

NAGESPUREN VON KLEINSÄUGERN AN KNOCHENMATERIAL AUS DEM UNTERPLEISTOZÄN VON UNTERMASFELD

1. Einleitung

Knochenfragmente aus Fossilfundstellen lassen neben mechanisch entstandenen Brüchen häufig auch Fraßspuren erkennen. Verursacher sind in den meisten Fällen Raubtiere. Diese zerbeißen vor allem die Knochenepiphysen, um an die fettreiche Spongiosa und das Mark im Inneren der Knochen zu gelangen (vgl. Zapfe 1939). Derartige Bißmarken sind seit langem bekannt. So wurden Beispiele fossiler Hyänenfraßspuren bereits in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts durch Buckland (1824, zit. nach Dawkins 1876) beschrieben.

Daneben sind aber auch Knochenbenagungen durch Kleinsäuger in der Literatur schon lange dokumentiert. Die vielleicht älteste Angabe hierzu findet sich bei Ranke (1879). Später führten u.a. Abel (1911), Viret (1954), Fejfar (1958), Jánossy (1963), Sutcliffe u. Collings (1972), Binford (1981) und Rabinovitch u. Horwitz (1994) entsprechende Beispiele an.

Die durch Nagezähne erzeugten Spuren unterscheiden sich meist deutlich von den Fraßspuren der Carnivora. Fejfar (1958) spricht daher von zwei unterschiedlichen »Benagungstypen«. In beiden Fällen weist die Form der verbleibenden Knochenfragmente eine große Regelmäßigkeit auf. Dies gab in früheren Jahren wiederholt Anlaß zu der Vermutung, es handle sich hierbei um menschliche Bearbeitungsspuren. Eine Erwähnung und Richtigstellung derartiger Fehlinterpretationen findet man aber bereits auch schon in einigen älteren Arbeiten (z.B. Ranke 1879; Nehring 1896; Abel 1911; Stromer v. Reichenbach 1912). Weitere Beispiele solcher Mißdeutungen erwähnten Zapfe (1939), Fejfar (1958), Toepfer (1963), Binford (1981) u. a.

Die Zuordnung der fossilen Nagespuren zu bestimmten Kleinsäugertaxa ist häufig problematisch. Diese Schwierigkeiten sind nicht zuletzt darin begründet, daß Abbildungen derartiger Spuren am Knochen selten und Meßwerte in der Literatur so gut wie gar nicht vorliegen. Darüberhinaus beschränkt sich das Schrifttum über rezente Nagespuren vor allem auf Nagungen an Pflanzenteilen [Früchte (einschließlich Nüsse), Zweige, Rinde, Wurzeln] (Manniche 1935; Mohr 1950; Olberg 1959; Bouchner 1982; Corbet u. Ovenden 1982; Lang 1985; Bang u. Dahlström 1986). Nur ausnahmsweise (Braestrup 1935; Bang u. Dahlström 1986) werden hier auch benagte Geweihe erwähnt.

Daten zu Nagespuren von Kleinsäugern an Knochenmaterial müssen daher schrittweise zusammengetragen werden. In der folgenden Untersuchung, die im Rahmen einer Reihe von verschiedenen taphonomischen Detailstudien zur Fossilfundstelle Untermaßfeld durchgeführt wurde, sollen entsprechende Nagespuren dokumentiert und der Versuch ihrer taxonomischen Zuordnung vorgenommen werden.

2. Merkmale von Nagespuren und Probleme ihrer taxonomischen Zuordnung

Die Unterschiede zwischen den Fraßspuren der nagenden Kleinsäuger und denen der Carnivora ergeben sich aus völlig verschiedenen gebißmorphologischen Voraussetzungen und Freißstrategien. Vor allem die Untersuchungen von Zapfe (1939) hatten gezeigt, daß Raubtiere, um die fettreiche Spongiosa und das Mark zu erreichen, beim Zerbeißen von Knochen stets die gleichen Verfahren anwenden. Aus diesem Grund weisen die verbleibenden Knochenfragmente bestimmte typische Merkmale auf, wie u.a. das Fehlen der Epiphysen, ausgekrazte Spongiosa, angekaute Knochenränder und, gelegentlich erkennbar, kegelförmige Zahneindrücke der Canini (vgl. Zapfe 1939; Fejfar 1958; Rabinovitch u. Horwitz 1994).

Die Nagespuren der Kleinsäuger – nach Bang u. Dahlström (1986) allgemeine als »Nagung« bezeichnet – sind hiermit kaum zu verwechseln. Ranke (1897) prägte den bildlichen Vergleich einer »ganz eigentümlichen Bearbeitung wie mit einer Feile«. Ein derartiges Fraßbild wird verständlich, wenn man sich die Entstehung der Spuren vergegenwärtigt.

Zunächst suchen die Tiere mit den oberen Incisiven auf dem zu benagenden Objekt einen Vorsprung (Grat, Bruchkante), der beim Nagevorgang als Widerlager dient (Fejfar 1958; Andrews 1990). Dabei können die I^{sup} kurze, schwach gewölbte Eindrucksmarken hinterlassen (Bang u. Dahlström 1986). Sind diese Zähne an einem solchen Haltepunkt fixiert, führen die unteren Incisiven hobelartige Nagebewegungen durch und erzeugen dabei mehr oder weniger deutliche parallele Furchen, die auch als Längsriefung oder Bißrillen bezeichnet werden (Fejfar 1958; Bang u. Dahlström 1986). Mehrere Generationen dieser Furchen bilden ein der Kiefergröße entsprechend breites, konkaves facettenförmiges Segment (=Facetten-Segment, Abb. 1) in Form einer seichten Vertiefung oder Hohlform (Fejfar 1958, Taf. V-XII; Stuart 1982; Bang u. Dahlström 1986; Cook 1986; Andrews 1990, 7, Abb.).

Bewegt das Tier seinen Kopf, ohne die Sitzposition zu ändern, und benagt die nächsten von hier erreichbaren Knochenpartien, dann bilden die so entstehenden nebeneinanderliegenden Facetten-Segmente ein nahezu halbkreisförmiges Gebilde – hier als Facetten-Halbkreis bezeichnet (Abb. 1). Der von Brunner (1954) verwendete, jedoch nicht näher erläuterte Begriff »Nagefläche« dürfte diesem Facettenmuster entsprechen. Die Dimensionen dieser Struktur werden in erster Linie durch die Kopfgröße (Condylobasallänge) bedingt.

Facetten-Segmente oder Facetten-Halbkreise sind nicht immer ausgeprägt. Wenn die Incisiven kein wirksames Widerlager finden, sind nur vereinzelte Spuren der Nagezähne, jedoch keine Facetten ausgebildet. Im Ergebnis sehr intensiver Benagung, dem anderen Extrem, kann es an der Oberfläche des Knochens zur Entstehung fensterförmiger Öffnungen kommen, wenn dieser nicht sogar vollständig zerstört wird (Rabinovitch u. Horwitz 1994). Z. B. ist in verschiedenen SE-asiatische Höhlenfundstellen sämtliches Knochenmaterial von Stachelschweinen vollständig zernagt worden, so daß nur die fossilen Zahnreste übrig blieben [mdl. Mitt. Dr. J. de Vos (Leiden)].

Aufgrund der großen Unterschiede zwischen den Fraßspuren der Carnivora und denen der nagenden Kleinsäuger sollte die Bezeichnung »Nagespur« ausschließlich Verwendung finden, wenn diese von echten Nagezähnen (eines Vertreters der Rodentia oder eventuell auch Lagomorpha) verursacht worden sind.

Kann an Hand der genannten Merkmale noch mit einiger Sicherheit festgestellt werden, ob es sich bei dem Verursacher der Knochenbenagung um einen Vertreter der beiden letztgenannten Ordnungen handelt oder nicht, so ist eine artliche Zuordnung in vielen Fällen schwieriger. Bessere Voraussetzungen bestehen bei der Interpretation von Fraßspuren an Früchten, wie sie gelegentlich auch fossil vorkommen (Stuart 1982). Anhand der Form der Öffnungen, entsprechender Ränder usw. ist es häufig möglich, auf die Öffnungsmethode und damit auf den Verursacher der Spuren zu schließen (Mohr 1938; Olberg 1959; Corbet u. Ovenden 1982; Lang 1985; Bang u. Dahlström 1986). Dagegen ist man zur Bestimmung von Nagespuren auf Knochen- und Geweihresten allein auf die Dimensionen dieser Spuren angewiesen, was zu einigen Problemen führen kann.

Die äußere Form und Größe der Nagezähne ist weniger arttypisch als beispielsweise die der Molaren und daher zur Bestimmung weniger geeignet als letztere. Deshalb sind in Fossilfundstellen die isoliert vorgefundenen Nagezähne den nachgewiesenen Arten oftmals nicht eindeutig zuordenbar.

Doch selbst wenn die entsprechenden Zähne einer bestimmten Art zuzuweisen sind, können ihre Breiten nicht direkt mit der Spurbreite auf dem benagten Knochen korreliert werden. Die Incisiven sind im vestibulären Abschnitt abgerundet, so daß die Nagespuren stets schmaler sind als die meßbare maximale Breite der verursachenden Nagezähne (Fejfar 1958; Bang u. Dahlström 1986). Außerdem werden die erzeugten Nagespuren meist von den darauffolgenden Nagungen überlagert. Es ist oft schwer zu entscheiden, ob es sich bei der betrachteten Furche um eine einzelne Spur oder um Ränder von Überlagerungen handelt. Schließlich kann die I_{inf} -Spurbreite zusätzlich in Abhängigkeit von der Härte des Knochens differieren.

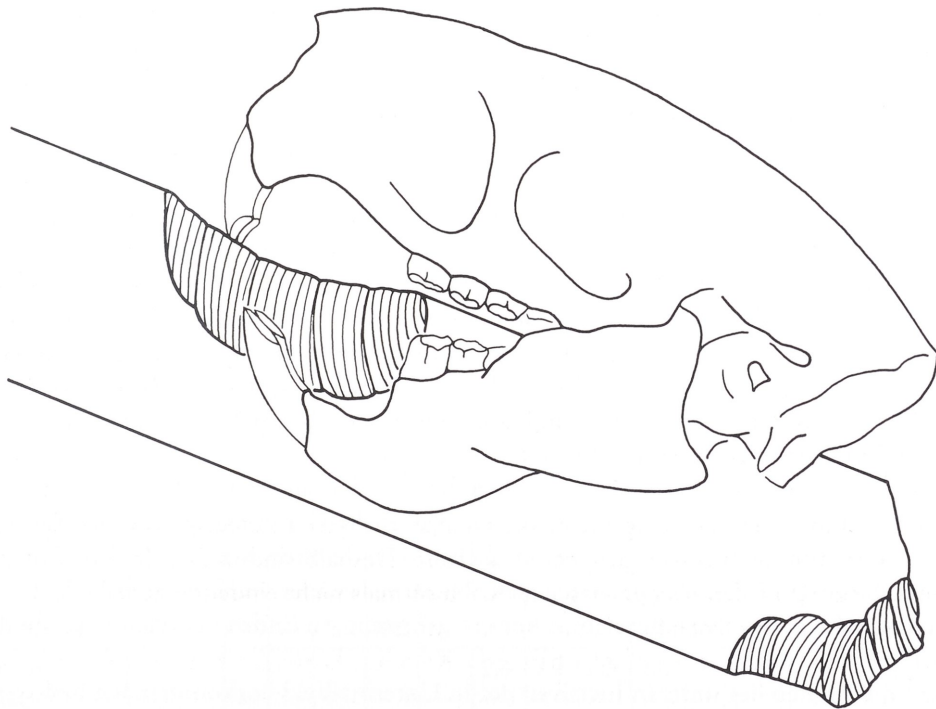
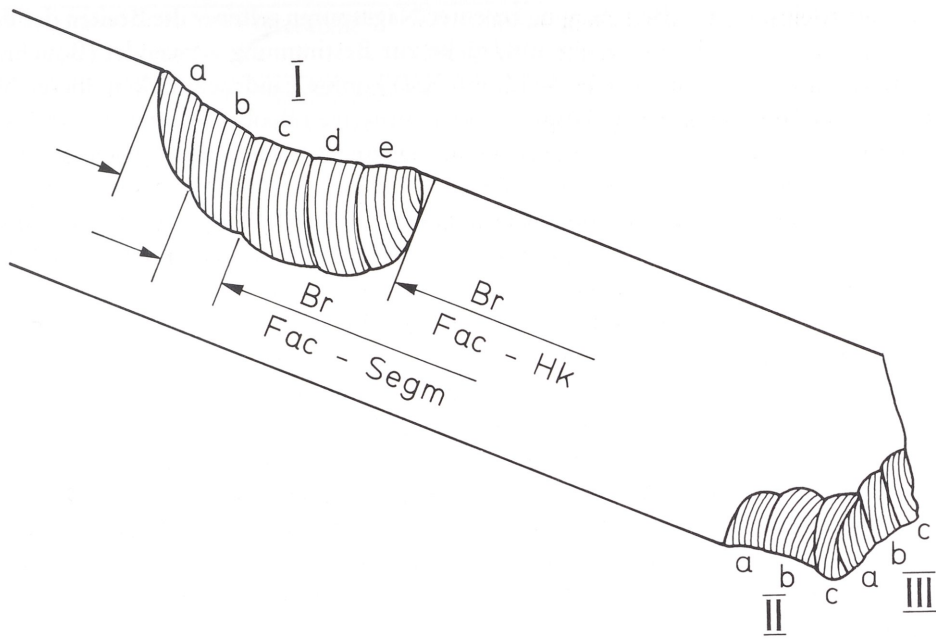


Abb 1 Schematische Darstellung der bei der Knochenbenagung entstehenden Facettenmuster. – a-e Facetten-Segmente. – I-III Facetten-Halbkreise; I Vollständiger Facetten-Halbkreis; II Unvollständiger Facetten-Halbkreis, von III überlagert; III Unvollständiger Facetten-Halbkreis an einem Knochenende. – Br Fac-Segm: Breite des Facetten-Segmentes. Br Fac-Hk: Breite des Facetten-Halbkreises.

Aus diesem Grunde werden bei der Bestimmung rezenter Nagespuren seltener die Breiten der durch die unteren Incisiven erzeugten Rillen als die I^{sup} -Eindrücke zur Bestimmung verwendet (Bouchner 1982; Lang 1985; Bang u. Dahlström 1986). Fejfar (1958, Taf. XII) konnte Eindrucksmarken oberer Nagezähne im Fossilmaterial aus Gombasek dokumentieren. Nach bisherigen Beobachtungen des Verfassers sind derartige Eindrücke jedoch sowohl an fossilen als auch rezenten Knochen und Geweihen nur äußerst selten deutlich zu erkennen.

Völlig pessimistisch sollten die Bestimmungsmöglichkeiten für fossile Knochenbenagungen dennoch nicht beurteilt werden. Unter Zuhilfenahme mehrerer Anhaltspunkte können durchaus Rückschlüsse auf die Verursacher der Nagespuren gezogen werden.

3. Nagespuren im Fundmaterial von Untermaßfeld

Im Fossilmaterial von Untermaßfeld wurden an folgenden 16 Knochen- bzw. Geweihfragmenten Benagungsspuren von Kleinsäugetern nachgewiesen:

IQW 1985/20843 (Mei. 20362): Geweihfragment von *Cervus s. l. nestii vallonnetensis*; IQW 1992/24063 (Mei. 23592): Geweihfragment von *Cervus s. l. nestii vallonnetensis*; IQW 1986/21306 (Mei. 20825): Geweihfragment von *Cervus s. l. nestii vallonnetensis*; IQW 1986/21416 (Mei. 20935): Geweihfragment von *Cervus s. l. nestii vallonnetensis*; IQW 1987/22071 (Mei. 21590): Mandibel von *Bison menneri*; IQW 1994/24699 (Mei. 24228): Scapulafragment von *Eucladoceros giulii*; IQW 1987/22118 (Mei. 21637): Humerusfragment von *Stephanorhinus etruscus*; IQW 1984/20217 (Mei. 19737): Humerusfragment von *Bison menneri*; IQW 1987/21961 (Mei. 21480): Pelvisfragment von *Stephanorhinus etruscus*; IQW 1984/20086 (Mei. 19606): Tibiafragment von *Bison menneri*; IQW 1985/20356 (Mei. 19876): Tibiafragment von *Bison menneri*; IQW 1994/24714 (Mei. 24243): Tibiafragment von *Bison menneri*; IQW 1994/24715 (Mei. 24244): Tibiafragment von *Bison menneri*; IQW 1990/23608 (Mei. 23137): Metapodiumfragment von *Stephanorhinus etruscus*; IQW 1984/20071 (Mei. 19591): Metacarpusfragment von *Bison menneri*; IQW 1984/20084 (Mei. 19604): Metacarpusfragment von *Bison menneri*.

Bei einer Zahl von bisher etwa 12000 geborgenen bestimmbareren Knochenresten (ca. 9000 von Großsäugetern und 3000 von Kleinvertebraten) entspricht die Anzahl der Knochen mit Nagespuren 0,13% des Gesamtmaterials.

Die Größe der benagten Fossilien ist sehr verschieden und reicht von einem nur 4 cm großen Geweihfragment [IQW 1986/21306 (Mei. 20825): Taf. 148, 3, 4] bis zu einem 35 cm langen Tibiafragment [IQW 1984/20086 (Mei. 19606)]. Facetten-Segmente sind an den genannten Funden in unterschiedlicher Menge, aber mit über 200 Belegen insgesamt sehr häufig, vorhanden. Vollständige Facetten-Halbkreise wurden dagegen seltener beobachtet. Beispiele für letztere finden sich auf Taf. 149, 2, 4; Taf. 150, 2, 6, 7; Taf. 151, 2, 3. Ein Metapodiumfragment [IQW 1990/23608 (Mei. 23137)] weist keine Facetten sondern nur einzelne Incisiven-Spuren auf. Eindeutige Eindrucksmarken von oberen Nagezähnen sind an den benagten Knochen von Untermaßfeld nicht erkennbar.

Zur weiteren Analyse wurden zunächst die Breiten der von den unteren Nagezähne erzeugten Spuren vermessen und – unter den in Abschn. 2. geäußerten Vorbehalten – mit entsprechenden Incisivenmaßen der in Untermaßfeld nachgewiesenen Arten verglichen. Desweiteren wurden die Breite der Facetten-Segmente und Facetten-Halbkreise herangezogen. Nicht verwendet wurden hierbei offensichtlich unvollständige Facetten, d. h. solche, die sich an konvex gekrümmten Enden befinden oder überlagert sind (vgl. Abb. 1).

Tab. 1 enthält die Breiten der unteren Incisiven der in Untermaßfeld vorkommenden bzw. vergleichbarer Kleinsäugetertaxa (vgl. Maul, in diesem Band). Für einige Arten liegen im Fundmaterial von Untermaßfeld keine I_{inf} vor. Hier wurden die Maße verwandter rezenter oder aus anderen Lokalitäten stammender Funde als Anhaltspunkte herangezogen.

Vergleicht man diese Maße mit den Breiten der I_{inf} -Bißrillen (Tab. 2), die als Minimalwert der entsprechenden Incisivendurchmesser angesehen werden müssen (vgl. Abschn. 2.), so kommen für sämtliche

Taxon	Herkunft	Biostratigraphisches Alter	I _{inf} -Maße			
			n	x _{min}	x	x _{max}
<i>Lepus</i> sp.	Neuleiningen 15	Biharium	10	2,50	2,80	3,30
<i>Sciurus vulgaris</i>	N-Deutschland	rezent	10	1,36	1,52	1,57
<i>Spermophilus</i> ex gr. <i>polonicus/primigenius</i>	Untermaßfeld	Biharium	10	1,70	1,83	2,00
<i>Castor fiber</i>	Untermaßfeld	Biharium	3	6,40	7,10	7,50
<i>Trogotherium cuvieri</i>	Voigtstedt	Biharium		4,20		12,0
<i>Glis sackdillingensis</i>	Untermaßfeld	Biharium	1		(0,90)	
<i>Cricetus cricetus</i>	Thüringen	rezent	1		(1,70)	
<i>Mimomys savini</i>	Voigtstedt	Biharium	10	1,20	1,33	1,40
<i>Microtus thenii</i>	Untermaßfeld	Biharium	4	0,90	1,03	1,10
<i>Apodemus</i> cf. <i>sylvaticus</i>	Untermaßfeld	Biharium	1		(0,50)	
<i>Hystrix</i> sp.	Untermaßfeld	Biharium	2	5,1	5,2	5,3
<i>Hystrix</i> cf. <i>vinogradovi</i>	Burgtonna	Toringium	4	4,2	4,90	5,2
<i>Hystrix cristata</i>	N-Afrika	rezent	5	3,9	4,92	5,2
<i>Hystrix cristata</i> (juv.)	N-Afrika	rezent	1		(3,40)	
<i>Hystrix indica</i>	Mittelasien	rezent	5	4,3	5,12	5,5
<i>Hystrix brachyura</i>	E-Asien	rezent	5	4,2	4,48	4,9

Tab. 1 Breite der unteren Incisiven der in Untermaßfeld nachgewiesenen Rodentia- und Lagomorpha-Taxa und diesen nahestehender Arten anderer Fundstellen sowie verschiedener *Hystrix*-Arten (in mm).

Untermaßfeld, benagte Knochen (Katalog-Nr.)	I _{inf} Spurbreite															
1985/20843 (Mei. 20362)	1,5				1,9											
1992/24063 (Mei. 23592)										2,7	2,8					
1986/21306 (Mei. 20825)	1,5						2,3			2,6						
1986/21416 (Mei. 20935)		1,6											3,0	3,1	3,2	
1987/22071 (Mei. 21590)													3,0			
1994/24699 (Mei. 24228)															3,3	
1987/22118 (Mei. 21637)															3,3	3,5
1984/20217 (Mei. 19737)	1,5															
1987/21961 (Mei. 21480)																3,4
1984/20086 (Mei. 19606)								2,5	2,6		2,8	2,9	3,0		3,2	
1985/20356 (Mei. 19876)					2,1				2,6		2,8		3,0			
1994/24714 (Mei. 24243)															3,3	
1994/24715 (Mei. 24244)											2,8					
1990/23608 (Mei. 23137)											2,8	2,9	3,0			
1984/20071 (Mei. 19591)									2,6			2,9	3,0	3,1		
1984/20084 (Mei. 19604)					2,0	2,1		2,3		2,6			3,0		3,2	
<i>Hystrix</i> cf. <i>vinogradovi</i> Burgtonna, Toringium								2,3	2,4	2,5	2,6					
<i>Hystrix indica</i> Zoo, rezent									2,4	2,5	2,6	2,7		3,0		

Tab. 2 Gemessene Breiten (ohne Angabe der Häufigkeit) der von den unteren Incisiven erzeugten Bißrillen an Knochenmaterial der Fundstelle Untermaßfeld sowie an von *Hystrix* benagten Knochen aus Burgtonna und rezenten Vergleichsstücken (in mm).

Spuren von Untermaßfeld als Verursacher nur Formen in Betracht, deren I_{inf} jeweils breiter als 1,5 mm sind. *Mimomys savini*, *Microtus thenii*, *Apodemus* cf. *sylvaticus* und *Glis sackdillingensis* sind daher auszuschließen. *Mimomys pusillus*, *Clethrionomys* cf. *hintonianus* und *Pliomys episcopalis*, für die weder I_{inf} noch vergleichbare I_{inf} -Meßwerte vorliegen, dürften aufgrund ihrer übrigen Zahnmaße (Maul, in diesem Band) über Incisiven verfügen, die auf jeden Fall kleiner als die I_{inf} von *Mimomys savini* und daher ebenfalls schmaler als 1,5 mm sind. Die gemessene Incisivenbreite des rezenten *Sciurus vulgaris* erreicht maximal 1,57 mm (Tab. 1). Der in Untermaßfeld nachgewiesene *Sciurus whitei* ist aber kleiner als diese heute lebende Form und entfällt daher der Betrachtung ebenfalls.

Unter den in der Fossilfauna von Untermaßfeld bisher bekannten Taxa kommt als Verursacher der I_{inf} -Spuren mit Breiten zwischen 1,5 und 1,9 mm somit nur *Spermophilus* in Frage. In diesem Falle könnten auch die Facetten-Segmente, deren Breite weniger als 9,0 mm beträgt (Tab. 3), auf dieses Taxon zu beziehen sein. Da jedoch weder entsprechende rezente Vergleichsstücke noch Angaben aus der Literatur vorliegen, die belegen, daß *Spermophilus* überhaupt Knochen benagt, erfolgt diese Zuordnung vorerst unter Vorbehalt.

In jedem Fall muß die überwiegende Zahl der Nagezahn-Spuren auf ein deutlich größeres Tier bezogen werden. Sehr große Incisiven besitzen Castoriden. Rezente Nagerillen von *Castor* an Holz weisen eine Breite von 8 mm auf (Lang 1985). Auch fossil kennt man Nagungen des Bibers an Holzresten (Stuart 1982). Fejfar (1958) bezog die größten Nagespuren (Breite 4,5–6 mm) der Fundstelle Gombasek auf Castoriden (*Castor* bzw. *Trogotherium*) (Fejfar 1958, Taf. IX, X). Derart breite Spuren sind im Fundmaterial von Untermaßfeld nicht anzutreffen.

Als Verursacher eines Teils der Untermaßfelder Nagespuren käme, nach den Dimensionen der Nagezähne zu urteilen, auch eine *Lepus*-Art in Betracht. Die einzige Erwähnung über die Benagung von Knochen durch Lagomorpha findet sich bei Andrews (1990) – allerdings bezieht sich diese Angabe nur auf Nagungen an Rodentia-Knochen. Geht man davon aus, daß die Nagespurbreiten stets kleiner als die realen I_{inf} -Werte sind, so dürften zumindest der Großteil der Spuren am Untermaßfelder Material für *Lepus* zu groß sein.

In nahezu allen Fossilfundstellen, in denen eine Knochenbenagung dokumentiert ist, wie z. B. im Zwergloch, in Saint Vallier, Gombasek, Chlum und in der Kalman Lambrecht Höhle, sind die vorgefundenen Nagespuren fast ausschließlich von Stachelschweinen erzeugt worden (Ranke 1879; Viret 1954; Fejfar 1958; Jánossy 1963).

Tatsächlich entspricht die Mehrzahl der Werte der I_{inf} -Spurbreite und der Facetten in ihren Abmessungen denjenigen von rezenten Vergleichsstücken (Herkunft: Zoopark Erfurt, Sammlung der Forschungsstation für Quartärpaläontologie) sowie denen der eindeutig von *Hystrix* verursachten Spuren an mehreren Knochen aus der oberpleistozänen Fundstelle Burgtonna (Maul 1994) (Tab. 1–4). Weiterhin stimmen die Benagungsfacetten aus Untermaßfeld in Form und Größe, soweit aus den Abbildungen zu ersehen ist, mit denen von Ranke (1879), Viret (1954) und Fejfar (1958) dokumentierten Beispielen überein. Auch Brunner (1954) erwähnte, ohne Maße anzugeben, daß die benagten Knochenflächen am Material aus dem Fuchsloch bei Siegmansbrunn die gleiche Größe aufweisen wie die von rezenten Stachelschweinen erzeugten Spuren. Außerdem entsprechen die von Fejfar (1958) angegebenen Maße von 2,5–3,5 mm für die Bißspurbreite etwas auf den von *Hystrix* benagten Knochen den I_{inf} -Spuren des Untermaßfelder Materials (Tab. 2). Bei Wertung aller genannten Merkmale scheint bereits anhand der Form und Größe der größeren Nagefacetten kein Zweifel daran zu bestehen, daß diese von Stachelschweinen verursacht wurden.

Einen wichtigen Hinweis liefern schließlich zwei Nagezahnfragmente, die eindeutig *Hystrix* zugeordnet werden können (s. Maul, in diesem Band). Damit ist dieses Taxon in Untermaßfeld zwar nur recht spärlich repräsentiert, aber auch in den Lokalitäten Zwergloch, Saint Vallier, Gombasek, Chlum und der Kalman Lambrecht Höhle sind Nagespuren von *Hystrix* im Vergleich zur nachgewiesenen Anzahl der Skelett- und Zahnreste dieser Tiere bedeutend häufiger (Ranke 1879; Viret 1954; Fejfar 1958; Jánossy 1963). Aus dem Pleistozän Europas sind zwei *Hystrix*-Arten bekannt. *Hystrix vinogradovi* Argyropulo, 1941, die überwiegend in oberpleistozänen Lokalitäten nachgewiesen wurde, unterscheidet sich vor allem

Untermaßfeld, benagte Knochen (Katalog-Nr.)	Breite der Facetten-Segmente															
1985/20843 (Mei. 20362)					7,5			8,5								
1992/24063 (Mei. 23592)																
1986/21306 (Mei. 20825)																
1986/21416 (Mei. 20935)																
1994/24699 (Mei. 24228)																
1987/22118 (Mei. 21637)																
1984/20217 (Mei. 19737)	5,5	6,0														
1984/20086 (Mei. 19606)																
1985/20356 (Mei. 19876)																
1994/24714 (Mei. 24243)																
1994/24715 (Mei. 24244)																
1984/20071 (Mei. 19591)																
1984/20084 (Mei. 19604)																
<i>Hystrix cf. vinogradovi</i> Burgtonna, Toringium																
<i>Hystrix indica</i> Zoo, rezent																

Tab. 3 Gemessene Breiten (ohne Angabe der Häufigkeit) der Facetten-Segmente an Knochenmaterial der Fundstelle Untermaßfeld sowie an den von *Hystrix* benagten Knochen aus Burgtonna und rezenten Vergleichsstücken (in mm; Meßpunkte s. Abb. 1).

Untermaßfeld, benagte Knochen (Katalog-Nr.)	Breite der Facetten-Halbkreise															
1986/21416 (Mei. 20935)																
1987/22071 (Mei. 21590)																
1987/22118 (Mei. 21637)																
1984/20086 (Mei. 19606)	42	43														
1994/24714 (Mei. 24243)																
1984/20071 (Mei. 19591)																
1984/20084 (Mei. 19604)																
<i>Hystrix cf. vinogradovi</i> Burgtonna, Toringium																
<i>Hystrix indica</i> Zoo, rezent																

Tab. 4 Gemessene Breiten (ohne Angabe der Häufigkeit) der Facetten-Halbkreise an Knochenmaterial der Fundstelle Untermaßfeld sowie an den von *Hystrix* benagten Knochen aus Burgtonna und rezenten Vergleichsstücken (in mm; Meßpunkte s. Abb. 1).

durch ihre geringeren Dimensionen von der im Unter- und Mittelpleistozän vorkommenden *Hystrix re-fossa* Gervais, 1852. Die ungarische Fundstelle Osztramos 8, in der beide Arten gleichzeitig auftreten (Jánossy 1972), ist aufgrund ihrer etwas geringer evoluierten Arvicoliden-Funde älter als die Fauna von Untermaßfeld (Maul, in diesem Band). Also existierten beide Stachelschweinarten bereits vor der Akkumulation der Untermaßfelder Fauna in Europa, potentiell auch im Südthüringer Raum. Da weder die Maße der beiden Nagezahnfragmente oder die der vorliegenden Spuren noch stratigraphische Argumente Hinweise auf die spezifische Bestimmung des Untermaßfelder Befundes liefern, sollen diese *Hystrix* sp. zugeordnet werden.

4. Diskussion

Zur Beantwortung der Frage, warum Kleinsäuger, und speziell *Hystrix*, Knochen benagen, existieren verschiedene Anhaltspunkte. Insgesamt ist dieses Phänomen jedoch bisher noch nicht befriedigend geklärt. Stachelschweinen, die Knochen zur Benagung in Massen in ihre Baue eintragen (Nehring 1896; Hendey 1974; Brain 1981; Andrews 1990), sollen diese hinreichend harten Objekte vor allem der Abnutzung der permanent wachsenden Nagezähne dienen (Hendey 1974; Brain 1981; Andrews 1990). Nach Andrews (1990) bestehen hier Parallelen zum Verhalten kleinerer Nager. Allerdings dürften der Härte der benagten Objekte nur eine sekundäre Bedeutung zukommen, denn die Incisiven nutzen sich bereits durch ihren gegenseitigen Kontakt ab (Skinner et al. 1980).

Brunner (1954) nahm an, daß die Knochenbenagung vor allem der Kalkaufnahme dient. Nach Andrews (1990) ergänzen kleinere Nager aus den Knochen nicht nur ihren Kalzium- sondern auch den Phosphatbedarf. Eine gleiche Motivation trifft nach Bang u. Dahlström (1986) für das Benagen von Geweihstücken zu. Daß dem Kalziumgewinn zumindest nicht die entscheidende Bedeutung zukommt, bewiesen Duthrie u. Skinner (1986) mit einem Experiment: Sie verabreichten je einer Gruppe von Stachelschweinen kalziumarme bzw. kalziumreiche Nahrung. Die gleichzeitig dargebotenen trockenen Knochen wurden von beiden Gruppen benagt, wenngleich in unterschiedlicher Intensität.

Der Ausgleich von Phosphatmangel scheint eine größere Rolle zu spielen (Skinner et al. 1980). Dies wird durch Beobachtungen bestätigt, nach denen in der phosphatreichen Negev-Wüste Knochen von *Hystrix* deutlich seltener benagt werden als in anderen Untersuchungsgebieten (Rabinovitch u. Horwitz 1994). Sever (1985, zit. nach Rabinovitch u. Horwitz 1994) konnte feststellen, daß *Hystrix indica* Knochen und *Sepia*-Schulpe allgemein bei geschwächter physischer Konstitution benagt.

Möglicherweise ist der Antrieb zur Knochenbenagung auch hauptsächlich im Verhalten dieser Tiere begründet – wie Duthrie u. Skinner (1986) bemerkten: »They simply like to collect and gnaw objects of any size and description«. In jedem Falle üben freiliegende Knochen eine große Attraktivität auf Stachelschweine aus.

In unserem Fundmaterial liegen keinerlei Hinweise vor, daß bestimmte Knochenelemente bevorzugt benagt wurden. Dies steht im Einklang mit den Untersuchungsergebnissen von Rabinovitch u. Horwitz (1994), wonach *Hystrix* zum Benagen eingetragenes Knochenmaterial nicht nach einer bestimmten Größe oder Form auswählt.

Ob die Konsistenz der Knochen eine entscheidende Rolle spielt, wird kontrovers beurteilt. Brain (1981) konnte anhand von Beobachtungen an freilebenden *Hystrix africae australis* nachweisen, daß durch dauernde Sonneneinstrahlung entfettete und gebleichte Knochen den frischen unentfetteten vorgezogen werden. Diese Präferenz soll nach Andrews (1990) auch für die übrigen knochenbenagenden Kleinsäuger zutreffen. Versuche an Zootieren von *Hystrix indica* lieferten jedoch auch Ergebnisse, nach denen trockene und fleischige Knochen gleichermaßen benagt werden (Rabinovitch u. Horwitz 1994).

Im Material von Untermaßfeld weisen einige Stücke zugleich sowohl Benagungsspuren von *Hystrix* als auch Fraßspuren von Carnivoren auf [z.B. IQW 1984/20217 (Mei. 19737); IQW 1984/20071 (Mei. 19591); IQW 1987/21961 (Mei. 21480); IQW 1994/24699 (Mei. 24228); IQW 1987/22118 (Mei. 21637)]. Das könnte darauf hindeuten, daß hier ältere, bereits abgefleischte Knochen benagt worden sind. Eine zur Benagung nicht geeignete Konsistenz hatte dagegen vermutlich das bereits erwähnte Metapodiumfragment IQW 1990/23608 (Mei. 23137), da es nur vereinzelte Nagespuren aufweist und im Anschluß an mehrere Nageversuche offenbar verschmätzt worden war.

Sicherlich besteht ein Zusammenhang zwischen der jeweiligen Knochenbeschaffenheit zur Zeit der Benagung und der unterschiedlichen Deutlichkeit, mit der sich die Nagespuren auf den einzelnen Knochenstücken abheben. Bei einem frischen Rinderknochen, der zu Vergleichszwecken für die vorliegende Studie im Zoopark Erfurt Stachelschweinen zur Benagung dargeboten wurde, sind die I_{inf} -Spuren relativ »weich« konturiert und eher undeutlich erhalten. Ein Scapula-Fragment aus Untermaßfeld [IQW 1994/24699 (Mei. 24228)] weist ebenfalls Nagespuren mit sehr weichen Konturen auf. Möglicherweise ist auch dieses Stück deshalb noch in relativ frischem Zustand benagt worden. Allerdings kann das Ver-

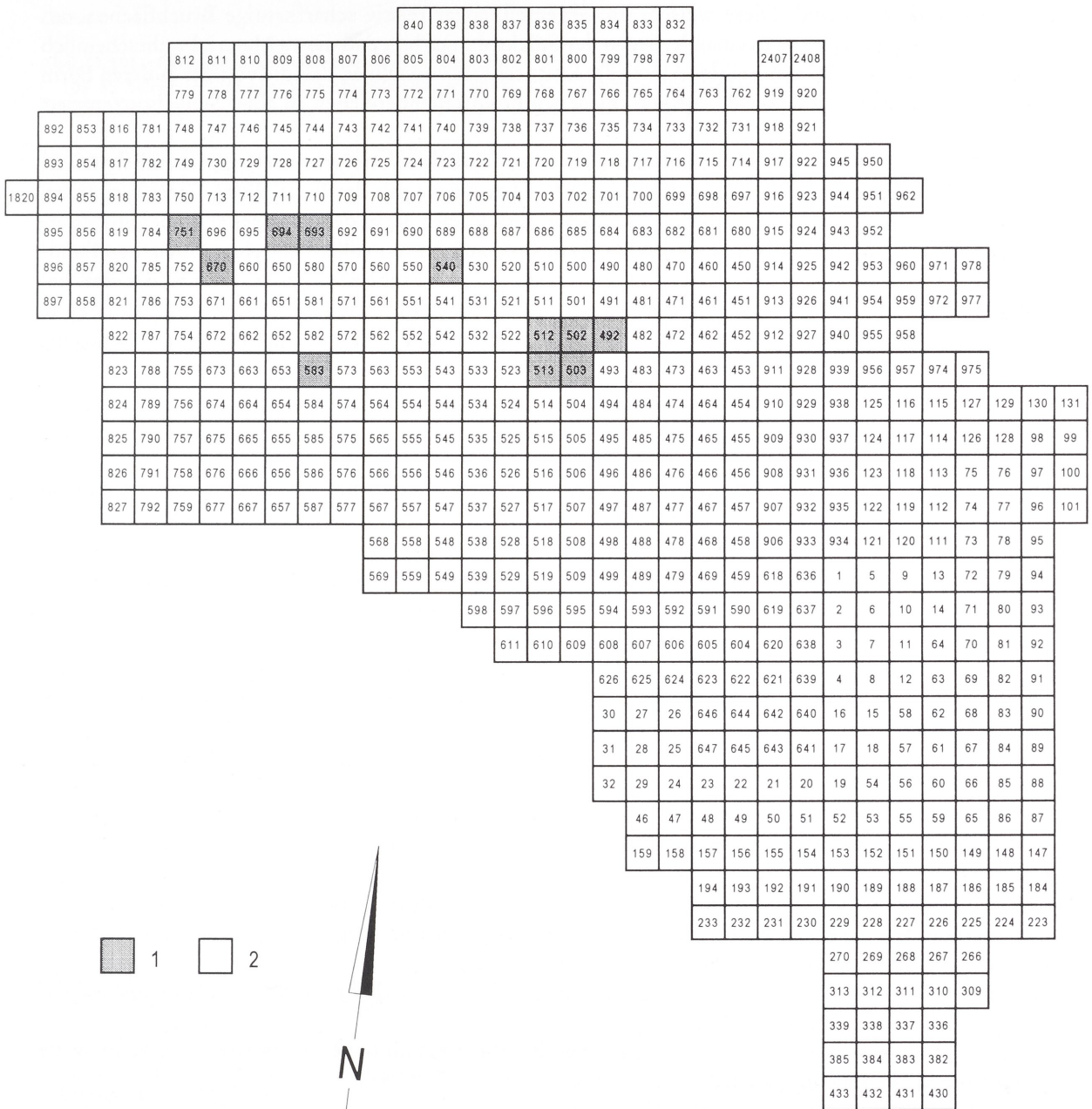


Abb 2 Forschungsgrabung Untermaßfeld, Übersichtsplan zur abgegrabenen Fläche (Stand Ende 1995). – 1 Planquadrate mit dokumentierten Nagespuren an Knochen- und Geweihresten. – 2 Abgegrabene Fläche insgesamt.

wischen der Nagespuren an dem genannten Scapulafragment auch auf die schleifende Wirkung des einbettenden Sedimentes zurückzuführen sein.

Das Vorhandensein von Nagespuren setzt, mindesten für den Zeitraum der Benagung, ein Freiliegen der Knochen und damit das Fehlen einer Wasserbedeckung voraus. In Abb. 2 sind die Planquadrate der Grabungsfläche von Untermaßfeld gekennzeichnet, in denen sich benagte Knochen befanden. Diese Stellen müssen zumindest zeitweise zum Uferbereich gehört haben – falls die Knochenreste nicht bereits im benagten Zustand eingetragen wurden. Gegen letzteres spricht, daß keinerlei Abrollungsspuren an diesen

Funden zu erkennen sind. Diese weisen, im Gegenteil, sogar relativ scharfkantige Bruchflächen auf. Auch deutet das relativ nahe Beeinanderliegen der Stücke darauf hin, daß dieses Material wahrscheinlich nach der Benagung nicht mehr verlagert wurde. Es ist schwer vorstellbar, daß die von der äußeren Form her so unterschiedlichen Knochen aus verschiedenen Fundstellenbereichen an einer Stelle konzentriert wurden.

Die im Leichenfeld von Untermaßfeld akkumulierten Wirbeltierreste wurden wahrscheinlich relativ schnell von Sediment bedeckt (R.-D. Kahlke 1997). Dies würde mit der Feststellung übereinstimmen, daß in Untermaßfeld Benagungsspuren viel seltener vorkommen als in dem von Fejfar (1958) analysierten Fundmaterial von Gombasek. Im Gegensatz zur Lokalität Untermaßfeld, die einen fluviatilen Fundstellentyp repräsentiert, handelt es sich bei Gombasek um eine Höhlenfundstelle. Hier findet man benagte Knochen prinzipiell häufiger als in Offenlandfundstellen (Rabinovitch u. Horwitz 1994), denn in Höhlen können Knochen über bedeutend längere Zeiträume freiliegen und sind damit einer Benagung besser zugänglich.

Zusammenfassung

Das gesamte Fundmaterial von Untermaßfeld (insgesamt über 9000 Groß- und 3000 Kleinvertebratenreste) wurde auf Benagungsspuren von Kleinsäugetern durchgesehen. Dabei wiesen 16 Knochenfragmente derartige Spuren auf.

Aufgrund der Breite der durch die unteren Nagezähne erzeugten Bißrillen sowie der Facetten-Segmente und Facetten-Halbkreise lassen die meisten dieser Benagungsspuren auf das Vorhandensein von *Hystrix* sp. schließen. Dieses Taxon konnte bisher nur anhand von zwei Incisivenresten in Untermaßfeld belegt werden.

Einige kleinere Nagespuren sind nach ihren Dimensionen wahrscheinlich auf *Spermophilus* zu beziehen. Aus der Lage der benagten Knochenfunde innerhalb des Grabungsfeldes geht hervor, daß diese Bereiche wahrscheinlich zumindest zur Zeit der Benagung trocken gelegen haben.

Summary

The entire material of the fossil site of Untermaßfeld (containing more than 9000 remains of large and 3000 remains of small vertebrates) was checked for gnawing marks of small mammals. 16 bone fragments exhibited traces of this kind.

According to the width of the grooves which were created by lower incisors and the width of the facet-segments and facet-semicircles, the majority of the gnawing marks suggest the presence of *Hystrix* sp. This taxon has been recorded by two incisor fragments only.

The dimensions of some smaller gnawing traces probably indicate that they were made by *Spermophilus*.

The gnawed bone material originates from areas within the excavation which were not covered by water at least during the time of gnawing.

Danksagung

Für anregende Diskussionen und Hinweise danke ich Frau Dr. B. Bratlund (jetzt Stockholm) sowie den Herren Dr. habil. R.-D. Kahlke, G. Braniek, J.-A. Keiler (alle Weimar), Dr. D. Mayhew (Pumerend), Dr. G. Storch (Frankfurt/M.), Prof. Dr. A. Turner (Liverpool) und Dr. J. de Vos (Leiden).

Die Fotos wurden von Herrn T. Korn (Weimar) angefertigt. Herrn M. Fuß (ZooPark Erfurt) bin ich für die Beschaffung einiger Knochen, die von Zoo-Stachelschweinen benagt wurden, zu Dank verpflichtet.

Literatur

- Abel, O. 1911: Grundzüge der Paläontologie der Wirbeltiere. 708 S., Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung; Stuttgart.
- Andrews, P. 1990: Owls, Caves and Fossils. 230 S., Univ. Chicago Press; London, Chicago.
- Bang, P. u. Dahlström, P. 1986: Tierspuren. Tiere erkennen an Fährten, Fraßzeichen, Bauen und Nestern. 240 S., BLV Verlagsges.; München etc.
- Binford, L. R. 1981: Bones. Ancient men and modern myths. 320 S., Academic Press; New York etc.
- Bouchner, M. 1982: Der Kosmos-Spurenführer. Spuren und Fährten einheimischer Tiere. 271 S., Franckh'sche Verlagsbuchhandlung; Stuttgart.
- Braestrup, F. W. 1935: Egernet (*Sciurus vulgaris*). In: Manniche, A. L. V. (Hrsg.): Danmarks Pattedyr. 371-382, Nordisk Forlag; Kobenhavn.
- Brain, C. K. 1981: The Hunters or the Hunted? An introduction to African Cave Taphonomy. 365 S., Univ. Chicago Press; London, Chicago.
- Brunner, G. 1954: Das Fuchsloch bei Siegmansbrunn (Oberfr.). N. Jb. Geol. Paläont., Abh. 100, 1, 83-118, Stuttgart.
- Buckland, W. 1824: Reliquiae Diluvianae. 303 S., John Murray; London.
- Cook, J. 1986: The Application of Scanning Electron Microscopy to Taphonomic and Archeological Problems. In: Roe, D. A. (Hrsg.): Studies in the Upper Paleolithic of Britain and Northwest Europe. Brit. Archeol. Rep. Internat. Ser. 296, 143-163, Oxford.
- Corbet, G. u. Oviden, D. 1982: Pareys Buch der Säugetiere. 240 S., Verl. P. Parey; Hamburg, Berlin.
- Dawkins, W. B. 1876: Die Höhlen und die Ureinwohner Europas. 360 S., C. F. Winter'sche Verlagsbuchhandlung; Leipzig, Heidelberg.
- Duthie, A. G. u. Skinner, J. D. 1986: Osteophagia in the Cape porcupine *Hystrix africaeaustralis*. S. African Journ. Zool. 21, 316-318, Pretoria.
- Fejfar, O. 1958: Einige Beispiele der Benagung fossiler Knochen. Anthropozoikum 7, 145-149 + Taf. 1-12, Prag.
- Hendey, Q. B. 1974: The Late Cenozoic Carnivora of the South-Western Cape Province. Ann. S. Afr. Mus. 63, 1-369, Cape Town.
- Jánossy, D. 1963: Letztinterglaziale Vertebraten-Fauna aus der Kálmán Lambrecht-Höhle (Bükk-Gebirge, Nordost-Ungarn) I. Acta Zool. Acad. Scient. Hung. 9, 3-4, 293-331, Budapest.
- 1972: Ein kleiner *Hystrix* aus dem Altpleistozän der Fundstelle Osztramos 8 (Nordungarn). Vertebr. Hung. 13, 163-182, Budapest.
- Kahlke, R.-D. 1997: Bisheriger Gesamtbefund zur Geologie, Paläozoologie, Taphonomie, Ökologie und Stratigraphie der unterpleistozänen Komplexfundstelle Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 1. Röm.-German. Zentralmus., Monogr. 40, 1, 385-418, Mainz.
- Lang, A. 1985: Spuren und Fährten unserer Tiere. 127 S., BLV Verlagsges.; München etc.
- Manniche, A. L. V. (Hrsg.) 1935: Danmarks Pattedyr. 480 S., Nordisk Forlag; Kobenhavn.
- Maul, L. 1994: Erster Nachweis von *Hystrix* in der Pleistozän-Fundstelle Burgtonna (Thüringen, Mitteldeutschland). Säugetierkd. Inform. 18, 3, 673-682, Jena.
- in diesem Band: Die Kleinsäugerreste (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld.
- Mohr, E. 1950: Die freilebenden Nagetiere Deutschlands. 152 S., Fischer Verl.; Jena.
- Nehring, A. 1896: Benagen von Knochen und Gebissstheilen durch *Hystrix*. N. Jb. Min. etc. 157-158, Stuttgart.
- Olberg, G. 1959: Fraßspuren und andere Tierzeichen. 112 S., A. Ziemsen Verl.; Wittenberg Lutherstadt.
- Rabinovitch, R. u. Horwitz, L. K. 1994: An experimental approach to the study of porcupine damage to bones: a gnawing issue. Outillage peu élaboré en os et bois de Cervidés IV. 6e Table Ronde Taphonomie/Bone Modification. Artefacts 9, 97-118, Treignes.
- Ranke, J. 1879: Das Zwergloch und Hasenloch bei Pottenstein in Oberfranken. Beitr. Anthropol. Urgesch. Bayerns 2, 195-225, München.
- Sever, Z. 1985: Selected readings on porcupine (*Hystrix indica*) biology on the coast plain. Unpubl. MA Thesis, Tel Aviv.
- Skinner, J. D., Davis, S. J. u. Ilani, G. 1980: Bone collecting by striped hyaenas, *Hyaena hyaena*, in Israel. Palaeontologia Africana 23, 99-104, Johannesburg.
- Stromer von Reichenbach, E. 1912: Lehrbuch der Paläozoologie. II: Wirbeltiere. 325 S., Verl. B. G. Teubner; Leipzig, Berlin.
- Stuart, A. J. 1982: Pleistocene vertebrates in the British Isles. 212 S., Longman; London, New York.
- Sutcliffe, A. J. u. Collings, H. D. 1972: Gnawed bones from the Crag and Forest Bed deposits of East Anglia. Suffolk Nat. Hist. 15, 6, 497-498, Ipswich.

Toepfer, V. 1963: Tierwelt des Eiszeitalters. 198 S., Akadem. Verlagsges. Geest & Portig; Leipzig.

Viret, M. 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 + 33 pl., Lyon.

Zapfe, H. 1939: Lebensspuren der eiszeitlichen Höhlenhyäne. Die urgeschichtliche Bedeutung der Lebensspuren knochenfressender Raubtiere. *Palaeobiologica* 7, 2, 111-146, Wien.