoration of a young *Eucladoceros giulii* skull with one completely preserved antler and the upper dentition offers a clearer impression of the antler morphology of this species.

A newly discovered second hemi-mandible of the Untermaßfeld *Alces* demonstrates in the M₁-M₃ tooth-row the close morphological and metrical connections between *Alces carnutorum* (Laugel, 1862) and *Alces latifrons* (Johnson, 1874).

In addition, the enriched antler-collection of *Cervus* s. l. *nestii vallonnetensis* de Lumley, Kahlke, Moigne and Moullé, 1988 shows that the main phase of carcass-accumulation at the Untermaßfeld fossil site was between the beginning of October and the end of March/early April of the following year.

The fossil deer from Dmanisi (Caucasus Minor, Georgia) referred to by Vekua (1995) as *Cervus perrieri*, unites morphological elements of the Lower Villafranchian *Cervus* s. l. *perrieri* Croizet et Jobert, 1828 with those of the Early Middle Pleistocene *Cervus acoronatus* Beninde, 1937. In the present paper the Dmanisi deer is redefined and referred to as a new species, *Cervus abesalomi* n. sp., and suggested to be the earliest known member of the Elaphine s. str. stock. Although there is a great number of fossil cervid remains from Untermaßfeld, a similar early Elaphine deer is missing. We therefore have to expect an immigration of early red deer, of East European/Central Asian origin, into Central Europe toward the end of the latest Lower Pleistocene, because the Elaphine *Cervus acoronatus* is known since the Early Middle Pleistocene from East England across to Moldova.

Danksagung

Herrn Dr. habil. R.-D. Kahlke (Weimar) danke ich für Diskussionen und Literaturhinweise sowie für die Übersetzung russischer Texte und die Ausleihe von Publikationen aus seiner Privatbibliothek. Neue Veröffentlichungen stellten Frau

Dr. I. A. Vislobokova und Frau Dr. E. A. Vangengejm (beide Moskau) zur Verfügung. Herr Prof. Dr. A. Turner (Liverpool) überprüfte freundlicherweise den Text der englischen Zusammenfassung.

Literatur

Vorliegender Beitrag ergänzt die Beschreibung der Cerviden-Funde in Teil 1 der Untermaßfeld-Monographie. Hier nicht aufgeführte Literaturangaben finden sich an genannter Stelle (H.-D. Kahlke 1997).

Abbazzi, L., Ficarelli, G. u. Torre, D. 1995: Deer fauna from the Aulla quarry (Val di Magra, Northern Apennines). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 101, 3, 341-348, Milano.

Aguirre, E. u. Morales, J. 1990: Villafranchian faunal record of Spain. *Quartärpaläontologie* 8, 7-11, Berlin.

Alekseev, A. K. 1929: Verhnesarmatskaâ fauna mlekopitaûših El'dara. (Die obersarmatische Säugetierfauna von El'dari.) *Trudy Geol. Mus. AN SSSR* 7, 167-204, Moskva (russisch).

Alekseeva, L. I. 1961: O rannej faze razvitiâ četvertičnoj

fauny mlekopitaûših na territorii ûga Evropejskoj časti SSSR. (Zur frühen Entwicklungsphase der quartären Säugetierfauna im Süden des europäischen Teils der UdSSR.) *Izvest. AN SSSR, Ser. Geol.* 12, 87-96, Moskva (russisch).

1977: Teriofauna rannego Antropogena vostočnoj Evropy. (Die frühanthropogene Teriofauna Ost-Europas.) *AN SSSR, Trudy Geol. Inst.* 300, 1-214, Moskva (russisch).

Alekseeva, L. I. u. Svyreva, A. K. 1986: Kosâkinskij kar'er. Kladovâ verhnepliocenovej teriofauny. (Die Kosjakinsker Grube. Eine Lagerstätte oberpliozäner Teriofauna). In: Fedorov, P. V. (Red.): *Kontinental'nyj verhnij pliocen Černomorsko-Kaspijskoj oblasti.* (Das kontinentale Oberpliozän der Schwarzmeer-Kaspi-Region). 121-138, AN SSSR, Geol. Inst.; Moskva (russisch).

Aubekerova-Tleuberdina, P. A. 1977: Sopostavlenie Esekart-

- kanskoj fauny s gipparionovymi i pozdnegipparionovymi faunami Azii. (Vergleich der Esekartkan-Fauna mit Hipparion- und Spät-Hipparion-Faunen Asiens.) In: Mezokajnozojskaâ fauna i flora severo-zapadnogo Kazahstana. (Mesozoisch-kânozoische Fauna und Flora Nordwest-Kasachstans.) AN Kaz. SSR, Inst. Zool., Materialy po istorii fauny i flory Kazahstana 7, 75-81, Alma-Ata (russisch).
- Beljaeva (Belâeva), E. I. 1957: Aperçu sommaire sur les faunes tertiaires et quaternaires des mammifères terrestres de l'URSS. Cursillos y Conferencias de Instituto Lucas Malada 4, 142-149, Madrid.
- Beninde, J. 1937a: Über die Edelhirschformen von Mosbach, Mauer und Steinheim a. d. Murr. Paläont. Z. 19, 79-116, Stuttgart.
- 1937b: Zur Naturgeschichte des Rothirsches. Monographien der Wildsäuetiere 4, 1-223, Verl. P. Schöps; Leipzig.
- Benvenuti, M., Dominici, S. u. Rook, L. 1995: Inquadramento stratigrafico-deposizionale delle faune a mammiferi Villafanchiane (Unità Faunistiche Triversa e Montopoli) del Valdarno Inferiore nella zona a sud dell'Arno (Toscana). Il Quaternario 8, 2, 457-464, Verona.
- Bonifay, M. F. 1990: Relations between paleoclimatology and Plio-Pleistocene biostratigraphic data in West European countries. In: E. H. Lindsay, V. Fahlbusch and P. Mein (Hrsg.), European Neogene Mammal Chronology. NATO ASI Ser. A, 180, 475-485, Plenum Press; New York, London.
- Borisák, A. A. u. Belâeva, E. I. 1948: Mestonahozdeniâ trečnyh nazemnyh mlekopitaših na territorii SSSR. (Die Fundstellen tertiärer Landsäugetiere auf dem Gebiet der UdSSR.) AN SSSR, Trudy Paleont. Inst. 15, 3, 3-116, Moskva, Leningrad (russisch).
- Bout, P. u. Azzaroli, A. 1952: Stratigraphie et faune du Creux de Peyrolles près Perrier (Puy-de-Dôme). Ann. Paléont. 38, 37-55, Paris.
- Croitor, R. 1997: Plio-Pleistocene deer from the Republic of Moldova, their paleogeographic and stratigraphic significance. Acad. Sci. Moldova, Inst. Zool., Dissertation, author's abstract, 1-22, Kishinau.
- Czyżewska, T. 1960: Nowy gatunek jelenia rodzaju *Cervoceros* Khomenko z pliocénskiej brekcji kostnej z Wezów. Acta Palaeont. Polon. 5, 3, 283-318, Warszawa.
- 1968: Deers from Weze and their relationship with the Pliocene and Recent Eurasiatic Cervidae. Acta Palaeont. Polon. 13, 4, 537-593, Warszawa.
- 1989: Parzystokopytne-Artiodactyla. In: K. Kowalski (Red.), Historia i ewolucje lądowej fauny Polski. Folia Quaternaria 59/60, 209-217, Krakow.
- Dong W. u. Ye J. 1996: Two new cervid species from the Late Neogene of Yushe Basin, Shanxi Province, China. – Vertebrata Palasiatica 34, 2, 135-144, Beijing (chinesisch, englisches Abstractum).
- Dubrovo, I. A. u. Kapelist, K. V. 1979: Katalog mestonahozdenij trečnyh pozvonočnyh USSR. (Fundstellenkatalog zu tertiären Wirbeltieren der Ukrainischen SSR.) AN SSSR, Paleont. Inst., 1-159, Nauka; Moskva (russisch).
- Fahlbusch, V. 1981: Miozän und Pliozän – Was ist was? – Zur Gliederung des Jungtertiärs in Süddeutschland. Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol. 21, 121-127, München.
- Fejfar, O., Heinrich, W.-D. u. Heintz, É. 1990: Neues aus dem Villafranchium von Hajnáčka bei Filakovo (Slowakei, ČSSR). Quartärpaläontologie 8, 47-70, Berlin.
- Franzen, J. L. u. Storch, G. 1976: Die unterpliozäne Fundstelle von Dorn-Dürkheim (Rheinhausen). Rhein-Main-Forsch. 82, 61-72, Frankfurt a. M.
- Gaal, I. v. 1943: Alsó-Pliocén emlősmaradványok Hatvanból (Unterpliozäne Säugetierreste aus Hatvan). Geol. Hungar., Ser. Palaeont. 20, 1-120 (62-115 deutsch), Budapest.
- Ginsburg, L., Heintz, E. u. Sen, S. 1974: Le gisement pliocène à Mammifères de Çalta (Ankara, Turquie). C. R. Acad. Sc. Paris, Sér. D, 278, 2739-2742, Paris.
- Godina, A. Â. u. David, A. I. 1973: Neogenovye mestonahozdeniâ pozvonočnyh na territorii Moldavskoj SSR. (Neogene Vertebraten-Fundstellen auf dem Gebiet der Moldavischen SSR.) AN SSSR, Paleont. Inst., AN Moldavskoj SSR, Otdel Paleont. i Stratigr., 1-107, Stiinca; Kisinev (russisch).
- Gromov, I. M. u. Baranova, G. I. (Hrsg.) 1981: Katalog mlekopitaših SSSR. Pliocén – sovremennost'. (Katalog der Säugetiere der UdSSR. Pliozän – Gegenwart.) 1-456, Nauka; Leningrad (russisch).
- Han, D. 1987: Artiodactyla fossils from Liucheng *Gigantopithecus* Cave in Guangxi. Acad. Sin., Mem. Inst. Vert. Palaeont. Palaeoanthropol. 18, 135-208, Beijing (chinesisch, englische Zusammenfassung).
- Heptner, V. G., Nasimovic, A. A. u. Bannikov, A. G. 1966: Die Säugetiere der Sowjetunion, I. Paarhufer und Unpaarhufer, 1-939, Fischer; Jena.
- Hernández-Pacheco, E. 1930: Un suido y un nuevo cérvido del yacimiento paleontológico de Concué (Teruel). Bol. R. Soc. Espan. Hist. Nat. 30, 7, 331-344, Madrid.
- Hilzheimer, M. 1922: Über die Systematik einiger fossiler Cerviden. N. Jb. Min., Geol., Paläont. A, 22-23, 712-717, 741-749, Stuttgart.
- Homenko, I. P. 1915: Russil'onskij ârus v srednem pliocene Bessarabii i ego znacenie dlâ poznaniâ vozrasta baltskih peskov i kuâl'nickih otlozenij. (Der Roussillon-Komplex des Mittelpliozäns Bessarabiens und seine Bedeutung für die Kenntnis der Altersstellung der Baltsker Sande sowie der Kujalnik-Ablagerungen.) Trudy Bessarab. Obs. estestv. 6, 1-28, Kisinev (altrussisch).

- Jacobi, A. 1932: Kraniometrische Untersuchungen und stammesgeschichtliche Ableitung der Rehe (*Capreolus* H. Smith). *Jenaische Z. Naturwiss.* 67, 326-345, Jena.
- Janovskaja (Ānovskaā), N. M. 1954: Novyj olen' iz srednego pliocena Moldavii. (Ein neuer Hirsch aus dem Mittelpliozän Moldaviens). *Trudy Paleont. Inst. AN SSSR* 47, 163-171, Moskva (russisch).
- Kahlke, H.-D. 1956-1959: Die Cervidenreste aus den altpleistozänen Ilmkiesen von Süßenborn bei Weimar. Teil I-III. 1-62; 1-44; 1-45, Akad.-Verl.; Berlin.
- 1971: Semejstvo Cervidae Gray, 1821. (Familie Cervidae Gray, 1821.) In: K. V. Nikiforova (Hrsg.), *Plejštocen Tiraspolā*. (Das Pleistozän von Tiraspol.), 137-156, AN SSSR, Geol. Inst., AN Moldavskoj SSR, Otdel Paleont. i. Stratigr., Stiinca; Kisinev (russisch).
- 1997: Die Cerviden-Reste aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen)*. Teil 1. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 1, 181-275 + Taf. 34-44, Mainz.
- Korotkevic, E. L. 1970: Pozdneogenovye oleni severnogo Pričernomor'ā. (Spätneogene Hirsche aus dem nördlichen Schwarzmeergebiet). *AN USSR, Inst. Zool.*, 1-175, Naukova Dumka; Kiev (russisch).
- 1974: Novyj predstavitel' roda *Procapreolus* na territorii severnogo pričernomor'ā. (Ein neuer Vertreter der Gattung *Procapreolus* aus dem nördlichen Schwarzmeergebiet.) *Vestnik Zool.* 6, 68-77, Moskva (russisch).
- Korotkevic, E. L. u. Danilkin, A. A. 1992: Filogeniā, èvolūciā, sistematika. (Phylogenie, Evolution, Systematik.) In: Sokolov, V. E. (Ed.), *Evropejskaā i Sibirskaā kosuli* (Das Europäische und das Sibirische Reh.), 8-21, RAN, Inst. Evol. Morfol. Èkol. Zivotnyh im. A. N. Severtcova, Nauka; Moskva (russisch).
- Kozamkulova, B. S. 1977: Zoogeograficeskij analiz sostava i raspredeleniā antropogenovoj fauny Kazachstana v prostranstve i vremeni. (Zoogeographische Analyse der Zusammensetzung und Verbreitung der Anthropogen-Fauna Kasachstans in Raum und Zeit.) In: *Materialy po istorii fauny i flory Kazachstana*. (Materialien zur Fauna und Flora Kasachstans.), *Inst. Zool. AN Kaz. SSR* 7, 89-104, Alma-Ata (russisch).
- Kretzoi, M. 1952: Die Raubtiere der Hipparionfauna von Polgárdi. *Jb. Ungar. Geol. Anst.* 40, 3, 1-42, Budapest.
- 1982: Säugetierpaläontologie und terrestrische Stratigraphie/Chronologie im Karpatenbecken. *Z. geol. Wiss.* 10, 7, 971-978, Berlin.
- Kurtén, B. 1952: The Chinese Hipparion fauna. *Soc. Sci. Fenn., Comm. Biol.* 13, 4, 1-82, Helsingfors.
- Li C., Wu W. u. Qiu Z. 1984: Chinese Neogen: Subdivision and Correlation. *Vertebrata Palasiatica* 22, 3, 163-178, Beijing (chinesisch, englisches Abstractum).
- Lin, Y. u. Pan. L. 1978: Early Pleistocene mammalian fauna of Yuanmou county of Yunnan Province. *Pap. Palaeoanthropol.* 9, 101-120, Peking (chinesisch, englisches Abstractum).
- Lindsay, E. H., Fahlbusch, V. u. Mein, P. (Hrsg.) 1990: *European Neogene Mammal Chronology*. NATO ASI Ser. A, 180, 1-658, Plenum Press; New York, London.
- Lister, A. M. 1984: Evolutionary and ecological origins of British deer. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh* 82 B, 205-229, Edinburgh.
- Macarovici, N. 1972a: L'évolution de la faune des mammifères fossiles du Pliocène et du Pléistocène de la Roumanie. *Congr. Geol. Internat. Montreal, Sec. 7, Paléont.*, 563-568, Montreal.
- 1972b: Sur la faune »Villafranchienne« de la Roumanie. *Analele Stiintifice Universitatii »Al. I. Cuza«, Ser. n. 2, Geol.* 18, 93-106, Iasi.
- Maisuradze, G. 1995: Geologisch-geomorphologische Untersuchungen im Masavera-Becken (Südost-Georgien). – *Röm.-Germ. Zentralmus., Jahrb.* 42, 25-49, Mainz.
- Masini, F., Rook, L., Abbazzi, L., Ambrosetti, P., Azzaroli, A., Ficarelli, G., Gentili, S., Kotsakis, T., Sala, B. u. Torre, D. 1994: Mammalian faunas of selected Villafranchian localities of Italy. Poster submitted *Convegno AIQUA-CNR »Il significato del Villafranchiano nella stratigrafia del Plio-Pleistocene«, Peveragno-Villafranca*.
- Masini, F. u. Torre, D. 1990: Large mammal dispersal events at the beginning of the Late Villafranchian. In: E. H. Lindsay, V. Fahlbusch u. P. Mein (Hrsg.), *European Neogene Mammal Chronology*. NATO ASI Ser. A, 180, 131-138, Plenum Press; New York, London.
- Mein, P. 1990: Updating of MN Zones. In: E. H. Lindsay, V. Fahlbusch u. P. Mein (Hrsg.), *European Neogene Mammal Chronology*. NATO ASI Ser. A, 180, 73-90, Plenum Press; New York, London.
- Mottl, M. 1970: Die jungtertiären Säugetierfaunen der Steiermark, Südost-Österreich. *Mitt. Mus. Bergbau, Geologie u. Technik am Landesmus. »Joanneum« Graz* 31, 1-92, Graz.
- Muschelivili, A. 1995: Die Kleinfauuna von Dmanisi. *Röm.-Germ. Zentralmus., Jahrb.* 42, 181-182, Mainz.
- Nordmann, A. v. 1858-60: *Palaeontologie Südrusslands*. 1-360, H. C. Friis; Helsingfors.
- Pavlov, M. (Pavlova, M. V.) 1896: Nouveaux mammifères tertiaires trouvés en Russie. *Izd. Imp. Mosk. Obs. Ispyt. Prirody 2, Bulletin*, 1-12, Moskva.
- Pavlova, M. V. 1925: Iskopaemye mlekopitaūsie iz Tiraspol'skogo graviā Hersonskoj gubernii (Fossile Säugetiere aus den Kiesen von Tiraspol im Gouvernement Kherson). *Mem. Geol., Otdel.* 3, 1-74, Moskva (russisch, französisches Résumé).

- Pevzner, M. A. u. Vangengejm, E. A. 1982: Spornye voprosy v ponimanii ob'ema i stratigrafičeskogo položenia Pannona (Einige Fragen zur Kenntnis der Verbreitung und stratigraphischen Stellung des Pannons). Izv. AN SSSR, Ser. geol. 11, 42-56, Moskva (russisch).
- Péwé, T. L. 1975: Quaternary Geology of Alaska. Geol. Surv. Prof. Pap. 835, 1-145, Washington.
- Pfeiffer, T. 1997: *Dama (Pseudodama) reichenau* (KAHLKE 1996) (Artiodactyla: Cervidae, Cervini) aus den Mosbach-Sanden (Wiesbaden-Biebrich). Mainzer Naturwiss. Arch. 35, 31-59, Mainz.
- 1998: *Capreolus suessenbornensis* KAHLKE 1956 (Cervidae, Mammalia) aus den Mosbach-Sanden (Wiesbaden-Biebrich). Mainzer Naturwiss. Arch. 36, 47-76, Mainz.
- 1999a: Die Stellung von *Dama* (Cervidae, Mammalia) im System plesiometa-carpaler Hirsche des Pleistozäns. Cour. Forschungsinst. Senckenberg 211, 1-218, Frankfurt a. M.
- 1999b: *Alces latifrons* (JOHNSON 1874) (Cervidae, Mammalia) aus den jungpleistozänen Kiesen der Oberrheinebene. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 211, 3, 291-327, Stuttgart.
- Pohlig, H. 1911: *Cervus (Palaeaxis) Lóczyi* Pohlig n. sp. In: O. Kadic: Die fossile Säugetierfauna der Umgebung des Balatonsees. Palaeont. Anhang zu dem I. B. I. T. der Resultate der wissenschaftlichen Erforschung des Balatonsees, 1-4, Budapest.
- Radulescu, C. u. Samson, P. M. 1995: Review of the Villafranchian s. s. faunas of Romania. II Quaternario, 8, 2, 377-382, Verona.
- Sarapov, S. 1986: Kuruksajskij kompleks pozdnepliocenovych mlekopitauših Afgano-Tadzikschoj depressii. (Der Kuruksaj-Komplex spätpliozäner Säugetiere der Afghanisch-Tadjikischen Senke.) Inst. Zool. i Parasitol. AN Tadz. SSR, 1-270, Dusanbe (russisch).
- Savinov, P. F. 1972: Obsie rezul'taty paleobiologičeskikh issledovanij Pavlodarskogo Priirtys'â. (Die Gesamtergebnisse paläobiologischer Forschungen im Gebiet des Irtysch, Raum Pavlodar). Teriologia 1, 131-142, Novosibirsk (russisch).
- Schlosser, M. 1903 (1906): Die fossilen Säugetiere Chinas nebst einer Odontographie der rezenten Antilopen. Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-Phys. Kl. 22, 1-221, München.
- 1924a: Tertiary Vertebrates from Mongolia. Palaeontologia Sinica, Ser. C 1, 1, 1-119, Peking.
- 1924b: Über die systematische Stellung jungtertiärer Cerviden. Centralbl. Min. Geol. u. Paläont. 20, 634-640, Stuttgart.
- Shikama, T. 1937: Fossil Cervifauna of Syatin near Tainan, southwestern Taiwan (Formosa). Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ. Sendai, 2. Ser. (Geol.) 19, 1, 76-85. Tôkyô.
- Sickenberg, O. u. Tobien, H. 1971: New Neogene and Lower Quaternary vertebrate faunas in Turkey. Newsl. Stratigr. 1, 3, 51-61, Leiden.
- Sickenberg, O. et al. 1975: Die Gliederung des höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Türkei nach Vertebraten und ihre Bedeutung für die internationale Neogen-Stratigraphie. Geol. Jb. B 15, 1-167, Hannover.
- Simpson, G. G. 1945: The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 85, 1-350, New York.
- Sologasvili, D., Pavlenisvili, E. u. Gogicajsvili, A. 1995: Zur Frage der paläomagnetischen Stratigraphie einiger junger Vulkanite und Sedimentgesteine im Masavera-Becken. Röm.-Germ. Zentralmus., Jahrb. 42, 51-74, Mainz.
- Sotnikova, M. V., Dodonov, A. E. u. Pen'kov, A. V. 1997: Upper Cenozoic bio-magnetic stratigraphy of Central Asian mammalian localities. Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol. 133, 243-258, Amsterdam.
- Stefaniak, K. 1995: Late Pliocene cervids from Weze 2 in southern Poland. Acta Palaeontol. Polon. 40, 3, 327-340, Warszawa.
- Stefano, G. di u. Petronio, C. 1998: Origin of and relationships among the *Dama*-like cervids in Europe. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 207, 1, 37-55, Stuttgart.
- Stuart, A. J. 1982: Pleistocene vertebrates in the British Isles. 1-212, Longman; London, New York.
- Teilhard de Chardin, P. u. Leroy, P. 1942: Chinese fossil mammals. A complete Bibliography – analysed, tabulated, annotated and indexed. Publ. Inst. Géol.-Biol. 8, 1-142, Pékin (Peiping).
- Teilhard de Chardin, P. u. Trassaert, M. 1937: The Pliocene Camelidae, Giraffidae and Cervidae of South Eastern Shansi. Palaeontologia Sinica, N. S., C. 1, 1-56, Nanking.
- Teilhard de Chardin, P. u. Young, C. C. 1931: Fossil mammals from the Late Cenozoic of Northern China. Palaeontologia Sinica, Ser. C., 9, 1, 1-66, Peiping (Peking).
- Thenius, E. 1948: Zur Kenntnis der fossilen Hirsche des Wiener Beckens, unter besonderer Berücksichtigung ihrer stratigraphischen Bedeutung. Ann. Naturhist. Mus. Wien 56, 262-308, Wien.
- 1950: Die tertiären Lagomeryciden und Cerviden der Steiermark. Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste des steirischen Tertiärs V. – Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Math.-nat. Kl., Abt. I, 159, 6-10, 219-254, Wien.
- 1956: Ein Geweihrest aus dem Pannon des Burgenlandes. Burgenländische Heimatblätter 18, 4, 145-148, Eisenstadt.
- 1972: Grundzüge der Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. 1-345, Fischer; Jena.

- 1978: Neue Säugetierfunde aus dem Pliozän von Niederösterreich. Mitt. Österr. Geol. Ges. 68 (1975), 109-128, Wien.
- Tleuberdina, P. A. 1982: Pozdneeneogenaâ fauna űgo-vostoka Kazahstana (Die spätneogene Fauna Südost-Kasachstans). Inst. Zool. AN Kaz. SSR, 1-118, Nauka; Alma-Ata (russisch).
- 1988: Osnovnye mestonahozdeniâ gipparionovoj fauny Kazahstana i ih biostratigrafičeskaâ korrelaciâ. (Wesentliche Fundstellen der Hipparion-Fauna Kasachstans und ihre biostratigraphische Korrelation.) In: Gavrilov et al. (Hrsg.), Mezregional'noe sopostavlenie mezozoj-kajnozoijskih faun i flor Kazahstana. (Überregionaler Vergleich der Zusammensetzung mesozoisch-känozoischer Faunen und Floren Kasachstans.) Inst. Zool. AN Kazahsk. SSR 10, 38-73, Nauka; Alma-Ata (russisch).
- Tobien, H. 1956: Zur Ökologie der jungtertiären Säugetiere vom Höwenegg/Hegau und zur Biostratigraphie der europäischen Hipparion-Fauna. Schr. Ver. Geschichte u. Naturgeschichte d. Baar u. d. angrenzenden Landesteile in Donaueschingen 24, 208-223, Donaueschingen.
- 1975: Pleistozäne Warmzeiten und Säugetiere in Europa. Quartärpaläontologie 1, 221-233, Berlin.
- 1977: Fauna. In: Boenigk, W. et al. : Jungtertiär und Quartär im Horloff-Graben/Vogelsberg. Geol. Abh. Hessen 75, 65-68, Wiesbaden.
- 1980: Taxonomic status of some Cenozoic mammalian local faunas from the Mainz basin. Mainzer geowiss. Mitt. 9, 203-235, Mainz.
- Tung, Y.-S., Huang, W.-P. u. Qiu, Z.-D. 1975: *Hipparion* Fauna in Anlo, Hohsien, Shansi. Vertebrata Palasiatica 13, 1, 34-47, Beijing (chinesisch).
- Vangengejm, E. A., Sotnikova, M. V., Alekseeva, L. I., Vislobokova, I. A., Zegallo, V. I., Zazigin, V. S. u. Sevyreva, N. S. 1988: Biostratigrafiâ pozdnego pliocena – rannego plejstocena Tadjikistana. (Biostratigraphie des späten Pliozäns – frühen Pleistozäns Tadjikistans.) 1-126, Nauka; Moskva (russisch).
- Vangengejm, E. A., Vislobokova, I. A., Godina, A. Y., Dmitrieva, E. L., Zegallo, V. I., Sotnikova, M. V. u. Tleuberdina, P. A. 1993: On the Age of the Mammalian Fauna from the Karabulak Formation of the Kalmakpay River (Zaisan Depression, Eastern Kazakhstan). Stratigraphy and Geological Correlation 1, 2, 37-44, s. 1.
- Vangengejm, E. A., Vislobokova, I. A. u. Sotnikova, M. V. 1998: Krupnye mlekopitaűsie rusciniâ na territorii byvsogo SSSR. (Großsäugetiere des Rusciniums auf dem Territorium der ehemaligen UdSSR). – Stratigrafiâ. Geologičeskaâ Korrelaciâ 6, 4, 52-66, Moskva (russisch).
- Vekua, A. K. 1972: Kvabebskaâ fauna Akčagyl'skih pozvonočnyh. (Die Kvabebi-Fauna Akčagylischer Vertebraten.) 1-351, Nauka; Moskva (russisch).
- 1995: Die Wirbeltierfauna des Villafranchium von Dmanisi und ihre biostratigraphische Bedeutung. Röm.-Germ. Zentralmus., Jahrb. 42, 77-180, Mainz.
- Venűkova, P. N. 1902: Niznepliocenaâ fauna mlekopitaűsih' Bessarabskih' peskov'. (Eine unterpliozäne Säugetierfauna aus den Sanden Bessarabiens) Zap. Imp. S.-Petersburgsk. Min. Obšestva 2, 39, 1-32, Moskva (altrussisch).
- Veresâgin, N. K. 1959: Mlekopitaűsie Kavkaza. Istorija formirovaniâ fauny. (Die Säugetiere des Kaukasus. Geschichte der Faunenentstehung.) 1-703, Izd. Akad. Nauk. SSSR; Moskva, Leningrad (russisch).
- Vislobokova, I. A. 1983: Iskopaemye oleni Mongolii. (Die fossilen Hirsche der Mongolei.) Sovmestnaâ Sovetsko-Mongol'skaâ Ekspediciâ, Trudy 23, 1-74, Moskva (russisch).
- 1986: Elks in the Pliocene of the USSR. Quartärpaläontologie 6, 239-242, Berlin.
- 1990: Iskopaemye oleni Evrazii. (Fossile Hirsche Eurasiens.) Trudy Paleont. Inst. AN SSSR 240, 1-208, Moskva (russisch).
- 1994: To the history of Capreolinae. In: Neogene and Quaternary mammals of the Palaearctic. Conference in honour of Professor Kazimierz Kowalski, May, 17-21, 1994, 81-82. Kraków.
- 1996: The Pliocene Podpusk-Lebyazh'e mammalian faunas and assemblage, Western Siberia. Palaeontograph. Ital. 83, 1-23, Pisa.
- Vislobokova, I. A., Dmitrieva, E. L. u. Kalmykov, N. P. 1994: O vozraste fauny mlekopitaűsih Udungi, zapadnoe Zabajkal'e. (Zum Alter der Säugetierfauna von Udunga, westliches Transbaikalien). Paleont. Zurn. 1, 129-133, Moskva (russisch).
- 1995: Artiodactyls from the Late Pliocene of Udunga, Western Trans-Baikal, Russia. Journ. Vert. Paleont. 15, 1, 146-159, Chicago.
- Vislobokova, I. A., Erbaeva, M. A. u. Sotnikova, M. V. 1993: The Early Villafranchian Stage in the Development of the Mammalian Fauna of Northern Eurasia. Stratigraphy and Geological Correlation 1, 5, 555-564, s. 1.
- Vislobokova, I. A. u. Kalmykov, N. P. 1994: K istorii kosul'. (Zur Entwicklungsgeschichte der Rehe). Paleoteriologia 15, 214-235, Moskva (russisch).
- Vislobokova, I. A., Sotnikova, M. V. u. Erbaeva, M. A. 1995: The Villafranchian mammalian faunas of the Asiatic part of former USSR. Il Quaternario 8, 2, 367-376, Verona.
- Xue, X. u. Zhang Y. 1991: The Quaternary mammalian fossils and the fossil human beings in China. In: Zhang, Z., Shao, S., Tong, G. u. Cao, J. (Hrsg.), The Quaternary of China, 307-374, China Ocean Press; Beijing.
- 1994: Zoogeographical divisions of Quaternary mammalian faunas in China. Acta Theriologica Sinica 14, 1, 15-23, Beijing.

Xue, X., Zhang, Y. u. Yue, L. 1995: Discovery and chronological division of the Hipparion Fauna in Laogochuan Village, Fugu County, Shaanxi. Chinese Sci. Bull. 40, 11, 926-929, Beijing.

Zdansky, O. 1925: Fossile Hirsche Chinas. Palaeontologia Sinica, Ser. C, 2, 3, 1-88, Peking.

1927: Weitere Bemerkungen über fossile Cerviden aus China. Palaeontologia Sinica, Ser. C, 5, 1, 5-19, Peking.

Zong, G., Tang, Y., Xu, Q. u. Yu, Z. 1982: The Early Pleistocene in Tunliu, Shanxi. Vertebrata Palasiatica 20, 3, 236-247, Beijing (chinesisch, englisches Abstractum).