

## DIE KOPROLITHEN AUS DEM UNTERPLEISTOZÄN VON UNTERMASFELD

### 1. Einleitung

Die Plangrabungen an der unterpleistozänen Komplexfundstelle Untermaßfeld erbrachten neben umfangreichen Knochenfunden und Nachweisen, insbesondere carnivorer Bißspuren an Knochen, auch eine größere Menge Koprolithen. Fossile Kotballen treten zwar nicht regelmäßig in pleistozänen Konzentratfundstellen auf, stellen aber auch keine generellen Seltenheiten dar.

Substanziell sind die Knochenreste von Untermaßfeld rein mineralisch überliefert, d.h. die ursprünglich vorhandenen organischen Bestandteile wurden mikrobiell-chemisch abgebaut und vollständig ausgelaut. Im Laufe der Fossilisation wurde die mineralische Matrix durch carbonathaltige Schichtwässer (vgl. Ellenberg u. R.-D. Kahlke 1997, 45) konsolidiert. Hierbei kam es zu einer Carbonatanreicherung mit gleichzeitiger Phosphatabnahme in den Knochen (Keiler 1995, 7). Gleichen diagenetischen Verhältnissen unterlagen auch die überlieferten Koprolithen.

Allgemein ist die Überlieferungsfähigkeit von Kotballen an ernährungsphysiologische und -ethologische Besonderheiten der Erzeuger geknüpft. Als Urheber der Untermaßfelder Koprolithen, die zahlreiche Knochensplitter enthalten, kommen nur Carnivoren in Betracht, die in der Lage sind, die Skelettelemente ihrer Nahrungstiere zu zerbeißen. Die dabei entstehenden zahlreichen Splitter werden zum Großteil mit dem Fleisch heruntergeschlungen und sodann durch eine starke Magensäure an- und aufgelöst. Da entsprechende Auflösungsprodukte aber während der Darmpassage nicht absorbiert, sondern nur eingedickt werden, besteht der ausgeschiedene Feststoffanteil der Faeces hauptsächlich aus Calciumphosphat und Calciumcarbonat. Diese bilden eine mineralische Matrix und damit eine Voraussetzung für die Fossilisation der Kotballen in fluviatilen Sedimenten.

Die Nahrung der Herbivoren enthält naturgemäß keine Knochensplitter. Folglich kann die Überlieferungsfähigkeit von Herbivorenkotballen nicht durch eine primäre Phosphat-Carbonatkonsolidierung unterstützt werden. Bei Herbivoren ist die Konservierung der pflanzlichen Nahrungsreste oft an mumifizierende Faktoren, wie Austrocknung oder extreme Dehydratation (vgl. z.B. Mead u. Agenbroad 1989), gebunden.

### 2. Fossilmaterial

Bei der Vermessung der Untermaßfelder Koprolithen und zu deren Vergleichbarkeit wurden kreisrunde bzw. ovoide Rotationskörper modellhaft zugrunde gelegt. Die Längenmaße wurden in Exkretionsrichtung abgenommen. Als räumliche Orientierungshilfe dienten markante morphologische Details, wie z.B. die durch Tätigkeit des Sphincter ani hervorgerufenen Abschnürungsstrukturen an den Polen der Kotballen oder die durch Enddarmtätigkeit bedingten deutlichen Einschnürungen und Faltungen an ovoiden Fundstücken. Die ringförmige Muskulatur von Enddarm und Sphincter ani formt generell nur Kotballen mit kreisrundem Querschnitt aus. Bei den untersuchten Funden liegt eine durch Kompaktion verursachte, meist parallel zur Längsachse ausgebildete Verdrückung vor. Verantwortlich hierfür könnten gelegentlich mechanische Einflüsse vor der Sedimentüberdeckung sein. Wahrscheinlich jedoch handelt es sich überwiegend um diagenetisch bedingte Verformungen. Zur Bestimmung der Durchmesser der Kotballen wurden grundsätzlich zwei Maße ermittelt (Tab. 1). Das erste Maß stellt die maximale Breite, das zweite Maß den senkrecht hierzu gemessenen Wert dar. Der rechnerische Mittelwert hieraus wurde als Durchmesser angegeben. Bergungsbedingt beschädigte Stücke, an denen keine Breitenmaße abgenommen werden konnten, wurden in Tab. 1 nicht berücksichtigt.

| Inv.-Nr.                    | Länge | Breiten   | Durchmesser | Bemerkungen                              |
|-----------------------------|-------|-----------|-------------|--|
| IQW 1980/15354 (Mei. 14866) | 34,9  | 44,2/33,7 | 38,95       | beschädigt, stark kompaktiert            |
| IQW 1980/15355 (Mei. 14867) | 40,3  | 46,8/44,9 | 45,85       |  |
| IQW 1980/16067 (Mei. 15578) | 51,7  | – /30,4   | –           | beschädigt                               |
| IQW 1980/16069 (Mei. 15580) | 33,8  | 23,9/22,8 | 23,35       |  |
| IQW 1980/16535 (Mei. 16056) | 47,7  | 34,9/31,5 | 33,2        | beschädigt                               |
| IQW 1980/16536 (Mei. 16057) | 68,5  | 37,2/26,8 | 32,0        | kompaktiert                              |
| IQW 1980/16907 (Mei. 16428) | 48,9  | 39,2/32,7 | 35,95       |  |
| IQW 1980/16908 (Mei. 16429) | –     | 37,7/35,3 | 36,5        | Fragment                                 |
| IQW 1980/16909 (Mei. 16430) | 52,7  | 35,5/31,8 | 33,65       |  |
| IQW 1980/17238 (Mei. 16760) | 55,8  | 53,8/51,3 | 52,55       |  |
| IQW 1980/17239 (Mei. 16761) | 50,7  | 52,4/51,1 | 51,75       |  |
| IQW 1980/17575 (Mei. 17097) | 32,3  | 34,1/30,6 | 32,35       |  |
| IQW 1982/17866 (Mei. 17386) | 29,1  | 28,8/22,7 | 25,75       |  |
| IQW 1982/17866 (Mei. 17386) | 37,5  | 26,3/23,2 | 24,75       | beschädigt                               |
| IQW 1982/17866 (Mei. 17386) | 40,1  | 36,6/27,9 | 32,25       | beschädigt                               |
| IQW 1982/17866 (Mei. 17386) | 48,8  | 29,7/27,4 | 28,55       |  |
| IQW 1982/18167 (Mei. 17687) | 35,4  | 22,4/21,6 | 22,0        |  |
| IQW 1982/18175 (Mei. 17695) | –     | 48,5/43,5 | 46,0        | Fragment                                 |
| IQW 1984/19932 (Mei. 19452) | 53,7  | 37,2/38,4 | 37,8        | 2 deutliche Einschnürungen               |
| IQW 1984/19933 (Mei. 19453) | 31,7  | 35,6/34,7 | 35,15       |  |
| IQW 1984/19934 (Mei. 19454) | 44,9  | 32,6/22,5 | 27,55       | kompaktiert                              |
| IQW 1984/19935 (Mei. 19455) | 41,3  | 34,5/26,1 | 30,3        | kompaktiert                              |
| IQW 1984/19936 (Mei. 19456) | 59,1  | 33,1/29,7 | 31,4        | 1 deutliche Einschnürung                 |
| IQW 1984/19937 (Mei. 19457) | 142,5 | – /33,4   | –           | wurstförmig, beschädigt (Länge entzerrt) |
| IQW 1984/19938 (Mei. 19458) | 51,6  | 34,1/32,7 | 33,4        |  |
| IQW 1984/19939 (Mei. 19459) | –     | 33,1/25,6 | 29,35       | 1 deutliche Einschnürung, beschädigt     |
| IQW 1984/20034 (Mei. 19554) | 85,3  | 67,2/49,4 | 58,25       | kompaktiert, beschädigt                  |
| IQW 1984/20035 (Mei. 19555) | 45,9  | 55,5/44,8 | 50,15       |  |
| IQW 1984/20036 (Mei. 19556) | 55,1  | 38,0/34,8 | 36,4        |  |
| IQW 1984/20037 (Mei. 19557) | 47,1  | 59,8/40,1 | 49,95       | stark kompaktiert                        |
| IQW 1984/20038 (Mei. 19558) | 45,3  | 40,8/35,9 | 38,35       |  |
| IQW 1984/20039 (Mei. 19559) | 45,8  | 36,4/33,8 | 35,1        | 1 deutliche Einschnürung                 |
| IQW 1984/20040 (Mei. 19560) | 47,5  | 31,5/28,8 | 30,15       | 1 deutliche Einschnürung                 |
| IQW 1984/20041 (Mei. 19561) | 35,8  | 39,7/36,6 | 38,15       |  |
| IQW 1984/20042 (Mei. 19562) | 51,4  | 35,2/30,6 | 32,9        |  |
| IQW 1984/20044 (Mei. 19564) | 21,7  | 24,8/23,8 | 24,3        |  |
| IQW 1984/20062 (Mei. 19582) | 28,5  | 44,7/40,8 | 42,75       |  |
| IQW 1984/20063 (Mei. 19583) | 43,9  | 39,4/32,9 | 36,15       |  |
| IQW 1984/20064 (Mei. 19584) | 28,9  | 31,4/27,2 | 29,3        |  |
| IQW 1984/20190 (Mei. 19710) | 52,6  | 29,3/28,5 | 28,9        | 1 deutliche Einschnürung                 |
| IQW 1985/20618 (Mei. 20137) | 67,2  | 35,4/32,0 | 33,7        | wurstförmig                              |
| IQW 1985/20854 (Mei. 20373) | –     | 24,1/21,8 | 22,95       | beschädigt                               |
| IQW 1986/21170 (Mei. 20689) | 29,3  | 29,8/26,2 | 28,0        | beschädigt                               |
| IQW 1986/21171 (Mei. 20690) | 33,4  | 33,1/ –   | –           | beschädigt                               |
| IQW 1986/21326 (Mei. 20845) | 36,5  | 35,9/30,9 | 33,4        |  |
| IQW 1986/21342 (Mei. 20861) | 42,4  | – /34,5   | –           | Fragment                                 |
| IQW 1986/21343 (Mei. 20862) | 29,1  | 36,5/ –   | –           | Fragment                                 |
| IQW 1986/21344 (Mei. 20863) | 27,6  | 28,3/ –   | –           | Fragment                                 |
| IQW 1986/21346 (Mei. 20865) | –     | 19,5/ –   | –           | wurstförmiges Fragment                   |
| IQW 1986/21347 (Mei. 20866) | 35,2  | 23,9/20,6 | 22,25       |  |
| IQW 1986/21374 (Mei. 20893) | 32,8  | 27,6/25,3 | 26,45       |  |
| IQW 1987/22284 (Mei. 21803) | 51,3  | 28,5/ –   | –           | beschädigt                               |
| IQW 1988/22481 (Mei. 22000) | 32,4  | 23,7/22,7 | 23,2        |  |

| Inv.-Nr.                      | Länge | Breiten   | Durchmesser | Bemerkungen                          |
|-------------------------------|-------|-----------|-------------|--------------------------------------|
| IQW 1994/24 609 (Mei. 24 138) | 69,2  | 49,6/46,4 | 48,0        | 1 deutliche Einschnürung, beschädigt |
| IQW 1994/24 610 (Mei. 24 139) | 51,2  | 47,1/37,7 | 42,4        | 1 deutliche Einschnürung, beschädigt |
| IQW 1994/24 611 (Mei. 24 140) | 49,9  | 45,3/38,5 | 41,9        |                                      |
| IQW 1994/24 612 (Mei. 24 141) | 51,7  | 40,5/ –   | –           | beschädigt                           |
| IQW 1994/24 674 (Mei. 24 203) | 56,3  | 39,2/35,1 | 37,15       | beschädigt                           |
| IQW 1994/24 675 (Mei. 24 204) | 28,5  | 42,6/40,5 | 41,55       |                                      |
| – 3 vermeßbare Stücke unter   |       |           |             |                                      |
| IQW 1995/25 230 (Mei. 24 759) | 36,8  | 24,3/22,3 | 23,3        |                                      |
|                               | 37,3  | 19,6/18,6 | 19,1        |                                      |
|                               | 38,4  | 16,9/16,9 | 16,9        | wurstförmig                          |
| IQW 1996/25 501 (Mei. 25 030) | 56,5  | 33,6/32,5 | 33,05       | beschädigt                           |
| – 21 vermeßbare Stücke unter  |       |           |             |                                      |
| IQW 1996/25 760 (Mei. 25 289) | 45,5  | 30,0/26,5 | 36,7        | 1 deutliche Einschnürung             |
|                               | 31,4  | 22,1/21,2 | 21,6        | 1 deutliche Einschnürung             |
|                               | 27,2  | 28,7/24,9 | 26,8        |                                      |
|                               | 41,4  | 20,8/19,6 | 20,2        |                                      |
|                               | 31,8  | 20,8/19,9 | 20,35       |                                      |
|                               | 31,4  | 24,9/22,1 | 23,5        |                                      |
|                               | 30,1  | 22,2/19,8 | 21,0        |                                      |
|                               | 30,3  | 22,4/21,2 | 21,8        |                                      |
|                               | 30,0  | 17,8/17,1 | 17,45       | 1 deutliche Einschnürung             |
|                               | 26,4  | 20,6/18,8 | 19,7        |                                      |
|                               | 22,9  | 24,8/20,0 | 22,4        |                                      |
|                               | 21,5  | 22,3/20,5 | 21,4        |                                      |
|                               | 26,8  | 19,4/19,0 | 19,2        | beschädigt                           |
|                               | 24,8  | 18,5/16,5 | 17,5        |                                      |
|                               | 24,9  | 18,6/18,3 | 18,45       | 1 deutliche Einschnürung             |
|                               | 22,1  | 20,9/18,8 | 19,85       | beschädigt                           |
|                               | 25,0  | 15,9/ –   | –           |                                      |
|                               | 22,5  | 18,5/18,5 |             |                                      |
|                               | 21,7  | 15,5/12,5 | 14,0        | beschädigt                           |
|                               | –     | 18,1/16,3 | 17,2        | beschädigt                           |
|                               | 18,5  | 18,3/ –   | –           |                                      |

Tab. 1 Koprolithen von *Pachycrocuta brevirostris* (Maße in mm).

Die vorliegenden Koprolithen lassen sich, mit wenigen Ausnahmen, zwei Morphotypen zuordnen. Etwa 50% der Stücke entfallen auf den sphaeroiden Typ, die übrigen 50% auf den ovoïden Typ (vgl. Taf. 128, 1, 4-7, 10). Sechs nur fragmentarisch vorliegende Funde gehören zwar mit hoher Wahrscheinlichkeit ebenfalls einem der beiden genannten Typen an, konnten aber nicht zweifelsfrei zugeordnet werden. Eine typologische Ausnahme stellen vier eher wurstförmige Gebilde dar [z.B. IQW 1984/19937 (Mei. 19457), IQW 1985/20618 (Mei. 20137)] (Taf. 128, 11). Hier handelt es sich vermutlich um den nur bei vollständiger Enddarmreinigung anfallenden jeweils letzten Kotballen einer Defäkation. Dieser hat aufgrund des noch unvollständigen Flüssigkeitsentzuges eine weichere Konsistenz, und es fehlt das typische sphaeroide bis ovoïde Erscheinungsbild eines ausgeformten Kotballens. Einige Untermaßfelder Koprolithen zeigen deutliche Einschnürungs- bzw. Faltungsstrukturen [z.B. IQW 1984/19936 (Mei. 19456), IQW 1984/19932 (Mei. 19452)] (vgl. Tab. 1, Taf. 128, 2, 3, 8, 9).

Als Erzeuger für die mineralisch überlieferten Kotballen in der Fundstelle Untermaßfeld können nur »knochenfressende« Carnivoren in Betracht und unter den Hyänen vermutet werden. Vertreter dieser Grup-

pe sind mit Hilfe der ausgesprochen kräftigen Prämolarenbezaehlung ihrer Kiefer (vgl. Schütt 1971, 58ff.) in der Lage, die Kompakta selbst von Pachydermenlangknochen zu zerbeißen.

Rezente Grauwölfe (*Canis lupus* Linnaeus, 1758) fressen zwar auch regelmäßig Skeletteile ihrer Beute, stärkere Knochen größerer Tiere hingegen werden nicht verzehrt (Peters 1993, 76). Somit enthält der Kot von *C. lupus* im Unterschied zu dem Kot der Hyänen keinen so hohen Knochenmineralanteil. Gleiches dürfte für den aus Untermaßfeld nachgewiesenen Wolf *Canis mosbachensis* Soergel, 1925 gelten.

Rezentmorphologisch unterscheidet sich der Hyänenkot des *Crocota*-Kreises deutlich von dem des *Hyaena*-Kreises. Während *Hyaena* spindelartig längliche Fäces absetzt, die in der Form denen der Caniden ähneln, produziert *Crocota* sphaeroide bis ovoide Kotballen, die, wenn feuchter und unter Pressung ausgeschieden, auch als zusammenhängende kurze Würste erscheinen. Stets sind dabei aber deutlich gedrungene Scybala erkennbar (Mohr 1964). Eine Zuordnung der Koproolithen von Untermaßfeld zum *Crocota*-Kreis (s. l.) läßt sich folglich mühelos vornehmen.

Auffällig sind die extremen Größenunterschiede der einzelnen Kotballen von Untermaßfeld (Durchmesser von 14,0mm bis 58,25mm, vgl. Tab. 1). Als Durchmesser kugeligere Kotballen der rezenten *Crocota crocuta* (Erxleben, 1777) werden von Altmann (1988, 104) 3 bis 4cm angegeben. Somit sind die Dimensionen der Untermaßfelder Koproolithen im Vergleich zu rezenten Kotballen von adulten Exemplaren der *C. crocuta* zumeist unterdurchschnittlich bemessen. 12 Stücke jedoch weisen größeren Durchmesser, bis maximal 5,83cm [1984/20034 (Mei. 19554)] (Taf. 128, 10) auf. Hier ist zu vermuten, daß es sich um Kotballen besonders starker Individuen handelt.

Da die Größe der Kotballen intraspezifisch linear mit der Körpergröße der Erzeuger korreliert, liegt der Schluß nahe, daß unter den Hyänen von Untermaßfeld zahlreiche Jungtiere vertreten waren. Dies deckt sich mit den demographischen Ergebnissen der Bearbeitung des Untermaßfelder Hyaenidenmaterials durch Turner (in diesem Band). Über 77% der nachgewiesenen Individuen waren juvenile Tiere (R.-D. Kahlke 2001, Tab. 5). Ebenso muß angenommen werden, daß die maximalen Körpermaße der Erzeugerspezies deutlich größer waren als bei der rezenten *C. crocuta*. Nach Turner u. Antón (1996, 459ff.) liegen die Werte von Größe und Körpermasse adulter Exemplare der *P. brevirostris* deutlich über den entsprechenden Werten von *C. crocuta*.

Geschlechtsspezifische Unterschiede und Schwankungen im Nahrungsangebot dürften sich ebenfalls auf die Größe der Kotballen ausgewirkt haben, außerdem der Umstand, daß während einer vollständigen Defäkation oftmals verschieden große Kotballen abgesetzt werden. Größenunterschiede von Koproolithen allein stellen also kein Kriterium für eine Artzugehörigkeit dar. Abgrenzungen wären nur über die Maximaldurchmesser der Kotballen möglich.

Die Annahme, daß es sich bei den Untermaßfelder Funden um Hyänenkoprolithen handelt, wird durch den hohen Feststoffanteil an ausgeschiedenem Knochenmineral und durch regelmäßige Nachweise von verdauungsbedingt angeätzten Knochensplintern in den Koproolithen unterstützt. Außerdem wurden in den fossilführenden Sanden in Untermaßfeld isolierte Knochensplinter mit sogenannter Ätzpolitur gefunden (Taf. 129, 5). Auf ähnliche Beobachtungen in anderen Fundstellen machen Horwitz u. Goldberg (1989, 84) aufmerksam. Ob die in Untermaßfeld geborgenen Splinter beschädigten Kotballen entstammen oder aber den überlieferungsfähigen Teil ausgebrochener unverdaulicher Nahrungsreste (vor allem Haare, oft gemischt mit angeätzten Knochenbruchstücken) dokumentieren, wie es Haltenorth (1977, 221) und Lawick-Goodall (1978, 168) am Beispiel der rezenten *C. crocuta* beschreiben, ließ sich nicht ermitteln. Wahrscheinlich gelten beide Varianten.

Da in der Fundstelle ausschließlich Reste einer großen Hyänenart, *Pachycrocota brevirostris* (Aymard, 1864) angetroffen wurden, muß diese Form als Erzeuger der vorgefundenen Koproolithen angenommen werden.

### 3. Strukturen und Inhaltsstoffe

Lebensspuren möglicher Endoparasiten sind bislang in den Untermaßfelder Koproolithenfunden nicht sicher nachweisbar. Einige röhrenförmige Strukturen im Inneren der Stücke und kreisrunde Löcher auf ihrer Oberfläche könnten allerdings als Resultate parasitärer Aktivitäten verschiedener Verursacher in den noch feuchten Kotballen gedeutet werden. Denkbar sind außerdem Fraßspuren sowohl koprophaga-

ger Käfer als auch deren Larven. Obwohl der überwiegende Teil entsprechender Coleoptera, insbesondere der Scarabaeidae, Kot herbivorer Säuger bevorzugt (vgl. Machatschke 1969, 266-366), werden doch bei Rezentbeobachtungen immer wieder Koprophagien auch an Carnivorenkot festgestellt (Hanski u. Cambefort 1991, 162. 331). So beobachtete Kruuk (1972, 66) am Kot südafrikanischer Fleckenhyaänen zwei offensichtlich koprophage Käferspezies.

Ausgasungsstrukturen in Form sogenannter »pipes« im Inneren der (ehemals frisch ausgeschiedenen) Kotballen, wie sie Jepsen (1963, Taf. 2, 1. E.) in Kopolithen fand, deuten sich auch an den Bruchflächen einiger Untermaßfelder Kopolithenfragmente an. Darüber hinaus konnten diese Ausgasungsstrukturen beispielhaft an computertomografischen Serienschnitten eines intakten Kopolithen dargestellt werden [IQW 1980/17238 (Mei. 16760)] (Taf. 129, 1-4). Weitere typische Strukturen der Untermaßfelder Kopolithen sind eine Vielzahl mehr oder weniger tropfenförmiger Hohlräume. Diese sind nicht nur als Gasbläschen, sondern auch als ehemals flüssige Inhaltsstoffe, die während der Fossilisation naturgemäß verloren gingen, anzusehen.

Rißbildungen in einigen Kopolithen konnten nicht eindeutig als primäre Austrocknungserscheinungen (Vogeltanz 1965) angesprochen werden, da in der Fundstelle auch zahlreiche Befunde sekundären Substanzverlustes durch mikrofazielle Mineralauslaugung zu beobachten waren (vgl. Keiler, in diesem Band, 6-8).

Neben Knochensplittern (vgl. Turner, in diesem Band, Taf. 127, 4) [z.B. 1984/19938 (Mei. 19458)] sind weitere Inhaltsstoffe der Kotballen durch Negativabformungen nachgewiesen, so Abdrücke von Säugetierhaarschäften mit z.T. deutlicher Schuppenstruktur (Taf. 130, 1-4), wie sie auch bei rezenten Haaroberflächen zu beobachten ist (Teerink 1991) [z.B. IQW 1980/15354 (Mei. 14866), IQW 1994/24612 (Mei. 24141), IQW 1994/24676 (Mei. 24205)]. Diese Haarabdrücke stellen Überreste der Felle von Nahrungstieren dar. Die hohe chemische Resistenz der Keratine als Hauptbestandteile der Haare sowohl gegenüber Säuren als auch gegen Verdauungsenzyme ermöglichte ihre unbeschadete Passage des Verdauungstraktes.

Ebenfalls beobachtet wurden Reste von Gräsern, die an den Bruchflächen mehrerer Kopolithen erkennbar sind [z.B. IQW 1980/15354 (Mei. 14866), IQW 1980/16067 (Mei. 15578), IQW 1982/18175 (Mei. 17695), IQW 1994/24613 (Mei. 24142)]. Die als fragmentarische Negativabdrücke nachgewiesenen Gräser können sowohl beiläufig beim Schlingen aufgenommen worden sein, aber auch dem Verdauungstrakt gefressener Herbivoren entstammen. Weiterhin nicht unwahrscheinlich ist die Herkunft der Pflanzenreste aus gezielt aufgenommenem Herbivorenkot, wie Freilandbeobachtungen juveniler Exemplare der rezenten *C. crocuta* durch Lawick-Goodall (1978, 156) nahelegen. Ein besonders gut erhaltener Negativabdruck eines Blattspreitenfragmentes [IQW 1980/16067 (Mei. 15578)] konnte elektronenmikroskopisch dargestellt werden. Hierbei traten exzellent überlieferte Gewebsstrukturen, wie parallelnervige Blattaderung (Leitbündel) und Zellen mit sichtbaren Zellwänden zu Tage (Taf. 131, 1-2). Voraussetzung für eine derart detailgetreue Abformung, trotz aggressivem Verdauungsmilieu, könnte eine primäre Mineralisation des Grases gewesen sein.

Die substantiellen Reste der Haare und Gräser wurden während der Fossildiagenese vollständig mikrobiell-chemisch abgebaut. An den Bruchflächen beschädigter Kopolithen konnten neben zahlreichen Knochensplittern auch mehrere, bis zu 2mm große Quarzkörner nachgewiesen werden [z.B. IQW 1982/17866 (Mei. 17386)] (Taf. 129, 6). Diese Partikel dürften sowohl aus sedimentbehafteter Nahrung als auch aus dem Verdauungstrakt verschlungener Beutetiere stammen.

Häufig wurde eine starke metallhydroxidische bzw. metalloxidische Pigmentation nicht nur auf der Oberfläche, sondern auch innerhalb der porösen Fossilsubstanz der Untermaßfelder Kopolithen beobachtet [z.B. IQW 1994/24610 (Mei. 24139), IQW 1997/25939 (Mei. 25468)] (Taf. 128, 5). Dies deutet auf eine möglicherweise vermehrte mikrobielle Tätigkeit in den Kotballen hin. Ob jedoch fossile Mikroorganismen im Untermaßfelder Material direkt nachweisbar sind, können erst Spezialuntersuchungen belegen.

An der Oberfläche der Untermaßfelder Kopolithen fanden sich bei einer Vielzahl von Stücken Wurzelätzspuren unbestimmten Alters. In einem Fall gelang es, Ätzkanäle einer pflanzlichen Wurzel mit

Wurzelhaaren im Inneren eines Koprolithen elektronenmikroskopisch darzustellen [IQW 1994/24 621 (Mei. 24 141)] (Taf. 131, 3-4).

#### 4. Taphonomische und ethologische Schlußfolgerungen

Zur Beurteilung der Räumlichkeit des Kotabsatzes und seines präfossilen Eintrages in die Fundstelle ergeben sich zwei Alternativen. Entweder wurde der Kot in größerer Entfernung abgesetzt und erst durch Flußtransport in der heutigen Fundstelle akkumuliert oder aber der heutige Fundort ist, abgesehen von einer geringfügigen Lageänderung während der Sedimentation, nahezu der Ort der Absetzung der Faeces. Insgesamt fehlen in der Fundstelle Anzeichen für eine deutliche Frachtsonderung (R.-D. Kahlke 1997). Der überwiegende Teil der Untermaßfelder Koprolithen weist, bergungsbedingte Beschädigungen ausgenommen, eine völlig intakte Oberflächenmorphologie auf. An einigen Stücken sind äußerlich Negativabdrücke von nicht näher identifizierbaren Pflanzenresten erkennbar [z.B. IQW 1980/16 536 (Mei. 16 057), IQW 1984/19 935 (Mei. 19 455)]. Ob diese Pflanzenabdrücke durch Abformung der eventuell am Absetzungsort vorhandenen Vegetation bzw. angespülter Pflanzenreste oder aber durch »Auswitterung« der Koprolithenoberflächen entstanden sind, ließ sich nicht zweifelsfrei ermitteln. Ebenfalls sind an einigen Koprolithen offenbar am Absetzungsort primär in die Oberfläche der Kotballen eingedrückte Quarzkörner als Bestandteil des sedimentären Untergrundes zu beobachten [IQW 1984/20 062 (Mei. 19 582), IQW 1984/20 063 (Mei. 19 583)].

Vergleichende Untersuchungen an rezemtem Carnivoren-Kot machen die Möglichkeit einer unbeschadeten Verfrachtung von Kotballen durch fließendes Wasser unwahrscheinlich. Entsprechende Transportversuche im fließenden Wasser führten zu einer schnellen mechanischen Zerstörung der untersuchten Kotballen (Korth 1979, 262 ff.). Es darf also vermutet werden, daß es sich bei der Fundstelle Untermaßfeld in Hinsicht auf die Genese der Koprolithen um eine autochthone, also nur unwesentlich durch Verfrachtung überprägte Fundsituation handelt. Gestützt wird diese Auffassung durch Korngrößenuntersuchungen des Muttersediments, welche eine geringe Transportenergie während der fluviatilen Sedimentation nachweisen (Ellenberg u. R.-D. Kahlke 1997).

Die rezente *Crocota crocuta* lebt in Clans und markiert ihr Territorium auffällig durch Abgabe eines speziellen Sekretes, aber auch durch Harnen und Koten. Kruuk (1972, 66) beschreibt die Grenzmarkierung mittels gezielter und wiederholter Kotabsetzung bei den *Crocota*-Clans. Stuart u. Stuart (1992, 148) sprechen von der Anlage regelrechter »Latrinen« zur Territorialmarkierung. Rezentvergleich und taphonomische Beurteilung lassen den Schluß zu, daß es sich bei den in Untermaßfeld aufgefundenen Koprolithen und Koprolithennestern um die Reste territorialer Markierungen eines Clans von *Pachycrocota brevirostris* handeln könnte. Eine solche Auffassung wird ebenfalls durch das Verteilungsmuster der Koprolithen in der gesamten Fundstelle gestützt. Koprolithen wurden in ehemaligen Ufer- und temporären Flachwasserbereichen gefunden, also nur in Zonen, in denen *Pachycrocota* agieren und markieren konnte. Gleichfalls wurden in der Fundstelle zahlreiche Knochensplitter und zerbissene Knochen, insbesondere auch von Pachydermen angetroffen. So liegt der Schluß nahe, daß es sich in Untermaßfeld um einen ehemaligen Freßplatz von *P. brevirostris* handelt.

Ein zweiter, wenn auch untergeordneter Mechanismus der Koprolithengenese liegt in der Austreibung der Enddarminhalte verwesender Kadaver. Da aber der Kot schon im Enddarm vorgeformt ist, einzelne Scybala also bereits angelegt sind, lassen sich morphologische Unterschiede an den späteren Koprolithen kaum erkennen. Somit läßt sich die Herkunft des einen oder anderen Koprolithen als postmortal ausgetriebener Enddarminhalt nicht gänzlich ausschließen.

#### Zusammenfassung

Die Grabungsarbeiten in der fluviatilen Komplexfundstelle Untermaßfeld erbrachten neben zahlreichen fossilen Skelettelementen auch eine größere Anzahl Koprolithen. Der Rezentvergleich ernährungsphysiologischer und morphologischer Besonderheiten, die metrische Auswertung sowie die Zuordnung innerhalb des osteologisch belegten Faunenspektrums ergaben als Erzeugerform der Koprolithen die

Hyäne *Pachycrocuta brevirostris*. Festgestellt wurde, daß die extremen Größenunterschiede der Kotballen in Untermaßfeld allein nicht als Kriterium der Artzugehörigkeit herangezogen werden können. Tierische, pflanzliche und anorganische Inhaltsstoffe sowie interne Strukturen wurden nachgewiesen. Die unbeschädigten Oberflächen, das Verteilungsmuster und die sedimentologischen Merkmale der Fundstelle machen wahrscheinlich, daß es sich bei den aufgefundenen Koprolithen und Koprolithenestern um die Reste fossil überlieferter Latrinen, die vermutlich reviermarkierende Funktion hatten, handelt.

### Summary

Together with a large number of fossil skeletal elements, excavation at the Lower Pleistocene fluvial complex site of Untermaßfeld also recovered numerous coproliths. Actualistic investigations of nutritional-physiological and morphological details, metrical analysis and comparison with the faunal spectrum demonstrated by bone material, identify that this material was produced by the hyaena *Pachycrocuta brevirostris*. It was established that extreme variability in size of the Untermaßfeld coproliths cannot alone be accepted as a criterion for species identification. Animal, plant and mineral contents were identified, as were internal structures.

The undamaged surfaces of the coproliths, their distribution and the sedimentological character at the site make it probable that the single and grouped fossil specimens represent the remains of latrines, which probably served the function of territorial markers.

### Danksagung

Mein Dank gilt dem Röntgenteam um Chefarzt Dr. F. Robiller (Klinik für Radiologie und Nuklearmedizin der Hufelandkliniken Weimar) für die Anfertigung computertomografischer Serienschnitte sowie Herrn Dr. B. Möser (F. A. Finger-Institut für Baustoffkunde der Bauhaus-Universität Wei-

mar) für die elektronenmikroskopischen Detailaufnahmen. Die Makrofotografie besorgte in bewährter Qualität Herr Fotomeister T. Korn (Weimar). Den Herren Dr. habil R.-D. Kahlke und Dr. L. Maul (beide Weimar) danke ich für kritische Manuskriptdurchsichten und hilfreiche Diskussionen.

### Literatur

Altmann, D. 1988: Harnen und Koten bei Säugetieren. Die Neue Brehm-Bücherei 404, 162 S., A. Ziemsen Verl.; Luthersstadt Wittenberg.

Ellenberg, J. u. Kahlke, R.-D. 1997: Die quartärgeologische Entwicklung des mittleren Werratal und der Bau der unterpleistozänen Komplexfundstelle Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 1. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 1, 28-62 + Taf. 1-18, Mainz.

Haltenorth, Th. u. Diller, H. 1977: Säugetiere Afrikas und Madagaskars. 403 S., BLV Verlagsgesellschaft; München, Bern, Wien.

Hanski, I. u. Cambefort, Y. 1991: Dung Beetle Ecology. 481 S., Princeton Univ. Press; Princeton, New Jersey.

Horwitz, L. K. u. Goldberg, P. 1989: A Study of Pleistocene and Holocene Hyaena Coprolites. Journ. Archaeol. Sci. 16, 71-94, London.

Jepsen, G. L. 1963: Eocene Vertebrates, Coprolites, and Plants in the Golden Valley Formation of Western North Dakota. Bull. Geol. Soc. America 74, 673-684, New York.

Kahlke, R.-D. 1997: Bisheriger Gesamtbefund zur Geologie, Paläozoologie, Taphonomie, Ökologie und Stratigraphie der unterpleistozänen Komplexfundstelle Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 1. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 1, 385-418, Mainz.

2001: Die unterpleistozäne Komplexfundstelle Untermaßfeld – Zusammenfassung des Kenntnisstandes sowie synthetische Betrachtungen zu Genesemodell, Paläoökologie und Stratigraphie. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 3. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 3, 931-1030 + Anl. I-XV, Mainz.

Keiler, J.-A. 1995: Bergung und Präparation pleistozäner Wirbeltierreste unter Berücksichtigung des Fossilmaterials der Komplexfundstelle Untermaßfeld/Südthüringen.

- Restaurierung und Museumstechnik 12, 31 S. + Taf. 1-24, Theiss; Stuttgart.
- in diesem Band: Die Präparation und Konservierung des Fossilmaterials aus dem Unterpleistozän von Unterraßfeld.
- Korth, W. W. 1979: Taphonomy of Microvertebrate Fossil Assemblages. Ann. Carneg. Mus. 48, 235-285, Pittsburgh.
- Kruuk, H., 1972: The Spotted Hyena. A Study of Predation and Social Behavior. 335 S., Univ. Chicago Press; Chicago, London.
- Lawick-Goodall, H. u. Lawick-Goodall, J. 1978: Unschuldige Mörder. 203 S., Rowohlt; Reinbek bei Hamburg.
- Machatschke, J. W. 1969: Fam. Scarabaeidae. In: Freude, H., Harde, K. W. u. Lohse, G. A.: Die Käfer Mitteleuropas. Band 8. 266-366, Goecke & Evers; Krefeld.
- Mead, J. I. u. Agenbroad, L. D. 1989: Pleistocene dung and the extinct herbivores of the Colorado Plateau, southwestern USA. Cranium 6, 29-44, Dieren.
- Mohr, E. 1964: Bemerkungen über Hyänenkot und -koproolithen. Kosswig-Festschrift, Mitt. Hamburg. Zool. Inst., 107-111, Hamburg.
- Peters, G. 1993: *Canis lupus* Linnaeus, 1758 – Wolf. In: Stubbe, M. u. Krapp, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 5: Raubsäuger – Carnivora (Fissipedia). Teil II: Mustelidae 2, Viverridae, Herpestidae, Felidae, 47-106, Aula-Verl.; Wiesbaden.
- Schütt, G. 1971: Die Hyänen der Mosbacher Sande (Altpleistozän, Wiesbaden/Hessen) mit einem Beitrag zur Stammesgeschichte der Gattung *Crocota*. Mainzer Naturw. Arch. 10, 29-76, Mainz.
- Stuart, C. u. Stuart, T. 1992: Field Guide to the Mammals of Southern Africa. 272 S., New Holland; London.
- Teerink, B. J. 1991: Hair of West-European mammals: atlas and identifikation key. 224 S., Cambridge Univ. Press; Cambridge etc.
- Turner, A. in diesem Band: Remains of *Pachycrocota brevirostris* (Carnivora, Hyaenidae) from the Lower Pleistocene site of Unterraßfeld.
- Turner, A. u. Antón, M. 1996: The Giant Hyaena, *Pachycrocota brevirostris* (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae). Geobios 29, 4, 455-468, Villeurbanne.
- Vogeltanz, R. 1965: Austrocknungsstrukturen bei Koprolithen. N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 362-371, Stuttgart.