

## DIE FELIDEN AUS DEM EPIVILLAFRANCHIUM VON UNTERMASSFELD

### 1. Einleitung

Die an die Basis der Jaramillo-Polarität des unteren Pleistozäns mit etwa einer Million Jahren datierte (R.-D. Kahlke 1997) Werratal-Fundstätte von Untermaßfeld bei Meiningen lieferte im Rahmen einer teilweise in hervorragender Erhaltung dokumentierten und sehr umfangreichen Großsäugerfauna Reste von insgesamt sechs mittelgroßen und großen Felidenarten. Sie belegen das gesamte Spektrum aus dem europäischen Villafranchium bekannter Katzenformen, hier aber in einmaliger Weise zusammen aus einem einzigen Stratum. Keine der großen, klassischen Villafranchium-Faunen bietet diese Gesamtvielfalt. Auch aus dem Epivillafranchium (sensu R.-D. Kahlke 1994) bzw. dem gesamten Unterpleistozän liegt bisher keine vergleichsweise felidenreiche Fauna vor.

Die Bearbeitung der Feliden von Untermaßfeld versprach daher von vornherein nicht allein gute Einblicke in die am Ende des Villafranchiums erreichten evolutiven Stadien sämtlicher europäischer unterpleistozäner Arten über Kleinkatzengröße, sondern sollte auch dem Verständnis synökologischer Beziehungen zwischen den hier insgesamt vertretenen Feliden selbst, mit den übrigen Carnivoren und im Blick auf die Interferenz ihrer potentiellen Beutespektren aus dem Kreis der Herbivoren dienlich sein. Um diesen Zielen gerecht werden zu können, wird im Hauptteil zunächst das Fundmaterial hinsichtlich seiner Grundbedeutung zur Kenntnis der einzelnen Arten behandelt. Anschließend werden biogeographische und ökologische Aspekte diskutiert.

### 2. Das Fundmaterial und seine Bedeutung zur Kenntnis der Arten

Jedes Artkapitel wird mit Vorbemerkungen eingeleitet, die einen Kurzüberblick zum Stand der Kenntnis geben und eventuell offene Fragen darlegen. Soweit bereits auf dieser Basis Erkenntnisfortschritte erzielt werden können, ohne weitere Untersuchungen vornehmen zu müssen, so wird dies in die Kurzeinleitungen integriert.

Nach der Auflistung des der jeweiligen Art zugerechneten Fundmaterials folgen die Beschreibung und vergleichende Behandlung für die Kenntnis der Art als wesentlich erachteter Stücke. Dies wird mit zeichnerischen und photographischen Abbildungen sowie mit Maßstabellen belegt und ergänzt.

Schlußfolgerungen als Diskussionsteil jedes Artkapitels versuchen, jeweils eine Einordnung des Materials von Untermaßfeld in das derzeit bekannte Bild der Evolution der betreffenden Art vom oberen Pliozän bis zum unteren Mittelpleistozän zu begründen und daraus taxonomische Zuordnungen vorzunehmen. Es werden aus dieser Bearbeitung folgende Erkenntnisse zum Struktur-Funktions-Gefüge besprochen. Aus der zur Diskussion der ökologischen Einbindung jeder Art grundlegend wichtigen Schätzung ihres Körpergewichtes werden im Rezentbezug Lebensraumansprüche und wahrscheinliche Beutespektren im Blick auf die Herbivorenfauna der Fundstelle behandelt.

#### 2.1. *Panthera onca gombaszogensis* (Kretzoi, 1938)

##### 2.1.1. Vorbemerkungen

Großsäugerfaunen des europäischen Pleistozäns sind in der Regel durch die Existenz mindestens einer Art der Pantherkatzen (Genus *Panthera*) gekennzeichnet. Als erste der drei betreffenden Arten (Jaguar, Löwe, Leopard) erscheint am Ende des Pliozäns vor etwa 1,7 Millionen Jahren der europäische Jaguar in der italienischen Fauna von Olivola und der niederländischen Fauna von Tegelen. Im oberen Vil-

lafranchium vertritt der Jaguar die Gattung *Panthera* in Europa allein. Nach dem Auftauchen des Löwen und des Leoparden wohl zu Beginn des unteren Mittelpleistozäns scheinen seine Populationen auszudünnen. Schließlich erlöschen sie vor etwa 0,5 Millionen Jahren (Hemmer 1971b; Torre et al. 1992).

Eine erste ausführliche vergleichende Bearbeitung reichhaltigen italienischen Fundmaterials nahm Del Campana (1915) unter dem Namen *Leopardus arvernensis* (Croizet et Jobert) vor. Schaub (1949) erkannte die Notwendigkeit, diese Pantherkatze der Toskana von *Felis arvernensis* zu trennen. Er benannte sie *Felis toscana*. Torre (1967) stellte wesentliche Gemeinsamkeiten des Schädelbaues mit *P. tigris*, *P. pardus* und *P. onca*, gegenüber *P. leo*, fest. Ficarelli u. Torre (1968) präzisierten die Stellung der Art in Größe und Schädelmerkmalen zwischen Tiger und Jaguar. Sie ordneten als *Felis (Panthera) schreuderi* durch Von Koenigswald (1960) beschriebene Zahnfunde von Tegelen der Synonymie von *P. toscana* zu. Mit der Neubearbeitung einer Mandibel aus den Mosbacher Sanden wiesen Hemmer u. Schütt (1969) auf die Konspezifität mit der von Kretzoi (1938) *Leo gombaszoegensis* genannten ungarischen Form hin und gaben eine aktuelle Synonymieliste. Hemmer (1971b) charakterisierte die Art auf der Basis des damaligen Kenntnisstandes als europäischen Jaguar, der in phylogenetischer Sicht als »Jaguar auf dem Weg zum Löwen« bezeichnet werden könnte, wenn er auch allein schon von der Zeitstellung her zumindest in seiner europäischen Population nicht als tatsächlicher Löwenvorfahr in Frage kommt. In einem Stammbaumschema wurde *P. gombaszoegensis* nahe der Basis des Subgenus *Panthera* (mit *P. leo*, *P. pardus*, *P. onca*, *P. gombaszoegensis*) eingeordnet. Von Bonifay (1971) als *Jansofelis vaufreyi* beschriebene Funde wurden von Hemmer (1972) als ebenfalls zu *P. gombaszoegensis* gehörig aufgezeigt. Die Jaguarähnlichkeit verdeutlichte sich anhand dieses neuen Materials von L'Escafe weiterhin. Kurtén (1973a) verwies aus dem Studium pleistozäner nordamerikanischer Jaguare auf die Möglichkeit, daß *P. gombaszoegensis* und die unterpleistozänen Jaguare Nordamerikas nichts anderes als Glieder einer zunächst durchgehenden, circumpolaren Jaguarpopulation gewesen sein mögen. Sotnikova (1989) und Sotnikova u. Vislobokova (1990) erweiterten die Kenntnis der Verbreitung von *P. gombaszoegensis* mit dem Nachweis aus Lakhuti, Süd-Tadschikistan, in wesentlichem Maße.

Mit diesem ersten mittelasiatischen Zwischenglied beginnt sich die geographische Lücke zwischen den Jaguarpopulationen Europas und Nordamerikas zu füllen. Zeitlich liegt die Besiedlung Amerikas mit frühen, noch als generalisiert zu betrachtenden Jaguaren etwa parallel mit derjenigen Europas (Kurtén u. Anderson 1980). Die bisherige morphologische Betrachtung zeigt in keinem Punkt einen Unterschied zwischen den europäischen und den nordamerikanischen unterpleistozänen Jaguaren, die über das Maß bei anderen Pantherkatzen üblicher intraspezifischer Variabilität hinausgingen. Zur Trennung der beiden Formen auf dem Artniveau besteht daher kein Anlaß. Der Versuch einer phylogenetischen Analyse mit Hilfe der Hennigschen Prinzipien der phylogenetischen Systematik durch Hemmer (1981) ergab die Möglichkeit alternativer Einordnung des europäischen Jaguars einerseits als Schwesterart des Jaguars, andererseits als fortlebende Stammart aus der Radiation zu Löwe, Leopard und Jaguar. Nun verkörpert unter diesen rezenten Arten ebenfalls der Jaguar am ehesten den Typ einer fortlebenden Stammart. Aus diesem Ansatz läßt sich jedenfalls kein Widerspruch zur taxonomischen Zusammenfassung der unterpleistozänen Jaguare Nordamerikas und Europas ableiten. Im Interesse einer mit taxonomischen Maßnahmen möglichst zu erreichenden Klarheit der Zuordnung wird auf dieser Basis die Konsequenz gezogen, der europäischen Population eigenen Artrang abzuspüren. Die evolutive Altschicht des Jaguars umfaßt dann neben *P. onca augusta* im nordamerikanischen Pleistozän die im Sinne von Chronosubspezies unterscheidbaren (Hemmer 1972) europäischen Formen *P. onca toscana* vom Ende des mittleren bis zum oberen Villafranchium und *P. onca gombaszoegensis* aus dem späteren Unterpleistozän und dem unteren Mittelpleistozän (zur Grenzziehung mit der paläomagnetischen Grenze Matuyama/Brunhes folgt der Verfasser der entsprechenden INQUA-Empfehlung, zit. n. R.-D. Kahlke 1994).

Das Problem des Entstehungszentrums des Jaguars, der in seiner generalisierten frühpleistozänen Form nach wie vor als überlebende Stammart des Subgenus *Panthera* betrachtet werden darf, bleibt derzeit noch offen. Aus der Rezentanalyse (Hemmer 1981) ist die Ableitung des Löwen aus einer solchen generalisierten, jaguarhaften Stammform zwingend. Weitere Zusammenhänge in Raum und Zeit werden

erst nach einer Revision dem Löwen zugeschriebener oberpliozänen Funde Afrikas (vgl. A. Turner 1990a, b) zu erkennen sein.

### 2.1.2. Material

(Abb. 1, 2; Taf. 132-134)

- Oberkieferfragment mit Inzisiven, Canin dex., allen Prämolaren und M<sup>1</sup> dex., IQW 1984/20268 (Mei. 19788).
- Oberkieferfragment dex. mit I<sup>3</sup>, IQW 1986/21783 (Mei. 21302).
- Mandibelfragment sin. mit C und P<sub>3</sub>-M<sub>1</sub>, IQW 1983/19169 (Mei. 18689).
- Mandibelfragment sin. mit I<sub>2</sub>, I<sub>3</sub>, C, P<sub>3</sub>, P<sub>4</sub>, IQW 1992/24137 (Mei. 23666).
- Mandibelfragment dex. mit I<sub>2</sub>, C, P<sub>3</sub>-M<sub>1</sub>, IQW 1995/25343 (Mei. 24872).
- I<sup>3</sup> sin., IQW 1986/21784 (Mei. 21303).
- C max. dex., IQW 1986/21775 (Mei. 21294).
- P<sup>3</sup> dex., IQW 1986/21777 (Mei. 21296).
- M<sup>1</sup> sin., IQW 1986/21781 (Mei. 21300).
- P<sub>3</sub> dex., IQW 1986/21782 (Mei. 21301).
- P<sub>4</sub> sin., IQW 1986/21789 (Mei. 21308).
- P<sub>4</sub>-Fragment dex., IQW 1986/21778 (Mei. 21297).
- M<sub>1</sub> dex., IQW 1986/21780 (Mei. 21299).
- M<sub>1</sub>-Fragment sin., IQW 1986/21776 (Mei. 21295).
- M<sub>1</sub> dex., IQW 1980/17157 (Mei. 16678).
- Humerus dex., IQW 1980/16247 (Mei. 15758).
- Humerusfragment, dex., IQW 1980/15513 (Mei. 15025).
- Ulnafragment sin., IQW 1982/18126 (Mei. 17646).
- Scapholunare dex., IQW 1980/15755 (Mei. 15267).
- Metacarpale I dex., IQW 1980/16625 (Mei. 16146).
- Metacarpale II dex., IQW 1980/16621 (Mei. 16142).
- Metacarpale III dex., IQW 1980/16622 (Mei. 16143).
- Metacarpale IV dex., IQW 1980/16624 (Mei. 16145).
- Metacarpale V dex., IQW 1980/16623 (Mei. 16144).
- Pelvisfragment sin., IQW 1980/17482 (Mei. 17004).

### 2.1.3. Beschreibung und Vergleich

Zur Bestimmung der Mindestindividuenzahl wurden die Kriterien Körperseite, Größe, morphognostische Unterschiede und Zahnabnutzungsgrad verwendet. Den postkranialen Stücken zufolge liegen Reste von mindestens zwei Individuen vor, wovon bei mindestens einem der Epiphysenschluß noch nicht überall vollzogen war. Kiefer- und Gebißfunde verweisen auf wahrscheinlich fünf Individuen. Dem Grad der Zahnusuren zufolge waren davon zwei Tiere noch sehr jung, in einem nicht sehr weit über die Vollendung des Zahnwechsels hinausgehenden Alter. Zwei weitere dürften nur wenig älter gewesen sein. Ein mit mehreren, als zusammengehörig anzusehenden Einzelzähnen belegtes Individuum befand sich hingegen offensichtlich in einem sehr fortgeschrittenen Alter. Individuen mittleren Alters fehlen in der Fundserie. Der postkraniale Befund läßt sich mit den Gebißbefunden gut zur Deckung bringen. Eine sichere Aussage zum Geschlechtsverhältnis ist nicht möglich. Das von Einzelzähnen repräsentierte, sehr alte Tier sollte im Blick auf die weit abgehobene Gebißgröße mit einiger Sicherheit männlichen Geschlechtes gewesen sein. Bei den beiden zahnmäßig kleinsten Individuen mag an Weibchen gedacht werden.

Individuelle Zusammengehörigkeit der großen und stark abgenutzten Einzelzähne vorausgesetzt, dürfte der betreffende alte Kater die rechte Kieferseite während seines Lebens stärker zum Fleischschneiden mit der Brechschere genutzt haben als die linke. Bei einem der jung-adulten Individuen war der rechte Canin des Oberkiefers gebrochen. Der Rest wurde anschließend im Gebrauch schräg von hinten ge-

	IQW 1984/20268 (Mei. 19788)		IQW 1986/21775 (Mei. 21294)	IQW 1986/21777 (Mei. 21296)	IQW 1986/21781 (Mei. 21300)
	dex.	sin.			
Schnauzenbreite über die Caninen	82				
C <sup>max</sup>					
Länge am Schmelzrand	–	–	20,8		
Breite am Schmelzrand	–	–	16,9		
P <sup>2</sup>					
Länge	7,6	7,8			
Breite	5,2	5,3			
P <sup>3</sup>					
Länge	22,0	22,1		23,2	
max. Breite	11,0	11,2		ca. 11,7	
vordere Breite	9,8	10,0		9,6	
Paraconhöhe	11,4	11,3		–	
P <sup>4</sup>					
Länge	32,0	32,2			
Länge am Innenhöcker	32,4	32,5			
Länge an der vorderen Einziehung	31,3	31,5			
max. Breite	18,4	18,0			
Breite hinter dem Innenhöcker	11,8	12,0			
hintere max. Breite	12,0	11,5			
Paracon-Länge	12,1	12,0			
Metastyl-Länge	12,2	12,4			
Länge von Paracon + Metastyl	23,5	23,5			
Paracon-Höhe	16,0	15,6			
M <sup>1</sup>					
Länge	10,4	–			13,2
Breite	5,3	–			6,1

Tab. 1 *Panthera onca gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938), Untermaßfeld. Zahnmaße des Oberkiefers (in mm).

schliffen. Da dieses Tier, nach der Usur der Prämolaren und Molaren zu urteilen, noch recht jung war, sollte der Bruch des Eckzahns schon bald nach seiner vollständigen Verfügbarkeit im Zuge der Zahnwechselfolge passiert sein.

Die Funde aus Untermaßfeld erweitern das derzeit verfügbare Material von *P. onca gombaszoegensis* deutlich. Sowohl metrisch (Tab. 1-3) als auch morphognostisch (Abb. 1-2; Taf. 132-134) bewegen sich die neuen Stücke mit wenigen Ausnahmen im Bereich für den europäischen Jaguar bereits bekannter Daten (Tab. 4-6). Eine bemerkenswerte Variabilität drückt sich vor allem im Bereich des Cingulums bzw. Schmelzrandes der Prämolaren und des M<sub>1</sub> aus. Im Oberkiefer besitzen die P<sup>3</sup> von IQW 1984/20268 (Mei. 19788) am Vorderrand gratartige Cingulumstrukturen, aus denen links und rechts an unterschiedlicher Stelle vorne bzw. zur Innenseite hin ein bzw. zwei winzige Höckerchen gebildet sind. Der P<sup>3</sup> IQW 1986/21777 (Mei. 21296) zeigt diese Strukturen nicht. In der Unterkieferbezahnung fällt beim P<sub>4</sub> IQW 1992/24137 (Mei. 23666) lingual im hinteren Zahnteil eine Cingulumerhöhung zu einem scharfen Grat auf, die voll mit der Diagnose von *gombaszoegensis* durch Kretzoi (1938) harmoniert: »am P<sub>4</sub> ist das hintere Cingulum sehr kräftig, scharfkantig«. Ein ebensolches Cingulum kennzeichnet den P<sub>4</sub> der Mandibel von Würzburg-Schalksberg. Bei den anderen P<sub>4</sub> von Untermaßfeld ist diese Struktur schwächer. Während alle bisher beschriebenen M<sub>1</sub> von *P. onca gombaszoegensis* keine Spur eines Metaconids erkennen lassen, ist bei dem sehr großen Reißzahn IQW 1986/21780 (Mei. 21299) ein ausgesprochen tigerhaftes Metaconid ausgeprägt. Den anderen Molaren von Untermaßfeld fehlt dieses Höckerchen. Neben der Ausbauchung des Schmelzrandes lingual unterhalb des M<sub>1</sub>-Kerbsattels erscheint die gesamte linguale Basis des Molaren IQW 1995/25343 (Mei. 24872) knotig. Der Schmelzrand

	IQW 1983/19 169 (Mei. 18 689)	IQW 1992/24 137 (Mei. 23 666)	IQW 1995/25 343 (Mei. 24 872)	IQW 1986/21 782 (Mei. 21 301)	IQW 1986/21 789 (Mei. 21 308)	IQW 1986/21 780 (Mei. 21 299)	IQW 1980/17 157 (Mei. 16 678)
Mandibelmaße							
Mandibelhöhe							
im Diastema	33,5	–	33,7				
hinter M <sub>1</sub>	37,5	–	–				
Diastema-Länge	(ca. 22)	19,1	ca. 16				
P <sub>3</sub> -M <sub>1</sub> -Länge (alveolär)	59,5	–	58,6				
C <sub>mand</sub>							
Kronenhöhe							
(am hinteren Schmelzrand)	28,5	38,1	32,0				
Länge							
(am hinteren Schmelzrand)	18,5	18,2	17,3				
Breite am Schmelzrand							
außen	13,0	13,7	13,8				
innen	12,5	12,5	12,6				
I <sub>2</sub>							
Höhe	–	7,7	6,0				
I <sub>3</sub>							
Höhe	–	9,2	–				
max. Breite	–	5,9	–				
Länge	–	6,5	–				
P <sub>3</sub>							
Länge	14,8	15,9	15,6	18,3			
max. Breite	7,4	7,2	8,0	9,1			
vordere Breite	6,4	6,6	6,3	7,5			
Protoconid-Länge	8,2	8,7	9,1	10,7			
Protoconid-Höhe	8,6	8,4	8,6	9,6			
P <sub>4</sub>							
Länge	21,8	22,9	22,0		24,5+		
max. Breite	10,7	11,3	10,7		12,2		
vordere Breite	8,8	9,4	8,9		10,7		
Protoconid-Länge	11,3	11,5	11,8		11,8		
Protoconid-Höhe	13,4	14,1	13,6		15,2+		
M <sub>1</sub>							
Länge	22,3	–	23,0			27,7	25,4
max. Breite	11,3	–	11,2			13,4	12,2
Protoconid-Länge	13,3	–	14,0			16,0	15,0
Protoconid-Höhe	12+	–	13,5			15,0	14,2+
Paraconid-Länge	12,3	–	12,1			15,0	13,9
Paraconid-Höhe	13+	–	13,7			12,5+	14,2+
Kerbsattelhöhe	7,0	–	6,3			7,4	7,6

Tab. 2 *Panthera onca gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938), Untermaßfeld. Zahnmaße des Unterkiefers (in mm).

ist bei diesem Zahn lingual im vordersten Abschnitt wie eine Spitze auf die Wurzel heruntergezogen. Der Vorderrand des M<sub>1</sub> Paraconids ist im Seitenprofil in für *P. onca gombaszoegensis* typischer Form stark gerundet und im oberen Abschnitt zurückfliehend.

In ihren absoluten Größen und ihren Längen-Breiten-Relationen passen die oberen und unteren Prämolaren und der untere Molar der Jaguare von Untermaßfeld sehr gut zu allen späteren west- und mitteleuropäischen *P. onca gombaszoegensis*-Serien. Abweichend erscheinen die Stücke aus Untermaßfeld hinsichtlich ihrer P<sub>3</sub>-P<sub>4</sub>-Proportion: P<sub>3</sub> Länge in % P<sub>4</sub>-Länge 68-71 (n = 3) gegenüber 71,5-78 in der Sammelserie Westbury, L'Escale, Würzburg-Schalksberg, Stránská skála (%-Einzelwerte jeweils auf 0,5 gerundet), wobei der Minimalwert 71,5 aus Stránská skála kommt. Die spätpliozänen und unterpleisto-

Humerus		IQW 1980/16247 (Mei. 15758)		IQW 1980/15513 (Mei. 15025)	
kleinste Breite der Diaphyse		27		26,5	
größte Breite distal		78		76,5	
größte Tiefe distal		49		52	
größte Trochleabreite		53		51,5	
kleinste Trochleadicke		25		25	
Abstand Foramen entepicondyloideum - medialer Trochleakiel					
vorne		44		45	
hinten		49,5		50	
Metacarpalia	MC I IQW 1980/16625 (Mei. 16146)	MC II IQW 1980/16621 (Mei. 16142)	MC III IQW 1980/16622 (Mei. 16143)	MC IV IQW 1980/16624 (Mei. 16145)	MC V IQW 1980/16623 (Mei. 16144)
größte Länge	38	–	–	–	
Größte Breite proximal	19	19	24	18	20
größte Tiefe proximal	14	25	22,5	21,5	21
kleinste Breite der Diaphyse	13	13,5	14	13	12

Tab. 3 *Panthera onca gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938), Untermaßfeld. Maße der Skelettelemente der Vorderextremität (in mm).

		C <sup>max</sup>			P <sup>3</sup>			P <sup>4</sup>		
		M	min-max	n	M	min-max	n	M	min-max	n
Untermaßfeld (diese Arbeit, Tab. 1)	L		20,8	1	22,4	22,0-23,2	3		32,0-32,2	2
	B		16,9	1	11,3	11,0-11,7	3		18,0-18,4	2
Westbury-Sub-Mendip, England (Bishop 1982)	L	21,4	18,5-24,1	5		21,7	1		29,7-33,0	2
	B	16,9	15 -19,3	5		10,7	1		18,5	1
L'Escale, Südfrankreich (Bonifay 1971)	L		–		23,0	22,7-23,1	3	31,9	31,5-32,3	3
	B		–		11,8	11,5-12,2	3		16,4-18,7	2
Vallonet, Südfrankreich (de Lumley et al. 1988)	L		22,0-25,8	2	<i>(P. gombaszoegenensis +</i> <i>»P. leo fossilis«)</i>				–	
	B		17,8-19,7	2					17,5	1
Gombaszög, Ungarn (Kretzoi 1938)	L		–			–			32,9	1
	B		–			–			19,0	1
Petralona, Griechenland (Kurtén u. Poulianos 1981)	L		–			23,6	1		–	
	B		–			11,9-13,0	2		–	
Toskana, Italien (Del Campana 1915: <i>P. onca toscana</i> )	L	19,6	17 -22,6	5	21,3	17,5-24,0	6	30,0	26,8-31,8	6
	B	14,7	11,4-19	5	9,1	8,0-10,0	5	15,8	13,7-17,3	6
Erpfingen, Deutschland (Lehmann 1954)	L		–			–			30,1	1
	B		–			–			15,0	1
Nordamerika (Kurtén 1965, 1973a: <i>P. onca angusta</i> )	L	21,1	19,5-23,0	10	19,9	16,9-22,3	10	31,3	26,8-35	13
	B	17,6	16,1-20,3	11	10,6	9,2-12,2	13	16,1	13,1-18,7	11

Tab. 4 *Panthera onca gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938). Vergleichsmaße der Zähne des Oberkiefers (in mm). – L Länge, B Breite.

zänen Jaguare der Toskana tendieren zu schmalere P<sup>3</sup> (Breite in % der Länge 45,9 ± 5,0, n = 6, gegenüber 51,0 ± 1,7, n = 5), etwas schmalere P<sup>4</sup> (52,8 ± 1,7, n = 6, gegenüber 56,3 ± 2,8, n = 6), besitzen aber weit breitere P<sub>3</sub> (56,3 ± 2,4, n = 4, gegenüber 48,8 ± 2,4, n = 12) und breitere P<sub>4</sub> (51,6 ± 2,5, n = 7, gegenüber 48,3 ± 1,3, n = 16) im Vergleich zu den späteren mittel- und westeuropäischen Tieren. Die spätpliozänen Funde von Tegelen entsprechen diesbezüglich der Toskana-Serie (in einem Fall sogar noch

		C <sub>mand</sub>			P <sub>3</sub>			P <sub>4</sub>			M <sub>1</sub>		
		M	min-max	n	M	min-max	n	M	min-max	n	M	min-max	n
Untermaßfeld (diese Arbeit, Tab. 2)	L	18,0	17,3-18,5	3	16,2	14,8-18,3	4	22,8	21,8-24,5	4	24,6	22,3-27,7	4
	B	13,5	13,0-13,8	3	7,9	7,2- 9,1	4	11,2	10,7-12,2	4	12,0	11,2-13,4	4
Westbury-Sub-Mendip, England (Bishop 1982)	L		19,9	1		16,8-17,3	2	22,7	21,6-23,7	4	24,7	23,0-26,3	4
	B		14,7	1		7,5- 8,2	2	10,9	10,2-11,4	6	11,8	11,1-12,3	5
L'Escale, Südfrankreich (Bonifay 1971)	L		-		17,1	16,8-17,5	4	23,4	22,6-24,5	6	25,4	24,8-26,3	6
	B		-		8,6	8,5- 8,9	4	11,4	10,6-12,1	6	12,2	11,6-13,4	6
Mosbach, Deutschland (Hemmer u. Schütt 1969; Schmidtgen 1922)	L		ca. 19			-			-			21,8-24,2	2
	B		ca. 16			-			-			11,4-12,8	2
Würzburg-Schalksberg, Deutschland [Schütt (MS)]	L		-			19,5	1		25,8	1		25,8	1
	B		-			9,2	1		12,0	1		12,2	1
Gombaszög, Ungarn (Kretzoi 1938)	L		-			17,1	1		-			20,0-22,2	2
	B		-			-			-			-	
Stránská skála/Brno, Tschechien (Thenius 1972)	L		-			16,0	1		22,3	1		25,0	1
	B		-			7,8	1		10,9	1		12,8	1
Lakhuti, Tadschikistan (Sotnikova u. Vislobokova 1990)	L		-			15,8	1		22,0	1		23,1	1
	B		-			7,1	1		11,0	1		10,3	1
Toskana, Italien (Del Campana 1915: <i>P. onca toscana</i> )	L	19,0	18,0-20,0	4	15,7	14,0-17,0	6	20,7	18,8-22,0	6	22,3	21,2-23,3	5
	B	13,0	11,0-15,0	4	8,8	8,0-10,0	6	10,5	9,7-11,0	6	10,8	10,0-11,6	5
Tegelen, Holland (Von Koenigswald 1960)	L		ca. 16,5	1	15,3	14,3-15,9	3	20,1	19,3-21,5	3		20,2	1
	B		ca. 12,5	1		9,0- 9,5	2	10,0	9,6-10,5	3		9,6	1
Nordamerika (Kurtén 1965, 1973a: <i>P. onca augusta</i> )	L	20,5	18,7-21,8	9	16,2	13,7-18,1	9	22,4	19 -25,0	18	23,0	20,7-26,1	16
	B	16,3	14,4-17,2	10	8,4	7,8- 9,0	8	11,3	10,0-13,0	17	11,8	11,0-12,9	15

Tab. 5 *Panthera onca gombaszogensis* (Kretzoi, 1938). Vergleichsmaße der Zähne des Unterkiefers (in mm). – L Länge, B Breite.

	kleinste Breite der Diaphyse	größte Breite distal	größte Trochleabreite
Untermaßfeld (diese Arbeit, Tab. 3)	26,5-27 n = 2	76,5-78 n = 2	51,5-53 n = 2
L'Escale, Südfrankreich (Bonifay 1971)	21,8-22,5 n = 2	ca. 70 -75,5 n = 2	-
Vallonet, Südfrankreich (de Lumley et al. 1988)	29,1 n = 1	81,4 n = 1	ca. 59 n = 1
Süßenborn, Deutschland (Kurtén 1969)	25,6 n = 1	68,0 n = 1	ca. 49,0 n = 1
Gombaszög, Ungarn (Kurtén 1969)	-	73,0 n = 1	53,0 n = 1
Nordamerika (Kurtén 1965, 1973a: <i>P. onca augusta</i> )	23,3-28,9 26,8± 1,7 n = 8	68 -80 75,4 ± 4,3 n = 9	48 -60 54,9 ± 3,9 n = 7

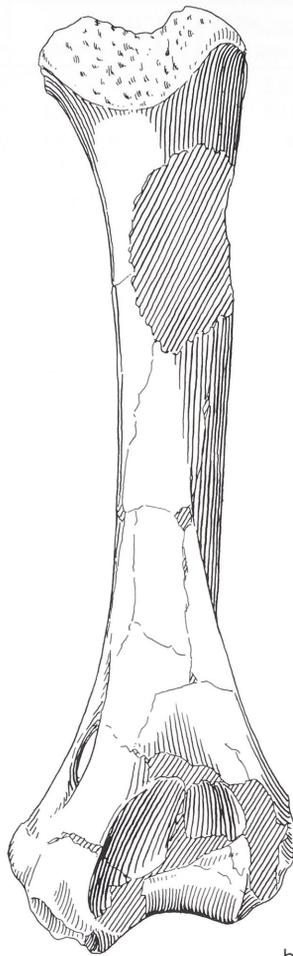
Tab. 6 *Panthera onca gombaszogensis* (Kretzoi, 1938). Vergleichsmaße des Humerus (in mm).

breiterer P<sub>3</sub>). Hinsichtlich ihrer absoluten Maße erscheinen die frühen Toskana-Jaguare im Mittel etwas kleiner als die späteren mittel- und westeuropäischen Vertreter der Art. Auch diesbezüglich ordnen sich die Maße des Tegelen-Materials der Toskana-Serie zu (Tab. 5).

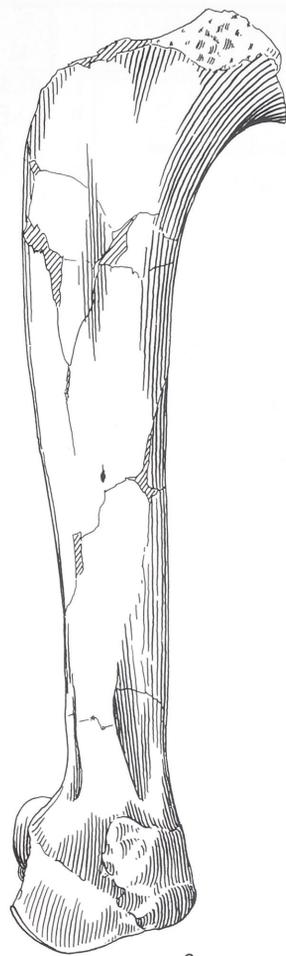
Die Jaguare des nordamerikanischen Pleistozäns (Sammelserie aus Kurtén 1965, 1973 a, Tab. 4, 5) vermitteln mit breiterer Streuung zwischen den beiden europäischen Gruppen. Hinsichtlich ihrer Zahnproportionen schließen sie sich weder der einen noch der anderen unmittelbar an (Breite in % der Län-



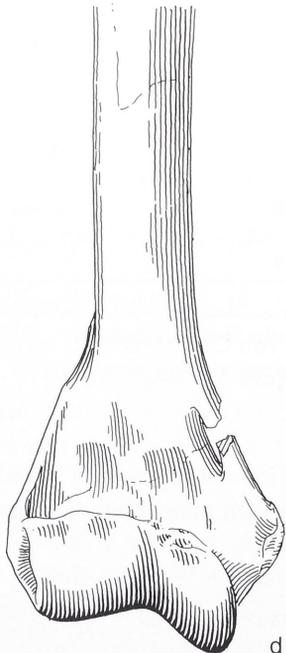
a



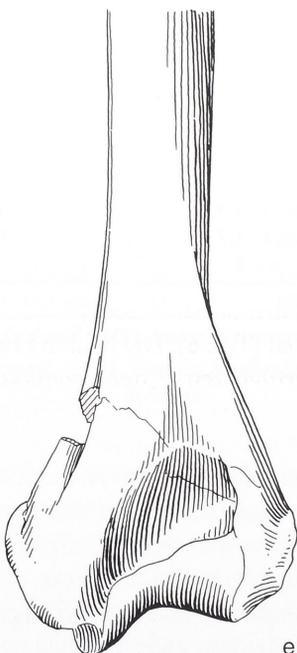
b



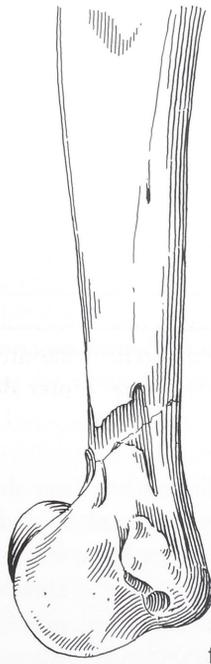
c



d



e



f

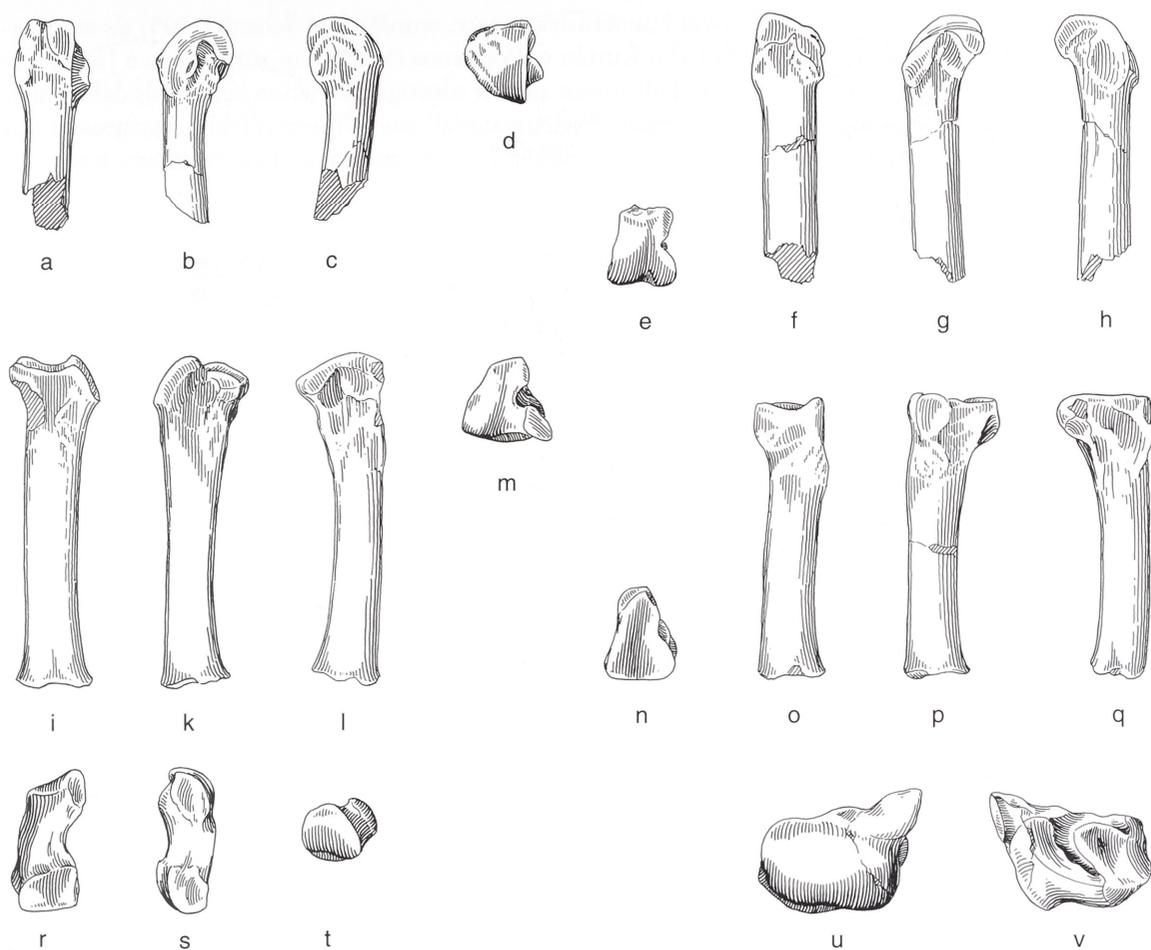


Abb. 2 *Panthera onca gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938), Untermaßfeld. – a-d Metacarpale V dex. IQW 1980/16623 (Mei. 16144); a dorsal, b intern, c extern, d proximal. – e-h Metacarpale IV dex. IQW 1980/16624 (Mei. 16145); e proximal, f dorsal, g intern, h extern. – i-m Metacarpale III dex. IQW 1980/16622 (Mei. 16143); i dorsal, k intern, l extern, m proximal. – n-q Metacarpale II dex. IQW 1980/16621 (Mei. 16142); n proximal, o dorsal, p intern, q extern. – r-t Metacarpale I dex. IQW 1980/16625 (Mei. 16146); r dorsal, s extern, t proximal. – u-v Scapholunare dex. IQW 1980/15755 (Mei. 15267); u distal, v proximal. – M = ca. 1:2.

ge:  $P^3 53,0 \pm 4,3$ ,  $n = 7$ ,  $P^4 51,6 \pm 2,8$ ,  $n = 11$ ,  $P_3 53,2 \pm 4,9$ ,  $n = 8$ ,  $P_4 50,3 \pm 2,1$ ,  $n = 16$ ,  $P_3$ -Länge in %  $P_4$ -Länge  $68,1 \pm 4,1$ ,  $n = 5$ ).

Überwiegend fragmentarisch erhaltene, aber sicher zuordenbare Reste der Vorderextremität liegen metrisch im Rahmen bereits bekannter Daten (Tab. 6). Die beiden Humeri von Untermaßfeld belegen ausgesprochen starke Tiere. Unter den verfügbaren *P. onca gombaszoegensis*-Vergleichsfunden aus dem frühen Mittelpleistozän West- und Mitteleuropas werden sie nur von einem Humerus aus Vallonet übertroffen. Von Del Campana (1916) zunächst »*Leopardus arvernensis*« = *P. onca toscana* zugeordnete Ele-

← Abb. 1 *Panthera onca gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938), Untermaßfeld. – a-c Humerus dex. IQW 1980/16247 (Mei. 15758); a anterior, b posterior, c medial. – d-e Humerus dex. IQW 1980/15513 (Mei. 15025); a anterior, b posterior, c medial. M = ca. 1:2.

mente der Vorderextremität, so auch zwei Humerusfragmente, wurden von Schaub (1925) als zu *Megantereon cultridens* gehörig erkannt. Ein von Kurtén u. Poulianos (1977) dem europäischen Jaguar zugeschriebener Humerusrest von Petralona fällt soweit aus der sonstigen Variation heraus, als daß er hierher gehören könnte (s. u.). Das postkraniale Skelettmaterial aus Untermaßfeld unterstreicht die grundsätzliche Feststellung (Bonifay 1971) sehr schweren Extremitätenbaues dieser Pantherkatze.

#### 2.1.4. Schlußfolgerungen

Die Jaguare von Untermaßfeld liegen neben offensichtlichen Eigenheiten einer Lokalpopulation im Variationsbereich der jüngeren europäischen Form *P. onca gombaszoegensis* und setzen sich von der frühen Form *P. onca toscana* des späten mittleren und des oberen Villafranchiums ab. Damit sind sie taxonomisch als *P. onca gombaszoegensis* zu behandeln.

Die Körpergröße einer Art ist eine der entscheidenden Grundlagen ihrer Biologie. Eine Bewertung ökologischer Zusammenhänge ist ohne deren Kenntnis kaum sinnvoll möglich. In vergleichender Hinsicht ist das Körpergewicht der geeignetste Ausdruck der als solche nicht unmittelbar meßbaren Größe. Für fossile Feliden ist eine erste grobe Abschätzung der Gewichtskategorie über die von Van Valkenburgh (1990) erarbeitete Formel nach der  $M_1$ -Länge möglich:

$$\log \text{Gewicht} = 3,05 \log M_1\text{-Länge} - 2,15 \quad (\text{Gewicht in kg, Molarenlänge in mm}).$$

Da der untere Molar zwar ein funktionell entscheidender Teil des Felidengebisses ist, aber als solcher selbst nur indirekt mit dem Gewicht in Beziehung steht, sind aus seiner Länge erhaltene Gewichtsschätzungen allerdings mit deutlichem Vorbehalt zu beurteilen. Spezifische Spezialisierungen im Gebiß, unterschiedliche Proportionen von Kopf zu Körper und die allgemeine Wuchsform erscheinen dazu geeignet, das aus der Länge des  $M_1$  erhaltene Resultat mehr oder minder stark zu problematisieren.

Die Querschnitte der großen Extremitätenknochen sind demgegenüber biomechanisch unmittelbar an das Gewicht gebunden. Für die literaturgängigen Maße der kleinsten Diaphysenbreite von Humerus und Femur wurden daher auf der Basis der gesamten Gewichtsspanne rezenter Feliden Formeln zu verlässlicheren Gewichtsschätzungen entwickelt (Anhang):

$$\log \text{Gewicht} = 2,886 \log \text{Humerus-Diaphysenbreite} - 1,910$$

$$\log \text{Gewicht} = 3,342 \log \text{Femur-Diaphysenbreite} - 2,569$$

(Gewicht jeweils in kg, Breitenmaße jeweils in mm)

Für die Jaguare aus Untermaßfeld errechnen sich mit der Reißzahnformel Körpergewichte zwischen 90 und 180 kg (zur Vermeidung von Scheingenauigkeiten wird wie für die Schätzwerte aus den Schaftbreiten von Humerus und Femur gerundet, s. Anhang). Für den kleinen  $M_1$  aus Gombasöz ergibt sich ein Schätzwert um 70 kg als untere Grenze. Die Gewichte der endpliozänen und frühpleistozänen Form *P. onca toscana* lassen sich den Molaren zufolge zwischen 70 und 100 kg schätzen. Mit den Humerus- und Femurformeln ergeben sich für Untermaßfeld-Jaguare Werte von 160 und 170 kg, für *P. onca gombaszoegensis* insgesamt 90-210 kg, mit einem Mittelwert bei 140 kg ( $n = 10$ ). Die Minimalwerte stammen von L'Escafe, der Maximalwert von Vallonet. Aus der Toskana ergibt sich für einen Femur ein Gewicht um 100 kg. Minimum und Mittel (aus 20 Molaren: 120 kg) liegen den Langknochen zufolge um jeweils 20 kg höher als nach dem Reißzahn, das Maximum um 30 kg. Dieses Ergebnis unterstreicht die schon von Bonifay (1971) aus der Gestalt postkranialer Skelettelemente getroffene Feststellung sehr schweren Körperbaues. Das Gewicht wird hier auf der Basis der Molarenlänge unterschätzt.

Im Rezentvergleich finden sich für *P. onca gombaszoegensis* gute Größenparallelen im indochinesischen Tiger (*P. tigris corbetti*) mit mittleren Gewichten von 100-130 kg bei den Weibchen und 150-195 kg bei den Männchen sowie im indischen Löwen (*P. leo persica*) mit 110-120 bzw. 160-190 kg (Daten aus der Kompilation von Nowell u. Jackson 1996). Rezente Jaguare sind wesentlich kleiner: Mittelwerte der Körpergewichte bei Weibchen und Männchen 42 und 57 kg bei mittelamerikanischen, 76 und 100 kg bei brasilianischen Tieren (Nowell u. Jackson l. c.). Für pleistozäne nordamerikanische Jaguare errechnet sich nach den Humerus und Femur-Formeln eine Gesamtgewichtsvariation von 110-230 kg (Grundwerte nach Kurtén 1965, 1973a). Die erste Gewichtsschätzung für den europäischen Jaguar, die ähnlich der Schätzung nach der Reißzahnlänge auf Längenrelationen basierte und sich auf den Vergleich mit

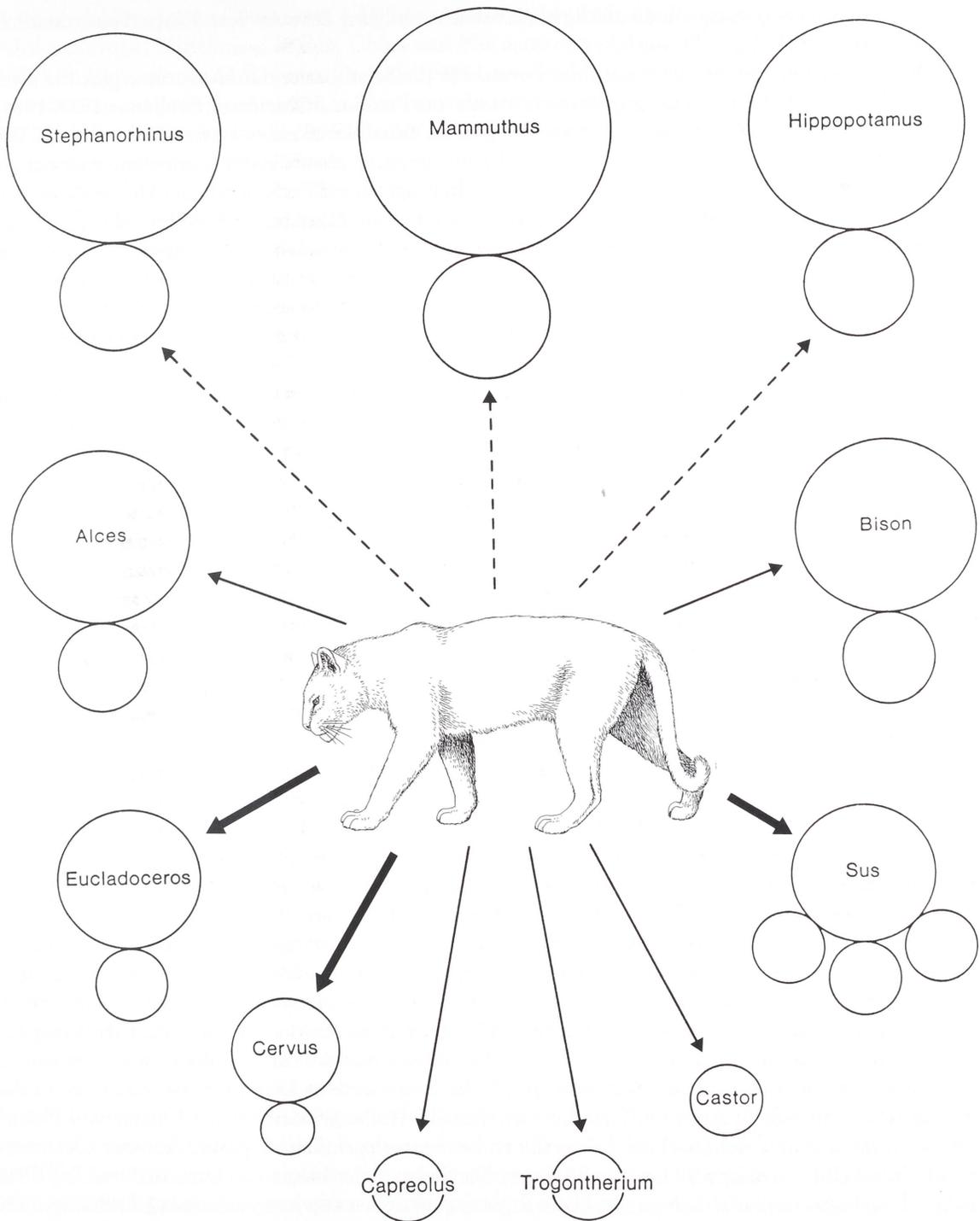


Abb. 3 Mutmaßliche Rolle von Herbivorenarten der Fauna von Untermaßfeld im Beutespektrum von *Panthera onca gombaszoegensis*. Darstellung der Beuteformen je nach zu erwartendem Gewicht in Kreisgrößenkategorien (logarithmische Schritte). Kleine Kreise unterhalb der großen symbolisieren Jungtiere, Mehrfachdarstellung beim Wildschwein verweist auf die hohe Reproduktionsrate über regelmäßige Mehrlingsgeburten. Pfeile auf die großen Kreise: Erbeutung aller Altersstadien zu erwarten; Pfeile auf die kleinen Kreise: Erbeutung hauptsächlich von Jungtieren wahrscheinlich. Dicke Pfeile: mutmaßlich zentrale Rolle als Beuteart; dünne durchgezogene Pfeile: mutmaßlich regelmäßige, aber nicht zentrale Rolle als Beuteart; dünne, unterbrochene Pfeile: mutmaßlich marginale Rolle als Beuteart. Jeweilige Begründung s. Text.

Löwe und Leopard bezog, lag mit 60-160 kg ohne Berücksichtigung des schweren Körperbaues deutlich zu tief (Hemmer 1971b).

Die Schätzung der Körpergewichte nach der Formel für die Schaftbreite des Humerus ergibt für zwei zunächst dem europäischen Jaguar zugeordnete Funde aus Petralona (Kurtén u. Poulianos 1977, 1981) Werte von 300 und 350 kg. Dies ist der Bereich des großen mittelpleistozänen Löwen (*P. leo fossilis*), der für Petralona auch gut belegt ist. Umgekehrt ist die Bestimmung eines oberen Canins aus Vallonet als Löwe (de Lumley et al. 1988) nach Größenvergleichen in Frage zu stellen. Schon in der kleinen Serie von Untermaßfeld liegt ein Verhältnis der minimalen zur maximalen Zahnlänge bei  $P_3$  und  $M_1$  von 1:1,24 vor; die ähnlich kleine Serie oberer Caninen aus Westbury zeigt ein solches Verhältnis von 1:1,30. Das am häufigsten fundmäßig vertretene Gebißelement des west- und mitteleuropäischen Jaguars ist der untere Molar. Seine Gesamtvariation verhält sich wie 1:1,39. Wird diese Spanne angesetzt, so ist auf der Basis des kleinsten bekannten C max. (Westbury) für den größten eine Länge von 25,7 mm zu erwarten. Das für den Canin von Vallonet bestimmte Maß von 25,8 mm liegt noch im Meßfehlerbereich dessen. Da der eindeutig als dem europäischen Jaguar zugehörig bestimmte Humerus von Vallonet die Existenz eines ausnehmend großen Individuums anzeigt (s. o.), erscheint es unmöglich, allein aus Maßgründen den betreffenden oberen Canin als Beleg für die Existenz von *P. leo fossilis* zu werten. Der Löwe darf auf dieser Grundlage nicht als für Vallonet nachgewiesen gelten.

Der rezente Jaguar ist als guter Schwimmer mit Wasser assoziiert. Sein Lebensraum reicht vom Regenwald über saisonal überschwemmtes Sumpfland und Grassavanne bis zum Dornbuschwald und trockenen Laubwald; in Grasländern bevorzugt er Flußuferwälder (Nowell u. Jackson 1996). Für den europäischen Jaguar ist in Anbetracht seines grundlegend vergleichbaren Körperbaues ebenso wald- und wasserreiches Gelände als Hauptlebensraum zu erwarten. Diese Erwartung steht mit der paläobiologischen Situation der Fundorte in Einklang (Hemmer 1971). Im feuchten Galeriewald des Werratales bei Untermaßfeld sollte er demgemäß ideale Lebensbedingungen gefunden haben.

Der Versuch einer Rekonstruktion des Nahrungsspektrums des Jaguars des unterpleistozänen Werratales darf nicht von den bevorzugten Beutetieren des viel kleineren rezenten Jaguars ausgehen, sondern hat an Katzen vergleichbarer Körpergröße anzusetzen. Die besten Passungen wurden für den indischen Löwen und den indochinesischen Tiger gefunden. Hauptbeute der Reliktpopulation dieses Löwen ist mit 45% aller Risse der Axishirsch (*Axis axis*). Er findet in der Fauna von Untermaßfeld seine Größenparallele in *Cervus nestii*. Weitere 15% der Risse des indischen Löwen stellt der Sambar (*Cervus unicorn*), der sogar das eigentlich bevorzugte Beutetier darstellen mag. Er hat in Untermaßfeld sein Größenpendant am ehesten in *Eucladoceros giulii*. Eine weitere, besonders wichtige Komponente der Löwenbeute sind Haustiere, vor allem Rinder. Für Untermaßfeld mag hier vergleichend zumindest an Kälber von *Bison menneri* gedacht werden. Der Tiger findet über seinen gesamten, riesigen Verbreitungsraum hinweg in Hirschen verschiedener Art und in Wildschweinen seine Hauptbeute. Neben den beiden bereits genannten großemäßig mittleren Hirscharten ist im Werratal an die gelegentliche Erbeutung der beiden restlichen Cerviden, *Capreolus* sp. als eigentlich zu kleine und *Alces carnutorum* als eigentlich zu große Beuteart zu denken. Ein Wildschwein ist mit *Sus scrofa* auch in Untermaßfeld vertreten. In der Tigerbeute spielen lokal daneben Wildrinder eine spezielle Rolle. Wieder ist das Pendant von Untermaßfeld in *Bison menneri* zu suchen. Zu erwähnen bleiben gelegentliche Tigerattacken auf Elefanten- und Nashornkälber, in beiden Fällen mit möglichen Parallelen in der Fauna von Untermaßfeld. Im Blick auf die Vorliebe wassernaher Lebensräume des Jaguars sind neben den letztgenannten Dickhäutern für Untermaßfeld Flußpferdkälber in Betracht zu ziehen. An kleinerer Zusatzbeute standen in der Wasserlandschaft ferner *Castor fiber* und *Trogontherium cuvieri* zur Verfügung (Informationen zur Löwen- und Tigerbeute aus der Kompilation von Nowell u. Jackson 1996).

## 2.2. *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus* (Zdansky, 1925)

### 2.2.1. Vorbemerkungen

Große Geparden sind im Prinzip kennzeichnend für Carnivorengesellschaften des gesamten europäischen Villafranchiums. Ihr Erscheinen ist Teil einer weltweiten Ausbreitung aus einem noch unbekann-

ten Entwicklungszentrum vor etwa 3 Millionen Jahren. Am Ende des Pliozäns finden sich Geparden in Afrika, Europa, Mittelasien, Indien, China und Nordamerika (Adams 1979; Ficarelli 1984; Sotnikova 1989). In Europa erlischt die letzte Gepardenpopulation im Mittelpleistozän, offenbar im Zuge der Klimäanderung am Ende des Cromer; in Nordamerika stirbt der Gepard erst im Jungpleistozän aus (Schütt 1970b; Adams 1979; Ficarelli 1984). In Afrika und in Vorder-, Mittel- und Südasien überlebt die Art *Acinonyx jubatus* bis in die Jetztzeit.

Schaub (1939, 1949) und Viret (1954) belegten die Zusammengehörigkeit unter verschiedenen Namen beschriebener postkranialer Elemente und Gebißreste zu einer großen Form des Geparden, *Acinonyx pardinensis*. Thenius (1954) beschrieb Gepardenfunde aus dem Mittelpleistozän von Hundsheim (Österreich) als *A. intermedius*, bevor das für die weitere Kenntnis erst zum Schlüssel werdende umfangreiche Material von *A. pardinensis* aus dem mittleren Villafranchium von Saint Vallier (Südfrankreich) durch Viret (1954) publiziert war. Viret (l. c.) stellte die Eigenständigkeit der Hundsheimer Form in Frage. Schütt (1970b) revidierte mit der Beschreibung eines Humerusfragmentes aus den Mosbacher Sanden die mittelpleistozänen Gepardenfunde. Sie setzte dabei *A. intermedius* in die Synonymie von *A. pardinensis*. In einer Übersichtsbearbeitung zur Evolution der Gattung *Acinonyx* widersprach Ficarelli (1984) dieser Auffassung. Er erkannte vielmehr Ähnlichkeiten des Hundsheimer Geparden zur rezenten Form *A. jubatus*, mit der er ihn auf dem Artniveau vereinigen möchte. Da dies auch für ein Skelett aus dem chinesischen Jungpleistozän (Oberhöhle von Zhoukoudian) gilt, andererseits die oberpliozänen Geparden aus dem Verbreitungsraum des rezenten *A. jubatus* (Afrika bis Indien) keine bedeutsam erscheinenden Unterschiede zu *A. pardinensis* aufweisen (Ficarelli 1984), ergibt sich die Frage, ob die Genese von *A. jubatus* einen durch intensiven Genfluß gestützten, breiten Übergang im unteren Mittelpleistozän von *A. pardinensis* her beinhaltete, oder ob sie auf ein noch unbekanntes Zentrum im altweltlichen Verbreitungsgebiet zurückgeht, von dem aus es zu einer neuerlichen Ausbreitung von *A. jubatus* über Eurasien und Afrika kam.

Die nordamerikanischen Geparden des oberen Pliozäns wurden zunächst als *Felis (Puma) studei* in die Nähe des Pumas gebracht (Savage 1960). Auch die Erstbeschreibung der jungpleistozänen Form (*«Felis» trumani*) verglich diese allein mit dem Puma (Orr 1969). Die Entdeckung auch umfangreichen postkranialen Materials der letztgenannten Form führte zur Erkenntnis ihrer Gepardenhaftigkeit, die allerdings noch als das Resultat konvergenter Evolution interpretiert wurde (Martin et al. 1977). Die Erkenntnis, daß es sich bei den umfangreichen Übereinstimmungen in abgeleiteten Merkmalen des Schädels und des postkranialen Skelettes zwischen altweltlichen Geparden und diesem neuweltlichen Formenkreis nur um Synapomorphien handeln kann, führte schließlich zur Vereinigung in der Gattung *Acinonyx*, allerdings nicht ohne ein neues Subgenus *Miracinonyx* zu schaffen (Adams 1979). Die Rechtfertigung dessen erscheint durchaus fraglich. Falls die frühen, oberpliozänen nordamerikanischen Funde eine Unterscheidung auf dem Speziesniveau zulassen, so ist keinesfalls eine Trennung auf dem subgenerischen Niveau sinnvoll, wenn man die Unterschiede innerhalb von nicht unterteilten rezenten Felidengenera (z.B. *Felis*, *Lynx*) oder Subgenera (Subgenus *Panthera*) in Betracht zieht.

Zur Frage entweder eines direkten evolutiven Übergangs von *A. pardinensis* zu *A. jubatus* im unteren Mittelpleistozän oder der Ablösung einer frühen *A. pardinensis*-Population durch eine spätere Population von *A. jubatus* während dieser Periode erscheint jegliches Material aus der Übergangszeit vom späten Villafranchium zum Mittelpleistozän von erheblicher Bedeutung. Untermaßfeld steht mit einem nahezu vollständigen Schädel und einer ebenso vollständigen Hinterextremität eines Geparden im zeitlichen Umfeld dieses Schnittpunktes.

### 2.2.2. Material

(Abb. 4-10; Taf. 135-137, Taf. 138, 1)

Schädel mit Unterkiefer, IQW 1980/16 350 (Mei. 15 861) + 1980/15 503 (Mei. 15 015) (Mandibel dex.) + IQW 1980/15 504 (Mei. 15 016) (Mandibel sin.).

Atlasfragment, IWQ 1980/16 354 (Mei. 15 865).

Epistropheusfragment, IQW 1980/16 353 (Mei. 15 864).

Pelvisfragment dex., IQW 1980/15 704 (Mei. 15 216).  
 Femur dex., IQW 1980/15 643 (Mei. 15 160).  
 Tibia dex., IQW 1980/15 874 (Mei. 15 385) + IQW 1980/15 875 (Mei. 15 386).  
 Astragalus dex., IQW 1980/15 794 (Mei. 15 306).  
 Calcaneus dex., IQW 1980/15 793 (Mei. 15 305).  
 Naviculare dex., IQW 1980/15 792 (Mei. 15 304).  
 Ectocuneiforme dex., IQW 1980/15 794 (Mei. 15 305a).  
 Cuboid dex., IQW 1980/15 654 (Mei. 15 166).  
 Metatarsale II dex., IQW 1980/15 797 (Mei. 15 308).  
 Metatarsale III dex., IQW 1980/15 796 (Mei. 15 307).  
 Metatarsale IV dex., IQW 1980/15 655 (Mei. 15 167).  
 Metatarsale V dex., IQW 1980/15 657 (Mei. 15 169).  
 3 Sesambeine, IQW 1980/15 653 (Mei. 15 165), IQW 1980/15 675 (Mei. 15 187), IQW 1980/15 652 (Mei. 15 164).  
 Phalanx I Dig. II-Fragmente, IQW 1980/15 680 (Mei. 15 192) + IQW 1980/15 669 (Mei. 15 181).  
 Phalanx 1 Dig. III, IQW 1980/15 670 (Mei. 15 182).  
 Phalanx 1 Dig. IV-Fragment, IQW 1980/15 668 (Mei. 15 180).  
 Phalanx 1 Dig. V-Fragment, IQW 1980/15 676 (Mei. 15 188).  
 Phalanx 2 Dig. II, IQW 1980/15 674 (Mei. 15 186).  
 Phalanx 2 Dig. III, IQW 1980/15 671 (Mei. 15 183).  
 Phalanx 2 Dig. IV, IQW 1980/15 673 (Mei. 15 185).  
 Phalanx 2 Dig. V, IQW 1980/15 677 (Mei. 15 189).  
 Phalanx 3 Dig. II-Fragment, IQW 1980/15 672 (Mei. 15 184).  
 Phalanx 3 Dig. III-Fragment, IQW 1980/15 678 (Mei. 15 190).  
 Phalanx 3 Dig. IV-Fragment, IQW 1980/15 679 (Mei. 15 191).  
 Phalanx 3-Fragment, IQW 1980/15 681 (Mei. 15 193).  
 Metacarpale III sin., IQW 1980/15 656 (Mei. 15 168).  
 Metacarpale V sin., IQW 1980/16 555 (Mei. 16 076).

### 2.2.3. Beschreibung und Vergleich

In Anbetracht der gleichermaßen geradezu riesigen Größe des Schädels und des Hinterbeines des Geparden von Untermaßfeld ist von der Zusammengehörigkeit aller Fundstücke zu einem einzigen Individuum auszugehen, von dem vollständige Teile des Kadavers eingebettet wurden. Die im Vergleich zu anderen oberpliozänen und unterpleistozänen Geparden gewaltige Größe dieses Tieres ist ausschließlich auf einen Kater beziehbar, der nach dem Usurbefund des Gebisses voll adult war.

Der Kopf mit den anhängenden ersten beiden Halswirbeln muß bald nach dem Tod des Tieres in das Sediment eingebettet worden sein, da der Unterkiefer zwar offenbar locker herunterhing, sich aber noch in voller Artikulation befand (Taf. 135, 2). Nahe des Vorderrandes des linken Nasale findet sich ein tiefer, kreisförmig mit feiner Auseckung in Richtung der vorderen, lateralen Nasaliaspitze gestalteter Eindruck, hinter dem eine Verdichtungswelle im Knochen erscheint. Der Längsdurchmesser dieses Eindruckes beträgt 6,5, der Querdurchmesser 5,5 mm. Er läßt sich als Ergebnis eines mit großer Kraft ausgeführten Einwirkens eines Gegenstandes mit nahezu rundem Querschnitt nebst einem kleinen Grat in schräger Richtung von links vorne/oben interpretieren. Ein unterer Canin von *Pachycrocuta brevirostris* paßt mit seiner flach verrundeten Spitze samt seinem Schmelzgrat einwandfrei in diesen Eindruck. Im Gaumen existiert ein Knochenausbruch mit ca. 15,5 mm Längs- und ca. 14 mm Querdurchmesser, der als Einbiß des gegenüberliegenden Oberkiefercanins der Hyäne verstanden werden kann, von links vorne/unten gegen die Mitte des Kopfes gerichtet. Um in dieser Weise den Oberkieferzahn von der Kopfunterseite des Geparden, den Unterkieferzahn aber von der Kopfoberseite her ansetzen zu können, sollte eine Hyäne von vorne links in die Schnauze des wenigstens auf der Seite, wenn nicht auf dem Rücken liegenden Tieres eingebissen haben. Dies ist kaum anders als im Zugriff auf einen Kadaver zu

Schädel *					
Condylabasallänge	ca. 216		max. Breite über die Caninalveolen	ca. 70	
Basallänge	ca. 200		max. Gaumenbreite über die P <sup>4</sup> -		
Nasion-Prosthion	ca. 124		Alveolen	ca. 102	
Basicranialachse (Basion-			Mastoidbreite	ca. 79,5	
Synsphenion)	ca. 72,5		Breite über die Occipitalcondylen	47	
Basifacialachse (Synsphenion-			Breite des Foramen magnum	25	
Prosthion)	ca. 142		Höhe des Foramen magnum	21	
Jochbogenbreite	ca. 173		max. Durchmesser(Länge) der Bulla	40	
Hirnschädelbreite	um 76/77		min. Durchmesser(Breite) der Bulla	26	
C <sup>max</sup>	dex.	sin.	P <sup>2</sup>	dex.	sin.
Kronenhöhe	27+	-	Länge	3,7	-
Länge am Schmelzrand	15,4	-	Breite	4,2	-
Breite am Schmelzrand	12,1	-			
P <sup>3</sup>	dex.	sin.	P <sup>4</sup>	dex.	sin.
Länge	18,1	18,0	Länge	29,8	29,7
max. Breite	9,8	9,5	Länge am Innenhöcker	28,5	28,6
vordere Breite	8,6	8,5	max. Breite	-	12,5
Paracon-Länge	8,0	8,0	Breite hinter dem		
Paracon-Höhe	13+	13+	Innenhöcker	-	9,7
			hintere max. Breite	-	10,0
M <sup>1</sup>	dex.	sin.	Paracon-Länge	ca. 11,7	11,7
Länge	8,1	8,8	Metastyl-Länge	12,3	12,6
Breite	4,2	4,5	Länge von Paracon +		
			Metastyl	ca. 23,2	22,0
			Paracon-Höhe	-	15+

Tab. 7 *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus* (Zdansky, 1925), Untermaßfeld. Schädel und Zahnmaße des Oberkiefers IQW 1980/16350 (Mei. 15861) (in mm). – \* ca.-Maße infolge Schiefverdrückung.

Mandibel	dex.	sin.	C <sub>mand</sub>	dex.	sin.
Mandibellänge (Proc. condyl. - Infradentale)	181,5	177	Kronenhöhe (am hinteren Schmelzrand)	-	24,5+
Länge zum Proc. coron.	195	188,5	Länge (am Schmelzrand)	13+	14,0+
Mandibelhöhe			Breite (am Schmelzrand)	11,0	11,0
Proc. angularis - Coronion im Diastema	91,5	90+	P <sub>3</sub>	dex.	sin.
hinter M <sub>1</sub>	31,5	30,6	Länge	16,0	16,0
Dicke bei P <sub>4</sub>	33	32,8	max. Breite	9,5	9,7
Länge des Diastema	17	18	vordere Breite	6,3	6,7
Zahnreihe P <sub>3</sub> - M <sub>1</sub> (alveolär)	ca. 9,5	ca. 10,5	Protoconid-Länge	7,9	8,0
	59,8	58,2	Protoconid-Höhe	11,5+	12+
M <sub>1</sub>	dex.	sin.	P <sub>4</sub>	dex.	sin.
Länge	23,9	23,4	Länge	19,8	19,8
max. Breite	10,3	10,0	max. Breite	9,7	9,8
Protoconid-Länge	14,6	14,4	vordere Breite	8,3	8,0
Protoconid-Höhe	15,6+	15,9+	Protoconid-Länge	9,0	8,8
Paraconid-Länge	11,4	11,5	Protoconid-Höhe	13+	12,5+
Paraconid-Höhe	13,9+	13,0+			
Kerbsattelhöhe	7,2	7,3			

Tab. 8 *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus* (Zdansky, 1925), Untermaßfeld. Mandibelmaße und Zahnmaße des Unterkiefers IQW 1980/15503 (Mei. 15015), dex. und IQW 1980/15504 (Mei. 15016), sin. (in mm).



Abb. 4 *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus* (Zdansky, 1925), Untermaßfeld. – a-b Mandibelast dex. IQW 1980/15503 (Mei. 15015); a lingual, b occlusal. – M = ca. 1:1.



Abb. 5 *Acromonyx pardunensis pleistocenicus* (Zdansky, 1925), Untermaßfeld. – a Mandibelast dex. IQW 1980/15503 (Mei. 15015), buccal. – b Atlasfragment IQW 1980/16354 (Mei. 15865); dorsal. – c Epistropheusfragment IQW 1980/16353 (Mei. 15864); ventral. – M = ca. 1:1.

Atlas	IQW 1980/16354 (Mei. 15865)	Epistropheus	IQW 1980/16353 (Mei. 15864)
max. Länge Facies articularis cranialis - Facies articularis caudalis	56,5	max. Länge des Körpers einschließlich Dens	80
Breite der Facies articularis cranialis	51,5	Breite der Facies articularis cranialis	47
Breite der Facies articularis caudalis	47	Breite der Facies terminalis caudalis	ca. 28
Höhe	37		
Femur	IQW 1980/15643 (Mei. 15160)	Tibia	IQW 1980/15874 (Mei. 15385) + IQW 1980/15875 (Mei. 15386)
Länge	369	Länge	ca. 362
größte Breite proximal	78	kleinste Breite der Diaphyse	28,5
Tiefe des Caput femoris	35	größte Tiefe distal	31+
kleinste Breite der Diaphyse	26		
größte Breite distal	67(+)		
größte Tiefe distal	69		
Astragalus	IQW 1980/15794 (Mei. 15306)	Calcaneus	IQW 1980/15793 (Mei. 15305)
größte Länge	53	größte Länge	113
größte Länge medial	47	größte Breite	42
Breite der Trochlea	28	größte Tiefe	43,5
Naviculare	IQW 1980/15792 (Mei. 15304)	Ectocuneiforme	IQW 1980/15794 (Mei. 15305a)
Transversaldurchmesser	29	Transversaldurchmesser der MT-Facette	20
Dorsoplantardurchmesser	37	Dorsoplantardurchmesser	42
Cuboid	IQW 1980/15654 (Mei. 15166)		
Transversaldurchmesser	29,5		
Dorsoplantardurchmesser	30,5		
Proximodistaldurchmesser	28,5		

Tab. 9a *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus* (Zdansky, 1925), Untermaßfeld. Maße postkranialer Skelettelemente (in mm).

erwarten, der wohl von dieser faßbaren Stelle her weggeschleppt werden sollte. Zerstörungen im Hirnkapselbereich des Schädels lassen sich mit einer späteren starken Knochenverschiebung (Tafel 135, 1) durch Sedimentdruck in Zusammenhang bringen. Sie geben keinen zwingenden Hinweis auf ein zusätzliches Zerbeißen des Kopfes. So mag der zu rekonstruierende Zugriff einer Hyäne letztlich erfolglos geblieben sein, was am ehesten im Falle des Einklemmtseins oder der teilweisen Verschüttung des Kadavers realistisch erscheint.

Die genannte starke Verdrückung des Schädels, von dessen Neurokranium ein wesentlicher Teil der Hirnkapseldecke und weitere Fragmente vorhanden sind, führt zu Unsicherheiten in allen wesentlichen großen Längen- und Breitenmaßen (Tab. 7). Gegenüber dem vollständigen Gepardenschädel aus dem mittleren Villafranchium von Saint Vallier/Südfrankreich (Viret 1954) ist der Schädel von Untermaßfeld bezüglich seiner Condylolbasallänge etwa um 31%, hinsichtlich seiner Breitenmaße im Mittel aber nur um 10% größer. Ein solcher Unterschied ist auf der Basis allometrischen Wachstums verständlich, das bei zunehmender absoluter Größe eine relative Verlängerung zur Folge hat.

Metatarsalia	MT II IQW 1980/15797 (Mei. 15 308)	MT III IQW 1980/15796 (Mei. 15 307)	MT IV IQW 1980/15655 (Mei. 15 167)	MT V IQW 1980/15657 (Mei. 15 169)
Länge	133,5	–	150	129
größte Breite prox.	14	23	19	18
größte Tiefe prox.	24	31	24	–
kleinste Breite der Diaphyse	12,5	19	15,5	12
größte Breite dist.	–	–	20,5	19
Phalanx I	Dig. II IQW 1980/15680 (Mei. 15 192) + IQW 1980/15669 (Mei. 15 181)	Dig. III IQW 1980/15670 (Mei. 15 182)	Dig. IV IQW 1980/15668 (Mei. 15 180)	Dig. V IQW 1980/15676 (Mei. 15 188)
Länge	–	58	–	–
größte Breite prox.	17,5	21	–	–
größte Tiefe prox.	16	17	–	–
kleinste Breite der Diaphyse	14	15,5	14,5	10
größte Breite dist.	16	17	16	14
Phalanx II	Dig. II IQW 1980/15674 (Mei. 15 186)	Dig. III IQW 1980/15671 (Mei. 15 183)	Dig. IV IQW 1980/15673 (Mei. 15 185)	Dig. V IQW 1980/15677 (Mei. 15 189)
Länge	31	37,5	35	25,5
größte Breite prox.	17	19	17,5	15
größte Tiefe prox.	15	15(+)	14	13
kleinste Breite der Diaphyse	12	12	12,5	10,5
größte Breite dist.	15	15	14	13
Metacarpalia	MC III IQW 1980/15656 (Mei. 15 168)		MC V IQW 1980/16555 (Mei. 16076)	
Länge	122,5		95	
größte Breite prox.	21		18	
größte Tiefe prox.	21		18	
kleinste Breite der Diaphyse	15		11,5	
größte Breite dist.	20		17,5	

Tab. 9b *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus* (Zdansky, 1925), Untermaßfeld. Maße postkranialer Skelettelemente (in mm).

Die Symphyse des Unterkiefers ist sehr steil gestellt und erscheint in Art einer Flanschbildung nach unten hin expandiert (Taf. 136, 1-4, Abb. 4, 5). Eine vollkommen entsprechende Form findet sich bei den Mandibeln von *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus* aus Yuanchuhsien (Lok. 105, Shansi, Nordchina/Zdansky 1925) und aus Sangkan-ho (Nihewan, Nordchina/Teilhard de Chardin u. Piveteau 1930). Gleiche Symphysengestalt zeichnet ferner den Holotypus-Kiefer von *Acinonyx intermedius* aus (Thenius 1954). Dieser Fund aus dem unteren Mittelpleistozän von Hundsheim ist allerdings wesentlich kleiner als die Mandibel von Untermaßfeld, so daß dieser Symphysentyp nicht allometrisch größenbedingt erscheint. Bei den europäischen Villafranchium-Geparden (Les Etouaires: Holotypus-Mandibeln von *Acinonyx pardinensis* und *Felis arvernensis*/Schaub 1949; Saint-Vallier/Viret 1954) stellt sich das Kinnprofil weniger steil, teilweise eher gerundet dar.

Im Gebiß sind die gepardentypisch schwachen Eckzähne besonders auffällig. Der linke obere Canin war während des Lebens des Tieres gebrochen, der Stumpf ist durch den weiteren Gebrauch rund geschliffen. Der rechte zeigt Gebrauchsspuren an der Spitze und von vorne her. Weder außen noch innen be-

	C <sub>mand</sub>	P <sub>3</sub>	P <sub>4</sub>	M <sub>1</sub>	P <sup>4</sup>
Untermaßfeld	–	16,0	19,8	23,9	29,8
(diese Arbeit, Tab. 7, 8)	14,0+	16,0	19,8	23,4	29,7
Villafranca d’Asti, Italien (Kurtén u. Crusafont Pairó 1977)	–	15,1	–	20,5	25,9
Villaroya, Spanien (Kurtén u. Crusafont Pairó 1977)	–	14,8	–	21,9	–
Les Etouaires, Frankreich (Schaub 1949; Kurtén u. Crusafont Pairó 1977)	12,6	ca. 13	17	20,3	–
	–	16,6	20,2	24,5	–
	–	ca. 13,5	–	20,5	–
	–	16,7	–	24,4	–
Montopoli, Italien (Ficcarelli 1984)	–	14,2	17,5	20,0	26,7
Puebla de Valverde, Spanien (Kurtén u. Crusafont Pairó 1977)	–	–	–	–	25,9
Saint Vallier, Frankreich, (Viret 1954;	–	–	19,2	21	–
	–	–	19,2	20,3	28,5
	–	–	20,1	ca. 21	–
	–	–	–	–	26,5
	–	–	–	–	27,8
	–	–	–	–	25,9
Kurtén u. Crusafont Pairó 1977)	–	15,3	–	21,4	27,5
	–	14,4	–	20,9	28,2
	–	14,7	–	19,5	26,6
	–	14,1	–	19,7	23,3
Olivola, Italien (Kurtén u. Crusafont Pairó 1977)	–	–	–	–	27,5
Senèze, Frankreich (Schaub 1942)	–	–	–	–	25,8
Valdarno, Italien (Kurtén u. Crusafont Pairó 1977)	–	–	–	–	27,6
Hundsheim, Österreich (Thenius 1954)	9,2	12,8	16,2	–	–
Nihewan, Nordchina (Teilhard de Chardin u. Piveteau 1930)	10	14	18,5	–	–
Yuanchuhsien, Nordchina (Zdansky 1925)	15,3	17,4	20,2	23,8	–
Kuruksay, Tadschikistan (Sharapov 1986)	–	13,0	18,0	18,0	–
	–	–	–	19,0	–

Tab. 10 *Acinonyx pardinensis* (Croizet et Jobert, 1828). Zahnlangen-Vergleichsmaße (in mm).

	Untermaßfeld	Les Etouaires, Frankreich	Puebla de Valverde, Spanien	Saint Vallier, Frankreich	Olivola, Italien	Casa Frata, Italien	Hundsheim, Österreich
	(diese Arbeit, Tab. 9)	(Schaub 1939)	(Kurtén u. Crusafont Pairó 1977)		(Ficcarelli 1984)		(Thenius 1954)
Femur-Länge	369	311	342				
Tibia-Länge	ca. 362	ca. 322	330				
MT II-Länge	133,5	122	102		125,6		
MT IV-Länge	150	134	ca. 113	137	138,0		
MT V-Länge	129	116,4					
MC V-Länge	95						70,8

Tab. 11 *Acinonyx pardinensis* (Croizet et Jobert, 1828). Vergleichsmaße postkranialer Skelettelemente (in mm).

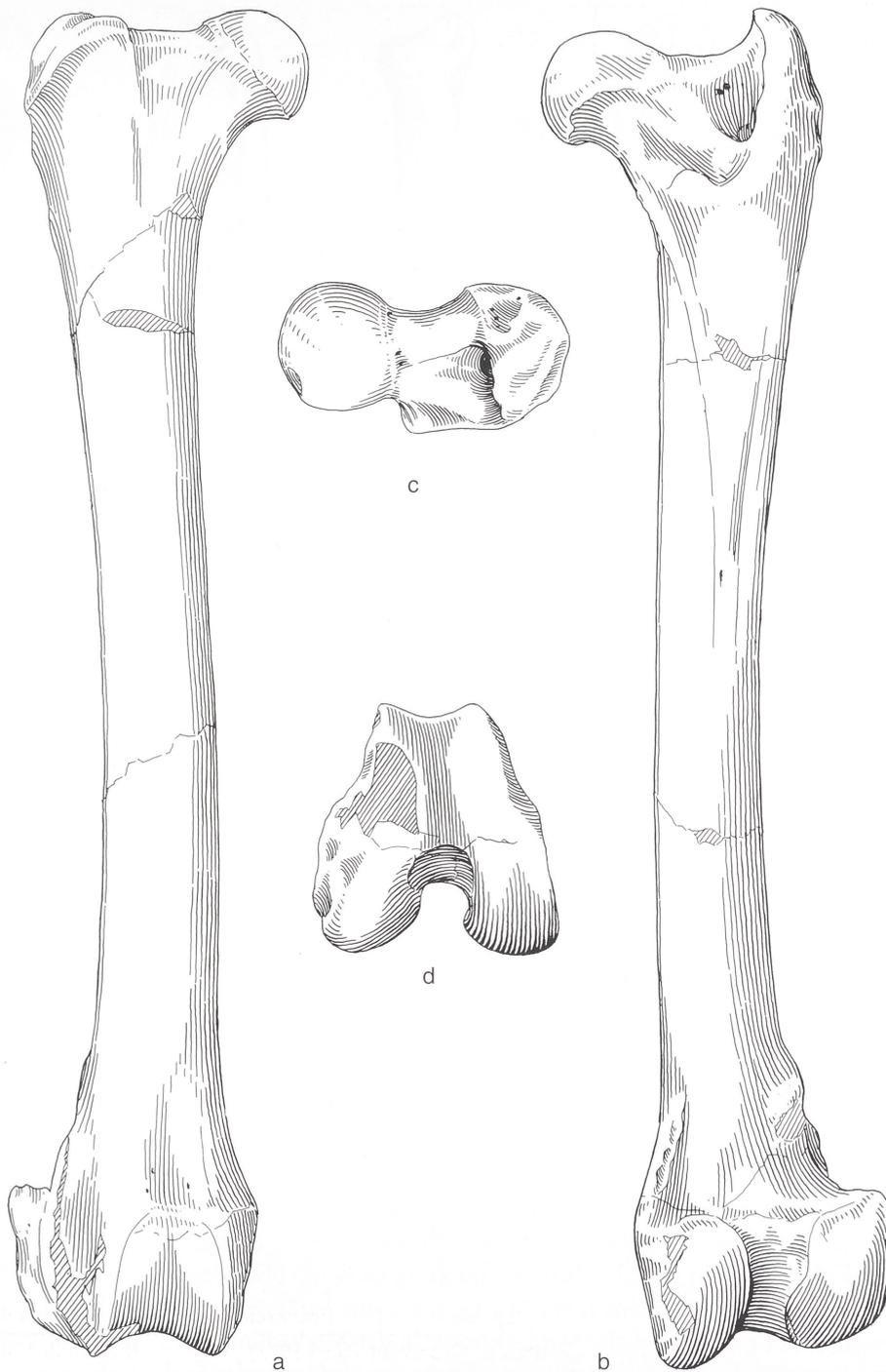


Abb. 6 *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus* (Zdansky, 1925), Untermaßfeld. – a-d Femur dex. IQW 1980/15643 (Mei. 15160); a anterior, b posterior, c proximal, d distal. – M = ca. 1:2.

sitzt er Rinnen. Auch die Caninen des Unterkiefers sind furchenfrei; sie tragen auf ihrer Innenseite nahe des Vorderrandes eine Schmelzkante.

Der P<sup>3</sup> ist durch den Besitz eines kleinen, aus dem vorderen, lingualen Schmelzrand emporsteigenden Vorderhöckers gekennzeichnet. Der innere Schmelzrand ist tief auf die Hinterwurzel herunter gezogen,

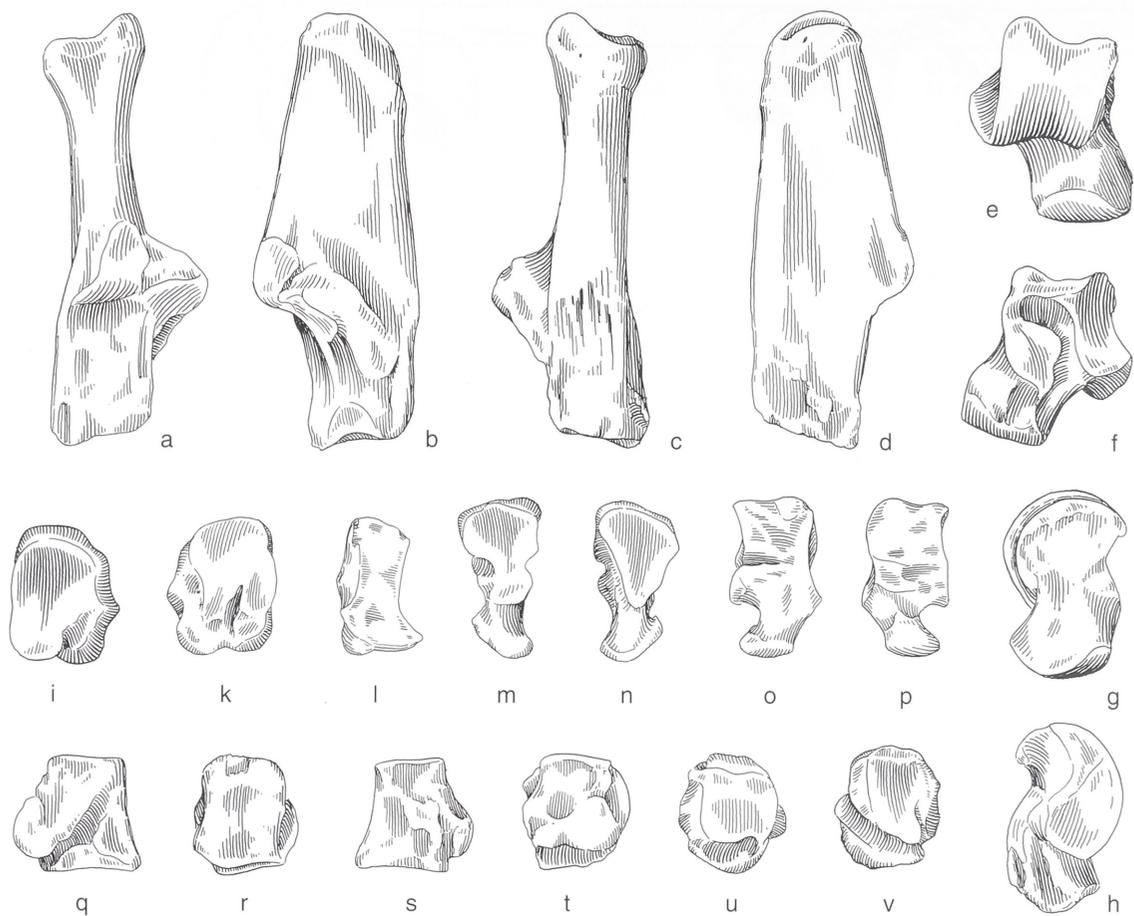


Abb. 7 *Acinonyx pardinenensis pleistocaenicus* (Zdansky, 1925), Untermaßfeld. – a-d Calcaneus dex. IQW 1980/15793 (Mei. 15305); a dorsal, b intern, c plantar, d extern. – e-h Astragalus dex. IQW 1980/15794 (Mei. 15306); e dorsal, f plantar, g intern, h extern. – i-l Naviculare dex. IQW 1980/15792 (Mei. 15304); i proximal, k distal, l intern. – m-p Ectocuneiforme dex. IQW 1980/15794 (Mei. 15305a); m distal, n proximal, o extern, p intern. – q-v Cuboid dex. IQW 1980/15654 (Mei. 15166); q extern, r dorsal, s intern, t plantar, u proximal, v distal. – M = ca. 1:2.

buccal ist zum Zahnvorderrand hin ein Cingulum mit einer winzigen Verdickung angedeutet. Die Struktur dieses Zahnes weicht deutlich von derjenigen des von Ficcarelli (1984) beschriebenen und abgebildeten Geparden- $P^3$  von Montopoli (unteres Valdarno, Alterstellung zwischen Les Etouaires und Saint Vallier/Torre et al. 1992) ab, dessen Vorderhöcker – in ebenfalls zur Lingualseite verschobener Stellung – extrem reduziert ist. Weitergehende Übereinstimmung ist den Abbildungen Virets (1954) zufolge für den Zahn von Untermaßfeld mit einem der Stücke von Saint-Vallier zu sehen (QSV 116). Beim rezenten Geparden steht der gut entwickelte Vorderhöcker in der Medianlinie des  $P^3$  (Schmid 1940).

Am  $P^4$  ist der Innenhöcker stark reduziert. Buccal nahe des Vorderrandes findet sich ein winziges Ectoparastyl, das in guter Ausbildung für *A. jubatus* kennzeichnend ist. Die Tendenz zur Ectoparastylbildung beschreibt Viret (1954) auch für manche Stücke aus dem europäischen Villafranchium. Seine absolute Größe rückt den Reißzahn des Geparden von Untermaßfeld an die Spitze europäischer Funde.

Der  $P_3$  zeichnet sich durch ein hohes Protoconid und einen gut ausgebildeten, wenn auch kleinen Vorderhöcker aus. Der hintere Zahnteil erscheint auf die Wurzel abgesenkt, lingual stärker als buccal. Hinsichtlich des Vorderhöckers unterscheidet sich der  $P_3$  des Geparden von Untermaßfeld von den Funden aus dem frühen Villafranchium (Les Etouaires: Montopoli/Schaub 1949; Ficcarelli 1984), ordnet sich aber in das ab dem mittleren Villafranchium (Saint Vallier/Viret 1954) übliche Bild ein. Während der

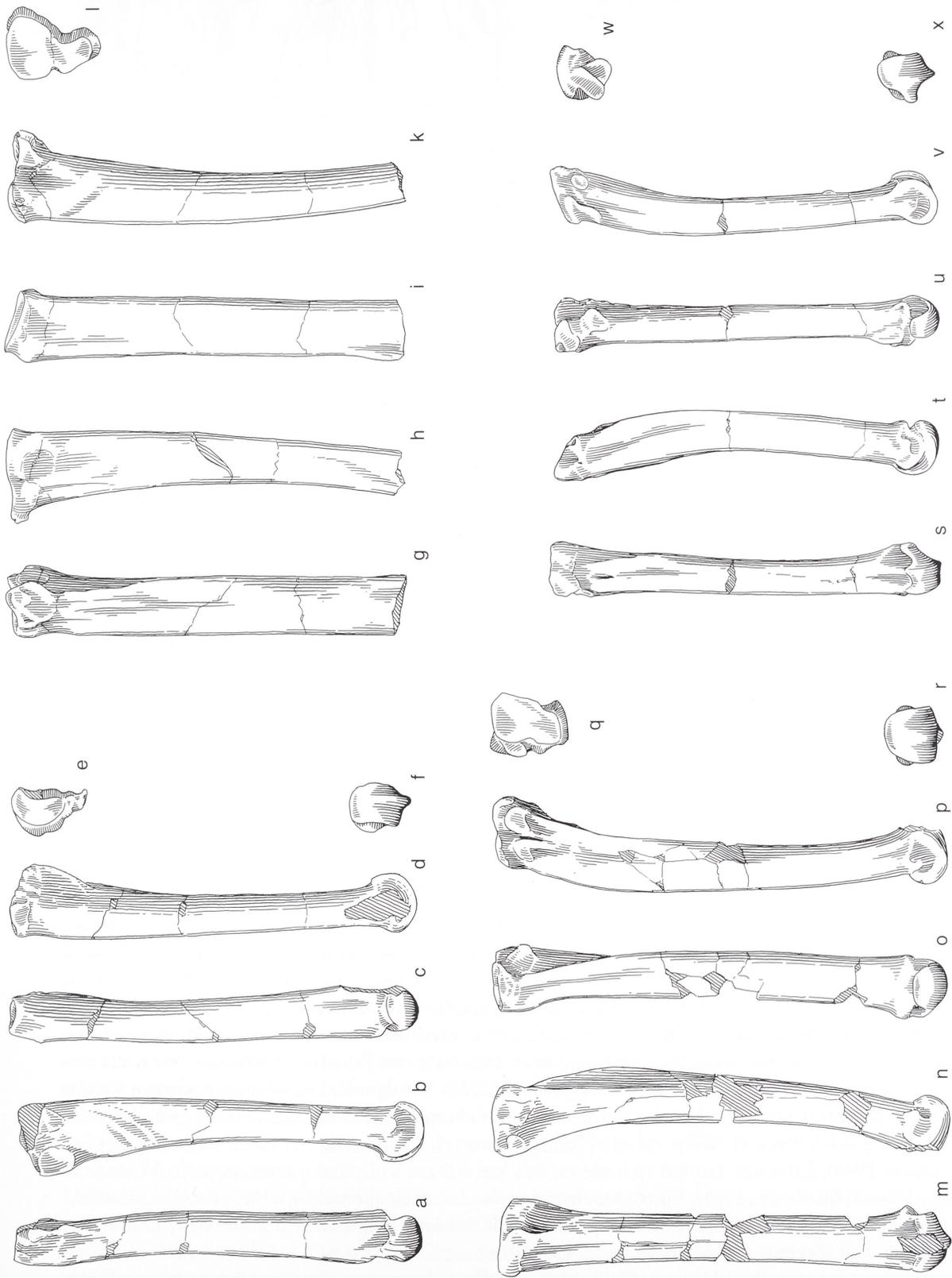


Abb. 8 *Acinonyx pardimensis pleistocaenicus* (Zdansky, 1925), Untermaßfeld. — a-f Metatarsale II dex. IQW 1980/15797 (Mei. 15308); a plantar, b extern, c dorsal, d intern, e proximal, f distal. — g-l Metatarsale III dex. IQW 1980/15796 (Mei. 15307); g plantar, h extern, i dorsal, k intern, l proximal. — m-r Metatarsale IV dex. IQW 1980/15655 (Mei. 15167); m plantar, n extern, o dorsal, p intern, q proximal, r distal. — s-x Metatarsale V dex. IQW 1980/15657 (Mei. 15169); s plantar, t extern, u dorsal, v intern, w proximal, x distal. — M = ca. 1:2.

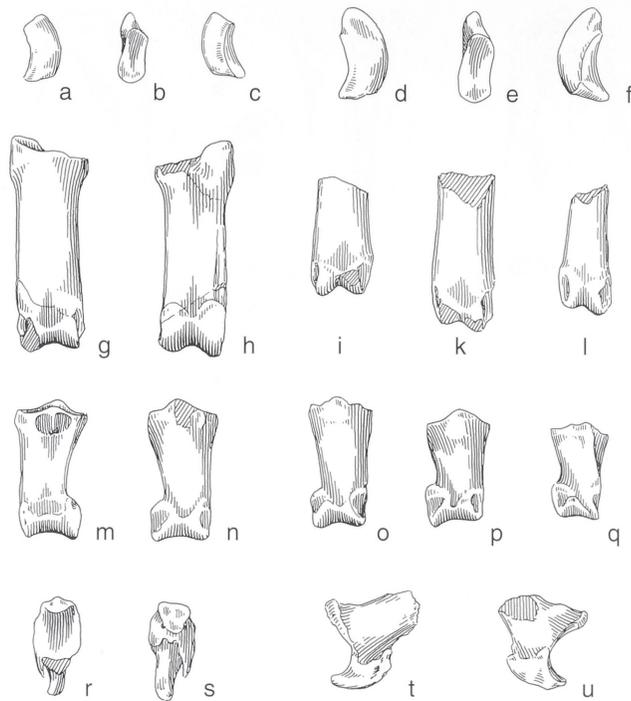


Abb. 9 *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus* (Zdansky, 1925), Untermaßfeld. – a-c Sesambein IQW 1980/15652 (Mei. 15164). – d-f Sesambein IQW 1980/15653 (Mei. 15165). – g-h Phalanx 1 Dig. III IQW 1980/15670 (Mei. 15182); g dorsal, h plantar. – i Phalanx 1 Dig. II-Fragment IQW 1980/15669 (Mei. 15181). – k Phalanx 1 Dig. IV-Fragment IQW 1980/15668 (Mei. 15180). – l Phalanx 1 Dig. V-Fragment IQW 1980/15676 (Mei. 15188). – m-n Phalanx 2 Dig. III IQW 1980/15671 (Mei. 15183); m dorsal, n plantar. – o Phalanx 2 Dig. IV IQW 1980/15673 (Mei. 15185). – p Phalanx 2 Dig. II IQW 1980/15674 (Mei. 15186). – q Phalanx 2 Dig. V IQW 1980/15677 (Mei. 15189). – r-s Phalanx 3 Dig. III-Fragment IQW 1980/15678 (Mei. 15190). – t Phalanx 3 Dig. IV-Fragment IQW 1980/15679 (Mei. 15191). – u Phalanx 3 Dig. II-Fragment IQW 1980/15672 (Mei. 15184). – M = ca. 1:2.

Vorderhöcker in den frühen Populationen stärker reduziert erscheint, wird er später besser ausgebildet, wie auch für die Rezentform charakteristisch.

Der P<sub>4</sub> ist im Profil dem P<sub>3</sub> ähnlich, trägt am Hinterrand aber ein etwas stärker entwickeltes Cingulum, das lingual zu einem kleinen Höckerchen verstärkt ist. Während sich aber der hinten sehr breite P<sub>3</sub> nach vorne stark verschmälert, ist der P<sub>4</sub> insgesamt schmaler, dafür aber in seinem Grundriß gleichmäßiger. Wesentliche Unterschiede der Form des P<sub>4</sub> zu anderen pliozänen und frühpleistozänen Gepardenfunden bestehen nicht.

Am unteren Reißzahn ist über dem Talonid ein Metaconid von der hinteren Schneide des Protoconids abgesetzt. Nur der Molar der Holotypus-Mandibel von *A. pleistocaenicus* aus Shansi zeigt hier eine übereinstimmende Struktur (nach Beschreibung und Abbildung von Zdansky 1925). An einer der Mandibeln von Saint Vallier trägt der Beschreibung Virets (1954) zufolge der Molar eine Andeutung eines Metaconids. Bei den frühen Stücken des unteren Villafranchiums fehlt auch dies. Allerdings ist auch die Talonidbildung hoch variabel. Während der Holotypus von *A. pardinensis* hier einen starken Wulst besitzt (Schaub 1949), kann das Talonid an anderen Stücken nahezu vollständig reduziert sein (so an Molaren aus Saint Vallier/Viret 1954). Hinsichtlich seiner absoluten Größe steht der M<sub>1</sub> von Untermaßfeld im Bereich der Obergrenze europäischer Gepardenfunde. Übertroffen wird er nur von einem Fund von Les Etouaires (Holotypus »*Felis*« *arvernensis*, Tab. 10).

Das Femur des Geparden von Untermaßfeld geht, wie alle anderen, zusammengehörigen Elemente des Hinterbeines, in seiner absoluten Größe weit über bisher bekannte Maße europäischer Geparden hinaus

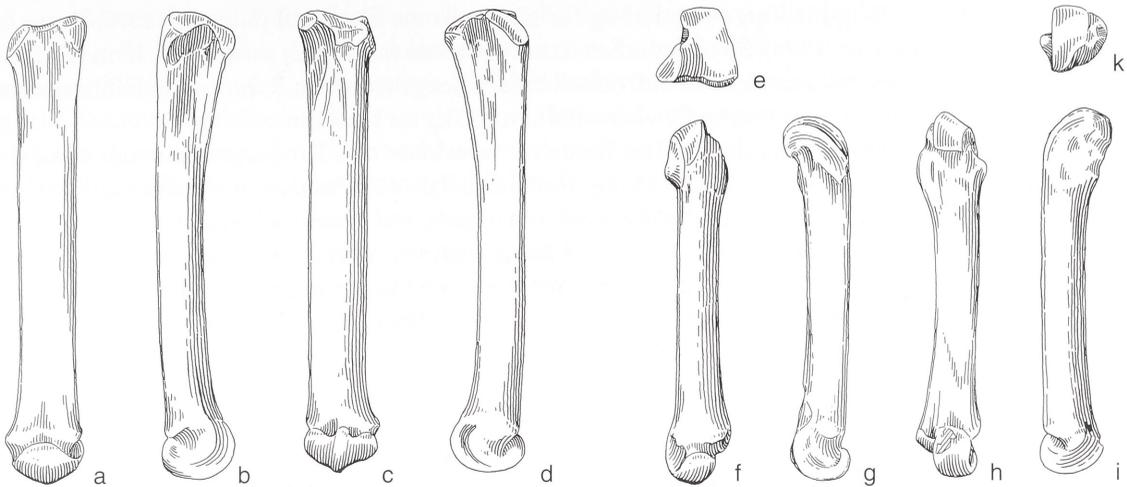


Abb. 10 *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus* (Zdansky, 1925), Untermaßfeld. – a-d Metacarpale III sin. IQW 1980/15656 (Mei. 15168); a dorsal, b extern, c palmar, d intern, e proximal. – f-k Metacarpale V sin. IQW 1980/16555 (Mei. 16076); f dorsal, g intern, h palmar, i extern, k proximal. – M = ca. 1:2.

(Tab. 11). Morphognostisch stimmt er gut mit den von Ficarelli (1984) abgebildeten Stücken von Olivola und Casa Frata überein. Hingegen erscheinen den Abbildungen dieses Autors zufolge die Tibien aus diesen Fundstellen des toskanischen Villafranchiums im Schaft etwas geschwungener, weniger gerade gestreckt. Femur und Tibia sind beim Geparden von Untermaßfeld nahezu gleich lang (Tab. 9); das Längenverhältnis Femur : Tibia beträgt ca. 1,02. Dies entspricht den Proportionen bei rezenten Geparden (0,97-1,02 bei 5 von Ballesio 1963, Schaub 1939 und Schütt 1970 gemessenen Skeletten).

Die Tarsalia und Metatarsalia sind im Vergleich zu von Kurtén u. Crusafont Pairó (1977) aus dem mittleren Villafranchium von Puebla de Valverde und von Ficarelli (1984) aus vergleichbarer Zeit von Olivola abgebildeten Stücken allein durch ihre gehobene Größe auffällig. Die Struktur der 2. und 3. Phalangen der Hinterpfote läßt eine Rückziehbarkeit der krallentragenden Endphalangen im Prinzip zu, wie es Adams (1979) für den jungpleistozänen Geparden Nordamerikas, *A. trumani*, beschreibt. (Taf. 138, 1).

Ein Metacarpale V, das sich durch seine ausgesprochene Schlankheit und die Struktur der distalen Epiphyse als einem Geparden zugehörig zu erkennen gibt (Abb. 10), unterscheidet sich vom entsprechenden Element von *A. jubatus* und des mittelpleistozänen Hundsheimer Geparden (Abbildungen bei Thenius 1954; Ficarelli 1984) durch seinen gleichmäßiger dicken und insgesamt sowohl in lateraler als auch in dorsaler Betrachtung weniger gekrümmten Schaft. Ältere Vergleichsstücke von *A. pardinensis* fehlen. Ein langes, schlankes Metacarpale III mit dickem Schaft, aber ziemlich schmalen proximalen und distalen Epiphysen wird, da keine andere der in Untermaßfeld vertretenen Arten in Frage kommt, ebenfalls dem Geparden zugeordnet (Abb. 10). Der sehr fragmentarische Charakter eines von Ficarelli (1984) diskutierten und abgebildeten MC III aus dem oberen Villafranchium von Casa Frata läßt einen einwandfreien Vergleich kaum zu.

#### 2.2.4. Schlußfolgerungen

Nach der Formel für die  $M_1$ -Länge von Van Valkenburgh (1990) ist für den Geparden von Untermaßfeld ein Körpergewicht um 110kg zu schätzen. Die Formel für die Schaftdicke des Femur (Anhang) liefert einen Wert um 140kg. Für rezente Geparden (Zahnlängen nach Schmid 1940) läßt die Molarenformel Gewichte von etwa 40-60kg erwarten. Von einer Fehlschätzung kann hier nicht gesprochen werden, reicht die Gewichtsspanne afrikanischer Vertreter von *A. jubatus* doch von 35 bis 65 kg (Kingdon 1977),

bei Mittelwerten von 38 kg für Katzen und 43 kg für Kater aus der Serengeti (Kingdon 1977, Kompilation von Nowell u. Jackson 1996). So sind die Schätzunterschiede für den Geparden von Untermaßfeld, wenn Schädel und Hinterbein tatsächlich individuell zusammengehören, im Rahmen der Fehlerspannen der Methode anzusetzen. Als mittleres Gewicht sind um 130 kg zu schätzen.

Für die frühen *A. pardinensis*-Funde von Les Etouaires errechnen sich Körpergewichte um 80 kg (Femur, Daten aus Schaub, 1939) bzw. 70 und 120 kg (Reißzahn, Tab. 10). Funde von Villafranca d'Asti und Villaroya stammen von wohl um 70 und 90 kg schweren Tieren, aus Montopoli ergibt sich ein Gewicht um 70 kg, die Saint Vallier-Serie läßt 60, 60, 80 und 80 kg schätzen (jeweils nach den Molaren, Werte s. Tab. 10). Die Femora von Casa Frata und Olivola, für die keine Diaphysenmaße publiziert sind, lassen aus einem Rechenansatz über das Verhältnis sonstiger Maße zur Schaftbreite Körpergewichte im Bereich von 120 und 90 kg erwarten (Grunddaten aus Ficarelli 1984). Die ohne Angabe des benutzten Schätzverfahrens von Adams (1979) getroffene Feststellung, daß einige Individuen von *A. pardinensis*, *A. studeri* und *A. trumani* wahrscheinlich 95 kg überschritten, paßt zu dieser Spanne.

Die von Thenius (1954) publizierten mittelpleistozänen Gepardenreste aus Hundsheim lassen sich genauso wenig mit den verfügbaren Schätzformeln für das Körpergewicht bearbeiten wie das distale Humerusfragment aus den Mosbacher Sanden (Schütt 1970b). Die Mandibel von Hundsheim ordnet sich größenmäßig dem Bereich der Obergrenze rezenter Geparden zu (Thenius l. c., Zahnmaße bei Schmid 1940), das Mosbacher Fragment reiht sich zwischen entsprechende Stücke von Les Etouaires und Saint Vallier (Schütt l. c.). Dem Befund von Schütt (l. c.), daß die bisher bekannten Geparden aus dem unteren Mittelpleistozän Europas größenmäßig nicht von *A. pardinensis* aus dem Villafranchium zu trennen seien, ist bezüglich der Körpergewichtsvariation sicher zuzustimmen.

Die Spanne der verfügbaren Gewichtsschätzwerte oberpliozäner und unterpleistozäner europäischer Geparden, 60-130 kg, ist mit dem Verhältnis 1:2,2 zwar größer als die Rezentspanne 1:1,9 (aus 35-65 kg), der Unterschied erscheint aber nicht so deutlich, daß daraus unbedingt Änderungen der Körpergröße während dieses großen Zeitraumes abgeleitet werden müßten. Größenunabhängige Merkmale legen dagegen chronoklinale Verschiebungen nahe.

Der Vorderhöcker des P<sup>3</sup> zeigt sich zunächst im unteren Villafranchium extrem reduziert und zur Lingualseite verschoben. Ab dem mittleren Villafranchium hebt er sich deutlicher ab, um schließlich beim rezenten Geparden als gut ausgebildetes Zahnelement in die Medianlinie gerückt zu sein. Am P<sup>4</sup> tritt zunehmend ein Ectoparastyl hervor. Wie am P<sup>3</sup>, so ist auch am P<sub>3</sub> der Geparden des unteren Villafranchiums ein Vorderhöcker nur andeutungsweise vorhanden. In der Folgezeit wird er kräftiger entwickelt. Am M<sub>1</sub> ist ein Metaconid erstmals im mittleren Villafranchium angedeutet. Beim Geparden von Untermaßfeld ist es deutlich ausgeprägt. Eine augenfällige Änderung von pliozänen zu pleistozänen Geparden betrifft die Struktur der Symphysenregion des Unterkiefers. Die Steilstellung der Vorderfläche mit medianer Verstärkung kennzeichnet in Europa die Funde von Untermaßfeld und Hundsheim, in Nordchina Mandibeln von *A. pardinensis pleistocaenicus* aus der Zeit parallel dem europäischen mittleren Villafranchium bis zum unteren Mittelpleistozän (zur Datierung H.-D. Kahlke 1986).

Während die Mandibeln aus Hundsheim und Untermaßfeld trotz enormer Größendifferenz (Länge des Hundsheimer Unterkiefers 68/69% desjenigen von Untermaßfeld) einen gemeinsamen Typ verkörpern, unterscheiden sich die Metacarpalia V und die Grundphalangen morphognostisch sehr deutlich (vgl. Abb. 9, 10 mit Abb. 4, 5 bei Thenius 1954). Das Fehlen entsprechender Skelettelemente in Zwischengrößen erlaubt derzeit noch nicht, reine Größenbedingung dieser Differenz vom geradezu zierlich, eingeschnürt wirkenden Schaft bei den Hundsheimer Stücken zum schwer und gedrungen erscheinenden Schaft der Elemente aus Untermaßfeld zu verneinen.

Ein derartiger Gestaltunterschied der Metacarpalia führte Ficarelli (1984) ohne tatsächliche Verfügbarkeit homologer Elemente (MC IV und MC III-Fragment von Casa Frata gegenüber MC V von Hundsheim) zur Schlußfolgerung, *A. pardinensis* des Villafranchiums sei in einem höheren Grad als canidenhafter Läufer evoluiert gewesen als der rezente Gepard, *A. jubatus*, dem er die untermittelpleistozänen Funde von Hundsheim und Mosbach beordnete. Ficarelli (l. c.) schloß auf dieser Basis einen direkten Abstammungszusammenhang von *A. pardinensis* und *A. jubatus* aus.

Das neue Material aus Untermaßfeld erlaubt es nicht, diese Folgerung aufrecht zu erhalten. Selbst wenn der strukturelle Unterschied der Elemente der Pfoten nicht größenbedingt wäre, was erst mit weiteren Funden zu klären sein wird, so verweisen die Merkmale von Kiefer und Zähnen doch auf eine diesbezügliche Zusammengehörigkeit des Hundsheimer Geparden mit dem in der Gesamtheit seiner Strukturen klar zu *A. pardinensis* des Villafranchiums vermittelnden Geparden von Untermaßfeld.

Der Untermaßfeld-Gepard zeigt einen erheblichen Grad an Übereinstimmung mit spätpliozän-unterpleistozänen Tieren aus Nordchina. Einige seiner Gebißmerkmale haben Vorläufer in der Population des westeuropäischen mittleren Villafranchiums. Er greift seinerseits typischen Merkmalen der rezenten afrikanischen und asiatischen Geparden vor, denen wiederum Geparden des Jungpleistozäns Chinas zugerechnet werden können. Dies ist zum derzeitigen Stand der Kenntnis als Resultat eines anhaltenden oder wenigstens von Zeit zu Zeit erneuerten Genflusses zumindest im eurasiatischen Raum zu interpretieren, mit dem ein breiter evolutiver Übergang zwischen dem oberpliozänen *A. pardinensis* und dem rezenten *A. jubatus* möglich wurde.

Die taxonomische Entscheidung der Grenzziehung zwischen den demgemäß als Chronospezies erscheinenden Arten *A. pardinensis* und *A. jubatus* ist mit ihrem Zwang, dynamisches Evolutionsgeschehen in statische Kategorien pressen zu müssen, eine prinzipiell subjektive Maßnahme. Sie sollte als einen wesentlichen Punkt des Erscheinungsbildes heutiger Geparden im Vergleich zu den oberpliozänen und unterpleistozänen Verwandten die stark unterschiedliche Körpergröße mit berücksichtigen. Die im Mittelpleistozän erlöschende europäische Population mag unter diesem Aspekt noch ihren taxonomischen Platz bei *A. pardinensis* behalten. Die vielfältigen Unterschiede der Geparden aus dem unteren Villafranchium auf der einen und der in Untermaßfeld repräsentierten Population auf der anderen Seite sind taxonomisch umzusetzen. Nach der Typuslokalität Les Etouaires ist *A. pardinensis pardinensis* die Form des europäischen unteren Villafranchiums, der auch die Population des mittleren Villafranchiums Europas trotz bereits begonnener Merkmalsverschiebung zugerechnet werden kann. Auch der entsprechend zu datierende Gepard Tadschikistans (*A. pamiroalayensis* Sharapov, 1986) mag noch *A. pardinensis pardinensis* angeschlossen werden. Demgegenüber steht *A. pardinensis pleistocaenicus* (Zdansky, 1925), der in Nordchina ab dem mittleren Villafranchium belegt ist und dem der Untermaßfeld-Gepard beizuordnen ist. Ob auch *intermedius* (Thenius 1954) als Name des Hundsheim-Geparden noch Synonym von *pleistocaenicus* ist oder ein noch weiter in Richtung *A. jubatus* fortgeschrittenes Stadium innerhalb von *A. pardinensis* belegt, kann letztlich erst nach Klärung der tatsächlichen Bedeutsamkeit der Metapodien- und Phalangen-Unterschiede fixiert werden.

Da *A. pardinensis* grundsätzlich typische Körperbaumerkmale des rezenten Geparden besitzt, ist auch von vergleichbarer Funktion auszugehen. Im Blick auf das etwa doppelte Gewicht sind gegenüber *A. jubatus* jedoch wohl Abstriche von dessen Sprintgeschwindigkeit zu machen. Den Jagderfolg brauchte dies bei gleicher Lebensweise nicht zu schmälern, da auch für den pliozänen und frühpleistozänen Großgeparden als Beute adäquate, ihrerseits höhergewichtige Herbivorenarten eine entsprechende Geschwindigkeitsminderung anzusetzen ist. Die vom Körperbau vorgegebene, auf Kurz- und Mittelstrecken überlegene Geschwindigkeit des Verfolgungslaufes ist nur dort erfolgreich einzusetzen, wo die Landschaft dies erlaubt. Im dichten Wald wird sie nutzlos. So besiedelt der rezente Gepard Graslandschaften von der Wüstensteppe bis zur Waldsavanne. Er meidet weite, ebene und völlig offene Räume auf der einen Seite und dichten Baum- und Strauchbestand auf der anderen; er bevorzugt offensichtlich Parklandschaften mit offenen Waldungen und grasigen Flächen (Heptner u. Sludskij 1980; Nowell u. Jackson 1996). Diese Charakterisierung des Geparden-Lebensraumes darf sicherlich auf den frühen Großgeparden übertragen werden.

Zum Versuch einer Rekonstruktion der ökologischen Rolle des Geparden in der unterpleistozänen Landschaft um das Werratal ist nicht nur zu beachten, daß der Gepard anders jagt als die meisten Feliden, sondern daß er auch anders tötet. Für *A. jubatus* ist das Erwürgen der Beutetiere mit lang anhaltendem, festem Klammergriff der Kiefer an der Kehle typisch. Die Kieferverkürzung steigert die Zuhaltkraft (Kingdon 1977; vgl. Van Valkenburgh u. Ruff 1987). Da der Canin auf diese Weise nicht unmittelbar zum Töten gebraucht wird, sondern vor allem in Gemeinschaft mit den dicht zu ihm aufge-

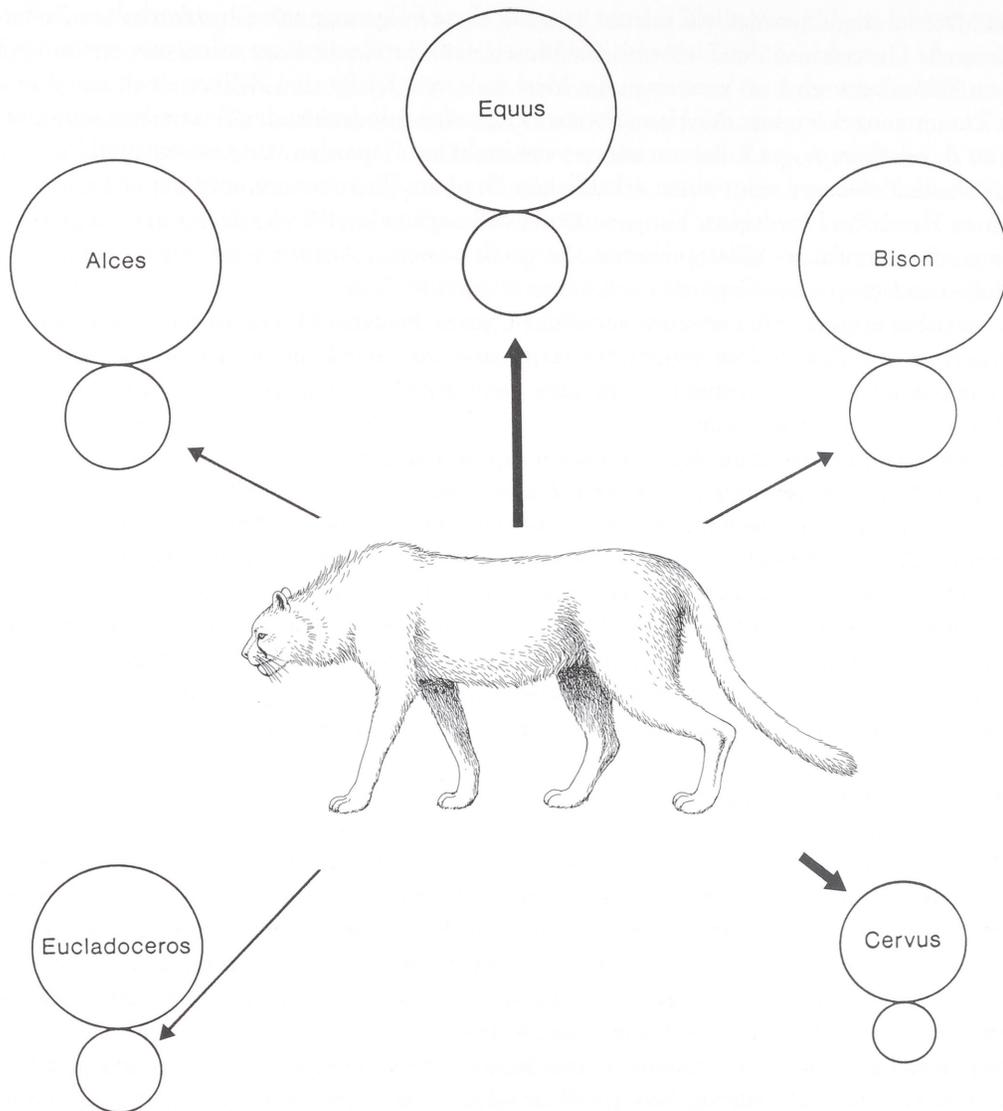


Abb. 11 Mutmaßliche Rolle von Herbivorenarten der Fauna von Untermaßfeld im Beutespektrum von *Acinonyx pardinesis pleistocaenicus*. Erläuterung der Symbole s. Abb. 3.

rückten Prämolaren mit hohen, in eine gemeinsame Reihe gesetzten Höckern die Haltesicherheit beim Kehlgriff erhöht, kann er schwächer als bei anderen Katzen vergleichbarer Körpergröße sein. Dies mindert seine Bruchanfälligkeit. Eckzahnbruch findet sich demgemäß bei rezenten Geparden weniger häufig als bei Leoparden und Pumas (Van Valkenburgh 1988, Kombination der Daten aus Tab. 2 und 3: nur 3,3% der Eckzähne von 46 untersuchten Geparden sind gebrochen, gegenüber 5,5% von 86 Leoparden und 5,2% von 115 Pumas).

Bei dieser Tötungstechnik sind dem einzeln jagenden Geparden offensichtlich engere Größengrenzen der Beutetiere gesetzt als ähnlich großen Leoparden oder Pumas. So sind Gepardenangriffe auf über 60kg wiegende Tiere selten. Die Bindung an bestimmte Beutearten kann sehr eng sein. Aus der Serengeti wird ein 91%iger Anteil von Thomsongazellen (*Gazella thomsoni*) mit Adultgewichten zwischen 15 und 30kg an allen Beutetieren berichtet, aus dem Kruger-Park ein 68%iger Anteil der Impala (*Aepyceros melampus*) mit Gewichten der Weibchen zwischen 40 und 60kg, der Böcke zwischen 45 und 80kg.

In verschiedenen Regionen des südlichen Afrika stellt der Springbock (*Antidorcas marsupialis*) mit Adultgewichten zwischen 20 und 45 kg die Hauptbeute. Nach unten reicht das Spektrum bis zu Hasen, nach oben zu Kälbern großer Antilopenarten. Erwachsene Großantilopen fallen nur selten und dann gewöhnlich zusammen jagenden Geparden zum Opfer. Als Gelegenheitsbeute wurden weiterhin Giraffen- und Büffelkälber, junge oder kranke Zebras, Erdferkel, Stachelschweine, Schakale und Strauße bekannt. Saisonal stellen Jungtiere insgesamt einen hohen Anteil der Beute. Verschiedene Beobachter notierten 76 bis 100% der Angriffe auf Jungtiere als erfolgreich, auf Beute aller Alterstufen 37 bis 70% (Schaller 1972, Kompilationen von Kingdon 1977 und Nowell u. Jackson 1996, Gewichte nach Haltenorth u. Diller 1977).

Da *A. pardinensis* etwa doppelt so schwer war wie heutige afrikanische Geparden, sind als hauptsächliche Beutetiere wohl ebenfalls etwa doppelt so schwere Arten gegenüber der heutigen afrikanischen Gepardenbeute zu suchen, also Huftiere der offenen Landschaft im Gewichtsbereich zwischen etwa 30 und 120 kg. Da in der Fauna von Untermaßfeld allein *Cervus nestii* in seinen Adultgewichten in diese Spanne fallen dürfte, ist mit diesem Hirsch als wesentlicher Beutart zu rechnen. Dies setzt allerdings voraus, daß er, vergleichbar dem rezenten Damhirsch (*Dama dama*), Parklandschaften bewohnte und auch auf größeren offenen Flächen weidete. Ein saisonal bedeutsames Jagdziel dürften Fohlen von *Equus wuesti* gestellt haben, da dieser Equide als Angehöriger des *stenonis*-Kreises an wenig bewaldete Landschaften angepaßt gewesen sein dürfte (zur ökologischen Adaptation der *stenonis*-Gruppe s. Forstén 1990). Mit Kälbern von *Eucladoceros giulii* ist nur insoweit im Beutespektrum zu rechnen, als sie sich in offenen Bereichen aufgehalten haben mögen. Gleiches gilt im Prinzip für Kälber von *Alces carnutorum* und *Bison menneri*. Anstelle von Schakalen in der heutigen Rezentfauna mag der Untermaßfelder Großgепard gelegentlich einmal einen kleinen Wolf (*Canis lupus mosbachensis*) erbeutet haben.

### 2.3. *Puma pardoides* (Owen, 1846)

#### 2.3.1. Vorbemerkungen

Unter der Tarnung der Leopardähnlichkeit durchzieht eine letztlich als nahe Verwandte des amerikanischen Pumas zu entlarvende Katze seit eineinhalb Jahrhunderten die Literatur zu europäischen Fundorten des oberen Pliozäns und unteren Pleistozäns. Ihr Auftauchen auch in der Fauna von Untermaßfeld gibt die Gelegenheit, zwar keine gesamte Revision der weit verstreuten und unter zahlreichen Zuordnungen verborgenen Reste dieser Art vorzunehmen, aber doch entscheidende Punkte aufzuzeigen, die es erlauben, den Schleier des Mysteriums zu lüften.

Den bisher einzigen kompletten Schädel dieser Katze beschrieb Viret (1954) aus dem mittleren Villafranchium von Saint-Vallier (Südfrankreich) unter dem Namen *Panthera schaubi*. Viret (l. c.) wies auf die durch die vermittelnde Größe dieser Art entstehende Konfusionsmöglichkeit kleiner, weiblicher Stücke mit dem großen Luchs dieser Zeit, großer, männlicher Reste mit dem Geparden hin. Als wesentlichen Unterschied zum Leopard betonte er die auffällige Kurzschnauzigkeit. Eine Einzelknochenanalyse durch Hemmer (1965) führte zur Erkenntnis größerer, teilweise bis in Einzelheiten gehender Übereinstimmungen mit dem Puma (*Puma concolor*). Nur bei zwei der getrennt verglichenen neun Elemente wurden keine Puma-Beziehungen gefunden. Die mit Abstand nächst erwähnenswerten Ähnlichkeiten mit rezenten Arten kristallisierten sich zum Luchs (*Lynx lynx*) und zum Geparden (*Acinonyx jubatus*) heraus. Für die am Schädel von Saint-Vallier erhaltene Bezahnung ergab sich metrisch und morphognostisch ein Bild wechselnder Ähnlichkeiten und Unterschiede zum Puma auf der einen und zum Leopard auf der anderen Seite. In Anbetracht solcher, als Mosaik aus mehreren Evolutionslinien wirkender Bezugsmöglichkeiten auf unterschiedliche rezente Genera erhob Hemmer (l. c.) diese Katze als *Viretailurus schaubi* in den Rang einer eigenen, von den Pantherkatzen abgesetzten Gattung.

Unmittelbare phylogenetische Beziehungen der Saint-Vallier-Form zu nordamerikanischen Pumas wurden erstmals von Kurtén (1976) angesprochen, der neben der absoluten Größe überraschende Pumaähnlichkeiten des Gebisses und der Mentalforamina der Mandibel erkannte. Zur gleichen Zeit nannte Sotnikova (1976) für die zentralasiatischen Villafranchium-Fundorte Beregovaja und Shamar *Felis (Puma)* sp. als der europäischen Art *Viretailurus schaubi* entsprechend.

Einige fragmentarisch erhaltene, als *Felis* cf. *schreuderi* beschriebene Zähne aus Tegelen (von Koenigswald 1960) wurden von Hemmer (1965) *Viretailurus schaubi* zugeordnet. Kurtén (1968) wies darauf hin, daß ein von Owen (1846) aus dem englischen Red Crag (älter gegenüber Saint-Vallier: Krutzsch 1988) als *Felis pardoides* beschriebener unterer Molar ebenfalls hierher gehören könnte. Kurtén u. Crusafont-Paró (1977) wiederholten diesen Hinweis auf mögliche Identität mit *Felis pardoides* und stellten sowohl neue Funde aus Puebla de Valverde (Spanien) als auch einen Femur aus dem Etouaires-Niveau von Perrier (unteres Villafranchium) zu »*Panthera*« *schaubi*. Für einen Astragalus von Puebla de Valverde wurde dabei detaillierte Übereinstimmung mit dem entsprechenden Element des Pumas aufgezeigt. Die Stellung der Art im Umfeld von *Panthera* wurde dabei allerdings nicht zugunsten der Gattung *Puma* in Zweifel gezogen.

Vergleiche mit *Viretailurus schaubi* wurden von Hemmer (1971a) und von Thenius (1972) für zwei Mandibelfragmente von Stránská skála (Tschechien) aus der Übergangszeit vom Unter- zum Mittelpleistozän vorgenommen, die von einer leopardengroßen, kurzschnauzigen Katze stammen. Eines davon war zunächst von verschiedenen Autoren (Schirmeisen 1926; Stehlik 1934; Schmid 1940) als zu *Panthera pardus* gehörig betrachtet worden. Thenius (1969) nahm eine erste Revision vor, die unter ausdrücklicher Betonung der Abhängigkeit der Zuordnung von der Bewertung der einzelnen Merkmale zum Resultat einer eventuellen Zugehörigkeit zum Irbis (*Uncia uncia*) kam. Thenius (l. c.) sprach hierbei auch eine mögliche Puma-Herkunft an, schloß diese aber im Blick auf dessen »relativ plumpen P<sub>4</sub>, den gestreckten Ramus horizontalis und die größere Symphysenbreite« letztlich aus. Hemmer (1971a) nahm daraufhin keine Vergleiche mit dem Puma mehr vor. Er meinte im Blick auf Proportionsunterschiede bei P<sub>3</sub> und M<sub>1</sub>, Beziehungen zu *Viretailurus schaubi* bestünden anscheinend nicht, verneinte eine Irbis-Zugehörigkeit und ordnete die Stránská skála-Katze neuerlich dem Leopard zu. Gleichzeitig betonte er, daß im Bau des Unterkiefers kaum Ähnlichkeiten mit Leoparden aus Mauer und Mosbach existieren. Thenius (1972) griff diese Unterschiede zu sicheren, frühen mitteleuropäischen Leoparden auf, wonach »mit der Existenz eines eigenen, neben *P. pardus* vorkommenden Stammes zu rechnen« sei. Für die Puma-Gruppe sah er jetzt ein Ausscheiden schon aus tiergeographischen Gründen. An dieser Stelle ist anzumerken, daß zu Beginn der siebziger Jahre die Kenntnis holarktischer Verbreitung unterpleistozäner Taxa erst sehr langsam zu wachsen begann (Hemmer 1971b und Kurtén 1973 für den Jaguar; Kurtén 1974 für den Kojoten, dann für *Chasmaporthetes* u. a.).

Im Zuge späterer Auseinandersetzung mit der ungemein hohen Variabilität rezenter Pumas, wie sie schon von Schmid (1940) angesprochen wurde (zahnmorphologisch wie zwei getrennte Arten erscheinende Varianten), fand der Verfasser schließlich metrisch und morphognostisch detaillierte Übereinstimmung der Mandibelfragmente von Stránská skála mit kleinen, weiblichen Pumas und deren mehr gepardenhaften, zumindest in Mexiko neben der Normalform existierenden Sondermorphie (Onza-Problem, Greenwell 1986). Die von Thenius angesprochenen Unterschiede zum Puma erweisen sich nun als voll in dessen erheblicher, intraspezifischer Variabilität liegend. Die so unterschiedlich ausgedeuteten Stücke von Stránská skála sind jetziger Kenntnis zufolge als Reste von Pumas zu bestimmen. Das Problem des scheinbaren Nebeneinander zweier getrennter Leopardlinien im unteren Mittelpleistozän Europas löst sich damit auf.

Dieser Befund eines Pumas in Europa läßt die Diskussion um *Viretailurus schaubi* als oberpliozäne Katze mit ebenfalls erheblichen Puma-Charakteristika neu aufnehmen. Im Vergleich des Schädels von Saint-Vallier mit größenmäßig entsprechenden Schädeln weiblicher Individuen der mexikanischen Pumagruppe wird eine Neubewertung der europäischen Form zwingend. Ein wesentlicher Unterschied besteht in der Größe der Hirnkapsel, die sich sowohl metrisch über die Hirnschädelbreite (Saint-Vallier-Schädel 64 mm bei Basallänge 151 mm, zwei weibliche rezente Schädel 68,5 und 71,5 mm bei Basallängen 141,5 und 146 mm) als auch morphognostisch über die weit stärkere Wölbung ausdrückt. Die oberpliozäne europäische Katze war demgemäß klar geringer cephalisiert als Vertreter der rezenten Pumagruppe. Die Zähne des Oberkiefers entsprechen bei diesen Pumas selbst in morphognostischen Einzelheiten denen des Saint-Vallier-Schädels. Die für diesen angemerkt (Hemmer 1965) Spezialform des P<sup>4</sup>-Vorderrandes erscheint eher als eine individuelle Extremvariante, entsprechen doch zwei weitere

solche Zähne vom gleichen Fundort (Naturhistorisches Museum Basel) auch hinsichtlich dieses Merkmals dem P<sup>4</sup> der rezenten kleinen Vergleichsstücke. Am M<sub>1</sub> ist der weit auf die Vorderwurzel heruntergezogen erscheinende buccale Schmelzrand pumatypisch, die starke, wulstige Ausbildung des Talonids findet sich weder bei der früh-mittelpleistozänen europäischen Form noch bei dem Verfasser bekannten rezenten Pumas.

Aus den Nebelschleiern unterschiedlichster taxonomischer Zuordnung relativ seltener Funde europäischer leopardengroßer Katzen vom oberen Pliozän bis zur Wende Unter-/Mittelpleistozän wird so in Umrissen die Existenz einer Form erkennbar, die tatsächlich dem amerikanischen Puma nahesteht, wie es Kurtén (1976) und Sotnikova (1976) bereits vermutet hatten. Diese Folgerung zieht die Behandlung dieser europäischen Katze als Angehörige des Genus *Puma* nach sich (*Viretailurus* wird damit zum Synonym von *Puma*). Da neben ihr im oberen Pliozän nicht mit einer weiteren Art gleicher Größe zu rechnen ist, und die Abbildung von »*Felis*« *pardoides* bei Owen (1846) die Zuordnung zu einem Puma möglich sein läßt, wird der von Kurtén (1968) geäußerte Hinweis auf mögliche artliche Identität der Funde aus dem englischen Red Crag und Saint-Vallier in Südfrankreich aufgegriffen. Der oberpliozäne europäische Puma wird demgemäß als *Puma pardoides* (Owen, 1846) geführt. Die aus dem frühen Pleistozän vorliegenden Funde einer pumahaften Katze werden dieser Art als späte Population zugeordnet.

Als Vorläufer von *Puma pardoides* mag »*Felis*« *obscura* (Hendey, 1974) aus dem Unterpliozän von Langebaanweg, Südafrika, in Frage kommen (möglicherweise *Puma obscura*). Eine unbedingt notwendige Revision für die Basis des Genus *Puma* zu diskutierender Formen sollte auch die oberpliozäne Form »*Felis*« *lacustris* neu überprüfen, die Ähnlichkeiten zu Pumas und zu Luchsen zeigt (Bjork 1970; Kurtén u. Anderson 1980).

Echte Pumas (*Puma concolor*) finden sich in Nordamerika nicht vor dem Mittelpleistozän (Kurtén u. Anderson l. c.) Eine Ableitung vom zeitlich vorausgehenden eurasiatischen Puma erscheint durchaus wahrscheinlich.

### 2.3.2. Material

(Abb. 12-13; Taf. 140, Taf. 141, 1-3)

Mandibelfragment dex. mit P<sub>4</sub> und M<sub>1</sub>, IQW 1983/18 556 (Mei. 18 376).

I<sup>3</sup> sin., IQW 1980/16 682 (Mei. 16 203).

Humerusfragment dex., IQW 1996/25 719 (Mei. 25 248).

Ulna dex., IQW 1995/25 335 (Mei. 24 864).

Pelvis sin., IQW 1995/25 337 (Mei. 24 866).

Femur sin., IQW 1996/25 711 (Mei. 25 240).

Femurfragment dex., IQW 1996/25 618 (Mei. 25 147).

Tibia sin., IQW 1996/25 713 (Mei. 25 242).

Calcaneus sin., IQW 1980/17 290 (Mei. 16 812).

### 2.3.3. Beschreibung und Vergleich

Die Reste von Humerus, Ulna, Becken, Femora und Tibia wurden in einander benachbarten Planquadern der Grabung geborgen und passen sowohl hinsichtlich ihrer Größe als auch hinsichtlich ihres Erhaltungszustandes gut zusammen. So ist anzunehmen, daß sie von einem einzigen Individuum stammen. Die Zugehörigkeit der übrigen, verstreuten Funde des europäischen Pumas ebenfalls zu diesem Tier ist nicht mit Sicherheit auszuschließen.

Den starken Usuren an den Zähnen des Mandibelfragmentes zufolge handelte es sich um eine voll adulte, ältere Katze. Die Formeln zur Schätzung des Körpergewichtes nach der unteren Reißzahnlänge (van Valkenburgh 1990) und der Femurdiaphysenbreite (Anhang) zeigen gemeinsam ein Tier von 40-45 kg Gewicht an. Dies spricht einerseits im Blick auf die Streuung der Maße von *Puma pardoides*, andererseits in bezug auf den Sexualdimorphismus rezenter Pumas (Tab. 12, 14) für weibliches Geschlecht.

Das Mandibelfragment (Taf. 141, 1-3) paßt in seiner absoluten Größe sehr gut zu den entsprechenden Resten aus Stránská skála (Abb. 12, Tab. 12). Der M<sub>1</sub> zeigt neben der vertikal über die Außenfläche

	Untermaßfeld IQW 1983/18556 (Mei. 18376)	Stránská skála, Tschechien (Hemmer 1971: <i>Panthera pardus</i> )	Vallonet, Südfrankreich (de Lumley et al. 1988: <i>Panthera pardus</i> )	Tegelen, Holland (von Koenigswald 1960: <i>Felis cf. schreuderi</i> )	Saint-Vallier, Südfrankreich (Viret 1954: <i>Panthera schaubi</i> )
Mandibel Höhe hinter M <sub>1</sub>	26	–	–	–	–
P <sub>4</sub> Länge	15,5	16,3	–	–	14,1
max. Breite	7,7	7,5	–	–	7
vordere Breite	6,4	6,2	–	–	–
Protoconid-Länge	7,8	8,3	–	–	–
M <sub>1</sub> Länge	16,9	17,0	19,4	–	16,3
max. Breite	7,9	8,4	9,4	9,4	7,8
Protoconid-Länge	10,5	10,8	–	–	–
Paraconid-Länge	8,2	9,0	–	–	–
	Puebla de Valverde, Spanien (Kurtén u. Crusafont Pairó 1977: <i>Panthera cf. schaubi</i> )		<i>Puma concolor</i> , rezent (Maße des Verfassers) (Schmid 1940)		
			Onza-Morphe, Mexiko		verschiedene Morphen
P <sub>4</sub> Länge	–	–	15,0	14,7	13,6
max. Breite	–	–	6,8	6,7	6,2
vordere Breite	–	–	5,6	6,0	5,0
Protoconid-Länge	–	–	7,3	7,2	6,6
M <sub>1</sub> Länge	ca. 19,8	–	15,6	15,7	14,7
max. Breite	8,9	–	7,2	7,4	6,4
Protoconid-Länge	–	–	9,2	9,3	8,6
Paraconid-Länge	–	–	8,2	8,3	7,4
	<i>Puma concolor</i> , rezent gesamtes Verbreitungsgebiet (Young u. Goldman 1946) ♀♀      ♂♂		<i>Puma concolor</i> , rezent standardisiert für 35° N Breite, (Kurtén 1973) (M ± s) ♀♀      ♂♂		
M <sub>1</sub> -Länge	14,3 - 18,3	15,2 - 21,0	15,97 ± 0,59    17,36 ± 0,79		

Tab. 12 *Puma pardoides* (Owen, 1846). Zahnmaße des Mandibelfragmentes von Untermaßfeld und Vergleichsmaße (in mm).

schleifenden Usur schräg zur Buccalseite gerichtete Abkauungsfacetten am Oberrand der Paraconid- und Protoconidklingen. Vergleichbare Usurfacettierung findet sich bei *Puma concolor*. Viret (1954) weist auf die etwas ungewöhnlich erscheinende Abnutzung des M<sub>1</sub> an einem Unterkiefer aus Saint-Vallier hin. An der hinteren Basis des Protoconids findet sich nur ein schwacher Wulst, jegliche Metaconidandeutung fehlt. Der buccale Schmelzrand erscheint pumahaft auf die Vorderwurzel heruntergezogen.

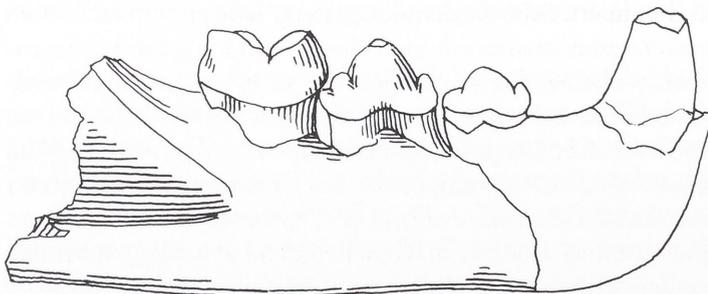


Abb. 12 *Puma pardoides* (Owen, 1846), Kombinationsdarstellung des Mandibelfragmentes (mit P<sub>4</sub> und M<sub>1</sub>) IQW 1983/18556 (Mei. 18376) von Untermaßfeld mit einem Fragment von Stránská skála (SS 5387, mit Canin und P<sub>3</sub>), letzteres nach Abguß gezeichnet. – M = ca. 1:1.

Humerus  größte Breite distal größte Tiefe distal größte Trochleabreite kleinste Trochleadicke	IQW 1996/25710 (Mei. 25239)		Ulna  erhaltene Länge kleinste Tiefe des Olecranon Tiefe über dem Proc. anconaeus	IQW 1995/25335 (Mei. 24864)	
	47			192	
	23,5			ca. 26	
	32			30	
Pelvis  größte Länge kleinste Breite der Darmbeinsäule (innere) Länge des Acetabulum	IQW 1995/25337 (Mei. 24866)		Tibia  Länge kleinste Breite der Diaphyse größte Breite distal größte Tiefe distal	IQW 1996/25713 (Mei. 25242)	
	171			215	
	27,5			17,5	
	25,5			34,5 21,5	
Femur  kleinste Breite der Diaphyse kleinste Tiefe der Diaphyse	IQW 1996/25711 (Mei. 25240)	IQW 1996/25618 (Mei. 25147)	Calcaneus  Länge	IQW 1980/17290 (Mei. 16812)	
	18,5 17,5	18,5 17		69	

Tab. 13 *Puma pardoides* (Owen, 1846), Untermaßfeld. Maße postkranialer Skelettelemente (in mm).

Femur  Länge kleinste Breite der Diaphyse größte Breite distal	Untermaßfeld, (diese Arbeit, Tab. 12)	Saint-Vallier, Frankreich (Viret 1954)	Puebla de Valverde, Spanien (Kurtén u. Crusafont- Pairó 1977)		Perrier, Frankreich (Kurtén u. Crusafont- Pairó 1977)
	(über 202)	209	ca. 271		273
	18,5 (über 41,5)	–	23,2 51,0		21,9 49,5
Tibia  Länge größte Breite distal Länge isometrisch normiert auf distale Breite 34,5	Puma pardoides, Untermaßfeld (diese Arbeit)		<i>Puma concolor</i> , rezent ♀♀ (Greenwell, schriftl. Mitt.)		
			Normalmorphie		Onza-Morphe
	215 34,5		238,7 33,8	226,7 32,5	239,5 32,0
	215		243,6	240,7	258,2

Tab. 14 *Puma pardoides* (Owen, 1846). Vergleichsmaße von Femur und Tibia (in mm).

Der P<sub>4</sub> wird von einem starken Protoconid dominiert. Sein Vorderhöcker steigt nahezu senkrecht vom Schmelzrand auf, ohne sich dort von einem Cingulum abzusetzen; ein solches wird hingegen am buccalen Schmelzrand erkennbar. Es bestehen prinzipielle Ähnlichkeiten zu anderen, *Puma pardoides* zugeordneten Stücken (so Stránská skála) sowie zu rezenten Pumazähnen.

Die Elemente des Extremitätenskelettes (Taf. 140, Tab. 13) passen gut zu den entsprechenden Stücken rezenter Pumas. Deren große relative Länge der Hinterextremität, die sie zu den besten Springern unter allen Feliden macht, ist, belegt durch das Material aus Untermaßfeld, bei *Puma pardoides* allerdings nicht evoluiert. Dies wird gut mit der in ganzer Länge erhaltenen Tibia deutlich. In bezug auf rezente Pumatibien des gleichen Größenbereiches und unter isometrischer Normierung auf die distale Breite der

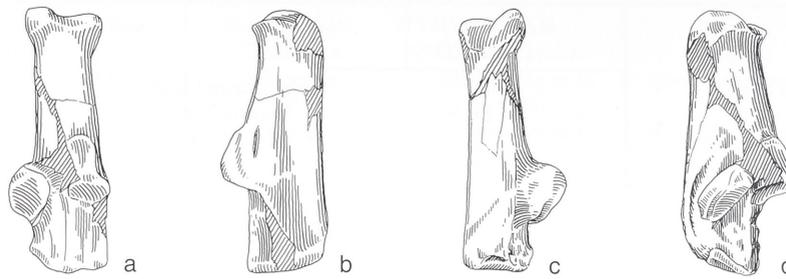


Abb. 13 *Puma pardoides* (Owen, 1846), Untermaßfeld. – a-d Calcaneus sin. IQW 1980/17290 (Mei. 16812); a dorsal, b extern, c plantar, d intern. – M = ca. 1:2.

Untermaßfeld-Tibia erweist sich die letztere als um 11-12%, in bezug auf die Tibia der Onza-Morphe sogar als um 17% kürzer. In gleicher Weise ist das Becken der Katze von Untermaßfeld dem rezenten *Puma* gegenüber kürzer gebaut.

#### 2.3.4. Schlußfolgerungen

Die besondere Sprungleistungsfähigkeit rezenter Pumas war dem Becken und der Tibia von Untermaßfeld zufolge bei *Puma pardoides* nicht in gleichem Maße verwirklicht. Der europäische *Puma* erscheint diesbezüglich ursprünglicher als die rezente amerikanische Form. Sein dem Schädel von Saint-Vallier zufolge geringeres Cephalisationsniveau gegenüber *Puma concolor* unterstreicht die Charakterisierung als evolutive Basisform der Pumaverwandtschaft.

Nach den Körpergewichtsformeln sind für die Funde aus Untermaßfeld Gewichte um 40-45 kg zu schätzen. Gleiches Resultat ergibt sich nach der  $M_1$ -Formel Van Valkenburghs (1990) für die Mandibelfunde aus Stránská skála. Für Pumas aus Saint Vallier berechnen sich hiernach Gewichte um 35 und 60 kg, für die Katze von Puebla de Valverde um 60 kg ( $M_1$ -Maße s. Tab. 12). Die Femurformel liefert Gewichte um 80 bzw. um 100 kg für Perrier bzw. Puebla de Valverde (Femurmaße s. Tab. 14). Trotz recht guter Passung der Gewichtsschätzung aus Femora und  $M_1$  von Untermaßfeld ist mit einer gewissen Unterschätzung nach der Molarenformel zu rechnen. Legt man Gewichtsangaben von 34-48 kg im weiblichen und 53-72 kg (mit 120 kg als Extrem) im männlichen Geschlecht von *Puma concolor* zugrunde (Kompilation von Nowell u. Jackson 1996), so liegen diese zumindest im unteren Bereich höher, als sich nach der Molarenformel mit 25-50 kg bei den Weibchen und 30-80 kg bei den Männchen ergeben (jeweils Molaren-Extremmaße, s. Tab. 12). Noch deutlicher wird dies in bezug auf die von Kurtén (1973b) für 35° N Breite standardisierten Mittelwerte (Tab. 12), die mittlere Gewichte um 35 kg bei den Katzen und um 45 kg bei den Katern erwarten lassen. Im Blick auf den relativ kleinen Kopf des Pumas wird eine solche Gewichtsunterschätzung verständlich.

Den wenigen verfügbaren Schätzwerten über den weiten Zeitraum vom unteren Villafranchium bis zur Wende Unter-/Mittelpleistozän zufolge ist das Körpergewicht von *Puma pardoides* im weiblichen Geschlecht zwischen 35 und 45 kg und im männlichen Geschlecht zwischen 60 und 100 kg zu vermuten. Dies deckt sich recht gut mit den Werten rezenter Pumas. Unter Berücksichtigung dieses Sexualdimorphismus liegt ein allein aufgrund seiner Größe als *Panthera pardus* bestimmter Molar von Vallonet (de Lumley et al. 1988), der ein Körpergewicht um 60 kg (oder infolge einer möglichen Fehlschätzung etwas höher) andeutet, im unteren Bereich männlicher europäischer Pumas (in Tab. 12 demgemäß *Puma pardoides* beigeordnet). Die daraus resultierende Unsicherheit der Bestimmung erzwingt auf jeden Fall vor einer morphognostisch orientierten Neuuntersuchung die Streichung dieses Zahnes als frühen Nachweis von *Panthera pardus* im europäischen Pleistozän. Gestrichen werden kann auch die *Panthera cf. pardus*-Bestimmung eines Calcaneus aus dem Epivillafranchium von Venta Micena, Spanien. Die von Pons Moyá (1987) für diesen Fund gegebenen Maße sind nahezu deckungsgleich mit einem von Kurtén

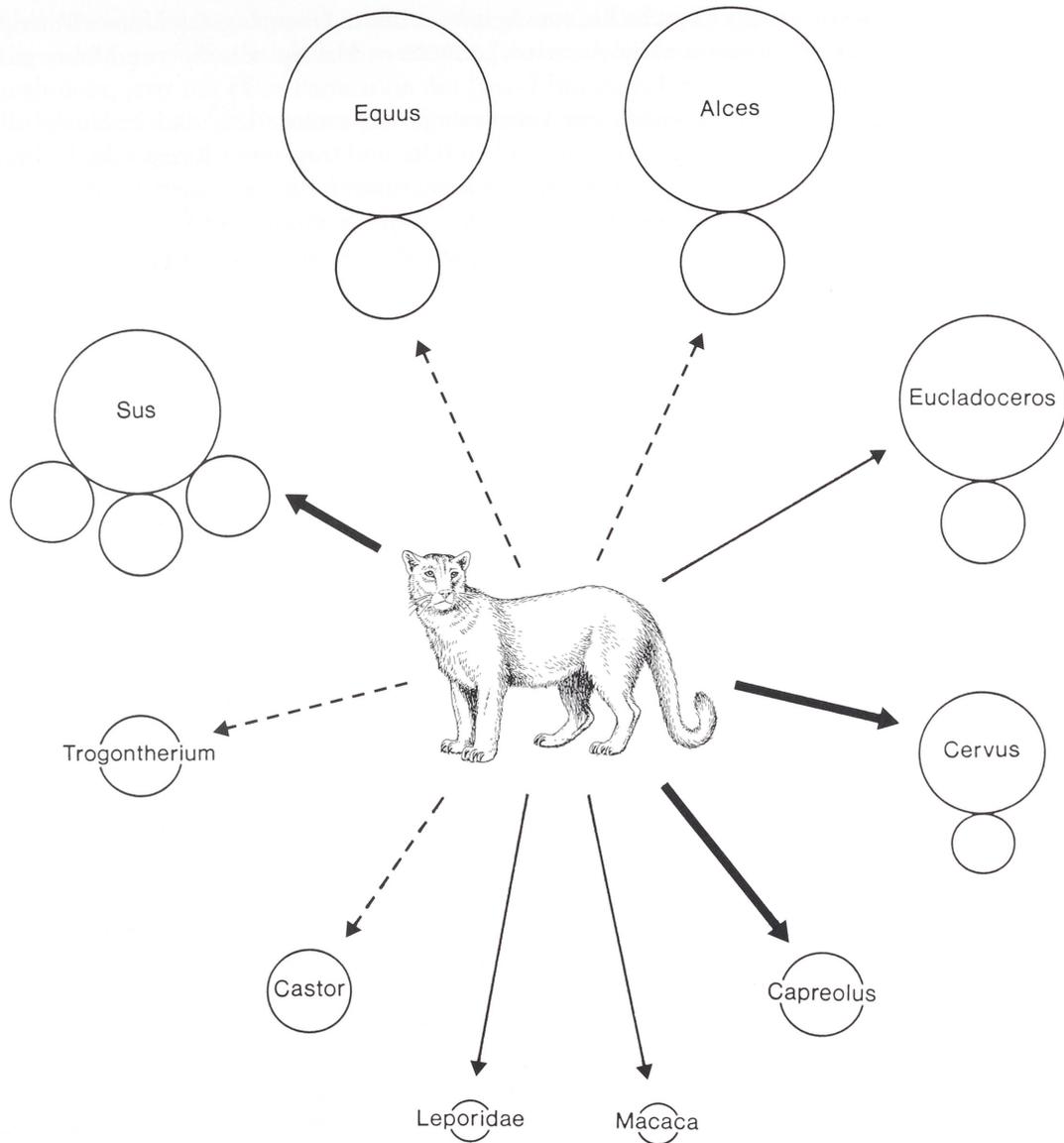


Abb. 14 Mutmaßliche Rolle von Herbivorenarten der Fauna von Untermaßfeld im Beutespektrum von *Puma pardoides*. Erläuterungen der Symbole s. Abb. 3.

(1973a) publizierten Calcaneus von *Panthera onca augusta* aus dem nordamerikanischen Pleistozän; einer Zuordnung zum europäischen Jaguar statt zum Leopard steht für dieses Stück aus Venta Micena nichts im Wege.

*Puma pardoides* wurde in Europa offensichtlich erst während des ersten Abschnittes des unteren Mittelpleistozäns von *Panthera pardus* abgelöst. Beide Arten vertreten die gleiche Kategorie der Körpergröße, beide erscheinen im Körperbau ähnlich unspezialisiert, beide dürften prinzipiell die gleiche ökologische Nische besetzt haben. Die zur Ablösung führende Überlegenheit des Leoparden ist vor allem in seiner höheren Cephalisation, zusätzlich vielleicht auch in seinen etwas stärkeren Caninen (Daten aus Schmid 1940) zu erwarten. Bessere Kenntnis der Zeit des Verschwindens des Pumas und des Auftau-

chens des Leoparden sollte stratigraphische Bedeutung haben. In der Übergangszeit Unter-/Mittelpleistozän ist der Puma noch in Stránská skála vertreten, im unteren Mittelpleistozän von Mauer gibt es Leoparden (Schütt 1969).

Rezente Pumas sind an die unterschiedlichsten Lebensräume anpassungsfähig und besiedeln offene Trockenlandschaften genauso wie Buschregionen, Nadelwälder und tropischen Regenwald. Es besteht kein Grund, diese breite Vielfalt von Habitattypen für *Puma pardoides* zu verneinen. Im Blick auf die voll vergleichbare Körpergröße nebst entsprechendem Sexualdimorphismus ist sicherlich prinzipiell auch das Beutespektrum von *Puma concolor* auf die europäische Form zu übertragen. Wo verfügbar, spielen Hirsche eine große Rolle, in Nordamerika besonders der Weißwedelhirsch (*Odocoileus virginianus*). Auch Wapitis (*Cervus elaphus*) gehören noch zur Beuteliste, die andererseits nach unten bis zu Bibern und Hasen ausgedehnt ist. Wo Haustiere verfügbar sind, töten Pumas neben Schafen auch Kälber und Fohlen (Nowell u. Jackson 1996; Young u. Goldman 1946). Der von seiner Körpergröße und generalisierten Katzenstruktur her ebenfalls als ökologische Bezugsart für *Puma pardoides* heranziehbarer Leopard jagt vor allem mittelgroße Ungulaten im Gewichtsbereich zwischen 20 und 80 kg; auch Affen fallen ihm zum Opfer (Nowell u. Jackson l. c.). Für die Fauna von Untermaßfeld ist demgemäß eine Bevorzugung des mittelgroßen Hirsches *Cervus nestii* zu erwarten, ferner Jagd wenigstens auf kleinere bzw. jüngere Wildschweine (*Sus scrofa priscus*) und auf Rehe (*Capreolus* sp.). Im oberen Größenbereich kann mit gelegentlichen Angriffen auf die großen Hirsche (*Eucladoceros giulii*, eventuell Kälber von *Alces carnutorum*), im unteren Größenbereich auf Hasen, auf Biber einschließlich *Trogotherium* sowie auf Makaken (*Macaca sylvanus*) gerechnet werden.

#### 2.4. *Lynx issiodorensis* (Croizet et Jobert, 1828) ssp. ex aff. *spelaeus* (Boule, 1906)

##### 2.4.1. Vorbemerkungen

Die phylogenetische Position der Luchse innerhalb der Feliden kann noch nicht als zufriedenstellend geklärt gelten. Morphologische und ethologische Merkmale ließen zunächst eine enge Verwandtschaft mit der *Felis*-Linie (Genus *Felis* s. str.) erwarten (Hemmer 1978a; Peters 1987). In gegensätzliche Richtung weisende Resultate immunologischer Studien (Collier u. O'Brien 1985; O'Brien et al. 1987) waren anfangs durch Widersprüche in der Materialzuordnung unbrauchbar (Hemmer 1993a). Weitere molekularbiologische Untersuchungen (Janczewski et al. 1995) belegen mittlerweile jedoch eine deutliche Trennung von den *Felis*-Arten. Taxonomisch läßt sich damit die Behandlung der Luchse als eigene Gattung *Lynx* wieder vertreten.

Aus dem unteren Pliozän von Langebaanweg (Südafrika) als *Felis* aff. *issiodorensis* von Hendey (1974) beschriebene Zahn- und Mandibelfragmente einer luchsgrößen Katze mögen tatsächlich einen afrikanischen Luchsvorfahr aus der Zeit vor etwa 4 Millionen Jahren belegen (Werdelin 1981). Im europäischen Raum sind die frühesten, *Lynx issiodorensis* zugeschriebenen Luchse aus Faunen der Säugetierzone MN 15 (Méon et al. 1980) von Serrat d'en Vacquer (Frankreich) und Layna (Spanien) bekannt (Ficcarelli u. Torre 1977). Umfangreiches Material aus den Etouaires-Sanden von Perrier (Frankreich), der Typuslokalität von *Lynx issiodorensis*, erlaubte Kurtén (1978) eine Charakterisierung dieser frühen Luchse als, im Vergleich zum rezenten Nordluchs (*Lynx lynx*), großköpfiger, kurzläufiger und gedrungener gebaut und so dem generellen Katzentyp näherstehend.

Wohl vor etwa 2,6 Millionen Jahren erreichten Luchse dieses Typs auch Nordamerika (Werdelin 1981). Aus dieser nunmehr holarktischen Verbreitung einer Basisschicht echter Luchse kam es im weiteren Verlauf zur Ausdifferenzierung der rezenten Arten. Eine kranio-metrische Analyse durch Ficcarelli u. Torre (1975) sah den Iberienluchs (*Lynx pardinus*) mit der größten morphologischen Distanz zu den anderen Arten, gefolgt vom amerikanischen Rotluchs (*Lynx rufus*), den geringsten Unterschied schließlich zwischen dem Nordluchs (*Lynx lynx*) und dem Kanadaluchs (*Lynx canadensis*). Werdelin (1981) konstruierte ein Trichotomie-Phylogramm mit den Linien *pardinus*, *lynx* + *canadensis* und *rufus*.

Molekularbiologische Studien (mitochondriale DNS) sprechen für ein phylogenetisches Abzweigungsschema in der Reihenfolge *rufus*, *pardinus*, *lynx* und *canadensis* (Beltrán et al. 1996). Der Beginn des Eigenweges des *rufus*-Zweiges ist den frühesten, der *rufus*-Linie zugeschriebenen Funden zufolge bald

nach der Besiedlung Nordamerikas mit der *issiodorensis*-Altschicht anzusetzen, während die *canadensis*-Entwicklung auf eine in den letzten 200 000 Jahren erfolgte neuerliche Luchseinwanderung über die Beringbrücke, jetzt mit einer Population des *lynx*-Typs, zurückzuführen ist (Werdelin l. c.). Nach diesen Eckpunkten sollte der *pardinus*-Zweig zwischen dem oberen Pliozän und dem unteren Mittelpleistozän selbständig geworden sein.

Die autochthone Entwicklung der heute allein iberischen *pardinus*-Population aus der *issiodorensis*-Altschicht heraus wird von keiner der einschlägigen Studien in Zweifel gezogen. Demgegenüber wird die evolutive Stellung der mittel- bis jungpleistozänen Luchse Frankreichs uneinheitlich beurteilt. Bonifay (1971) hielt ihre direkte Ableitung von den großen *issiodorensis*-Luchsen des frühen Villafranchiums für kaum denkbar; als unmittelbare Vorfahren kommen nach den Befunden dieser Autorin nur die kleineren Luchse des oberen Villafranchiums der Toskana in Frage. Diese Population wird generell dem *issiodorensis*-Umfeld zugerechnet, ist aber infolge klar verringerter Körpergröße, betonter Kurzschnauzigkeit und regelmäßigen Vorkommens eines Talonid-Metaconid-Komplexes am unteren Reißzahn deutlich von den größeren Tieren des unteren Villafranchiums zu unterscheiden (Bonifay 1971; Ficcarelli u. Torre 1977; Werdelin 1981). Werdelin (l. c.) hielt die mittel- und jungpleistozäne französische Population als zeitlich und morphologisch intermediär zwischen der von ihm als *Lynx issiodorensis valdarnensis* benannten späten *issiodorensis*-Population der Toskana und der rezenten iberischen *pardinus*-Population. Ficcarelli u. Torre (l. c.) zeigten hingegen, daß jene französischen Tiere in den Proportionen der Prämolaren und des Molaren des Unterkiefers außerhalb der Evolutionslinie *issiodorensis-pardinus* stehen, aber der *lynx*-Gruppe nahekommen. Da sie keinen Unterschied zwischen ihnen und den kleinen, in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts erloschenen Alpenluchsen sahen, die üblicherweise als *Lynx lynx* klassifiziert werden, rechneten sie diese Luchse des Mittel- und Jungpleistozäns letzterer Art zu. Hemmer (1993 c) übernahm diese Vorstellung mit einer Dreigliederung der Unterarten rezenter europäischer Nordluchse.

Für diese zeitlich damit als mittelpleistozän bis rezent zu umreißende Gruppe französischer und (west)alpenländischer Luchse steht der ursprünglich als *pardinus*-Unterart gegebene Name *spelaeus* Boule (1906) zur Verfügung. Bonifay verwendete ihn mit Trennung auf dem Artniveau als *Lynx spelaeus*. Werdelin (l. c.) griff hingegen auf die Originalzuordnung zurück und klassifizierte *spelaeus* als Unterart von *Lynx pardinus*, was nach den Resultaten von Ficcarelli u. Torre (l. c.) und der Übereinstimmung mit dem offenbar *Lynx lynx* nächststehenden rezenten Alpenluchs kaum haltbar erscheint. Der phylogenetische Eigenweg dieser *spelaeus*-Gruppe zeichnet sich mit dem Mittelpleistozän ab und liegt sicherlich vor der *Lynx lynx-Lynx canadensis*-Trennung. Allerdings mag für diese Gruppe länger Genfluß mit östlichen *lynx*-Populationen, eventuell auch mit der iberischen *pardinus*-Population bestanden haben. Die taxonomische Anhebung auf das Artniveau, wie von Bonifay (1971) vorgenommen, ist im Blick auf die *canadensis*-Entwicklung und taxonomische Handhabung sicher nicht von vornherein von der Hand zu weisen.

#### 2.4.2. Material

(Taf. 138, 2-4, Taf. 139)

Mandibel mit beiden Ästen und vollständigem Gebiß, IQW 1994/24 691 (Mei. 24 220).

Mandibelfragment dex. mit C und P<sub>3</sub>-M<sub>1</sub>, IQW 1980/16 573 (Mei. 16 094).

Humerus dex., IQW 1996/25 714 (Mei. 25 243)

#### 2.4.3. Beschreibung und Vergleich

Die beiden Mandibeln belegen zwei Individuen. Da der vollständige Kiefer und der Humerus aus demselben Planquadrat der Grabung stammen und (nach der Molaren- und der Humerus-Formel) vergleichbares Körpergewicht um 15-20 kg schätzen lassen, ist individuelle Zusammengehörigkeit dieser beiden Stücke möglich. Deutlichen Zahnusuren zufolge stammen beide Unterkiefer von voll adulten Tieren. Eine Geschlechtszuordnung erscheint in Anbetracht des relativ geringen Sexualdimorphismus der Luchse und des zu geringen Umfangs der Fundserie selbst unmöglich.

	IQW 1994/24691 (Mei. 24220)		IQW 1980/16573 (Mei. 16094)
	dex.	sin.	
Mandibelmaße			
Mandibellänge	92,5	92,5	–
Mandibelhöhe			
Proc. angularis – Coronion im Diastema	– 17,4	44,2 –	– –
hinter M <sub>1</sub>	20,2	20,0	19,6
Länge des Diastema	ca. 8	8,8	>6/<8,5
Zahnreihe P <sub>3</sub> -M <sub>1</sub> alveolär	32,2	32,5	34,3
C <sub>mand</sub>			
Kronenhöhe (am hinteren Schmelzrand)	14,7	14,4+	13,7+
Länge (am hinteren Schmelzrand)	7,7	7,6	8,0
Breite am Schmelzrand	6,3	6,3	6,3
P <sub>3</sub>			
Länge	7,8	8,0	9,3
max. Breite	4,6	4,6	4,6
vordere Breite	3,3	3,3	3,6
Protoconid-Länge	4,8	4,7	4,8
Protoconid-Höhe	6,2	–	6,4
P <sub>4</sub>			
Länge	11,4	11,5	11,3
max. Breite	5,4	5,2	5,5
vordere Breite	4,6	4,6	4,6
Protoconid-Länge	5,3	5,2	4,9
Protoconid-Höhe	7+	–	–
M <sub>1</sub>			
Länge	13,1	13,0	14,1+
max. Breite	5,9	6,0	5,5
Protoconid-Länge	7,8	7,5	–
Protoconid-Höhe	7,5	7,6	–
Paraconid-Länge	6,4	6,5	6,9
Paraconid-Höhe	–	7,4	7,5+

Tab. 15 *Lynx issiodorensis* ssp., Untermaßfeld. Mandibel und Zahnmaße (in mm).

Beide Mandibeln vertreten einen gemeinsamen Morphotypus (Taf. 139, Tab. 15). Die Caninen dieser Untermaßfelder Kiefer ordnen sich im Längen-Breiten-Diagramm Werdelins (1981, fig. 16) im Streuungsbereich südwesteuropäischer jungpleistozäner Luchse (als *L. pardinus spelaeus* geführt) ein, außerhalb der Streuungsellipsen rezenter Iberienluchse (*L. pardinus*) auf der einen und rezenter Nordluchse (*L. lynx*) auf der anderen Seite. Der P<sub>3</sub> wird von einem starken und sehr hohen Protoconid bestimmt (Höhe in % der Zahnlänge 69-79,5, bei den Luchsen von Les Etouaires nach Maßen von Kurtén, 1978, 60-69,5, bei rezenten Nordluchsen M = 69, 1). Im Längen-Breiten-Diagramm Werdelins (l. c., fig. 15) fallen die vorderen Prämolaren von Untermaßfeld in den Variationsbereich fossiler südwesteuropäischer Luchse. Im entsprechenden Diagramm für den P<sub>4</sub> (Werdelin l. c., fig. 14) reihen sich die Untermaßfeld-Zähne der Streuungsobergrenze jener *pardinus/spelaeus*-Serie an und nähern sich gleichzeitig der Untergrenze der P<sub>4</sub> aus dem späten italienischen Villafranchium (*L. issiodorensis valdarnensis*). Am M<sub>1</sub> der Mandibel IQW 1994/24691 (Mei. 24220) findet sich mit einem winzigen Metaconidspitzchen ein Metaconid-Talonid-Komplex, wie er den frühen Luchsen Westeuropas im unteren Villafranchium fehlt, ab dem mittleren Villafranchium aber an Häufigkeit bis zum Mittelpleistozän hin zunimmt (Kurtén 1963). An der zweiten Mandibel von Untermaßfeld ist infolge Bruches an dieser Stelle des Molaren keine diesbezügliche Beurteilung möglich. Das Längen-Breiten-Verhältnis des M<sub>1</sub> stellt diesen Zahn in bezug auf

	P <sub>3</sub> -M <sub>1</sub> -Länge			P <sub>3</sub> -Länge			P <sub>4</sub> -Länge			M <sub>1</sub> -Länge		
	M	min-max	n	M	min-max	n	M	min-max	n	M	min-max	n
Untermaßfeld (diese Arbeit)	33,0	32,2-34,3	3	8,4	7,8-9,3	3	11,4	11,3-11,5	3	13,4	13,0-14,1	3
	(Voelcker 1930)											
Mosbach, unteres Mittelpleistozän		38,9	1		10,8	1		13,3	1		16,0	1
Mauer, unteres Mittelpleistozän		–			–			12,7	1		15,5	1
	(Bonifay 1971)			(Ficcarelli u. Torre 1977)								
Les Etouaires, unteres Villafranchium	38,5	36,5-40,7	5	10,6	10,0-11,5	11	13,7	12,4-15,0	11	15,6	14,5-16,7	11
Saint-Vallier, mittleres Villafranchium	36,7	35,2-38	5	10,4	9,5-10,8	5	12,8	12,0-13,5	8	15,3	14,3-16,0	8
Valdarno sup., oberes Villafranchium	35,6	35-36	5	9,3	8,9- 9,8	7	11,7	10,5-12,3	8	14,0	13,2-15,0	8
L'Escale + Lunel-Viel, Mittelpleistozän	32,9	32-33,7	8	9,0	8,2- 9,6	7	10,9	10,2-11,5	13	14,4	13,5-15,0	13
<i>Lynx lynx</i> , rezent		36-38		9,6	8,2-11,4	16	12,0	10,6-13,4	16	15,3	14,0-16,7	16
<i>Lynx pardinus</i> , rezent		27-32		7,6	7,1- 8,5	12	10,2	9,4-11,0	12	12,7	12,0-13,9	12

Tab. 16 *Lynx issiodorensis* ssp. Vergleichsmaße der Zähne des Unterkiefers (in mm).

die Diagramme Werdelins (l. c., figs. 4, 10, 13) ebenfalls in das Variationsfeld der jungpleistozänen südwesteuropäischen Serie, am Unterrand der Streuung der italienischen Luchse des oberen Villafranchiums und weit außerhalb der 95%-Wahrscheinlichkeitsellipse für den rezenten Nordluchs. Die Länge der unteren Zahnreihe ordnet die beiden Untermaßfeld-Stücke der südfranzösischen mittelpleistozänen Serie von L'Escale und Lunel-Viel zu (Tab. 16); sie ist geringer als bei den *issiodorensis*-Serien des Pliozäns und Unterpleistozäns, aber größer als beim rezenten Iberienluchs. Das Längenverhältnis P<sub>4</sub>-M<sub>1</sub> (Werdelin l. c., fig. 21; Ficcarelli u. Torre 1977, fig. 1) sieht die Untermaßfeld-Gebisse im Bereich der toskanischen Serie aus dem oberen Villafranchium, aber nur teilweise in das Variationsfeld iberischer und südfranzösischer Luchse des Mittel- und des Jungpleistozäns reichend. In bezug auf rezente Nordluchse erscheint der P<sub>4</sub> relativ lang. Die Relation P<sub>3</sub>-M<sub>1</sub> (Ficcarelli u. Torre l. c., fig. 2) weist den Untermaßfeld-Zähnen eine Position zu, die zwischen den Serien aus dem oberen Valdarno und von L'Escale + Lunel-Viel auf der einen und rezenter Iberienluchse auf der anderen Seite vermittelt.

Der Humerus von Untermaßfeld ist größenmäßig um etwa 10% kürzer als Humeri rezenter Nordluchse mit vergleichbarer Schaftdicke bzw. bei Normierung auf die Diaphysenbreite (Tab. 17). Am Humerus gibt es die auffälligsten Unterschiede postkranialer Skelettelemente von *L. issiodorensis* und *L. lynx* (Kurtén 1978). Hinsichtlich des schmalen Kopfes und der tieferen Einfurchung des Distalgelenkes, die den *issiodorensis*-Typ auszeichnen, verhält sich das hier betrachtete Stück wie letzterer und weicht demgemäß metrisch und morphognostisch vom *lynx*-Typ ab (Taf. 138, 24). Es weist gleichzeitig gestaltliche Ähnlichkeit zu einem von Bonifay (1971, fig. 63) abgebildeten, noch kleineren Humerus aus dem Mittelpleistozän von L'Escale auf und stimmt metrisch nahezu vollkommen mit einem jungpleistozänen Humerus von Campefiel, Südfrankreich (Bonifay l. c.), überein. In der relativen Länge, die den kurzläufigeren *issiodorensis*-Typ des unteren Villafranchiums weit von *L. lynx* trennt (Tab. 17), ordnet sich der Luchs von Untermaßfeld mit dem progressiven *issiodorensis*-Typ des oberen Villafranchiums und den *spelaea*-Stücken aus L'Escale und Campefiel zwischen den Extremformen ein; unter den Rezentvergleichen kommt ihm ein Humerus eines Pyrenäenluchses am nächsten.

	Untermaßfeld	Campefiel (Bonifay 1971)	<i>Lynx lynx</i> , rezent	<i>Lynx lynx</i> rezent	Pyrenäen (Clot u. Besson 1974)	Les Etouaires (Kurtén 1978)	Les Etouaires (Kurtén 1978)
Länge	169	164	183	195	188	181	177
größte Breite proximal	28	28	30,5	30	39,2	–	–
größte Tiefe proximal	34	–	39	38	–	–	–
kleinste Breite der Diaphyse	12,3	12	12,5	11,7	13,0	14,1	16,5
größte Breite distal	31,5	32	36,5	37,2	37,2	–	–
größte Tiefe distal	18,7	–	22	21,3	–	–	–
größte Trochleabreite	21,5	–	25,5	25,9	–	–	–
		<i>Lynx issiodorensis issiodorensis</i> Les Etouaires (Kurtén 1978)	<i>Lynx issiodorensis valdarnensis</i> Valdarno sup. (Fabrini 1896)	<i>Lynx spelaeus</i> L'Escale + Campefiel (Bonifay 1971)	<i>Lynx spelaeus</i> Pyrenäen, rezent (Clot u. Besson 1974)		
Relative Humeruslänge:	137	128	104	142	142	137	145
kleinste Breite der Diaphyse als 10 gesetzt, isometrische Längen-anpassung		<i>Lynx lynx</i> rezent (Bonifay 1971 + Kurtén 1978 + Maße des Verfassers)		<i>Lynx pardinus</i> rezent (Bonifay 1971)	<i>Lynx rufus</i> rezent (Kurtén 1965 + Maß des Verfassers)		
	M	min-max	n		M	min-max	n
	152,7	146-167	6	152	146,9	139-156	8

Tab. 17 *Lynx issiodorensis* ssp. Maße des Humerus von Untermaßfeld und Vergleichsmaße (in mm).

#### 2.4.4. Schlußfolgerungen

Die mittleren Körpergewichte unterschiedlicher europäischer Populationen des rezenten Nordluchses liegen bei den Katzen zwischen 15 und 20 kg, bei den Katern zwischen 20 und 25 kg; Extremvarianten im weiblichen Geschlecht reichen von 12 bis 29 kg, im männlichen Geschlecht von 12 bis 37 kg (auf ganze kg gerundete Werte aus einer Kompilation von Hemmer 1993c). Weibliche Iberienluchse wiegen im Mittel um 9 kg, Kater dieser Art um 13 kg (Beltrán u. Delibes 1993). Über die Molarenformel Van Valkenburghs (1990) berechnete Gewichte führen bei beiden rezenten Arten zu einer erheblichen Überschätzung: 22-38 kg bei *L. lynx*, 14-22 kg bei *L. pardinus* ( $M_1$ -Maße s. Tab. 16). Im Gebißbezug sind diese Luchse demgemäß ausgesprochen leicht gebaut. Ein ganz anderes Resultat ergibt sich für *L. issiodorensis*. Hier folgen aus der Reißzahnvariation (Tab. 16) für die Serie von Les Etouaires 25-40 kg, für die Serie von Saint Vallier 25-35 kg. Die Humerus- und Femurformeln (Anhang) erbringen für Luchse von Les Etouaires (Werte nach Kurtén 1978) Gewichtsschätzungen zwischen 25 und 40 kg. Trotz geringen Serienumfangs ergeben die Schätzungen nach den Molaren und nach den Langknochen übereinstimmende Gewichtsvariation, keine Überschätzung aus dem  $M_1$ . Dieser Befund unterstreicht die Beschreibung von *L. issiodorensis* als im Vergleich zu heutigen Luchsen schwer gebaut bzw. als dem generellen Katzentyp besser entsprechend. Die Luchse der *spelaeus*-Gruppe lassen für L'Escale und Lunel-Viel aus den Molarenlängen 20-25 kg berechnen ( $n = 13$ ), aus den Humerus-Diaphysenbreiten 15-25 kg ( $n = 3$ , Bonifay 1971). Die große Humerus- und Femurserie von Campefiel läßt eine Variation von 10 bis 25 kg schätzen ( $n = 19$ , Maße nach Bonifay 1971). Das Körpergewicht von mittel- und jungpleistozänen Luchsen des *spelaeus*-Kreises wird offensichtlich auf der Basis der Reißzahnlänge überschätzt, jedoch deutlich weniger als bei *L. lynx* und *L. pardinus*. Luchse dieser Populationen stehen im Körperbau also zwischen dem ursprünglichen *issiodorensis*-Typ und den rezenten Nordluchsen und Iberienluchsen. Die Befunde zur relativen Länge des Humerus unterstreichen diese Feststellung.

Für die Luchse von Untermaßfeld errechnen sich den Molaren zufolge Körpergewichte um 20 und 25 kg, dem Humerus zufolge ein solches um 15 kg. Handelt es sich bei der Mandibel IQW 1994/24691 (Mei. 24220) und dem Humerus aus demselben Planquadrat tatsächlich um Reste eines einzigen Indivi-

duums, so paßt das Verhältnis der Schätzungen aus der Reißzahnlänge und der Humerusschaftbreite besser zur mittelpleistozänen *spelaeus*-Sammelserie als zu den pliozänen *issiodorensis*-Funden von Les Etouaires. Der Untermaßfeld-Luchs war also offenbar weniger schwer gebaut als die Etouaires-Luchse, aber doch schwerer als *L. lynx* und *L. pardinus*. Wird auch die Zeitstellung in Ansatz gebracht, so vermittelt er mit Gebiß und Körperbau perfekt zwischen späten südeuropäischen *issiodorensis*- und frühen *spelaeus*-Populationen. Der Luchs von Vallonet ist zwar nur mit einem hier nicht vergleichbaren oberen Reißzahn belegt (de Lumley et al. 1988), dürfte aber ebenfalls in diese Reihe gehören.

Cromerzeitliche Luchsreste aus dem deutschen Raum (Mosbach, Mauer: Voelcker 1930) stammen von Tieren, die im Vergleich zu den älteren Stücken aus Untermaßfeld größer waren, als es die Variation innerhalb einer Population erwarten läßt (Tab. 16). Morphognostisch wie metrisch passen sie zu den Luchsen des italienischen oberen Villafranchiums, denen sie Werdelin (1981) zu Recht auch taxonomisch zuordnet. Zum unteren Mittelpleistozän ist demgemäß mit einer Verschiebung der Luchspopulationen in Mitteleuropa zu rechnen.

Die taxonomische Behandlung der hier beschriebenen Luchse ist mit im Wesen der Taxonomie selbst begründeten Schwierigkeiten behaftet. Die Aufgabe der Taxonomie, die Vielfalt aus der Dynamik der Evolution entspringender und selbst wiederum in Wechselbeziehung miteinander stehender Populationen in statische Einheiten zu zwingen, ist letztlich weder dort befriedigend lösbar, wo eine Population den vertikalen Übergang zwischen auf dem Artniveau getrennt gedachten Formen vermittelt, noch dort, wo Genfluß über eine zwischengeschaltete Population oder Populationsgruppe die Eigenständigkeit ansonsten als »gute Arten« angesehener Populationen beeinträchtigt. Beides kommt im hier anstehenden Fall gemeinsam zum Tragen. In der Rezentfauna werden heute *L. lynx* und *L. pardinus* als getrennte Arten behandelt. Die Fossilgeschichte zeigt, daß die mittel- und jungpleistozänen Luchse mindestens des südfranzösischen Raumes nicht nur geographisch, sondern auch merkmalsmäßig zwischen diesen beiden Arten stehen. Die taxonomische Zuweisung einerseits zu *L. pardinus* (*L. pardinus spelaeus*, Werdelin 1981), andererseits zu *L. lynx* (Ficcarelli u. Torre 1977) ist Ausdruck dieses Dilemmas. Die zunehmende Erkenntnis der Identität dieser pleistozänen Population mit den rezenten Alpen- und Pyrenäenluchsen verleiht dem Problem außerdem eine aktuelle Naturschutzkomponente, da noch eine kleine Reliktpopulation des Pyrenäenluchses existiert (Chazel et al. 1996).

Nachdem sich hier im Zuge des Studiums des Humerus aus Untermaßfeld zeigte, daß die *spelaeus*-Form nicht nur größen- und gebißmäßig einerseits von *L. lynx*, andererseits von *L. pardinus* zu unterscheiden ist, sondern auch im Körperbau ein Merkmal der Stammform weniger als bei *L. lynx* und *L. pardinus* verändert bewahrte, erscheint mit Bonifay (1971) die Eigenbehandlung auf dem Artniveau zumindest zum derzeitigen Wissensstand sinnvoll.

Das Merkmalskombinat der Luchse von Untermaßfeld nähert sie zwar unübersehbar *L. spelaeus*, verbindet sie aber auch noch randlich mit der späten, südeuropäischen Population von *L. issiodorensis*. Ihre zeitliche Einordnung stellt sie ebenso zwischen die Stammart *L. issiodorensis* und die daraus evoluierte Art *L. spelaeus*. Es wäre ein Scheinlösung, das taxonomische Dilemma mit der Diagnose und Benennung einer weiteren Unterart zu beantworten. Der Verfasser entscheidet sich statt dessen hier für die grundsätzliche Zuordnung zu *L. issiodorensis* bei gleichzeitiger Andeutung der Beziehung zu *L. spelaeus*: *Lynx issiodorensis* ssp. ex aff. *spelaeus*. Eine solche Form der Benennung ist in den Regeln der zoologischen Nomenklatur nicht vorgesehen. Dennoch erscheint sie im Interesse der mit jeder taxonomischen Entscheidung zu erwartenden und zu fördernden phylogenetischen Klarheit vernünftig und sinnvoll, weil sie aussagekräftig und zum Verständnis einer Zwischenstellung hilfreich ist.

Erwägungen zum Lebensraum der unterpleistozänen Luchse des Werratales sollten nicht von der Waldbevorzugung des Nordluchses ausgehen, mit dem sie verwandtschaftlich wenig zu tun haben, sondern sich auf die wie sie körperbaulich der gemeinsamen Stammform noch näher stehenden Arten beziehen. Dies sind *L. rufus* und *L. spelaeus*. Der nordamerikanische Rotluchs findet sich in den Wüsten und Trockenbuschlandschaften des Südens genauso wie in Mischwäldern und in nördlichen Nadelwäldern (Kompilation von Nowell u. Jackson 1996). Rückzugsgebiete der letzten französischen Alpenluchse (*L. spelaeus*) lagen in stark entwaldeten, aber gute Deckung bietenden Felslandschaften des Hochgebirges.

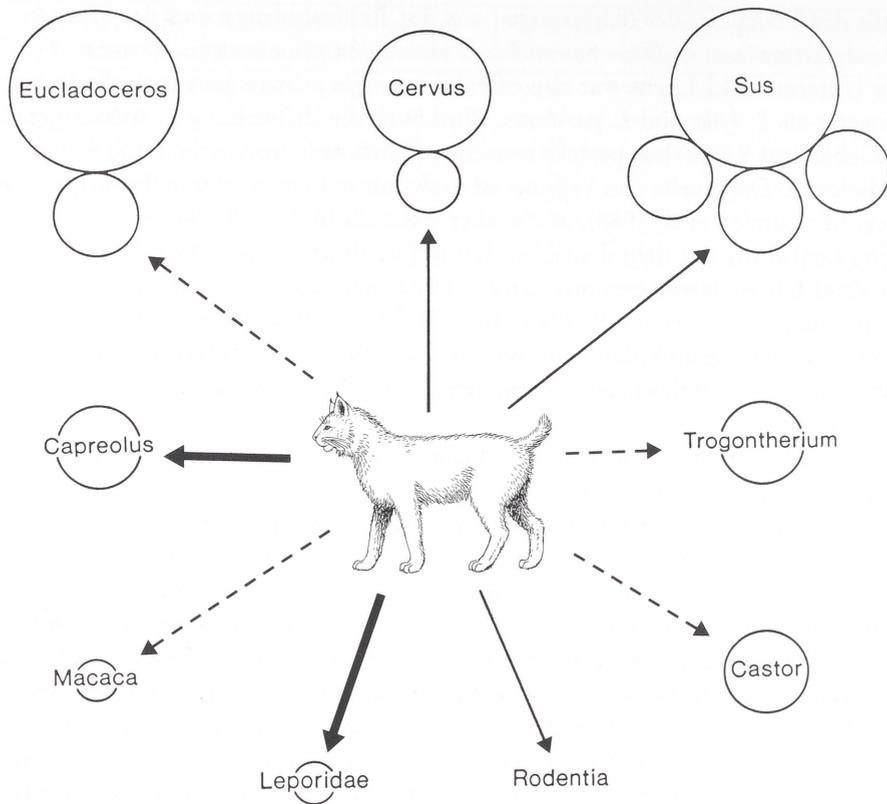


Abb. 15 Mutmaßliche Rolle von Herbivorenarten der Fauna von Untermaßfeld im Beutespektrum von *Lynx issiodorensis* ssp. ex aff. *spelaeus*. Erläuterungen der Symbole s. Abb. 3.

Deckungsreichtum erscheint als wichtiges Requisite auch im Nordluchsbiotop (Kompilation von Hemmer 1993c). Der Iberienluchs schließlich favorisiert ein Mosaik aus dichtem Buschland und offener Landschaft (Nowell u. Jackson 1996). Es dürfte nicht falsch sein, demgemäß den Luchsen von Untermaßfeld ebenfalls eine hohe ökologische Plastizität zuzuschreiben, auf der Basis des Vorhandenseins deckungsgebender Strukturen, sei es aus der Vegetation, sei es in Form von Felsklüften.

Zum Versuch einer Rekonstruktion ihres Beutespektrums ist vor allem die Körpergröße zu berücksichtigen. Unter den nahrungsökologisch studierten rezenten Formen liegt hierfür der relativ kleine finnisch-russische Luchs (*L. lynx melina*) am nächsten. Hasen sind seine Hauptbeute. Unter den Huftieren spielen Rehe in jahreszeitlicher Fluktuation die wichtigste Rolle; wo Sikawild (*Cervus nippon*) ausgesetzt wurde, werden vor allem Kälber geschlagen. Junge Wildschweine, kleinere Carnivoren, Hühnervögel und schließlich kleinere Vögel und Nagetiere ergänzen die Liste. Die ehemaligen Alpenluchse erbeuteten Rehe, Gamsen, Rotwildkälber, Hasen, Murmeltiere, Eichhörnchen, Kleinnager, Dachse und Rauhfußhühner; wo verfügbar, wurden die Haustiere Schaf und Ziege geschlagen (Kompilation von Hemmer 1993c).

In der Untermaßfeld-Fauna stand ein solches Beutespektrum zur Verfügung. Unter den größeren Arten kamen Kälber von *Cervus nestii* und Ferkel von *Sus scrofa priscus* am ehesten in Frage. Als Hauptsäulen der Ernährung sind auch für die Luchse dieser Fauna Rehe (*Capreolus* sp.) und Hasen (Leporidae gen. et sp.) anzunehmen. Soweit lebensraummäßig erreichbar, mögen Biber (*Castor fiber* und *Trogontherium cuvieri*) die Nahrung ergänzt haben. Schließlich standen im entsprechenden Größenspektrum weiterhin Makaken (*Macaca sylvanus*), Dachse, Kleinnager und Vögel zur Wahl.

## 2.5. *Megantereon cultridens adroveri* Pons Moyá, 1987

### 2.5.1. Vorbemerkungen

Gemeinsam mit Geparden (*Acinonyx*) und Säbelzahnkatzen (*Homotherium*) sind Dolchzahnkatzen (*Megantereon*) typische Elemente der Carnivorenfaunen des Villafranchiums. Hinsichtlich ihrer strukturellen Spezialisierung vertreten die Dolchzahnkatzen das den Geparden entgegengesetzte Extrem. Anhand eines nahezu vollständigen Skelettes von Senèze charakterisierte Schaub (1925) den Körperbau dieser großen Katze. Im Vergleich zum normalen Katzentyp ist der Hals verlängert, seine Muskulatur ist mächtig entwickelt. Die Lumbalwirbelsäule ist verkürzt, der Schwanz stark reduziert. Mit Kurzbeinigkeit geht ein auffällig massiver Bau der Vorderextremität einher, die als kräftiges Halteorgan entwickelt ist. Die Dolchzahnkatze war einerseits offensichtlich schwerfälliger in ihrer Fortbewegung als andere Katzen, andererseits aber viel besser zum äußerst kraftvollen Niederhalten einer Beute und kräftigen Zuschlagen mit den dolchartig verlängerten, ziemlich geraden Eckzähnen am größere Bewegungsfreiheit besitzenden Kopf in der Lage.

Ficcarelli (1979) sah im Körperbau der Dolchzahnkatze eine Anpassung an Buschland. Marean (1989) leitete aus dem Humeroradialindex dichte Waldungen als ihren Lebensraum ab. Vekua (1996) nahm, allerdings ohne weitere funktionsmorphologische Begründung, als Lebensraum im Kleinen Kaukasus felsiges Hochland und strauchbewachsene Hügel, aber auch Flußtäler mit Galeriewäldern an.

Kurtén u. Crusafont Pairó (1977) stellten für europäische *Megantereon*-Formen zum späten Villafranchium hin die Tendenz zur Vergrößerung und Abflachung des oberen Canins und zur weiteren Reduktion des P<sup>3</sup> fest. Ficcarelli (1979) diskutierte in weltweitem Rahmen die stratigraphische und geographische Verbreitung des Genus *Megantereon*, ohne taxonomische Folgerungen vorzunehmen. Kurtén u. Anderson (1980) hielten die Zusammengehörigkeit der eurasiatischen Form mit der nordamerikanischen (*M. hesperus*) auf dem Artniveau für möglich. Berta u. Galiano (1983) stellten eine Mandibel aus dem unteren Pliozän von Upper Bone Valley, Florida, zu *M. hesperus*. Im Blick auf ursprüngliche Merkmale der Florida-Form und ihre frühe Zeitstellung interpretierten sie *M. hesperus* letztlich als Stammart der späteren altweltlichen *Megantereon*-Formen. Eine Revision aller *Megantereon*-Funde durch A. Turner (1987) zog den realen *Megantereon*-Charakter jenes unterpliozänen Stückes aus Florida in Zweifel. Turner vereinte sämtliche Funde der Gattung aus Afrika, Eurasien und Nordamerika innerhalb einer Art, *M. cultridens*, deren afrikanisches Erstauftreten vor mindestens 3,1, wahrscheinlich 3,5, möglicherweise 3,7 Millionen Jahren dem Erscheinen im unteren Villafranchium Europas vorausgeht.

Ein ganz neues Bild der *Megantereon*-Evolution wurde von Martinez Navarro u. Palmqvist (1995) gezeichnet. Sie nahmen eine taxonomische Dreiteilung der Gattung vor: *M. cultridens* als Ausgangsform in Nordamerika, Ostasien und Europa, dort endend mit den Funden des toskanischen oberen Villafranchium; *M. whitei* in Afrika und in der einerseits auf 1,65 Millionen Jahre datierten, andererseits aber faunistisch in das Epivillafranchium zu stellenden (Pons Moyá 1987; R.-D. Kahlke 1994) iberischen Lokalität Venta Micena, ferner eventuell in Dmanisi (Georgien); *M. falconeri* in der Pinjor-Zone der Biostratigraphie der indischen Siwaliks. Die methodische Ableitung dieser Sicht ist allerdings nicht haltbar. Grundlage sind absolute Zahngrößen, deren rein formal statistisch korrekte Verarbeitung eine Gruppe kleiner Individuen aus afrikanischen Fundorten und Venta Micena von mittelgroßen und großen Exemplaren aus Europa, Asien und Nordamerika signifikant trennt. Aus Afrika standen hierzu für die Längen-Breiten-Relation des oberen Reißzahns und des unteren letzten Prämolaren jeweils drei Funde, für die P<sub>4</sub>-M<sub>1</sub>-Längenrelation fünf Funde zur Verfügung. Daß dies keinesfalls repräsentative Zufallsauswahlen sind, belegt ein in der Wertetabelle der Autoren aufgeführter, aber nicht weiter beachteter unterer Molar von Kromdraai B (KB 5224), der mitten in die Siwalik-Serie besonders großer Reißzähne fällt und jegliche Charakterisierung der afrikanischen Dolchzahnkatzen als besonders klein ad absurdum führt. Wäre von diesem Fund auch der P<sub>4</sub> erhalten, so wäre das statistische Resultat bereits mit diesem einen Stück in zwei der drei geprüften Maßkombinationen total anders ausgefallen. Eine Wiederholung ihrer These durch Martinez Navarro u. Palmqvist (1996), nun unter Hinzuziehung eines griechischen *Megantereon*-Fundes, macht diese durchaus nicht richtiger.

Martinez Navarro u. Palmqvist (1995) versuchen sogar eine Diskussion der Körpergröße samt Sexualdimorphismus, scheitern aber, indem sie als Bezugsgrundlage für den Feliden-Sexualdimorphismus allein Werte für *Panthera pardus* heranziehen. Darüber hinaus prüfen sie Unterschiede der mit der Van Valkenburgh-Formel für den  $M_1$  bestimmten Körpergewichte ihrer Länderserien mittels t-Test, dessen Voraussetzung einer Normalverteilung der Werte innerhalb der Serien bei Vorliegen jedweden Sexualdimorphismus nicht erfüllt sein kann. Die Größenunterschiede zwischen den Geschlechtern beim rezenten Puma ergeben bereits ein anderes Bild: 34-48 kg der Katzen und 53-72 kg, Extrem 120 kg, der Kater (Kompilation von Nowell u. Jackson 1996) entsprächen beispielsweise nach dem von Martinez Navarro u. Palmqvist (l. c.) errechneten Minimalgewicht von 40,8 kg einer afrikanischen Dolchzahnkatze einer zu erwartenden Spanne von 40,8-57,6 kg bei den Weibchen und von 63,6-86,4 kg, Extrem 144 kg, bei den Männchen. Dies entspricht gut dem für einen Fund aus den Siwaliks errechneten *Megantereon*-Extremwert von 146,4 kg. Selbst die von Martinez Navarro u. Palmqvist angeführten Leopardengewichte kommen der von ihnen gefundenen *Megantereon*-Spanne noch nahe. Die genannte Leopardengesamtvariation von 28-90 kg entspräche 40,8-131,1 kg bei den Dolchzahnkatzen. Die extremen Unterschiede der Körpergewichte rezenter Tigerpopulationen erweitern das Bild nochmals erheblich. Vom kleinsten Balitiger zum größten sibirischen Tiger besteht ein Gewichtsquotient von 4,70 (Grunddaten s. Kompilation von Nowell u. Jackson 1996). Dies geht weit über den *Megantereon*-Quotienten nach den Daten von Martinez Navarro u. Palmqvist (l. c.), nämlich 3,59, hinaus. Die Größenverteilungen der *Megantereon*-Serien allein können demgemäß keine Basis zur Ableitung einer Differenzierung auf dem Art-niveau sein.

Daß die zeitweise weltweit verbreiteten Dolchzahnkatzen zwischen dem mittleren, eventuell in Nordamerika sogar unteren Pliozän und ihrem Verschwinden noch vor Beginn des Pleistozäns in Nordamerika, im Epivillafranchium in Europa, im späteren Mittelpleistozän in China (A. Turner 1987; Martinez Navarro u. Palmqvist 1995) und ebenfalls eventuell erst im Verlauf des Mittelpleistozäns in Südafrika (A. Turner 1990 a) allerdings durchaus auf der Artebene trennbare Linien evoluiert haben könnten, ist unbestritten. Dies ist aber zum derzeitigen Stand der Kenntnis nicht mit ausreichendem Wahrscheinlichkeitsgrad nachvollziehbar. Evolutionstrends sind offensichtlich. Zu der schon von Kurtén u. Crusafont Pairó (1977) angesprochenen Veränderung des oberen Canins und des  $P_3$  kommt ein von Pons Moyá (1987) als diagnostisch für eine neu beschriebene Form des Epivillafranchiums, *M. cultridens adroveri*, vermerkte Verkleinerung von  $P_3$  und  $P_4$ , die in den afrikanischen Populationen den eurasiatischen gegenüber zeitlich beträchtlich vorauszugehen scheint (Martinez Navarro u. Palmqvist 1995). Man mag dies mit paralleler Evolution bei einer generellen Unterbrechung der Populationskontakte zwischen dem afrikanischen und dem südwestasiatischen Durchgangsraum erklären. Wiederaufnahme des Genflusses nach nur zeitweiser, ökologisch bedingter Populationstrennung kann eine solche zeitliche Verschiebung ebenso bewirkt haben. Entgegen der einseitigen Bezugnahme von Martinez Navarro u. Palmqvist (l. c.) auf afrikanische Dolchzahnkatzen ist jedoch unbedingt zu berücksichtigen, daß die gleichen morphologischen Beziehungen zum nordchinesischen *M. cultridens nihowanensis* (Teilhard de Chardin u. Piveteau 1930) bestehen, worauf bereits Pons Moyá (1987) bei der Beschreibung von *M. cultridens adroveri* hinwies, und wie es für den Vergleich südafrikanischer und chinesischer *Megantereon*-Funde bereits von Ewer (1955) festgestellt wurde. Neuerlich verwies Vekua (1996) wiederum auf einen möglichen Zusammenhang der Dolchzahnkatze von Venta Micena hinsichtlich der erheblichen  $P_3$ -Reduktion mit den Tieren von Dmanisi und ostasiatischen (*nihowanensis*) und indischen (*falconeri*) Formen.

### 2.5.2. Material

(Abb. 16, a-c; Taf. 141, 4-6)

Oberkieferfragment sin. mit Inzisiven,  $P_3$  und  $P_4$  IQW 1992/24037 (Mei. 23560).

$M_1$  dex., IQW 1980/16002 (Mei. 15513).

$P_4$ - Fragment dex., IQW 1980/16614 (Mei. 16135).

Humerusfragment sin., IQW 1980/16599 (Mei. 16120).

### 2.5.3. Beschreibung und Vergleich

Obwohl im geringen Fundumfang der Dolchzahnkatze kein Element mehr als einmal vertreten ist, muß in Anbetracht der sehr unterschiedlichen Zahnabnutzung auf Reste von mindestens zwei Individuen geschlossen werden. Der Oberkiefer läßt recht jungliches Alter erwarten, der untere Reißzahn ist im Gegensatz dazu erheblich abgeschliffen. Die Größe des Humerusfragmentes spricht für einen Kater, der Oberkieferrest kann wohl ebenfalls eher dem männlichen denn dem weiblichen Geschlecht zugerechnet werden (vgl. Tab. 19).

Am unteren Molaren diagnostisch auffällig ist die relativ zum Protoconid sehr geringe Länge des Paraconids. Infolge extremer Abnutzung ist die Grube zwischen beiden Schneiden weit offen und verrundet; das Profil des Zahnes ist dadurch extrem verändert. Der Hinterrand des Protoconids erscheint zu einer scharfen Kante verschliffen, die Schmelzaufgabe fehlt dort weitgehend. Das P<sub>4</sub>-Fragment trägt einen sehr schlanken und spitzen Vorderhöcker.

Am Oberkiefer war der (fehlende) Eckzahn der Form seiner Alveole zufolge offensichtlich außerordentlich flach mit scharfen Vorder- und Hinterkanten. Wiewohl von den Alveolenmaßen her die realen Längen- und Breitenmaße der Caninkrone am Schmelzrand nicht ablesbar sind, scheinen sie zumindest im obersten Bereich bekannter *Megantereon*-Werte gelegen zu haben, wenn sie diese nicht sogar deutlich übertrafen. Zwischen der Caninalveole und dem äußeren Inzisiv, unmittelbar an dessen Alveole anschließend, findet sich eine flache Grube, die als noch nicht voll verfüllte Alveole angesprochen werden kann. Lage und Größe (entsprechend den Maßen eines DC<sup>max</sup>. bei Kurtén u. Crusafont Pairó 1977) lassen sie als Alveole des kleinen Eckzahns der ersten Dentition interpretieren. Der P<sup>3</sup> ist weit kleiner als bisher bei Dolchzahnkatzen europäischer Fundorte bekannt (Tab. 19). Obwohl er ausgesprochen rudimentär erscheint, trägt er neben dem bestimmenden Haupthöcker einen gut ausgebildeten kleinen Hinterhöcker; der Vorderhöcker ist im Gegensatz zum von Kurtén u. Crusafont Pairó (1977) aus dem mittleren Villafranchium (Puebla de Valverde) beschriebenen Bild stark reduziert. Der obere Reißzahn ist

Oberkiefer	IQW 1992/24037 (Mei. 23560)		
I <sup>1</sup>		P <sup>3</sup>	
Länge	7,8	Länge	9,4
Breite	4,5	max. Breite	4,3
Höhe (facial)*	ca. 13,2	Paracon-Höhe	5,3
I <sup>2</sup>		P <sup>4</sup>	
Länge	8,6	Länge	31,1
Breite	5,6	max. Breite	11,5
Höhe (facial)*	ca. 14,0	hintere Breite	8,7
		Paracon-Länge	11,3
I <sup>3</sup>		Länge von Paracon + Metastyl	23,7
Länge	9,0	Paracon-Höhe	15,1
Breite	7,9		
Höhe (facial)*	ca. 18,0		
C <sup>max</sup>		M <sup>1</sup>	
Alveolenlänge	ca. 33	Alveolenlänge	7,8
Alveolenbreite	14,5	Alveolenbreite	4,1
Unterkiefer	IQW 1980/16614 (Mei. 16135)		IQW 1980/16002 (Mei. 15513)
P <sub>4</sub>		M <sub>1</sub>	
Länge	–	Länge	ca. 19+
max. Breite	6,0	max. Breite	8,1
vordere Breite	5,5		
Paraconlänge	7,4		

Tab. 18 *Megantereon cultridens adroveri* Pons-Moyá, 1987, Untermaßfeld. Zahnmaße (in mm). – \* Problemmaße, da unterer Schmelzrand undeutlich abgesetzt.

		C <sup>max</sup>			P <sup>3</sup>			P <sup>4</sup>			
		M	min-max	n	M	min-max	n	M	min-max	n	
Untermaßfeld (diese Arbeit, Tab. 18)	L		Alveole 33	1		9,4	1		31,1	1	
	B		Alveole 14,5	1		4,3	1		11,5	1	
Europa		(Kurtén u. Crusafont Pairó 1977)						(Turner 1987)			
Puebla de Valverde, Spanien	L		20,0	1	15,6	15,3-15,7	3		–		
	B		12,0	1	7,0	6,4- 7,3	3		–		
Villaroya, Spanien	L	19,2	17,0-21,5	3		14,3-14,6	2		29,7	1	
	B	10,5	9,9-11,5	3		6,2- 6,3	2		14,0	1	
Les Etouaires, Frankreich	L		18,7-22,8	2		14,0-15,0	2		29,8	1	
	B		10,3-12,0	2		6,7- 6,9	2		14,6	1	
Saint Vallier, Frankreich	L		19,7-20,0	2		15,8	1		29,5	1	
	B		10,7-11,4	2		7,4	1		14,0	1	
Senèze, Frankreich	L		24,5	1		16,9	1		–		
	B		13,8	1		8,5	1		–		
								(Ficcarelli 1979)			
Olivola, Italien	L		–			14,0	1		35,2	1	
	B		–			6,3	1		ca. 13	1	
Valdarno sup., Italien	L	24,0	23,2-24,9	4		12,6	1		32,5	30,2-35,3	3
	B	12,1	11,6-13,1	4		6,9			14,2	13-15	3
					(Bolomey 1965)						
Bugiulesti, Rumänien	L		21	1		17	1		30	1	
	B		11	1		8	1		13,5	1	
					(Martinez Navarro u. Palmqvist 1995)						
Venta Micena, Spanien	L		–			–			25,6	1	
	B		–			–			11,1	1	
Vorderasien		(Vekua 1996)									
Dmanisi, Georgien	L		22,2-23,4	2		11,2-13,5	2		28-29	2	
	B		10,8-11,3	2		5,3- 6,2	2		11	2	
Afrika		(Leakey 1976)									
Kromdraai A, Südafrika	L		(25,5)	1		12,0	1		30,2	1	
	B		(12,8)	1		5,4	1		10,6	1	
Koobi Fora, Ostafrika	L		–			9,0	1		24,7-(27,0)	2	
	B		–			5,5	1		13,3-(12,5)	2	

Tab. 19 *Megantereon cultridens* (Cuvier, 1824). Vergleichsmaße der Zähne des Oberkiefers (in mm). – L Länge, B Breite.

sehr schlank mit stark rückgebildetem Innenhöcker, dessen größte Ausladung tief auf die Wurzel heruntergeht. Infolge dieser Lage sind bei der Messung der größten Breite durch verschiedene Bearbeiter größere Abweichungen als üblich einzukalkulieren (so bei sowohl von Ficcarelli 1979, als auch von A. Turner 1987 gemessenen Zähnen toskanischer Stücke der Fall: n = 4, Längenmittel bei beiden Autoren 33,2, Breitenmittel aber 13,9 gegen 13,2). In der Mittellinie vor dem Parastyl besitzt der P<sup>4</sup> ein kleines Praeparastyl.

Ein Direktvergleich des *Megantereon*-Oberkiefers mit entsprechenden Resten von *Panthera onca gombaszoegensis* [IQW 1984/20268 (Mei. 19788)] und *Acinonyx pardinensis* [IQW 1980/16350 (Mei. 15861)] bringt die jeweils sehr unterschiedliche Spezialisierung dieser drei Genera bei sehr ähnlicher absoluter Größe hervorragend zum Ausdruck. Der Canin und die Inzisiven der Dolchzahnkatze sind außerordentlich viel größer, ihr P<sup>3</sup> ist viel kleiner als die entsprechenden Zähne des Geparden. Beim letz-

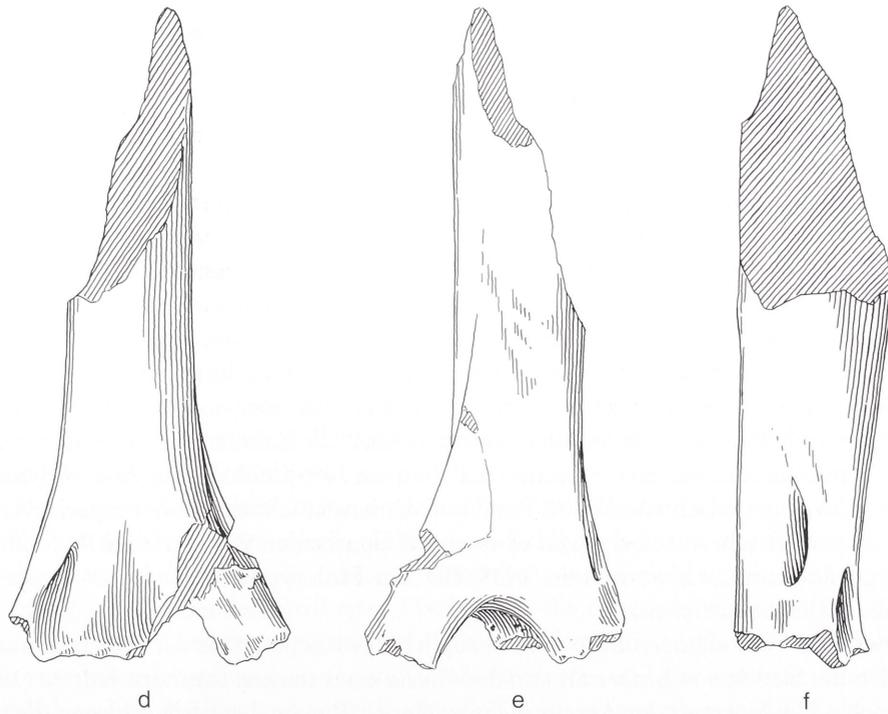
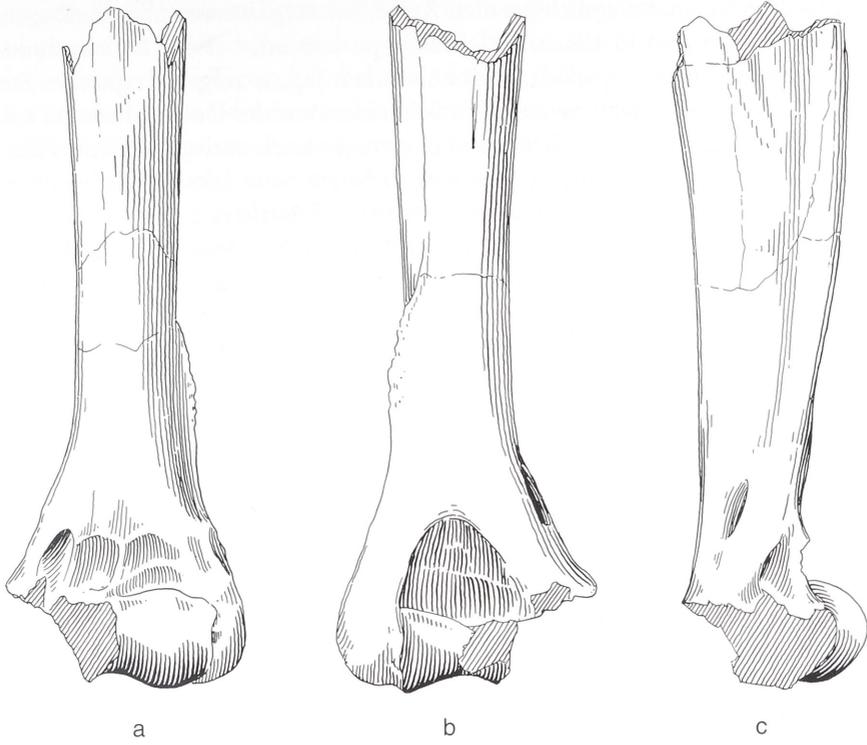


Abb. 16 *Megantereon cultridens adroveri* Pons-Moyá, 1987, Untermaßfeld. – a-c Humerusfragment sin. IQW 1980/16599 (Mei. 16120); a anterior, b posterior, c intern.  
*Homotherium crenatidens* (Weithofer, 1889), Untermaßfeld. – d-f Humerusfragment sin. IQW 1982/18434 (Mei. 17954); d anterior, e posterior, f intern. – M = ca. 1:2.

teren stehen die Inzisiven in einer ziemlich geraden Reihe, bei *Megantereon* aber im Bogen. Die oberen Reißzähne sind ähnlich lang und in gleicher Richtung spezialisiert, bei der Dolchzahnkatze zu einer noch schmalen Klinge als beim Geparden. Gegenüber dem Jaguar zeigt sich gleicher Stellungsunterschied der Inzisiven wie im Gepardenvergleich. Die Schneidezähne der Dolchzahnkatze und des Jaguars sind ähnlich breit, bei letzterem sind die Kronen aber weniger hoch und spitz. Diese Zähne erscheinen damit beim Jaguar gedrungener, ihre Innenspitzen sind nicht zur Seite gekehrt wie bei *Megantereon*, wo sie in Labialansicht wie ein die Inzisiven verbindender Riegel auf mittlerer Zahnhöhe erscheinen. Der Canin ist bei *Megantereon* nicht nur wesentlich höher (Dolchzahn, beim Untermaßfeld-Fund fehlend), sondern, hier auch an der Alveole erkennbar, länger und schmaler als bei *Panthera onca*. Der P<sup>3</sup> der Dolchzahnkatze ist in seiner Größe dem P<sup>2</sup> des Jaguars vergleichbar, der Reißzahn des letzteren ist zwar kaum länger, aber wesentlich plumper und kräftiger (zu diesen Vergleichen Taf. 132, Taf. 135, Taf. 141, 4-6). Das distale Humerusfragment ist im Bereich des diagnostisch wichtigen Epicondylus medialis (Schaub 1925) unvollständig. Es zeichnet sich durch ein extrem ausgeprägtes Relief der Muskelansätze aus. Das Foramen entepicondylodeum hat im Vergleich zu einem Humerus von *Panthera onca gombaszoegensis* gleicher Diaphysenbreite [IQW 1980/15 513 (Mei. 15 025)] eine sehr geringe Höhe (vordere Höhe 10,5 mm gegenüber 19 mm beim Jaguarhumerus), es ist nicht horizontal ausgerichtet, sondern in Richtung zur Vertikalen gedreht, so daß sein vorderer Eingang viel tiefer liegt als der hintere. Die Knochen- spange über dem Foramen steht demgemäß nicht nahezu senkrecht wie bei *Panthera*, sondern verläuft schräg von der Vorder- zur Hinterseite des Humerus (Abb. 16).

#### 2.5.4. Schlußfolgerungen

Das *Megantereon*-Vorkommen in Untermaßfeld erscheint zum derzeitigen Kenntnisstand als das späteste in Europa. Der über das Villafranchium hinweg zu verfolgende Trend zunehmender Größe und Abflachung des oberen Eckzahns und weiterer Reduktion des P<sup>3</sup> (Kurtén u. Crusafont Pairó 1977) findet im hier vorgestellten Fund seine Fortsetzung und europäischen Endpunkt. In taxonomischer Folgerung erscheint es sinnvoll, diese Evolutionstendenz mit drei sukzessiven Chronosubspezies zum Ausdruck zu bringen:

*Megantereon cultridens megantereon* (Bravard, 1828) mit der Typuslokalität Les Etouaires für das untere und mittlere Villafranchium (zur frühen Synonymie s. Fabrini 1890)

*Megantereon cultridens cultridens* (Cuvier, 1824) mit der Typuslokalität Valdarno superiore für das obere Villafranchium.

*Megantereon cultridens adroveri* Pons Moyá, 1987, mit der Typuslokalität Venta Micena für das Epivil- lafranchium.

Die Dolchzahnkatze von Untermaßfeld ist dem letztgenannten Taxon anzuschließen, auch wenn der direkte Vergleich zu Stücken aus Venta Micena nur beschränkt möglich ist und nicht nur Übereinstimmung zeigt. Das P<sub>4</sub>-Fragment aus Untermaßfeld besitzt einen deutlich abgesetzten, spitzen Vorderhöcker, während dieser beim Venta Micena-Material schwach ist. Es gehörte aber einem Zahn, der nicht größer als der kleine Zahn der spanischen Form war. Wie bei letzterer, so ist das Paraconid des M<sub>1</sub> von Untermaßfeld im Verhältnis zum Protoconid besonders kurz; die Zahnlangen harmonisieren miteinander. Einem P<sub>4</sub> von Venta Micena (Martinez Navarro u. Palmqvist 1995) fehlt das für *M. c. megantereon*, nicht aber für *M. c. cultridens* typische und beim Fund von Untermaßfeld existente Präparastyl. Gerade dieses Merkmal ist jedoch sehr variabel, kann es doch bei den beiden Zähnen eines Individuums unterschiedlich ausgebildet sein, wie von Ewer (1955) für den Holotypus-Schädel von *M. eurynodon* von Kromdraai, Südafrika, beschrieben.

Durchaus fehlerhafte Vorstellungen herrschen bezüglich der Körpergröße der Dolchzahnkatze. Schaub (1925) beschrieb das Skelett von Senèze als von der Größe eines starken Panthers. Kurtén (1968) hielt die frühesten europäischen Vertreter der Art für nicht größer als Pumas. Letztlich schienen die Gewichtsangaben von Martinez Navarro u. Palmqvist (1995) für europäische Stücke diese Größe zu untermauern (nach den Grunddaten dieser Autoren etwa 45-100 kg). Allerdings halten diese Autoren in einer folgenden Arbeit (Martinez Navarro u. Palmqvist 1996) auch ein weit höheres Gewicht für diskutabel.

Für das Skelett von Senèze nannte Schaub (1925) eine Schulterhöhe von ca. 70cm und eine Länge von der Schnauzenspitze zum Tuber ischii von ca. 150cm. Ein vergleichbares, von Ballesio (1963) gemessenes Skelett eines mittelgroßen Tigers hat, bei einer Schulterhöhe von 85 cm, eine entsprechende Länge von 158cm. Berücksichtigt man die Extremitätenverkürzung einerseits, den ausnehmend schweren Bau der Vorderextremität bei *Megantereon* andererseits, so sollte die Katze von Senèze nicht erheblich leichter gewesen sein als ein solcher Tiger, für den ein Körpergewicht in der Größenordnung um 140kg anzusetzen ist (Vergleich der von Ballesio l. c. für jenes Skelett genannten Knochenlängen mit Maßen entsprechender Elemente verschiedener rezenter Tigerformen, danach Gewichtsschätzung aus der Schaftbreite des Humerus, ferner Vergleich mit Gewichtsangaben für solche Tiger bei Mazak 1978). Nach der Länge des unteren Reißzahnes und den Diaphysenbreiten von Humerus und Femur ergeben sich für diese Dolchzahnkatze von Senèze die folgenden Schätzungen des Körpergewichtes [Maße dem Verfasser dankenswerterweise von Engesser (Basel) übermittelt]:

nach der Molarenformel Van Valkenburghs (1990) für die beiden unteren Reißzähne gleichermaßen um 80kg,

nach der Humerusformel (Anhang) ca. 130kg (rechts) bzw. ca. 150kg (links),

nach der Femurformel (Anhang) um 150kg (Maß nur links nehmbar).

Damit steht ganz außer Zweifel, daß das Körpergewicht bei dieser Katze mit der Molarenlänge grob falsch eingeschätzt wird. Bei einem sehr schweren Körperbau ist der Reißzahn hier ausgesprochen klein. Zum Erhalt relevanter Gewichtsdaten muß hier ein aus der Molarenlänge erhaltener Wert zunächst mit einem Körperbezugsfaktor umgesetzt werden. Dieser Faktor ergibt sich aus dem Quotienten der mittleren Schätzung nach Humerus- und Femurschaftbreiten (bestimmt aus den realen Rechenmaßen vor Rundung) zu 1,8. Ein Vergleich der Querschnittsfläche eines Humerusschaftes einer Dolchzahnkatze mit derjenigen einer Säbelzahnkatze brachte Martinez Navarro u. Palmqvist (1996) und Palmqvist et al. (1996) praktisch zum identischen Resultat (55 zu 100kg, entsprechend Faktor 1,8), ohne daß sie dieses aber letztlich akzeptierten (s. table 1 bei Palmqvist et al. l. c.).

Für das Skelett von Senèze ergibt sich also eine Gewichtsschätzung um 140kg, im Tigerskelettvergleich (s. o.) im Blick auf den weit schwereren Körperbau durchaus realistisch. Für die Funde aus Untermaßfeld lassen sich Gewichte zwischen gut 100kg (Molar, Bestimmung über den Umrechnungsfaktor) und um 160kg (Humerus) erwarten. Aus einem von Del Campana (1916) ursprünglich »*Leopardus arvernensis*« = *Panthera onca toscana* zugeordneten Humerus aus Olivola, der von Schaub (1925) als *Megantereon*-Humerus erkannt wurde, läßt sich ein Körpergewicht um 170kg ableiten. Ein minimales Gewicht um 60kg ist aus einem von Vekua (1996) aus Dmanisi genannten Humerus zu schätzen. Das Umsetzen mit der Molarenformel bestimmter Werte über den Anpassungsquotienten 1,8 läßt für europäische Dolchzahnkatzen vom unteren Villafranchium bis zum Epivillafranchium ( $M_1$ -Längen nach Kurtén u. Crusafont Pairó 1977; Martinez Navarro u. Palmqvist 1995) Gewichte im Bereich zwischen 80 und 210kg erwarten. Eine solche Gewichtsspanne findet bei rezenten Tigern eine Parallele: *Panthera tigris virgata* Katzen 85-135kg, Kater 170-240kg (Mazak 1983, wiederholt in Nowell u. Jackson 1996). Eine Weibchen-Männchen-Grenze im Bereich von 120-140kg liegt vergleichsweise für *Megantereon cultridens* nahe ( $M_1$ -Länge 20-21 mm).

Feliden töten ihnen gegenüber relativ kleine Beutetiere gewöhnlich mit Nackenbiß, der gelegentlich zum Hinterkopfbiß wird. Größere Beute erlegen sie eher mit Kehlbiß, zuweilen mit Schnauzen-(Nasen-)biß. Der Anprall der Katze an das Opfer läßt dieses straucheln, wenn es nicht unmittelbar umgerissen wird. Mit einem sofortigen einkrallenden Griff einer Vorderpfote über die Schulter der Beute zieht die Katze das Tier unter Ausnutzung seiner momentan geringen Standfestigkeit so zu Boden, daß seine ausschlagenden Beine von ihr entfernt liegen, ihr keine Gefahr bedeuten, und das Zufassen mit dem Gebiß das Opfer in ziemlich wehrlosem Zustand trifft. Kraftvolle Drehbewegung bereits während des Zupackens mit Pfoten und Zähnen tötet das Opfer häufig schon durch Genickbruch. Beim Nackenbiß kann ein Eckzahn unmittelbar zwischen Halswirbel oder in den Hinterkopf eindringen, beim Kehlbiß ist ein Zerreißen von Gefäßen mit entsprechendem Blutverlust, letztlich das Strangulieren, als Todesursache der

Beute möglich. In diesem Fall brauchen die Eckzähne die Haut überhaupt nicht zu durchbohren (Zusammenstellung nach Leyhausen 1973).

Kompilationen von Schaller (1967) und Mazak (1983) belegen, daß auch Tiger ihre Beute unter Einsatz dieser Methoden töten. Ausgewachsene Haus- und Wildrinder bis zum siebenfachen Gewicht des Tigers halten sie nach dem Niederwerfen bis zum Eintritt des Todes mit Kehlbiss am Boden. Den Nackenbiss nutzt der Tiger erfolgreich vor allem bei Kälbern der Boviden, bei Hirschen und Schweinen.

Die Analyse noch erhaltener mitochondrialer DNS (in Rancho La Brea-Material) führte für die *Megantereon* als unmittelbar verwandt anzusehende Gattung *Smilodon* (z.B. Kurtén u. Anderson 1980; Berta u. Galiano 1983) zum Ergebnis, daß diese Katzen nicht eine Schwestergruppe zu allen rezenten Feliden verkörpern (Machairodontinae gegenüber Felinae), wie oft vermutet, sondern mit aus deren Radiationen hervorgegangen sein sollten (Janczewski et al. 1992). Daher sollte für die Betrachtung der Möglichkeiten des Beutemachens durch die Dolchzahnkatze ebenfalls von den generellen Verhaltensmustern rezenter Feliden ausgegangen werden.

Hier ist zunächst die in der diesbezüglich umfangreichen Literatur zur funktionellen Spezialisierung von Säbelzahnkatzen allgemein (Übersichtsdiskussion u.a. bei Gonyea 1976; Emerson u. Radinsky 1980; Van Valkenburgh u. Ruff 1987; Marean 1989) bisher kaum angesprochene Problematik des Erreichens eines Beutetieres durch die ausgesprochen schwer gebaute und mit ihrer Kurzbeinigkeit sicher nicht mit sehr hoher Geschwindigkeit anstürmende Dolchzahnkatze zu beleuchten. Längere Verfolgungsjagd bis zur Erschöpfung einer potentiellen Beute dürfte für einen Feliden dieser Proportionen ziemlich auszuschließen sein, zumal im Lebensraum Wald. Bleiben der Überraschungseffekt beim Angriff auf kurze Distanz nach unbemerktem Annähern und die Jagd auf selbst relativ langsame Beute, die mit einer Attacke auf kurze Distanz noch einholbar ist. Einzeln in der offenen Landschaft jagende Löwen hatten nach Beobachtungen von Schaller (1972) beim Angriff aus dem Hinterhalt in 19% der Fälle Erfolg, beim Anpirschen in 17% und beim Nachsetzen in nur 8%; insgesamt ist die Pirschjagd die häufigste Form. Pirschjagden des Tigers in der Waldlandschaft führen wohl nur in 5-10% der Versuche zum Erfolg (Nowell u. Jackson 1996). Die Erfolgsrate der sicher langsameren Dolchzahnkatze dürfte bei der Pirschjagd im Wald auf schnell fliehendes Wild noch geringer sein. Da sie im Erfolgsfall im Blick auf ihre gesamte Gebißkonstruktion wohl nur die fleischigen Partien des Beutetieres ausnutzen konnte (Marean 1989), ist allein mit dieser Jagdmethode auf mittelgroßes, rasches Wild letztlich eine ausgeglichene Energiebilanz in Frage zu stellen. Bleibt der Angriff auf sehr große und damit eher im Überraschungsangriff erreichbare Tiere, deren Kadaver auch ausreichend lang Nahrung bieten konnten. In der Fauna von Untermaßfeld kommen in dieser Kategorie der Bison (*Bison menneri*) und das Nashorn (*Stephanorhinus etruscus*) in Frage, die beide wohl mit aufgelockerter Wald- und Parklandschaft assoziiert werden dürfen. Vom Auwald aus mögen ferner junge Flußpferde beim Landgang überraschbar gewesen sein, in offener Parklandschaft vom Waldrand aus auch Elefantenkälber (*Mammuthus trogontherii*). Im Tigervergleich sollte die von den Vorderextremitäten entwickelbare Kraft zum Niederhalten solcher Großbeute ausgereicht haben.

Damit stellt sich die Folgefrage, ob der Tötungsapparat der Dolchzahnkatze geeignet gewesen sein kann, derartige Tiere zu erlegen. Im Gegensatz zum mehr keilförmigen Eckzahn des vergleichbar großen Jaguars (*Panthera onca gombaszoegensis*) im unterpleistozänen Werratal oder des rezenten Tigers erscheint der dolchförmig schmale und lange Eckzahn von *Megantereon* viel bruchgefährdeter, vor allem bei schräg oder mediolateral einwirkenden Kräften (Van Valkenburgh u. Ruff 1987). Um das Bruchrisiko im Vergleich zu den Pantherkatzen zu verringern, war ein Zubiß auf Knochen und ein Festhalten einer heftige Abwehrbewegungen ausführenden Beute mit dem Gebiß möglichst zu vermeiden. Damit scheidet der Nackenbiss als Tötungsform für eine Dolchzahnkatze im Prinzip aus. Auch unter diesem Gesichtspunkt sind in bezug auf die Größe der Katze kleinere Beutearten, die von Pantherkatzen vor allem mit Nackenbiss getötet würden, wenig als Regelbeute geeignet, nicht nur im Blick auf ihre meist höhere Beweglichkeit. Genickbruch kann nur herbeigeführt werden, wenn er mit drehendem Zug der kräftigen Vorderpfoten allein gelingt. Auch ein anhaltender Haltebiss im Kehlbereich zum Strangulieren erscheint wenig sinnvoll, ist doch nicht nur mit geringerer Beißkraft im Vordergebiss zu rechnen (Van

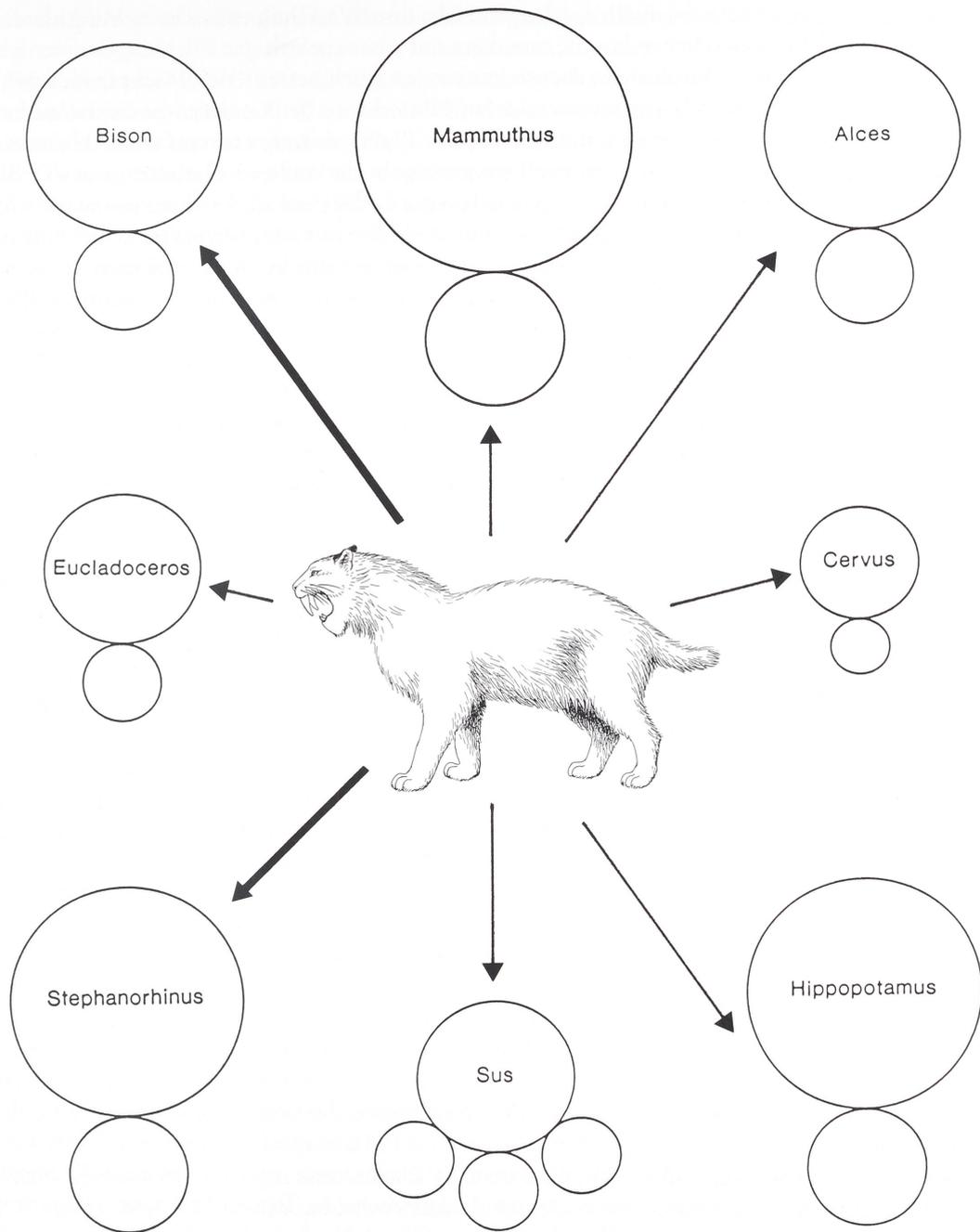


Abb. 17 Mutmaßliche Rolle von Herbivorenarten der Fauna von Untermaßfeld im Beutespektrum von *Megantereon cultridens adroveri*; weitere mutmaßliche Ernährungsbasis durch Kadaverübernahme. Erläuterung der Symbole s. Abb. 3.

Valkenburgh u. Ruff l. c.), sondern auch mit latentem Bruchrisiko bei anhaltender Caninverankerung im lebenden Körper. Dagegen ist ein sofortiges Durchstoßen der Haut und oberflächlicher Gewebeschichten mit den langen und schmalen Eckzahndolchen zu erwarten. Die bei geringerer Beißkraft notwendige Unterstützung durch Halsmuskeln zum Einschlagen der oberen Caninen (Van Valkenburgh u. Ruff l. c.) wurde bereits von Schaub (1925) bei der Analyse des *Megantereon*-Skelettes in klassischer Weise

beschrieben: »Es wird dies erreicht durch den langen Hals, dessen mächtig entwickelte Muskulatur den Kopf nach oben und rückwärts heben konnte, um dann mit einem gewaltigen Hieb die Caninen an geeigneter Stelle einzuschlagen. Durch einen ebenso kraftvollen Ruck befreite sich *Machaerodus* von seinem Opfer und erweiterte mittels der messerscharfen Hinterkante der Caninen die Stiche zu langen Schnittwunden.« Im Rahmen der Orientierungsmuster des Tötungsbisses rezenter Feliden bleibt in Anbetracht des erhöhten Risikos und verringerter Erfolgsaussicht der anderen Methoden nur der Biß in den Kehlbereich, allgemein den Unterhals übrig, bei dem die Gefahr, auf starke Knochen zu treffen, geringer ist, aber sowohl wesentliche Gefäße als auch die Luftröhre mit dem Doppelstich und einem folgenden schneidenden Zurückziehen beider Eckzähne zerrissen werden können. Dies kann um so leichter auch in Wiederholung des Zuschlagens mit den Caninen gelingen, je sicherer die mächtigen Vorderpfoten das Opfer währenddessen am Boden halten.

Eine Bestätigung dieser Überlegungen läßt sich für die nahe verwandte Gattung *Smilodon* aus dem umfangreichen Fundmaterial von Rancho La Brea (Kalifornien) ableiten. Daß die Riesencaninen von *S. fatalis* in der Tat als Waffen zum Einsatz kamen, belegt zunächst der Schädel eines jungen Wolfes, in den ein *Smilodon*-Zahn eingeschlagen worden war, dort prompt abbrach und steckenblieb. Ein ähnlicher Einsatz ist für eine intraspezifische Attacke dokumentiert, in deren Verlauf ein Eckzahn von hinten her etwa in der Mittellinie zwischen den Augen im Grenzbereich Nasalia-Frontalia eingeschlagen wurde. Beim Beutefang spielte diese Orientierung auf den Kopf im Gegensatz dazu offenbar keine Rolle, fehlen doch Verletzungsbefunde dieser Art an Schädeln oder Wirbeln von Herbivoren. Am ehesten mögen durch *Smilodon*-Eckzähne verursachte Verletzungsspuren an Rippen vorliegen, falls überhaupt (Miller 1980). Wenn diese Katzen überhaupt mit den Dolchzähnen als Waffe Beute töteten, dann ist dieser Befund mit dem Einschlagen gegen den Unterhals zur Deckung zu bringen.

Eine zusätzliche Fleischbeschaffung der Dolchzahnkatze von Untermaßfeld durch aggressiv erzwungene Übernahme der Beute ähnlich großer Jaguare ist keinesfalls auszuschließen. Bei der Wutgebärde der Katzen wird in Abhängigkeit vom Grad der Erregung die Oberlippe zunehmend hochgezogen und entblößt damit zunächst mehr und mehr die oberen Eckzähne, ehe letztlich bei höchster Intensität auch die Inzisiven freigelegt werden (Hemmer 1969). In Anbetracht der weit größeren Kronenhöhe des *Megantereon*- gegenüber dem *Panthera onca*-Canin sollte vergleichbarer Erregungszustand bei der Dolchzahnkatze jeweils höhere Signalwirkung der Wutgebärde entfaltet haben als beim Jaguar. Aus intraspezifischen Auseinandersetzungen konnte letzterer auf eine derartige Waffendemonstration nicht vorbereitet sein, so daß er im Zuge einer entsprechenden interspezifischen Konfrontation eher zum Aufgeben seiner Beute geneigt gewesen sein dürfte.

## 2.6. *Homotherium crenatidens* (Weithofer, 1889) ssp.

### 2.6.1. Vorbemerkungen

Große Säbelzahnkatzen der Gattung *Homotherium* sind während des oberen Pliozäns nahezu weltweit verbreitet (Fundortkarte für Eurasien und Afrika: Sotnikova 1988; Funde Nordamerikas: Kurtén u. Anderson 1980). Die Zuordnung einer unterpliozänen Säbelzahnkatze von Langebaanweg, Südafrika (Hendey 1974), bereits zu diesem Genus ist unwidersprochen (A. Turner 1990a, b). Diagnostische Schwierigkeiten der Abgrenzung gegenüber dem älteren Genus *Machairodus* schon bei obermiozänen spanischen Funden von Venta del Moro (Messinium, MN 13/Morales u. Aguirre 1976) deuten einen bereits gegen Ende des oberen Miozäns einsetzenden allmählichen Übergang von *Machairodus* zu *Homotherium* an, wie er heute allgemein angenommen wird (z.B. De Beaumont 1975; De Bonis 1976; Ficcarelli 1979). Während die Gattung *Homotherium* in Afrika bereits zu Beginn des Pleistozäns erlischt (Turner 1990a), überlebt sie in Europa mindestens bis in das obere Mittelpleistozän, wenn nicht sogar in das späte Jungpleistozän (Kurtén 1968; Mazak 1970; demgegenüber Bishop 1982). In Asien überleben solche Säbelzahnkatzen bis in das Mittelpleistozän, in Nordamerika bis gegen Ende des Jungpleistozäns (Kurtén u. Anderson 1980).

Die taxonomische Gliederung von *Homotherium* ist derzeit in weltweiter Sicht noch durchaus konfus. Kurtén (1968) legte für die europäischen Formen des oberen Pliozäns und des Pleistozäns ein Zwei-

artenkonzept vor. Alle Funde des Villafranchiums und ein Teil der früh mittelpleistozänen Stücke schrieb er der »großen Säbelzahnkatze« *H. sainzelli* zu. Alle späteren Nachweise faßte er zu einer »kleinen Säbelzahnkatze« *H. (Dinobastis) latidens* zusammen, die im unteren Mittelpleistozän schon neben *H. sainzelli* existiert haben soll. De Bonis (1976) verband mit dem gründlichen Studium eines sehr gut erhaltenen Schädels aus dem unteren Villafranchium Frankreichs von Rocca-Neyra/Perrier eine Revision der Gattung *Homotherium* und ihr vergleichbarer Formen. Er klassifizierte den betreffenden Fund als *H. nestianum*, ein von Fabrini (1890) aus dem oberen Villafranchium der Toskana beschriebenes Taxon. De Bonis (l. c.) mochte dabei allerdings nicht ausschließen, daß es sich bei den beiden von ihm getrennt gehaltenen Formen *H. nestianum* und *H. crenatidens* um die beiden Geschlechter derselben Art handeln könne. Er merkte hierzu an, daß beide noch nicht mit Sicherheit von einem einzigen Fundort nebeneinander nachgewiesen seien. Den von Kurtén (1968) benutzten Namen *sainzelli* betrachtete er als Nomen oblitum aus der Synonymie von *H. moravicum*. De Bonis (l. c.) ging von einem Verschwinden beider Formen *H. nestianum* und *H. crenatidens* in Europa am Ende des Villafranchiums aus und sah beide abgelöst einerseits von *H. moravicum*, andererseits von *Dinobastis latidens*. Er begründete die Trennung der letztgenannten Form von *Homotherium* auf Gattungsebene vor allem mit Merkmalen der Schädelbasis, nach denen das Genus *Dinobastis* ursprünglicher erscheine als das ihm zeitlich vorangehende Genus *Homotherium*. Zu *Dinobastis* stellte er *D. latidens* aus Europa, *D. ultimus* aus Ostasien und *D. serus* aus Nordamerika.

In einer späteren Revision vereinte Ficarelli (1979) alle europäischen Funde aus dem gesamten Villafranchium zu *H. crenatidens*, nachdem er keine schlüssigen Gründe zur Abtrennung einer eigenen Art *H. nestianum* erkennen konnte. Der gewöhnlich mit dem Autor Fabrini (1890) verbundene Name *crenatidens* ist den Nomenklaturregeln gemäß allerdings Weithofer (1889) zuzuschreiben, wenn er verfügbar sein soll (von Fabrini, l. c., selbst in der Synonymieliste zu seiner neuen Art aufgeführt, s. hierzu auch Ballesio 1963). Ficarelli (l. c.) lehnte die Trennung der mittelpleistozänen Form *latidens* auf der Gattungsebene als unberechtigt ab. Die Abtrennbarkeit der unter dem Namen *moravicum* beschriebenen Funde aus dem unteren Mittelpleistozän auf Artniveau von *H. crenatidens* zweifelte er im Blick auf das Material von Sainzelles an. Letztlich faßte A. Turner (1992a, b) alle Säbelzahnkatzen der *Homotherium*-Verwandtschaft des europäischen Pliozäns und Pleistozäns ohne nähere Begründung zur einer einzigen Art, *H. latidens*, zusammen.

Dank einer gründlichen Studie aller Elemente eines kompletten Skelettes aus Senèze (Ballesio 1963) ist der Körperbau von *Homotherium* besser bekannt als bei den meisten anderen fossilen Feliden. Neben den speziellen Zügen des Schädels, die als Funktion der Entwicklung der langen, flachen, gekrümmten oberen Eckzähne zu verstehen sind, zeichnet sich diese Säbelzahnkatze in bezug auf den normalen Körperbau großer rezenter Feliden durch einen längeren und sehr kräftigen Hals aus, ferner durch erhöhte Massivität im thorakalen und lumbalen Bereich der Wirbelsäule, kürzer und weniger beweglich vor allem in letzterem. Der Schwanz ist verkürzt. Die Vorderextremität ist sehr kräftig und selbst dem diesbezüglich schon besonders hochbeinigen Löwen gegenüber noch verlängert. Die Hinterextremität ist demgegenüber unauffälliger, die Hinterpfote sogar eher kurz. Damit entfernt sich der gesamte Körperbau in Hyänenrichtung von den rezenten Feliden, sogar mit Anklängen an Bären. So erscheint diese Säbelzahnkatze als ausgesprochen schlechter Springer, aber als hochbeiniger, wenn auch nicht besonders rascher Läufer.

Die beim Metacarpale III der oberpliozänen Säbelzahnkatze von Senèze noch geringer ausgeprägte Walzenform des distalen Gelenkkopfes ist bei Tieren des unteren Mittelpleistozäns Mitteleuropas verstärkt in Richtung canidenhafter Struktur entwickelt und hat auf die seitlichen Strahlen (MC II und MC IV) übergreifen, so daß auf eine weiter fortgeschrittene Umbildung von der in sich beweglicheren Pfote zum Lauffuß zu schließen ist (Schütt 1970a). Schütt (l. c.) ließ im Rahmen dieser Studie die Frage der taxonomischen Zuordnung zu *moravicum* bzw. *latidens* offen, wobei sie *latidens* noch als ein für das Jungpleistozän beschriebenes Taxon ansah und für das untere Mittelpleistozän von der Existenz lediglich einer Art ausging.

Der Index aus den Längen von Humerus und Radius hat bei *Homotherium* einen den rezenten Arten Puma, Tiger und Leopard vergleichbaren Wert. Daraus leitete Marean (1989) ab, daß diese Säbelzahn-

katzen Bewohner von Park- und Waldlandschaften gewesen sein sollten. Die tatsächlich sehr weit gefächerten Habitate von Puma und Leopard lassen diese Folgerung allerdings relativieren und genauso offenere Gras- und Buschlandschaften als Lebensraum einkalkulieren. Der in Hyänenrichtung gehende Trend des Körperbaues verweist eher auf überwiegend offenen Lebensraum. Ficarelli (1979) brachte diese Ansicht indirekt zum Ausdruck, indem er die Lauffanpassung von *Homotherium* einer Buschlandanpassung von *Megantereon* gegenüberstellte.

### 2.6.2. Material

(Abb. 16, d-f; Taf. 142-143)

Nahezu vollständige Mandibel, IQW 1993/24 372 (Mei. 23 901), rechter Ast, IQW 1997/25 985 (Mei. 25 514), linker Ast.

M<sub>1</sub> dex., IQW 1988/22 597 (Mei. 22 116).

M<sub>1</sub> sin., IQW 1988/22 595 (Mei. 22 114).

M<sub>1</sub>-Fragment dex., IQW 1996/25 444 (Mei. 24 977).

C max. dex., IQW 1984/19 977 (Mei. 19 497).

C max.-Spitzenfragmente, IQW 1984/19 977 (Mei. 19 497).

I<sup>3</sup> dex., IQW 1994/24 667 (Mei. 24 196).

I<sup>3</sup> sin., IQW 1993/24 370 (Mei. 23 899).

Atlas-Fragment, IQW 1980/15 470 (Mei. 14 982).

Epistropheus-Fragment, IQW 1980/15 205 (Mei. 14 687).

Humerus-Fragment sin., IQW, 1982/18 434. (Mei. 17 954).

Tibia-Fragment dex., IQW 1992/23 852 (Mei. 23 381).

### 2.6.3. Beschreibung und Vergleich

Die Mindestindividuenzahl ist aus den unteren Reißzähnen abzulesen. Die isolierten Molaren IQW 1988/22 597 (Mei. 22 116) und IQW 1988/22 595 (Mei. 22 114) gehören nach Größe und Abnutzungsgrad offensichtlich zu demselben Individuum. Die ausnehmende Größe des Molarenfragmentes IQW 1996/ 25 444 (Mei. 24 977) ist nach den entsprechenden Proportionen am Schädel von Senèze (Ballesio 1963) individuell paßmöglich zu den beiden oberen Caninen und Inzisiven, die zu einem Tier zusammengehören könnten. So ist zusammen mit dem vollständigen Unterkiefer auf mindestens drei Individuen zu schließen.

Die Mandibel reiht sich den Zahnmaßen zufolge nahe der Untergrenze der Variationsbreite ein (Tab. 22), die beiden isolierten Molaren liegen im Bereich der Obergrenze europäischer Stücke, das Molarenfragment dürfte von einem Zahn stammen, dessen ausnehmende Größe über andere europäische Funde hinausgeht, aber ein Pendant in einem Reißzahn von Makapansgat, Südafrika, findet (A. Turner 1990b). Die Zähne des Oberkiefers liegen im obersten Bereich bisher aus Europa bekannter Maße. Dies spricht für eine Geschlechtsverteilung von zwei großen Katern und einer kleineren Katze. Da die oberen Inzisiven und Caninen kaum bis nur sehr geringe Usuren erkennen lassen, muß es sich in diesem Fall um ein jüngeres Tier gehandelt haben. Die Zähne der beiden anderen Individuen zeigen weit fortgeschrittene Abnutzung der Molaren, stammen also von recht alten Tieren.

Die Abschleifung der buccalen Flächen von P<sub>4</sub> und M<sub>1</sub> des vollständig erhaltenen Kiefers hat nur noch Schmelzreste an den Zahnbasen hinterlassen. Sie ist rechts weiter als links fortgeschritten, so daß auf eine Rechtsbevorzugung des Fleischschneidens dieser Katze zu schließen ist. Das Vordergebiß ist ebenfalls ungleich abgenutzt. Die Caninen zeigen auf ihrer Außenfläche keine Usur. Innen ist die Schmelzaufgabe am rechten Zahn stark abgerieben, zur dadurch angeschärften Vorderkante hin fehlt sie. Die Zahnschmelzspitze erscheint im Zusammenhang mit der Abarbeitung an der Vorderkante weggeschliffen. Die Usur der Hinterkante ist geringer als die der Vorderkante. Am linken Canin sind Vorderkante und Spitze stark abgearbeitet. Der Kontakt mit den oberen Eckzähnen spielt offenbar eine geringere Rolle; die unteren Caninen bilden vor allem mit den äußeren Inzisiven des Oberkiefers eine funktionale Einheit.

	IQW 1993/24 400 (Mei. 23 929)	I <sup>3</sup>	IQW 1994/24 667 (Mei. 24 196)	IQW 1993/24 370 (Mei. 23 899)
	C <sup>max</sup> max. Zahnhöhe einschließlich Wurzel Kronenhöhe am inneren Schmelzrand Länge am inneren am äußeren Schmelzrand max. Breite		158,2 100,8 37,3 37,7 14,7	Höhe (facial) max. Breite Länge(facial- lingual)
	IQW 1993/24 372 (Mei. 23 901) dex.	IQW 1997/25 985 (Mei. 25 514) sin.	IQW 1988/22 597 (Mei. 22 116)	IQW 1988/22 595 (Mei. 22 114)
Mandibel				
Mandibellänge	208	209		
Mandibelhöhe				
Proc. angularis - Coronion	68,0	ca. 72,5		
im Diastema (min.)	38	41,5		
hinten M <sub>1</sub>	42,5	48		
Länge des Diastema	46,5	44,5		
Zahnreihe P <sub>3</sub> - M <sub>1</sub> (alveolär)	62,0	-		
C <sup>mand</sup>				
Kronenhöhe	20+	-		
Länge	13,8+	15,1		
max. Breite	10,1	10,0		
P <sub>4</sub>				
Länge	19,4+	21,0		
max. Breit	8,5	8,6		
vordere Breite	7,4	7,2		
Protoconid-Länge	9,2	10,5		
M <sub>1</sub>				
Länge	30,4	30,5	ca. 33,7	ca. 34,0
max. Breite	11,9	12,1	13,1	13,1
Protoconid-Länge	16,7	16,7	ca. 17,5	ca. 17,8
Paraconid-Länge	15,3	15,7	ca. 16,7	ca. 19,0

Tab. 20 *Homotherium crenatidens* (Weithofer, 1889), Untermaßfeld. Zahn- und Kiefermaße (in mm).

Die beiden I<sup>3</sup> sind beidseits an den Rändern fein kreneliert. Gleiches gilt für den oberen Canin, wobei hier die Zähnelung an der Hinterkante bis zum Schmelzrand durchgeht, während sie an der Vorderkante kurz davor endet. Die Krümmung der Eckzahnkrone im Profil ist an der Vorderkante minimal, an der Hinterkante deutlich geringer als beim Canin des Holotypus-Schädels von *H. nestianum* (nach Tafel VI bei Fabrini 1890), übertreibt also ein für *H. nestianum* als charakteristisch betrachtetes Merkmal noch. Die Krümmung der Zahnkrone ist aber nahezu deckungsgleich mit dem Schädel von Rocca Neyra (De Bonis 1976, Fig. 2). Die Profilkrümmung ist andererseits an der Vorderkante von Krone und Wurzel weit geringer als von Ballesio (1963) für *H. crenatidens* aus dem Valdarno und von Ceyssaguet (oberes Villafranchium) abgebildet. In seiner Kronenhöhe und seiner Länge, nicht aber seiner geringeren Breite reiht sich der Canin von Untermaßfeld zwischen die als *H. nestianum* beschriebenen bzw. diesem Taxon zugeordneten Eckzähne aus dem Valdarno superiore und von Rocca Neyra ein (Maße bei Schaub 1934; De Bonis 1976; Ficarelli 1979). Bei Aufrechterhaltung des Taxons *nestianum* müsste der hier vorgestellte Zahn diesem zugeordnet werden. Die Vermutung von Ficarelli (1979), daß das Fehlen einer Krenelierung an der konvexen Vorderkante des *nestianum*-Zahnes lediglich der Abnutzung zuzuschreiben sei, bestätigt sich am Fund von Untermaßfeld, bei dem die Zähnelung auch an dieser Stelle erhalten ist.

		C <sup>max</sup>			I <sup>3</sup>		
		M	min-max	n	M	min-max	n
Untermaßfeld (diese Arbeit, Tab. 20)	HW		158,2	1		–	
	H		100,8	1		24,5-24,9	2
	L		37,7	1		13,3-13,4	2
	B		14,7	1		12,7-13,7	2
Rocca-Neyra, Frankreich (De Bonis 1976; Schaub 1934)	H		– /108	1		–	
	L		38,9/38	1		14,8	1
	B		17,5/17	1		11,7	1
Senèze, Frankreich (Ballesio 1963)	H		(84)	1		–	
	L		(33)	1		–	
	B		(14)	1		–	
Valdarno superiore, Italien (Ficcarelli 1979)	HW		ca. 142	1		–	
	H	88,7	81 -95	3		–	
	L	33,2	27,6-36	6		–	
	B	14,5	12 -16,8	6		–	
Bugiulesti, Rumänien (Bolomey 1965)	L		27	1		–	
	B		11	1		–	
Stránská skála, Tschechien (Thenius 1972)	H		–		ca. 21,5		1
	L		–		13,0		1
	B		–		12,0		1
Voigtstedt, Deutschland (Thenius 1965)	L		(21,8)	1		–	
	B		(8,3)	1		–	
Westbury-Sub-Mendip, England (Bishop 1982)	L		33,1	1		–	
	B		14,3	1		–	
Hundsheim, Österreich (Freudenberg 1914)	HW		122	1		–	
	H		(73,5)	1		19,5	
	L		33	1		15,5	
	B		12,5	1		12 -14	
Kent's Cavern, England [Bishop 1982 (L, B Canin); Freudenberg 1914 (H, L, B)]	L	32,3	30,0-33,9	3		–	
	B		11,7-13,2	2		–	
	H		(73,5)	1		23	
	L		30 -33			13 -15	
	B		–			11,5-13,5	
Kvabebí Georgien (Vekua 1972)	H		110	1		–	
	L		31	1		14	1
	B		15	1		9	1
Kuruksay, Tadschikistan (Sharapov 1986; Sotnikova 1988)	HW		125,5	1		–	
	H	82,7	73,5-96,0	3		–	
	L	31,2	28,0-33,2	4	13,3	12,9-14,0	3
	B	12,0	11,0-12,6	4	11,2	10,0-12,2	3
Nihowan, China (Teilhard de Chardin u. Piveteau 1930) (Crâne II)	H		70	1		–	
	L		29	1		–	
	B		11,5	1		–	

Tab. 21 *Homotherium* sp., Vergleichsmaße der Zähne des Oberkiefers (in mm). – HW Höhe mit Wurzel, H Kronenhöhe, L Länge, B Breite.

Der Unterkiefer von Untermaßfeld ist zwar sehr massiv, erscheint aber doch weit weniger robust als der auch deutlich größere Kiefer von Rocca Neyra. In seiner relativen Grazilität (vgl. Taf. 142, 1, 4 mit den Abbildungen bei Ballesio 1963, De Bonis 1976, Ficcarelli 1979) kann er nur dem *crenatidens*-, nicht aber dem *nestianum*-Typ beigeordnet werden. Dem P<sub>4</sub> sind in seiner absoluten Größe und seiner Schlankheit Prämolaren aus dem Epivillafranchium von Venta Micena (Pons Moyá 1987) und aus dem unteren Mit-

		C <sub>mand</sub>		M	P <sub>4</sub>		M	M <sub>1</sub>	
		min-max	n		min-max	n		min-max	n
Untermaßfeld (diese Arbeit, Tab. 20)	L	13,8-15,1	2		19,4-21,0	2	32,2	30,4-34,0	4
	B	10,0-10,1	2		8,5- 8,6	2	12,6	11,9-13,1	4
Rocca-Neyra, Frankreich (De Bonis 1976)	L	15	1		18,2	1		32,5	1
	B	11	1		9,8	1		13,5	1
Senèze, Frankreich (Ballesio 1963)	L	–			22	1		32	1
	B	–			11	1		13	1
Valdarno sup. + Olivola, Italien (Ficcarelli 1979)	L	15 -16,3	2	22,8	20,4-24,7	4	32,0	30 -33,9	5
	B	10,4-12,3	2	10,0	9,2-10,4	4	13,0	12,5-13,5	5
Bugiulesti, Rumänien (Bolomey 1965)	L	–			–			32	1
Venta Micena, Spanien (Pons Moyá 1987)	L	–			20,4	1		28,8	1
	B	–			8,7	1		11,3	1
Stránská skála, Tschechien (Thenius 1972)	L	14,0	1		–			–	
	B	11,0	1		–			–	
Westbury, England (Bishop 1982)	L	–			–			27,0	1
	B	–			–			11,4	1
Hundsheim, Österreich (Freudenberg 1914)	L	–			20	2		30	1
	B	–			8 -8,5	2		8,0	1
Kvabebi, Georgien (Vekua 1972)	L	14	1		20	1		26	1
	B	10	1		10	1		10	1
Kuruksay, Tadschikistan (Sotnikova 1988)	L	14,1-15,5	2		21,5-23,2	2		29,9-30,0	2
	B	9,8- 9,9	2		9,1	1		12,5	1
Dmanisi, Georgien (Vekua 1996)	L	–			20	1		30,7	1
	B	–			9,6	1		13	1

Tab. 22 *Homotherium* sp., Vergleichsmaße der Zähne des Unterkiefers (in mm). – L Länge, B Breite.

	Untermaßfeld IQW 1980/15470 (Mei. 14982)	Senéze, (Ballesio 1963)	Hundsheim, (Freudenberg 1914)	Dmanisi, (Vekua 1996)
Atlas				
max. Länge Facies articularis cranialis – Facies articularis caudalis	61	–	–	75
max. Breite des Wirbelrings	67,5	68	–	–
Breite der Facies articularis cranialis	59	–	61	74
Breite der Facies articularis caudalis	56	–	–	–
Höhe	ca. 40	–	–	49
Länge des Arcus dorsalis	35	33	–	–
Länge des Arcus ventralis	23	28	21	–
	Untermaßfeld IQW 1980/15205 (Mei. 14687)	Senéze, (Ballesio 1963)	Hundsheim, (Freudenberg 1914)	Dmanisi, (Vekua 1996)
Epistropheus				
max. Länge des Körpers einschließlich Dens	83,5	90	(79)	83
Breite der Facies articularis cranialis	59	63	–	59
Breite der Facies articularis caudalis	ca. 33,5	–	(35)	–

Tab. 23 *Homotherium* sp., Maße des Atlas und Epistropheus von Untermaßfeld nebst Vergleichsmaßen (in mm).

telpleistozän von Hundsheim (Freudenberg 1914) am ähnlichsten. Beide wurden *H. latidens* zugeordnet. In ihrem Längen-Breiten-Verhältnis erscheint den Molaren von Untermaßfeld ein M<sub>1</sub> ebenfalls aus Venta Micena (Pons Moyá 1987) am vergleichbarsten. Entsprechend schmal ist auch ein Molar von Kva-

bebi (Vekua 1972), der allerdings in Bezug auf den Canin und den P<sub>4</sub> der betreffenden Mandibel deutlich kleiner ist.

Die isolierten, größeren Molaren von Untermaßfeld finden ihre Entsprechung in Reißzähnen aus dem Villafranchium der Toskana (Ficcarelli 1979), die taxonomisch von *H. crenatidens* zum Holotypus von *H. nestianum* reichen (letzterer Fund nach der Originalbeschreibung von Fabrini, 1890, aus Sammezzano, Valdarno superiore, nach Ficcarelli, 1979, aber aus Olivola). Die hinsichtlich ihrer Längen-Breiten-Verhältnisse und ihrer Gestalt sehr einheitlichen unteren Molaren von Untermaßfeld decken also insgesamt die Bestimmungsspanne von *H. latidens* über *H. crenatidens* zu *H. nestianum* ab.

Im Direktvergleich der Mandibel der Säbelzahnkatze von Untermaßfeld mit Jaguarfunden desselben Fundortes mit in ihrer absoluten Größe sehr ähnlichen Zahnreihenlängen zeigt sich deutlich die Spezialisierung: der Kiefer von *Homotherium* ist viel robuster, der (untere) Canin ist viel kleiner, die Inzisiven sind wesentlich stärker, der Molar ist länger auf Kosten der verkürzten Prämolaren. Gegenüber dem Untermaßfeld-Geparden ist der Unterkiefer der Säbelzahnkatze nur wenig länger, seine Gelenkrolle ist jedoch wesentlich größer; die Zahnreihe P<sub>3</sub>-M<sub>1</sub> ist ähnlich lang, aber radikal anders proportioniert, bei *Homotherium* mit Größenbetonung auf dem Reißzahn. Der (untere) Canin ist etwas weniger hoch, aber länger, die Inzisiven sind sehr viel größer. Insgesamt ist die Mandibel kräftiger.

#### 2.6.4. Schlußfolgerungen

Die in Untermaßfeld geborgenen Stichproben von Säbelzahnkatzen der unterpleistozänen Werraregion werfen trotz ihrer Spärlichkeit helles Licht auf die intraspezifische Variation. Da in Anbetracht der übereinstimmenden Struktur der unteren Molaren deren unterschiedliche Größen und die unmittelbar mit ihnen verbundenen oder größenmäßig passenden anderen Skelett- bzw. Gebißelemente keinesfalls auf nicht in genetischer Beziehung zueinander stehende Formen bezogen werden können, ist von einer gemeinsamen Population auszugehen, die als *H. nestianum*, als *H. crenatidens* und als *H. latidens* bestimmbare Individuen enthielt. Damit reduzieren sich für diesen Zeitquerschnitt und diese Region zwingend die genannten Taxa auf reine Morphotypen einer einzigen Art.

Die von De Bonis (1976) zur Akzeptanz einer reinen Geschlechtsbezogenheit der *nestianum*- und der *crenatidens*-Form noch vermißte Existenz beider Typen nebeneinander von einem einzigen Fundort liegt hiermit vor. Diese Erkenntnis läßt wiederum die Formverschiedenheit der oberen Eckzähne des *nestianum*- und des *crenatidens*-Typs als Ausdruck intraspezifischer Variation interpretieren. Da die Krümmung des Canins (»Säbelzahn«) offenbar nur bei den sehr großen Exemplaren (Rocca Neyra, Untermaßfeld) sehr gering, bei dem wenig kleineren *nestianum*-Typusexemplar ein wenig größer, bei den noch kleineren *crenatidens*-Zähnen (Valdarno superiore, Ceysaguet) aber deutlich stärker ist, ist eine Größen-, eventuell Geschlechtsabhängigkeit dieses Merkmals in Betracht zu ziehen. Die stärkere Krümmung des Vorderrandes des Eckzahns beim *crenatidens*-Typ erscheint durch eine Veränderung der Kronenlängen-Kronenhöhen-Proportion bedingt. Die Übernahme von Maßen aus der Literatur ist hier allerdings problematisch, da die Kronenhöhe, teilweise auch die Kronenlänge, unterschiedlich gemessen wird (Ballesio 1963: am Alveolenaustritt; Freudenberg 1914: Höhe vom Schmelzrand zur Spitze am Vorderrand; am Canin von Untermaßfeld ist die größte Höhe am Schmelzrand am Hinterrand des Zahnes gegeben, die größte Länge der Zahnkrone mißt sich im Bereich des vorderen Schmelzrandes).

Die Tendenz zu einer relativen Minderung der Kronenhöhe bei kleineren Eckzähnen setzt sich zum *latidens*-Typ hin fort, für den Bishop (1982) die Kronenlänge zu 50% der Kronenhöhe angibt, im Gegensatz zum *crenatidens*-Typ (bei Bishop l. c. *sainzelli*) mit 43%. Während die Caninen der Säbelzahnkatzen des Villafranchiums relativ dick sind (Breite in % der Länge 40 und größer/Maße nach Ballesio 1963; Bolomey 1965; De Bonis 1976; Ficcarelli 1979), werden sie zum Mittelpleistozän dünner (Breite in % der Länge unter 40/Maße nach Freudenberg 1914; Thenius 1965; mit Ausnahme eines Zahnes aus Westbury, England: 43/Bishop 1982). Diese Schmalheit ist jedoch im asiatischen Raum schon parallel zum europäischen mittleren Villafranchium anzutreffen (Kuruksay, Tadschikistan: 37,5-39/Maße nach Sharapov 1986, Sotnikova 1988; Nihewan, China: 39, 5/Teilhard de Chardin u. Piveteau 1930). Sie ist daher nicht für den *latidens*-Typ allein diagnostisch. In Europa tritt sie erstmals in Untermaßfeld auf (relative Breite: 39).

Das Abgrenzungsproblem *H. crenatidens*-*H. latidens* kann mit dem aus Untermaßfeld verfügbaren Material nicht gelöst werden, weil dazu die Schädelbasis (De Bonis 1976) und die Metapodien (Schütt 1970) vorliegen müßten. Der unmittelbare Abstammungszusammenhang der pliozänen und unterpleistozänen Säbelzahnkatzen auf der einen (*H. crenatidens*) und der mittel- bis jungpleistozänen (*H. latidens*) auf der anderen Seite, der von De Bonis angezweifelt wurde, erscheint durchaus möglich. Die gegenüber *H. crenatidens* weniger extrem erscheinenden Änderungen im Vergleich zum normalen Felidenschädel im Bereich der Processus der Schädelbasis mögen größenabhängig und in Abhängigkeit von der relativen Minderung der Canin-Kronenhöhe verstanden werden (vgl. zu den funktionalen Zusammenhängen Emerson u. Radinsky 1980). Da bei *H. latidens* zumindest im Blick auf die noch verstärkte Laufanpassung eine klare adaptive Weiterentwicklung zu beobachten ist, läßt sich die Berechtigung, diese Spätform taxonomisch als eigenständige Art zu betrachten, nicht von der Hand weisen. Das Zweiartenkonzept für die europäischen Säbelzahnkatzen des Genus *Homotherium* wird hier daher aufrecht erhalten. Ob die iberischen Säbelzahnkatzen des *Epivillafranchium* tatsächlich in autochthoner Evolution schon zur frühen *latidens*-Population wurden, wie Palmqvist et al. (1996) annehmen, bedarf weiterer Studien.

Zum intraspezifischen Variationsumfang von *H. crenatidens* gehören auf jeden Fall die *crenatidens*- und *nestianum*-Morphotypen, die wahrscheinlich auf die beiden Geschlechter zu beziehen sind. Der *nestianum*-Morphotyp fehlt bei *H. latidens* auf jeden Fall, der *moravicum*-Typ mag dem männlichen Geschlecht dieser Art entsprechen (vgl. Anmerkungen zum *crenatidens*-*moravicum*-*latidens*-Unterschied bei Thenius 1965 und 1972 sowie bei Bishop 1982). Die Säbelzahnkatzen von Untermaßfeld sind unter diesem Aspekt der oberpliozänen/unterpleistozänen Art *H. crenatidens* zuzuordnen, wenn sie auch bereits darüber hinausgehende Schmalheit des oberen Eckzahnes und am unteren Ende der Variationsbreite kleinere Zahngrößen besitzen. Beides mag auf Einflüsse aus asiatischen Populationen zurückgehen, mit denen sich Merkmale der späteren europäischen *latidens*-Population ankündigen.

Zur Abschätzung des Körpergewichtes der Untermaßfeld-Säbelzahnkatze im speziellen und der europäischen *Homotherium*-Formen im allgemeinen stehen wiederum die Formeln zur Länge des unteren Molaren und zu den Schaftbreiten von Humerus und Femur zur Verfügung (Van Valkenburgh 1990 und Anhang). Für das vollständige Skelett von Senèze (Ballesio 1963) liefern diese Formeln die folgenden Gewichtswerte:

- nach der Molarenformel um 300 kg (Rechenwert 275,9 kg),
- nach der Humerusformel ca. 180 und ca. 200 kg (Rechenwerte 184,7 und 204,4 kg),
- nach der Femurformel um 300 kg (Rechenwerte 320,5 und 289,2 kg).

Die Schaftbreiten der Langknochen lassen demgemäß als Mittel ein Körpergewicht um 250 kg (Rechenwert 249,7 kg) erwarten. Das Skelett von Senèze ist minimal kürzer als ein von Ballesio (l. c.) verglichenes Tigerskelett (von der Schädelspitze zum Tuber ischiü 155 cm gegenüber 158 cm beim Tiger), aber etwas höher (Schulterhöhe 90-95 cm gegenüber 85 cm beim Tiger). Für diesen Tiger erscheint ein Körpergewicht in der Größenordnung um 140 kg realistisch (vgl. Abschn. 2.5.4.). Angesichts größerer Schulterhöhe, nur unwesentlichen Längenunterschieds und erhöhter Massivität der Säbelzahnkatze ist von einem weit höheren Gewicht als demjenigen des Tigers auszugehen. So erscheint der mittlere Schätzwert um 250 kg durchaus vernünftig.

Die mittlere Gewichtsschätzung für das Säbelzahnkatzen-Skelett von Senèze zeigt wesentlich höhere (57%) Werte aus dem Femur als aus dem Humerus. Ein Unterschied dieser Größenordnung in der Richtung Femurwerte größer als Humeruswerte findet sich bei den rezenten Feliden, die als Grundlage der Humerus- und Femurformeln gemessen wurden (Anhang), nicht. Hier liegen die höchsten prozentualen Abweichungen bei 44% (ein Skelett von *Leptailurus serval*), 39% (ein Skelett von *Panthera leo*) und 31% (je ein Skelett von *Profelis aurata* und *Caracal caracal*). Hingegen liefert die versuchsweise Anwendung der beiden Felidenformeln auf Ursidenskelette dem *Homotherium*-Befund vergleichbare Daten: 67% Abweichung bei einem Skelett von *Melursus ursinus*, 50% bei einem Skelett von *Ursus thibetanus*. Daß diese Eigenheit des Skelettes von Senèze kein individueller Zufall ist (bei rezenten Feliden

sind hier große intraspezifische Unterschiede möglich, z. B. bei *Profelis aurata* einmal 31% Abweichung zugunsten des Femurwertes, einmal 21% zugunsten des Humeruswertes), belegen von Freudenberg (1914) aus Hundsheim beschriebene Humerus- und Femurreste. Sie lassen für drei Humeri Körpergewichte um 140, 150 und 180 kg, für einen Femur aber ein solches um 230 kg schätzen.

Damit ergibt sich für das Genus *Homotherium* eine gewisse Parallele der Massenverteilung zu Bären, die es erlaubt, die von Ballesio (1963) gegebene Beschreibung des Körperbaues mit dem folgenden Zitat zu ergänzen: »Ein massiges Tier... Der hintere Teil des Körpers... ist massiger als der vordere. Mit hohem Widerist... wirkt das Tier vorn überbaut.« Dieses Zitat (Jakubiec 1993) bezieht sich auf den Körperbau des Braunbären, von dessen Gestalt die Säbelzahnkatze sich natürlich durch ihre größere Hochbeinigkeit in Verbindung mit ihrer Digitigradie wiederum deutlich abhebt. Ursid wirkende Züge sind aber bei *Homotherium* nicht zu übersehen.

Der von den rezenten Feliden solchermaßen abweichende Körperbau verringert die Treffsicherheit einer Gewichtsschätzung von Säbelzahnkatzen nach einzelnen Skelettelementen. Das Gewicht aus den Molarenlängen erscheint um etwa 10% zu hoch (Quotient der betreffenden Schätzmaße des Senèze-Skelettes), was im Hinblick auf die spezialisierte Reißzahndominanz im insgesamt sehr starken Gebiß einleuchtend ist. Schätzwerte aus der Schaftbreite des Humerus mögen um 22% zu tief, solche aus der Schaftbreite des Femur um 22% zu hoch liegen (Quotienten aus den Maßen des Senèze-Skelettes).

Mit diesen Korrekturansätzen zur Grobschätzung von Körpergewichten ergeben sich für die Säbelzahnkatzen von Untermaßfeld Gewichte um etwa 210 kg (Mandibel) über etwa 300 kg (isolierte Molaren) bis gegen 400 kg (Humerusfragment und Molarenfragment). Säbelzahnkatzen des europäischen Villafanchiums deuten eine Gewichtsvariation zwischen etwa 210 und etwa 300 kg an, wobei der als Kater zu interpretierende *nestianum*-Morphotyp Werte von 250-300 kg, der wohl die Katzen darstellende *crenatidens*-Morphotyp solche von 210-250 kg beisteuert. Werte um 250 kg entsprechen dem mittleren Gewicht rezenter männlicher sibirischer Tiger (Mazak 1983). Mittelpleistozäne europäische Säbelzahnkatzen waren offensichtlich deutlich kleiner. Nach einem Molaren von Westbury und einem Molaren, drei Humeri und einem Femur von Hundsheim (Maße nach Bishop 1982 und Freudenberg 1914) läßt sich für *H. latidens* eine Gewichtsspanne von etwa 150-240 kg schätzen. Für Venta Micena nennen Palmqvist et al. (1996) mit der Van Valkenburgh-Molarenformel bestimmte Werte von 183,5 kg und 338,0 kg, was mit dem 10%-Korrekturfaktor und vernünftiger Rundung zu Schätzungen um 170 kg und 300 kg führt. Eine bestimmte Lebensraum-Spezialisierung der Säbelzahnkatzen ist nicht erkennbar. Mit Marean (1989) ist festzuhalten, daß weder dichte Wälder noch weiträumige, offene Landschaften das Zentrum ihrer Anpassung darstellen. Der teilweise in Hyänenrichtung gehende und Bärenparallelen beinhaltende Körperbau, letztlich die bei *H. latidens* verstärkt zum Ausdruck kommende Pfotenentwicklung in Hunderichtung, läßt an höhere motorische Spontanaktivität denken als bei den großen rezenten Katzen (vom Verfasser veranlaßte Pilotstudien unter Gehegebedingungen weisen auf erheblich größere Tagesstrecken bei Wölfen und Bären als bei großen Katzen). Damit ist eine andere Art der Nahrungssuche zu erwarten, anstelle des schlendernden Durchpirschens kleinerer Strecken ein zügigeres Durchstreifen größerer Gebiete. Längeres Verfolgen nicht allzu rascher Beute, wie von Palmqvist et al. (1996) postuliert, ist dabei nicht auszuschließen.

Die strukturelle Spezialisierung des Körperbaues vor allem in Hyänen-, aber sogar Bärenrichtung läßt Abweichungen des Nahrungserwerbs vom normalen Katzentyp in entsprechender Weise erwarten. Sowohl bei Hyänen als auch bei Bären ist die Fleischbeschaffung durch eigene Jagd, die bei den meisten rezenten Feliden überwiegt, zu unterschiedlich hohem Anteil mit der Nutzung aufgefundenen Aases ergänzt. Ausdehnung bei der Nahrungssuche zurückgelegter Strecken durch erhöhte Spontanaktivität steigert die Chancen auf solche Funde. Für Säbelzahnkatzen, die im Gegensatz zu Hyänen keinesfalls auf die Verwertung von Knochen, sondern allein auf Fleisch spezialisiert sind, macht dies allerdings nur mit der Möglichkeit zur Übernahme noch ziemlich frischer, von anderen Carnivoren noch nicht oder erst anfangs genutzter Kadaver Sinn. Bei *Homotherium* ist höchste Bruchanfälligkeit nicht nur der oberen Eckzähne, sondern auch der Reißzähne anzusetzen, wenn sie gegen Knochen arbeiten (Marean l. c.). Ein ungewöhnliches Strontium/Kalzium-Verhältnis in *Homotherium*-Material aus der Omo-Region

(Äthiopien) mag, soweit es biogen ist, das Resultat einer knochenfreien und damit kalziumarmen Diät sein (Sillen 1986).

Für die Übernahme frischer Beute anderer Carnivoren nutzt der große Säbelzahn, ohne ihn im Direkteinsatz gegen einen lebenden Körper der Bruchgefahr aussetzen zu müssen. Sicher wäre, wie es Miller (1980) ausdrückte, eine Annahme lächerlich, die versuchte, die Entwicklung von Säbelzähnen bei Feliden mit intraspezifischem Schaustellungsverhalten im Rahmen sexuellen Verhaltens in Zusammenhang zu bringen. Nur in einem Schaustellungsverhalten könnte nach Ansicht von Van Valkenburgh u. Ruff (1987) eine zur Funktion beim Nahrungserwerb alternative Selektion zur Entstehung solcher Zahnstrukturen begründet sein. Tatsächlich schließen sich diese beiden grundsätzlich diskutierbaren Selektionswege nicht gegenseitig aus, sondern sind zueinander ergänzungsfähig. Wie bereits für die Dolchzahnkatzen angesprochen (vgl. Abschn. 2.5.4.), ist mit einer interspezifischen Schauwirkung des Entblößens der mächtigen oberen Eckzähne bei der Wutgebärde zu rechnen. Im Verein mit ihrer Körpergröße, mit der schon weibliche Säbelzahnkatzen großen Katern des europäischen Jaguars nicht nachstanden und selbst die größten Geparden weit übertrafen, mußte diese für den potentiellen Gegner bei einer von hohem Sympathikotonus bestimmten Begegnung bei dessen Reiß sicher furchtverstärkende Eckzahndemonstration jeder erwachsenen Säbelzahnkatze Platzvorteile verschaffen. Aus einer Top-Position der Carnivoren-Hierarchie heraus sollte es ihr nicht allzu schwer gefallen sein, Geparden im offeneren, aber auch Jaguaren im dichteren Gelände frische Beute erfolgreich streitig zu machen.

Beim Anschneiden großer Kadaver von Elefanten, Nashörnern und Nilpferden sind die Vorteile nicht zu übersehen, die der Besitz der langen, gebogenen, an den Kanten gezähnelten und im Bezug zur Länge fast messerflachen oberen Eckzähne mit sich bringt. War einmal ein solcher Kadaver eines nicht von Carnivoren getöteten Dickhäuters verfügbar, so sollte er der Katze sehr lange Nahrung geliefert haben können, solange er von ihr verteidigt wurde.

Nachdem selbst Hyänen und Bären nicht nur Aas fressen, sondern gleichzeitig, in art- und lebensraum-spezifisch sehr unterschiedlichem Anteil, aktive Jäger sind, ist dies für *Homotherium* nicht anders anzunehmen. Der Körperbau erlaubt bei einem Überraschungsangriff schnellere Annäherung an eine Beute als bei *Megantereon*, so daß die dort zu machende Einschränkung bezüglich schnell fliehenden Wildes (vgl. Abschn. 2.5.4.) hier nicht ansteht. Das Problem des Tötens mit den gegenüber den rezenten großen Katzen viel bruchanfälligeren oberen Eckzähnen besteht jedoch für Dolchzahn- und Säbelzahnkatzen in ähnlicher Weise. So ist auch für die letzteren von den diversen Tötungsmethoden der Feliden allein der Biß in den Unterhalsbereich sehr großer Beute für eine biologische Kosten-Nutzen-Rechnung als ausreichend risikoarm einzustufen, mit dem im Zuge raschen, schneidenden Zurückziehens der Caninen mit Sägeschliffcharakter der Kante die großen Gefäße zerrissen werden können. Der neuerlich wieder von Palmqvist et al. (1996) favorisierte Biß in den Nacken scheidet unter diesem Aspekt sicher aus.

An nordamerikanischen Fundorten aufgedeckte Assoziationen von *Homotherium serum* mit Elefanten, und zwar fast nur Jungtieren, führten zur Folgerung einer Spezialisierung dieser Säbelzahnkatzen auf junge Elefanten der jeweils verfügbaren Arten (Zusammenstellung bei Marean 1989). Eine solche enge Spezialisierung auf Elefantenkälber setzt zum Auffinden jeweils geeigneter Angriffsziele viel weitere Streifzüge voraus als dies bei Katzen mit weiten Beutespektren der Fall ist. Die hier gezogene Folgerung aus dem Körperbau von *Homotherium* erfüllt dieses Postulat. Dies mag als weiteres Indiz für die prinzipielle Richtigkeit der These einer Elefantenspezialisierung gewertet werden.

In der Fauna von Untermaßfeld standen Kälber von *Mammuthus trogontherii* als Ziel aktiver Jagd zur Ernährungsbasis der Säbelzahnkatzen neben der Übernahme von Kadavern von anderen Carnivoren getöteter Beute zur Verfügung. Mit einer zusätzlichen Gelegenheitsorientierung auf Nashörner und Flußpferde ist zu rechnen.

Neben der Umbildung des oberen Canins zur Spezialwaffe und des Reißzahnpaares zu scharfen Fleischschneideklängen sind die starke Vergrößerung der Inzisiven und das funktionelle Einbeziehen des verkürzten unteren Canins in das Vordergebiß für die Säbelzahnkatze von Untermaßfeld charakteristisch [obwohl der *C. mand.* nicht, wie Rawn-Schatzinger (1983) für *Homotherium serum* betont, zu einem Teil des Inzisivenbogens geworden ist]. Zum Verständnis dieses umgestalteten Vordergebisses sind neben

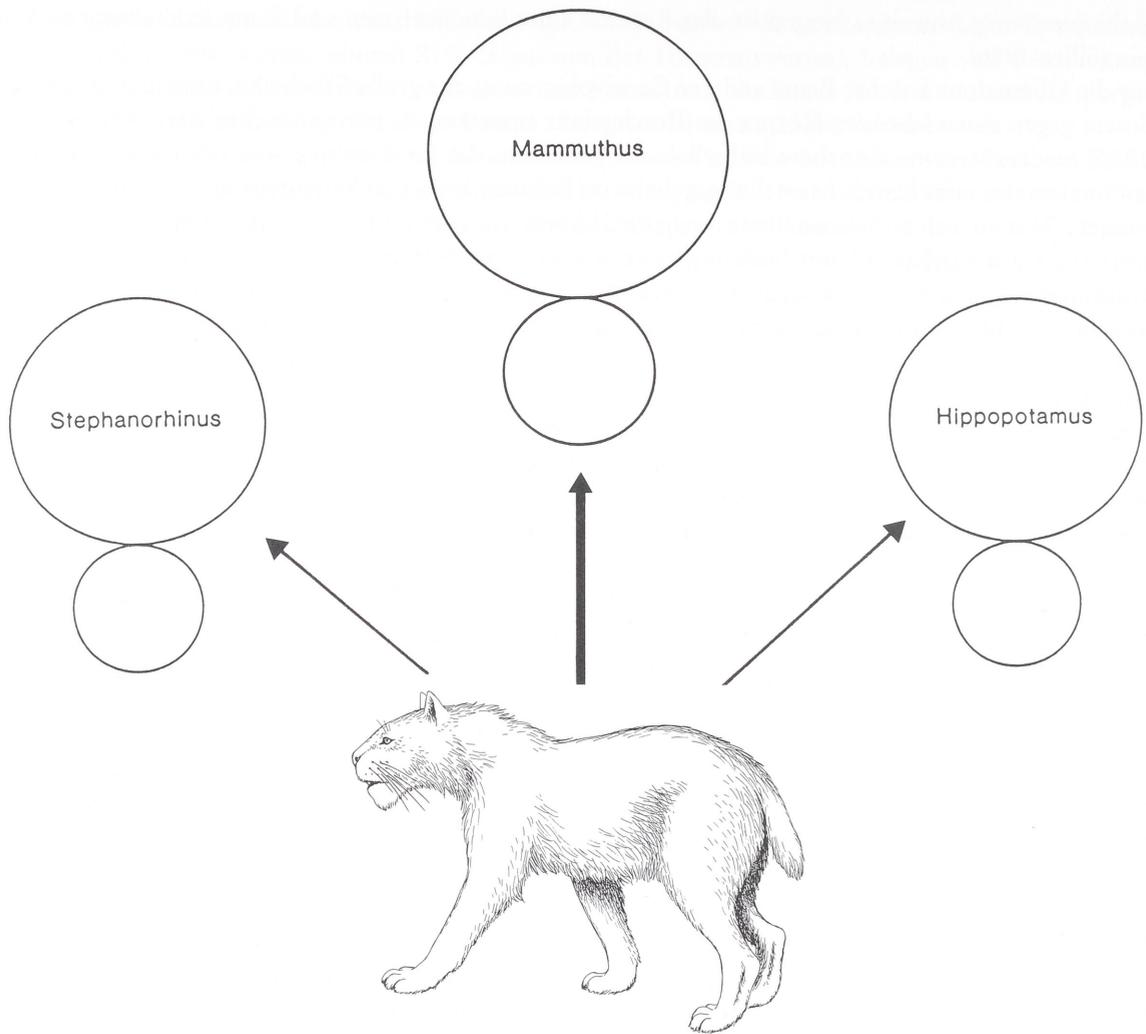


Abb. 18 Mutmaßliche Rolle von Herbivorenarten der Fauna von Untermaßfeld im Beutespektrum von *Homotherium crenatidens*; mutmaßlich wesentliche weitere Ernährungsbasis durch Kadaverübernahme. Erläuterung der Symbole s. Abb. 3.

seiner Einsatzmöglichkeit zum Abnagen von Fleischfetzen von Knochen im Blick auf das Verhalten rezentere Feliden an ihrer Beute zwei weitere, unterschiedliche Funktionen zu beachten (grundlegende Analyse bei Leyhausen 1973). Alle Katzen rupfen, je nach Verwandtschaftsgruppe mit unterschiedlicher Intensität, vor dem Anschneiden das Körpergefieder von Vögeln, teilweise auch lange Haare bei Säugtieren, indem sie mit dem Vordergebiss zufassen und die Federn oder Haare, unter Festhalten der Beute mit den Vorderpfoten, ausreißen und schließlich abschleudern. Die zweite wichtige Verhaltensform ist die Zerreißhandlung, mit der vor allem die Pantherkatzen mit dem Vordergebiss gehaltene Fleischstücke durch Hochziehen des Kopfes von der dabei wiederum mit den Vorderpfoten fixierten Beute abreißen. Diese Zerreißhandlung muß für die Säbelzahnkatzen zum Entnehmen von Muskelteilen aus sehr großen Kadavern von wesentlicher Bedeutung erscheinen, wie auch die langen Schneideklängen der Reißzähne vor allem bei umfangreichen, knochenfreien Fleischportionen erhöhten Nutzen bringen. Die mit der Behandlung der Beute nach dem Töten bzw. mit der Behandlung aufgefundener Kadaver funktionell verbundenen Gebißstrukturen der Säbelzahnkatzen unterstreichen so als weitere Indizien die Folgerungen zu ihrer Ernährungsweise.

### 3. Diskussion artübergreifender Aspekte

Aus den Schlußfolgerungen zu den einzelnen Arten ergibt sich in übergreifender Sicht eine Reihe weiterer Aspekte ökologischer und faunenevolutiver Natur. Um ihre Diskussion übersichtlich zu halten, wird sie im folgenden untergliedert zunächst in biogeographische Aspekte, dann in Aspekte zwischenartlicher Beziehungen der Feliden untereinander und darauf aufbauend Aspekte weiterer synökologischer Zusammenhänge unter Eingliederung auch der anderen Carnivoren und des Herbivorenspektrums der Fundstelle. Abschließend werden von den Feliden her Perspektiven nachfolgend zu erwartenden Faunenwandels erörtert.

#### 3.1. Biogeographische Aspekte

Für *Panthera onca gombaszoegensis* der Untermaßfeld-Population ist zum derzeitigen Kenntnisstand kein Indiz zu finden, das für einen außereuropäischen Einfluß spricht. Die Unterschiede zu *P. onca toscana*, der Form des oberen Villafranchiums, sind demzufolge als Ergebnis innerhalb Europas ablaufender Evolution anzusehen. Ab dem Epivillafranchium scheint von West- über Mittel- bis nach Südosteuropa eine einheitliche Jaguarpopulation bestanden zu haben, die bis zu ihrem Erlöschen gegen Ende des unteren Mittelpleistozäns keine faßbare Veränderung mehr erfuhr.

Für den Geparden von Untermaßfeld zeigt die Struktur der Symphysenregion des Unterkiefers klare Beziehungen zur im Norden Chinas ab Ende des Pliozäns belegten Population. Europäische Funde dieser Zeit erscheinen diesbezüglich noch ursprünglicher. Aus dem oberen Villafranchium ist das von hier faßbare Material nicht ausreichend aussagekräftig. Damit bleibt zunächst offen, ob sich dieser, möglicherweise einer Ausdünnung der Gepardenpopulation im Westen der Holarktis folgende Einfluß aus dem ostasiatischen Raum bereits früh im oberen Villafranchium bemerkbar machte oder erst gegen dessen Ende.

Die Kenntnis um *Puma pardoides* steht erst am Anfang, so daß zunächst eine Revision als *Panthera pardus* bestimmter Funde sowohl aus dem afrikanischen als auch aus dem asiatischen Raum erforderlich ist, ehe der Merkmalsvariation in verschiedenen Populationen zeitlich und räumlich nachgespürt werden kann.

Der Luchs von Untermaßfeld vermittelt zwischen den aus dem oberen Villafranchium der Toskana bekannten Tieren und den späteren südwest- und westeuropäischen Populationen der *pardinus*- und *spe-laeus*-Linien. Damit deuten sich für ihn westeuropäische Beziehungen an. Das spätere Auftreten wieder von größeren Luchsen mit *Lynx issiodorensis valdarnensis*-Affinität im unteren Mittelpleistozän von Mauer und Mosbach deutet an, daß während des Epivillafranchiums eine solche Population in einer anderen Region erhalten blieb, von der aus Mitteleuropa nach Verschwinden oder wenigstens starkem Ausdünnen der in Untermaßfeld repräsentierten Population neuerlich geprägt wurde, sei es durch Neubesiedlung, sei es durch kräftigen Genfluß.

Martinez Navarro u. Palmqvist (1995) werteten das Auftreten in pliozänen afrikanischen *Megantereon*-Populationen gefundener Zahnstrukturen im europäischen Unterpleistozän von Venta Micena (Spanien) und in Dmanisi (Georgien) als Ergebnis einer Neubesiedlung von Afrika her, mit der die bisherigen europäischen Populationen der Dolchzahnkatze abgelöst wurden. Pons Moyá (1987) hatte allerdings schon zuvor auf Formbeziehungen zu den nordchinesischen Nihewan-Dolchzahnkatzen hingewiesen. Die Ähnlichkeit südafrikanischer Tiere mit den letztgenannten aus Ostasien war bereits von Ewer (1955) aufgezeigt worden. Strukturelle Beziehungen europäischer *Megantereon*-Populationen des Epivillafranchiums, zu denen auch die Tiere aus Untermaßfeld gehören, lassen sich daher gleichermaßen mit Einflüssen aus Afrika wie mit solchen aus Ostasien verstehen. Die geographische Vermittlung kaukasischer Dolchzahnkatzen (Vekua 1996) läßt einen Genfluß, wenn nicht Populationserneuerung aus Ostasien mindestens so wahrscheinlich sein wie aus Afrika.

Vor allem die Schmalheit des oberen Eckzahns, aber auch relativ kleine Minimalzahngrößen deuten auch für *Homotherium crenatidens* aus Untermaßfeld Einflüsse aus dem asiatischen Raum an, treten doch solche Merkmalsausprägungen dort, aber nicht in Europa, schon im mittleren Villafranchium auf (Tadschikistan und Nordchina). Da das Fundmaterial sowohl der Dolchzahnkatze als auch der Säbelzahn-

katze aus dem oberen Villafranchium der Toskana diese Außenbeeinflussungen noch nicht erkennen läßt, ist mit dem Einsetzen dieser beidseitigen Merkmalsverschiebung erst im weiteren Verlauf des oberen Villafranchiums zu rechnen.

Zwei der sechs Felidenarten der in die Zeit vor rund einer Million Jahren zu datierenden Untermaßfeld-Fauna geben klar auf den asiatischen Teil der Paläarktis zu beziehende Einflüsse zu erkennen (*Acinonyx pardinensis*, *Homotherium crenatidens*), bei einer weiteren liegt ein Einfluß aus dieser Richtung wesentlich näher als aus dem afrikanischen Raum (*Megantereon cultridens*). Eine Art (*Lynx issiodorensis*) fügt sich in ein westeuropäisch orientiertes Evolutionsgeschehen ein. Die beiden restlichen Arten (*Panthera onca*, *Puma pardoides*) mögen regionale europäische Weiterentwicklungen darstellen.

Die Verbindungen aus der asiatischen Paläarktis belegenden Arten sind im Gegensatz zum kleinen, westeuropäische Affinitäten zeigenden Luchs sehr große Formen. Für sie ist im Vergleich zu rezenten Großfeliden mit erheblicher Wanderungspotenz zu rechnen. Von sibirischen Tigern (*Panthera tigris altaica*) sind sowohl innerhalb ihres normalen Aktionsraumes als auch bei Beuteknappheit aus diesem heraus Streifzüge bis zu 1000 km binnen weniger Wochen belegt (Mazak 1983). Ob es sich allerdings bei den Merkmalsausbreitungen Richtung Westen gegen Ende des oberen Villafranchiums um langfristig über stabile Populationen laufende Genflußerscheinungen oder um das Resultat realer Arealausweitungen asiatischer Populationen oder um Entwicklungen handelte, die beide Komponenten vereinigten, muß zum derzeitigen Kenntnisstand dahingestellt bleiben. Möglicherweise hat dieses Geschehen in den Populationen dreier großer Felidenarten etwas mit dem *Megaloceros*-Ausbreitungsereignis am Ende des Villafranchiums (Torre et al. 1992) zu tun, nachdem die Riesenhirsche dieser Gruppe als Kälber in das Beutespektrum des Geparden, als Adulte in das Spektrum der Dolchzahnkatze und wenigstens über diese beiden Arten auch in das Ernährungsschema der Säbelzahnkatze passen.

Von einem allgemeinen Ausbreitungsgeschehen um die Zeit vor einer Million Jahren (A. Turner 1992a, b) kann, wenigstens soweit es Feliden betrifft, kaum die Rede sein. Weder der Löwe (*Panthera leo fossilis*) noch der Leopard (*Panthera pardus*) dürfen schon für diese Zeit als nachgewiesen gelten, nachdem beide aus der Faunenliste von Vallonet zu streichen sind (vgl. Abschn. 2.1.4, 2.3.4.), was ferner für die Leopardennennung von Venta Micena gilt (vgl. Abschn. 2.3.4.). Wann der Leopard tatsächlich erstmals in Europa auftritt, verbirgt sich derzeit noch im Puma-Verwechslungsgeschehen (vgl. Abschn. 2.3.1.). Auch der Löwe ist im Epivillafranchium Europas noch lange nicht in Sicht. Früheste Nachweise mögen um 700 000 Jahre alt sein (Petralona, Griechenland/Kurtén u. Poulianos 1981; Tsoukala 1991).

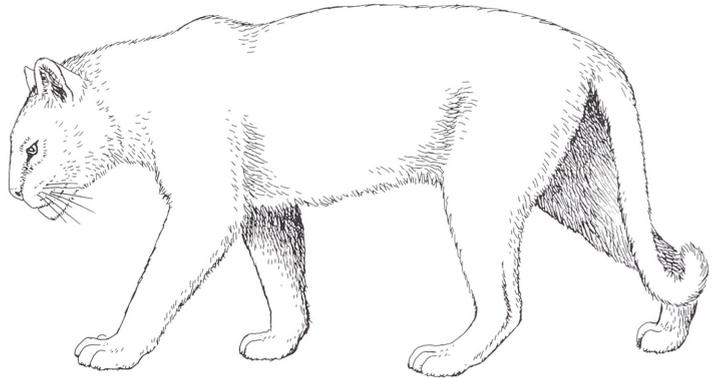
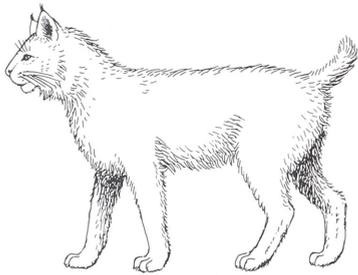
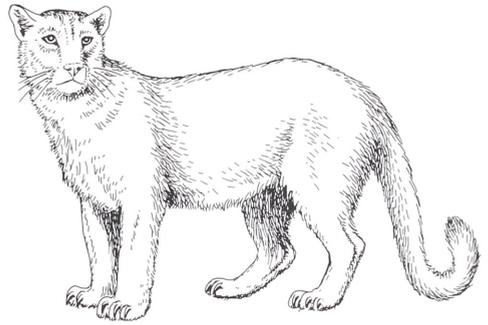
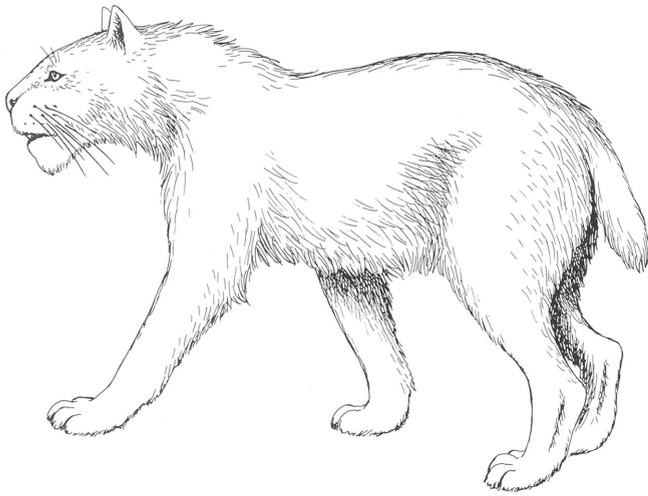
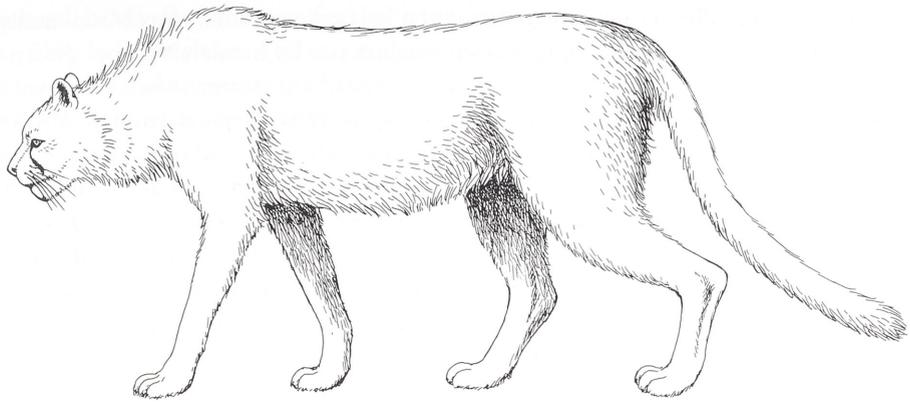
### 3.2. Aspekte der Felidengemeinschaft

In der Fauna von Untermaßfeld sind sechs mittelgroße und große Felidenarten dokumentiert. Eine siebte, kleine Art, nämlich die Wildkatze (*Felis silvestris*), ist unbedingt zu erwarten, fehlt aber bislang im Fossilbestand (zur Fossilgeschichte von *F. silvestris* in Europa s. Hemmer 1993b). Eine derartige Häufung von Arten im Umfeld eines Ortes findet in rezenten Faunen Parallelen. So leben im südostasiatischen Raum bis zu acht Felidenarten in der gleichen Region, in Südamerika bis zu sechs. Auch in den Savannenlandschaften Afrikas sind bis zu sechs Arten üblich, die selbst in kleineren Nationalparks nebeneinander vorkommen (vgl. Verbreitungskarten in Nowell u. Jackson 1996; für ostafrikanische Nationalparks Artenlisten in Williams 1967).

---

→

Abb. 19 Die Felidengemeinschaft von Untermaßfeld. Rekonstruktionszeichnungen in übereinstimmendem Maßstab und vereinheitlichender Darstellungsweise, Größenbezug auf das Fundmaterial von Untermaßfeld. – Oben: *Acinonyx pardinensis*, auf der Grundlage der Zeichnung von Kurtén (1968, Fig. 35); zweite Reihe links: *Homotherium crenatidens*, auf der auch für *H. crenatidens* zu übernehmenden Grundlage der *H. latidens*-Rekonstruktion von Mazak (1970, Fig. 4); zweite Reihe rechts: *Puma pardoides*, nach einem Bild des rezenten Pumas in den Hinterbeinproportionen geändert; dritte Reihe links: *Lynx issiodorensis*, auf der Grundlage der Zeichnung in Kurtén (1978, Fig. 8); dritte Reihe rechts: *Panthera onca gombaszoegensis*, auf der Grundlage eines Bildes des rezenten Jaguars; unten: *Megantereon cultridens*, auf der Grundlage der Zeichnung von Kurtén (1968, Fig. 28).



Die afrikanische Felidengemeinschaft der Savannen läßt erkennen, wie das Miteinander so vieler Arten einer Carnivorenfamilie auf limitiertem Raum möglich ist. Es handelt sich bei diesen sechs Arten um Löwe (*Panthera leo*), Leopard (*Panthera pardus*), Gepard (*Acinonyx jubatus*), Serval (*Leptailurus serval*), Karakal (*Caracal caracal*) und Falbkatze (*Felis silvestris*, *libyca*-Gruppe). Mittlere Gewichte des Löwen liegen bei 181/126 kg (Kruger-Park, Südafrika; erste Zahl: Männchen/zweite Zahl: Weibchen; diese und folgende Gewichtsdaten aus der Kompilation von Nowell u. Jackson 1996), des Leoparden bei 58/37,5 kg (Kruger-Park, Südafrika), des Geparden bei 43/38 kg, des Servals bei 11-13/9,7-11 kg, des Karakals bei 13/10 kg (Kap-Provinz, Südafrika), schließlich der Falbkatze bei 5/4 kg (Südafrika). Serval und Karakal haben die gleiche Größe, bevorzugen jedoch unterschiedliche Lebensräume, und ihre Beutespektren decken sich nur zum Teil. Der Serval ist auf die Nagetierjagd in feuchten Hochgrasfluren spezialisiert, der Karakal bevorzugt Trockenlandschaften und hat ein über Nagetiere hinaus bis zur Größe kleiner Antilopen reichendes Beutespektrum. Auch Leopard und Gepard sind größtmäßig voll miteinander vergleichbar, aber in ihrer Jagdmethode unterschiedlich spezialisiert. Hier steht der aus der Deckung heraus auf kurze Distanz angreifende Pirschjäger Leopard dem über Distanzen bis zu einigen hundert Metern aus dem Hochgeschwindigkeitslauf heraus Beute schlagenden Geparden gegenüber. Auch das Beutespektrum dieser beiden Arten zeigt eine gewisse Differenz. Andere Tötungstechnik limitiert die obere Beutegröße des Geparden stärker als diejenige des Leoparden (vgl. Abschn. 2.2.4. und 2.3.4.). Dies kommt im prozentualen Anteil der Thomsongazelle an der Beute von Gepard und Leopard im Serengeti-Park zum Ausdruck: 91% beim Geparden gegenüber 63% beim Leoparden (Schaller 1972). Die einen generalisierten Katzentyp vertretenden Arten Falbkatze und Leopard überschneiden sich größtmäßig (Gewicht) nicht mit den nächst größeren bzw. kleineren Arten (Falbkatze gegenüber Serval und Karakal, Leopard auf der einen Seite gegenüber den letztgenannten, auf der anderen gegenüber dem Löwen). Der Gewichtsquotient der Weibchen der jeweils nächst größeren Art zu den Männchen der kleineren Form liegt bei etwa 2-3.

Diesen afrikanischen Verhältnissen vergleichbar ist der Größenunterschied miteinander lebender Arten in asiatischen Faunen. Der Gewichtsquotient Katzen der größeren/Kater der kleineren Art liegt auch im Amur-Ussuri-Gebiet Ostasiens in der Artengemeinschaft Bengalkatze-Luchs-Leopard-Tiger bei 2-3; gleiches gilt für süd- und südostasiatische Faunen. Wo zwei Arten der gleichen Gewichtskategorie nebeneinander vorkommen, wie z.B. Nebelparder (*Neofelis nebulosa*) und asiatische Goldkatze (*Catopuma temmincki*), besetzen sie, wie bei den afrikanischen Formen, klar unterschiedliche ökologische Nischen.

Trotz derartiger Unterschiede der Körpergröße oder der Spezialisierung ist ein unmittelbares Konkurrenzverhältnis einander ähnlich großer Arten oder von Arten einander benachbarter Größenkategorien nicht zu übersehen. Eine radiotelemetrische Studie von Seidensticker (1976) im Chitawan-Park (Nepal) erfaßte das räumliche Verhältnis eines Tiger- und eines Leopardenweibchens in sich weit überlappenden Aktionsräumen (ca. 5-7 km<sup>2</sup> Fläche bei der Tigerin, ca. 3-6 km<sup>2</sup> bei der Leopardin). Von 66 weitgehend simultanen Standortbestimmungen beider Katzen befand sich die Leopardin nur in 14% der Fälle weniger als 500 m (minimal 100 m) von der Tigerin entfernt, in 23% 500 m bis 1 km, sonst weiter als 1 km. Die Bewegungen der Leopardin erschienen primär unabhängig vom Standort der Tigerin, wobei unterschiedliche Bevorzugung einzelner Landschaftstypen und Unterschiede der Aktivitätsperioden das Begegnungsrisiko zu minimieren schienen. Da die interspezifische Dominanz des Tigers in seinem gesamten Verbreitungsgebiet gewöhnlich den Leoparden auf lokaler Ebene verdrängt (Seidensticker l. c.; Heptner u. Sludskij 1980), erscheint eine solche unmittelbare Koexistenz nur möglich, wo die Biomasse potentieller Beutetiere sehr hoch ist, ein hoher Huftieranteil in der unteren Größenkategorie existiert und eine dichte Vegetation gute Deckung erlaubt (Seidensticker l. c.). Das Durchschnittsgewicht der Beutearten von Tiger und Leopard wurde für den Chitawan-Park als 97 gegen 28 kg gefunden.

Eaton (1979) erarbeitete aus der Sammlung zahlreicher Beobachtungen interspezifischer Auseinandersetzungen von Carnivoren der afrikanischen Savannen ein Hierarchieschema, das den Löwen dem Leoparden und dem Geparden klar überlegen sieht. Der Gepard wird auch vom Leoparden dominiert und bei Auseinandersetzungen in der Regel als Beute behandelt.

Die Grundaussagen solcher Beobachtungen sind auch für die unterpleistozäne Felidengemeinschaft von Untermaßfeld als gültig zu betrachten. Die einem generalisierten Felidentyp am nächsten kommenden Formen *Panthera onca gombaszoegensis* und *Puma pardoides* entsprechen mit einander wohl nahezu ausschließender Gewichtsvariation den Artenpaaren Tiger-Leopard bzw. Löwe-Leopard der Rezentfaunen. Mit diesen Parallelen ist auf klare Dominanz des Jaguars über den europäischen Puma zu schließen. Bei hoher Jaguardichte sollte die Pumapopulation im Jaguarlebensraum stark ausgedünnt worden sein. Eine unmittelbare Koexistenz ist für stark differenzierte unterpleistozäne Landschaften mit ausreichendem Angebot kleiner Huftiere zu erwarten.

Der große Gepard vermittelte gewichtsmäßig zwischen dem Puma und dem Jaguar. Weibliche Geparden sind im Größenbereich männlicher Pumas zu erwarten, Gepardenkater reichten in die Variation weiblicher Jaguare. Im Blick auf die dem rezenten Geparden vergleichbare strukturelle Spezialisierung und die Dominanz des Leoparden als dem rezenten Geparden gleich große Pantherkatze über den letzteren ist für den europäischen Jaguar klare interspezifische Dominanz über den unterpleistozänen Geparden in Ansatz zu bringen. Da dieser im Mittel größer als der europäische Puma war, sollte er jenem überwiegend rangüberlegen gewesen sein. Von der zu erwartend sehr unterschiedlichen Lebensraumbevorzugung des Jaguars und des Geparden her sollte von der interspezifischen Unterordnung des letzteren keine wesentliche Auswirkung auf die Populationsdichte ausgegangen sein. Für den Puma mag der Gepard in offener Landschaft über unmittelbare Beutekonkurrenz ein limitierender Faktor gewesen sein.

Wie in den heutigen afrikanischen Savannen die kleineren Arten Serval und Karakal neben Leopard und Gepard existieren und der Luchs in mehreren asiatischen Regionen gemeinsam mit Leopard oder Irbis (*Uncia uncia*) vorkommt, so sollte *Lynx issiodorensis* in der Werrallandschaft des Epivillafranchiums mit *Puma pardoides* den Aktionsraum geteilt haben können. Für die Luchs-Leopard oder Luchs-Irbis-Beziehung sind keine Beobachtungsdaten verfügbar, Verfolgung von Servalen durch Leoparden ist bekannt (Kingdon 1977). Entsprechend ist von einer Dominanz des europäischen Puma über den kleineren Luchs dieser Zeit auszugehen. Hohe Pumadichte mag eine Ausdünnung der Luchspopulation zur Folge gehabt haben, so wie in der Rezentfauna hohe Wolfsdichte den Luchsbestand stark mindert (Kompilation bei Hemmer 1993 c).

Dem Jaguar und dem Puma gegenüber unterschiedliche Spezialisierung des Nahrungserwerbs läßt die Dolchzahnkatze mit dem Jaguar in der Waldlandschaft in vergleichbarer Weise koexistenzfähig erscheinen wie in heutigen Faunen Serval und Karakal, Leopard und Gepard oder Nebelparder und asiatische Goldkatze. Wie die Rezentanalyse für Leopard und Gepard zeigt (Eaton 1979), ist auch in einem solchen Fall unterschiedlicher Rang in der interspezifischen Hierarchie anzunehmen. Im Fall von *Megantereon cultridens* ist an einer Dominanz über den Jaguar kaum zu zweifeln (vgl. Abschn. 2.5.4.). Hohe Dichte einer Population von Dolchzahnkatzen sollte dann die Populationsdichte des Jaguars nur solange nicht negativ beeinflußt haben, als ausreichend Großbeute erreichbar und damit eine Kadaverübernahme von Jaguaren nicht essentiell für die Ernährung war.

Eine prinzipielle Rangüberlegenheit von *Megantereon cultridens* über *Acinonyx pardinensis* ist in Anbetracht stark trennender Lebensraumbevorzugung als kaum bedeutsam für die Entwicklung der Populationen beider Arten einzuschätzen. Für den Puma ist im Lebensraum Wald Negativbeeinflussung durch die Dolchzahnkatze in Rechnung zu stellen.

Die hinsichtlich der Tötungs- und damit Beutespezialisierung vergleichbaren Arten *Megantereon cultridens* und *Homotherium crenatidens* belegen zwei benachbarte Größenkategorien, sind also schon von dieser Seite her als unmittelbar koexistenzfähig zu betrachten. Hinzu kommt eine erheblich verschiedene lokomotorische Anpassung; unterschiedliche Lebensraumbevorzugung ist damit zusätzlich zu vermuten, mit einer Tendenz der Dolchzahnkatze zum dichteren Wald, der Säbelzahnkatze zur offeneren Landschaft. Der Größenunterschied weist den Vergleichsbefunden an rezenten Feliden zufolge der Säbelzahnkatze interspezifische Dominanz zu. In Abhängigkeit von Lebensraum und Verfügbarkeit für beide Arten interessanter Beute kann mit einer wenigstens marginalen, negativen Auswirkung hoher Populationsdichte der Säbelzahnkatze auf das Vorkommen der Dolchzahnkatze gerechnet werden.

In Anbetracht sowohl der größeren Körpermasse als auch des Bedrohungspotentials durch die Eckzähne von *Homotherium crenatidens* (vgl. Abschn. 2.6.4.) ist diese Art auch dem Jaguar gegenüber als eindeutig überlegen einzustufen, so daß die Säbelzahnkatze sicher an der Spitze der interspezifischen Felidenhierarchie in der Fauna des unterpleistozänen Werragebietes stand. Das gesamte Spezialisierungsmosaik der Säbelzahnkatze legt den Schluß auf für den Nahrungserwerb notwendigerweise weit größere Aktionsräume im Vergleich zu Gepard und Jaguar nahe. Ob dies allerdings geringere Populationsdichte und damit verringerten potentiellen Negativeinfluß auf die Populationen der letztgenannten Arten zu Folge hatte, ist von der Fähigkeit der Säbelzahnkatze zur Vergesellschaftung abhängig. Hierzu sind vor allem Kenntnisse des noch nicht untersuchten Cephalisationsniveaus erforderlich (Hemmer 1978b). Um eine Beuteübernahme von den anderen Großfeliden als wesentlichen Ernährungsbeitrag sichern zu können, die im Blick auf Lebensraum und dort erzielbaren hohen Jagderfolg viel stärker den Geparden als den Jaguar betroffen haben sollte, ist eine rückkoppelnd ausbalancierte, aufeinander bezogene Dichte der *Homotherium crenatidens*- und *Acinonyx pardinensis*-Populationen zu erwarten.

Der aktuelle Fundbestand von Untermaßfeld ist bei der insgesamt äußerst geringen Mindestindividuenzahl der Feliden nur mit großem Vorbehalt hinsichtlich der Populationsdichten der einzelnen Arten zu interpretieren, zumal zur gesamten Akkumulation der Kadaverreste ein in seiner Größe unbekannter Zeitfaktor in Ansatz zu bringen ist. Daß unter mindestens 14 Individuen aller Arten allein fünf Jaguare vertreten sind, läßt sich aus der wahrscheinlichen Bevorzugung von Flußuferwäldern und Überschwemmungsflächen auch durch die europäische Form von *Panthera onca* verstehen. Für keine der anderen Arten war das Einschwemmungsgebiet im Werratal so zentraler Lebensraum wie gerade für den Jaguar. Populationsdichten rezenter Jaguare reichen in optimalen Habitaten bis 4,5 Individuen pro 100 km<sup>2</sup> (diese und folgende Angaben aus der Kompilation von Nowell u. Jackson 1996), Dichten von Tigerpopulationen unter günstigsten Voraussetzungen bis zu 12/100 km<sup>2</sup>.

Wo der tigergroße europäische Jaguar sehr häufig war, kann nicht mit einer gleichzeitig hohen Populationsdichte des europäischen Pumas gerechnet werden. Dichteobergrenzen rezenter Arten seiner Größe reichen von 7/100 km<sup>2</sup> (*Puma concolor*) über 20/100 km<sup>2</sup> (*Panthera pardus*, Südasien) bis 30/100 km<sup>2</sup> (*Panthera pardus*, Afrika), Minimaldichten gehen weit unter 1/100 km<sup>2</sup> (*Puma concolor*). Das zufällige Fundverhältnis *Panthera onca gombaszoegensis* : *Puma pardoides* in Untermaßfeld ist daher sowohl in Anbetracht der zentralen Habitatsituation als auch in Anbetracht der interspezifischen Dominanz des Jaguars unauffällig (5:1). Ebenfalls unauffällig ist die Fundhäufigkeit von *Lynx issiodorensis* im Blick auf Populationsdichten des Nordluchses zwischen 0,3/100 km<sup>2</sup> und 19/100 km<sup>2</sup> (zwei Tiere).

Der Fund von Resten möglicherweise nur eines einzigen Geparden ordnet sich in den Erwartungsrahmen ein. Nur bei saisonalen Verdichtungen in geeigneten ostafrikanischen Lebensräumen entstehen Populationsdichten von *Acinonyx jubatus* bis zu 17/100 km<sup>2</sup>, während sie sonst meist nicht über 2/100 km<sup>2</sup> hinausgehen. Im Einzugsgebiet der Untermaßfeld-Fundstelle hatte der Gepard im Blick auf die Häufigkeit der Jaguarfunde sicherlich auch nur einen Teil seiner Aktionsräume.

Vergleichsdaten für die Dolchzahn- und Säbelzahnkatze sind aus rezenten Faunen nicht zu erhalten. Eine Zahl von mindestens 3 Individuen der letzteren Art, wie in Untermaßfeld geborgen, erscheint allerdings im Blick auf die Zahl der hier dokumentierten Jaguare, aber auch der anderen Feliden ungewöhnlich, wenn es auch beim geselligen afrikanischen Löwen Populationsdichten bis zu 30/100 km<sup>2</sup> gibt, die im optimalen Lebensraum damit für eine Katze dieser Körpergröße grundsätzlich möglich sind. Unter Berücksichtigung des besonders häufigen Auftretens aassressender Carnivoren im Fundbestand ist die relative Häufung der Säbelzahnkatze allerdings verständlich.

### 3.3. Aspekte der Carnivoren-Herbivoren-Gemeinschaft

Die hohe Zahl großer Feliden wird in der Fauna von Untermaßfeld von weiteren Großcarnivoren ergänzt, für deren Ernährung andererseits eine durchaus beträchtliche Anzahl von Herbivoren verfügbar ist. Im Vergleich zu rezenten Großsäugerfaunen geographisch eng limitierter Gebiete muß insgesamt von einer sehr reichhaltigen Fauna gesprochen werden, die nur von afrikanischen Savannenfaunen über-

troffen wird. Von Van Valkenburgh (1985) zusammengestellte Zahlen verdeutlichen dies (bezogen auf Carnivorenarten über 7kg und auf Herbivorenarten über 5kg Körpergewicht):

- Montaner Nadelwald der gemäßigten Zone (Yellowstone-Park, USA): 3 Feliden-, 7 weitere Carnivoren- und 6 Herbivorenarten.
- Grassavanne und parkartige Waldsavanne Afrikas (Serengeti-Park, Tansania): 5 Feliden-, 8 weitere Carnivoren- und 24 Herbivorenarten.
- Monsun-Galeriewald Südasiens (Chitawan-Park, Nepal): 3 Feliden-, 5 weitere Carnivoren- und 8 Herbivorenarten.
- Immergrüner Tiefland-Regenwald Südostasiens (Malaysia): 5 Feliden-, 3 weitere Carnivoren- und 11 Herbivorenarten.
- Demgegenüber Untermaßfeld (nach den Gewichtsgrenzkriterien Van Valkenburghs l. c. Carnivoren einschließlich Dachs, Herbivoren vor näherer Größenbestimmung ausschließlich Leporiden): 6 Feliden-, 5 weitere Carnivoren- und 12 Herbivorenarten. Die sehr hohe Vielfalt der Feliden und anderer Carnivoren findet unterschiedliche ökologische Nischen durch unterschiedliche Körpergrößen, unterschiedliche lokomotorische Spezialisierung (der von Van Valkenburgh l. c. besonders betonte Grund der Diversifikation) und unterschiedliche Gebißstrukturen.

Um für die Rolle der Feliden in der Großtiergemeinschaft von Untermaßfeld ein Gesamtbild erkennen zu können, sind zunächst ergänzende Vorstellungen zur Lebensweise der übrigen Carnivoren notwendig. Da das daraus zu erarbeitende synökologische Schema auf die für die größeren Säugetiere wesentlichen Carnivorenarten ab 15kg Körpergewicht beschränkt werden soll, handelt es sich um folgende Arten: *Pachycrocuta brevirostris*, *Xenocyon lycaonoides*, *Canis lupus mosbachensis* und *Ursus rodei*.

Die methodisch wie auch immer erhaltene Gewichtsangabe von Palmqvist et al. (1996) für *Pachycrocuta brevirostris*, 57,8 bis 70,7kg, angesichts der Darstellung dieser Art durch A. Turner u. Antón (1996) als *Crocuta crocuta* (Gewicht nach Haltenorth u. Diller 1977: 55-85kg) größtmäßig deutlich überlegen, ist sicher falsch. Unter Bezug auf Skelettmaße (A. Turner u. Antón l. c.) und Rezentgewichte der verwandten Arten *Hyaena brunnea* und *H. hyaena* (Haltenorth u. Diller l. c.) sind Körpergewichte von *Pachycrocuta brevirostris* im weiten Bereich zwischen 100 und 150kg kaum unrealistisch. Die dem Leoparden gewichtsentsprechende *Hyaena brunnea* ordnet sich im interspezifischen Rang unter jenem ein (Eaton 1978), dominiert aber den ebenfalls ähnlich großen Geparden. Die Übertragung dieser Rezentbeobachtungen auf die Gemeinschaft der Carnivoren von Untermaßfeld sieht *Pachycrocuta brevirostris* im Gewichtsbereich von *Panthera onca gombaszoegensis*. So ist der Jaguar als dominant gegenüber der Hyäne anzusetzen, die ihrerseits den Geparden dominieren konnte. Ohne Zweifel war die Säbelzahnkatze der Hyäne klar überlegen, die Dolchzahnkatze sollte es ebenfalls gewesen sein. Im Gegensatz zur Tüpfelhyäne (*Crocuta crocuta*), die regional unterschiedlich bis zu 95,5% der von ihr verzehrten Tiere selbst erjagt, übernimmt die Braune Hyäne (*Hyaena brunnea*) 95,8% der Vertebratenkadaver ihrer Nahrung als Aas; auch die Streifenhyäne agiert nahezu ausschließlich als Aasfresser. Im Gegensatz zu *Crocuta crocuta* sind die beiden *Hyaena*-Arten gewöhnlich auch ungesellig (Mills 1978). Entgegen Vorstellungen von A. Turner u. Antón (1996) gibt es kein schlüssiges Indiz, das für *Pachycrocuta brevirostris* ein anderes Verhalten als das der rezenten Braunen Hyäne wahrscheinlich macht. Übereinstimmend hierzu leiten Palmqvist et al. (1996) für *Pachycrocuta brevirostris* aus der Verteilung des Herbivorenmaterials von Venta Micena eine Lebensweise als Aasfresser ab. Die hohe Befähigung der Tüpfelhyäne zur Vergesellschaftung erscheint als Funktion ihrer hohen Cephalisation, die diejenige von *Hyaena hyaena* weit übertrifft (Hemmer 1978b). Für *Pachycrocuta* sind keine diesbezüglichen Daten verfügbar.

Die Cephalisation der *Xenocyon*-Formen liegt ebenfalls noch im Dunkeln. Im Vergleich zu rezenten und fossilen Großcaniden (*Canis lupus*, Nordwolf-Populationen, *Lycaon pictus*, *Canis dirus*) mit hoher Stufe der Hirnentwicklung und – bei den rezenten Arten – hoher Fähigkeit zur Sozialisierung mag dies auch schon für *Xenocyon* erwartet werden. Die Position in der interspezifischen Hierarchie der Carnivoren ist von der Vergesellschaftung abhängig. Als Einzeljäger ordnet sich der *Xenocyon* wohl verwandte Hyänenhund (*Lycaon pictus*) in den afrikanischen Savannen noch dem Geparden unter und rangiert nur über der Streifenhyäne, im großen Rudel dominiert er sogar einzelne Löwen (Eaton 1979). Da

*Xenocyon lycaonoides* weit größer als die letztere, rezente Art war, bei keinem der anderen Carnivoren von Untermaßfeld aber der Schluß auf Gruppenleben naheliegt, ist in ihm der selbst einzelne Säbelzahnkatzen dominierende Top-Carnivor dieser Fauna zu vermuten, wenn Cephalisationsstudien tatsächlich einen Hinweis auf seine Fähigkeit zur umfangreichen Vergesellschaftung geben. In Abbildung 20 wird Rudelverhalten angenommen, aus Gründen der Übersichtlichkeit die dann unbedingt zu erwartende interspezifische Überlegenheit aber nur für die beiden benachbart dargestellten Arten angedeutet. Im Blick auf das umfangreiche, vergleichsweise sehr große Arten einbeziehende Beutespektrum des Hyänenhundes (Kingdon 1977) ist im Fall der Rudeljagd für *Xenocyon lycaonoides* selbst der Angriff auf Nashörner, Flußpferde und junge Elefanten zu erwarten.

*Canis lupus mosbachensis* ist ein kleiner Wolf, der eher mit den kleinen, rezenten Südwölfen (zum Begriff s. Hemmer 1983) zu vergleichen ist als mit den großen, rezenten Wölfen der Holarktis (der Verfasser sieht sich im Blick auf Genflußerscheinungen selbst zwischen den gut getrennt geglaubten rezenten Arten der Gattung *Canis* – hierzu Hemmer 1997 – nicht in der Lage, einer Abtrennung der Wölfe des europäischen Unter- und unteren Mittelpleistozäns auf dem Artniveau als *Canis mosbachensis* zu folgen). Indische Wölfe (*Canis lupus pallipes*) sind Bewohner trockener Regionen und von Parklandschaften und gehen mit ihrem normalen Beutespektrum neben Kleintieren nicht über die Größe von Gazellen und Hirschziegentantilopen hinaus; sie bilden keine großen Rudel (Shahi 1983). Israelische Südwölfe (*C. lupus pallipes* und *C. lupus arabs*) erbeuten Hasen, Nagetiere und Steinhühner, sie fressen Aas, jagen aber nur selten Gazellen (Mendelssohn 1982). Für die Wölfe von Untermaßfeld ist ähnliches Verhalten anzunehmen. Mit Angriffen auf größere Beutearten als maximal *Cervus nestii* ist nicht zu rechnen, Orientierung zu Kadaverresten aus der Beute der größeren Carnivoren dürfte, vergleichbar auch dem Verhalten von Schakalen und Kojoten, eine wichtige Ernährungsrolle gespielt haben.

Auch der Bär von Untermaßfeld ist, was den tierischen Anteil seiner Nahrung betrifft, prinzipiell als opportunistischer Aasfresser zu betrachten, wie es für rezente Bären gilt (z.B. Herrero 1978). Eigene Jagdbeute reicht bei *Ursus arctos* in Europa bis zur Größe von Elchen, sie erscheint in der Regel aber wohl nicht essentiell, wenn Waldfrüchte in ausreichendem Maße zur Verfügung stehen (Jakubiec 1993). Dies dürfte auf den Bären von Untermaßfeld übertragbar sein.

Die unter allen Carnivoren besondere Fundhäufigkeit der Hyäne, des Bären und des Wolfes betrifft in allen Fällen Arten, für die Aas besondere Bedeutung in der Ernährung besessen haben mußte. Eine Akkumulation gerade solcher Formen ist aus der Genese der Fundstelle (R.-D. Kahlke 1997) sehr verständlich. Die unter den Feliden überraschend gute Belegung von *Homotherium crenatidens* ist unter diesem Aspekt wiederum als Indiz auch für eine die Rolle der Kadaverübernahme in der Ernährung der Säbelzahnkatze wertbar.

Marean (1989) machte auf den Unterschied der funktionellen Effizienz des Kadaververzehr und der Effizienz des reinen Fleischverzehr aufmerksam. Unter ersterer ist die Geschwindigkeit und Vollständigkeit zu verstehen, mit der sowohl Fleisch als auch innerhalb von Knochen gelegenes Gewebe vertilgt werden, unter letzterer entsprechend die Geschwindigkeit und Vollständigkeit des Verzehr nur des Fleischanteils eines Kadavers. Die Kadaververzehreffizienz ist von der Gebißstruktur und der Beißkraft abhängig, die Fleischverzehreffizienz mehr von der Gebißstruktur. Gepard, Dolchzahnkatze und in besonderem Maße Säbelzahnkatze sind zur raschen Fleischnutzung in der Lage, aber wenig bis nicht zur Knochennutzung. Jaguar, Puma und Luchs haben moderate Fähigkeiten zum Zerbeißen von Knochen, bringen aber auch nur moderate Leistung beim Fleischverzehr. Hyänen sind auf Aufbrechen von Knochen spezialisiert, können also die von den Fleischspezialisten hinterlassenen Kadaverteile bestens nutzen.

Nach der im Rezentbezug zu erwartenden hohen Jagderfolgsrate von *Acinonyx pardinensis* ist in Verbindung mit der ebenso zu erwartenden tiefen Position in der interspezifischen Carnivorenhierarchie der Gepard als wichtigster Produzent von Kadavern in der Lebensgemeinschaft von Untermaßfeld zu klassifizieren. Von der frischen Beute vertrieben, konnte er in der offenen Landschaft vor allem *Homotherium crenatidens* mit Nahrung versorgen, aber auch schon unmittelbar *Pachycrocuta brevirostris*, in der Parklandschaft weiterhin *Panthera onca gombaszoegensis* und eventuell *Megantereon cultridens*.

Nach der Fleischnutzung solcher Kadaver durch die Säbelzahnkatze blieben wesentliche Anteile für die Hyäne und den Wolf zur Verfügung, geringere, aber immer noch bedeutsame Reste für diese Aasfresser auch nach der Nutzung durch den Jaguar. *Xenocyon lycaonoides* konnte im Falle der Rudelbildung dem Geparden – und nicht nur diesem – ebenfalls Kadaver entziehen, hinterließ aber wohl kaum noch für *Canis lupus mosbachensis* nutzbare Reste.

In der Waldlandschaft, in der sich die Hyäne nur selten eingefunden haben dürfte, standen als Kadaverproduzenten der Jaguar und, wohl in geringerem Umfang, die Dolchzahnkatze bereit. Als Fleischnutzer von dem Jaguar abgejagten Kadavern konnte die Dolchzahnkatze agieren. Danach verbleibende Reste waren vom Bären auswertbar, aber auch von Wildschweinen und Kleincarnivoren.

Trotz seiner wahrscheinlichen Position nur im Mittelfeld der Carnivorenhierarchie erlaubte seine zum Sprintlauf spezialisierte Körperstruktur dem Geparden über hohen Jagderfolg sicher eine erfolgreiche Einnischung in dieser Carnivorengemeinschaft. *Puma pardoides* mußte als körperbaulich unspezialisierte Katze in noch tieferer Stellung innerhalb der interspezifischen Hierarchie zum Einnischungserfolg über andere Möglichkeiten der Beutesicherung verfügen. Der in Nordamerika in Lebensgemeinschaft mit Bären, Wölfen und Kojoten existierende amerikanische Puma (*Puma concolor*) verbirgt Kadaverreste durch Abdecken mit im Umfeld des Freßplatzes bewegbarem Material (Young u. Goldman 1946; Nowell u. Jackson 1996). Dies ist auch für den europäischen Puma denkbar. Im Blick auf seine *Puma concolor* gegenüber offensichtlich mindere Sprungbefähigung erscheint *Puma pardoides* dem Leoparden vergleichbarer. Dies läßt an eine Parallele der Beutesicherung zu *Panthera pardus* denken. Leoparden der afrikanischen Savannenlandschaften schalten konkurrierende Großcarnivoren dadurch von der Übernahme der Beute aus, daß sie diese in das Astwerk von Bäumen schleppen. In diesem Fall würde *Puma pardoides* als potentieller Beutelieferant für andere große, zum Klettern in entsprechende Höhen zu schwere oder dazu lokomotorisch nicht befähigte Carnivoren ausscheiden. Luchsbeute mag von Fall zu Fall nicht nur für die größeren Carnivoren übernehmbar gewesen sein, sondern nach Verlassen auch dem Wolf zur Verfügung gestanden haben, wenn er den Luchseinstand durchstreifte. Eine Dominanz des Wolfes über den Luchs, wie im Fall der rezenten Nordluchse und Nordwölfe, ist infolge des geringeren Größenunterschiedes beider Arten in der Fauna von Untermaßfeld kaum zu erwarten.

Die für die Felidenarten diskutierten und zusammengestellten Beutespektren (Abb. 3, 11, 14, 15, 17, 18) werden mit den oben für die anderen Großcarnivoren abgeleiteten Vorstellungen zum Beuteschlagen oder zur Kadaverübernahme und der wahrscheinlichen Stellung der Arten in der interspezifischen Carnivorenhierarchie (vgl. Abschn. 3.2. und oben) zu einem synökologischen Gesamtschema vereinigt (Abb. 20).

Um die prinzipielle Stimmigkeit dieses Ansatzes zu verifizieren oder zu falsifizieren, ist ein Blick auf die Genese der Kadaverakkumulation von Untermaßfeld notwendig, wie sie von R.-D. Kahlke (1997) dargestellt wurde. Die in der Fundmasse besonders stark repräsentierten Arten lassen zentrale Teile ihrer Aktionsräume im unmittelbaren Überschwemmungsbereich des Hochflutgeschehens erwarten. Da ausgesprochene Waldformen unter den Landschnecken fast vollständig fehlen, und die als typische Waldformen zu betrachtenden Arten Wildschwein und Reh in relativ geringem Umfang vorliegen, kann an dieser Stelle des Werratales nicht mit großflächiger Bewaldung gerechnet werden. Die von R.-D. Kahlke (1997) kompilierten Befunde lassen an eine Talaue mit Au- oder Galeriewaldflecken zwischen weiten Grasflächen mit kurzwüchsigen Kräutern denken, die ihrerseits durch die Aktivität der häufigen Flußpferde geschaffen bzw. begünstigt erscheinen (C. Turner 1975). Es kann nicht angenommen werden, daß sämtliche Kadaver der in dieser überwiegend offenen Landschaft von Carnivoren gerissenen Beutetiere aus ihr heraus verschleppt wurden. Es ist also zu erwarten, daß sich zu jedem Zeitpunkt in der Talaue Kadaver bzw. deren Reste in sukzessiven Stadien der Dekomposition befanden, die wenigstens teilweise von Hochflutereignissen mitgerissen und verschwemmt werden konnten.

Unter dieser Prämisse sollte sich die aus den Präferenzen vor allem der verschiedenen Felidenarten als den in dieser Lebensgemeinschaft wichtigsten aktiven Jägern ergebende Altersverteilung der Beutetiere in einer flutverursachten Kadaverakkumulation spiegeln. Ist die in Abb. 20 dargestellte synökologische Hypothese in ihren Grundzügen richtig, so müßten die dort aufgezeigten Anteile der Angriffe bevor-

zugt nur auf Jungtiere der verschiedenen Herbivorenarten und die realen Jungtieranteile der jeweiligen Arten signifikant miteinander korrelieren. In diese Prüfung wurden die 10 dargestellten Arten der Huftiere und Elefanten einbezogen. Verrechnet wurde jeweils die Zahl der in Abb. 20 auf Jungtiere gerichteten Erbeutungspfeile in % der Gesamtpfeilzahl auf diese Art als die eine Variable und der Anteil juveniler und subadulter Individuen an der jeweiligen Mindestindividuenzahl (Daten nach R.-D. Kahlke 1997 und schriftl. Mitt.) als die andere. Der resultierende Korrelationskoeffizientenwert  $r = 0,68$  ist bei 5% Irrtumswahrscheinlichkeit signifikant. Der Grundansatz erscheint damit im wesentlichen bestätigt. Aus der Stärke des Zusammenhangs beider Variablen folgt ein Bestimmtheitsmaß von 46%, das heißt, größenordnungsmäßig gegen die Hälfte der in Untermaßfeld zusammengeschwemmten Reste wenigstens der Huftiere stammt wahrscheinlich von im Einzugsgebiet des Hochflutgeschehens lagernden Carnivorenrisen. Über die Hälfte der Fundindividuen mag dann Opfer der Flut selbst sein. Positive Korrelation des Adultgewichtes und des Jungtieranteils der Herbivorenarten der Fauna von Venta Micena werten in vergleichbarer Weise Palmqvist et al. (1996) als Resultat der Genese durch Carnivorenaktivität.

Versteht man einen so beachtlichen Anteil der Fundstücke als Reste von Carnivorenbeute, so wird der offensichtlich von der Körpergröße abhängige Anteil isolierter Funde (im Unterschied zu offensichtlichen und rekonstruierten Verbandfunden, R.-D. Kahlke 1997) verständlich: isolierte Funde in % der jeweiligen Gesamtfundzahl (bei Arten mit jeweils über 300 Fundstücken) bei *Cervus nestii* 91,0%, bei *Eucladoceros giulii* 75,3%, bei *Bison menneri* 65, % bei *Hippopotamus amphibius* 41,9%. Je größer ein Beutetier ist, desto länger ist die Zeit bis zur vollständigen Dekomposition durch beteiligte Carnivoren anzusetzen (vgl. Blumenschine 1987), desto höher ist zu einem Zeitpunkt X, hier ein Hochflutereignis, die Wahrscheinlichkeit, noch abgestuft umfangreich artikulierte Kadaverteile vorzufinden.

Die offenbar relativ große Häufigkeit von Dickhäutern, vor allem Nashorn und Flußpferd, des Bisons, zweier Hirscharten und letztlich eines Equiden erfüllt die in Abbildung 20 zum Ausdruck kommenden Ernährungsansprüche der Gemeinschaft aus Feliden und anderen Großcarnivoren. Sie ermöglicht prinzipiell das Funktionieren einer so weit diversifizierten Räuber- und Beutegemeinschaft.

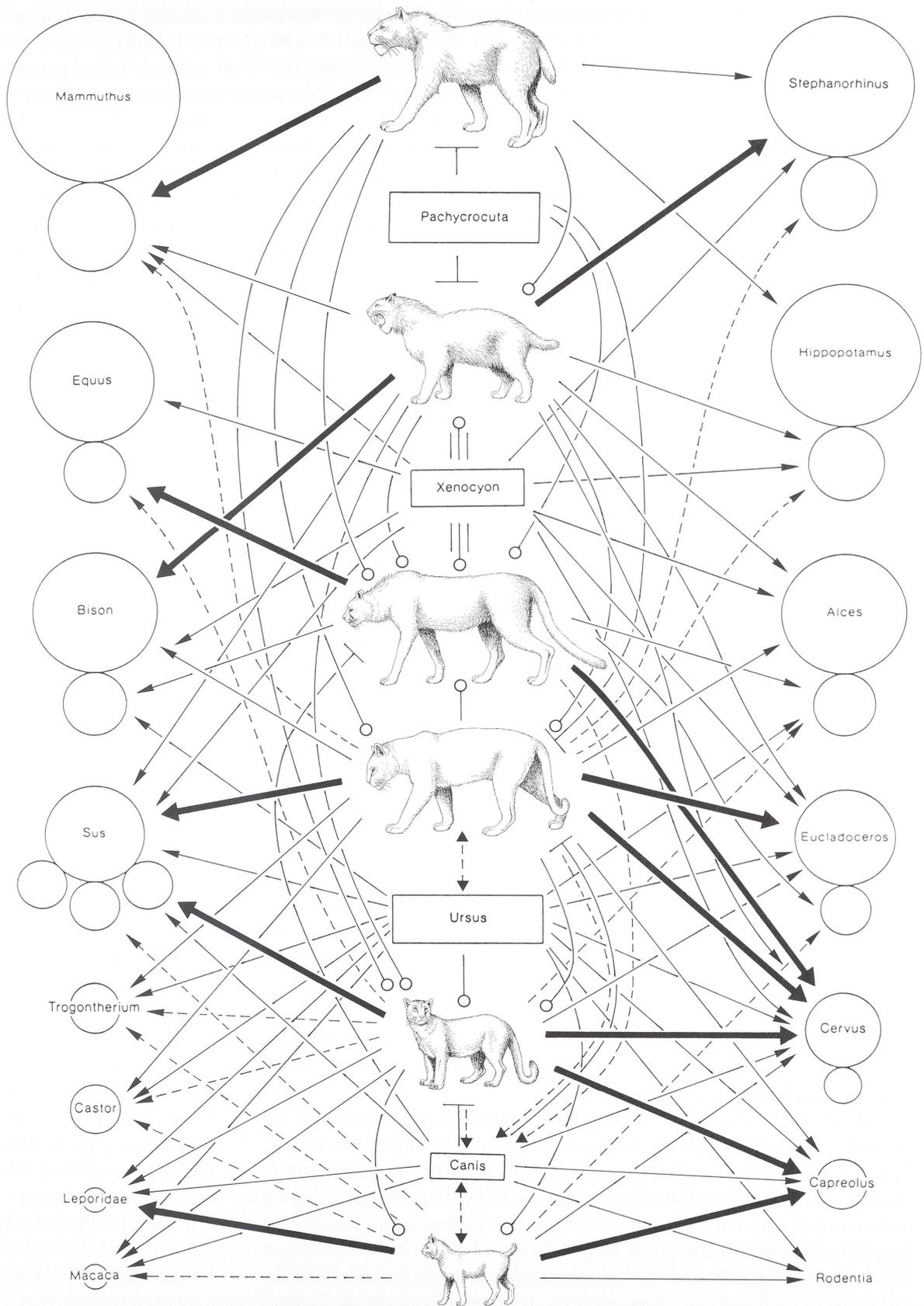
### 3.4. Faunenevolutive Perspektiven

Destabilisierung einer im Fließgleichgewicht befindlichen Großsäugerfauna wie in Untermaßfeld ist durch die Lebensgrundlagen ihrer Mitglieder sukzessiv ändernde Klimaverschiebungen und durch das Hinzukommen weiterer, konkurrenzfähiger Carnivorenarten zu erreichen. Die komplexe Fauna von Untermaßfeld steht an der Grenze solchen Geschehens.

Ihre Einordnung an die Basis der Jaramillo-Polarität mit der Datierung auf etwa eine Million Jahre (R.-D. Kahlke 1997) setzt die Untermaßfeld-Fauna an den Beginn zunehmender Lößablagerungen vor der wenig später liegenden ersten bedeutsamen Glazialphase Europas (Kompilation bei A. Turner 1992a). Zunehmend trockenkaltes Klima mußte die Bewohner offener Landschaften begünstigen. Unter den Feliden dürfte davon zuerst der Lebensraum der Dolchzahnkatze eingeschränkt worden sein. Flußufer-

→

Abb. 20 Schema mutmaßlicher interspezifischer Beziehungen der Carnivoren von Untermaßfeld untereinander und zu ihrer Beute. Erläuterungen zu den Symbolen der Herbivoren und den die Räuber-Beute-Beziehung andeutenden Pfeilen wie für Abb. 3. Symbolisierung der neben den Feliden beteiligten Carnivoren als Rechtecke nach Größenkategorien (ab Luchsgröße, d. h. unter Ausschluß des Dachses und weiterer in der Fauna zu erwartender kleinerer Arten). Auf eine Differenzierung der von diesen Arten ausgehenden Pfeile bezüglich zentraler, regelmäßiger oder marginaler Rolle von Beuteformen (wie für die Feliden) wurde verzichtet, da dies die Thematik vorliegender Arbeit zu weit ausdehnen würde. Mutmaßliche Beutespektren der Feliden aus den Abbildungen 3, 11, 14, 15, 17 und 18 übernommen. Linien mit Kreisende statt Pfeil: eine Art dominiert mutmaßlich in der interspezifischen Carnivorenhierarchie über diejenige, auf die der Kreis gerichtet ist; Linie mit Querstrichende (T-Form): eine Art übernimmt passiv Beutereste nach deren Verlassen von einer anderen, bei deren Bild der T-Querstrich endet. Speziell für *Xenocyon*: drei Striche nebeneinander mit Dominanzkreis: dominierend nur im Falle der Rudelbildung; aus Gründen der Übersichtlichkeit wurden diese Striche allein auf die benachbart dargestellten Feliden gerichtet, gelten aber auch zu allen anderen Carnivoren, soweit diese erwartungsgemäß nicht selbst gesellig lebten.



wälder als bevorzugter Jaguarlebensraum hatten sicherlich länger Bestand, zumal nach einem von zunehmender Flußvereisung verursachten Rückgang der Gras- und Krautflächen im Umfeld der Ufer offenhaltenden Flußpferde. Ohne Hinzukommen neuer Trockenlandcarnivoren aus dem südwestasiatischen und afrikanischen Raum ist zu einer Kälteperiode hin in Mitteleuropa zunächst eine Verarmung der Carnivorenfauna zu erwarten.

In südwesteuropäischen Epivillafranchium-Faunen hat bereits der Mensch als diesbezüglich Bären vergleichbare partiell carnivore Art seine Spuren hinterlassen (so in den für die Untermaßfeld-Feliden vergleichend bedeutsamen Lokalitäten Venta Micena und Vallonet: Pons Moyá 1987; de Lumley et al. 1988). Wieweit er in der Lage war, als Konkurrent die Carnivorengemeinschaft zu beeinflussen, ist vor allem von seiner Position in ihrer Hierarchie abhängig (vgl. hierzu Eaton u. Hutchins 1979). Marean (1989) diskutierte für die Phase des Übergangs vom *Homo habilis*- zum *Homo erectus*-Evolutionsniveau den Wechsel von passiver Beschaffung von Fleischresten aus verlassenen Rissen machairodontiner Feliden zur aktiven Kadaverübernahme aus der gezielten Konfrontation mit anderen Carnivoren. Während Marean (l. c.) im Rückgang der Genera *Megantereon* und *Homotherium* in der Zeit der Pliozän-Pleistozän-Wende im afrikanischen Raum das Einsetzen eines Selektionsdruckes zum Wandel von *Homo habilis* zu *Homo erectus* suchte, stellten im Gegensatz Eaton u. Hutchins (l. c.) und Hemmer (1986) die Frage, ob nicht das Verschwinden machairodontiner Formen durch die Aktivität des Menschen gefördert wurde. Palmqvist et al. (1996) sehen in der Existenz der Dolchzahnkatze über die Bereitstellung umfangreicher Beutereste eine Voraussetzung für die unterpleistozäne Ausbreitung des Menschen in Eurasien.

In Venta Micena treten menschliche Reste gemeinsam mit Dolchzahnkatzen und Säbelzahnkatzen auf (Pons Moyá 1987), in Vallonet fehlen beide Formen, die Feliden sind dort durch die vier anderen Arten von Untermaßfeld repräsentiert [nach der Neuordnung zunächst von de Lumley et al. (1988) als *Panthera leo fossilis* und *Panthera pardus* bestimmter Reste, s. o.]. Um die mögliche Einordnung unterpleistozäner Menschen in die interspezifische Hierarchie der Carnivoren ihres Umfeldes abschätzen zu können, wäre ausreichende Information über die Bedrohungstechnik notwendig, die es erlaubte, in jeglicher direkten körperlichen Konfrontation stets hoch überlegene Großcarnivoren an ihrem Riß tatsächlich anzugreifen und erfolgreich zu vertreiben. Falls dies tatsächlich möglich war, Fleisch von Rissen also nicht nur in Abwesenheit des Carnivors mitgenommen wurde, so sollte die Dolchzahnkatze am ehesten von solchen Attacken benachteiligt worden sein. Im Verhältnis zur energetisch zu versorgenden Körpermasse (Gesamtgewichtsrahmen in Europa im Bereich 60-210 kg, vgl. Abschn. 2.5.4.) war ihre Fleischschere trotz schneidender Spezialisierung eigentlich zu klein ( $M_1$ -Länge bei europäischen Funden 18,4-24,0 mm/Kurtén u. Crusafont Pairó 1977). Dies spiegelt sich in der groben Fehleinschätzung des Körpergewichtes nach der Reißzahnlänge wider (Quotient 1,8 des Gewichtes aus den Langknochen und aus den Molaren, vgl. Abschn. 2.5.4.). *Acinonyx pardinensis* hat mit voll vergleichbarer Molarengröße (19,5-24,5 mm, Tab. 10) und vergleichbarer Klingenspezialisierung ein deutlich geringeres Körpergewicht (Gesamtvariation ca. 60-130 kg, vgl. Abschn. 2.2.4.). Um die für den Ausgleich der Energiebilanz erforderliche Fleischmenge zu fressen, mußte *Megantereon cultridens* also mehr Zeit aufwenden als *Acinonyx pardinensis*. Da die Dolchzahnkatze im Lebensraum Wald kaum einer sie dominierenden Carnivorenart gegenüberstand, waren aus einer ausgeweiteten Aufenthaltsdauer an einem Kadaver keine Nachteile zu erwarten. Die Anreicherung der Lebensgemeinschaft durch ein neues Mitglied mit ausreichender Bedrohungs- und damit Störkapazität mußte dies ändern. Nur der Mensch konnte im Unterpleistozän diese Rolle übernehmen.

Ob allerdings Belästigungen durch kadaverräubernde Menschen auch auf lange Sicht ausreichen konnten, eine noch zur Bestandswahrung befähigte Mindestdichte der Population von Dolchzahnkatzen in Frage zu stellen, scheint nicht ausreichend wahrscheinlich. Eine Kombination des Faktors Mensch mit einer progressiven Zersplitterung des Restareals der Dolchzahnkatze im Zuge fortschreitender Verstepung europäischer Landschaften in der das Epivillafranchium beschließenden Glazialphase mag jedoch durchaus das Verschwinden von *Megantereon cultridens* bewirkt haben.

Damit wurde gegen Ende des Unterpleistozäns eine ökologische Nische frei, die bezüglich der Großbeute und des reinen Fleischkonsums nur von einer anderen machairodontinen Katze einzunehmen war.

In der Tat erscheint das Genus *Homotherium* im Mittelpleistozän mit der kleineren Form *H. latidens*. Mit einer Gewichtserwartung im Bereich 150-240kg (vgl. Abschn. 2.6.4.) hätte diese späte Säbelzahnkatze infolge breiter Größenüberschneidung zu Lebzeiten der Dolchzahnkatze mit dieser in Teilkonkurrenz treten müssen, was wiederum für einen Selektionsdruck auf *H. crenatidens* in Richtung Größenminderung kontraproduktiv gewesen wäre. Das Erscheinen des mächtigen Löwen zu Beginn des unteren Mittelpleistozäns, der im Größenmittel selbst die Säbelzahnkatzen von Untermaßfeld übertroffen hätte, konnte mit Verdrängen jeder *Homotherium*-Form von der interspezifischen Spitzenposition der Felidenhierarchie Selektionsdruck zur *Homotherium*-Verkleinerung bringen. Das Vordringen des Löwen in Europa konnte selbst kaum anders als mit dem Erreichen einer dem Jaguar überlegenen Größenkategorie Erfolg haben, ist doch bei gleicher Größe in der Anwesenheit des dem Löwen sehr nahe verwandten europäischen Jaguars eine auch bei Teilverschiedenheit des bevorzugten Lebensraumes relativ wirksame Ausbreitungsbarriere zu sehen. So brachten das Ende des Unterpleistozäns oder der Beginn des Mittelpleistozäns nicht nur einfach eine Änderung des Artenspektrums der Feliden mit sich, sondern, bezogen auf die Epivillafranchium-Katzengemeinschaft von Untermaßfeld, auch eine Verschiebung der Dominanzstrukturen zu einem neuen Faunengefüge.

### Zusammenfassung

In der Fauna von Untermaßfeld ist der europäische Jaguar mit mindestens fünf Individuen nachgewiesen, für die Körpergewichte von etwa 90-180kg zu schätzen sind. Die bisherige taxonomische Trennung von der amerikanischen Jaguarlinie auf dem Artniveau wird als unzureichend begründet angesehen. Europäische Funde vom Epivillafranchium bis zum Mittelpleistozän werden *Panthera onca gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938) zugeordnet.

Ein Schädel, das nahezu vollständige Skelett eines Hinterbeines und weitere Elemente belegen einen riesigen Geparden, dessen Gewicht auf etwa 130kg zu schätzen ist. Seine morphognostischen Beziehungen liegen bei der bisher nur aus Nordchina bekannten Form *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus* (Zdansky, 1925), während er sich von den Geparden des europäischen Villafranchiums stärker unterscheidet.

Mit einem Mandibelfragment und postkranialen Elementen einer leopardengroßen Katze von etwa 40-45kg Gewicht wird das Problem der Identität unter verschiedenen Namen beschriebener, europäischer Feliden dieser Größe aus dem oberen Pliozän und unteren Pleistozän erörtert. Sie werden gemeinsam als europäischer Puma neu interpretiert und taxonomisch als *Puma pardoides* (Owen, 1846) behandelt. Innerhalb der Gattung vertritt diese Art eine weniger weit als die rezente amerikanische Form evoluierte Stufe.

Reste mindestens zweier Luchse belegen eine perfekte Zwischenstellung zwischen den europäischen Luchsen des oberen Villafranchiums und des westeuropäischen Mittelpleistozäns. Ihr Gewicht wird auf etwa 15-25kg geschätzt. Taxonomisch werden sie als *Lynx issiodorensis* (Croizet et Jobert, 1828) ssp. ex aff. *spelaeus* (Boule, 1906) behandelt.

Im Blick auf eine Reihe dreier europäischer Chronosubspezies werden Funde mindestens zweier Dolchzahnkatzen der späten Form *Megantereon cultridens adroveri* Pons Moyá, 1987, zugerechnet. Die Form von Untermaßfeld zeichnet sich durch einen extrem verkleinerten oberen dritten Prämolaren aus. Bisherige Fehlvorstellungen zur Größe dieser Katze werden mit Gewichtsschätzwerten von 100-160kg für die Untermaßfeld-Funde korrigiert.

Der größte Felide der Fauna von Untermaßfeld ist eine *Homotherium crenatidens* (Weithofer, 1889) angeschlossene Säbelzahnkatze, für die Körpergewichte von 210-400kg geschätzt werden. Der *crenatidens*- und der *nestianum*-Morphotyp sind hier aus derselben Population belegt, so daß die Interpretation dieser Typen als Ausdruck des Sexualdimorphismus bestätigt wird. Reste mindestens dreier Individuen sind im Fundgut vertreten.

Bei zwei der sechs Arten finden sich keine Anhaltspunkte für Einflüsse aus geographisch entfernten Populationen (Jaguar und Puma). Der Luchs fügt sich in westeuropäisches Evolutionsgeschehen ein. Zwei Arten (Säbelzahnkatze und Gepard) lassen Beziehungen zu Populationen des asiatischen Teiles der

Paläarktis erkennen. Für die Dolchzahnkatze erscheinen solche asiatischen Affinitäten wahrscheinlicher als afrikanische.

Die große Artenzahl der Feliden von Untermaßfeld findet in rezenten Faunen Parallelen. Ein reales Zusammenleben dieser Arten erscheint im Hinblick auf ihre Differenzierung in gut getrennte Größenkategorien und zu unterschiedlichem Jagdverhalten unter optimalen Bedingungen sehr wohl möglich. Für die interspezifische Hierarchie ist die Dominanzreihe *Homotherium-Megantereon-Panthera-Acinonyx-Puma-Lynx* abzuleiten.

Die Vielfalt in der Feliden-, erweitert der Carnivoren- und allgemein der gesamten Großsäugerfauna von Untermaßfeld wird heute nur in afrikanischen Savannenfaunen übertroffen.

Aus der Ableitung des Jagdverhaltens der einzelnen Arten ergibt sich ein synökologisches Gesamtschema, das die gemeinsame Existenzfähigkeit aller Carnivoren dank unterschiedlich spezialisierter Nischen zum Ausdruck bringt. Signifikante Korrelation von Teilaussagen dieses Schemas mit Befunden aus der Akkumulation der Herbivoren-Kadaverreste des Fundortes läßt die prinzipielle Stimmigkeit dieser paläoökologischen Vorstellungen verifizieren.

Von der Felidengemeinschaft der Untermaßfeld-Fauna ist im Zuge eines nachfolgenden Wandels zu trockenem Klima und zunehmender Bedeutung menschlicher Aktivität in Europa als erstes ein Verschwinden von *Megantereon cultridens* zu erwarten. Weitere Verschiebungen der Felidenfauna im unteren Mittelpleistozän mögen dadurch begünstigt worden sein.

### Summary

There are remains of at least five European jaguars in the fauna of Untermaßfeld. Body weight estimates for these specimens cover the range of about 90-180 kg. The taxonomic division of these cats from the American jaguar line on the species level is regarded to be substantiated insufficiently. European finds from Epivillafranchian to Middle Pleistocene faunas are attributed to *Panthera onca gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938).

The skull, the nearly complete skeleton of a hind limb and other elements document a giant cheetah whose weight is estimated at 130 kg. The morphognostic relationships point to *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus* (Zdansky, 1925), hitherto only known from northern China. The Villafranchian cheetahs of Europe prove to be more different.

A fragmentary mandible and postcranial elements of a leopard sized cat with an estimated weight of about 40-45 kg causes a discussion on the real identity of some Upper Pliocene and Lower Pleistocene European cat remains in this size range. They are interpreted as representing an European puma and taxonomically treated as *Puma pardoides* (Owen, 1846). This species exemplifies within its genus a less evolved level than the recent American species.

Remains of at least two lynxes show a perfectly intermediate position between the European Upper Villafranchian lynxes and those of the western European Middle Pleistocene. Their body weight is estimated at about 15-25 kg. These lynxes are treated taxonomically as *Lynx issiodorensis* (Croizet et Jobert, 1828) ssp. ex aff. *spelaeus* (Boule, 1906).

Elements of at least two specimens of the dirk-toothed cats are assigned to the last of three European chronosubspecies, *Megantereon cultridens adroveri* Pons Moyá, 1987. The Untermaßfeld dirk-tooth is distinguished by an extremely reduced upper third premolar. Earlier misconceptions of the size of this species are changed to body weight estimates at about 100-160 kg for the Untermaßfeld remains.

The largest felid of this fauna is a scimitar cat attributed to *Homotherium crenatidens* (Weithofer, 1889). Body weights are estimated within the range of 210-400 kg. The *crenatidens* and *nestianum* morphotypes are represented in this population, confirming the interpretation of these two types as an expression of sexual dimorphism. There are remains of at least three specimens in the material.

Two out of the six species show no clues for influences from geographic distant populations (jaguar and puma). The lynx fits into the western European evolutionary sequence. Two species (scimitar cat and cheetah) demonstrate relationships with populations of the eastern paleartic region. Such Asiatic affinities are also more probable than African ones in the case of the dirk-toothed cat.

The large number of cat species of Untermaßfeld is paralleled by modern faunas. A real co-existence of these species is quite possible in view of their differentiation in separate size categories and different hunting behaviour under optimal environmental conditions. The dominance order *Homotherium-Megantereon-Panthera-Acinonyx-Puma-Lynx* is inferred for the interspecific hierarchie.

The great diversity in the felid, in the whole carnivore and generally in the large mammal guild of the Untermaßfeld fauna is surpassed at present only by faunas of the African savannas. A synecological scheme is inferred from the assumed hunting behaviour of the different species, demonstrating the capacity of co-existence of all the carnivore species due to different niche specializations. The basic correctness of this paleocological picture is verified by the significant correlation of a partial content of this scheme with data of the herbivore carcass assemblage of the Untermaßfeld site.

It is likely that *Megantereon cultridens* is the first species within the felid guild to disappear in Europe due to the combined effect of a subsequent climatic change to dryer and cooler conditions and the activity of early man. This may have supported further changes in the cat community during the lower Middle Pleistocene.

#### Anhang:

##### Grundlagen der Körpergewichtsschätzung fossiler Feliden aus Humerus- und Femerschaftbreite

Die kleinste Breite der Diaphyse von Humerus und Femur ist ein literaturgängiges Maß. Ihre Messung ist beim Felidenhumerus problemlos; sie liegt gewöhnlich im distalen Bereich des Schaftes. Beim Femur kann sie in ihrer Definition als Breitenmaß sorgsamere Beachtung der Meßrichtung mit sich bringen; in der Regel liegt sie im proximalen Schaftbereich.

Die Querschnitte der großen Extremitätenknochen sind statisch viel unmittelbarer auf das Gewicht bezogen als andere Teile des Skelettes. Humeri und Femora bzw. deren Fragmente liegen in der Fossil-dokumentation relativ häufig vor und sind auch meistens leichter spezifisch zuordenbar als andere Elemente, die zudem alle das Gewicht der Katze nicht allein zu tragen haben.

Für eine Bestimmung der Korrelation von Schaftbreite und Körpergewicht ausreichendes Skelettmaterial von vor der Präparation gewichtsmäßig erfaßten Individuen stand nicht zur Verfügung. So mußten Einzel- oder Mittelwerte der Skelettmaße mit Mittelwerten der Gewichte anderer Individuen kombiniert werden. Es ist offensichtlich, daß dieses Verfahren hoch problematisch ist. Dennoch erscheint es im speziellen Fall gerechtfertigt; ist der im einzelnen zu verrechnenden Wertepaar unvermeidbare Fehler doch ausgesprochen gering im Hinblick auf die riesige Größenspanne bei prinzipiell gleichem Körperbau innerhalb der Familie Felidae. Für die Regressionsstatistik kann diese Fehlerquelle das Ergebnis nicht wesentlich beeinflussen.

Aus der Skelettsammlung des Naturmuseums Senckenberg Frankfurt/M. wurden 17 Arten ausgewählt, die sich in möglichst gleichmäßigen Abständen über die logarithmische Skala der Körpergewichtsspanne zwischen 1 und 200 kg verteilen. Soweit in Einzelfällen das Geschlecht unbekannt ist, wurden diese Skelette im Maßvergleich zugeordnet. Verrechnet wurden, geschlechts- und, soweit möglich, populationsbezogen, Mittelwerte aus beiden Humeri und Femora von einem bis zu drei Individuen. Der Gewichtsbezug erfolgte auf jeweilige Mittelwerte aus der Kompilation von Nowell u. Jackson (1996).

In die Statistik gingen die folgenden Arten und Individuen ein:

- Felis nigripes* ♀♀, SMF 49434, SMF 50170,
- Felis margarita* ♀♀, SMF 38556, SMF 38557,
- Felis margarita* ♂♂, SMF 38326, SMF 44750,
- Felis silvestris*, *silvestris*-Gruppe, ♀, SMF 84073,
- Felis silvestris*, *silvestris*-Gruppe, ♂♂, SMF 1398, SMF 51647, SMF 84074,
- Otocolobus manul*, ♂, SMF 44816,
- Leopardus pardalis* ♂, SMF 38332,
- Prionailurus viverrinus* ♀♀, SMF 25543, SMF 42255,
- Leptailurus serval* ♀, SMF 1370,

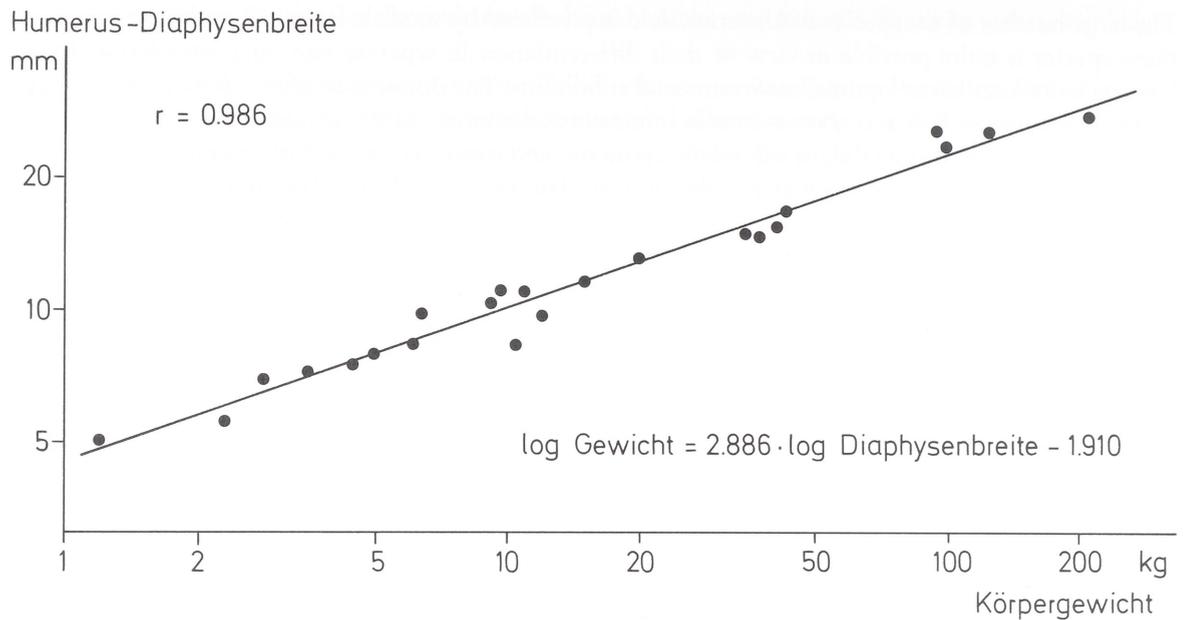


Abb. 21 Diagramm zur Beziehung der kleinsten Diaphysenbreite des Humerus zum Körpergewicht rezenter Arten der Familie Felidae.

*Leptailurus serval* ♂, SMF 6158,  
*Caracal caracal* ♀, SMF 55034,  
*Caracal caracal* ♂♂, SMF 51592, SMF 62834,  
*Catopuma temmincki* ♂♂, SMF 7024, SMF 47697,  
*Puma concolor* ♂, SMF 38335,  
*Acinonyx jubatus* ♂, SMF 16208,  
*Neofelis nebulosa* ♀, SMF 40850,  
*Neofelis nebulosa* ♂, SMF 51593,  
*Uncia uncia* ♀, SMF 5970,  
*Panthera tigris sondaica* ♀, SMF 5804,  
*Panthera tigris tigris* ♂, SMF 6766,  
*Panthera pardus* ♀, SMF 19036,  
*Panthera onca* ♂♂, SMF 16204, SMF 24514,  
*Panthera leo* ♀♀ SMF 1366, SMF 20061.

Für die Relation Humerus-Diaphysenbreite/Körpergewicht ergeben sich folgende Werte (Regression zur Bestimmung des Gewichtes aus dem Knochenmaß geschrieben):

$n = 23$ ,  $r = 0,986$ ,  $p \ll 0,1\%$ ,

$\log \text{ Körpergewicht} = 2,886 \log \text{ Diaphysenbreite} - 1,910$ .

Für die Relation Femur-Diaphysenbreite/Körpergewicht resultieren folgende Daten:

$n = 23$ ,  $r = 0,986$ ,  $p \ll 0,01$

$\log \text{ Körpergewicht} = 3,342 \log \text{ Diaphysenbreite} - 2,569$ .

Über die gesamte Größenspanne folgt für beide Korrelationen ein Bestimmtheitsmaß von 97%; damit ist eine statistisch hervorragende Schätzvoraussetzung gegeben. Der aus der Methode der Zusammenstellung der Wertepaare aus Skelettmaßen und Gewichten unterschiedlicher Quellen (s. o.) resultierende Fehler ist nicht prozentual zu beziffern. Im Blick auf die sehr hohen Korrelationen läßt er sich ver-

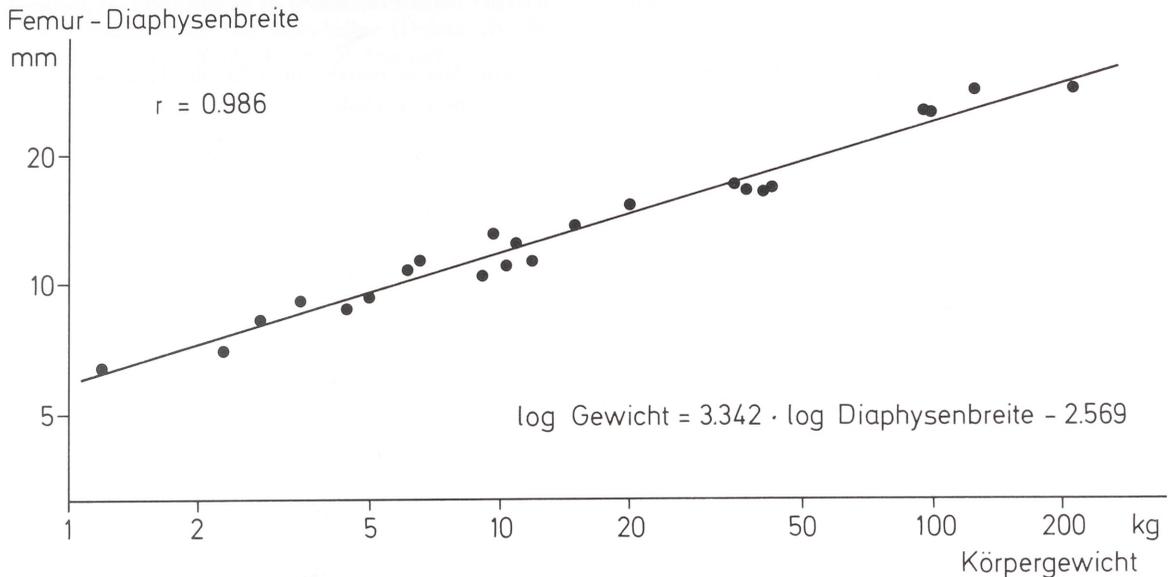


Abb. 22 Diagramm zur Beziehung der kleinsten Diaphysenbreite des Femur zum Körpergewicht rezenter Arten der Familie Felidae.

nachlässigen. Dagegen sind im Material selbst begründete Schätzfehler unbedingt zu beachten. Die Berechnung von Körpergewichten aus den Einzelmaßen der Humeri und Femora der Skelette führt beim Humerus zu einer mittleren rechts/links-Gewichtsdifferenz von  $5,7 \pm 7,3\%$  ( $M \pm s$ ), beim Femur zu einer entsprechenden Differenz von  $6,9 \pm 7,1\%$ . Der mittlere Gewichtsunterschied, der sich aus der für Humeri und Femora eines Individuums gemeinsamen Schätzung vom jeweils geringsten zum höchsten Wert ergibt, liegt sogar bei  $22,8 \pm 17,7\%$ .

Unter Berücksichtigung solcher im Individuum selbst begründeten Fehlerspannen macht es keinen Sinn, Schätzwerte zur vergleichenden Handhabung für fossile Feliden mit rein rechnerisch begründeten Scheingenauigkeiten anzugeben. Für die Anwendung im Rahmen dieser Arbeit wurden daher folgenden Rundungen der Rechenwerte gewählt:

unter 50 kg Körpergewicht auf die nächsten 5 kg, zwischen 50 und 250 kg Körpergewicht auf die nächsten 10 kg, über 250 kg Körpergewicht auf die nächsten 50 kg. (Für die hier behandelten Arten gibt es keine Werte unter 15 kg, so daß auf einen weiteren, sonst sinnvollen Rundungsschritt auf 1 kg verzichtet werden kann.)

#### Danksagung

Im Zuge der Arbeit an dieser Studie wurde dem Verfasser Unterstützung von mehreren Personen zuteil, denen an dieser Stelle hierfür besonderer Dank gilt: Herrn Prof. Dr. Dr. Hans-Dietrich Kahlke, früherer Leiter des Instituts für Quartärpaläontologie Weimar, für die Einladung zur Bearbeitung des Felidenmaterials von Untermaßfeld, für die wiederholte Unterkunft zu diesem Zweck in seinem Institut, für den Einsatz seiner Mitarbeiter zu Präparations-, Photo- und Zeichenarbeiten an den hier beschriebenen Fundstücken sowie für anregende Diskussionen; in seiner Nachfolge Herrn

Dr. habil. Ralf-Dietrich Kahlke, jetziger Leiter der Forschungsstation für Quartärpaläontologie Weimar der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft; den Präparatoren des Instituts, Herrn John-Albrecht Keiler, Herrn Klaus Neumann und Herrn Hans-Joachim Wolfram (†); den Photomeistern Thomas Korn und Kurt Steiner; schließlich Herrn Heinz Wöllner für die Zeichnungen des osteologischen Materials. Für die übrigen Graphiken gilt Dank Frau Käthe Rehlinger vom Institut für Zoologie der Johannes-Gutenberg-Universität Mainz.

- Adams, D. B. 1979: The cheetah: native American. *Science* 205, 1155-1158, Washington.
- Ballesio, R. 1963: Monographie d'un Machairodus du gisement villafranchien de Senèze: *Homotherium crenatidens* Fabrini. *Trav. Lab. Géol. Lyon, N. S.* 9, 1-129, Lyon.
- Beaumont, G. de. 1975: Recherches sur les Félidés (Mammifères, Carnivores) du Pliocène Inférieur des sables à Dinotherium des environs d'Eppelsheim (Rheinhausen). *Arch. Sc. Genève* 28, 3, 369-405, Genève.
- Beltrán, J. F. u. Delibes, M. 1993: Physical characteristics of Iberian lynxes (*Lynx pardinus*) from Doñana, southwestern Spain. *J. Mamm.* 74, 4, 852-862, Provo/Utah.
- Beltrán, J. F., Rice, J. E. u. Honeycutt, R. 1996: Taxonomic status of the Iberian lynx. *Cat News* 24, 19-20, Bougy.
- Berta, A. u. Galliano, H. 1983: *Megantereon hesperus* from the late Hemphillian of Florida with remarks on the phylogenetic relationships of machairodonts (Mammalia, Felidae, Machairodontinae). *J. Paleont.* 57, 5, 892-899, Tulsa.
- Bishop, M. J. 1982: The mammal fauna of the early Middle Pleistocene cavern infill site of Westbury-Sub-Mendip, Somerset. *Spec. Papers Palaeont.* 28, 1-108, London.
- Bjork, P. R. 1970: The Carnivora of the Hagerman local fauna (Late Pliocene) of southwestern Idaho. *Trans. Amer. Phil. Soc., N. S.* 60, 7, 1-54, Philadelphia.
- Blumenschine, R. J. 1987: Characteristics of an early hominid scavenging niche. *Curr. Anthropol.* 28, 4, 393-407, Chicago.
- Bolomey, A. 1965: Die Fauna zweier villafrankischer Fundstellen in Rumänien. *Ber. geol. Ges. DDR* 10, 1, 77-88, Berlin.
- Bonifay, M.-F. 1971: Carnivores quaternaires du sud-est de la France. *Mém. Mus. Nation. d'Hist. Nat., N. S., Sér. C.* 21, 2, 43-377, Paris.
- Bonis, L. de 1976: Un félidé a longues canines de la colline de Perrier (Puy-de-Dôme): ses rapports avec les félinés machairodontes. *Ann. Paléont. (Vertébrés)* 62, 2, 159-198, Paris.
- Chazel, L., Da Ros, M. u. Pompidor, J. P. 1996: Lynx: new data from the eastern Pyrenees. *Cat News* 24, 18-19, Bougy.
- Clot, A. u. Besson, J. P. 1974: Nouveaux restes osseux de lynx dans les Pyrénées. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 110, 157-169, Toulouse.
- Collier, G. E. u. O'Brien, S. J. 1985: A molecular phylogeny of the Felidae: immunological distance. *Evolution* 39, 3, 473-487, Lawrence/Canada.
- Del Campana, D. 1915: Nuove ricerche sui felini del Pliocene italiano. *Palaeontograph. Ital.* 21, 233-290, Pisa.
- 1916: Nuove ricerche sui felini del Pliocene italiano. *Palaeontograph. Ital.* 22, 1-33, Pisa.
- Eaton, R. L. 1979: Interference competition among carnivores: a model for the evolution of social behavior. *Carnivore* 2, 1, 9-16, Deer Harbor.
- Eaton, R. L. u. Hutchins, W. 1979: A note on socio-ecology and diet of carnivores: a model for hominid evolution. *Carnivore* 2, 4, 68-70, Petersburg.
- Emerson, S. B. u. Radinsky, L. 1980: Functional analysis of sabertooth cranial morphology. *Paleobiol.* 6, 3, 295-312, Chicago.
- Ewer, R. F. 1955: The fossil carnivores of the Transvaal caves: Machairodontinae. *Proc. Zool. Soc. London* 125, 587-615, London.
- Fabrini, E. 1890: 1 Machairodus (*Meganthereon*) del Valdarno Superiore. *Boll. R. Comit. Geol.* 1890, 3-4 e 5-6, 1-43, Roma.
- 1896: La lince del Pliocene italiano. *Palaeontograph. Ital.* 2, 1-24, Pisa.
- Ficcarelli, G. 1979: The Villafranchian machairodonts of Tuscany. *Palaeontograph. Ital.* 71 (N.S. 31), 17-26, Pisa.
- 1984: The Villafranchian cheetahs from Tuscany and remarks on the dispersal and evolution of the genus *Acinonyx*. *Palaeontograph. Ital.* 73 (N.S. 41), 94-103, Pisa.
- Ficcarelli, G. u. Torre, D. 1968: Upper Villafranchian panthers of Tuscany. *Palaeontograph. Ital.* 64 (N. S. 34), 173-184, Pisa.
- 1975: Differenze craniometriche nelle lince attuali. *Atti Soc. Toscana Sci. Nat., Mem., Ser. A*, 82, 1-19, Pisa.
- 1977: Phyletic relationships between lynx group *issiodorensis* and *Lynx pardina*. *Boll. Soc. Paleont. Ital.* 16, 2, 197-202, Modena.
- Forstén, A. 1990: Old World »Asses«. *Quartärpaläontologie* 8, 71-78, Berlin.
- Freudenberg, W. 1914: Die Säugetiere des älteren Quartärs von Mitteleuropa. *Geol. Palaeont. Abh., NF*, 12, 4/5, 455-670, Jena.
- Gonyea, W. J. 1976: Behavioral implications of saber-toothed felid morphology. *Paleobiol.* 2, 332-342, Chicago.
- Greenwell, R. 1986: Onza specimen obtained – identity being studied. *The ISC Newsletter* 5, 1, 1-6, Tucson.
- Haltenorth, T. u. Diller, H. 1977: Säugetiere Afrikas und Madagaskars. 404 S., BLV; München, Bern, Wien.

- Hemmer, H. 1965: Studien an »*Panthera schaubi* Viret aus dem Villafranchien von Saint-Vallier (Drôme). N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 122, 3, 324-336, Stuttgart.
- 1969: Ausdrucksbewegungen der Pantherkatzen. Freunde d. Kölner Zoo 12. Jhg., 1, 25-30, Köln.
- 1971a: Zur Kenntnis pleistozäner mitteleuropäischer Leoparden (*Panthera pardus*). N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 138, 1, 15-36, Stuttgart.
- 1971b: Zur Charakterisierung und stratigraphischen Bedeutung von *Panthera gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938). N. Jb. Geol. Paläont. Mh., Jhg. 1971, 12, 701-711, Stuttgart.
- 1972: Zur systematischen Stellung von »*Jansofelis vaufreyi*« Bonifay, 1971, und »*Felis lunellensis*« Bonifay, 1971, aus dem Pleistozän Südfrankreichs (Carnivora, Felidae). N. Jb. Geol. Paläont. Mh., Jhg. 1972, 4, 215-223, Stuttgart.
- 1978a: The evolutionary systematics of living Felidae: present status and current problems. *Carnivore* 1, 1, 71-79, Seattle.
- 1978b: Socialization by intelligence: social behavior in carnivores as a function of relative brain size and environment. *Carnivore* 1, 1, 102-105, Seattle.
- 1981: Die Evolution der Pantherkatzen: Modell zur Überprüfung der Brauchbarkeit der Hennigschen Prinzipien der phylogenetischen Systematik für wirbeltierpaläontologische Studien. *Paläont. Z.* 55, 1, 109-116, Stuttgart.
- 1983: Domestikation – Verarmung der Merkwelt. VIII + 106 + XXXII S., Vieweg; Braunschweig, Wiesbaden.
- 1986: Anmerkungen zur intellektuellen Höherentwicklung des Menschen im Plio-Pleistozän (Primates: Homiidae: *Australopithecus* und *Homo*). *Quartärpaläontologie* 6, 75-81, Berlin.
- 1993a: Familie Felidae Gray, 1821 – Katzen. In: Stubbe, M. u. Krapp, F. (Hrsg.): *Handbuch der Säugetiere Europas*, Bd. 5/II (Raubsäuger 2), 1065-1068, Aula-Verl.; Wiesbaden.
- 1993b: *Felis silvestris* Schreber, 1777 – Wildkatze. In: Stubbe, M. u. Krapp, F. (Hrsg.): *Handbuch der Säugetiere Europas*, Bd. 5/II (Raubsäuger 2), 1076-1118. Aula-Verl.; Wiesbaden.
- 1993c: *Felis (Lynx) lynx* Linnaeus, 1758 – Luchs, Nordluchs. In: Stubbe, M. u. Krapp, F. (Hrsg.): *Handbuch der Säugetiere Europas*, Bd. 5/II (Raubsäuger 2), 1119-1167, Aula-Verl.; Wiesbaden.
- 1997: Kosmopolit Hund – Haustier der Sonderklasse. In: Gesellschaft für Haustierforschung e. V. (Hrsg.): *Der Hund als Kosmopolit. Sonderheft* 4, 24-34, Birken-Hönigessen.
- Hemmer, H. u. Schütt, G. 1969: Ein Unterkiefer von *Panthera gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938) aus den Mosbacher Sanden. *Mainzer Naturw. Arch.* 8, 90-101, Mainz.
- Hendey, Q. B. 1974: The late Cenozoic Carnivora of the southwestern Cape Province. *Ann. South African Mus.* 63, 1-369, Cape Town.
- Heptner, V. G. u. Sludskij, A. A. 1980: Raubtiere (Feloidea). In: Heptner, V. G. u. Naumov, N. P. (Hrsg.): *Die Säugetiere der Sowjetunion*, Band 3, 608 S., G. Fischer Verl.; Jena.
- Herrero, S. 1978: A comparison of some features of the evolution, ecology and behavior of black and grizzly/brown bears. *Carnivore* 1, 1, 7-17, Seattle.
- Jakobiec, Z. 1993: *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 – Braunbär. In: Stubbe, M. u. Krapp, F. (Hrsg.): *Handbuch der Säugetiere Europas*, Bd. 5/I (Raubsäuger 1), 254-300, Aula-Verl.; Wiesbaden.
- Janczewski, D. N., Modi, W. S., Stephens, J. C. u. O'Brien, S. J. 1995: Molecular evolution of mitochondrial 12S RNA and cytochrome b sequences in the pantherine lineage of Felidae. *Mol. Biol. Evol.* 12, 4, 690-707, Chicago.
- Janczewski, D. N., Yuhki, N., Gilbert, D. A., Jefferson, G. T. u. O'Brien, S. J. 1992: Molecular phylogenetic inference from saber-toothed cat fossils of Rancho La Brea. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89, 9769-9773, Baltimore.
- Kahlke, H.-D. 1986: Biostratigraphical correlations (mammals) of Quaternary continental deposits of Europe and the Far East. *Quartärpaläontologie* 6, 83-86, Berlin.
- Kahlke, R.-D. 1994: Die Entstehungs-, Entwicklungs- und Verbreitungsgeschichte des oberpleistozänen *Mammuthus-Coelodonta*-Faunenkomplexes in Eurasien (Großsäuger). *Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges.* 546, 1-164, Frankfurt/M.
- 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.
- Kingdon, J. 1977: *East African mammals*, Vol. 3, A (Carnivores). VIII + 476 S., Acad. Press; London, New York.
- Koenigswald, G. H. R. von 1960: Fossil cats of the Tegelen clay. *Publ. Natuurhist. Gen. Limburg* 12, 19-27, Maas-tricht.
- Kretzoi, M. 1938: Die Raubtiere von Gombaszög nebst einer Übersicht der Gesamtfauna (Ein Beitrag zur Stratigraphie des Altquartärs). *Ann. Mus. Natl. Hungar.* 31, 88-157, Budapest.
- Krutzsch, W. 1988: Kritische Bemerkungen zur Palynologie und zur klimastratigraphischen Gliederung des Pliozäns bis tieferen Altpleistozäns in Süd-, Südwest-, Nordwest- und pro parte Mitteleuropa sowie die Lage der Pliozän/Pleistozän-Grenze in diesem Gebiet. *Quartärpaläontologie* 7, 7-51, Berlin.

- Kurtén, B. 1963: Return of a lost structure in the evolution of the felid dentition. *Comm. Biol. Soc. Sci. Fenn.* 26, 4, 1-11, Helsinki.
- 1965: The Pleistocene Felidae of Florida. *Bull. Florida State Mus.* 9, 6, 215-273, Gainesville.
- 1968: Pleistocene mammals of Europe. VIII + 318 S., Weidenfeld and Nicolson; London.
- 1969: Die Carnivoren-Reste aus den Kiesen von Süßenborn bei Weimar. *Paläont. Abh., Abt. A, Paläozool.* 3, 3/4, 735-755, Berlin.
- 1973a: Pleistocene jaguars in North America. *Comm. Biol. Soc. Sci. Fenn.* 62, 1-23, Helsinki.
- 1973b: Geographic variation in size in the puma (*Felis concolor*). *Comm. Biol. Soc. Sci. Fenn.* 63, 1-8, Helsinki.
- 1974: A history of coyote-like dogs (Canidae, Mammalia). *Acta Zool. Fenn.* 140, 1-38, Helsinki.
- 1976: Fossil puma (Mammalia: Felidae) in North America. *Netherlands J. Zool.* 26, 4, 502-534, Leiden etc.
- 1978: The lynx from Etouaires, *Lynx issiodorensis* (Croizet & Jobert), late Pliocene. *Ann. Zool. Fenn.* 15, 314-322, Helsinki.
- Kurtén, B. u. Anderson, E. 1980: Pleistocene mammals of North America. XVIII + 444 S., Columbia Univ. Press; New York.
- Kurtén, B. u. Crusafont Pairó, M. 1977: Villafranchian carnivores (Mammalia) from La Puebla de Valverde (Teruel, Spain). *Comm. Biol. Soc. Sci. Fenn.* 85, 1-39, Helsinki.
- Kurtén, B. u. Poulianos, A. N. 1977: New stratigraphic and faunal material from Petralona cave with special reference to the Carnivora. *Antropos* 4, 1-2, 47-130, Athen.
- 1981: Fossil Carnivora of Petralona cave: Status of 1980. *Antropos* 8, 9-56, Athen.
- Leakey, M. G. 1976: Carnivora of the East Rudolf succession. In: Coppens, Y., Howell, F. C., Isaac, G. L. u. Leakey, R. E. F. (Hrsg.): Earliest man and environments in the Lake Rudolf basin. 302-313, Univ. Chicago Press; Chicago, London.
- Lehmann, U. 1954: Eine Villafranchiano-Fauna von der Erpfinger Höhle (Schwäbische Alb). *N. Jb. Geol. Paläont. Mh., Jhg.* 1953, 437-464, Stuttgart.
- Leyhausen, P. 1973: Verhaltensstudien bei Katzen. 3. Aufl., 232 S., Parey; Berlin, Hamburg.
- Lumley, H. de, Kahlke, H.-D., Moigne, A.-M. u. Moulle, P. E. 1988: Les faunes de grands mammifères de la grotte du Vallonet, Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes. *L'Anthropol.* 92, 2, 465-496, Paris.
- Marean, C. W. 1989: Sabertooth cats and their relevance for early hominid diet and evolution. *J. Human Evol.* 18, 559-582, London etc.
- Martin, L. D., Gilbert, B. M. u. Adams, D. B. 1977: A cheetah-like cat in the North American Pleistocene. *Science* 195, 981-982, Washington.
- Martinez Navarro, B. u. Palmqvist, P. 1995: Presence of the African machairodont *Megantereon whitei* (Broom, 1937) (Felidae, Carnivora, Mammalia.) in the Lower Pleistocene site of Venta Micena (Orce, Granada, Spain), with some considerations on the origin, evolution and dispersal of the genus. *J. Archaeol. Sci.* 22, 569-582, London, New York.
- 1996: Presence of the African saber-toothed felid *Megantereon whitei* (Broom, 1937) (Mammalia, Carnivora, Machairodontinae) in Appolonia-1 (Mygdonia Basin, Macedonia, Greece). *J. Archaeol. Sci.* 23, 869-872, London, New York.
- Mazak, V. 1970: On a supposed prehistoric representation of the Pleistocene scimitar cat, *Homotherium* Fabrini, 1890 (Mammalia; Machairodontidae). *Z. Säugetierk.* 35, 359-362, Hamburg, Berlin.
- 1983: Der Tiger. 3. Aufl., 228 S., A. Ziemsen Verl.; Wittenberg Lutherstadt.
- Mendelssohn, H. (1982): Wolves in Israel. In: Harrington, F. u. Paquet, P. C. (Hrsg.): *Wolves of the World*, 173-195, Noyes Publ.; Park Ridge.
- Méon, H., Ballesio, R., Guérin, C. u. Mein, P. 1980: Approche climatologique du Néogène Supérieur (Tortonien à Pléistocène Moyen ancien) d'après les faunes et les flores d'Europe occidentale. *Mém. Mus. Nat. d'Hist. Nat., Sér. B, Botanique*, 27, 182-195, Paris.
- Miller, G. B. 1980: Some new evidence in support of the stabbing hypothesis for *Smilodon californicus* Bovard. *Carnivore* 3, 2, 8-26, Reno.
- Mills, M. G. L. 1978: The comparative socio-ecology of the Hyaenidae. *Carnivore* 1, 1, 1-7, Seattle.
- Morales, J. u. Aguirre, E. 1976: Carnívoros de Venta del Moro. *Trabajos sobre Neogeno-Cuaternario* 5, 31-78, Madrid.
- Nowell, K. u. Jackson, P. 1996: Wild cats – Status survey and conservation action plan. XXII + 382 S., IUCN; Gland.
- O'Brien, S., Collier, G. E., Benveniste, R. E., Nash, W. G., Newman, A. K., Simonson, J. M., Eichelberger, M. A., Seal, U. S., Janssen, D., Bush, M. u. Wildt, D. E. 1987: Setting the molecular clock in Felidae: the great cats, *Panthera*. In: Tilson, R. L. u. Seal, U. S. (Hrsg.): *Tigers of the world*, 10-27, Noyes Publ.; Park Ridge.
- Orr, P. C. 1969: *Felis trumani* – a new radiocarbon dated cat skull from Crypt Cave, Nevada. *Santa Barbara Mus. Nat. Hist., Bull.* 2, 1-8, Santa Barbara.

- Owen, R. 1846: A history of British fossil mammals and birds. xlvii + 560 S., John van Voorst; London.
- Palmqvist, P., Martinez Navarro, B. u. Arribas, A. 1996: Prey selection by terrestrial carnivores in a Lower Pleistocene paleocommunity. *Paleobiol.* 22, 4, 514-534, Washington.
- Peters, G. 1987: Acoustic communication in the genus *Lynx* (Mammalia: Felidae) – comparative survey and phylogenetic interpretation. *Bonn. zool. Beitr.* 38, 315-330, Bonn.
- Pons Moyá, J. 1987: Los carnívoros (Mammalia) de Venta Micena (Granada, España). *Paleont. i Evol., Mem. Esp.* 1, 109-128, Sabadell.
- Rawn-Schatzinger, V. 1983: Development and eruption sequence of deciduous and permanent teeth in the saber-tooth cat *Homotherium serum* Cope. *J. Vertebr. Paleont.* 3, 1, 49-57, Los Angeles.
- Savage, D. E. 1960: A survey of various late Cenozoic vertebrate faunas of the Panhandle of Texas, Part III, Felidae. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.* 36, 317-344, Berkeley, Los Angeles.
- Schaller, G. B. 1967: The deer and the tiger. 370 S., Univ. Chicago Press; Chicago, London.
- 1972: The Serengeti lion. XIV + 480 S., Univ. Chicago Press; Chicago, London.
- Schaub, S. 1925: Ueber die Osteologie von *Machairodus cultridens* Cuvier. *Eclogae geol. Helv.* 18, 255-266, Basel.
- 1934: Observations critiques sur quelques Machairodontidés. *Eclogae geol. Helv.* 27, 399-406, Basel.
- 1939: Was ist *Felis elata* Bravard? *Eclogae geol. Helv.* 32, 2, 187-193, Basel.
- 1942: Un nouveau Felidé de Senèze (Haute-Loire). *Eclogae geol. Helv.* 35, 183-189, Basel.
- 1949: Revision de quelques carnassiers villafranchiens du niveau des Etouaires (Montagne de Perrier, Puy-de-Dôme). *Eclogae geol. Helv.* 42, 492-506, Basel.
- Schirmeisen, K. 1927: Altdiluviale Mahlzeitreste auf dem Laitener Berge bei Brünn. *Verh. naturforsch. Ver. Brünn* 60, 29-51, Brünn.
- Schmid, E. 1940: Variationsstatistische Untersuchungen am Gebiß pleistozäner und rezenter Leoparden und anderer Feliden. *Z. Säugetierk.* 15, 1-179, Berlin.
- Schmidtgen, O. 1922: *Felis pardus* spec. L. aus dem Mosbacher Sand. *Jb. Nass. Ver. Naturk.* 74, 51-58, Wiesbaden.
- Schütt, G. 1969: *Panthera pardus sickenbergi* n. subsp. aus den Mauerer Sanden. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh., Jhg.* 1969, 5, 299-310, Stuttgart.
- 1970a: Nachweis der Säbelzahnkatze *Homotherium* in den altpleistozänen Mosbacher Sanden (Wiesbaden, Hessen). *N. Jb. Geol. Paläont. Mh., Jhg.* 1970, 3, 187-192, Stuttgart.
- 1970b: Ein Gepardenfund aus den Mosbacher Sanden (Altpleistozän, Wiesbaden). *Mainzer Naturw. Arch.* 9, 118-131, Mainz.
- Seidensticker, J. 1978: On the ecological separation between tigers and leopards. *Biotropica* 8, 4, 225-234, Lawrence.
- Shahi, S. P. 1983: Status of grey wolf (*Canis lupus pallipes*, Sykes) in India. *Acta Zool. Fennica* 174, 283-286, Helsinki.
- Sharapov, Sh. 1986: The Kuruksay complex of Upper Pliocene mammalian of Afghan-Tadjik Depression. *Acad. Sci. Tadjik SSR. Inst. Zool. Parazitol.; Dushanbe* (russisch).
- Sillen, A. 1986: Biogenic and diagenetic Sr/Ca in Plio-Pleistocene fossils of the Omo Shungura formation. *Paleobiol.* 12, 3, 311-323, Washington.
- Sotnikova, M. V. 1976: Verhnepliocenovye Carnivora Central'noj Azii. *Izv. Akad. nauk SSSR, ser. geol.* 11, 133-137, Moskva (russisch).
- 1988: Otrâd Carnivora. Semejstvo Felidae. In: Nikiforova, K. V. u. Vangengejm, E. A. (Hrsg.): *Biostratografiâ poznego pliocena – rannego plejstocena Tadžikistana* (po faune mlekopitaûših), 32-50, Nauka; Moskva (russisch).
- 1989: Hišnye mlekopitaûšie pliocena – rannego plejstocena. *Stratigrafičeskoe značenie.* 123 S., Nauka; Moskva (russisch).
- Sotnikova, M. V. u. Vislobokova, I. A. 1990: Pleistocene mammals from Lakhuti, southern Tajikistan, U.S.S.R. *Quartärpaläontologie* 8, 237-244, Berlin.
- Stehlik, A. 1934: Fossilni ssavci ze Stránské skály u Brna. *Acta Soc. Sci. Nat. Moraviae* 9, 1-94, Brno.
- Teilhard de Chardin, P. u. Piveteau, J. 1930: Les mammifères fossiles de Nihowan (Chine). *Ann. Paléont.* 19, 1-134, Paris.
- Thenius, E. 1954: Gepardreste aus dem Altquartär von Hundsheim in Niederösterreich. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh., Jhg.* 1953, 225-238, Stuttgart.
- 1965: Die Carnivorenreste aus dem Altpleistozän von Voigtstedt bei Sangerhausen in Thüringen. *Paläont. Abh., Abt. A*, 2, 2-3, 537-564, Berlin.
- 1969: Über das Vorkommen fossiler Schneeleoparden (Subgenus *Uncia*, Carnivora, Mammalia). *Säugetierkundl. Mitt.* 17, 234-242, München.
- 1972: Die Feliden (Carnivora) aus dem Pleistozän von Stránská skála. *Anthropos* 20 (N. S. 12), 121-135, Brno.
- Torre, D. 1967: Analisi di alcune differenze nell'apparato masticatorio dei leoni e delle pantere. *Atti Soc. Toscana Sci. Nat. Mem., Ser. B*, 74, 59-70, Pisa.

- Torre, D., Ficcarelli, G., Masini, F., Rook, L. u. Sala, B. 1992: Mammal dispersal events in the early Pleistocene of western Europe. *Courier Forschungsinst. Senckenberg* 153, 51-58, Frankfurt/M.
- Tsoukala, E. S. 1991: Contribution to the study of the Pleistocene fauna of large mammals (Carnivora, Perissodactyla, Artiodactyla) from Petralona Cave (Chalkidiki, N. Greece). Preliminary report. *C. R. Acad. Sci. Paris* 312, Sér. 2, 331-336, Paris.
- Turner, A. 1987: *Megantereon cultridens* (Cuvier) (Mammalia, Felidae, Machairodontinae) from Plio-Pleistocene deposits in Africa and Eurasia, with comments on dispersal and possibility of a New World origin. *J. Paleont.* 61, 6, 1256-1268, Iowa.
- 1990a: The evolution of the guild of larger terrestrial carnivores during the Plio-Pleistocene in Africa. *Geobios* 23, 3, 349-368, Villeurbanne.
- 1990b: Late Neogene Lower Pleistocene Felidae of Africa: evolution and dispersal. *Quartärpaläontologie* 8, 247-256, Berlin.
- 1992a: Large carnivores and earliest European hominids: changing determinants of resource availability during the Lower and Middle Pleistocene. *J. Human Evol.* 22, 109-126, London etc.
- 1992b: Villafranchian – Galerian larger carnivores of Europe: dispersions and extinctions. *Courier Forschungsinst. Senckenberg* 153, 153-160, Frankfurt/M.
- Turner, A. u. Antón, M. 1996: The giant hyaena, *Pachycrocuta brevirostris* (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae). *Geobios* 29, 4, 455-468, Villeurbanne.
- Turner, C. 1975: Der Einfluß großer Mammalier auf die interglaziale Vegetation. *Quartärpaläontologie* 1, 13-19, Berlin.
- Van Valkenburgh, B. 1985: Locomotor diversity within past and present guilds of large predatory mammals. *Paleobiol.* 11, 4, 406-428, Washington.
- 1988: Incidence of tooth breakage among large, predatory mammals. *Am. Nat.* 131, 2, 291-302, Chicago.
- 1990: Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. In: Damuth, J. u. MacFadden, B. J. (Hrsg.): *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications*, 181-205, Cambridge Univ. Press; Cambridge.
- Van Valkenburgh, B. u. Ruff, C. B. 1987: Canine tooth strength and killing behaviour in large carnivores. *J. Zool.* 212, 379-397, London.
- Vekua, A. 1972: Kvabebaskaâ fauna Akçagyl'skih pozvonočnyh. 351 S., Nauka; Moskva (russisch).
- 1996: Die Wirbeltierfauna des Villafranchium von Dmanisi (Georgien, Kaukasus) und ihre biostratigraphische Bedeutung. *Röm.-Germ. Zentralmus.*, Jb. 42. Jhg. 1995, Teil 1, 77-180 + Taf. 7-54, Mainz.
- Viret, J. 1954: Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de mammifères villafranchiens. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, 4, 1-200, Lyon.
- Voelcker, I. 1930: *Felis issiodorensis* Croizet von Mauer a. d. E. Sitz. ber. Heidelberger Akad. Wiss., Math.-nat. wiss. Kl., Jhg. 1930, 12, 1-9, Berlin, Leipzig.
- Werdelin, L. 1981: The evolution of lynxes. *Ann. Zool. Fennici* 18, 37-71, Helsinki.
- Williams, J. G. 1967: A field guide to the national parks of East Africa. 352 S., Collins; London.
- Young, S. P. u. Goldman, E. A. 1946: The puma – mysterious American cat. XIV + 358 S., Wildlife Management Institute; Washinton D.C.
- Zdansky, O. 1925: Quartäre Carnivoren aus Nord-China. *Palaont. Sinica*, C, 2, 2, 1-29, Peking.