

RALF-DIETRICH KAHLKE

DAS PLEISTOZÄN VON UNTERMASFELD
BEI MEININGEN (THÜRINGEN)

TEIL 3

RALF-DIETRICH KAHLKE
DAS PLEISTOZÄN VON UNTERMASFELD

RÖMISCH-GERMANISCHES ZENTRALMUSEUM
FORSCHUNGSINSTITUT FÜR VOR- UND FRÜHGESCHICHTE

MONOGRAPHIEN

BAND 40, 3

2001

DR. RUDOLF HABELT GMBH · BONN

RÖMISCH-GERMANISCHES ZENTRALMUSEUM
FORSCHUNGSINSTITUT FÜR VOR- UND FRÜHGESCHICHTE
IN VERBINDUNG MIT DER
SENCKENBERGISCHEM NATURFORSCHENDEN GESELLSCHAFT
FORSCHUNGSSTATION FÜR QUARTÄRPALÄONTOLOGIE WEIMAR

RALF-DIETRICH KAHLKE

DAS PLEISTOZÄN VON UNTERMASFELD
BEI MEININGEN (THÜRINGEN)

TEIL 3

MIT BEITRÄGEN VON

BIRGIT CRAMER · HELMUT HEMMER · LUTZ MAUL
ELISABETH STEPHAN · HANS-PETER UERPMANN
HELMUT ZAPFE (†)

2001

DR. RUDOLF HABELT GMBH · BONN

Gedruckt mit Unterstützung des
Förderungs- und Beihilfefonds Wissenschaft
der VG WORT

Die Deutsche Bibliothek – CIP-Einheitsaufnahme

Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen) /

Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Forschungsinstitut für Vor- und
Frühgeschichte in Verbindung mit der Senckenbergischen Naturforschenden
Gesellschaft, Forschungsstation für Quartärpaläontologie Weimar.
Ralf-Dietrich Kahlke. –

Bonn: Habelt

(Monographien / Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Forschungsinstitut
für Vor- und Frühgeschichte; Bd. 40)

Teil 3. / Mit Beitr. von Birgit Cramer ... – 2001

ISBN 3-7749-3081-3

ISBN 3-7749-3081-3

ISSN 0171-1474

© 2001 Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Mainz, und Dr. Rudolf Habelt GmbH, Bonn

Das Werk ist urheberrechtlich geschützt.

Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, der Entnahme von Abbildungen,
der Funk- und Fernsehsendung, der Wiedergabe auf photomechanischem (Photokopie, Mikrokopie) oder ähnlichem Wege und
der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, Ton- und Bildträgern bleiben, auch bei nur auszugsweiser

Verwertung, vorbehalten. Die Vergütungsansprüche des § 54, Abs. 2, UrhG.

werden durch die Verwertungsgesellschaft Wort wahrgenommen.

Herstellung: Weihert Druck GmbH, Darmstadt
Printed in Germany

INHALTSVERZEICHNIS

HELMUT HEMMER Die Feliden aus dem Epivillafranchium von Untermaßfeld (Taf. 132-143)	699
LUTZ MAUL Die Kleinsäugerreste (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld (Taf. 144-145)	783
HELMUT ZAPFE Zähne von <i>Macaca</i> aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld (Taf. 146)	889
RALF-DIETRICH KAHLKE Ein Hinweis auf Herbivoren-Osteophagie aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld sowie Bemerkungen zur Gabelbildung an Knochenenden (Taf. 147)	897
LUTZ MAUL Nagespuren von Kleinsäufern an Knochenmaterial aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld (Taf. 148-151)	905
ELISABETH STEPHAN · HANS-PETER UERPMANN · BIRGIT CRAMER Paläotemperaturbestimmungen nach $\delta^{18}\text{O}$ -Werten von Equiden-Resten aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld	917
RALF-DIETRICH KAHLKE Die unterpleistozäne Komplexfundstelle Untermaßfeld – Zusammenfassung des Kenntnisstandes sowie synthetische Betrachtungen zu Genesemodell, Paläoökologie und Stratigraphie (Anlagen I-XV)	931
Tafeln 132-151	
Anschriften der Autoren	
Anlagen I-XV (zum Beitrag Kahlke S. 931ff.): Grabungspläne	



Blick aus westlicher Richtung auf den östlichen Talhang der Werra im Raum Untermaßfeld (entspricht der Pfeilrichtung in der Luftaufnahme Teil 2, gegenüber S. 419). – Vordergrund rechts: Grabungsstelle mit begrüntem Halden, Sonnensigel und Werkstattcontainer. – Vordergrund links: verfüllte Sandgrube. Flughöhe des Gleitdrachens ca. 180m (Foto T. Korn, 2. August 2000).

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 gombaszoegensis* (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) präzisieren 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'Escale 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 M¹ dex., IQW 1984/20268 (Mei. 19788).
- Oberkieferfragment dex. mit I³, IQW 1986/21783 (Mei. 21302).
- Mandibelfragment sin. mit C und P₃-M₁, IQW 1983/19169 (Mei. 18689).
- Mandibelfragment sin. mit I₂, I₃, C, P₃, P₄, IQW 1992/24137 (Mei. 23666).
- Mandibelfragment dex. mit I₂, C, P₃-M₁, IQW 1995/25343 (Mei. 24872).
- I³ sin., IQW 1986/21784 (Mei. 21303).
- C max. dex., IQW 1986/21775 (Mei. 21294).
- P³ dex., IQW 1986/21777 (Mei. 21296).
- M¹ sin., IQW 1986/21781 (Mei. 21300).
- P₃ dex., IQW 1986/21782 (Mei. 21301).
- P₄ sin., IQW 1986/21789 (Mei. 21308).
- P₄-Fragment dex., IQW 1986/21778 (Mei. 21297).
- M₁ dex., IQW 1986/21780 (Mei. 21299).
- M₁-Fragment sin., IQW 1986/21776 (Mei. 21295).
- M₁ 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 ^{max}					
Länge am Schmelzrand	–	–	20,8		
Breite am Schmelzrand	–	–	16,9		
P ²					
Länge	7,6	7,8			
Breite	5,2	5,3			
P ³					
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 ⁴					
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 ¹					
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 M₁ aus. Im Oberkiefer besitzen die P³ 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 P³ IQW 1986/21777 (Mei. 21296) zeigt diese Strukturen nicht. In der Unterkieferbezahnung fällt beim P₄ 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 P₄ ist das hintere Cingulum sehr kräftig, scharfkantig«. Ein ebensolches Cingulum kennzeichnet den P₄ der Mandibel von Würzburg-Schalksberg. Bei den anderen P₄ von Untermaßfeld ist diese Struktur schwächer. Während alle bisher beschriebenen M₁ 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 M₁-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 ₁	37,5	—	—				
Diastema-Länge	(ca. 22)	19,1	ca. 16				
P ₃ -M ₁ -Länge (alveolär)	59,5	—	58,6				
C _{mand}							
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 ₂							
Höhe	—	7,7	6,0				
I ₃							
Höhe	—	9,2	—				
max. Breite	—	5,9	—				
Länge	—	6,5	—				
P ₃							
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 ₄							
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 ₁							
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 M₁ 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 P₃-P₄-Proportion: P₃ Länge in % P₄-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 ^{max}			P ³			P ⁴		
		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 + »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 P³ (Breite in % der Länge 45,9 ± 5,0, n = 6, gegenüber 51,0 ± 1,7, n = 5), etwas schmalere P⁴ (52,8 ± 1,7, n = 6, gegenüber 56,3 ± 2,8, n = 6), besitzen aber weit breitere P₃ (56,3 ± 2,4, n = 4, gegenüber 48,8 ± 2,4, n = 12) und breitere P₄ (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 _{mand}			P ₃			P ₄			M ₁		
		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

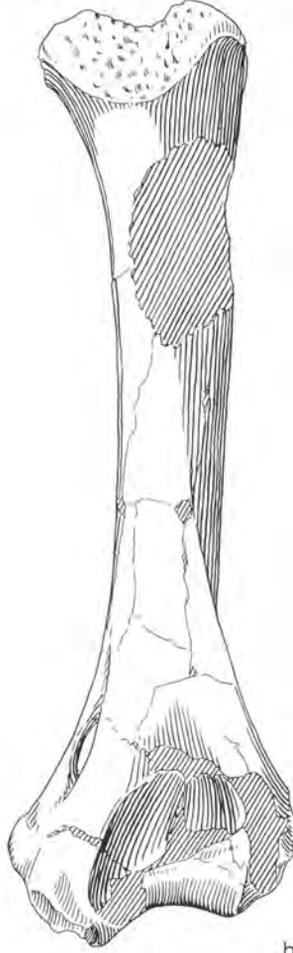
Tab. 6 *Panthera onca gombaszogensis* (Kretzoi, 1938). Vergleichsmaße des Humerus (in mm).

breiterer P₃). 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).

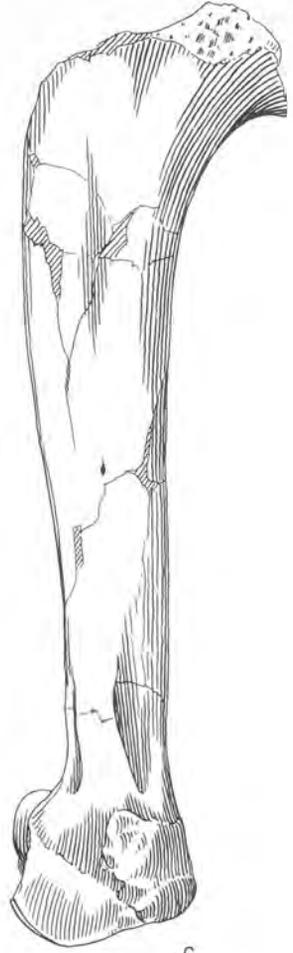
Die Jaguare des nordamerikanischen Pleistozäns (Sammelserie aus Kurtén 1965, 1973 a, Tab. 4, 5) vermitteln mit breiterer Streuung zwischen den beiden europäischen Gruppen. Hinsichtlich ihrer Zahnproportionen schließen sie sich weder der einen noch der anderen unmittelbar an (Breite in % der Län-



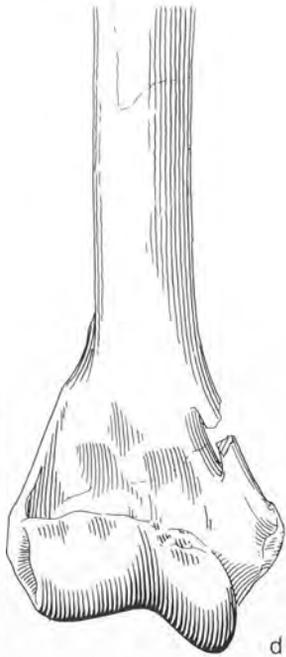
a



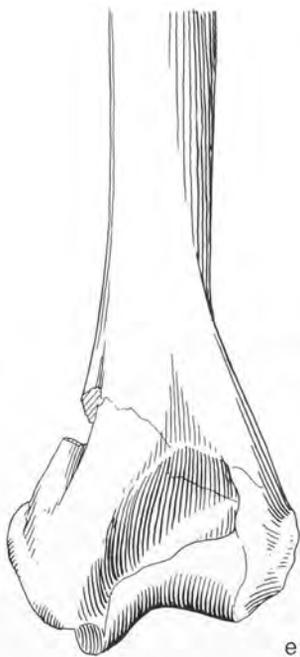
b



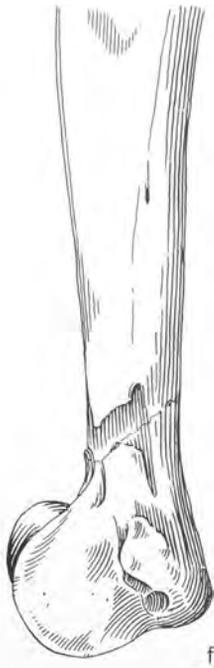
c



d



e



f

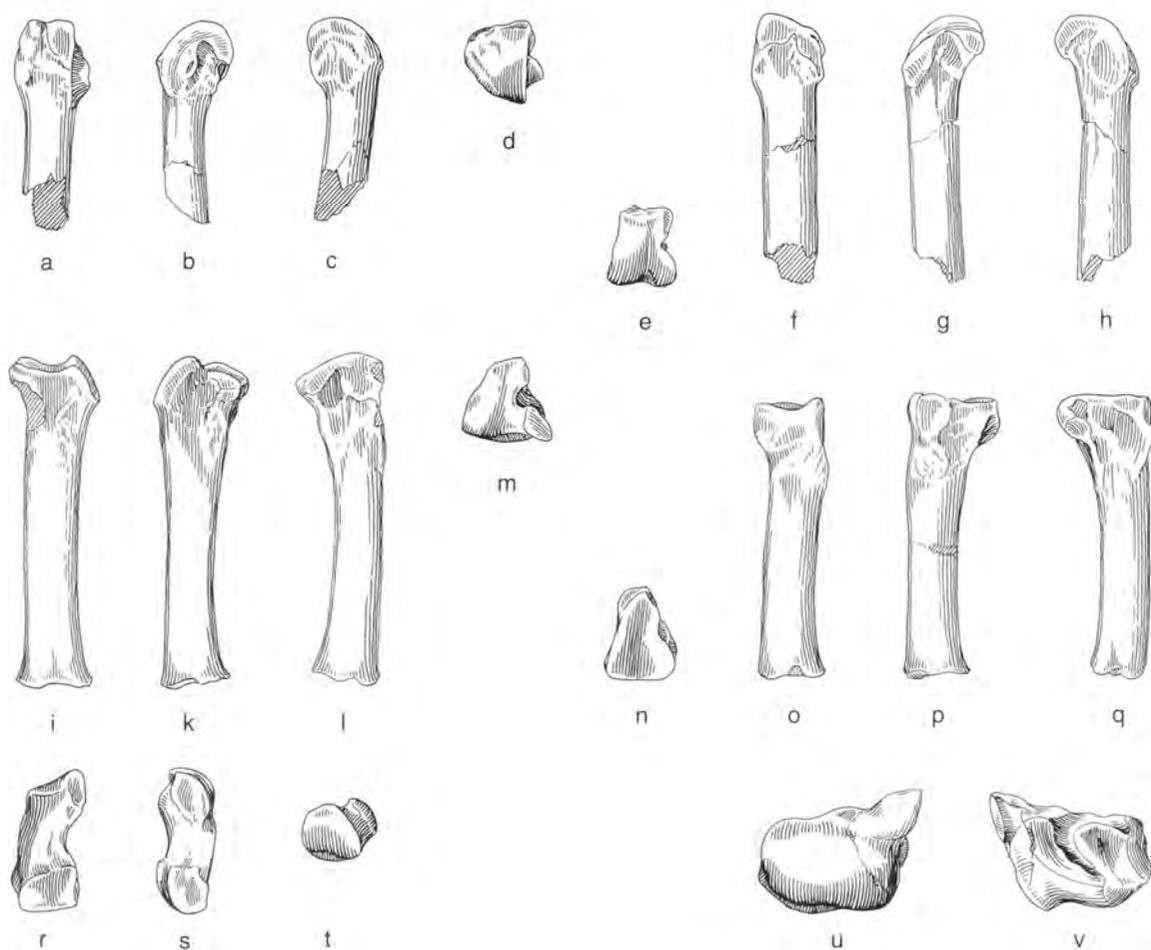


Abb. 2 *Panthera onca gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938), Untermaßfeld. – a-d Metacarpale V dex. IQW 1980/16623 (Mei. 16144); a dorsal, b intern, c extern, d proximal. – e-h Metacarpale IV dex. IQW 1980/16624 (Mei. 16145); e proximal, f dorsal, g intern, h extern. – i-m Metacarpale III dex. IQW 1980/16622 (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 getroffen. 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

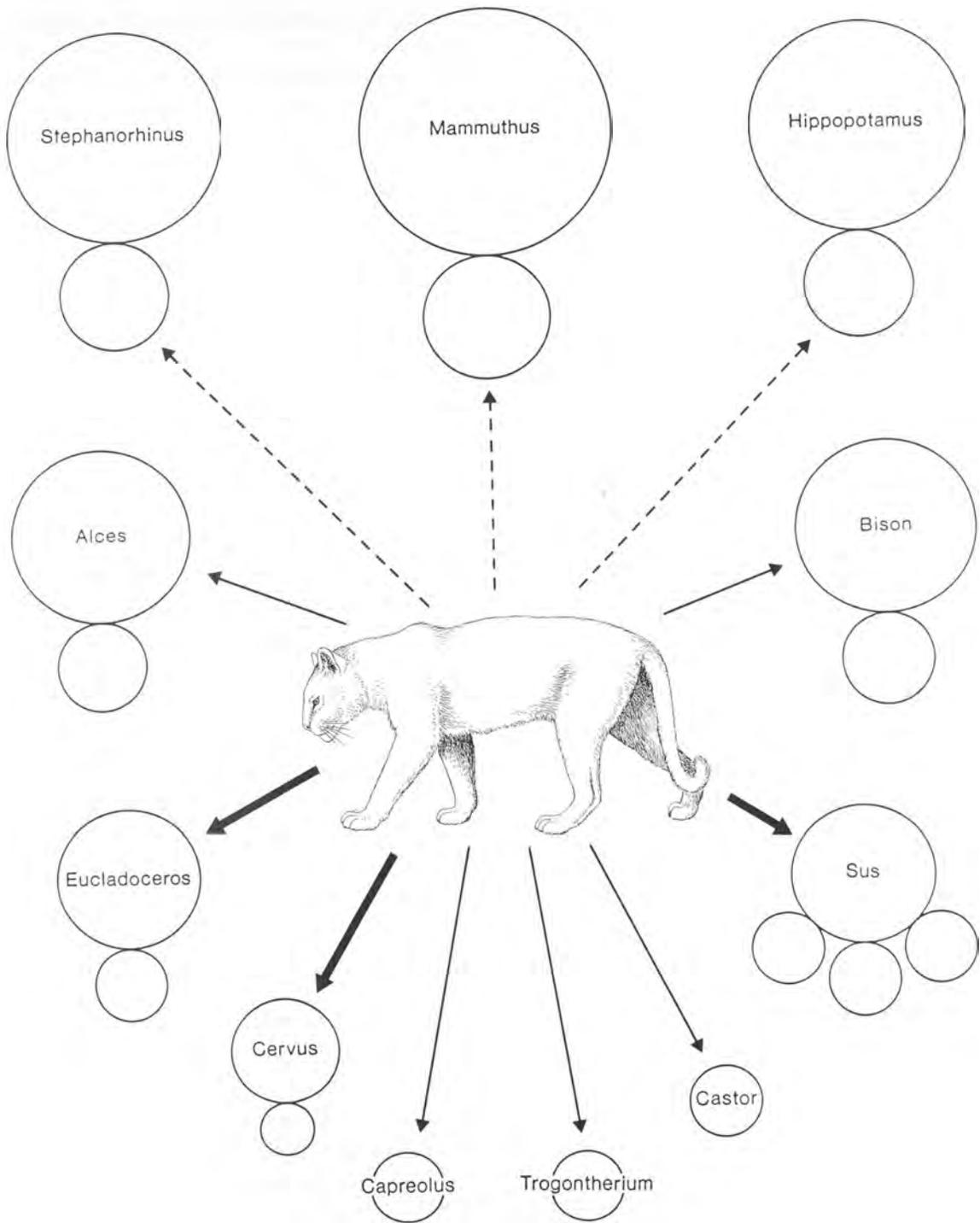


Abb. 3 Mutmaßliche Rolle von Herbivorenarten der Fauna von Untermaßfeld im Beutespektrum von *Panthera onca gombaszoegensis*. Darstellung der Beuteformen je nach zu erwartendem Gewicht in Kreisgrößenkategorien (logarithmische Schritte). Kleine Kreise unterhalb der großen symbolisieren Jungtiere, Mehrfachdarstellung 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 60-160kg 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. Poulíanos 1977, 1981) Werte von 300 und 350kg. 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 25,7mm zu erwarten. Das für den Canin von Vallonet bestimmte Maß von 25,8mm 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 unicornis*), 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 *Trogotherium 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 *					
Condylbasallänge	ca. 216		max. Breite über die Caninalveolen	ca. 70	
Basallänge	ca. 200		max. Gaumenbreite über die P ¹ -		
Nasion-Prosthion	ca. 124		Alveolen	ca. 102	
Basiscranialachse (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 ^{max}	dex.	sin.	P ²	dex.	sin.
Kronenhöhe	27+	-	Länge	3,7	-
Länge am Schmelzrand	15,4	-	Breite	4,2	-
Breite am Schmelzrand	12,1	-			
P ³	dex.	sin.	P ⁴	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
			Paracon-Länge	ca. 11,7	11,7
			Metastyl-Länge	12,3	12,6
			Länge von Paracon +		
			Metastyl	ca. 23,2	22,0
			Paracon-Höhe	-	15+
M ¹	dex.	sin.			
Länge	8,1	8,8			
Breite	4,2	4,5			

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 ^{mand}	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 ₃	dex.	sin.
hinter M ₁	31,5	30,6	Länge	16,0	16,0
Dicke bei P ₄	33	32,8	max. Breite	9,5	9,7
Länge des Diastema	17	18	vordere Breite	6,3	6,7
Zahnreihe P ₃ - M ₁ (alveolär)	ca. 9,5	ca. 10,5	Protoconid-Länge	7,9	8,0
	59,8	58,2	Protoconid-Höhe	11,5+	12+
M ₁	dex.	sin.	P ₄	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 *Acronyx pardunensis pleistocaenicus* (Zdansky, 1925), Untermaßfeld. – a Mandibelast dex. IQW 1980/15 503 (Mei. 15 015), buccal. – b Atlasfragment IQW 1980/16 354 (Mei. 15 865); dorsal. – c Epistropheusfragment IQW 1980/16 353 (Mei. 15 864); ventral. – M = ca. 1:1.

Atlas	IQW 1980/16 354 (Mei. 15 865)	Epistropheus	IQW 1980/16 353 (Mei. 15 864)
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 1980/15 643 (Mei. 15 160)	Tibia	IQW 1980/15 874 (Mei. 15 385) + IQW 1980/15 875 (Mei. 15 386)
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 1980/15 794 (Mei. 15 306)	Calcaneus	IQW 1980/15 793 (Mei. 15 305)
größte Länge	53	größte Länge	113
größte Länge medial	47	größte Breite	42
Breite der Trochlea	28	größte Tiefe	43,5
Naviculare	IQW 1980/15 792 (Mei. 15 304)	Ectocuneiforme	IQW 1980/15 794 (Mei. 15 305a)
Transversaldurchmesser	29	Transversaldurchmesser der MT-Facette	20
Dorsoplantardurchmesser	37	Dorsoplantardurchmesser	42
Cuboid	IQW 1980/15 654 (Mei. 15 166)		
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 Condylbasallänge 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. 15308)	MT III IQW 1980/15796 (Mei. 15307)	MT IV IQW 1980/15655 (Mei. 15167)	MT V IQW 1980/15657 (Mei. 15169)
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. 15192) + IQW 1980/15669 (Mei. 15181)	Dig. III IQW 1980/15670 (Mei. 15182)	Dig. IV IQW 1980/15668 (Mei. 15180)	Dig. V IQW 1980/15676 (Mei. 15188)
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. 15186)	Dig. III IQW 1980/15671 (Mei. 15183)	Dig. IV IQW 1980/15673 (Mei. 15185)	Dig. V IQW 1980/15677 (Mei. 15189)
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. 15168)		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 _{mand}	P ₃	P ₄	M ₁	P ⁺
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;	12,6	ca. 13	17	20,3	–
Kurtén u. Crusafont Pairó 1977)	–	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). Zahn­längen­Vergleichs­maße (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	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).

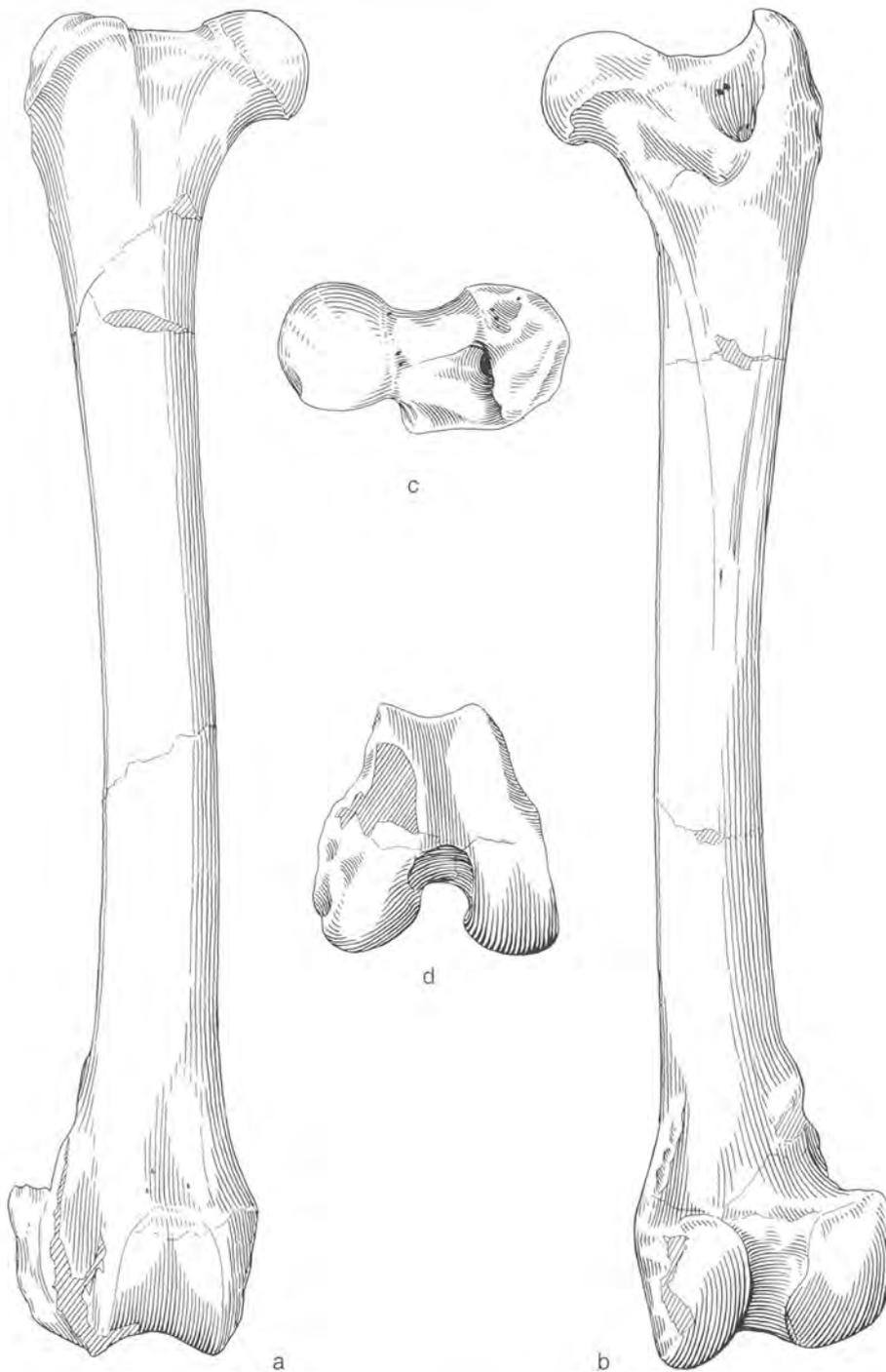


Abb. 6 *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus* (Zdansky, 1925), Untermaßfeld. – a-d Femur dex. IQW 1980/15643 (Mei. 15160); a anterior, b posterior, c proximal, d distal. – M = ca. 1:2.

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

Der P³ ist durch den Besitz eines kleinen, aus dem vorderen, lingualen Schmelzrand emporsteigenden Vorderhöckers gekennzeichnet. Der innere Schmelzrand ist tief auf die Hinterwurzel herunter gezogen,

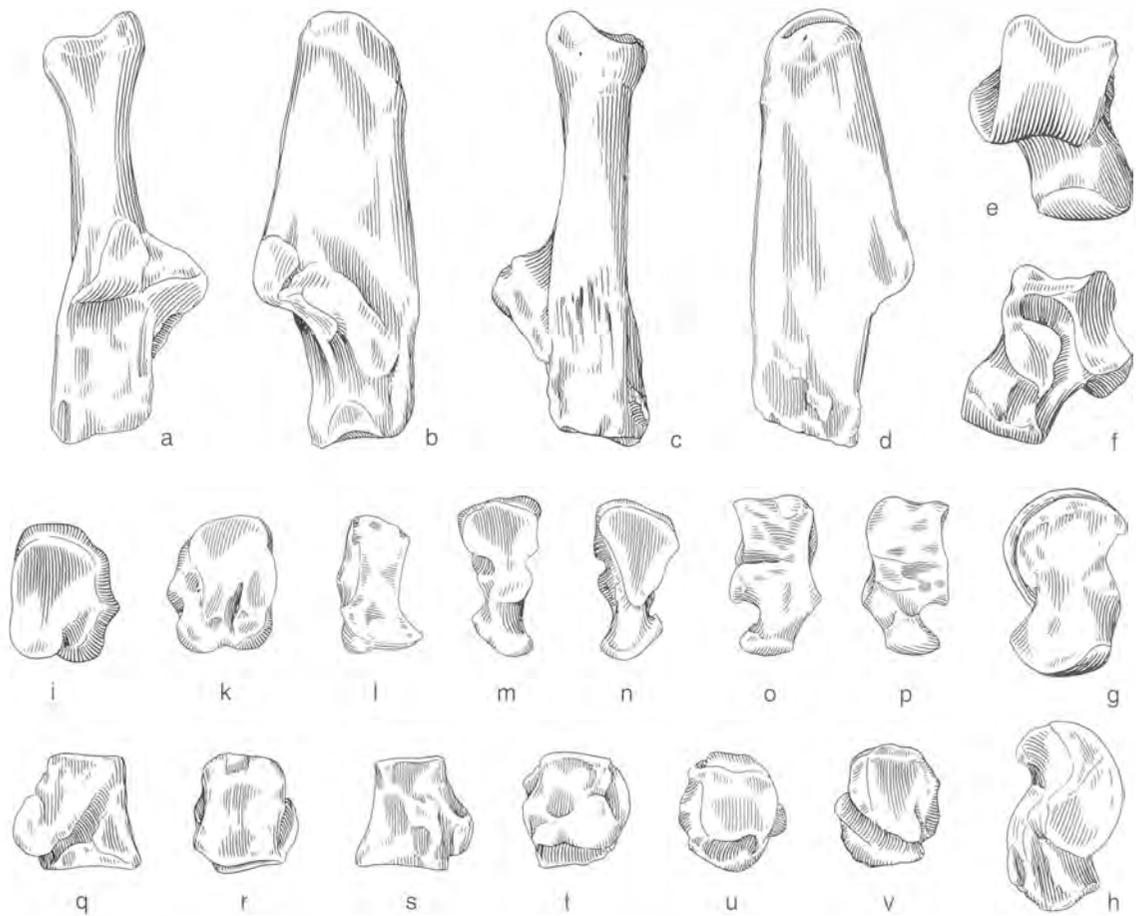


Abb. 7 *Acinonyx pardinenensis pleistocaenicus* (Zdansky, 1925), Untermaßfeld. – a-d Calcaneus dex. IQW 1980/15793 (Mei. 15305); a dorsal, b intern, c plantar, d extern. – e-h Astragalus dex. IQW 1980/15794 (Mei. 15306); e dorsal, f plantar, g intern, h extern. – i-l Naviculare dex. IQW 1980/15792 (Mei. 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

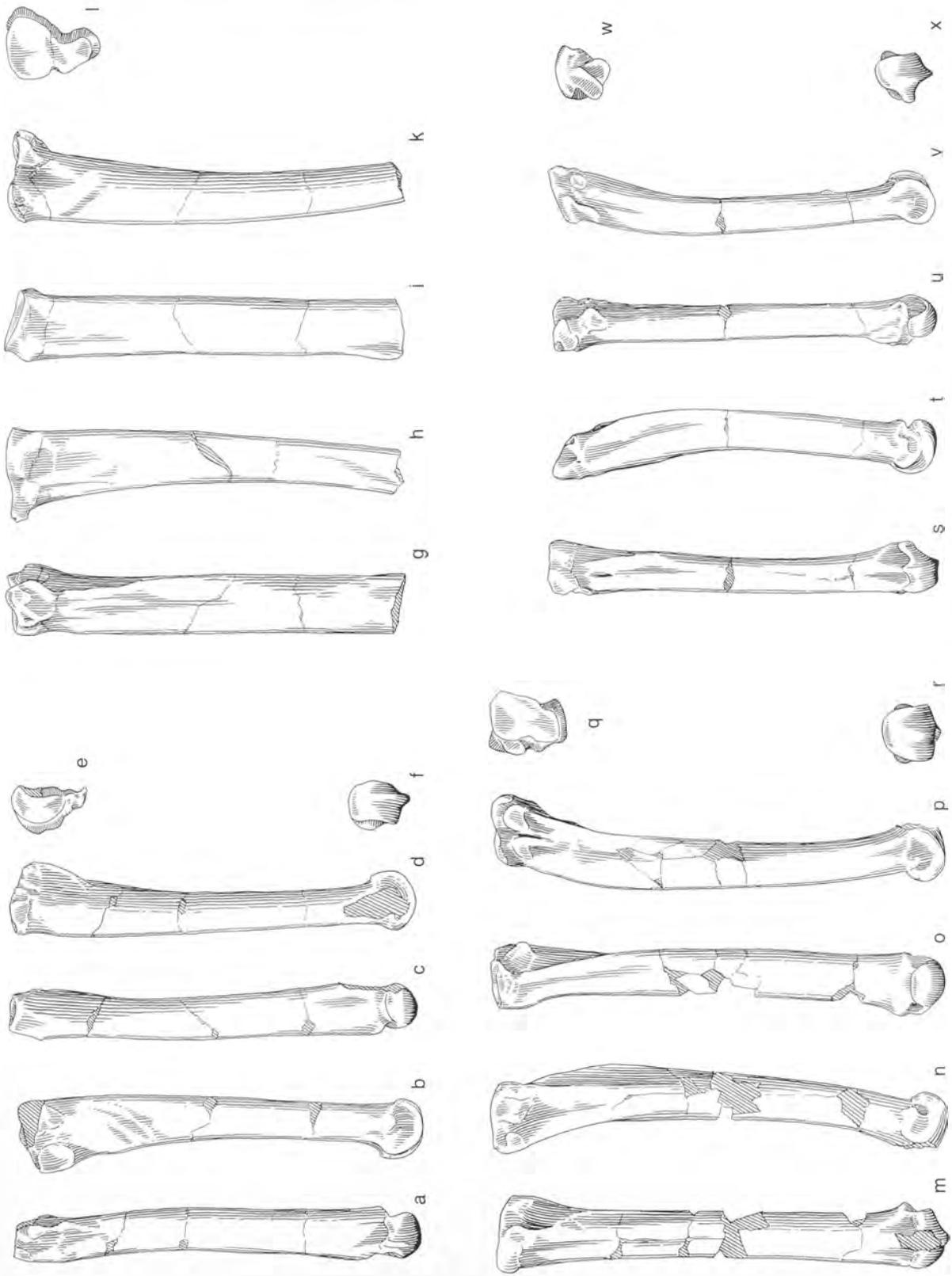


Abb. 8 *Acinonyx pardinenensis pleistocaenicus* (Zdansky, 1925), Untermaßfeld. — a-f Metatarsale II dex. IQW 1980/15797 (Mei. 15308); a plantar, b extern, c dorsal, d intern, e proximal, f distal. — g-l Metatarsale III dex. IQW 1980/15796 (Mei. 15307); g plantar, h extern, i dorsal, k intern, l proximal. — 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.

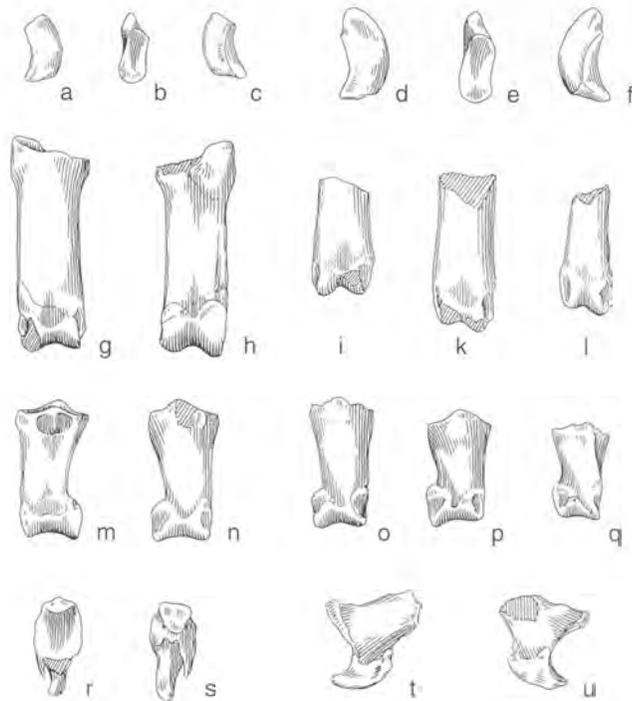


Abb. 9 *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus* (Zdansky, 1925), Untermaßfeld. – a-c Sesambein IQW 1980/15652 (Mei. 15164). – d-f Sesambein IQW 1980/15653 (Mei. 15165). – g-h Phalanx 1 Dig. III IQW 1980/15670 (Mei. 15182); g dorsal, h plantar. – i Phalanx 1 Dig. II-Fragment IQW 1980/15669 (Mei. 15181). – 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_4 ist im Profil dem P_3 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_3 nach vorne stark verschmälert, ist der P_4 insgesamt schmäler, dafür aber in seinem Grundriß gleichmäßiger. Wesentliche Unterschiede der Form des P_4 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_1 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

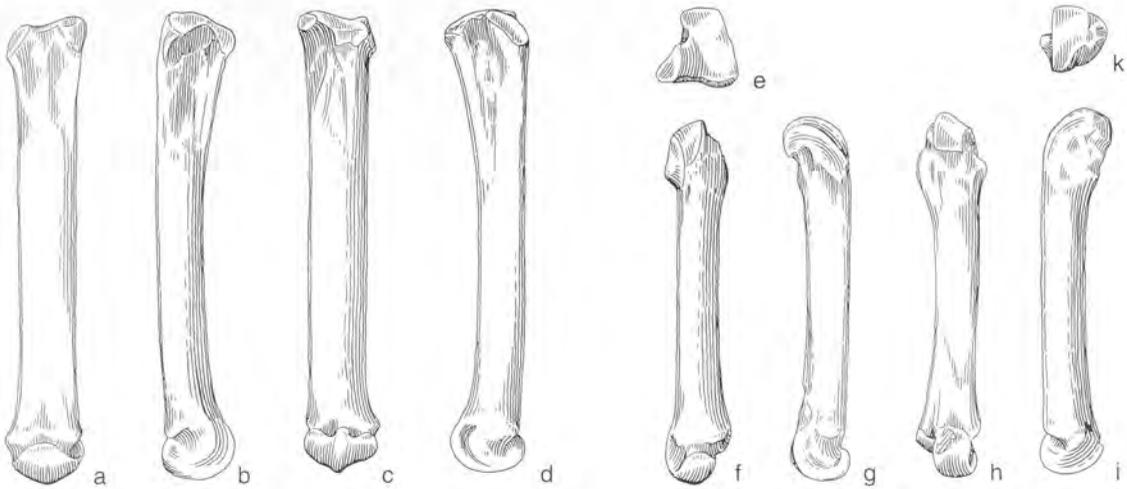


Abb. 10 *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus* (Zdansky, 1925), Untermaßfeld. – a-d Metacarpale III sin. IQW 1980/15656 (Mei. 15168); a dorsal, b extern, c palmar, d intern, e proximal. – f-k Metacarpale V sin. IQW 1980/16555 (Mei. 16076); f dorsal, g intern, h palmar, i extern, k proximal. – M = ca. 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 110 kg zu schätzen. Die Formel für die Schaftdicke des Femur (Anhang) liefert einen Wert um 140 kg. Für rezente Geparden (Zahnlängen nach Schmid 1940) läßt die Molarenformel Gewichte von etwa 40-60 kg 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 größtmäßig 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 größtmäßig 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 P³ 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 P⁴ tritt zunehmend ein Ectoparastyl hervor. Wie am P³, so ist auch am P₃ der Geparden des unteren Villafranchiums ein Vorderhöcker nur andeutungsweise vorhanden. In der Folgezeit wird er kräftiger entwickelt. Am M₁ 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 Kiefernverkürzung 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-

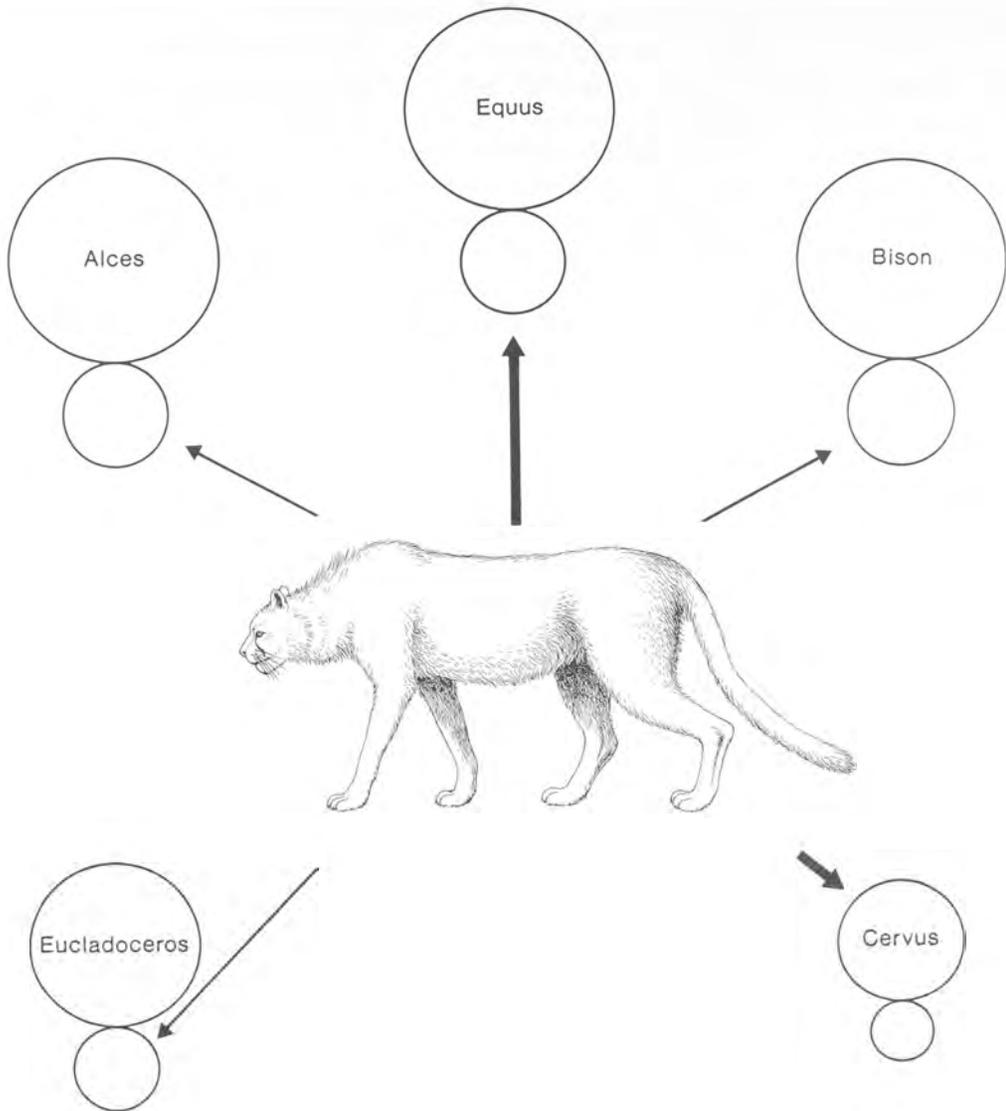


Abb. 11 Mutmaßliche Rolle von Herbivorenarten der Fauna von Untermaßfeld im Beutespektrum von *Acinonyx pardinesis pleistocaenicus*. Erläuterung der Symbole s. Abb. 3.

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 Beutearart 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 P₄, 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 P₃ und M₁, 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 P⁴-Vorderrandes erscheint eher als eine individuelle Extremvariante, entsprechen doch zwei weitere

solche Zähne vom gleichen Fundort (Naturhistorisches Museum Basel) auch hinsichtlich dieses Merkmals dem P⁴ der rezenten kleinen Vergleichsstücke. Am M₁ 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 P₄ und M₁, IQW 1983/18 556 (Mei. 18 376).

I³ 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 M₁ 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 ₁	26	–	–	–	–
P ₄ 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 ₁ 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 ₄ Länge	–	15,0	14,7	13,6	16,6
max. Breite	–	6,8	6,7	6,2	9,1
vordere Breite	–	5,6	6,0	5,0	7,7
Protoconid-Länge	–	7,3	7,2	6,6	8,6
M ₁ Länge	ca. 19,8	15,6	15,7	14,7	18,4
max. Breite	8,9	7,2	7,4	6,4	9,6
Protoconid-Länge	–	9,2	9,3	8,6	11,3
Paraconid-Länge	–	8,2	8,3	7,4	10,0
	<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 ₁ -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 Usurfacetten findet sich bei *Puma concolor*. Viret (1954) weist auf die etwas ungewöhnlich erscheinende Abnutzung des M₁ 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.

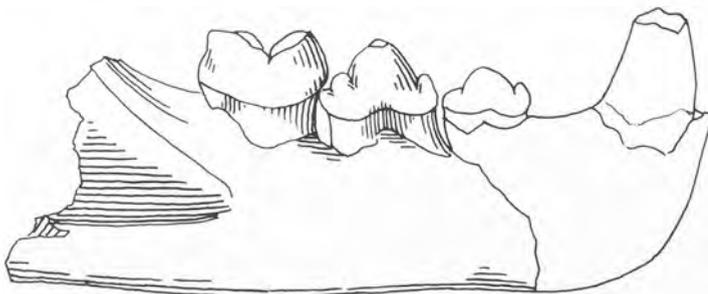


Abb. 12 *Puma pardoides* (Owen, 1846), Kombinationsdarstellung des Mandibelfragmentes (mit P₄ und M₁) IQW 1983/18556 (Mei. 18376) von Untermaßfeld mit einem Fragment von Stránská skála (SS 5387, mit Canin und P₃), letzteres nach Abguß gezeichnet. – M = ca. 1:1.

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	18,5		69	
	17,5	17			

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		238,7	226,7	239,5
	34,5		33,8	32,5	32,0
	215		243,6	240,7	258,2

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

Der P₄ 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

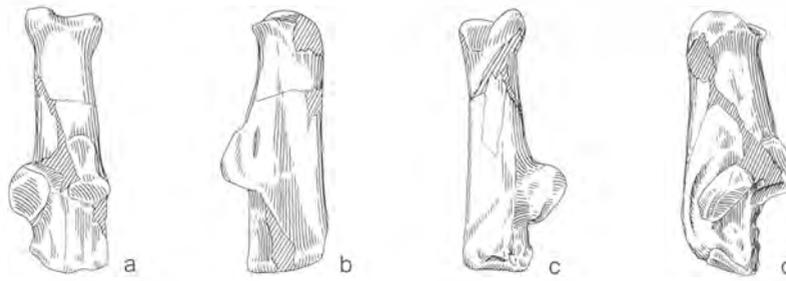


Abb. 13 *Puma pardoides* (Owen, 1846), Untermaßfeld. – a-d Calcaneus sin. IQW 1980/17290 (Mei. 16812); a dorsal, b extern, c plantar, d intern. – M = ca. 1:2.

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 Pumaverwandschaft.

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

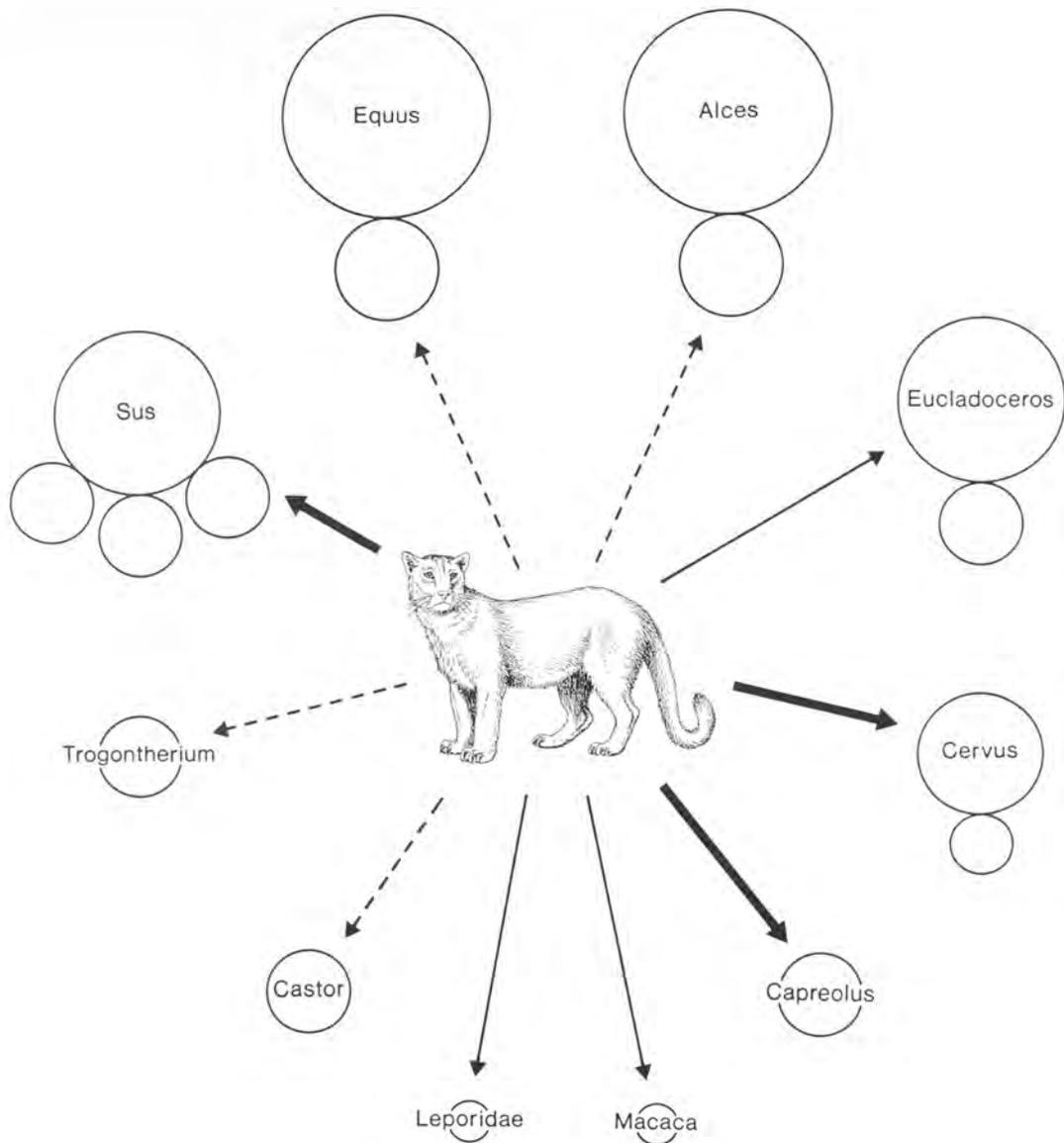


Abb. 14 Mutmaßliche Rolle von Herbivorenarten der Fauna von Untermaßfeld im Beutespektrum von *Puma pardoides*. Erläuterungen der Symbole s. Abb. 3.

(1973a) publizierten Calcaneus von *Panthera onca augusta* aus dem nordamerikanischen Pleistozän; einer Zuordnung zum europäischen Jaguar statt zum Leoparden 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 Leopardens 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 *Trogontherium* 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* näherstehenden 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 P₃-M₁, 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	–	44,2	–
im Diastema	17,4	–	–
hinter M ₁	20,2	20,0	19,6
Länge des Diastema	ca. 8	8,8	>6/<8,5
Zahnreihe P ₃ -M ₁ alveolär	32,2	32,5	34,3
C _{mand}			
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 ₃			
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 ₄			
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 ₁			
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 P₃ 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 P₄ (Werdelin l. c., fig. 14) reihen sich die Untermaßfeld-Zähne der Streuungsobergrenze jener *pardinus/spelaeus*-Serie an und nähern sich gleichzeitig der Untergrenze der P₄ aus dem späten italienischen Villafranchium (*L. issiodorensis valdarnensis*). Am M₁ 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 M₁ stellt diesen Zahn in bezug auf

	P ₃ -M ₁ -Länge			P ₃ -Länge			P ₄ -Länge			M ₁ -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 P₄-M₁ (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 P₄ relativ lang. Die Relation P₃-M₁ (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 schmaleren 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'Escaie + 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* (M₁-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 M₁. 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'Escaie 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 zwängen, 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.

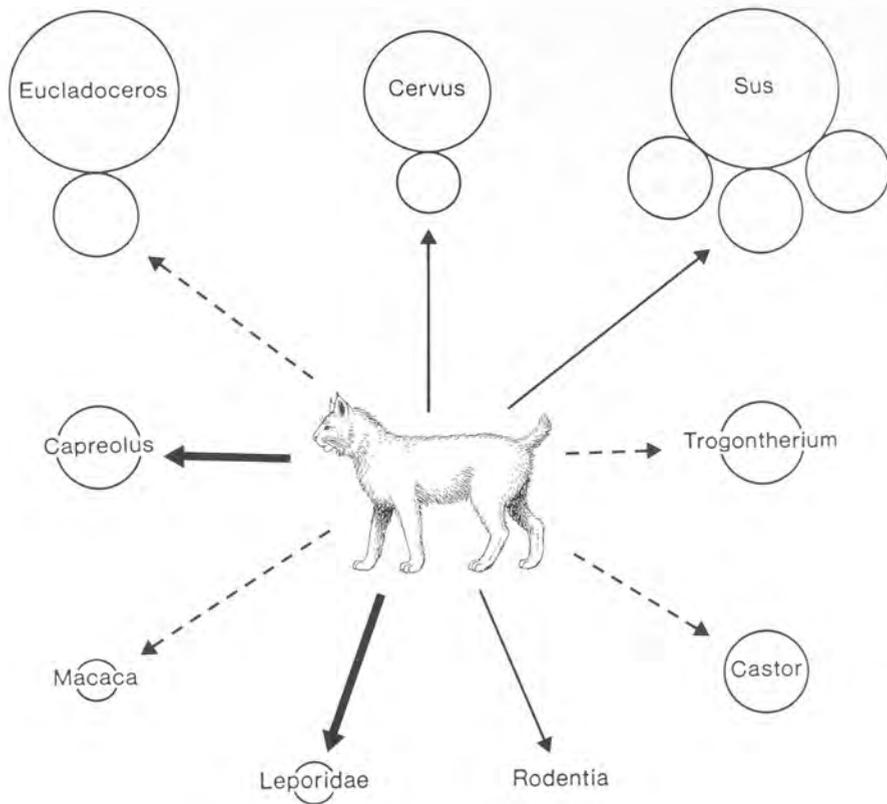


Abb. 15 Mutmaßliche Rolle von Herbivorenarten der Fauna von Untermaßfeld im Beutespektrum von *Lynx issiodorensis* ssp. ex aff. *spelaeus*. Erläuterungen der Symbole s. Abb. 3.

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 P³ 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 P₄-M₁-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 P₄ 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 P₄-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^{max} bei Kurtén u. Crusafont Pairó 1977) lassen sie als Alveole des kleinen Eckzahns der ersten Dentition interpretieren. Der P³ 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 ¹		P ³	
Länge	7,8	Länge	9,4
Breite	4,5	max. Breite	4,3
Höhe (facial)*	ca. 13,2	Paracon-Höhe	5,3
I ²		P ⁴	
Länge	8,6	Länge	31,1
Breite	5,6	max. Breite	11,5
Höhe (facial)*	ca. 14,0	hintere Breite	8,7
P ³		Paracon-Länge	11,3
Länge	9,0	Länge von Paracon	
Breite	7,9	+ Metastyl	23,7
Höhe (facial)*	ca. 18,0	Paracon-Höhe	15,1
C ^{max}		M ¹	
Alveolenlänge	ca. 33	Alveolenlänge	7,8
Alveolenbreite	14,5	Alveolenbreite	4,1
Unterkiefer	IQW 1980/16614 (Mei. 16135)		IQW 1980/16002 (Mei. 15513)
P ₄		M ₁	
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 ^{max}			P ³			P ⁴			
		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 P⁴ 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 P³ ist viel kleiner als die entsprechenden Zähne des Geparden. Beim letz-

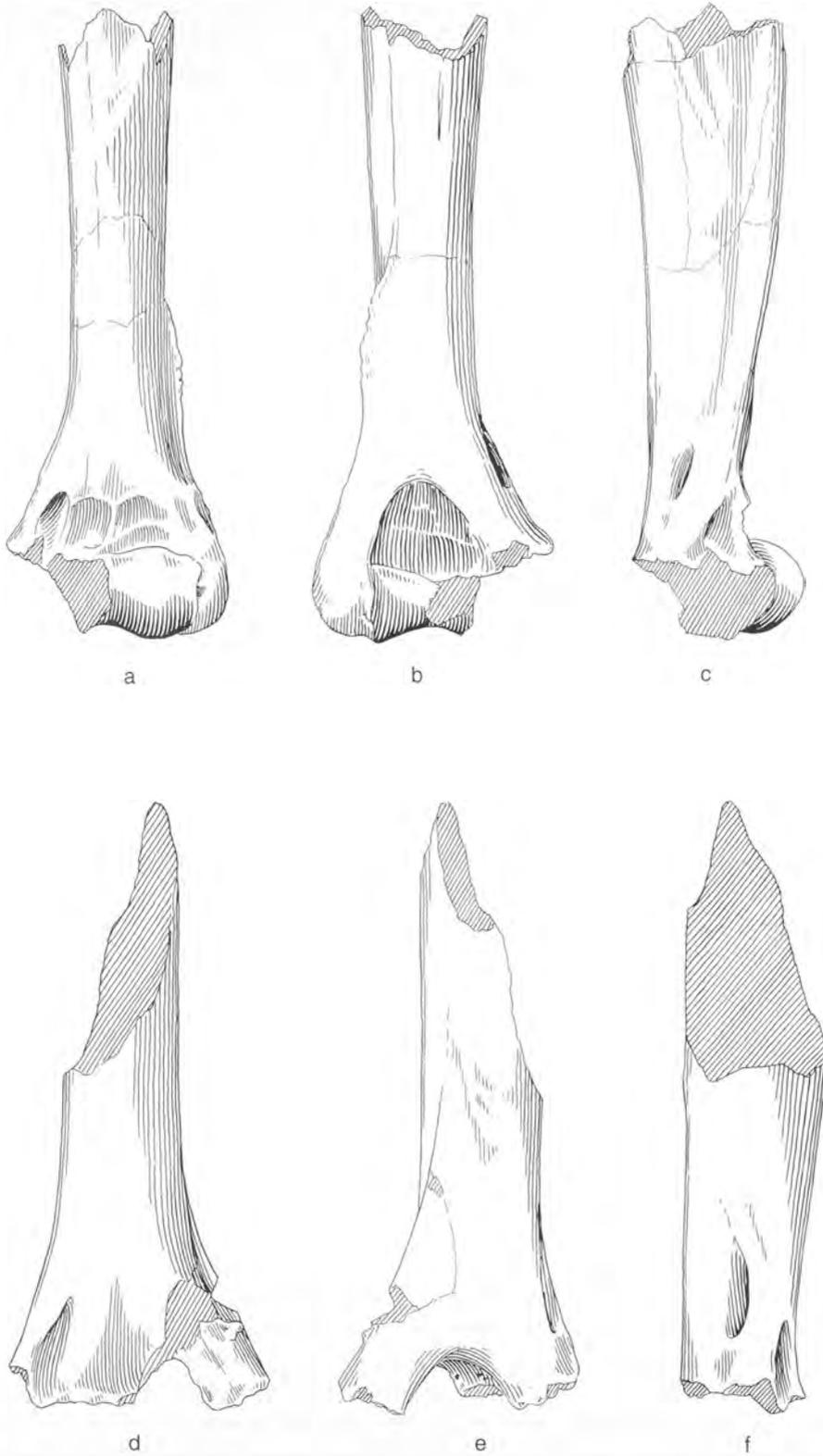


Abb. 16 *Megantereon cultridens adroveri* Pons-Moyá, 1987, Untermaßfeld. – a-c Humerusfragment sin. IQW 1980/16599 (Mei. 16120); a anterior, b posterior, c intern.

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 P³ der Dolchzahnkatze ist in seiner Größe dem P² 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 1980/15513 (Mei. 15025)] 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- spanne 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 P³ (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 Epivillafranchium.

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 P₄-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 M₁ von Untermaßfeld im Verhältnis zum Protoconid besonders kurz; die Zahnlangen harmonisieren miteinander. Einem P⁴ 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

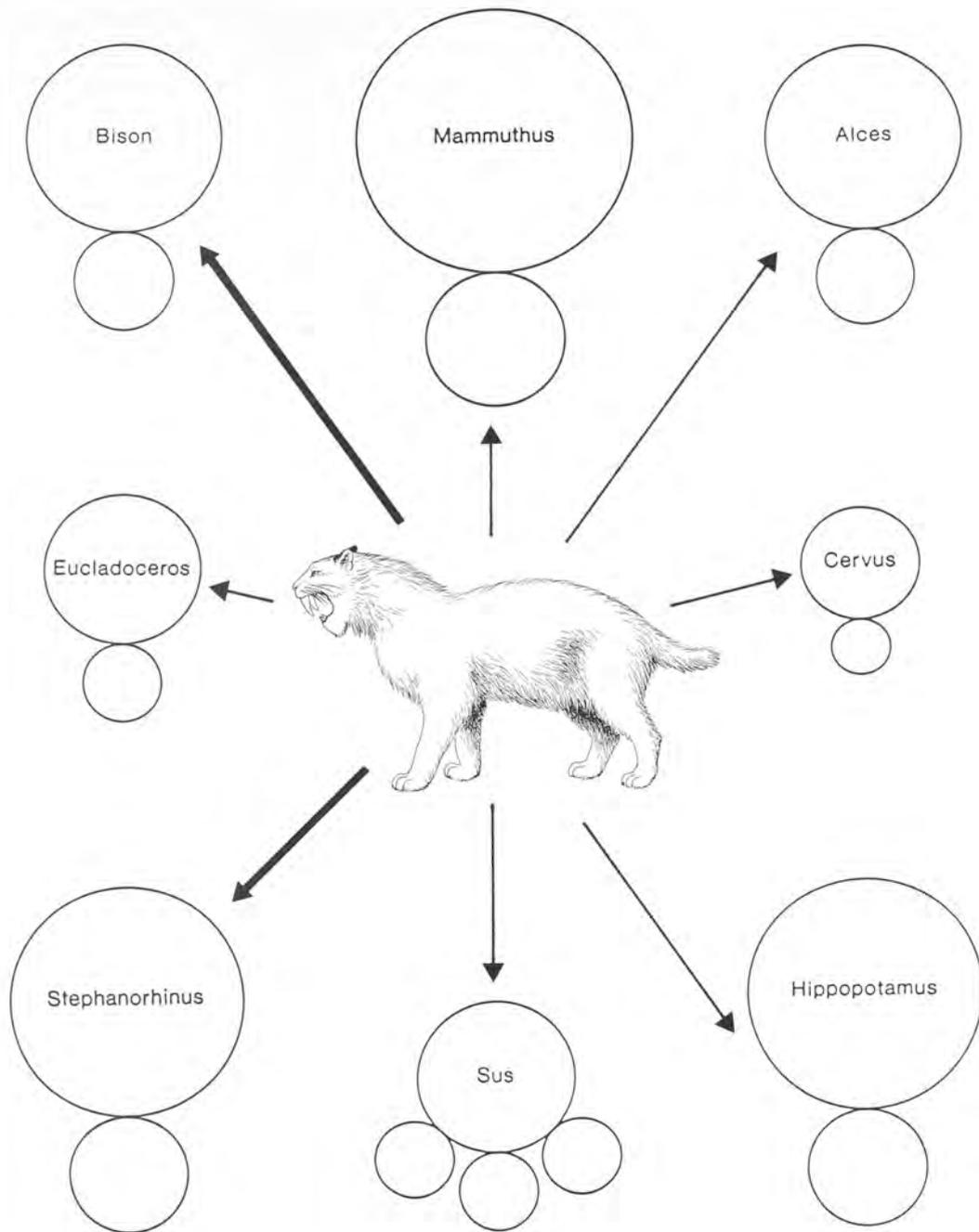


Abb. 17 Mutmaßliche Rolle von Herbivorenarten der Fauna von Untermaßfeld im Beutespektrum von *Megantereon cultridens adroveri*; weitere mutmaßliche Ernährungsbasis durch Kadaverübernahme. Erläuterung der Symbole s. Abb. 3.

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. sainszelli* zu. Alle späteren Nachweise faßte er zu einer »kleinen Säbelzahnkatze« *H. (Dinobastis) latidens* zusammen, die im unteren Mittelpleistozän schon neben *H. sainszelli* 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 *sainszelli* 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 Laufanpassung 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.

M₁ dex., IQW 1988/22 597 (Mei. 22 116).

M₁ sin., IQW 1988/22 595 (Mei. 22 114).

M₁-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).

I³ dex., IQW 1994/24 667 (Mei. 24 196).

I³ 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 (Ballezio 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 P₄ und M₁ 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 ³	IQW 1994/24 667 (Mei. 24 196)	IQW 1993/24 370 (Mei. 23 899)
C ^{max}				
max. Zahnhöhe einschließlich Wurzel	158,2	Höhe (facial)	24,9(+)	24,5
Kronenhöhe am inneren Schmelzrand	100,8	max. Breite	13,7	12,7
Länge am inneren	37,3	Länge(facial-		
am äußeren Schmelzrand	37,7	lingual)	13,3	13,4
max. Breite	14,7			
	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		
hinter M ₁	42,5	48		
Länge des Diastema	46,5	44,5		
Zahnreihe P ₃ - M ₁ (alveolär)	62,0	-		
C ^{mand}				
Kronenhöhe	20+	-		
Länge	13,8+	15,1		
max. Breite	10,1	10,0		
P ₄				
Länge	19,4+	21,0		
max. Breit	8,5	8,6		
vordere Breite	7,4	7,2		
Protoconid-Länge	9,2	10,5		
M ₁				
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 I³ 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; Ficcarelli 1979). Bei Aufrechterhaltung des Taxons *nestianum* müsste der hier vorgestellte Zahn diesem zugeordnet werden. Die Vermutung von Ficcarelli (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 ^{max}			I ³		
		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 P₄ sind in seiner absoluten Größe und seiner Schlankheit Prämolaren aus dem Epivillafranchium von Venta Micena (Pons Moyá 1987) und aus dem unteren Mit-

		C _{mand}		M	P ₄		M	M ₁	
		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
Senéze, 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 M₁ 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 P₄ 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 P₃-M₁ 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 vermisse 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 Direkteininsatz 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 Fleischschneideklingen 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

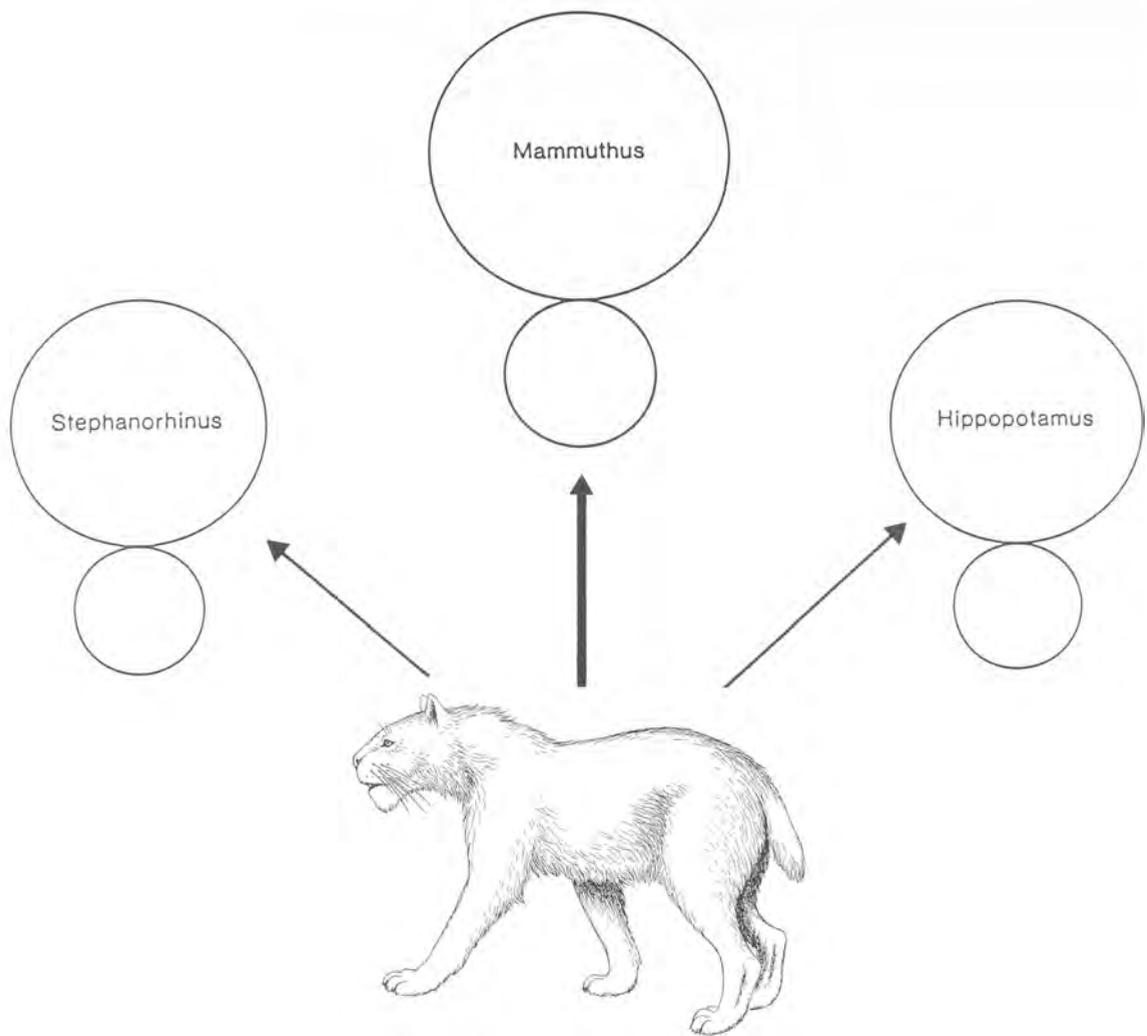


Abb. 18 Mutmaßliche Rolle von Herbivorenarten der Fauna von Untermaßfeld im Beutespektrum von *Homotherium crenatidens*; mutmaßlich wesentliche weitere Ernährungsbasis durch Kadaverübernahme. Erläuterung der Symbole s. Abb. 3.

seiner Einsatzmöglichkeit zum Abnagen von Fleischfetzen von Knochen im Blick auf das Verhalten rezenter 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 Säugetieren, 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.

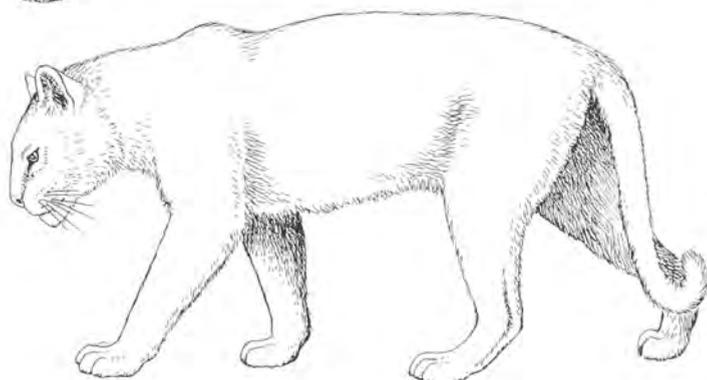
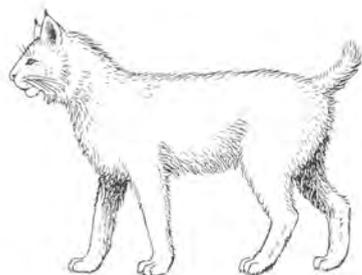
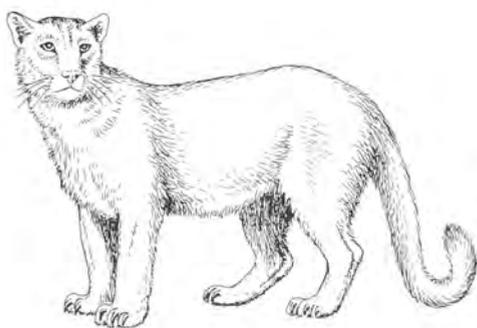
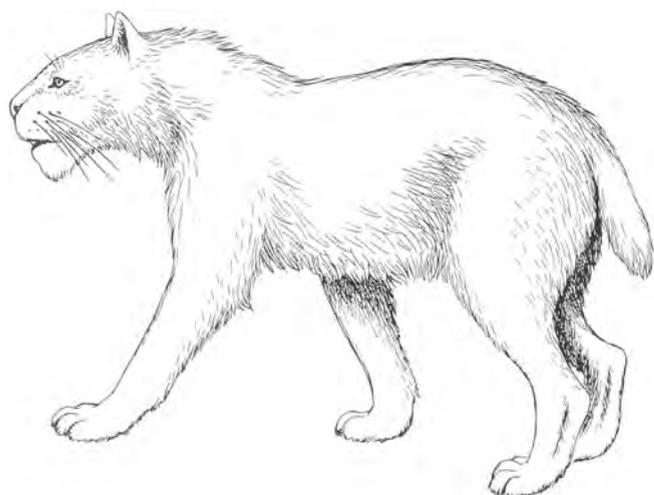
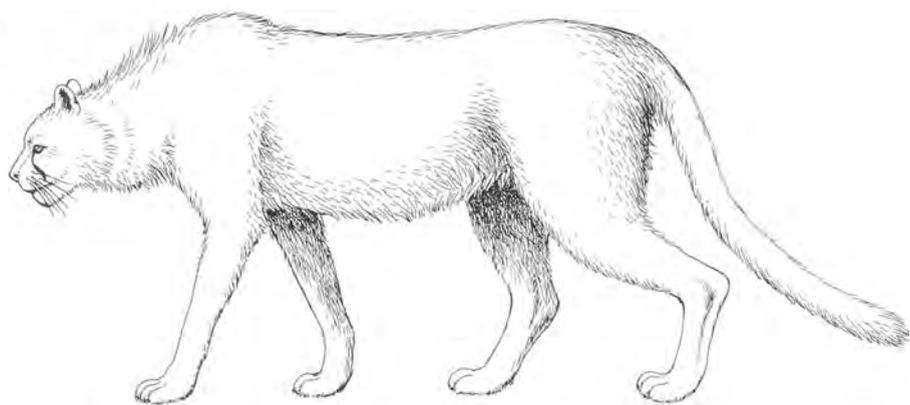
Die Verbindungen aus der asiatischen Paläarktis belegenden Arten sind im Gegensatz zum kleinen, westeuropäische Affinitäten zeigenden Luchs sehr große Formen. Für sie ist im Vergleich zu rezenten Großfeliden mit erheblicher Wanderungspotenz zu rechnen. Von sibirischen Tigern (*Panthera tigris altaica*) 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 km² Fläche bei der Tigerin, ca. 3-6 km² 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 1993c).

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 Betracht 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 km² (diese und folgende Angaben aus der Kompilation von Nowell u. Jackson 1996), Dichten von Tigerpopulationen unter günstigsten Voraussetzungen bis zu 12/100 km².

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 km² (*Puma concolor*) über 20/100 km² (*Panthera pardus*, Südasien) bis 30/100 km² (*Panthera pardus*, Afrika), Minimaldichten gehen weit unter 1/100 km² (*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 km² und 19/100 km² (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 km², während sie sonst meist nicht über 2/100 km² 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 km² gibt, die im optimalen Lebensraum damit für eine Katze dieser Körpergröße grundsätzlich möglich sind. Unter Berücksichtigung des besonders häufigen Auftretens aasfressender 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 *Crocota 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 Leopardengewichtsentsprechende *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 (*Crocota 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 *Crocota 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 Hirschziegenantilopen 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 *Homootherium 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 *Homootherium 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.

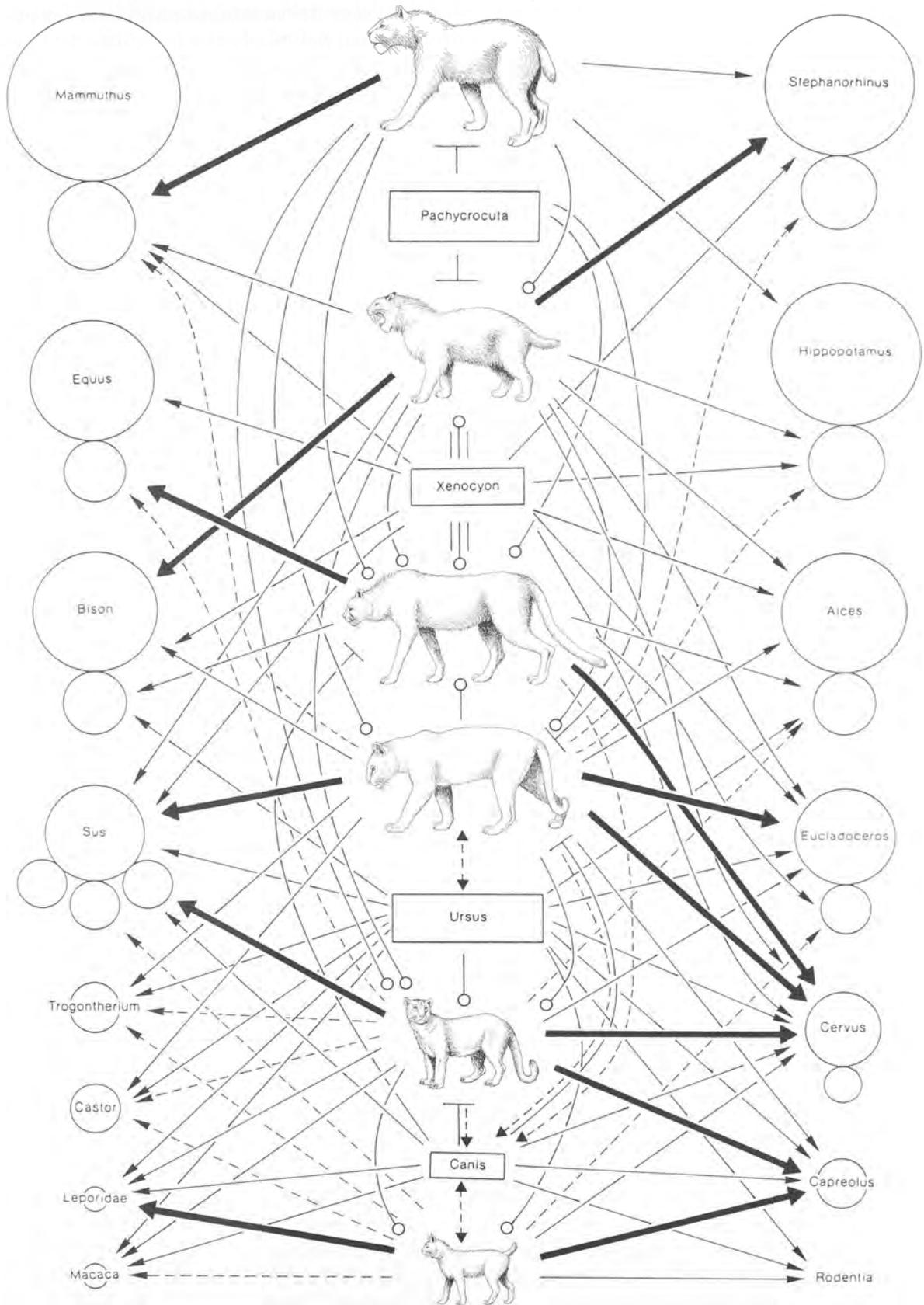
3.4. Faunenevolutive Perspektiven

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 Daches 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 machairoidontiner 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 machairoidontiner 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 machairoidontinen 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 übertröfen 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 palearctic 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 Femurschaftbreite

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 Skelettmateri-al von vor der Präparation gewichtsmäßig erfaßten Individuen stand nicht zur Verfügung. So mußten Einzel- oder Mittelwerte der Skelettmaße mit Mittelwerten der Gewichte anderer Individuen kombi-niert 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 Kör-perbau 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 Körpergewichtsspan-ne 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, populati-onsbezogen, Mittelwerte aus beiden Humeri und Femora von einem bis zu drei Individuen. Der Ge-wichtsbezug 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,

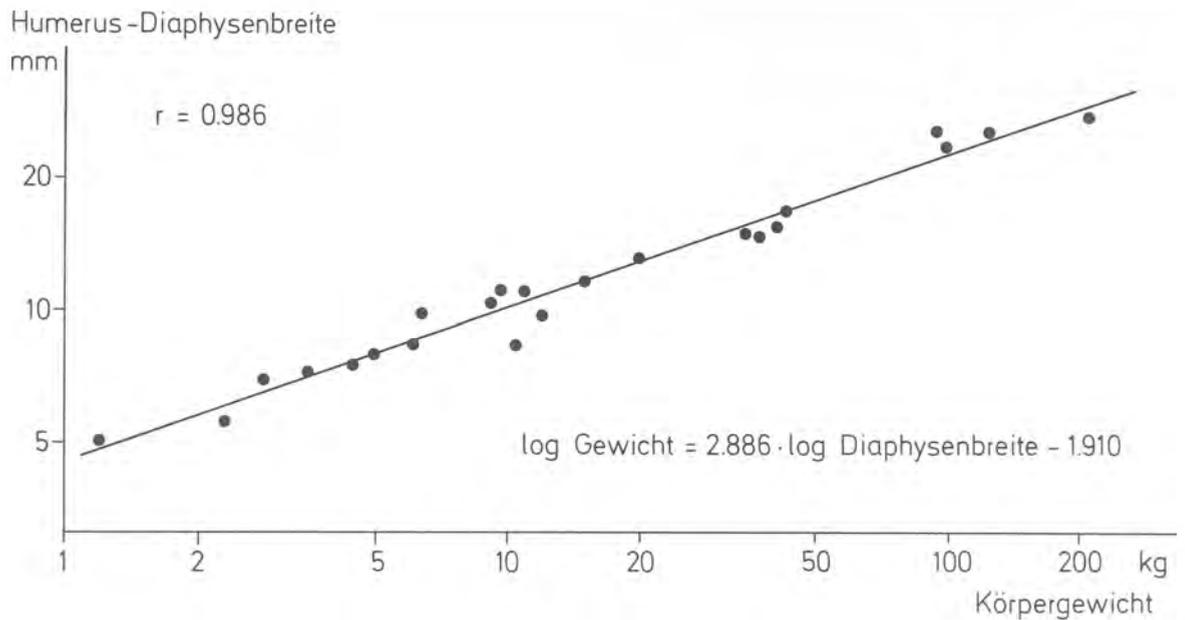


Abb. 21 Diagramm zur Beziehung der kleinsten Diaphysenbreite des Humerus zum Körpergewicht rezenter Arten der Familie Felidae.

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-

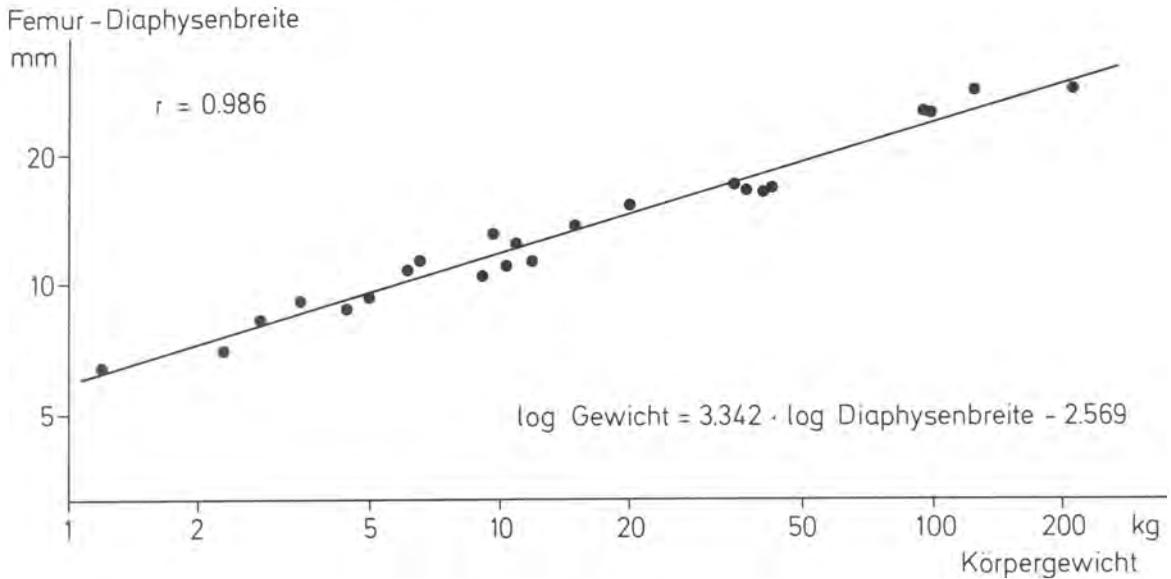


Abb. 22 Diagramm zur Beziehung der kleinsten Diaphysenbreite des Femur zum Körpergewicht rezenter Arten der Familie Felidae.

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.

Literatur

- 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 (Rheinhessen). *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 féliné 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 *Macharodus 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 Lateiner 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: Oträd Carnivora. Semejstvo Felidae. In: Nikiforova, K. V. u. Vangengejm, E. A. (Hrsg.): *Biostratigrafiâ 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: Kvabebkskaâ 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. *Palaeont. Sinica*, C, 2, 2, 1-29, Peking.

DIE KLEINSÄUGERRESTE
(INSECTIVORA, LAGOMORPHA, RODENTIA)
AUS DEM UNTERPLEISTOZÄN VON UNTERMASFELD

1. Einleitung

Die fluviatilen Sande von Untermaßfeld lieferten neben einer umfangreichen Großsäugerfauna auch zahlreiche Funde von Kleinsäufern. Diese sind, wenngleich erst nach intensiven Schlämmarbeiten, mit knapp 3000 bestimmbar Resten in einer für diesen Fundstättentyp akzeptablen Zahl vertreten. Für die stratigraphische Einstufung wichtige Micromammalia-Reste hatte man bereits in den ersten Schlämmpfunden nachgewiesen. Hiernach konnte die Fauna schon in dieser Untersuchungsphase in einen älteren Abschnitt des Quartärs, das Biharium, datiert werden (Heinrich 1982).

Das Biharium ist ein speziell für Kleinsäuferfaunen definierter Zeitabschnitt innerhalb des Pleistozäns, über dessen genaue Abgrenzung z.T. auch jetzt noch heftig diskutiert wird. Ursprünglich war es von Kretzoi (1941, 333) zur biostratigraphischen Kennzeichnung des Alters der Fundstellen Püspökfördő, Betfia (im damaligen Komitat Bihar – namengebend für das Biharium) sowie Nagyarsányhegy und Gombaszög (= Gombasek) eingeführt, später von ihm selbst (Kretzoi 1965a, 624) darüber hinaus auf jüngere Faunen (Brassó = Brasóv, Vértesszőlős) ausgedehnt worden. In der folgenden Zeit verwendeten dann z.B. auch van der Meulen (1973), Fejfar (1976), Horáček (1979), Fejfar u. Heinrich (1980), Rabeder (1981) sowie Malez u. Rabeder (1984), Agustí (1986) und Carls u. Rabeder (1988) in ihren Gliederungen den Terminus Biharium. Jeder dieser Autoren definierte den so bezeichneten Zeitabschnitt in etwas anderer Weise, was mitunter die stratigraphischen Diskussionen unnötig erschwerte. Um nachfolgend Mißverständnisse zu vermeiden, soll kurz auf die Unterschiede der einzelnen Auffassungen eingegangen werden.

In seiner ersten ausführlichen biostratigraphischen Untergliederung der Faunenabfolge des Villányer Gebirges bezeichnete Kretzoi (1956, 214-215) die ausgehaltenen Zeitabschnitte als Zonen, die er dann später (Kretzoi 1962, 378, 1965a, 609-610) zu sogenannten Faunenphasen zusammenfaßte. Der älteste Abschnitt seines Bihariums, die *Lagurodon - Allophaiomys* Zone, ist durch das »Überwiegen von *Lagurodon arankae*« sowie durch »Nebenformen *Pliomys* und *Allophaiomys*. Erstes Auftreten der *Microtinae* (s. str.)« (Kretzoi 1956, 214) gekennzeichnet. Dies ist für Fundstellen außerhalb des Pannonischen Beckens nicht einfach nachzuvollziehen, denn *Lagurodon* trat während des Pleistozäns in vielen Regionen Europas überhaupt nicht auf und Häufigkeiten eines Taxon hängen meist von lokalen paläoökologischen Bedingungen ab. Auch die obere Grenze des Bihariums (»Schlußzone mit noch nicht feststellbarer Charakteristik«, Kretzoi 1956, 215) wurde seinerzeit nicht klar definiert.

Van der Meulen (1973, 108-117) revidierte in Zusammenarbeit mit Kretzoi dessen Untergliederung und legte an Stelle der Faunenphasen verschiedene Zonen fest (total range-, partial range- sowie assemblage zones und subzones). Das Biharium beginnt hier mit der *Microtus (Allophaiomys) pliocaenicus* range zone, seine untere Grenze wird damit durch das erste Auftreten dieser Art gekennzeichnet. Auf die Schwierigkeiten der Unterscheidung von *Microtus (Allophaiomys) pliocaenicus* und der stratigraphisch älteren Form *Microtus (Allophaiomys) deucalion* verweisen Fejfar u. Horáček (1983, 162). Fließende morphologische Übergänge existieren auch zwischen den bei van der Meulen (1973, 116) als Zonenmarker des jüngsten Abschnittes des Bihariums dienenden Soriciden-Arten *Sorex subaraneus* und deren wahrscheinlichem phylogenetischen Vorläufer *Sorex runtonensis*. Daher handelt es sich auch hier um keine eindeutige Grenzziehung.

Jánosy (1979, 1986, Fig. 43, 46) bezieht sich in der von ihm verwendeten Gliederung und Abgrenzung des Bihariums zum jeweils unmittelbar älteren bzw. unmittelbar jüngeren Zeitabschnitt im wesentlichen auf Kretzoi (l. c.), verweist aber auf Unklarheiten in der Abgrenzung zwischen den von Kretzoi aufgestellten Zeitabschnitten Nagyarsányhegy- und Templomhegy-Phase.

Nach der Definition von Fejfar (1976), später Fejfar u. Heinrich (1980, 1981, 1983, 1987, 1989) und schließlich Fejfar et al. (1998) beginnt das Biharium mit dem ersten Auftreten der Gattung *Microtus* und endet mit dem Erscheinen von *Arvicola*. Weiterhin wird das Biharium in zwei Zonen gegliedert: die ältere *Mimomys savini/Mimomys pusillus*-Zone, auch als Altbiharium bezeichnet, und die jünger *Mimomys savini*-Zone (ohne *Mimomys pusillus*), das Jungbiharium (Fejfar u. Heinrich 1989, 104). Diese Definitionen erweisen sich als sehr praktikabel, da Funde von *Microtus* und *Mimomys* in fast allen Faunen dieses Zeitabschnittes häufig vorkommen und selbst geringste Fragmente von Molaren beider Genera aufgrund ihrer typischen Merkmale im allgemeinen problemlos zu erkennen sind. In gleicher Weise grenzten auch Horáček (1979) sowie Horáček u. Ložek (1988) das Biharium ab.

Rabeder (1981, 329-333) und Malez u. Rabeder (1984, 507) wiederum bezogen sich in ihrer Definition der unteren und oberen Grenze des Bihariums auf van der Meulen (1973) und legten den Beginn mit dem ersten Auftreten von *Allophaiomys pliocaenicus* und das Ende durch das Erscheinen von *Sorex subaraneus* fest.

Schließlich unterschied Agustí (1986, 509; Agustí et al. 1987b, 111) in seiner Gliederung der Faunen der Region von Guadix-Baza in Süd-Spanien das Biharium inférieur, das mit dem Erscheinen von *Allophaiomys pliocaenicus* beginnt, und das Biharium supérieur, in dessen jüngstem Abschnitt bereits *Arvicola cantianus* auftritt. Auch hier ist die untere Grenze nicht eindeutig nachzuvollziehen.

Der Vergleich zeigt, daß die Definition des Bihariums nach Fejfar (1976) sowie Fejfar u. Heinrich (1980, 1981, 1983, 1987, 1989), Fejfar et al. (1998) und Horáček (1979) die eindeutigste und praktikabelste Abgrenzung dieses Zeitabschnittes darstellt. In der vorliegenden Arbeit wird daher der Begriff Biharium im Sinne der genannten Autoren verwendet.

Waren biharische Kleinsäugerfundstellen noch vor fünf Jahrzehnten sehr selten, so erhöhte sich ihre Zahl in den letzten 40 Jahren allein in Europa beträchtlich: In den sechziger Jahren wurden über 30, in den siebziger Jahren über 50 und in den achtziger und neunziger Jahren weit über 100 neue Faunen gemeldet (vgl. Maul 1990b). Trotz dieser Fülle lieferten in den meisten der insgesamt über 300 bekannten biharischen Lokalitäten die Micromammalia selbst den alleinigen Ansatz zur Datierung.

Ein großer Vorteil der Fundstelle Untermaßfeld liegt darin, daß diese Lokalität neben den Kleinsäugerresten auch eine sehr umfangreiche Großsäugerfauna und zahlreiche Belege anderer Fossilgruppen sowie lithostratigraphische und paläomagnetische Anhaltspunkte zur Datierung aufweist. Somit kann die nachfolgende Dokumentation der Untermaßfelder Kleinsäugerfunde eine gut begründete Vergleichsbasis für verschiedene überregionale Korrelationen und Datierungen liefern.

2. Material und Untersuchungsmethoden

Die Pleistozänfundstelle Untermaßfeld, ca. 3 km südlich von Meiningen in Südhüringen (Mitteldeutschland) gelegen (Abb. 1), ist Bestandteil einer Hochterrasse des Flusses Werra. Die hier nachgewiesenen Kleinsäugerfunde, wie auch der weitaus überwiegende Teil aller übrigen Wirbeltierfossilien, lagerten in relativ feinkörnigen Flußsedimenten, die in der Profilbeschreibung nach Ellenberg u. R.-D. Kahlke (1997, 40) als Obere Fluviale Sande bezeichnet werden. Diesen folgen im Liegenden die Unteren Fluvialen Sande, darunter ein Auesediment sowie ein grobklastischer Schotter, der den quartären Schichtenkomplex zum Liegenden hin abschließt. Ausführliche Angaben zur Geologie finden sich bei Ellenberg u. R.-D. Kahlke (1997) im ersten Teil dieser Monographie. Für die Erhaltung der Fossilreste ist eine Karbonatimprägung der Fundschicht durch kalkgesättigte Wässer aus dem hangwärts anstehenden triassischen Gestein (Unterer Muschelkalk) von maßgebender Bedeutung (u. a. Heinrich 1982; H.-D. Kahlke 1982; Ellenberg u. R.-D. Kahlke 1997).

Bis auf wenige Ausnahmen sind die Kleinvertebratenreste sowie zahlreiche Bruchstücke von Großsäugerknochen durch Schlämmen der abgebauten Blöcke (je 1 × 1 × 0,25 m) über einen Siebsatz (10 mm bis



Abb. 1 Geographische Lage der Fundstelle Untermaßfeld.

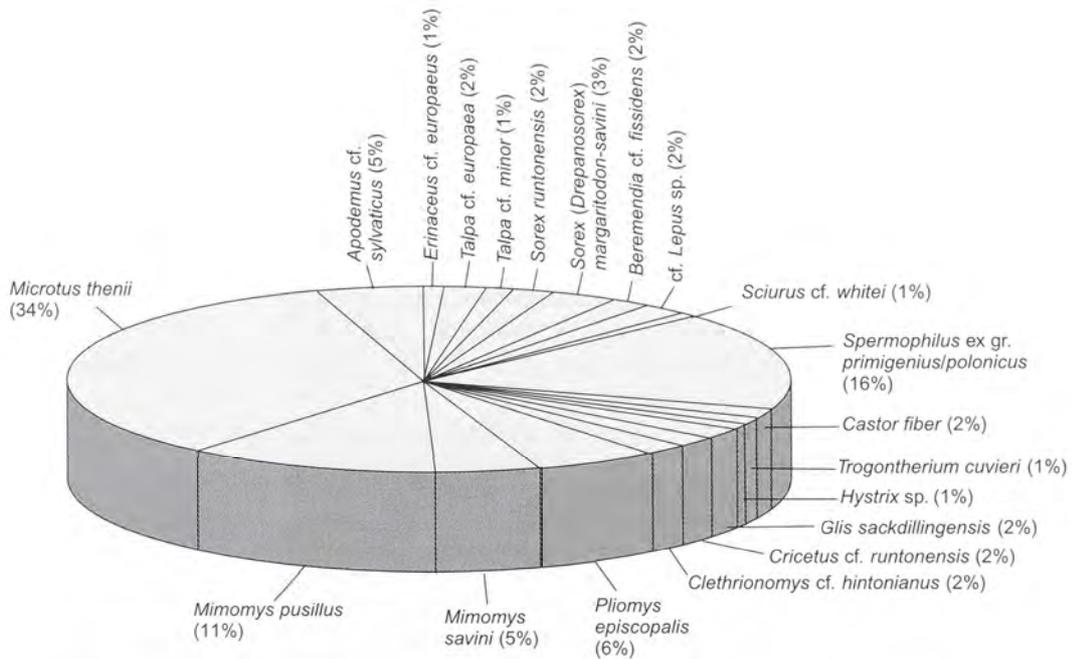


Abb. 2 Fundstelle Untermaßfeld. Prozentuale Häufigkeit der nachgewiesenen Kleinsäugertaxa.

Taxon	Anzahl der Fundstücke	Mindestindividuenzahl (MNI)
Insectivora		
<i>Erimaceus</i> cf. <i>europaeus</i> Linnaeus, 1758	3	1
<i>Talpa</i> cf. <i>europaea</i> Linnaeus, 1758	20	2
<i>Talpa</i> cf. <i>minor</i> Freudenberg, 1914	1	1
<i>Sorex runtonensis</i> Hinton, 1911	7	2
<i>Sorex</i> ex gr. <i>margaritodon</i> Kormos, 1934 – <i>savini</i> Hinton, 1910 (Übergangsform)	7	3
<i>Beremendia</i> cf. <i>fissidens</i> (Petényi, 1864)	10	2
Lagomorpha		
cf. <i>Lepus</i> sp.	3	2
Rodentia		
<i>Sciurus</i> cf. <i>whitei</i> Hinton, 1914	4	1
<i>Spermophilus</i> ex gr. <i>primigenius</i> (Kormos, 1934)/ <i>polonicus</i> (Gromov, 1965)	986	17
<i>Castor fiber</i> Linnaeus, 1758	7	2
<i>Trogotherium cuvieri</i> Fischer von Waldheim, 1817	2	1
<i>Hystrix</i> sp.	2	1
<i>Glis sackdillingensis</i> (Heller, 1930)	7	2
<i>Cricetus</i> cf. <i>runtonensis</i> Newton, 1909	7	2
<i>Clethrionomys</i> cf. <i>hintonianus</i> Kretzoi, 1958	2	2
<i>Pliomys episcopalis</i> Méhely, 1914	47	7
<i>Mimomys savini</i> Hinton, 1911	32	7
<i>Mimomys pusillus</i> (Méhely, 1914)	69	22
<i>Microtus thenii</i> Malez et Rabeder, 1984	302	36
<i>Apodemus</i> cf. <i>sylvaticus</i> (Linnaeus, 1758)	18	5

Tab. 1 Untermaßfeld. Anzahl der Fundstücke und Mindestindividuenzahlen (MNI) der nachgewiesenen Kleinsäugertaxa. Die Mindestindividuenzahlen wurden an Hand der maximalen Anzahl gleicher Elemente einer Körperseite errechnet.

0,71 mm) gewonnen worden. Einige Micromammalia wurden beim Graben freigelegt. Der Schlämmrückstand betrug im Durchschnitt 5% der Ausgangsmenge des Sedimentes. Beim Sieben von bisher etwa 170t Sand konnten über 3000 bestimmbare Kleinvertebratenreste (Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves und Mammalia) geborgen werden. Alle nachfolgend aufgeführten Funde aus der Lokalität Untermaßfeld werden in der Forschungsstation für Quartärpaläontologie Weimar (Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft) aufbewahrt. Eine Übersicht über die Stückzahlen sowie die hieraus errechnete Mindestindividuenzahlen der in Untermaßfeld nachgewiesenen Kleinsäugerfunde vermittelt Tab. 1. Die prozentuale Häufigkeit der einzelnen Arten ist in Abb. 2 dargestellt. Darüber hinaus werden die nicht spezifisch oder generisch bestimmbaren Reste, die jedoch bei der taphonomischen Auswertung berücksichtigt wurden, in Tab. 34 zusammengefaßt.

Die untersuchten Kleinsäugerfunde wurden mit Hilfe eines Stereomikroskopes vom Typ SM XX (Carl Zeiss, Jena) mit Okularmikrometer vermessen. Die Lage der einzelnen Meßpunkte wird im jeweiligen Abschnitt des systematischen Teils angegeben. Für die Anfertigung der Zeichnungen wurde ein Mikroskop des Typs TECHNIVAL 2 (ebenfalls Carl Zeiss, Jena) mit entsprechendem Zeichenaufsatz verwendet. Die REM-Photos entstanden an einem Rasterelektronenmikroskop JSM-35 (JEOL, Tokyo). Die verwendete Systematik basiert im wesentlichen auf den Arbeiten von Jánossy (1969b), Rabeder (1972) und Reumer (1984). Die im Text aufgeführten biostratigraphischen Einheiten Toringium, Biharium, Villányium und Ruscinium beziehen sich auf die Fassungen von Fejfar u. Heinrich (1980-1989; zuletzt Fejfar et al. 1998) und sind nach diesen Autoren wie folgt definiert:

(FAD = First Appearance Date)

- Toringium = *Arvicola* - *Microtus* Superzone
----- Grenze: FAD *Arvicola* -----
- Biharium = *Microtus* - *Mimomys* Superzone
----- Grenze: FAD *Microtus* -----
- Villányium = *Borsodia* - *Villanyia* Superzone
----- Grenze: FAD *Borsodia* -----
- Ruscinium = *Trilophomys* - *Ruscinomys* Superzone

Bezugnehmend auf die genannten Autoren findet weiterhin die Untergliederung des Bihariums in einen älteren (Altbiharium - *Mimomys pusillus*/*Mimomys savini*-Zone) und einen jüngeren Abschnitt (Jungbiharium - *Mimomys savini*-Zone) Verwendung.

3. Systematischer Teil

- Klasse Mammalia Linnaeus, 1758
- Ordnung Insectivora Bowdich, 1821
- Familie Erinaceidae Fischer von Waldheim, 1817
- Unterfamilie Erinaceinae Fischer von Waldheim, 1817
- Gattung *Erinaceus* Linnaeus, 1758
- Erinaceus* cf. *europaeus* Linnaeus, 1758
- (Tab. 2-4; Abb. 3, 4)

Material:

1 P³ dex. IQW 1984/19899 (Mei. 19419), 1 Mandibula-Fragment sin. mit Alveolen des I₁-M₁ IQW 1984/20179 (Mei. 19699), 1 Mandibula-Fragment dex. mit Alveolen des P₄-M₃ IQW 1985/20420 (Mei. 19940).

Beschreibung:

Der bereits weit abgekaute P³ besitzt einen dreieckigen Grundriß und ist disto-lingual stärker eingebuchtet als mesial. Paraconus und Metaconus weisen nahezu die gleiche Höhe auf; sie sind durch einen zur Mitte hin vertieften Grat verbunden. Der niedrigere Protoconus ist vom Paraconus abgesetzt. Ein Cingulum ist mesial deutlich erkennbar, buccal nur angedeutet. Der Zahn ist dreiwurzelig. Die Wurzel unter dem Protoconus vergiert distal, die Wurzel unter dem Paraconus verläuft gerade und die Wurzel unter dem Metaconus vergiert mesial. Die beiden relativ hohen Mandibelkörper weisen je ein großes

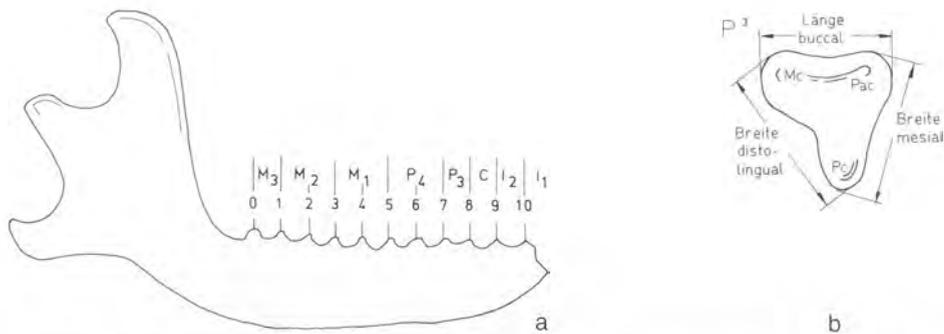


Abb. 3 Erinaceidae, Lage der Meßpunkte. - a Mandibula. - b P³ dex. - a Von lingual; b von occlusal. - Abkürzungen: Mc Metaconus; Pac Paraconus; Pc Protoconus.

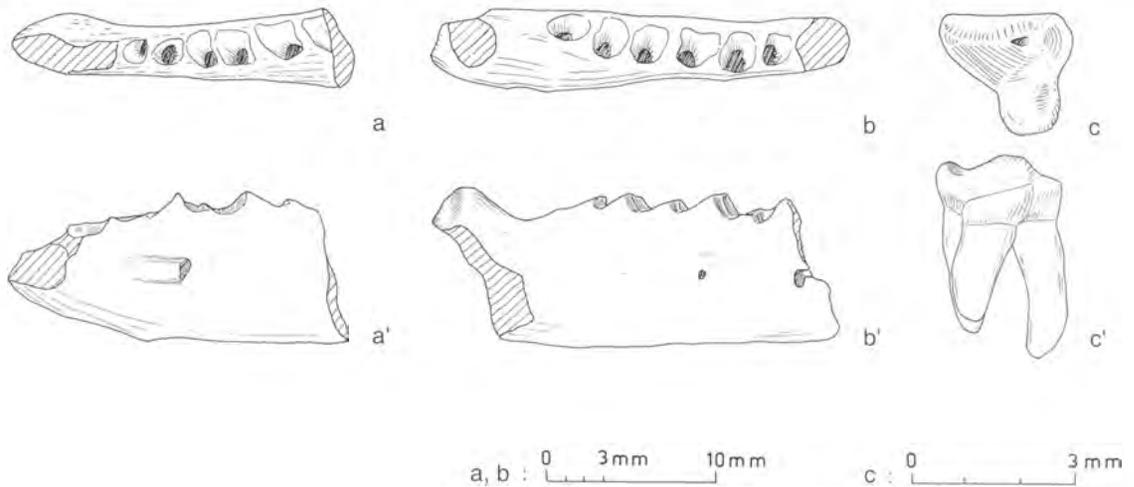


Abb. 4 *Erinaceus* cf. *europaens* Linnaeus, 1758, Untermaßfeld. – a, a' Mandibula-Fragment sin. mit Alveolen des I₁-M₁ IQW 1984/20179 (Mei. 19699). – b, b' Mandibula-Fragment dex. mit Alveolen des P₄-M₃ IQW 1985/20420 (Mei. 19940). – c, c' P³ dex. IQW 1984/19899 (Mei. 19419). – a-c Von ventral bzw. occlusal; a'-b' von buccal; c' von lingual.

Foramen mentale unterhalb der vorderen bzw. hinteren P₄-Alveole auf. Bei einem Exemplar (Abb. 4b') befindet sich ein zweites kleineres Foramen unterhalb der Knochenbrücke zwischen vorderer und hinterer Alveole des M₁.

Taxonomische Zuordnung:

Trotz fragmentarischer Erhaltung lassen die Mandibula-Reste sowie der P³ von Untermaßfeld die typische Form, Größe und Massivität der entsprechenden Elemente bei den gebißmorphologisch sehr einheitlichen Erinaceidae erkennen. Funde von Igel in europäischen Plio- und Pleistozänfundstellen zwar regelmäßig auf, meist aber nur mit wenigen, artlich nicht bestimmbar isolierten Stücken. Daher besteht selbst innerhalb der Gattung *Erinaceus* weder ausreichend Klarheit über die stratigraphischen Reichweiten der einzelnen fossilen Arten noch über deren phylogenetische Zusammenhänge mit den rezenten Taxa.

Auch die beiden Unterkiefer von Untermaßfeld sind unvollständig. Deshalb wurden für die nachfolgenden Vergleiche mit den verschiedenen plio- und pleistozänen Erinaceiden-Arten neben der Mandibelhöhe anstelle der gesamten Zahnreihenlänge definierte Abstände zwischen bestimmten Alveolen (Abb. 3; Tab. 3) verwendet. Hierbei entspricht der Abstand 0-10 der alveolaren Zahnreihenlänge des I₂-M₃.

Aus der ruscinischen (unterpliozänen) Lokalität Węże wurde von Sulimski (1959, 129-132) die Art *Erinaceus samsonowiczi* beschrieben, die Terzea (1973, 231) später auch in der biharischen Fundstelle Betfia 13 nachweisen konnte. Soweit es sich aufgrund der vorliegenden Vergleichsstücke beurteilen läßt, sind sowohl der P³ als auch die Mandibeln von Węże kleiner als die Untermaßfelder Funde (Tab. 2-4). Des weiteren befindet sich bei *Erinaceus samsonowiczi* das Foramen mentale im unteren Drittel des Mandibelkörpers (Sulimski 1959, 129). Im Gegensatz dazu konnte für diese Öffnung weder am Untermaßfelder Stück noch an den vom Autor vermessenen Mandibeln rezenter Erinaceiden (*Erinaceus europaeus*, *Erinaceus concolor*, *Atelerix algirus*) eine so tiefe Position nachgewiesen werden.

Die Mandibula (Typusexemplar) von *Erinaceus lechei* Kormos, 1934, aus der villányischen (oberpliozänen) Fundstelle Beremend 4 ist in den entsprechenden Unterkiefer-Maßen wesentlich kleiner als die Untermaßfelder Stücke. Dies zeigt sich besonders im kürzeren vorderen Mandibelbereich sowie in der deutlich geringeren Mandibelhöhe. Am Typusexemplar von *Erinaceus ostramosi* Jánossy, 1972, von

Biostratigraphisches Alter	taxonomische Zuordnung (nach zitiertem Autor)	Herkunft	P ³ -Länge											
			buccal				mesial				disto-lingual			
			n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}
rezent	<i>Atelerix algirus</i>	Nordafrika ⁴	4	1,2	1,58	2,6	4	1,2	1,43	2,0	4	1,2	1,70	2,8
rezent	<i>Erinaceus concolor</i>	Nordosteuropa ⁴	5	2,2	2,48	2,8	5	2,4	2,48	2,5	5	2,7	2,80	3,0
rezent	<i>Erinaceus europaeus</i>	Mitteleuropa ⁴	21	2,1	2,56	3,0	21	1,7	2,66	3,2	21	1,7	2,92	3,5
rezent	<i>Hemiechinus auritus</i>	Südosteuropa ⁴	5	1,7	1,86	2,1	5	1,7	1,84	2,0	5	1,8	2,08	2,3
Toringium	<i>Erinaceus praeglacialis</i>	Hundsheim ³	1		2,50		1		3,20					
Biharium	<i>Erinaceus praeglacialis</i> ^T	Sackdillingen ¹	1		2,55		1		2,60					
Biharium	<i>Erinaceus cf. europaeus</i>	Untermaßfeld ⁴	1		2,45		1		2,31		1		2,80	
Ruscinium	<i>Erinaceus samsonowiczi</i> ^T	Węże 1 ²		1,6		1,8		1,8		2,2				

Tab. 2 P³-Maße rezenter und fossiler Serien verschiedener Arten der Erinaceidae (in mm; Meßpunkte s. Abb. 3). Werte nach: ¹ Brunner 1934, 312 - Länge, Breite; ² Sulimski 1962, 447 - Länge, Breite; ³ Rabeder 1972, 418 - Länge, Breite; ⁴ eigenen Messungen. - ^T Typusexemplar bzw. Exemplar aus der Typuslokalität.

Biostratigraphisches Alter	taxonomische Zuordnung (nach zitiertem Autor)	Herkunft	Alveolen-Abstand zwischen											
			Pkt. 0-10				Pkt. 0-5				Pkt. 4-8			
			n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}
rezent	<i>Atelerix algirus</i>	Nordafrika ²	4	17,0	17,80	19,0	4	8,9	9,98	10,7	4	4,9	5,63	6,2
rezent	<i>Erinaceus concolor</i>	Nordosteuropa ²	5	20,5	21,18	22,0	5	11,5	11,96	12,2	5	7,4	7,94	8,5
rezent	<i>Erinaceus europaeus</i>	Mitteleuropa ²	20	20,7	22,83	24,6	20	11,0	12,07	13,4	20	7,0	8,00	9,3
rezent	<i>Hemiechinus auritus</i>	Südosteuropa ²	5	15,8	16,92	18,4	5	8,8	9,14	9,5	5	5,2	6,48	7,4
Toringium	<i>Erinaceus praeglacialis</i>	Tarkő/Schicht 2-15 ²	2	21,0		22,2	6	11,8		13,2	6	7,3		8,9
Biharium	<i>Erinaceus europaeus</i>	Untermaßfeld ²	1		(21,00) [*]		1		11,70		1		7,70	
Biharium	<i>Erinaceus ostramosi</i> ^T	Osztramos 8 ²	1		20,70		1		10,95		1		6,75	
Villányium	<i>Erinaceus lechei</i> ^T	Beremend 4 ²	1		18,20		1		9,85		1		6,35	
Ruscinium	<i>Erinaceus samsonowiczi</i> ^T	Węże 1 ¹	3	18,8	19,50	20,0								

Tab. 3 Mandibula-Maße rezenter und fossiler Serien verschiedener Arten der Erinaceidae (in mm; Meßpunkte s. Abb. 3). Werte nach: ¹ Sulimski 1959, 131; ² eigenen Messungen. - ()^{*} Summe aus 2 Bruchstücken; ^T Typusexemplar bzw. Exemplar aus der Typuslokalität.

Biostratigraphisches Alter	taxonomische Zuordnung (nach zitiertem Autor)	Herkunft	Höhe des Ramus horizontalis, lingual, unterhalb der distalen Alveole des											
			P ₄				M ₁				M ₂			
			n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}
rezent	<i>Atelerix algirus</i>	Nordafrika ⁸	4	5,0	5,33	6,0	4	5,1	5,38	5,8	4	5,2	5,50	6,0
rezent	<i>Erinaceus concolor</i>	Nordosteuropa ⁸	5	5,3	5,70	6,5	5	5,5	5,94	6,6	5	5,7	6,14	6,6
rezent	<i>Erinaceus europaeus</i>	Mitteleuropa ⁸	5	5,8	6,62	7,2	5	5,4	6,62	7,3	5	5,2	6,72	7,6
rezent	<i>Erinaceus europaeus</i>	Mitteleuropa ⁸					20	5,3	6,35	7,7				
rezent	<i>Hemiechinus auritus</i>	Südosteuropa ⁸	5	4,7	5,08	5,5	5	4,7	5,28	6,1	5	4,7	5,28	6,0
Toringium	<i>Erinaceus davidi</i> ^T	La Fage ⁶	4	5,8	6,61	7,2								
Toringium	<i>Erinaceus praeglacialis</i>	Hundsheim ⁵					8	6,8	7,32	7,8				
Toringium	<i>Erinaceus praeglacialis</i>	Tarkő/Schicht 2-15 ⁷					13	5,5	6,50	7,25				
Biharium	<i>Erinaceus cf. europaeus</i>	Untermaßfeld ⁸	2	7,7	7,80	7,9	2	7,5	7,60	7,7	1		8,20	
Biharium	<i>Erinaceus ostramosi</i> ^T	Osztramos 8 ⁴					1		6,20					
Villányium	<i>Erinaceus lechei</i> ^T	Beremend 4 ¹					1		4,80					
Ruscinium	<i>Erinaceus samsonowiczi</i> ^T	Węże 1 ³		6,4		6,6		6,5		7,0		6,5		7,0
Ruscinium	<i>Erinaceus samsonowiczi</i> ^T	Węże 1 ²					7	6,9	7,01	7,2				

Tab. 4 Mandibula-Maße rezenter und fossiler Serien verschiedener Arten der Erinaceidae (in mm; Meßpunkte s. Abb. 3). Werte nach: ¹ Kormos 1934, 297; ² Sulimski 1959, 129; ³ Sulimski 1962, 448; ⁴ Jánossy 1972, 172 (buccal gemessen); ⁵ Rabeder 1972, 418; ⁶ Jammot 1973, 42; ⁷ Jánossy 1976, 42; ⁸ eigenen Messungen. - ^T Typusexemplar bzw. Exemplar aus der Typuslokalität.

Osztramos 8 bleiben die Höhe des Ramus horizontalis deutlich, die alveolare Zahnreihenlänge dagegen etwas geringfügiger unter den Werten von Untermaßfeld (Tab. 3, 4).

Aus verschiedenen unter- und frühmittelpleistozänen Fundstellen (Villány 6, Somssich-hegy 2, Betfia 5 und 7, Přebetice, Tarkő – vgl. Übersicht in Maul 1990b, 166, 168) wurde die Art *Erinaceus praeglacialis* Brunner (1934) gemeldet. Brunner (1934, 311–313) beschrieb diese Art aus der Sackdillinger Höhle aufgrund größerer Abmessungen im Vergleich zum rezenten *Erinaceus europaeus* Linnaeus, 1758, und eines im Grundriß stärker eingebuchteten und »eigentümlich verdrehten« P³. Rzebik-Kowalska (1971, 442, 1972, 66) zweifelte jedoch an der Validität von *Erinaceus praeglacialis* und behandelte diese Art als Synonym von *Erinaceus europaeus*. Diese Ansicht kann durch Werte aus der Literatur sowie eigene Messungen unterstützt werden. Hiernach stimmen die Maße der Mandibeln und des P³ mit denen rezenter Exemplare von *Erinaceus europaeus* fast völlig überein (Tab. 2–4), lediglich der Mittelwert der Mandibelhöhe unter M₁ ist bei den zu *Erinaceus praeglacialis* gestellten Funden aus der Lokalität Hundsheim etwas größer. Auch die extreme Verdrehung des P³ scheint weniger ein diagnostisches Merkmal der genannten Art als eher eine Besonderheit des Sackdillinger Typusexemplars darzustellen. Nach Brunner (1934, 312, Taf. IV, Fig. 10) ist dieser Zahn hier so weit verdreht, daß sich der P³-Protoconus direkt neben dem Protoconus des P⁴ befindet. Rabeder (1972, 419) nimmt für eine derartige »Aberration« ontogenetische Ursachen an, denn der betreffende Prämolare von Hundsheim, den Rabeder (1972, 417–419) ebenfalls zu *Erinaceus praeglacialis* gestellt hatte, ist normal ausgebildet. Diese Vermutung erscheint plausibel. Der P⁴ eruptiert vor dem P³ (Bodenhausen 1986, 93). Ein etwas schräg durchbrechender P³ muß sich, je nach individueller Größe und vertikaler Stellung beider Prämolaren zueinander, in seiner Wachstumsrichtung an den P⁴ anpassen. Wird der P³-Metaconus bei der Eruption vom Paraconus des bereits vorhandenen P⁴ behindert, führt dies zu einer entsprechenden Verdrehung um die Achse der unter dem Paraconus liegenden Wurzel. Eine derartige lingual gerichtete Torsion der Krone des P³ sowie die daraus resultierenden verdrehten Stellungen der Wurzeln sind bei rezenten *Erinaceus europaeus* häufiger zu beobachten. Sie sind auch am P³ von Untermaßfeld erkennbar. Somit sprechen zumindest die hier berücksichtigten Kriterien insgesamt eher gegen den Artstatus von *Erinaceus praeglacialis*, weshalb wir die betreffenden Fossilfunde, Rzebik-Kowalska (1971, 442, 1972, 66) folgend, zu *Erinaceus europaeus* stellen. Auch stimmen die Untermaßfelder Funde mit rezenten Vergleichsexemplaren von *Erinaceus europaeus* metrisch und morphologisch nahezu vollständig überein (Tab. 2–4).

Mit *Erinaceus davidi* Jammot, 1973, wurde aus der mittelpleistozänen Schicht 5 der Fundstelle La Fage eine weitere Igel-Spezies beschrieben. Als diagnostisch wichtige Merkmale hebt Jammot (1973, 42–44) den besonders breiten oberen Teil des Processus coronoideus sowie die sehr großen Molaren hervor. Deren Maße übertreffen deutlich die der entsprechenden Zähne bei *Erinaceus europaeus*. Weil die letztgenannte Art wiederum in den vergleichbaren Meßwerten große Übereinstimmung mit den Untermaßfelder Funden aufweist, ist *Erinaceus davidi* für unsere Fundstelle sicherlich auszuschließen.

Unter den rezent in Europa nachgewiesenen Igel-Arten sind die gemessenen Exemplare von *Hemiechinus auritus* Gmelin, 1770, deutlich kleiner als die Funde von Untermaßfeld (Tab. 2–4). Diese Art weist übrigens sowohl morphologische als auch metrische Übereinstimmungen mit *Erinaceus lechei* auf. Dies wird auch durch den Vergleich der an unseren Funden nicht meßbaren Mandibula-Länge bestätigt, deren Mittelwert bei 78 Exemplaren von *Hemiechinus* aus dem Kaukasus $x = 31,07$ mm beträgt ($x_{\min} - x_{\max} = 28,9 - 34,0$ mm; Sokolov u. Tembotov 1989). Der Unterkiefer von *Erinaceus lechei* ist 31,5 mm lang (Kormos 1934, 297).

Die von *Atelerix algirus* Lereboullet, 1842, vermessenen Stücke liegen in den entsprechenden Abmessungen gleichfalls deutlich unter denen der Untermaßfelder Funde, wenngleich bei dieser Art offenbar beträchtliche Größenunterschiede auftreten können (vgl. mit Maßen bei Holz u. Niethammer 1990c, Tab. 13, 14). Bisher stammt der älteste Nachweis von *Atelerix algirus* aus dem Oberpleistozän Nordafrikas (Kowalski u. Rzebik-Kowalska 1991, 31).

Dagegen fügen sich die Maße der Untermaßfelder Funde, mit Ausnahme der Höhe des Ramus horizontalis, nicht nur in die Variationsbreite von *Erinaceus europaeus* Linnaeus, 1758, ein, sondern zeigen auch Übereinstimmung mit *Erinaceus concolor* Martin, 1838. Merkmale zur Unterscheidung beider Ar-

ten befinden sich am Schädel (z. B. Maxillar-Index) sowie in Abschnitten der Mandibula (Foramen mandibulae, Abstand zum Processus angularis) (Holz u. Niethammer 1990a, 28-33), sind aber im Untermaßfelder Material nicht überliefert. Die große morphologische und metrische Ähnlichkeit läßt auf eine relativ späte Trennung beider Arten, vielleicht erst während des Mittelpleistozäns, schließen. Nachgewiesen wurde *Erinaceus concolor* bisher sogar erst seit dem Holozän (Rzebik-Kowalska 1989, 113). Andererseits ergaben an rezenten Exemplaren die Untersuchungen des Distanzniveaus der Allozyme (Suchentrunk et al. 1998) ein Aufspaltungsdatum beider Arten von 435-495 ka B.P., die Untersuchungen des Distanzniveaus der mitochondrialen DNA (Santucci et al. 1998) dagegen einen Wert von 5,8 Ma B.P. Wenngleich vor allem das zuletzt genannte Datum wesentlich zu hoch gegriffen erscheint, so bestehen derzeit dennoch große Unklarheiten darüber, ob mit der Existenz beider Arten überhaupt bereits im Biharium zu rechnen ist.

Die Untermaßfelder Funde stimmen zwar morphologisch und metrisch in den entsprechenden Elementen mit dem rezenten *Erinaceus europaeus* überein, so daß die Zugehörigkeit zu dieser Art wahrscheinlich ist, doch kann eine Zuordnung zu *Erinaceus concolor* nicht völlig ausgeschlossen werden. Daher erfolgt die Bestimmung der vorliegenden Funde als *Erinaceus cf. europaeus*.

- Familie Talpidae Fischer von Waldheim, 1817
- Unterfamilie Talpinae Fischer von Waldheim, 1817
- Gattung *Talpa* Linnaeus, 1758
- Talpa cf. europaea* Linnaeus, 1758
- Talpa cf. minor* Freudentberg, 1914
- (Tab. 5-7; Abb. 5-7)

Material:

Talpa cf. europaea Linnaeus, 1758: 1 C^{sup} sin. IQW 1985/20894 (Mei. 20413), 1 C^{sup} dex. IQW 1991/23787 (Mei. 23315), 1 C^{sup}-Fragm. IQW 1985/20896 (Mei. 20415), 1 Mandibula-Fragment sin. mit A₂-Fragm., A₃, A₄, M₁-Fragment IQW 1985/20895 (Mei. 20414), 2 A_{inf} IQW 1983/18718 (Mei. 18238), IQW 1983/18715 (Mei. 18235), 1 C_{inf} IQW 1985/20896 (Mei. 20415), 2 M₃ sin. IQW 1983/18705 (Mei. 18225), IQW 1983/18706 (Mei. 18226), 1 M_{inf}-Fragment dex. IQW 1983/18716 (Mei. 18236), 1 distales Humerus-Fragment sin. IQW 1984/20180 (Mei. 19700), 2 distale Humerus-Fragmente dex. IQW 1983/18703 (Mei. 18223), IQW 1983/18702 (Mei. 18222), 1 Radius dex. IQW 1985/20893 (Mei. 20412), 2 proximale Radius-Fragmente sin. IQW 1985/20897 (Mei. 20416), IQW 1985/20898 (Mei. 20417), 4 Phalanges 3 IQW 1985/20899 (Mei. 20418), IQW 1991/23788 (Mei. 23316), IQW 1991/23789 (Mei. 23317), IQW 1991/23790 (Mei. 23318).

Talpa cf. minor Freudentberg, 1914: 1 distales Humerus-Fragment sin. IQW 1983/18704 (Mei. 18224).

Beschreibung:

Der vorliegende C^{sup} ist zweiwurzellig und besitzt lingual eine deutliche Längsrinne. Die Antemolaren des Unterkiefers sind einspitzig, der M₁ besitzt fünf Höcker und kein Vordercingulum. Am M₃ ist ein

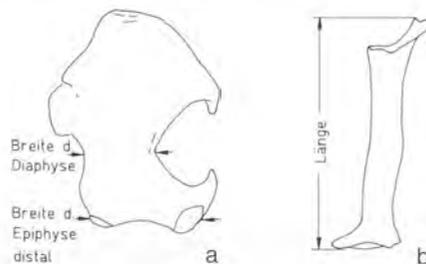


Abb. 5 *Talpa*, Lage der Meßpunkte. – a Humerus. – b Radius. – Beide von lateral.

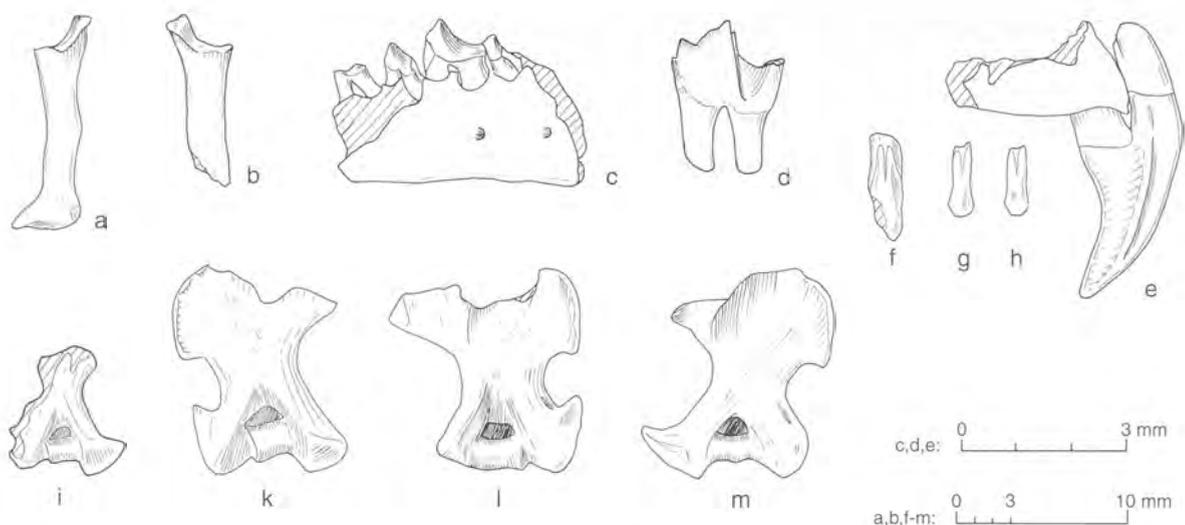


Abb. 6 *Talpa cf. europaea* Linnaeus, 1758, Untermaßfeld. – a Radius dex. IQW 1985/20893 (Mei. 20412). – b Proximales Radius-Fragment sin. IQW 1985/20897 (Mei. 20416). – c Mandibula-Fragment sin. mit A₂-Fragm., A₃, A₄, M₁-Fragment IQW 1985/20895 (Mei. 20414). – d M₃ sin. IQW 1983/18705 (Mei. 18225). – e C^{sup} sin. IQW 1985/20894 (Mei. 20413). – f-h Phalanges 3 IQW 1985/20899 (Mei. 20418), IQW 1991/23788 (Mei. 23316), IQW 1991/23789 (Mei. 23317). – k Distales Humerus-Fragment dex. IQW 1983/18703 (Mei. 18223). – l Distales Humerus-Fragment dex. IQW 1983/18702 (Mei. 18222). – m Distales Humerus-Fragment sin. IQW 1983/18704 (Mei. 18224). – a, b Von lateral; c, d von buccal; e von lingual, f-h von dorsal; i-m von medial.

Talpa cf. minor Freudentberg, 1914, Untermaßfeld. – i Distales Humerus-Fragment sin. IQW 1984/20180 (Mei. 19700).

Element	Merkmal		<i>Talpa europaea</i> Umgebung Berlin, rezent	Fundstelle Untermaßfeld
A ₃	Länge	n	21	1
		x _{max}	1,00	
		x	0,91	0,84
		x _{min}	0,80	
A ₄	Länge	n	21	1
		x _{max}	1,50	
		x	1,31	1,19
		x _{min}	1,10	
M ₃	Länge	n	21	2
		x _{max}	2,40	2,17
		x	2,15	2,14
		x _{min}	2,00	2,10
	Breite Trigonid	n	21	2
		x _{max}	1,40	1,19
		x	1,22	1,12
		x _{min}	1,00	1,05
	Breite Talonid	n	21	2
		x _{max}	1,10	0,84
		x	0,92	0,81
		x _{min}	0,60	0,77

Tab. 5 Zahnmaße einer rezenten Serie von *Talpa europaea* aus der Umgebung Berlins sowie der Fossilfunde von *Talpa cf. europaea* aus Untermaßfeld (in mm; Meßpunkte s. Abb. 5).

Biostratigraphisches Alter	taxonomische Zuordnung (nach zitiertem Autor)	Herkunft	Breite der Epiphyse distal				Breite der Diaphyse			
			n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}
rezent	<i>Talpa europaea</i>	Europa ¹³	63	6,70		9,90	63	3,30		4,70
rezent	<i>Talpa stankovici</i>	Griechenland ¹³	3	8,60		8,70	3	4,00		4,30
rezent	<i>Talpa romana</i>	Italien ¹³	1		9,00		1		4,60	
Toringium	<i>Talpa europaea</i>	Petersbuch ⁵	90	7,40	8,32	9,30	90	3,50	3,85	4,25
Biharium	<i>Talpa europaea</i>	Voigtstedt ^{10 14}	2	7,80	7,81	7,82	2	3,66	3,68	3,70
Biharium	<i>Talpa europaea</i>	West Runton ¹⁰	2	8,80	8,90	9,00	3	3,64	3,73	3,78
Biharium	<i>Talpa fossilis</i>	Hohensülzen ⁸	2	9,00	9,10	9,20	2	4,30	4,35	4,40
Biharium	<i>Talpa cf. europaea</i>	Untermaßfeld ¹⁴	2	8,43	8,78	9,14	3	4,14	4,43	4,64
rezent	<i>Talpa caeca</i>	Südeuropa ¹³					95	2,80	3,22	3,80
rezent	<i>Talpa occidentalis</i>	Spanien ¹³	15	6,50	6,80	7,20	15	3,00	3,27	3,60
Toringium	<i>Talpa minor</i>	Petersbuch ⁵	46	5,40	5,96	6,50	46	2,70	2,96	3,35
Biharium	<i>Talpa minor</i>	Voigtstedt ^{10 14}	13	6,21	6,58	7,00	18	3,06	3,19	3,43
Biharium	<i>Talpa minor</i>	Husarenhof ^{4 7}	2	6,25	6,82	7,40	2	3,04	3,28	3,45
Biharium	<i>Talpa minor</i>	West Runton ¹⁰	36	6,60	7,27	7,80				
Biharium	<i>Talpa minor</i>	Hohensülzen ⁸	4	6,60	6,75	6,90	5	3,30	3,36	3,50
Biharium	<i>Talpa minor</i>	Podumci 1 ¹²					20	2,90	3,40	3,50
Biharium	<i>Talpa cf. minor</i>	Untermaßfeld ¹⁴	1		6,05					
Biharium	<i>Talpa minor</i>	Pirro Nord 1 ¹¹					4	2,75	2,87	3,05

Tab. 6 Humerus-Maße rezenter und fossiler Serien verschiedener Arten der Gattung *Talpa* (in mm; Meßpunkte s. Abb. 5). Werte nach: ¹ Heller 1930, 253; ² Heller 1933, 60; ³ Heller 1958, 8; ⁴ Jánossy 1963, 113; ⁵ Koenigswald 1970, 417; ⁶ Rabeder 1972, 390; ⁷ Koenigswald 1973, 29; ⁸ Malec in Storch et al. 1973, 330; ⁹ van der Meulen 1973, 16; ¹⁰ Stuart 1981, 158; ¹¹ De Giuli u. Torre 1984, 117; ¹² Malez u. Rabeder 1984, 441; ¹³ Niethammer 1990a, 116, 1990d, 149, 153; ¹⁴ eigenen Messungen.

Biostratigraphisches Alter	taxonomische Zuordnung (nach zitiertem Autor)	Herkunft	Radius-Länge			
			n	x _{min}	x	x _{max}
Toringium	<i>Talpa praeglacialis</i>	Erpfingen ³	5	11,90	12,36	13,00
Biharium	<i>Talpa europaea</i>	Husarenhof ^{4 6}	2	9,99	10,00	10,00
Biharium	<i>Talpa fossilis</i>	Hohensülzen ⁷	2	12,40	12,85	13,30
Biharium	<i>Talpa praeglacialis</i>	Sackdillingen ¹	1		13,00	
Biharium	<i>Talpa cf. europaea</i>	Untermaßfeld ⁹	1		13,00	
Biharium	<i>Talpa fossilis</i>	Monte Peglia ⁸	5	10,85	11,05	11,50
Toringium	<i>Talpa minor</i>	Hundsheim ⁵	17	10,00	10,49	11,60
Toringium	<i>Talpa minor</i>	Erpfingen ³	30	9,39	9,90	11,40
Biharium	<i>Talpa minor</i>	Voigtstedt ⁹	1		10,55	
Biharium	<i>Talpa minor</i>	Kövesvárad ⁴	2	10,00	10,25	10,50
Biharium	<i>Talpa minor</i>	Hohensülzen ⁸	2	10,90	11,00	11,10
Biharium	<i>Talpa minor</i>	Sackdillingen ²	1		9,90	

Tab. 7 Radius-Länge fossiler Serien verschiedener Arten der Gattung *Talpa* (in mm; Meßpunkte s. Abb. 5). Werte nach: ¹ Heller 1930, 253; ² Heller 1933, 60; ³ Heller 1958, 8; ⁴ Jánossy 1963, 113; ⁵ Rabeder 1972, 390; ⁶ Koenigswald 1973, 29; ⁷ Malec in Storch et al. 1973, 330; ⁸ van der Meulen 1973, 16; ⁹ eigenen Messungen.

Vorder-, aber kein Schlußcingulum ausgebildet. Das Mandibula-Bruchstück weist je ein Foramen mentale unterhalb der P₄- und der M₁-Hinterwurzel auf. Die postcranialen Skelettelemente zeigen die für *Talpa* typische Ausbildung (u.a. stark verbreiteter Humerus mit weit vorspringendem Deltoidkamm am Humerus, distal gespaltene Phalanx 3).

Taxonomische Zuordnung:

Die vorliegenden Funde können eindeutig zu *Talpa* gestellt werden. Vor allem die an eine handwühlende Grabweise angepaßten Vordergliedmaßen zeigen eine so typische Ausbildung, daß sie kaum mit Resten anderer Kleinsäugertaxa zu verwechseln sind. Eine charakteristische Form besitzen aber auch das bezahnte Unterkiefer-Bruchstück sowie der relativ große C^{sup} .

Bei der artlichen Bestimmung rezenter Maulwürfe spielen die Condylbasallänge und die Rostrumbreite eine wichtige Rolle (Niethammer 1990a, 95). Für fossile Reste sind dagegen die Maße der postcranialen Skelettelemente von entscheidender Bedeutung, da nur selten Schädelmaterial vorliegt. Die Systematik der pleistozänen *Talpa*-Arten beruht daher vorwiegend auf den Dimensionen der Extremitätenknochen.

In vielen Fundstellen sind die taxonomisch besonders aufschlußreichen *Talpa*-Humeri nur als Fragmente erhalten, so daß ihre Länge nicht vermessen werden kann. Nach Koenigswald (1970, 416-417) ist es aber möglich, auch mit Hilfe der Breiten-Maße von Diaphyse und distaler Epiphyse verschiedene Arten voneinander abzugrenzen. Zwar werden gerade bei *Talpa europaea* metrische Unterschiede auch auf Sexualdimorphismus, unterschiedliche Höhenlage des Lebensraumes, Verschiedenheit der Biotope sowie geographische Differenzen zurückgeführt (Niethammer 1990b, 108, 109), doch sind die hierbei auftretenden Größenunterschiede geringer als die zwischen verschiedenen Arten bestehenden Differenzen. In unserem Material lassen die Humerus-Maße auf das Vorhandensein von zwei Taxa unterschiedlicher Größe schließen.

Die kleinere *Talpa*-Art ist nur durch ein Humerus-Fragment belegt, dessen Maße sich innerhalb der Variationsbreite der fossilen *Talpa minor* Freudenberg, 1914, befinden (Tab. 6; Abb. 6i, 7). Es sind aber noch zwei weitere kleinwüchsige rezent in Europa auftretende *Talpa*-Arten in Betracht zu ziehen. Bei der in Spanien vorkommenden *Talpa occidentalis* Cabrera, 1907, gestaltet sich die Epiphysenbreite deutlich größer als bei unserem Exemplar (Tab. 6). Für den Vergleich mit Humeri von *Talpa caeca* Savi, 1822, aus Südeuropa stehen nur Werte der Diaphysenbreite (Niethammer 1990d, 149) zur Verfügung. An unserem fragmentarischen Stück kann dieses Maß nicht genommen werden. Da sich die Epiphysenbreite des Untermaßfelder Restes jedoch innerhalb der Variation der Funde von *Talpa minor* aus der Lokalität Petersbuch befindet, ist dies auch für die nicht mehr meßbare Diaphysenbreite anzunehmen. *Talpa caeca* wiederum stimmt in diesem Maß weitgehend mit den Petersbacher Funden und damit vermutlich auch mit dem Untermaßfelder Humerus überein. Es ist zwar anzunehmen, daß in Untermaßfeld, wie in vielen anderen biharischen Fundstellen, *Talpa minor* vorliegt, die Anwesenheit von *Talpa caeca* ist andererseits nicht völlig auszuschließen. Das Humerusfragment wird daher zu *Talpa* cf. *minor* gestellt.

Die Werte der übrigen *Talpa*-Humeri liegen im Bereich, den Koenigswald (1970, 417) für *Talpa europaea* Linnaeus, 1758, ermittelte. Auch der Radius von Untermaßfeld ist deutlich größer als die entsprechenden Funde von *Talpa minor* (Tab. 7). Neben *Talpa europaea* sind im Plio- und Pleistozän Europas noch die Arten *Talpa fossilis* (Petényi, 1864) und *Talpa praeglacialis* Kormos, 1930, beschrieben worden. Nach Dehm (1962, 24), Jánossy (1963, 114), Kretzoi (1965a, 622) u. a. handelt es sich bei *Talpa praeglacialis* um ein Synonym von *Talpa fossilis*, obwohl Kormos (1930, 238) versucht hatte, die Eigenständigkeit von *Talpa praeglacialis* durch das Vorhandensein eines bei mehreren Exemplaren gut ausgebildeten Vordercingulums am M_1 zu begründen. Koenigswald (1970, 416-417), Rabeder (1972, 396) und Rzebik-Kowalska (1972, 66) sehen sogar beide Arten aufgrund des Fehlens deutlicher morphologischer Unterschiede als Synonyme von *Talpa europaea* an.

Selbst wenn es sich bei *Talpa praeglacialis* um eine eigenständige Art handeln sollte, so liegt diese in Untermaßfeld nicht vor, denn der M_1 aus unserer Fundstelle weist den von Kormos (1930) erwähnten Sporn nicht auf. Darüber hinaus liegen die Maße aller Zahnfunde von *Talpa* aus unserer Lokalität im Variationsbereich der rezenten *Talpa europaea* (Tab. 5).

Über das Verhältnis zu *Talpa romana* Thomas, 1902, die ein im Vergleich zu *Talpa europaea* breiteres Rostrum und ein geteiltes Mesostyl am M_2 besitzt (Niethammer 1990c, 134-137), kann nicht entschieden werden, da derartige Reste in unserem Fundmaterial nicht nachgewiesen sind. Für *Talpa romana* liegen uns nur Humerus-Maße eines Exemplars vor (aus Niethammer 1990b, 116). Sie entsprechen aber so-

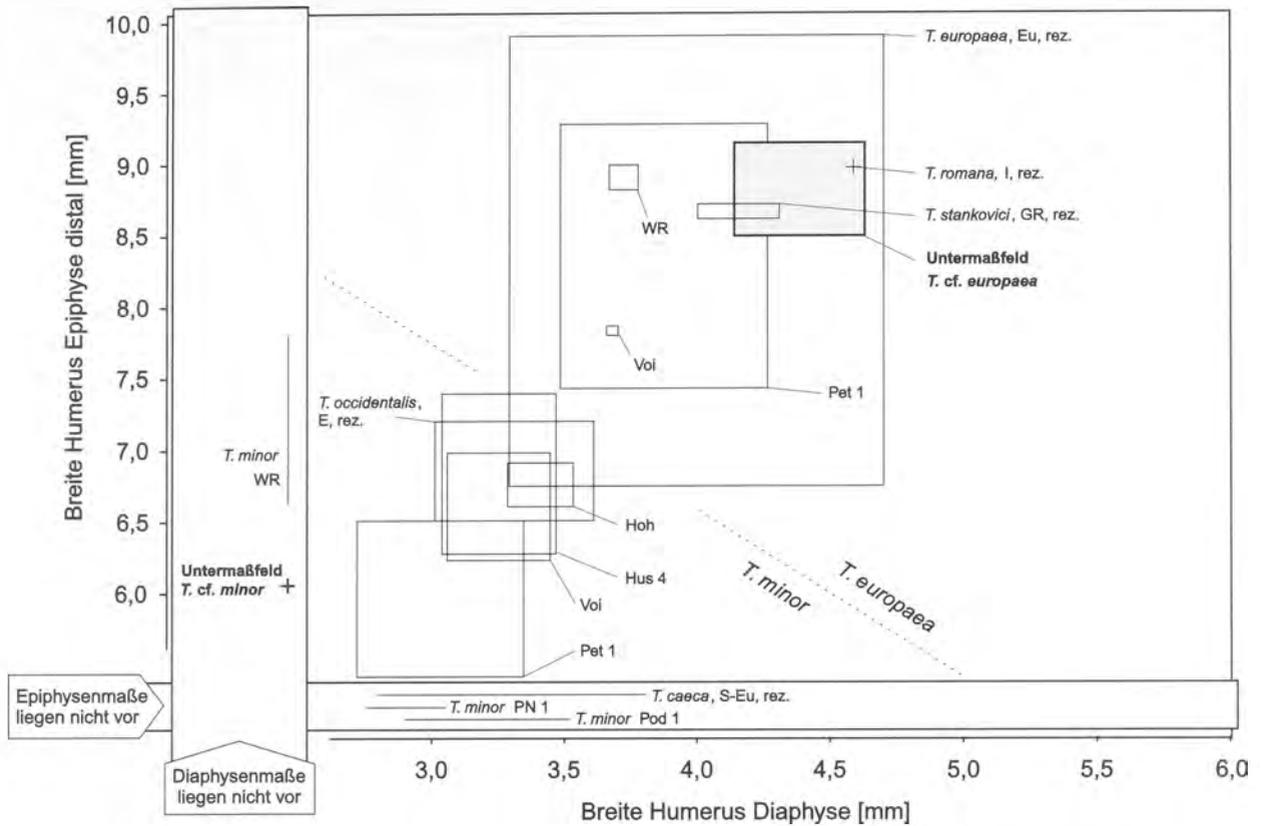


Abb. 7 Humerus-Maße fossiler und rezenter Serien verschiedener *Talpa*-Arten (in mm; Meßpunkte s. Abb. 5; Maße Tab. 6). – Abkürzungen: Hoh: Hohensützen; Hus 4: Husarenhof 4; Pet 1: Petersbuch 1; PN 1: Pirro Nord 1; Pod 1: Podumci 1; Voi: Voigtstedt; WR: West Runton.

wohl denen unserer Funde als auch den Werten von *Talpa europaea*. Gleiches gilt auch für *Talpa stankovici* Martino, 1931 (Tab. 6).

Auch für die Reste der größeren *Talpa*-Art können somit, trotz weitgehender Übereinstimmung mit *Talpa europaea*, die anderen genannten in Europa rezent und wahrscheinlich auch im Pleistozän vorkommenden Arten nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden. Deshalb erfolgt eine Zuordnung unserer Funde zu *Talpa cf. europaea*.

- Familie Soricidae Fischer von Waldheim, 1817
- Unterfamilie Soricinae Fischer von Waldheim, 1817
- Tribus Soricini Fischer von Waldheim, 1817
- Gattung *Sorex* Linnaeus, 1758
- Sorex runtonensis* Hinton, 1911
- (Tab. 8, 9; Abb. 8-10)

Material:

1 I_{inf} dex. IQW 1983/19537 (Mei. 19057), 1 Mandibula-Fragment sin. mit I_{inf} - M_3 IQW 1984/19821 (Mei. 19341), 1 Mandibula-Fragment sin. mit M_1 - M_3 IQW 1983/19535 (Mei. 19055), 1 Mandibula-Fragment dex. mit M_1 -Fragment, M_2 IQW 1984/19822 (Mei. 19342), 1 Mandibula-Fragment sin. mit

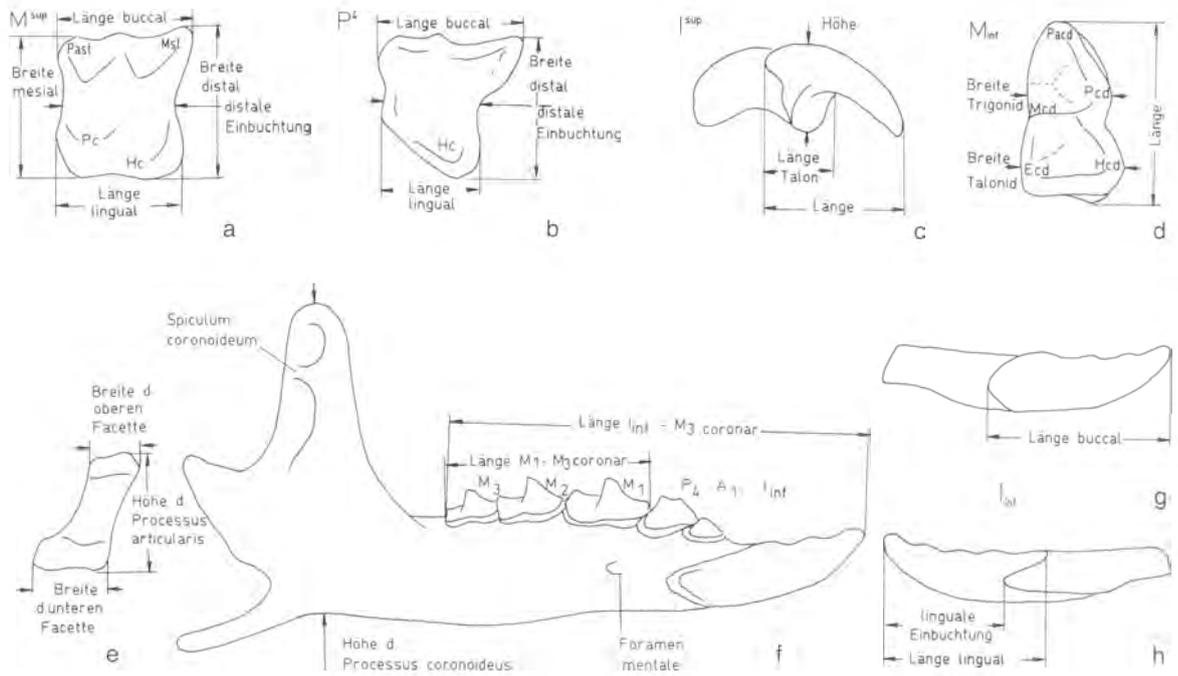


Abb. 8 Soricidae, Lage der Meßpunkte. – a M^{sup} sin.– b P^4 sin. – c I^{sup} dex. – d M^{inf} dex. – e Processus articularis. – f Mandibula. – g-h I^{inf} dex. – a, b, d von occlusal; c, f, g von buccal; e von caudal; h von lingual. – Abkürzungen: Ecd: Entoconid; Hc: Hypoconus; Hcd: Hypoconid; Mcd: Metaconid; Mst: Metastyl; Pacd: Paraconid; Past: Parastyl; Pc: Protoconus; Ped: Protoconid.

Element	Merkmal	n	x_{min}	\bar{x}	x_{max}
I^{inf}	Länge buccal	2	3,14	3,16	3,18
	Länge lingual	2	2,32	2,43	2,54
	linguale Einbuchtung	2	1,86	1,91	1,95
A_1	Länge	1		0,95	
	Breite	1		0,64	
P_4	Länge	1		1,00	
	Breite	1		0,68	
M_1	Länge	3	1,36	1,41	1,45
	Breite Trigonid	4	0,64	0,70	0,77
	Breite Talonid	4	0,64	0,73	0,77
M_2	Länge	6	1,27	1,28	1,32
	Breite Trigonid	6	0,64	0,71	0,73
	Breite Talonid	6	0,64	0,72	0,77
M_3	Länge	4	0,91	0,96	1,00
	Breite Trigonid	4	0,45	0,59	0,68
	Breite Talonid	4	0,41	0,49	0,59
Mandibula	I^{inf} - M_3 Länge coronar	1		6,72	
	M_1 - M_3 Länge coronar	3	3,23	3,38	3,45
	M_1 - M_3 Länge alveolar	3	3,09	3,12	3,18
	Höhe des Ramus horizontalis unter M_1	5	1,00	1,14	1,27
	Höhe des Processus coronoideus	1		4,00	
	Höhe des Processus articularis	1		1,59	
	Breite der obere Gelenkfacette	1		0,77	
Breite der untere Gelenkfacette	1		1,22		

Tab. 8 *Sorex runtonensis* Hinton, 1911, Untermaßfeld. Mandibula- und Zahnmaße (in mm; Meßpunkte s. Abb. 8).

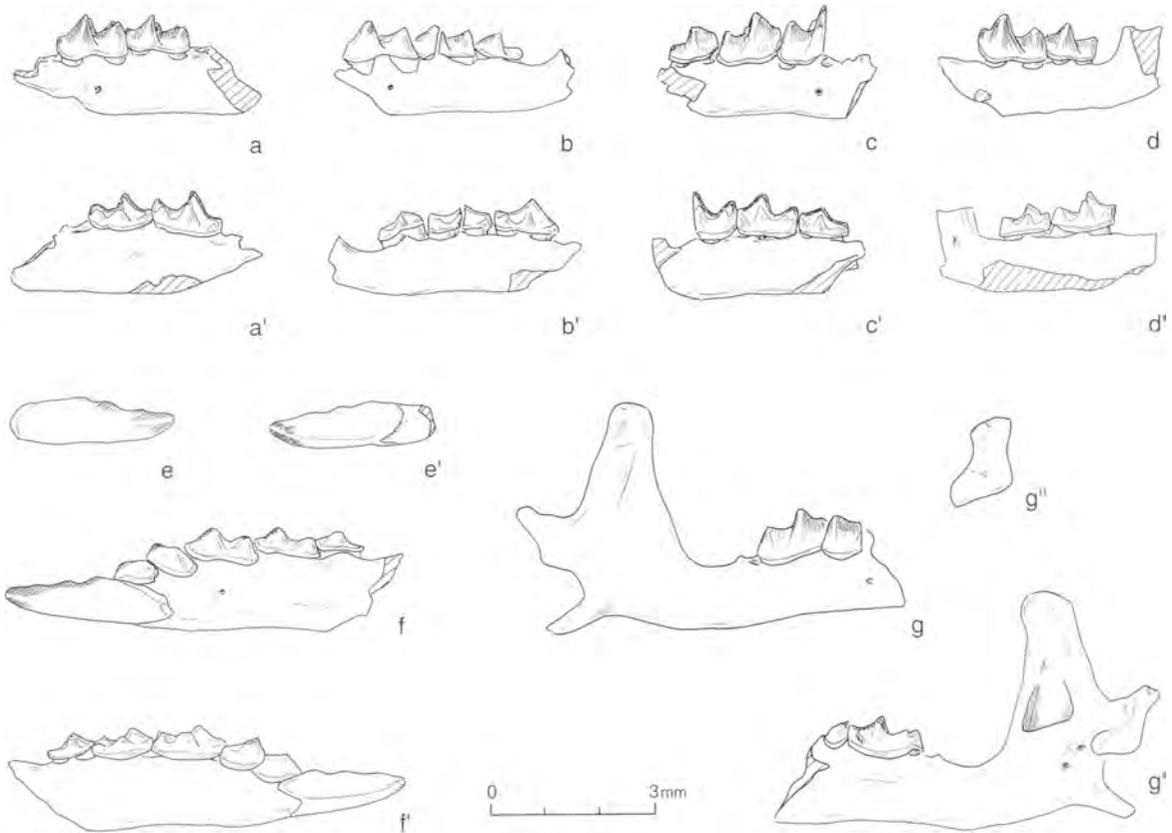


Abb. 9 *Sorex runtonensis* Hinton, 1911, Untermaßfeld. – a, a' Mandibula-Fragment sin. mit M₁-M₂ IQW 1983/19534 (Mei. 19054). – b, b' Mandibula-Fragment sin. mit M₁-M₃ IQW 1983/19535 (Mei. 19055). – c, c' Mandibula-Fragment dex. mit M₁-Fragment-M₃ IQW 1983/18717 (Mei. 18237). – d, d' Mandibula-Fragment sin. mit M₂-M₃ IQW 1983/18723 (Mei. 18243). – e, e' I_{inf}-Fragment dex. IQW 1983/19537 (Mei. 19057). – f, f' Mandibula-Fragment sin. mit I_{inf}-M₃ IQW 1984/19821 (Mei. 19341). – g, g', g'' Mandibula-Fragment dex. mit M₁-Fragment, M₂ IQW 1984/19822 (Mei. 19342). – a-g Von buccal; a'-g' von lingual; g'' Processus articularis von caudal.

M₁-M₂ IQW 1983/19534 (Mei. 19054), 1 Mandibula-Fragment dex. mit M₁-Fragment-M₃ IQW 1983/18717 (Mei. 18237), 1 Mandibula-Fragment sin. mit M₂-M₃ IQW 1983/18723 (Mei. 18243).

Beschreibung:

An den wenig angekauhten Zahnsitzen ist eine kräftig rote Pigmentierung erkennbar. Die untere Zahnreihe besteht aus dem Incisivus, zwei einspitzigen Antemolaren und drei Molaren mit je fünf Höckern. Auf der Schneidekante des I_{inf} befinden sich hinter der Spitze drei weitere Zacken. Der M₁ weist einen deutlichen Grat zwischen Entoconid und Metaconid auf. Das M₃-Talonid ist verkleinert. Der Processus articularis zeigt die für *Sorex* typische Form zweier deutlich getrennter Gelenkfacetten, dazwischen eine lingual hantelförmig eingebuchtete Knochenbrücke. Ein Foramen mentale befindet sich jeweils unterhalb des Vorderrandes des M₁-Hypoconids bzw. des Hinterrandes des M₁-Protoconids.

Taxonomische Zuordnung:

Aufgrund des gemeinsamen Auftretens der in der Beschreibung genannten Merkmale (rot pigmentierte Zahnsitzen, Zahnformel, Form der I_{inf}-Schneidekante, Vorhandensein eines Entoconidgrates, reduziertes M₃-Talonid, Form des Processus articularis) gehören die vorliegenden Funde zur Gattung *Sorex* (vgl. Rzebik-Kowalska 1991, 324).

Biostratigraphisches Alter	taxonomische Zuordnung (nach zitiertem Autor)	Herkunft	Höhe des Processus coronoideus				Länge M ₁ -M ₃ coronar			
			n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}
rezent	<i>Sorex coronatus</i>	Schweiz ¹³	20	4,41	4,66	4,99	20	3,57	3,85	4,05
rezent	<i>Sorex samniticus</i>	Italien ¹³	13	4,20	4,49	4,63	13	3,74	3,68	4,11
rezent	<i>Sorex caecutiens</i>	Finnland ¹⁴	25	3,50	3,65	3,80				
rezent	<i>Sorex isodon</i>	Finnland ¹⁴	19	4,50	4,77	5,00				
rezent	<i>Sorex araneus</i>	Mitteleuropa ¹¹	593	4,20	4,63	5,05	1205	3,50	3,79	4,10
Toringium	<i>Sorex kennardi</i> ^T	Ponders End ⁶	1		3,85		1		3,45	
Toringium	<i>Sorex cf. helleri</i>	Hundsheim ⁶	9	3,90	4,08	4,20	9	3,40	3,58	3,80
Toringium	<i>Sorex kennardi hundsheimensis</i> ^T	Hundsheim ⁶	11	4,30	4,42	4,50	16	3,40	3,77	4,00
Toringium	<i>Sorex subaraneus</i>	Tarkó/Schicht 1-15 ⁵	21	3,70	4,06	4,60	21	3,20	3,63	4,10
Biharium	<i>Sorex runtonensis</i> ^T	West Runton ⁵	21	3,40	3,96	4,20	22	3,30	3,55	3,80
Biharium	<i>Sorex runtonensis</i>	Villány 8 ⁵	24	3,70	3,90	4,10	24	3,30	3,48	3,70
Biharium	<i>Sorex sp.</i>	Mahlis ⁹	1		4,00		1		(3,80) ⁷	
Biharium	<i>Sorex runtonensis</i>	Hohensülzen ⁷					2	4,00	4,05	4,10
Biharium	<i>Sorex cf. runtonensis</i>	Sackdillingen ¹		3,87		4,02		3,60		3,70
Biharium	<i>Sorex aff. runtonensis</i>	Kövesvárad ³	3	3,92		3,97	2	3,45	3,51	3,57
Biharium	<i>Sorex runtonensis</i>	Podumci 1 ¹²	6	3,82	3,87	4,05	8	3,31	3,52	3,60
Biharium	<i>Sorex runtonensis</i>	Untermaßfeld ¹⁵	1		4,00		3	3,23	3,38	3,45
Biharium	<i>Sorex runtonensis</i>	Les Valerots ¹⁰	1		3,90		1		3,60	
Biharium	<i>Sorex runtonensis</i>	Holštejn ⁴						3,50		3,60
Biharium	<i>Sorex runtonensis</i>	Monte Peglia ⁸	18	3,59	3,76	4,07	1		3,52	
Villányium	<i>Sorex aff. runtonensis</i>	Schernfeld ²	42	3,30		3,70	1		3,25	

Tab. 9 Mandibula-Maße rezenter und fossiler Serien verschiedener mittelgroßer Arten der Gattung *Sorex* (in mm; Meßpunkte s. Abb. 8). Werte nach: ¹ Brunner 1934, 309; ² Dehm 1962, 25; ³ Jánossy 1963, 114-115; ⁴ Musil 1966, 138; ⁵ Jánossy 1969b, 623-625; ⁶ Rabeder 1972, 405, 410; ⁷ Malec in Storch et al. 1973, 330; ⁸ van der Meulen 1973, 18-19; ⁹ Heinrich in Fuhrmann et al. 1977, 733; ¹⁰ Jeannot in Giacobini et al. 1980, 65; ¹¹ Heinrich 1983a, 686-687; ¹² Malec u. Rabeder 1984, 442; ¹³ Hausser 1990, 283, 291; ¹⁴ Sulikava 1990, 216, 227; ¹⁵ eigenen Messungen. ()⁷ M₁-M₃ Länge alveolar; ^T Typusexemplar bzw. Exemplar aus der Typuslokalität.

Die morphologischen Unterschiede zwischen den meisten *Sorex*-Arten sind relativ gering. Lediglich gegen *Sorex alpinus* Schinz, 1837, und *Sorex praealpinus* Heller, 1930, sind unsere Funde bereits aufgrund nicht-metrischer Merkmale abgrenzbar. Im Gegensatz zu unserem Material ist bei diesen Arten der P₄ zweispitzig und das Foramen mentale liegt unterhalb des M₁-Vorderrandes bzw. des P₄-Hinterrandes. Weiterhin unterscheidet sich hier die Form des Processus articularis von der unserer Funde (vgl. Heller 1958, 15; Koenigswald 1972, 200).

Für die artliche Unterscheidung zwischen den übrigen Vertretern der Gattung *Sorex* werden vor allem die Zahnreihenlänge und die Höhe des Processus coronoideus herangezogen. Diese Maße liegen bei unserem Material über den Werten von *Sorex minutus* Linnaeus, 1766, und unter denen von *Sorex araneus* Linnaeus, 1758. Somit entfallen auch die noch kleinere Art *Sorex minutissimus* Zimmermann, 1780, ebenso der einen niedrigeren Processus coronoideus aufweisende *Sorex caecutiens* Laxmann, 1788, und wahrscheinlich auch *Sorex kennardi* Hinton, 1911, von dem allerdings nur die Maße des Typusexemplars verglichen wurden. Mehr oder weniger deutlich größer als unsere Funde sind die heute in Europa auftretenden *Sorex isodon*, Turov, 1924, und *Sorex samniticus* Altobello, 1926, sowie die fossilen Taxa *Sorex kennardi hundsheimensis* Rabeder, 1972, und *Sorex subaraneus* Heller, 1958 (Tab. 9). *Sorex coronatus* Millet, 1828, weicht von unseren Funden ebenfalls durch größere Maße, eine im Verhältnis zur Höhe des Processus articularis kleinere untere Gelenkfacette, einen höheren und nach vorn geneigten Processus coronoideus sowie den abgerundeten Unterrand der Fossa temporalis ab (vgl. Hausser 1990, 280).

Die Maße der vorliegenden Funde aus Untermaßfeld fügen sich am besten in die Variationsbreite der Werte von *Sorex runtonensis* Hinton, 1911, ein. Wahrscheinlich besteht ein stammesgeschichtlicher Zusammenhang zwischen der zuvor genannten Art, *Sorex subaraneus* Heller, 1958, und *Sorex araneus* Lin-

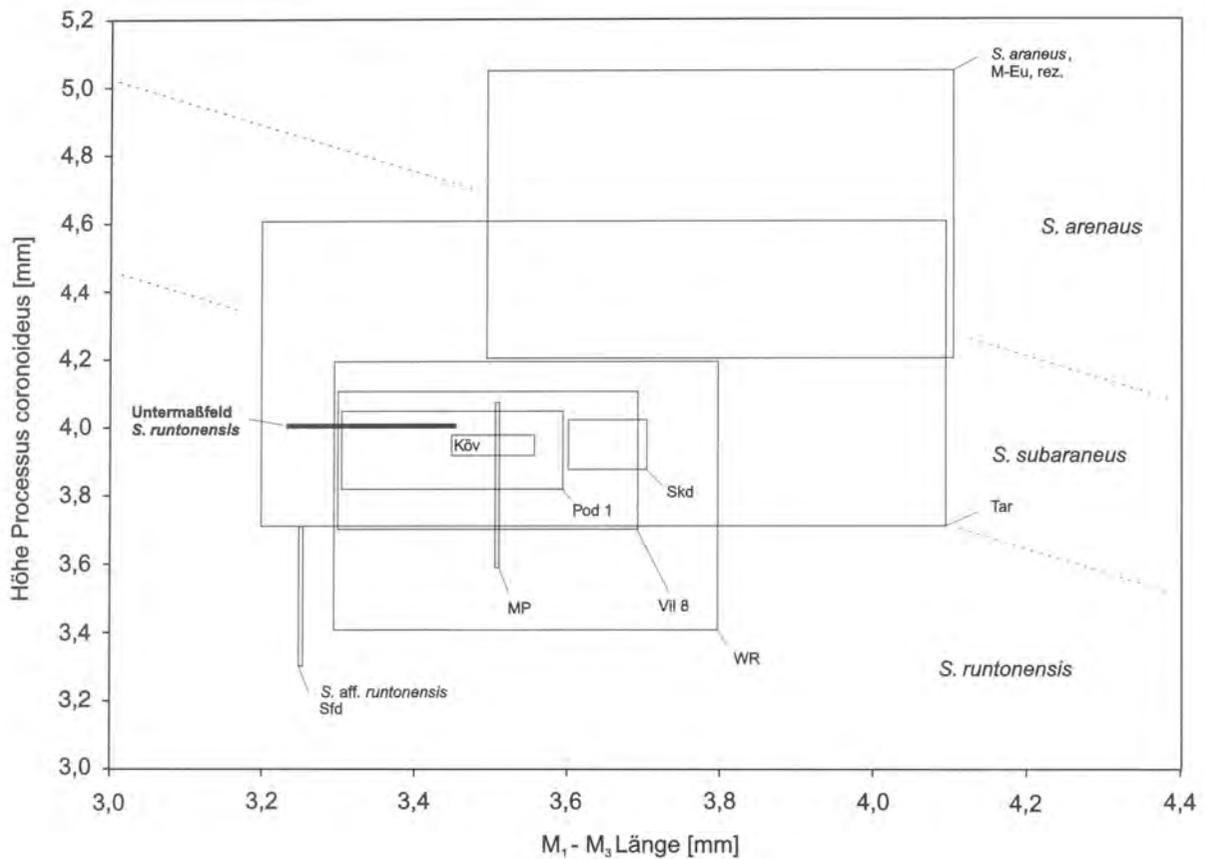


Abb. 10 Mandibula-Maße fossiler und rezenter Serien verschiedener *Sorex*-Arten (in mm; Meßpunkte s. Abb. 8; Maße Tab. 9). – Abkürzungen: Köv: Kövesvárad; MP: Monte Peglia; Pod 1: Podumei 1; Sfd: Schernfeld; Skd: Sackdillingen; Tar: Tarkő/Schichten 1-15; Vil 8: Villány 8; WR: West Runton.

naeus, 1758. Dabei kommt es, ausgehend von villányischen und biharischen Vertretern von *Sorex runtonensis* über den toringischen *Sorex subaraneus* bis zu *Sorex araneus* zur allmählichen Vergrößerung der Höhe des Processus coronoideus sowie der M_1 - M_3 -Länge (u. a. Jánossy 1962a, 159, 160, 1969b, 577-579; Rabeder 1972, 461). Trotz dieses erkennbaren generellen Trends ist es anhand der hier vorliegenden Werte biharischer Funde von *Sorex runtonensis* bisher nicht möglich, deren relative stratigraphische Reihenfolge innerhalb dieses Zeitabschnittes eindeutig zu bestimmen (Abb. 10). Für die Untermaßfelder Stücke kann lediglich auf ein höheres Evolutionsniveau und damit geringeres Alter im Vergleich zum Material aus Schernfeld sowie auf ein höheres Alter im Vergleich zu den Funden aus Tarkő geschlossen werden.

- Untergattung *Drepanosorex* Kretzoi, 1941
Sorex (Drepanosorex) ex gr. margaritodon Kormos, 1930 – *savini* Hinton, 1911 (Übergangsform)
(Tab. 10, 11; Abb. 8, 11, 12)

Material:

1 I^{sup} dex. IQW 1983/18709 (Mei. 18229), 1 P⁺ dex. IQW 1983/18719 (Mei. 18239), 1 M² sin. IQW 1985/20959 (Mei. 20478), 1 Mandibula-Fragment dex. mit M_1 - M_3 -Fragment IQW 1983/18721 (Mei. 18241), 1 Mandibula-Fragment sin. mit M_1 - M_2 IQW 1983/18714 (Mei. 18234), 1 Mandibula-Fragment

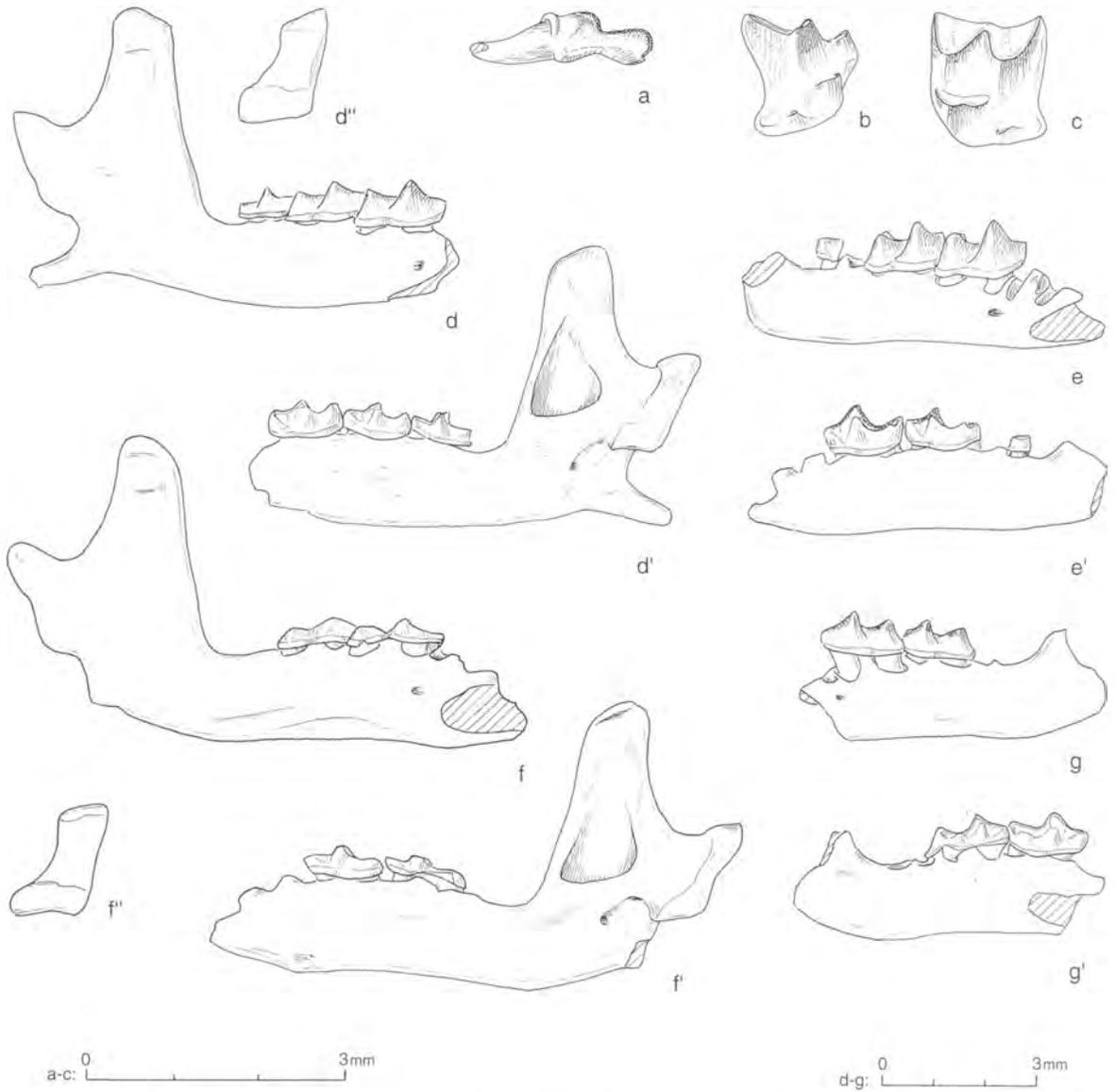


Abb. 11 *Sorex (Drepanosorex) ex gr. margaritodon* Kormos, 1930 - *savini* Hinton, 1911 (Übergangsform), Untermaßfeld. – a I^{sup} dex. IQW 1983/18709 (Mei. 18229). – b P^4 dex. IQW 1983/18719 (Mei. 18239). – c M^2 sin. IQW 1985/20959 (Mei. 20478). – d, d', d'' Mandibula-Fragment dex. mit M_1 - M_3 IQW 1984/19820 (Mei. 19340). – e, e' Mandibula-Fragment dex. mit M_1 - M_3 -Fragm. IQW 1983/18721 (Mei. 18241). – f, f', f'' Mandibula-Fragment dex. mit M_1 - M_2 IQW 1984/19819 (Mei. 19339). – g, g' Mandibula-Fragment sin. mit M_1 - M_2 IQW 1983/18714 (Mei. 18234). – a Von vestibulär; b, c von occlusal; d-g von buccal; d'-g' von lingual; d'', f'' Processus articularis von caudal.

dex. mit M_1 - M_3 IQW 1984/19820 (Mei. 19340), 1 Mandibula-Fragment dex. mit M_1 - M_2 IQW 1984/19819 (Mei. 19339).

Beschreibung:

Die Dimensionen der Zahn- und Mandibelreste sind größer als bei *Sorex araneus*. An den wenig angekauhten Zahnsitzen ist eine hellorange Pigmentierung zu erkennen. Der Apex des I^{sup} läßt Fissidentie erkennen. Am P^4 befindet sich im Grundriß distal eine deutliche Einkerbung, Cingulumhöcker fehlen.

Element	Merkmal	n	x _{min}	x	x _{max}
I ^{sup}	Länge	1		1,73	
	Länge Talon	1		0,95	
	Höhe	1		0,95	
P ⁴	Länge buccal	1		1,59	
	Länge lingual	1		1,04	
	Breite distal	1		1,45	
	distale Einbuchtung	1		0,91	
M ²	Länge buccal	1		1,26	
	Länge lingual	1		1,40	
	Breite mesial	1		1,61	
	Breite distal	1		1,54	
	distale Einbuchtung	1		1,15	
M ₁	Länge	4	1,64	1,72	1,77
	Breite Trigonid	4	0,86	0,96	1,04
	Breite Talonid	4	0,91	1,03	1,14
M ₂	Länge	3	1,45	1,50	1,59
	Breite Trigonid	3	0,86	0,97	1,04
	Breite Talonid	3	0,86	0,95	1,04
M ₃	Länge	1		1,14	
	Breite Trigonid	1		0,82	
	Breite Talonid	1		0,59	
Mandibula	M ₁ -M ₃ Länge coronar	2	4,09	4,13	4,18
	M ₁ -M ₃ Länge alveolar	4	3,68	3,73	3,77
	Höhe des Ramus horizontalis unter M ₁	4	1,50	1,56	1,64
	Höhe des Processus coronoideus	2		5,25	
	Höhe des Processus articularis	2	2,23	2,30	2,36
	Breite der oberen Gelenkfacette	2	0,95	1,02	1,09
	Breite der unteren Gelenkfacette	2	1,45	1,48	1,50

Tab. 10 *Sorex (Drepanosorex) ex gr. margaritodon* Kormos, 1930 – *savini* Hinton, 1911 (Übergangsform), Untermaßfeld. Mandibula- und Zahnmaße (in mm; Meßpunkte s. Abb. 8).

Der M² besitzt ein jeweils etwa gleich großes Meta- und Parastyl, sein Hinterrand ist weniger tief eingekerbt als bei *Sorex araneus*. In der Ausbildung des Entoconidrates am M₁ und M₂ besteht weder in der Höhe noch in der Breite ein Unterschied zu den Verhältnissen bei *Sorex araneus*. Der Processus articularis ist relativ schlank, die Gelenkfacetten zeigen das für *Sorex* typische Größenverhältnis. Das Foramen mentale liegt unterhalb des Protoconids des M₁.

Taxonomische Zuordnung:

Das Vorliegen eines fissidenten I^{sup}, hellorange pigmentierter Zahnschmelzspitzen, die Form des Processus articularis sowie die Dimensionen der Zahn- und Mandibelreste verweisen auf einen Vertreter der Untergattung *Drepanosorex* (Kretzoi 1965b, 119; Reumer 1984, 44; Rzebik-Kowalska 1991, 379). Nach Reumer (1985, 53-58) repräsentieren folgende vier *Drepanosorex*-Arten eine gemeinsame Entwicklungslinie, die durch eine sukzessive Größenzunahme gekennzeichnet ist: Vom villányischen *Sorex praeareaneus* Kormos, 1934, über die biharischen Arten *Sorex margaritodon* Kormos, 1930, und *Sorex savini* Hinton, 1911, bis zum toringischen *Sorex austriacus* (Kormos 1937) nehmen bei diesen Arten die M₁-M₃-Länge, die Processus coronoideus-Höhe (vgl. Tab. 11) sowie die Länge des Condylus zu (Rabeder 1972, 461-462; Reumer 1984, 44; Rzebik-Kowalska 1991, 382). Bei *Sorex pachyodon* Pasa, 1947, handelt es sich wahrscheinlich um ein Synonym des *Sorex praeareaneus* (Reumer 1985, 55).

Biostratigraphisches Alter	taxonomische Zuordnung (nach zitiertem Autor)	Herkunft	Höhe des Processus coronoideus				Länge M ₁ -M ₃ coronar			
			n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}
Toringium	<i>Drepanosorex austriacus</i> ^T	Hundsheim ⁸	14	5,70	5,95	6,40	16	4,20	4,42	4,60
Toringium	<i>Sorex savini</i>	Sudmer-Berg 2 ⁷	1		ca. 5,80		1		ca. 4,40	
Toringium	<i>Sorex savini</i>	Mosbach ⁴	1		5,65		1		4,40	
Toringium	<i>Sorex savini</i>	Westbury-sub-Mendip ¹¹	4	5,40	5,47	5,70	4	4,10	4,22	4,30
Toringium	<i>Sorex savini</i>	Tarkő/Schichten 1-15 ⁵					3	5,60	5,70	5,80
Biharium	<i>Sorex savini</i>	Voigtstedt ¹³	1		5,57		2	(4,00)	4,07	(4,14) ^T
Biharium	<i>Sorex savini</i>	Husarenhof 4 ⁹	2	5,20	5,45	5,65	1		4,10	
Biharium	<i>Sorex savini</i>	Přezletice ¹³	8	5,20	5,34	5,60	1		4,10	
Biharium	<i>Sorex savini</i> ^T	West Runton ⁵	24	5,30		5,90	1		4,07	
Biharium	<i>Drepanosorex savini</i>	Hohensülzen ¹⁰	2		5,40					
Biharium	<i>Sorex cf. savini</i>	Sackdillingen ¹	2	5,30	5,35	5,40	3	3,90	3,93	4,00
Biharium	<i>Sorex margaritodon-savini</i>	Untermaßfeld ¹³	2		5,25		2	4,09	4,13	4,18
Biharium	<i>Sorex cf. margaritodon</i>	Holštejn ³	1				1		4,10	
Biharium	<i>Sorex margaritodon</i> ^T	Betfia 2 ¹³	3	4,95	5,21	5,54	3	3,48	3,74	3,90
Biharium	<i>Sorex margaritodon</i>	Osztramos 8 ⁶	6	4,80		5,10	1		4,00	
Biharium	<i>Sorex pachyodon</i> ^T	Soave/Cava Sud ²		4,30		4,60		3,60		3,90
Villányium	<i>Sorex praeareanus</i>	Tegelen ¹²	10	4,13	4,36	4,53	2	3,51	3,67	3,82

Tab. 11 Mandibula-Maße von Serien verschiedener Arten der Untergattung *Sorex* (*Drepanosorex*) (in mm; Meßpunkte s. Abb. 8). – Werte nach: ¹ Brunner 1934, 310; ² Pasa 1947, 9; ³ Musil 1966, 138; ⁴ Bahlo u. Malec 1969, 68; ⁵ Jánossy 1969b, 600; ⁶ Jánossy 1972, 167; ⁷ Koenigswald 1972, 200; ⁸ Rabeder 1972, 400; ⁹ Koenigswald 1973, 25; ¹⁰ Malec in Storch et al. 1973, 331; ¹¹ Bishop 1982, 32; ¹² Reumer 1984, 147-148; ¹³ eigenen Messungen. – () M₁-M₃ Länge alveolar; ^T Typusexemplar bzw. Exemplar aus der Typuslokalität.

Rzebik-Kowalska (1991, 392) hält auch *Sorex margaritodon* für ein Synonym von *Sorex savini*, denn beim Vergleich von Funden beider Arten aus verschiedenen europäischen Fundstellen fand sie keine für eine artliche Trennung ausreichende morphologische Unterschiede, andererseits aber weitgehende Überlappungen in den Maßen. Diese Ähnlichkeit mag zwar für Funde einander relativ nahestehender stratigraphischer Positionen zutreffen, die Werte von *Sorex margaritodon* aus der Typuslokalität Betfia 2 unterscheiden sich jedoch recht deutlich von den Maßen des *Sorex savini* aus dessen Typusfundstelle West Runton (s. Tab. 11; Abb. 12).

Die Funde von Untermaßfeld sind entsprechend ihrer Coronoidhöhe zu *Sorex margaritodon*, nach der M₁-M₃-Länge eher zu *Sorex savini* zu stellen. Zur Unterscheidung zwischen *Sorex margaritodon* und *Sorex savini* verweist Heller (1958, 19-20) zwar darauf, daß bei der zuletzt genannten Art die Mandibula robuster und das Spiculum coronoideum deutlicher ausgebildet sind, doch derartige relative Kennzeichnungen sind an anderen Fundstücken stets schwer wiederzuerkennen. Auch sollten fließende Veränderungen morphologischer Merkmale bei Vertretern einer gemeinsamen Stammeslinie von vornherein zu erwarten sein. Um die intermediären Abmessungen der Untermaßfelder Funde zu dokumentieren, werden diese als *Sorex (Drepanosorex) ex gr. margaritodon - savini* (Übergangsform) bezeichnet.

Im Unterschied zu den zuvor beschriebenen Verhältnissen bei *Sorex runtonensis* widerspiegeln die Mandibula-Maße bei *Drepanosorex* in den meisten Fällen die stratigraphische Reihenfolge der Funde etwas deutlicher (s. Abb. 12). So kann für die Fundstelle Untermaßfeld auf ein im Vergleich zu West Runton höheres und im Vergleich zu Tegelen, Soave/Cava Sud, Betfia 2 und Osztramos 8 geringeres Alter geschlossen werden.

- Tribus Beremendiini Reumer, 1984
- Gattung *Beremendia* Kormos, 1934
- Beremendia cf. fissidens* (Petényi, 1864)
- (Tab. 12, 13; Abb. 8, 13, 14)

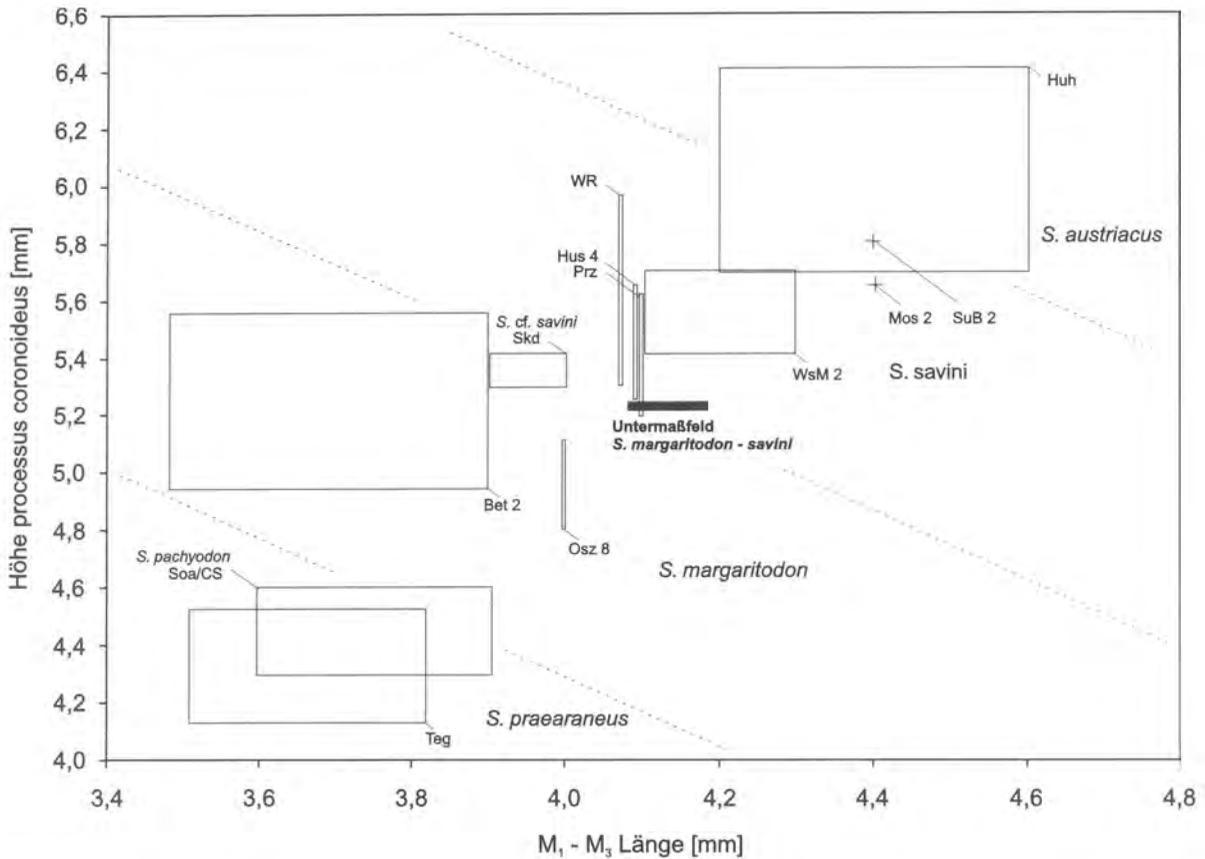


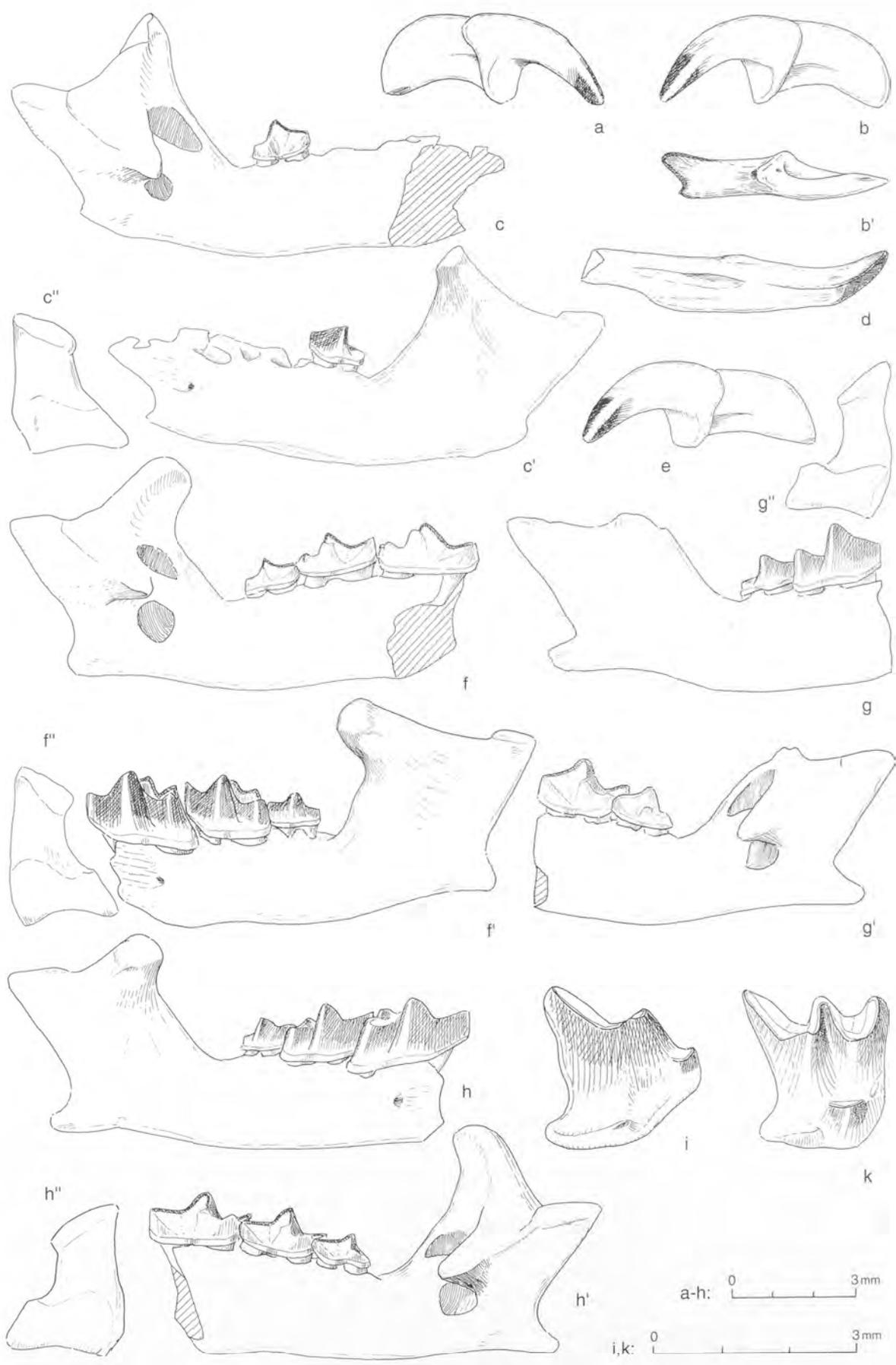
Abb. 12 Mandibula-Maße fossiler Serien verschiedener *Sorex* (*Drepanosorex*)-Arten (in mm; Meßpunkte s. Abb. 8; Maße Tab. 11). – Abkürzungen: Bet 2: Berfia 2; Huh: Hundsheim; Hus 4: Husarenhof 4; Mos 2: Mosbach 2; Osz 8: Osztramos 8; Prz: Přezletice; Skd: Sackdillingen; Soa/CS: Soave/Cava Sud; SuB 2: Sudmer Berg 2; Teg: Tegelen; WR: West Runton; WsM 2: Westbury-sub-Mendip 2.

Material:

2 I^{sup} sin. IQW 1984/19818 (Mei. 19338), IQW 1983/18711 (Mei. 18231), 1 I^{sup} dex. IQW 1983/18708 (Mei. 18228), 1 P⁴ dex. IQW 1983/18720 (Mei. 18240), 1 M¹ dex. IQW 1983/18712 (Mei. 18232), 1 I_{inf} sin. IQW 1984/19817 (Mei. 19337), 1 Mandibula-Fragment sin. mit M₃ IQW 1984/19814 (Mei. 19334), 1 Mandibula-Fragment sin. mit M₁-M₃ IQW 1984/19816 (Mei. 19336), 1 Mandibula-Fragment dex. mit M₂-M₃ IQW 1984/19815 (Mei. 19335), 1 Mandibula-Fragment dex. mit M₁-M₃ IQW 1984/19813 (Mei. 19333).

Beschreibung:

Die Zahnschmelzen sind dunkel-rotbraun pigmentiert, die Mandibula- und Zahnmaße merklich größer als bei allen *Sorex*- und *Neomys*-Arten. Am Apex des I^{sup} ist eine deutliche Fissidentie erkennbar. Der P⁴ besitzt einen wenig entwickelten Hypoconus, die Cingulumhöcker sind schwach angedeutet. Am M¹ ragt das Metastyl weiter vor als das Parastyl. Die Hinterränder der P⁴ und M¹ sind deutlich eingekerbt. Die Schneidekante des I_{inf} ist glatt, seine Spitze relativ steil aufwärts gerichtet. Die unteren Molaren verfügen über jeweils fünf Höcker, die Tuberkel des M₃-Talonids sind z.T. undeutlich ausgeprägt. Am M₁ und M₂ ist jeweils ein Entoconidgrat vorhanden. Der Processus articularis ist lingual mäßig eingeschnürt, seine Gelenkfacetten sind sehr robust ausgebildet. Das Foramen mentale liegt unterhalb des Para- bzw. Hypoconids des M₁.



Element	Merkmal	n	x _{min}	x	x _{max}
I ^{sup}	Länge	3	3,36	3,41	3,50
	Länge Talon	3	1,19	1,24	1,26
	Höhe	3	2,17	2,24	2,38
P ^a	Länge buccal	1		2,59	
	Länge lingual	1		1,75	
	Breite	1		2,45	
	distale Einbuchtung	1		1,47	
M ^l	Länge buccal	1		2,24	
	Länge lingual	1		1,96	
	Breite mesial	1		2,45	
	Breite distal	1		2,45	
	distale Einbuchtung	1		1,68	
I _{inf}	Länge buccal	1		6,16	
	Länge lingual	1		4,27	
	linguale Einbuchtung	1		2,80	
M ₁	Länge	2		2,80	
	Breite Trigonid	2	1,40	1,44	1,47
	Breite Talonid	2		1,40	
M ₂	Länge	3	2,03	2,10	2,17
	Breite Trigonid	3	1,26	1,28	1,33
	Breite Talonid	3	1,26	1,28	1,33
M ₃	Länge	4	1,40	1,42	1,47
	Breite Trigonid	4	0,77	0,84	0,91
	Breite Talonid	4	0,63	0,68	0,77
Mandibula	M ₁ -M ₃ Länge coronar	2	5,60	5,64	5,67
	M ₁ -M ₃ Länge alveolar	2	5,18	5,25	5,32
	Höhe des Ramus horizontalis unter M ₁	1		2,45	
	Höhe des Processus coronoideus	2		5,81	
	Höhe des Processus articularis	4	3,64	2,78	3,92
	Breite der oberen Gelenkfacette	4	1,54	1,66	1,75
	Breite der unteren Gelenkfacette	4	2,31	2,40	2,52

Tab. 12 *Beremendia cf. fissidens* (Petényi, 1864), Untermaßfeld. Mandibula- und Zahnmaße (in mm; Meßpunkte s. Abb. 8).

Taxonomische Zuordnung:

Soriciden-Funde dieser Größe und Robustheit mit dunkel-rotbraun gefärbten Zahnschmelzen ermöglichen kaum eine andere Zuordnung als zu *Beremendia fissidens* (Petényi, 1864). *Petenya hungarica* Kormos, 1934, und *Beremendia minor* Rzebik-Kowalska, 1976, besitzen zwar ebenfalls eine auffallend dunkle Pigmentierung, sind jedoch in ihren Abmessungen wesentlich kleiner (Tab. 13). Wegen ihrer kürzeren Molaren und eines anders proportionierten Processus articularis unterscheidet sich auch die relativ großwüchsige Form *Macroneomys brachygnathus* Fejfar, 1966, von unseren Funden (Tab. 13 sowie Fejfar 1966, 685-691; Maul u. Rzebik-Kowalska 1998).

←

Abb. 13 *Beremendia cf. fissidens* (Petényi, 1864), Untermaßfeld. – a I^{sup} dex. IQW 1983/18708 (Mei. 18228). – b, b' I^{sup} sin. IQW 1983/18711 (Mei. 18231). – c, c', c'' Mandibula-Fragment sin. mit M₃ IQW 1984/19814 (Mei. 19334). – d I_{inf} sin. IQW 1984/19817 (Mei. 19337). – e I^{sup} sin. IQW 1984/19818 (Mei. 19338). – f, f', f'' Mandibula-Fragment sin. mit M₁-M₃ IQW 1984/19816 (Mei. 19336). – g, g', g'' Mandibula-Fragment dex. mit M₂-M₃ IQW 1984/19815 (Mei. 19335). – h, h', h'' Mandibula-Fragment dex. mit M₁-M₃ IQW 1984/19813 (Mei. 19333). – i P^a dex. IQW 1983/18720 (Mei. 18240); k M^l dex. IQW 1983/18712 (Mei. 18232). – a, b, c', e, f, g, h Von buccal; b' von vestibulär; c, f, g', h' von lingual; d von mesial; c'', f'', g'', h'' Processus articularis von caudal; i, k von occlusal.

Biostratigraphisches Alter	taxonomische Zuordnung (nach zitiertem Autor)	Herkunft	Höhe des Processus coronoideus				Länge M ₁ -M ₃ coronar			
			n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}
Biharium	<i>Macroneomys brachygnathus</i> ^T	Koněprusy C 718 ¹⁰	3	6,50	6,64	6,83	1		5,00	
Biharium	<i>Beremendia</i> cf. <i>ucrainica</i>	Villány 8/11 ¹¹	16	6,07	6,71	7,07	11	5,50	5,82	6,57
Biharium	<i>Beremendia fissidens</i>	Nagyharsányhegy 4 ¹¹	7	5,89	6,37	6,86	2	5,86	6,03	6,21
Biharium	<i>Beremendia fissidens</i>	Hohensülzen ⁴					2	6,40	6,50	6,60
Biharium	<i>Beremendia fissidens</i>	Sackdillingen ¹	2	6,00	6,25	6,50	4	6,00	6,02	6,10
Biharium	<i>Beremendia fissidens</i>	Podumci 1 ⁸	1		6,13		1		6,00	
Biharium	<i>Beremendia fissidens</i>	Villány 7 ⁸					4	6,00	6,19	6,43
Biharium	<i>Beremendia</i> cf. <i>fissidens</i>	Untermaßfeld ¹¹	2		5,81		2	5,60	5,63	5,67
Biharium	<i>Beremendia fissidens</i>	Holštejn ³	1		6,10		1		5,60	
Biharium	<i>Beremendia fissidens</i>	Monte Peglia ⁵	26	6,30	6,79	7,35	3	5,90		6,20
Biharium	<i>Beremendia fissidens</i>	Betfia 2 ^{2 11}	13	6,14	6,57	6,96	2	5,80	5,90	6,00
Biharium	<i>Beremendia fissidens</i>	Kielniki ⁷	2	6,61	6,67	6,73	2	5,89	5,95	5,99
Biharium	<i>Beremendia fissidens</i>	Kamyk ⁷	2	6,74	6,84	6,95	4	6,27	6,35	6,42
Biharium	<i>Beremendia fissidens</i>	Betfia 13 ⁶					1		6,40	
Biharium	<i>Beremendia fissidens</i>	Kadzielnia ⁷					3	6,06	6,30	6,72
Biharium	<i>Beremendia fissidens</i>	Villány 5 ¹¹					10	6,43	6,98	7,50
Villányium	<i>Beremendia fissidens</i>	Osztramos 3/2 ⁹	3	5,96	6,46	6,81	7	5,33	6,11	6,51
Villányium	<i>Petenya hungarica</i>	Villány 3 ⁹	12	4,28	4,50	4,65	11	3,68	3,80	3,91
Villányium	<i>Beremendia minor</i> ^T	Rębielice Królewskie I ⁷	5	4,70	5,05	5,26	3	5,12	5,24	5,37

Tab. 13 Mandibula-Maße fossiler Serien verschiedener Soriciden-Arten (in mm; Meßpunkte s. Abb. 8). – Werte nach: ¹ Heller 1930, 258; ² Kormos 1934, 301; ³ Musil 1966, 138-139; ⁴ Malec in Storch et al. 1973, 332; ⁵ van der Meulen 1973, 22; ⁶ Terzea 1973, 231; ⁷ Rzebik-Kowalska 1976, Tab. III, V, VIII; ⁸ Malez u. Rabeder 1984, 450; ⁹ Reumer 1984, 166-170; ¹⁰ Fejfar 1966, 689; ¹¹ eigenen Messungen. – ^T Typusexemplar bzw. Exemplar aus der Typuslokalität.

Rzebik-Kowalska (1976, 379-381) listete morphologische Details auf, anhand derer *Beremendia fissidens* und die ihr relativ ähnliche Art *Blarinoides mariaae* Sulimski, 1959, unterschieden werden können. In den entsprechenden Merkmalen lassen unsere Funde in sämtlichen Fällen die für *Beremendia fissidens* typische Ausbildung erkennen: ein fissidenter I^{sup}, nur angedeutete Cingulumhöcker am P⁴, distal stärker eingekerbte P⁴ und M¹ sowie die glatte Schneidekante des I_{inf} mit steil aufragender Spitze.

Beremendia-Funde aus den Faunen von Villány 7 und 8 sowie von Nagyharsányhegy 4 bezeichnete Kretzoi (1965a, 623) als *Beremendia* cf. *ucrainica* (Pidopličko, 1956). Diese Art soll höher entwickelt und etwas kleiner als *Beremendia fissidens* sein (Kretzoi 1965a). Allerdings stellte bereits Rzebik-Kowalska (1976, 364) fest, daß sich die für die Typus-Mandibula von *Beremendia ucrainica*, welche aus der ukrainischen Lokalität Čortkov als *Blarina ucrainica* beschrieben wurde (Pidopličko 1956, 49), angegebenen Maße je eines M₁ und M₂ innerhalb der Variationsbreite der entsprechenden Zähne von *Beremendia fissidens* bewegen. Gleiches gilt auch für die Coronoidhöhe und die M₁-M₃-Länge jener Reste aus Fundstellen des Villányer Gebirges, die Kretzoi zu *Beremendia* cf. *ucrainica* gestellt hatte (Tab. 13).

Die Abmessungen der einzelnen Zähne und der Länge der Molarenreihe der Untermaßfelder Funde liegen innerhalb der bisher dokumentierten Extremwerte von *Beremendia fissidens*. Hingegen reichen die Maße für die Höhe des Processus coronoideus nicht an die bisher bekannte untere Variationsgrenze dieser Art heran. Obwohl die Differenzen nur gering sind, ist dies bemerkenswert, da relativ umfangreiche Vergleichsserien von *Beremendia fissidens* aus zahlreichen Fundstellen Europas vorliegen (Tab. 13; weiter Daten u.a. in Rzebik-Kowalska 1976, Tab. III; Reumer 1984, 167-170). Um derartige metrische Abweichung zum Ausdruck zu bringen, werden unsere Funde als *Beremendia* cf. *fissidens* bestimmt.

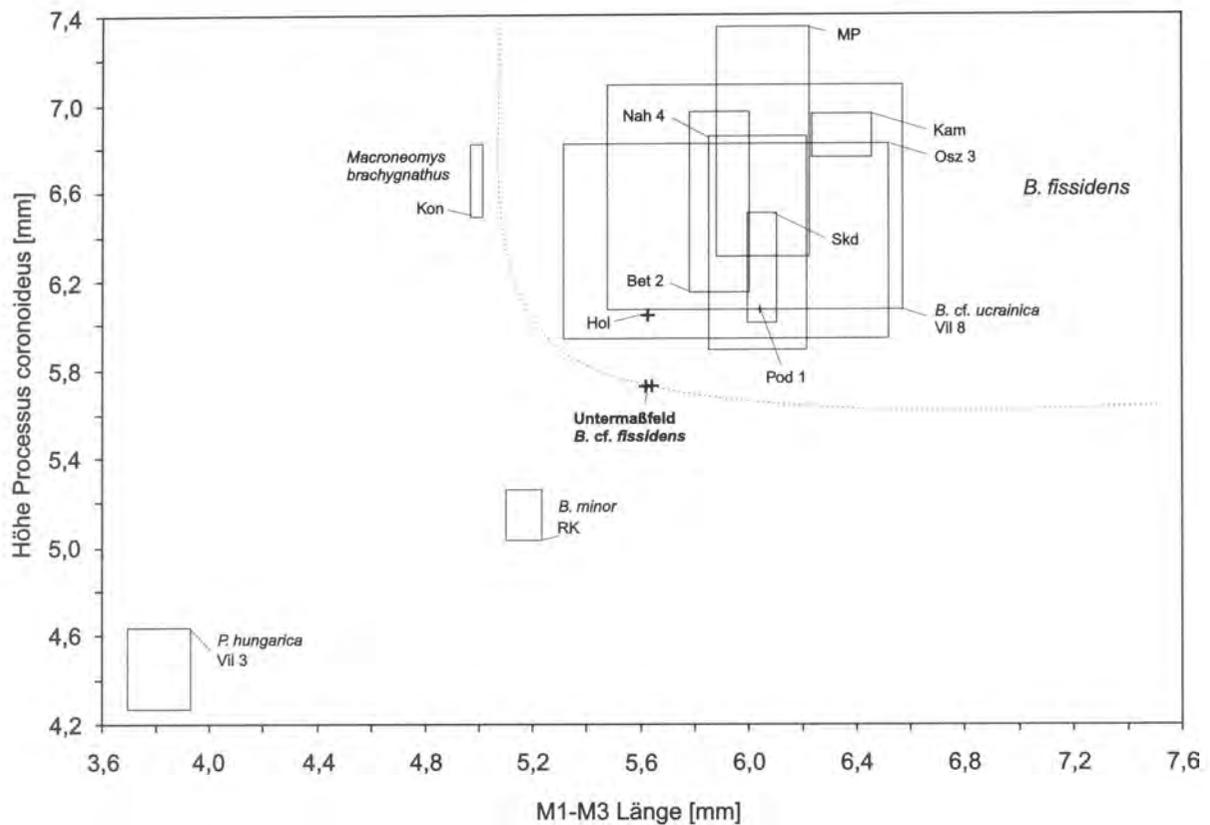


Abb. 14 Mandibula-Maße fossiler Serien verschiedener Soriciden-Arten (in mm; Meßpunkte s. Abb. 8; Maße Tab. 13). – Abkürzungen: Bet 2: Betfia 2; Hol: Holštejn; Kam: Kamyk; Kon: Koněprusy C 718; MP: Monte Peglia; Nah 4: Nagyharsányhegy 4; Osz 3: Osztramos 3; Pod 1: Podumci 1; RK: Rebielice Królewskie I; Skd: Sackdillingen; Vil 3, Vil 8: Villány 3 bzw. 8.

– Ordnung Lagomorpha Brandt, 1855
 Familie Leporidae Fischer von Waldheim, 1817
Lepus Linnaeus, 1758
 cf. *Lepus* sp.
 (Tab. 14, 15; Abb. 15-17)

Material:

1 P² dex. IQW 1984/20178 (Mei. 19698), 2 Humerus-Fragmente (distale Epiphysen) dex. IQW 1991/23716 (Mei. 23245), IQW 1991/23717 (Mei. 23246).

Beschreibung:

Der P² ist stark hypsodont, wurzellos und besitzt Synklinalzement. Seine Hauptfalte durchschneidet ca. 50% der Kauflächenlänge. Die linguale und die buccale Nebenfalte sind wesentlich flacher angelegt. Die linguale Nebenfalte besitzt einen leicht geknickten Schenkel und ist tiefer als die buccale Nebenfalte. An allen untersuchten Schmelzbandabschnitten befindet sich ausschließlich Radialschmelz (Abb. 17). Die erhaltenen distalen Epiphysen der beiden Humeri sind kräftig gebaut. Bei einem Exemplar ist das Foramen supratrochleare überliefert. Die Crista trochlearis medialis tritt deutlich hervor.

Taxonomische Zuordnung:

Die Funde können aufgrund ihrer Größe und Morphologie nur Leporiden zugeordnet werden. Längen-

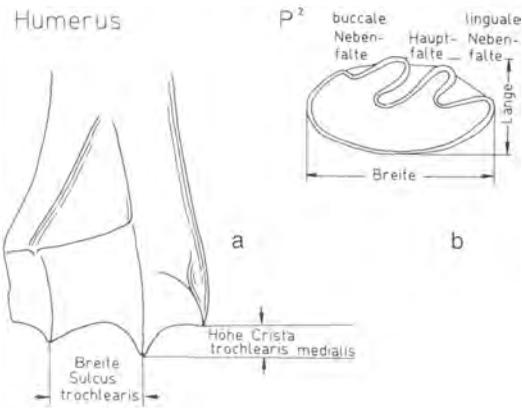


Abb. 15 Leporidae, Lage der Meßpunkte. – a Humerus dex., distale Epiphyse. – b P² dex. – a Von ventral; b von occlusal.

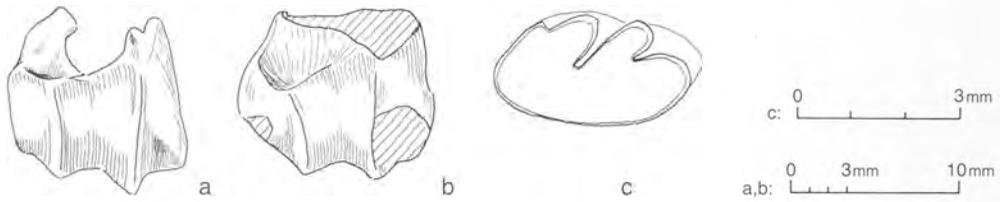


Abb. 16 cf. *Lepus* sp., Untermaßfeld. – a Humerus-Fragment distal dex. IQW 1991/23716 (Mei. 23245). – b Humerus-Fragment distal dex. IQW 1991/23717 (Mei. 23246). – c P² dex. IQW 1984/20178 (Mei. 19698). – a, b Von ventral; c von occlusal.

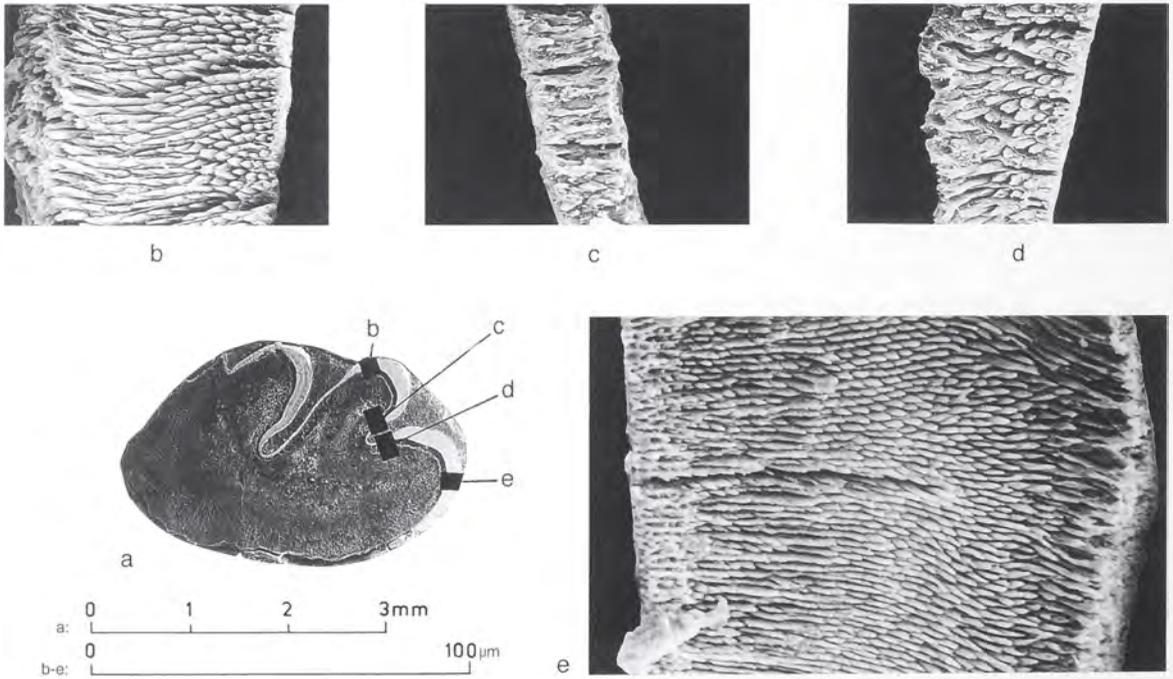


Abb. 17 cf. *Lepus* sp., Untermaßfeld, Schmelzmuster am P². – P² IQW 1984/20178 (Mei. 19698). – a Gesamte Occlusalfläche; b-e die angegebenen einzelnen Schmelzbandabschnitte lassen ausschließlich Radialschmelz erkennen.

Biostratigraphisches Alter	taxonomische Zuordnung (nach zitiertem Autor)	Herkunft	Länge				Breite			
			n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}
rezent	<i>Lepus europaeus</i>	Europa ²	14	1,90	1,91	2,10	14	3,20	3,67	4,10
Biharium	cf. <i>Lepus</i> sp.	Untermaßfeld ²	1		2,00		1		3,60	
Biharium	<i>Hypolagus brachygnathus</i>	Kamyk ¹	90	1,60	1,85	2,20	90	3,20	3,71	4,30
Biharium	<i>Hypolagus brachygnathus</i>	Kadzielnia ¹	36	1,40	1,72	2,40	36	2,80	3,39	3,80
Biharium	<i>Hypolagus brachygnathus</i>	Villány 5 ²	5	1,36	1,59	1,78	5	3,03	3,65	3,80
Ruscium	<i>Hypolagus brachygnathus</i>	Węże ¹	40	1,40	1,82	2,00	40	3,00	3,40	3,70

Tab. 14 P²-Maße rezenter und fossiler Serien verschiedener Leporiden-Arten (in mm; Meßpunkte s. Abb. 15). – Werte nach: ¹ Sych 1965, 28-29; ² eigenen Messungen.

Biostratigraphisches Alter	taxonomische Zuordnung (nach zitiertem Autor)	Herkunft	Breite des Sulcus trochlearis				Höhe der Crista trochlearis			
			n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}
rezent	<i>Lepus europaeus</i>	Europa ¹	1		5,30		1		2,15	
Biharium	cf. <i>Lepus</i> sp.	Untermaßfeld ²	2	4,30	4,55	4,80	2		1,50	
Biharium	<i>Lepus</i> sp.	Deutsch-Altenburg 2C1-E ¹	11	4,50	4,75	5,10	11	1,50	1,70	1,90
Biharium	<i>Lepus</i> sp.	Deutsch-Altenburg 4B,32 ¹	19	4,40	4,68	5,10	19	1,30	1,70	1,90
Biharium	<i>Hypolagus beremendensis</i>	Deutsch-Altenburg 2C,30 ¹	83	3,70	4,29	4,50	76	1,00	1,30	1,50
Biharium	<i>Hypolagus beremendensis</i>	Deutsch-Altenburg 4B ¹	21	4,00	4,27	4,50	21	1,10	1,23	1,40

Tab. 15 Humerus-Maße rezenter und fossiler Serien verschiedener Leporiden-Arten (in mm; Meßpunkte s. Abb. 15). – Werte nach: ¹ Fladerer 1984, 88; ² eigenen Messungen.

und Breitenwerte der P² der hier in Frage kommenden Gattungen *Lepus* oder *Hypolagus* überschneiden sich so weit, daß hiernach keine Unterscheidung möglich ist (Tab. 14). Auch anhand des P²-Schmelzmusters sind *Lepus* und *Hypolagus* nicht zu unterscheiden, da in beiden Fällen ausschließlich Radialschmelz auftritt. In seiner morphologischen Analyse der P₃- und P²-Kauflächenformen plio- und pleistozäner Funde von *Lepus* und *Hypolagus* stellte Fladerer (1987, 132-133; in Fladerer u. Reiner 1996, 156, Fig. 8) fest, daß an den P² villányischer Funde von *Hypolagus* keine, bei biharischen Funden dieser Gattung jedoch eine relativ seichte linguale Nebenfalte auftritt, die aber nie tiefer als die buccale Nebenfalte einschneidet. Im Gegensatz hierzu weisen biharische Funde von *Lepus* immer eine deutliche linguale Nebenfalte auf (Morphotyp VI in Fladerer 1987, 133; Fladerer u. Reiner 1996, 152).

Der Untermaßfelder P² läßt die für *Lepus* typische Ausprägung der Nebenfalte erkennen. Auch die Abmessungen der distalen Humerus-Fragmente liegen zwar z.T. innerhalb des Variationsbereiches der beiden Gattungen *Lepus* und *Hypolagus* aus der Fundstelle Deutsch-Altenburg, tendieren jedoch eher zu den insgesamt etwas größeren Maßen von *Lepus* (Tab. 15). Da für eine eindeutige Abgrenzung letztlich jedoch der P₃ notwendig ist, werden die Untermaßfelder Funde als cf. *Lepus* sp. bestimmt.

- Ordnung Rodentia Bowdich, 1821
- Familie Sciuridae Hemprich, 1820
- Unterfamilie Sciurinae Hemprich, 1820
- Gattung *Sciurus* Linnaeus, 1758
- Sciurus* cf. *whitei* Hinton, 1914
- (Tab. 16-17; Abb. 18-21)

Material:

1 I^{sup} dex. IQW 1991/23723 (Mei. 23252), 1 M^{1/2} sin. IQW 1985/20417 (Mei. 19937), 1 M^{1/2} dex. IQW 1983/19420 (Mei. 18940), 1 M_{1/2} sin. IQW 1984/19831 (Mei. 19351).

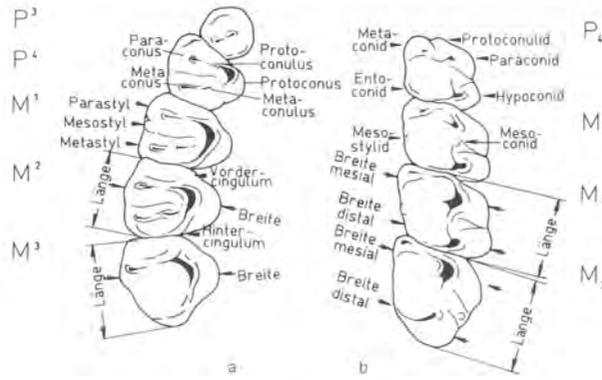


Abb. 18 Sciuridae, Lage der Meßpunkte. – a Rechte obere Zahnreihe. – b Rechte untere Zahnreihe. – Beide von occlusal.

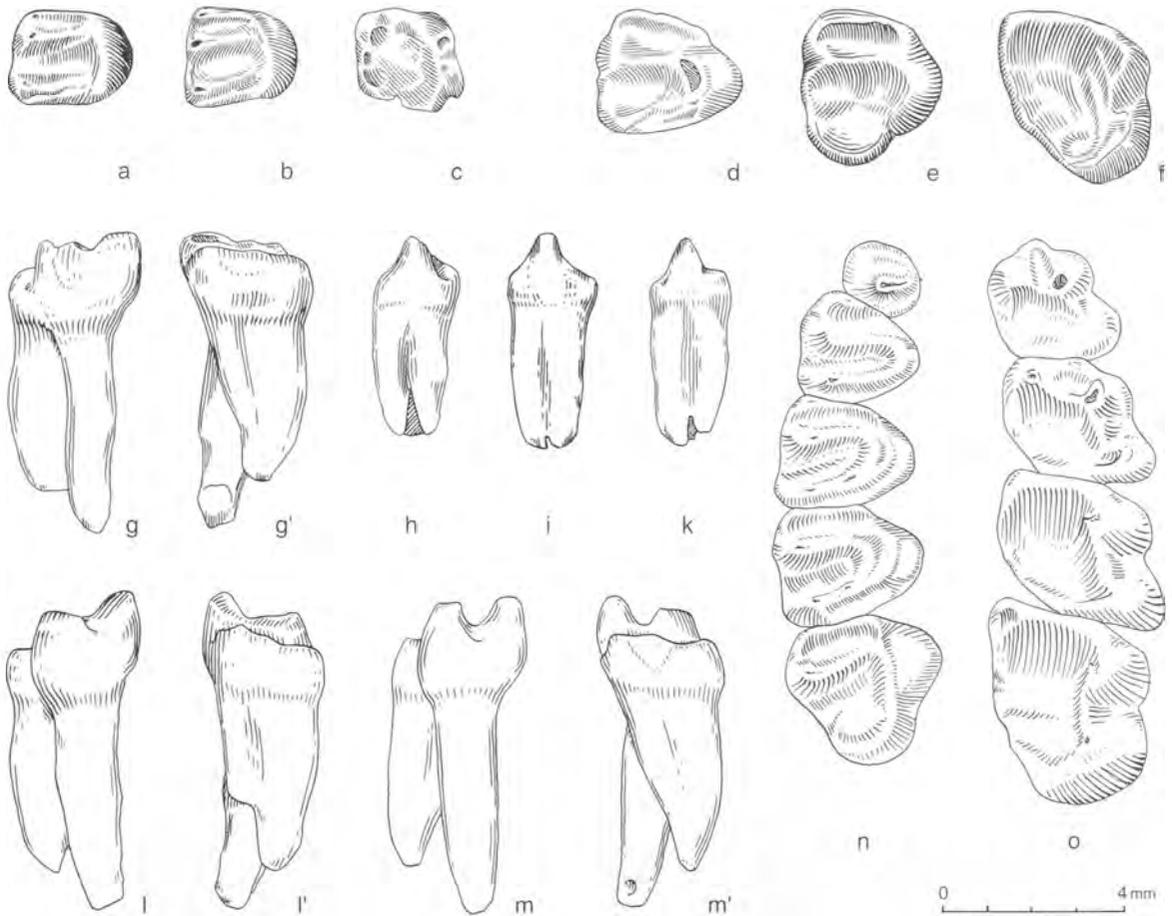


Abb. 19 *Sciurus cf. whitei* Hinton, 1914, Untermaßfeld. – a $M^{1/2}$ sin. IQW 1985/20417 (Mei. 19937). – b $M^{1/2}$ dex. IQW 1983/19420 (Mei. 18940). – c $M_{1/2}$ sin. IQW 1984/19831 (Mei. 19351). *Spermophilus ex gr. primigenius* (Kormos, 1934)/*polonicus* (Gromov 1965), Untermaßfeld – d $M^{1/2}$ sin. IQW 1983/18814 (Mei. 18334). – e M^3 sin. IQW 1984/19860 (Mei. 19380). – f M_3 dex. IQW 1983/18820 (Mei. 18340). – g, g' P_4 dex. IQW 1983/19165 (Mei. 18685). – h P^3 dex. IQW 1985/20932 (Mei. 20451). – i P^3 sin. IQW 1984/19874 (Mei. 19394). – k P^3 sin. IQW 1984/19878 (Mei. 19398). – l, l' P_4 dex. IQW 1983/18805 (Mei. 18325). – m, m' P_4 sin. IQW 1983/18824 (Mei. 18344). – n P^3 - M^3 dex. IQW 1985/20418 (Mei. 19938). – o P_4 - M_3 sin. IQW 1983/19444 (Mei. 18964). – a-f, n, o Von occlusal; g-m von mesial; g', l', m' von distal. Alle Zähne sind als rechte dargestellt, linke Exemplare werden spiegelbildlich abgebildet (a, c, d, i, k, m, o).

Biostratigraphisches Alter	taxonomische Zuordnung (nach zitiertem Autor)	Herkunft	Zahnposition	Länge				Breite			
				n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}
rezent	<i>Sciurus vulgaris</i>	Norddeutschland ⁶	M ¹	10	2,21	2,34	2,43	10	2,57	2,78	2,93
rezent	<i>Sciurus vulgaris</i>	Norddeutschland ⁶	M ²	10	2,36	2,47	2,57	10	2,86	3,02	3,14
Toringium	<i>S. whitei hungaricus</i> ^T	Tarkő ⁶	M ^{1/2}	3	2,18	2,22	2,25	3	2,61	2,74	2,85
Biharium	<i>Sciurus cf. whitei</i>	Untermaßfeld ⁶	M ^{1/2}	2	2,10	2,14	2,17	2	2,38	2,45	2,52
Ruscinium	<i>Sciurus warthae</i> ^T	Weže ²	M ¹	14	2,20	2,60	2,60	14	2,50	2,70	2,80
Ruscinium	<i>Sciurus warthae</i> ^T	Weže ²	M ²	9	2,30	2,80	3,00	9	2,60	2,90	3,00
rezent	<i>Sciurus vulgaris</i>	Norddeutschland ⁴	M ₁	24	2,30	2,49	2,65	24	2,55	2,65	2,80
rezent	<i>Sciurus vulgaris</i>	Norddeutschland ⁴	M ₂	24	2,50	2,71	2,90	24	2,70	2,88	3,00
rezent	<i>Sciurus vulgaris</i>	Europa ³	M ₂	60	2,20	2,40	2,80	60	2,40	2,70	3,20
Toringium	<i>S. whitei hungaricus</i> ^T	Tarkő ⁵	M ₁	2	2,15	2,17	2,20	1		2,27	
Biharium	<i>Sciurus</i> sp.	Kozi Grzbiet ⁶	M _{1/2}	3	2,00	2,10	2,20	3	2,30	2,33	2,40
Biharium	<i>Sciurus</i> sp.	Kövesvárad ¹	M ₂	1		2,10		1		2,80	
Biharium	<i>Sciurus vulgaris</i>	Hohensülzen ³	M ₂	1		2,20		1		2,60	
Biharium	<i>Sciurus cf. whitei</i>	Untermaßfeld ⁶	M _{1/2}	1		2,10		1		2,38	
Ruscinium	<i>Sciurus warthae</i> ^T	Weže ²	M ₁	12	2,20	2,40	2,50	12	2,40	2,50	2,70
Ruscinium	<i>Sciurus warthae</i> ^T	Weže ²	M ₂	15	2,30	2,40	2,60	15	2,60	2,60	2,80

Tab. 16 Maße oberer und unterer Molaren rezenter und fossiler Serien verschiedener Arten der Gattung *Sciurus* (in mm; Meßpunkte s. Abb. 18). – Werte nach: ¹ Jánossy 1963, 126; ² Sulimski 1964, 164; ³ Storch et al. 1973, 312; ⁴ Heinrich 1983b, 719; ⁵ Jánossy mdl. Mitt. (Korrektur des Wertes von Jánossy 1962a, 166); ⁶ eigenen Messungen. – ^T Typusexemplar bzw. Exemplar aus der Typuslokalität.

Biostratigraphisches Alter	taxonomische Zuordnung (nach zitiertem Autor)	Herkunft	Höhe des Processus coronoideus				Länge M ₁ -M ₃ coronar			
			n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}
rezent	<i>Sciurus vulgaris</i>	England ¹	1		2,25		1		2,42	
rezent	<i>Sciurus vulgaris</i>	Norddeutschland ⁴	10	2,28	2,48	2,71	10	2,21	2,44	2,64
Toringium	<i>Sciurus whitei hungaricus</i> ^T	Tarkő ²	2	1,97	2,01	2,05	2		2,07	
Biharium	<i>Sciurus whitei</i> ^T	West Runton ¹	1		1,98		1		2,20	
Ruscinium	<i>Sciurus warthae</i> ^T	Weže ³	3	2,60	2,60	2,80	3	2,60	2,70	2,70

Tab. 17 P⁴-Maße rezenter und fossiler Serien verschiedene Arten der Gattung *Sciurus* (in mm; Meßpunkte s. Abb. 18). – Werte nach: ¹ Hinton 1914, 195; ² Jánossy 1962b, 166; ³ Sulimski 1964, 164; ⁴ eigenen Messungen. – ^T Typusexemplar bzw. Exemplar aus der Typuslokalität.

Beschreibung:

Der I^{sup} ist seitlich stark abgeflacht, sein Schmelz kräftig orange gefärbt. Sämtliche Molaren sind brachyodont. An den M^{1/2} bildet der lingual gelegene Protoconus den größten Höcker, der durch Querleisten mit den buccal liegenden Para- und Metaconus verbunden ist. Die Verbindungsgrate verlaufen parallel und bilden mit dem Protoconus eine U-Form. Ein Vordercingulum ist vorhanden. Der M_{1/2} erhält durch das deutlich ausgebildete Entoconid einen rhombischen Umriß, er besitzt ein linguales Mesostylid und ein buccales Mesoconid.

Taxonomische Zuordnung:

Die vorliegenden Molaren unterscheiden sich von den sonst relativ ähnlichen Zähnen der in Untermaßfeld vorliegenden *Spermophilus*-Art vor allem durch ihre etwas stärkere Brachyodontie sowie die geringeren Dimensionen. Zudem tritt an den unteren Molaren von *Sciurus* das Metaconid weniger deutlicher in Erscheinung als bei *Spermophilus* und das Entoconid ist hier verhältnismäßig stärker ausgebildet.

Aus pliozänen und pleistozänen Faunen sind neben dem auch rezent auftretenden *Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758, noch zwei weitere Eichhörnchen-Arten bekannt. Der pliozäne *Sciurus warthae* Sulimski, 1964, ist durch einen vierwurzeligen M_3 , ein relativ kurzes Diastema sowie besonders kräftig ausgebildete Molarenhöcker gekennzeichnet (Sulimski 1964, 162-165). Auch die Zahnmaße und -proportionen unterscheiden sich vom rezenten *Sciurus vulgaris*. Im Vergleich zu diesem sind bei *Sciurus warthae* die unteren Molaren insgesamt kleiner, die oberen länger, aber schmaler (Tab 16; Abb. 20, 21). *Sciurus whitei* Hinton, 1914, und *Sciurus whitei hungaricus* Jánossy, 1962, wurden jeweils aufgrund eines gegenüber *Sciurus vulgaris* kleineren P^4 mit mehr oder weniger deutlich reduziertem Vordercingulum beschrieben (Hinton 1914, 194-195; Jánossy 1962a, 165).

Im Untermaßfelder Material liegen weder ein P^4 noch ein M_3 vor. Dennoch kann das Auftreten von *Sciurus warthae* und *Sciurus vulgaris* ausgeschlossen werden, da sowohl die Längen- als auch Breitenwerte der übrigen Molaren dieser beiden Arten größer sind als bei unseren Funden. Dagegen erscheint eine Zuordnung zu *Sciurus whitei* wahrscheinlich. Da der P^4 dieser Art aus der Typuslokalität West Runton deutlich kleiner ist als bei *Sciurus vulgaris* (Tab. 17), ist anzunehmen, daß auch die Molaren entsprechend geringere Maße aufweisen. Leider liegen von dieser Fundstelle außer dem genannten Prämolaren keine weiteren *Sciurus*-Zähne vor. Dafür existieren aus Tarkő, der Typuslokalität von *Sciurus whitei hungaricus*, sowohl ein P^4 als auch Funde von Molaren. Wie erwartet, sind letztere kleiner als die entsprechenden Zähne von *Sciurus vulgaris* (Tab. 16). Da einerseits der diagnostisch entscheidende P^4 im Untermaßfelder Material nicht vorliegt, die Untermaßfelder Funde aufgrund ihrer kleineren Abmessungen, die sogar noch geringer sind als an den entsprechenden Zähnen von Tarkő, aber stärkere Ähn-

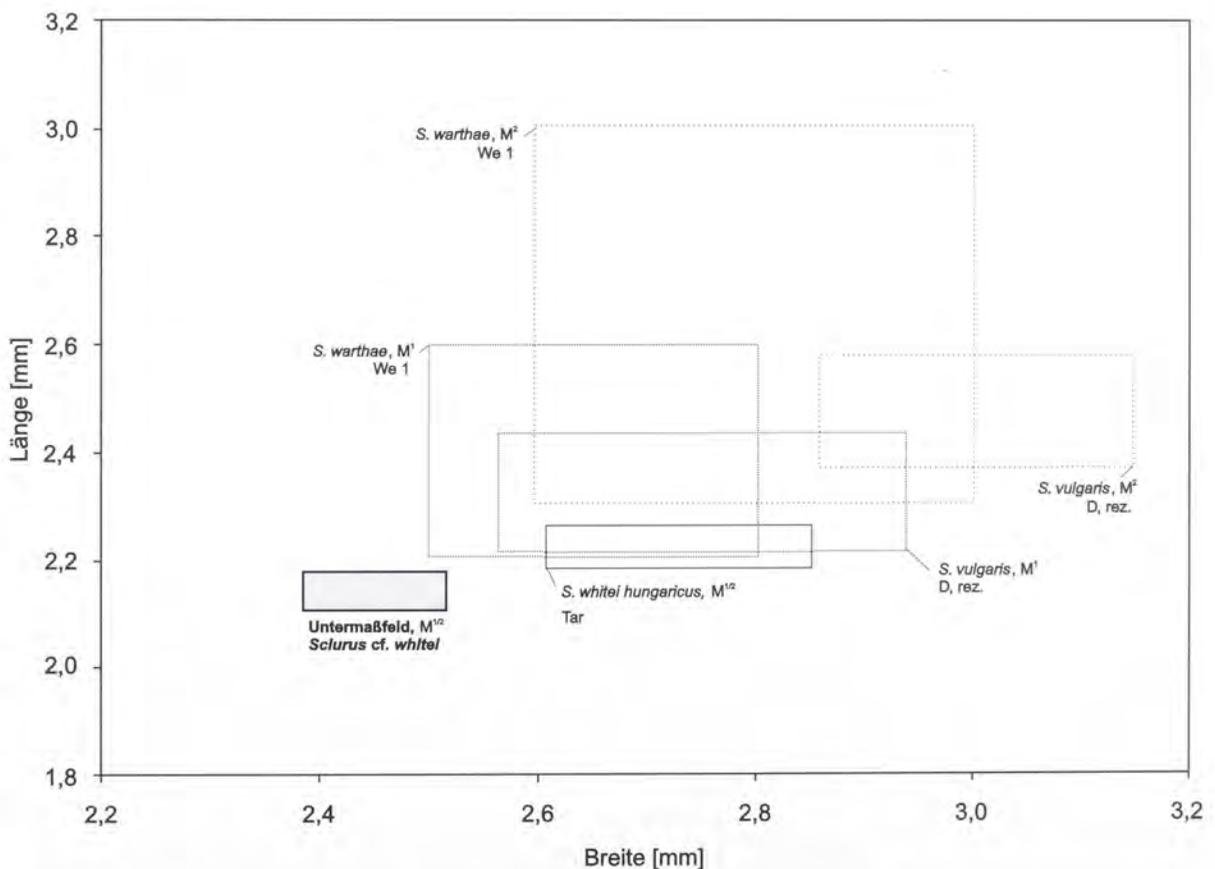


Abb. 20 Längen- und Breitenmaße oberer Molaren fossiler und rezenter Serien verschiedener Arten der Gattung *Sciurus* (in mm; Meßpunkte s. Abb. 18; Maße Tab. 16). – Abkürzungen: Tar: Tarkő/Schichten 1-15; We 1: Weße 1.

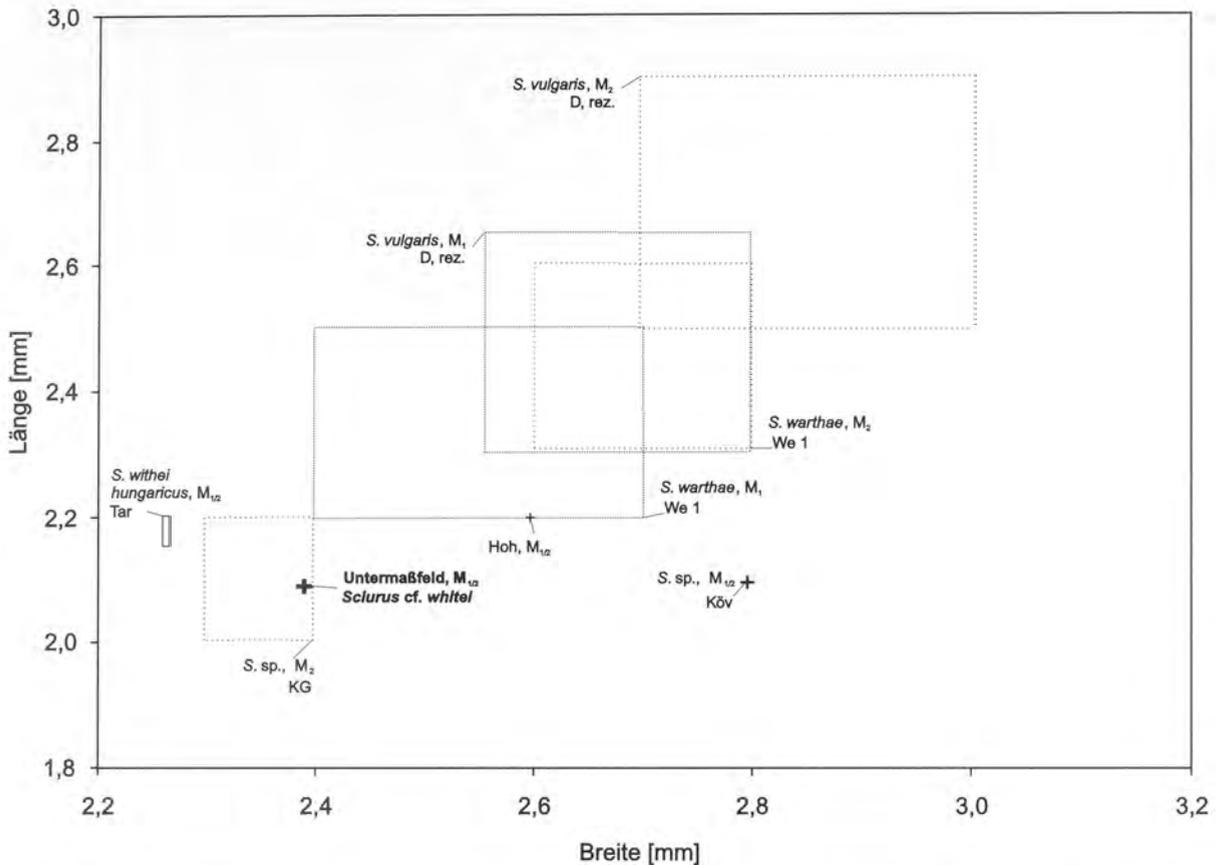


Abb. 21 Längen- und Breitenmaße unterer Molaren fossiler und rezenter Serien verschiedener Arten der Gattung *Sciurus* (in mm; Meßpunkte s. Abb. 18; Maße Tab. 16). – Abkürzungen: Hoh: Hohensülzen; Köv: Kövesvárad; KG: Kozi Grzbiet; Tar: Tarkő/Schichten 1-15; We 1: Wejże 1.

lichkeit zu *Sciurus whitei* aufweisen als zu *Sciurus vulgaris*, werden unsere Funde als *Sciurus cf. whitei* bestimmt.

Auch die zu *Sciurus sp.* gestellten Molaren aus den biharischen Faunen von Kozi Grzbiet und Kövesvárad (Jánossy 1963, 126) sowie der *Sciurus*-M₂ aus Hohensülzen (Storch et al. 1973, 312) besitzen sämtlich kleinere Zähne als rezente Eichhörnchen. Bisher liegen noch zu wenig Reste dieser Gattung aus dem Biharium und frühen Toringium vor, um zu entscheiden, ob *Sciurus vulgaris* in Europa generell während dieses Zeitabschnittes durch *Sciurus whitei* ersetzt wurde.

- Unterfamilie Marmotinae Pocock, 1923
- Gattung *Spermophilus* F. Cuvier, 1825
- Untergattung *Urocitellus* Obolensky, 1927
- Spermophilus (Urocitellus) ex gr. primigenius* (Kormos, 1934)/*polonicus* (Gromov, 1965)
- (Tab. 18-20; Abb. 18, 19, 22, 23, 52)

Material:

Maxilla-Fragment mit I^{sup} und Alveolen des P⁴-M³ dex. IQW 1991/23 783 (Mei. 23 311), Maxilla-Fragment mit I^{sup}, P⁴ und Alveolen des P⁴-M³ sin. IQW 1991/23 784 (Mei. 23 312), Maxilla-Fragment mit Alveolen des M¹ dex. IQW 1991/23 785 (Mei. 23 313), Maxilla-Fragment mit M¹ und Alveolen des P³-M¹

dex. IQW 1985/20957 (Mei. 20476), Maxilla-Fragment mit P³, P⁴, M¹, M², M³ dex. IQW 1985/20418 (Mei. 19938), Maxilla-Fragment mit M¹ und Alveolen des P³-M² sin. IQW 1982/17896 (Mei. 17416), Maxilla-Fragment mit I^{sup}, P³, P⁴, M¹, M², M³ sin. IQW 1985/20958 (Mei. 20477), Maxilla-Fragment mit P³, P⁴, M¹, M², M³ sin. und dex. verbunden IQW 1985/20930 (Mei. 20449), Mandibula-Fragment mit I_{inf}, P₄ und Alveolen des P₄-M₃ dex. IQW 1985/20951 (Mei. 20470), Mandibula-Fragment mit I_{inf} und Alveolen des P₄-M₃ dex. IQW 1985/20949 (Mei. 20468), Mandibula-Fragment mit Alveolen des M₃ sin. IQW 1985/20952 (Mei. 20471), Mandibula-Fragment mit I_{inf}, M₂ und Alveolen des P₄-M₃ dex. IQW 1985/20934 (Mei. 20453), Mandibula-Fragment mit Alveolen des P₄-M₃ sin. IQW 1985/20934 (Mei. 20453), Mandibula-Fragment mit P₄, M₁ und Alveolen des P₄-M₂ dex. IQW 1985/20956 (Mei. 20475), Mandibula-Fragment mit Alveolen des M₃ dex. IQW 1985/20953 (Mei. 20472), Mandibula-Fragment mit I_{inf}, P₄, M₁, M₂ sin. IQW 1983/18791 (Mei. 18311), Mandibula-Fragment mit I_{inf}, P₄, M₁, M₂, M₃ sin. IQW 1983/19444 (Mei. 18964), Mandibula-Fragment mit I_{inf}, M₁ und Alveolen des P₄-M₂ sin. IQW 1983/18792 (Mei. 18312), Mandibula-Fragment mit I_{inf}, P₄, M₁, M₂, M₃ dex. IQW 1983/19446 (Mei. 18966), Mandibula-Fragment mit Alveolen des M₁-M₃ sin. IQW 1985/20955 (Mei. 20474), Mandibula-Fragment mit Alveolen des M₃ sin. IQW 1985/20954 (Mei. 20473), Mandibula-Fragment mit Alveolen des M₁, M₂ sin. IQW 1985/20950 (Mei. 20469), Mandibula-Fragment mit Alveolen des M₁-M₃ sin. IQW 1983/18793 (Mei. 18313), Mandibula-Fragment mit I_{inf} und Alveolen des M₂, M₃ dex. IQW 1983/18793 (Mei. 18313), Mandibula-Fragment mit Alveolen des P₄-M₂ dex. IQW 1983/18796 (Mei. 18316), Mandibula-Fragment mit Alveolen des M₃ sin. IQW 1983/18797 (Mei. 18317), Mandibula-Fragment mit I_{inf}, P₄, M₁, M₂, M₃ dex. IQW 1985/20930 (Mei. 20449), Mandibula-Fragment mit I_{inf} sin. IQW 1991/23775 (Mei. 23303), Mandibula-Fragment mit I_{inf}, P₄, M₁, M₂ und Alveolen P₄-M₃ sin. IQW 1991/23776 (Mei. 23304), 2 Mandibula-Fragmente (Fragmente des Processus articularis) dex.: IQW 1991/23777 (Mei. 23305), IQW 1991/23782 (Mei. 23310), Mandibula-Fragment mit Alveolen des M₃ dex. IQW 1983/18794 (Mei. 18314), Mandibula-Fragment mit Alveolen des M₃ sin. IQW 1983/18795 (Mei. 18315), 4 Mandibula-Fragmente (Fragmente des Processus articularis) sin. : IQW 1991/23778 (Mei. 23306), IQW 1991/23779 (Mei. 23307), IQW 1991/23780 (Mei. 23308), IQW 1991/23781 (Mei. 23309), 20 P³: IQW 1984/19869 (Mei. 19389), IQW 1984/19868 (Mei. 19388), IQW 1984/19875 (Mei. 19395), IQW 1984/19873 (Mei. 19393), IQW 1984/19879 (Mei. 19399), IQW 1984/19871 (Mei. 19391), IQW 1984/19880 (Mei. 19400), IQW 1984/19872 (Mei. 19392), IQW 1984/19876 (Mei. 19396), IQW 1984/19877 (Mei. 19397), IQW 1984/19870 (Mei. 19390), IQW 1985/20932 (Mei. 20451), IQW 1984/19878 (Mei. 19398), IQW 1984/19874 (Mei. 19394), IQW 1984/19881 (Mei. 19401), IQW 1991/23724 (Mei. 23253), IQW 1991/23725 (Mei. 23254), IQW 1991/23726 (Mei. 23255), IQW 1991/23727 (Mei. 23256), IQW 1991/23728 (Mei. 23257), 59 P⁴/M¹/M²: IQW 1985/20944 (Mei. 20463), IQW 1985/20939 (Mei. 20458), IQW 1985/20940 (Mei. 20459), IQW 1984/19853 (Mei. 19373), IQW 1984/19856 (Mei. 19376), IQW 1984/19857 (Mei. 19377), IQW 1984/19861 (Mei. 19381), IQW 1984/19855 (Mei. 19375), IQW 1985/20938 (Mei. 20457), IQW 1985/20942 (Mei. 20461), IQW 1984/19849 (Mei. 19369), IQW 1984/19898 (Mei. 19418), IQW 1984/19854 (Mei. 19374), IQW 1984/19859 (Mei. 19379), IQW 1984/19862 (Mei. 19382), IQW 1984/19858 (Mei. 19378), IQW 1985/20941 (Mei. 20460), IQW 1983/19424 (Mei. 18944), IQW 1984/19852 (Mei. 19372), IQW 1983/18807 (Mei. 18527), IQW 1984/19851 (Mei. 19371), IQW 1984/19842 (Mei. 19362), IQW 1984/19843 (Mei. 19363), IQW 1984/19847 (Mei. 19367), IQW 1985/20943 (Mei. 20462), IQW 1983/19421 (Mei. 18941), IQW 1984/19845 (Mei. 19365), IQW 1983/19428 (Mei. 18948), IQW 1983/18813 (Mei. 18333), IQW 1983/18819 (Mei. 18339), IQW 1984/19897 (Mei. 19417), IQW 1985/20945 (Mei. 20464), IQW 1984/19849 (Mei. 19368), IQW 1984/19846 (Mei. 19366), IQW 1984/19850 (Mei. 19370), IQW 1983/19422 (Mei. 18942), IQW 1983/18814 (Mei. 18334), IQW 1983/18842 (Mei. 18363), IQW 1983/18812 (Mei. 18332), IQW 1983/18827 (Mei. 18347), IQW 1984/19850 (Mei. 19370), IQW 1985/20937 (Mei. 20456), IQW 1983/18810 (Mei. 18330), IQW 1983/18818 (Mei. 18338), IQW 1983/18829 (Mei. 18349), IQW 1991/23729 (Mei. 23258), IQW 1991/23730 (Mei. 23259), IQW 1991/23731 (Mei. 23260), IQW 1991/23732 (Mei. 23261), IQW 1991/23733 (Mei. 23262), IQW 1991/23734 (Mei. 23263), IQW 1991/23735 (Mei.

23264), IQW 1991/23736 (Mei. 23265), IQW 1991/23737 (Mei. 23266), IQW 1991/23738 (Mei. 23267), IQW 1991/23739 (Mei. 23268), IQW 1991/23740 (Mei. 23269), IQW 1991/23741 (Mei. 23270), IQW 1991/23742 (Mei. 23271), 14 M³: IQW 1985/20948 (Mei. 20467), IQW 1983/18835 (Mei. 18355), IQW 1983/18841 (Mei. 18361), IQW 1984/19863 (Mei. 19383), IQW 1984/19844 (Mei. 19364), IQW 1983/18804 (Mei. 18324), IQW 1983/18816 (Mei. 18336), IQW 1984/19867 (Mei. 19387), IQW 1983/18833 (Mei. 18353), IQW 1984/19860 (Mei. 19380), IQW 1983/19927 (Mei. 18947), IQW 1991/23743 (Mei. 23272), IQW 1991/23744 (Mei. 23273), IQW 1991/23745 (Mei. 23274), 4 M^{sup}-Fragmente: IQW1991/23746 (Mei. 23275), IQW 1991/23747 (Mei. 23276), IQW 1991/23748 (Mei. 23277), IQW 1991/23749 (Mei. 23278), 25 P⁴: IQW 1983/19165 (Mei. 18685), IQW 1984/19882 (Mei. 19402), IQW 1984/19887 (Mei. 19407), IQW 1984/19885 (Mei. 19405), IQW 1983/19426 (Mei. 18946), IQW 1984/19908 (Mei. 19428), IQW 1983/18805 (Mei. 18325), IQW 1985/20933 (Mei. 20452), IQW 1985/20946 (Mei. 20465), IQW 1983/18822 (Mei. 18342), IQW 1984/19888 (Mei. 19408), IQW 1983/18809 (Mei. 18329), IQW 1983/18824 (Mei. 18344), IQW 1983/18843 (Mei. 18362), IQW 1983/18834 (Mei. 18354), IQW 1984/19886 (Mei. 19406), IQW 1984/19881 (Mei. 19409), IQW 1984/19896 (Mei. 19416), IQW 1982/17897 (Mei. 17417), IQW 1984/19884 (Mei. 19404), IQW 1984/19883 (Mei. 19903), IQW 1991/23750 (Mei. 23279), IQW 1991/23751 (Mei. 23280), IQW 1991/23752 (Mei. 23281), IQW 1991/23753 (Mei. 23282), IQW 1991/23754 (Mei. 23283), 4 P₄-Fragmente: IQW 1983/18831 (Mei. 18351), IQW 1983/18803 (Mei. 18323), IQW 1983/18817 (Mei. 18337), IQW 1991/23755 (Mei. 23284), 44 M_{1/2}: IQW 1984/19890 (Mei. 19410), IQW 1984/19895 (Mei. 19415), IQW 1984/19892 (Mei. 19412), IQW 1984/19893 (Mei. 19413), IQW 1983/18808 (Mei. 18328), IQW 1983/18801 (Mei. 18321), IQW 1983/18826 (Mei. 18346), IQW 1983/18823 (Mei. 18343), IQW 1983/18742 (Mei. 18262), IQW 1984/19901 (Mei. 19421), IQW 1984/19891 (Mei. 19411), IQW 1984/19900 (Mei. 19420), IQW 1984/19894 (Mei. 19414), IQW 1983/18768 (Mei. 18288), IQW 1983/18799 (Mei. 18319), IQW 1983/18800 (Mei. 18320), IQW 1983/18802 (Mei. 18323), IQW 1983/18832 (Mei. 18352), IQW 1983/19828 (Mei. 19348), IQW 1983/18839 (Mei. 18359), IQW 1984/19829 (Mei. 19349), IQW 1984/19832 (Mei. 19352), IQW 1984/19904 (Mei. 19424), IQW 1984/19902 (Mei. 19422), IQW 1984/19903 (Mei. 19423), IQW 1984/19905 (Mei. 19425), IQW 1984/19830 (Mei. 19350), IQW 1984/19836 (Mei. 19356), IQW 1985/20947 (Mei. 20466), IQW 1991/23756 (Mei. 23285), IQW 1991/23757 (Mei. 23286), IQW 1991/23758 (Mei. 23286), IQW 1991/23759 (Mei. 23287), IQW 1991/23760 (Mei. 23288), IQW 1991/23761 (Mei. 23289), IQW 1991/23762 (Mei. 23290), IQW 1991/23763 (Mei. 23291), IQW 1991/23764 (Mei. 23292), IQW 1991/23765 (Mei. 23293), IQW 1991/23766 (Mei. 23294), IQW 1991/23767 (Mei. 23295), IQW 1991/23768 (Mei. 23296), IQW 1991/23769 (Mei. 23297), IQW 1991/23770 (Mei. 23298), 25 M₃: IQW 1983/19165 (Mei. 18685), IQW 1985/20935 (Mei. 20454), IQW 1984/19865 (Mei. 19385), IQW 1984/19833 (Mei. 19353), IQW 1983/18798 (Mei. 18318), IQW 1984/19840 (Mei. 19360), IQW 1984/19839 (Mei. 19359), IQW 1984/19838 (Mei. 19358), IQW 1985/20936 (Mei. 20455), IQW 1983/18828 (Mei. 18348), IQW 1984/19837 (Mei. 19357), IQW 1984/19841 (Mei. 19361), IQW 1984/19835 (Mei. 19355), IQW 1983/18806 (Mei. 18326), IQW 1984/19864 (Mei. 19384), IQW 1984/19866 (Mei. 19386), IQW 1983/18825 (Mei. 18345), IQW 1983/18840 (Mei. 18360), IQW 1984/19834 (Mei. 19854), IQW 1983/18836 (Mei. 18356), IQW 1983/18820 (Mei. 18340), IQW 1991/23771 (Mei. 23299), IQW 1991/23772 (Mei. 23300), IQW 1991/23773 (Mei. 23301), IQW 1991/23774 (Mei. 23302), weiterhin 58 Incisivus-Fragmente und 694 Fragmente postcranialer Skelettelemente (Tab. 34).

Beschreibung:

Die höchsten Höcker der oberen Molaren sind Proto-, Para- und Metaconus, an den unteren Molaren Metaconid und Paraconid. An den P³ sind die buccale und linguale Spitze nahezu verschmolzen, das Hintercingulum ist breit und die P³-Wurzel ist buccal deutlich, lingual schwach oder nicht gefurcht. Die P⁴ sind molariform, ihr Vordercingulum gestaltet sich schmaler als am M¹ und M². Bei einigen Exemplaren kommt es zu einer Verschmelzung von Innen- und Vorderaußenwurzel. Wenig angekaute P⁴, M¹

und M² zeigen eine deutliche Trennung von Metaconulus und Protoconulus. Das buccales Mesostyl ist ± deutlich ausgebildet. Die Distalränder von Protoconus und Hintercingulum bilden eine Linie. Das Metastyl des M₃ deutet sich nur schwach an, der Metaconus ist als kleiner Tuberkel ausgebildet. Am P₄ ragt das Protoconulid aus dem mesialen Rand hervor. Durch das vergrößerte Hypoconid sind die P₄ distal breiter als mesial. Die P₄-Hinterwurzel ist transversal verbreitert, mesial leicht und distal ± deutlich gefurcht. Die M_{inf} besitzen meist 1-2 Mesostylide. Das Hypo- und das Entoconid des M₃ sind nur undeutlich getrennt.

Taxonomische Zuordnung:

Die vorliegenden Molaren unterscheiden sich von den entsprechenden *Sciurus*-Resten durch ihre größeren Dimensionen, etwas höhere Höcker sowie den mehr dreieckigen Umriss der P⁴, M¹ und M², die V-Stellung von Para- und Metastyl und das weniger ausgeprägte Entoconid an den unteren Molaren.

Unsere Funde werden aufgrund folgender Merkmalskombinationen zu *Urocitellus* gestellt, einer anhand

Element	Merkmal	n	x _{min}	x	x _{max}
P ⁴	Länge	19	2,31	2,39	2,59
	Breite	19	2,59	2,76	3,01
M ¹	Länge	5	2,24	2,51	2,87
	Breite	5	2,80	3,15	3,36
M ²	Länge	3	2,38	2,47	2,59
	Breite	3	3,08	3,27	3,50
M ^{1/2}	Länge	23	2,31	2,60	2,87
	Breite	23	2,94	3,18	3,50
M ³	Länge	13	3,08	3,22	3,36
	Breite	13	2,94	3,20	3,50
dP ₄	Länge	1		1,96	
	Breite	1		1,68	
P ₄	Länge	24	2,38	2,53	2,80
	Breite mesial	24	2,10	2,27	2,45
	Breite distal	24	2,31	2,57	2,94
M ₁	Länge	6	2,45	2,55	2,73
	Breite mesial	6	2,66	2,87	3,15
	Breite distal	6	2,80	2,95	3,15
M ₂	Länge	5	2,66	2,78	2,94
	Breite mesial	5	3,15	3,25	3,43
	Breite distal	5	3,15	3,19	3,29
M _{1/2}	Länge	28	2,31	2,54	2,73
	Breite mesial	28	2,52	2,99	3,43
	Breite distal	28	2,73	3,06	3,43
M ₃	Länge	20	3,36	3,59	3,85
	Breite mesial	20	3,15	3,33	3,64
	Breite distal	20	2,80	3,10	3,36
Maxilla	P ³ -M ³ Länge coronar	2	11,34	11,72	12,11
	P ³ -M ³ Länge alveolar	3	11,97	12,25	12,60
Mandibula	P ₄ -M ₃ Länge coronar	1		12,04	
	P ₄ -M ₃ Länge alveolar	5	12,39	12,78	13,51

Tab. 18 *Spermophilus (Urocitellus) ex gr. primigenius* (Kormos, 1934)/*polonicus* (Gromov, 1965), Untermaßfeld. Kiefer- und Zahnmaße (in mm; Meßpunkte s. Abb. 18).

Element	Merkmal		<i>Spermophilus</i>	<i>Spermophilus</i>	<i>Spermophilus polonicus</i>	
			<i>nogaici</i> Nogajsk ¹	<i>primigenius</i> Villány 3 ²	Kamyk ²	Kozi Grzbiet ²
P ⁴	Länge	n	19		19	6
		x _{max}	2,50		2,50	2,80
		x	2,40		2,25	2,68
	Breite	x _{min}	2,10		2,00	2,60
		n	19		19	6
		x _{max}	2,80		2,60	3,10
		x	2,60		2,53	3,02
	x _{min}	2,40		2,40	2,90	
M ¹	Länge	n		1		
		x _{max}				
		x		2,65		
	Breite	x _{min}				
		n		1		
		x _{max}				
		x		2,90		
	x _{min}					
M ²	Länge	n		1		
		x _{max}				
		x		2,54		
	Breite	x _{min}				
		n		1		
		x _{max}				
		x		3,00		
	x _{min}					
M ^{1/2}	Länge	n	61		27	18
		x _{max}	2,60		2,60	3,70
		x	2,30		2,39	2,86
	Breite	x _{min}	1,90		2,20	2,50
		n	61		27	18
		x _{max}	3,30		3,30	3,70
		x	3,10		2,93	3,47
		x _{min}	2,70		2,60	3,20
M ³	Länge	n	13		17	5
		x _{max}	3,20		3,00	3,50
		x	2,80		2,84	3,46
	Breite	x _{min}	2,50		2,60	3,40
		n	13		17	5
		x _{max}	3,20		3,00	3,50
		x	2,80		2,78	3,48
		x _{min}	2,50		2,50	3,40

Tab. 19 Maße oberer Molaren verschiedener Arten der Gattung *Spermophilus* (in mm; Meßpunkte s. Abb. 18). – Werte nach: ¹ Topačevskij u. Skorik 1977, 32, 33; ² eigenen Messungen.

zahnmorphologischer Kriterien aufgestellten Untergattung von *Spermophilus* (vgl. Gromov et al. 1965, 161):

- Protoconus und Metaconulus sind deutlich getrennt.
- Der Distalrand des Protoconus verläuft in einer Linie mit dem Hintercingulum – bei den Untergattungen *Spermophilus* und *Colobotis* bildet er eine Linie mit dem Metastyl.

Element	Merkmal		<i>Spermophilus nogaici</i> Nogajsk ¹	<i>Spermophilus primigenius</i> Villány 3 ²	<i>Spermophilus polonicus</i>		
					Kamyk ²	Kozi Grzbiet ²	
dP ₄	Länge	n			3	2	
		x _{max}			1,80	2,70	
		x			1,77	2,45	
	Breite mesial	x _{min}				1,70	2,20
		n			3	2	
		x _{max}			2,00	2,50	
		x			1,90	2,15	
	x _{min}			1,80	1,80		
P ₄	Länge	n	11	1	19	9	
		x _{max}	2,30		2,30	2,80	
		x	2,10	2,39	2,12	2,68	
	Breite mesial	x _{min}	1,90		1,90	2,50	
		n		1	19	9	
		x _{max}			2,30	2,80	
		x		1,78	2,05	2,54	
	x _{min}			1,70	2,20		
M ₁	Länge	n	31	1			
		x _{max}	2,40				
		x	2,20	2,57			
	Breite mesial	x _{min}	1,90				
		n		1			
		x _{max}					
		x		2,78			
	x _{min}						
M ₂	Länge	n	40	1			
		x _{max}	2,50				
		x	2,30	2,68			
	Breite mesial	x _{min}	1,80				
		n		1			
		x _{max}					
		x		3,03			
	x _{min}						
M _{1/2}	Länge	n			31	7	
		x _{max}			2,90	2,90	
		x			2,48	2,67	
	Breite mesial	x _{min}			2,20	2,50	
		n			31	7	
		x _{max}			3,20	3,20	
		x			2,78	3,01	
	x _{min}			2,50	2,80		
M ₃	Länge	n	33	1	18	5	
		x _{max}	3,30		3,20	4,20	
		x	3,10	3,21	3,05	3,88	
	Breite mesial	x _{min}	2,80		2,90	3,70	
		n	33	1	18	5	
		x _{max}	3,20		3,20	3,50	
		x	2,80	3,21	2,91	3,44	
	x _{min}	2,50		2,50	3,30		

Tab. 20 Maße unterer Molaren verschiedener Arten der Gattung *Spermophilus* (in mm; Meßpunkte s. Abb. 18). – Werte nach: ¹ Topačevskij u. Skorik 1977, 32, 33; ² eigenen Messungen.

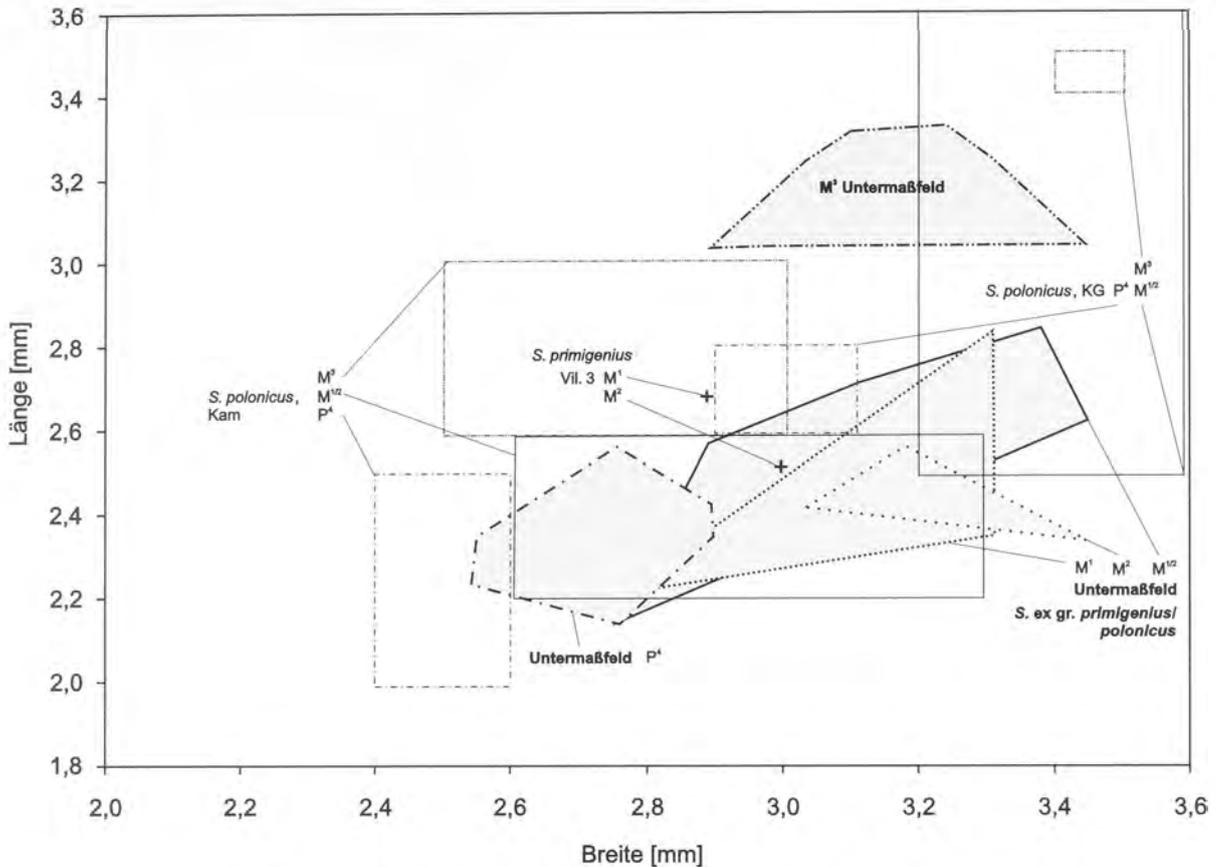


Abb. 22 Längen- und Breitenmaße oberer Molaren fossiler Serien verschiedener Arten der Gattung *Spermophilus* (in mm; Meßpunkte s. Abb. 18; Maße Tab. 18, 19). – Abkürzungen: Kam: Kamyk; KG: Kozi Grzbiet; Vil 3: Villány 3.

– Die P^4 , M^1 und M^2 sind im Verhältnis zur Breite relativ länger, die P_4 distal breiter sowie Ento- und Hypoconid des M_3 weniger deutlich getrennt als bei den beiden anderen Subgenera.

Biharische Vertreter von *Urocitellus* sind *Spermophilus primigenius* (Kormos, 1934), *Spermophilus nogaici* (Topáčevskij, 1957) und *Spermophilus polonicus* (Gromov, 1965). Die für *Spermophilus nogaici* angegebenen Zahnmaße, vor allem die der Unterkiefer, sind kleiner als die entsprechenden Werte des Untermaßfelder Materials. Unter den Fossilresten, die zu *Spermophilus primigenius* und *Spermophilus polonicus* gestellt wurden, befinden sich jeweils sowohl klein- als auch relativ großwüchsige Funde (Tab. 19-20). Die Abgrenzung beider Arten ist problematischer als z.B. bei Gromov et al. (1965, 182) angegeben. Die Furchung der P^3 -Wurzel, nach Gromov et al. (1965) kennzeichnend für *Spermophilus polonicus*, kann in mehr oder weniger deutlicher Ausbildung auch bei Funden beobachtet werden, die zu *Spermophilus primigenius* gestellt wurden. Nach Kormos (1934, 315) sollen für *Spermophilus primigenius* untere Molaren mit mehr oder weniger deutlichen Mesostyliden ein Charakteristikum darstellen. Doch findet sich auch dieses Merkmal bei beiden Arten.

Die Untermaßfelder Funde liegen metrisch im Variationsbereich beider Arten. Auch morphologisch weisen sie gute Übereinstimmung auf. Wie an den untersuchten Exemplaren von *Spermophilus primigenius* beobachtet, so besitzen auch unsere Funde sowohl P^3 mit gefurchter als auch solche mit ungefurchter Wurzel. Gleiches gilt für die Furchung an der distal verbreiterten Hinterwurzel des P_4 (Abb. 19). Schließlich sind im Untermaßfelder Material untere Molaren mit und ohne Mesostyliden nachzuweisen. Aufgrund der noch bestehenden Unsicherheiten bei der Abgrenzung beider Arten werden unsere Funde daher als *Spermophilus ex gr. primigenius/polonicus* bestimmt.

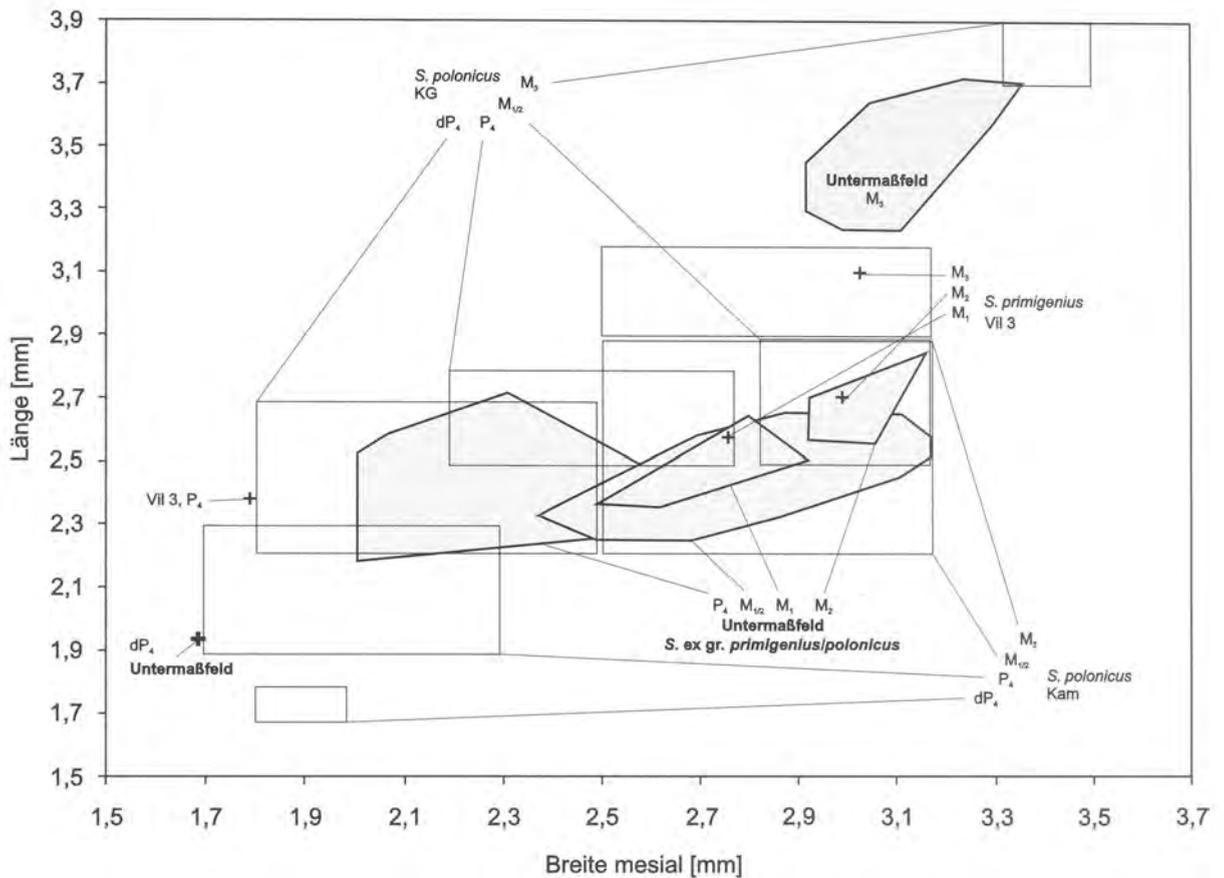


Abb. 23 Längen- und Breitenmaße unterer Molaren fossiler Serien verschiedener Arten der Gattung *Spermophilus* (in mm; Meßpunkte s. Abb. 18; Maße Tab. 18, 20). – Abkürzungen: Kam: Kamyk; KG: Kozi Grzbiet; Vil 3: Villány 3

Black u. Kowalski (1974, 476) wiesen bereits darauf hin, daß die Molaren der altbiharischen *Spermophilus polonicus*-Funde von Kamyk, der Typuslokalität dieser Art, deutlich kleiner sind als die entsprechenden Reste aus der jungbiharischen Lokalität Kozi Grzbiet. Dieser offensichtlich stratigraphisch bedingte Trend ist vor allem an den unteren Molaren zu erkennen. Die entsprechenden Untermaßfelder Fossilfunde sind kleiner als die *Spermophilus* Zähne aus Kozi Grzbiet und größer als die von Kamyk (Abb. 23). Dies läßt auf eine stratigraphische Position schließen, die sich zwischen diesen beiden polnischen Lokalitäten befindet.

- Familie Castoridae Hemprich, 1820
- Gattung *Castor* Linnaeus, 1758
- Castor fiber* Linnaeus, 1758
- (Tab. 21, 22; Abb. 24, 25; Taf. 144, 145)

Material:

1 P⁴ sin. IQW 1988/22 462 (Mei. 21 981), 1 M^{1/2} sin. IQW 1999/26 580 (Mei. 26 109), 2 M³ dex.: IQW 1980/16 192 (Mei. 15 703), IQW 1999/26 581 (Mei. 26 110), 1 Mandibula-Fragment sin. mit I_{inf}-M₃ IQW 1980/16 190 (Mei. 15 701), 1 Mandibula-Fragment dex. mit I_{inf}-M₃, IQW 1980/16 191 (Mei. 15 702), 1 P₄ sin. IQW 1988/22 463 (Mei. 21 982).

Beschreibung:

Alle Molaren und Prämolaren sind hypsodont. Am P⁴ ziehen sich der linguale Hypoflexus und die buc-

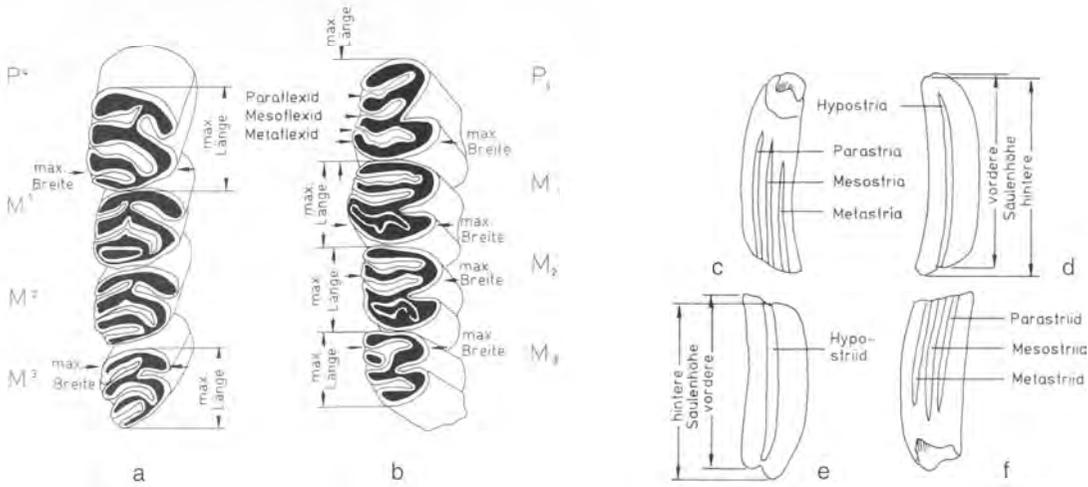


Abb. 24 Castoridae, Lage der Meßpunkte. – a Rechte obere Zahnreihe. – b Rechte untere Zahnreihe. – c, d P_4 , M^{sup} . – e, P_4 , M_{inf} . – a, b Von occlusal; c, e von buccal; d, f von lingual.

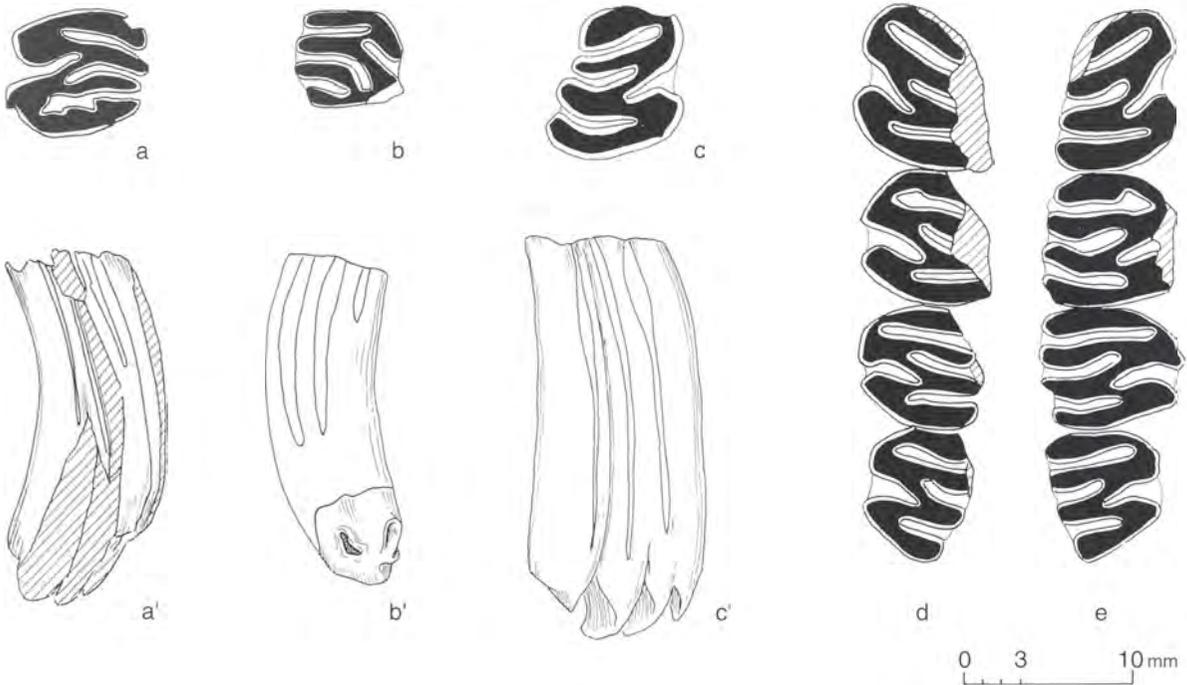


Abb. 25 *Castor fiber* Linnaeus, 1758, Untermaßfeld. – a, a' P_4 sin. IQW 1988/22462 (Mei. 21981). – b, b' M^3 dex. IQW 1980/16192 (Mei. 15703). – c, c' P_4 dex. IQW 1984/20221 (Mei. 19741). – d P_4 - M_3 sin. IQW 1980/16190 (Mei. 15701). – e P_4 - M_3 dex. IQW 1980/16191 (Mei. 15702). – a-e Von occlusal; a'-b' von buccal; c' von lingual.

calen Para- und Mesoflexus über die Hälfte, das Metaflexus nahezu über 2/3 der Kauflächenbreite. Meta- und Mesoflexus des M^3 erreichen fast den Lingualrand des Molaren. An beiden Zähnen weist der Mesoflexus-Schenkel einen deutlichen Knick auf. Die P_4 sind länger als die Molaren. An den P_4 - M_3 erreicht das Paraflexid fast den buccalen Zahnrand, die übrigen Flexide ragen nur bis etwa zur Mitte der Zahnbreite. Altersklassen s. Tab. 21.

	IQW 1988/ 22462 (Mei. 21981)	IQW 1998/ 26581 (Mei. 26109)	IQW 1998/ 26582 (Mei. 26110)	IQW 1980/ 16192 (Mei. 15703)	IQW 1980/16190 (Mei. 15701)					IQW 1980/16191 (Mei. 15702)					IQW 1988/ 22463 (Mei. 21982)		
	P ⁴	M ^{1/2}	M ³	M ³	Mandibula-Fragment P ₄ -M ₃ I _{inf} P ₄ M ₁ M ₂ M ₃					Mandibula-Fragment P ₄ -M ₃ I _{inf} P ₄ M ₁ M ₂ M ₃					P ₄		
Altersklasse *	3	4	3	4	>2					>2					3		
Zahnreihenlänge coronar					32,8					32,9							
Zahnreihenlänge alveolar					34,9					34,7							
Breite mesio-distal					7,4					7,3							
Breite linguo-buccal					8,1					8,1							
Kauflächen-Länge	7,5	8,6	7,2	6,9			9,4	8,2	7,6	7,9			9,5	8,3	7,6	7,5	8,7
Kauflächen-Breite	8,1	8,5	7,6	6,6			8,0	7,9	7,6	7,0			8,1	7,6	7,6	7,3	7,9
Zahnsäulen-Länge	8,4	7,5	7,3	6,4													9,9
Zahnsäulen-Breite	9,3	9,7	8,4	6,7													8,0
Säulenhöhe vorn	20,0	25,5	23,7	17,2													24,0
Säulenhöhe hinten	18,9	24,4	–	14,0													22,5
Parastria/-striid-Länge	7,5	7,7	9,7	11,7													18,3
Mesostria/-striid-Länge	12,2	5,8	10,0	10,5													19,7
Metastrria/-striid-Länge	9,1	5,1	3,0	3,9													17,5
Mesostrid-Hypsodontie Index																	17,92
Metastrid-Hypsodontie Index																	27,08

Tab. 21 *Castor fiber* Linnaeus, 1758, Untermaßfeld. Mandibula- und Zahnmaße (in mm; Meßpunktes. Abb. 24). – * Altersklassen nach Kretzoi (1975, 527-528).

Taxonomische Zuordnung:

Die hohen Zahnsäulen, das Kauflächenmuster sowie die Dimensionen verweisen auf die Zugehörigkeit zu *Castor fiber*. Beim Vergleich von Funden unterschiedlichen geologischen Alters konnte Kretzoi (1969, 1975, 1977) nachweisen, daß an den Molaren und Prämolaren die Einschnitt-Tiefen der seitlichen Striae und Striide – gemessen als Differenz zwischen Kronenhöhe und Mittelwert der Längen von Para-, Meta- und Mesostria bzw. -Striid (Abb. 24) – im Verlauf der Evolution zunehmen. Da immer nur Zähne gleicher Position miteinander verglichen und nur die nicht fest in den Kiefern steckenden Zähne vermessen werden können, eignen sich die isolierten Funde der stets sicher bestimmbarer P⁴ und P₄ für derartige Untersuchungen am besten (Kretzoi 1977, 394).

Heinrich (1989, 1991) entwickelte die Methode weiter, indem er nicht vom Mittelwert der Einschnitt-Tiefen aller drei buccalen Striae bzw. lingualen Striide ausging, sondern die Entwicklung jeder einzelnen Einschlitzung untersuchte. Beim Vergleich fossiler *Castor*-Funde der Thüringer Fundstellen Süßenborn, Bilzingsleben, Ehringsdorf und Taubach konnte er in der Reihenfolge abnehmenden stratigraphischen Alters verschiedene Trends dokumentieren. Die deutlichsten Veränderungen ermittelte er an den P₄, bei denen die relative Einschnitt-Tiefe des Metastrids zu- und die des Mesostrids abnimmt. Hierbei errechnet sich die relative Einschnitt-Tiefe (Stria/Striid-Hypsodontie-Index) der betreffenden Einschlitzung nach Heinrich (1991, 53) aus dem Verhältnis der absoluten Einschnitt-Tiefe (= Höhe der Zahnsäulenhöhe minus Stria/Striid-Länge) zur vorderen Zahnsäulenhöhe. Darüber hinaus stellte er eine Zunahme der Längen und Breiten sowie der vorderen und hinteren Höhe der Zahnsäulen fest (Heinrich 1989, 397-400, 1991, 46-48).

Von Untermaßfeld liegt lediglich ein isolierte P₄ vor, bei dem die Zahnkronenbasis aber noch nicht vollständig ausgebildet ist (Altersklassen 3 nach Kretzoi 1975, 527: Beginnender Verschluß der Zahnrohre). Der an der Zahnsäule gemessene jeweilige Längen- und Breitenwert ordnet sich in den erwähnten Trend ein und ist kleiner als der Mittelwert der Süßenborner Funde (Tab. 22). Für die Striid-Hypsodontie-Indices können allerdings nur Mindestwerte angegeben werden, da die Zahnkrone noch nicht voll ent-

		Untermaßfeld ²	Süßenborn ¹	Bilzingsleben ¹	Ehringsdorf ¹	Taubach ¹
Kauflächen-Länge	n	<u>3</u>	5	47	10	15
	x _{max}	<u>9,50</u>	10,00	11,00	10,40	11,30
	x	<u>9,20</u>	9,04	9,30	9,32	9,72
Kauflächen-Breite	x _{min}	<u>8,70</u>	8,30	7,80	8,00	8,80
	n	<u>3</u>	6	49	12	17
	x _{max}	<u>8,10</u>	8,00	9,00	9,20	9,50
Zahnsäulen-Länge	x	<u>8,00</u>	7,50	7,57	7,88	8,18
	x _{min}	<u>7,90</u>	7,30	6,60	6,80	7,00
	n	<u>1</u>	5	48	9	16
Zahnsäulen-Breite	x _{max}	<u>9,90</u>	11,60	11,60	11,50	12,00
	x	<u>9,90</u>	10,54	10,48	11,01	10,53
	x _{min}	<u>9,90</u>	9,10	9,40	9,90	9,40
Säulenhöhe vorn	n	<u>1</u>	5	50	9	16
	x _{max}	<u>24,00</u>	25,60	27,40	27,20	31,50
	x	<u>24,00</u>	20,10	21,60	23,16	23,18
Säulenhöhe hinten	x _{min}	<u>24,00</u>	15,60	15,40	18,10	15,80
	n	<u>1</u>	6	50	9	17
	x _{max}	<u>24,00</u>	29,70	27,30	27,20	29,00
Mesostriid-Hypsodontie Index	x	<u>24,00</u>	22,32	22,00	23,23	24,01
	x _{min}	<u>24,00</u>	16,70	15,90	18,80	18,70
	n	<u>1</u>	6	49	9	17
Metastriid-Hypsodontie Index	x _{max}	<u>17,92</u>	75,86	88,79	77,06	79,05
	x	<u>17,92</u>	59,00	74,90	68,52	63,62
	x _{min}	<u>17,92</u>	23,12	56,89	62,26	43,81
Mesostriid-Hypsodontie Index	n	<u>1</u>	6	49	9	17
	x _{max}	<u>27,08</u>	69,70	78,54	66,91	75,49
	x	<u>27,08</u>	45,75	51,05	56,77	58,22
Metastriid-Hypsodontie Index	x _{min}	<u>27,08</u>	20,21	13,30	23,65	39,90

Tab. 22 P₄-Maße verschiedener Serien von *Castor fiber* Linnaeus, 1758 (in mm; Meßpunkte s. Abb. 24). – Werte nach: ¹ Heinrich 1991, 53-54; ² eigenen Messungen.

wickelt ist. Ein im Vergleich zu den Süßenborner Funden höheres Alter ist demnach anhand des *Castor*-Materials zwar wahrscheinlich, sollte aber durch weitere Funde noch bestätigt werden.

- Gattung *Trogontherium* Fischer von Waldheim, 1809
- Trogontherium cuvieri* Fischer von Waldheim, 1809
- (Tab. 23; Abb. 24, 26; Taf. 145)

Material:

1 M³ dex. IQW 1985/20359 (Mei. 19879), 1 P₄ sin. IQW 1982/18014 (Mei. 17534).

Beschreibung:

Die Zahnkrone des distal verlängerten M³ besitzt aufgrund geringer Abkautung (Abrasionsstadium 2 nach Heinrich 1997, 137: angekaut, Pulpa noch nicht geschlossen) eine konisch zulaufende Form. Meso- und Metaflexus sind mit weiteren postero-lingualen Flexus verbunden. Eine zusätzliche Falte ist distal vom Metaflexus ausgebildet. Der P₄ liegt in einem weit abgekauten Stadium vor (Abrasionsstadium 7) und besitzt Wurzeln. Vier Inseln sind erkennbar, von einer in früheren Abkaustadien existierenden antero-lingualen Insel ist als Spur nur noch eine leichte Vertiefung erhalten.

Biostratigraphisches Alter	taxonomische Zuordnung (nach zitiertem Autor)	Herkunft	Zahnposition	Zahnsäule								Kaufläche	
				Länge				Breite				Länge	Breite
				n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}		
Toringium	<i>Trogontherium cvieri</i>	Bilzingsleben II ¹	P ₄	14	14,0	15,52	17,0	13	9,4	11,12	12,0		
Toringium	<i>Trogontherium cvieri</i>	Mosbach 2 ¹	P ₄	26	13,5	14,98	16,8	26	9,3	10,37	11,6		
Toringium	<i>Trogontherium cvieri</i>	Miesenheim ¹	P ₄	2	13,3	13,55	13,8	2	9,7	9,80	9,9		
Biharium	<i>Trogontherium cvieri</i>	Maasvlakte 1 ¹	P ₄	8	13,2	13,69	14,4	8	9,9	10,86	11,8		
Biharium	<i>Trogontherium cvieri</i>	Voigtstedt ¹	P ₄	4	13,2	13,60	14,1	4	10,2	10,43	10,8		
Biharium	<i>Trogontherium cvieri</i>	Untermaßfeld ²	P ₄	1		13,30		1		10,90		13,60	12,40
Villányium	<i>Trogontherium cvieri</i>	Tegelen ¹	P ₄	32	9,6	12,75	14,3	32	8,2	9,90	12,2		
Biharium	<i>Trogontherium cvieri</i>	Untermaßfeld ²	M ³	1		11,60		1		9,40		9,10	7,40

Tab. 23 Zahnmaße verschiedener Serien von *Trogontherium cvieri* Fischer von Waldheim, 1809 (in mm; Meßpunkte s. Abb. 24). Werte nach: ¹ Heinrich 1997, 155; ² eigenen Messungen.

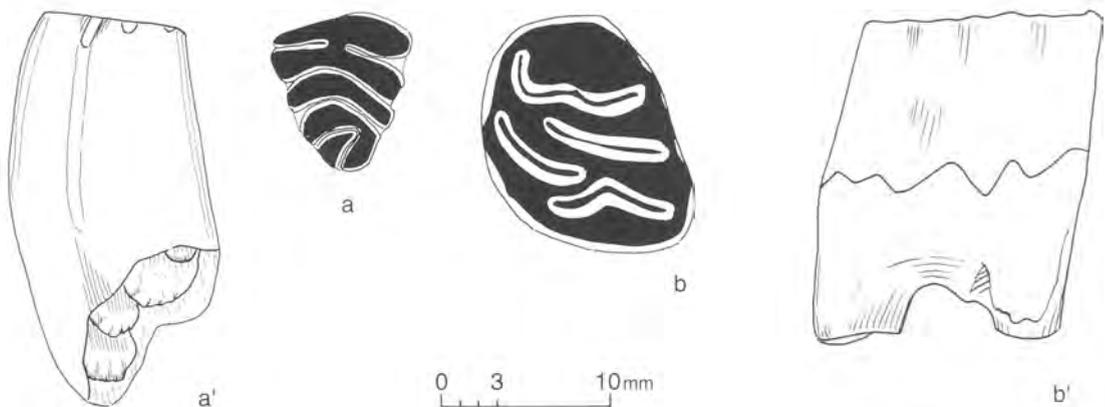


Abb. 26 *Trogontherium cvieri* Fischer von Waldheim, 1809, Untermaßfeld. – a, a' M³ dex. IQW 1985/20359 (Mei. 19879). b, b' P₄ sin. IQW 1982/18014 (Mei. 17534). – a-b Von occlusal; a' von buccal, b' von lingual.

Taxonomische Zuordnung:

Aufgrund der genannten Zahnmerkmale sowie der größeren Dimensionen können unsere Funde von entsprechenden *Castor*-Resten unterschieden und zu *Trogontherium* gestellt werden. Im Pleistozän Europas ist diese Gattung nur durch *Trogontherium cvieri* Fischer von Waldheim, 1809, vertreten. Auch die Untermaßfelder Fundstücke werden dieser Art zugeordnet. Zwar sprach sich Kretzoi (1969, 779) für eine Beschränkung der Verwendung dieses Namens auf die geologisch älteren und gleichzeitig kleineren Vertretern dieses Genus aus, die er von den jüngeren und großwüchsigeren, als *Trogontherium schmerlingi* (Pomel, 1848) zu bezeichnenden Großbiber-Formen abtrennt, doch sind nach Mai (1979, 62) weder die morphologischen noch die metrischen Unterschiede ausreichend, um eine Aufspaltung in diese zwei Arten zu rechtfertigen.

Dessen ungeachtet besteht Übereinstimmung zwischen beiden Autoren, daß sich bei *Trogontherium* während des Plio- und Pleistozäns deutliche morphologische und morphometrische Veränderungen abspielten. Mai (1979, 58-62) verwies auf eine allmähliche Vergrößerung von Länge und Breite der Incisiven, der Kauflächenmaße der Prämolaren sowie der Unterkieferbreite. Die Variationsbreite der von ihr angeführten Serien (Mai 1979, 58-62) ist jedoch so groß, daß für den einzigen uns zur Verfügung stehenden P₄ von Untermaßfeld keine Zuordnung zu den Maßen einer dieser Populationen vorgenommen werden kann.

Heinrich (1997, 155, 1998, 575) verglich an den P_4 die jeweilige Länge und Breite der Zahnsäule und konnte hiermit einen deutlicheren Trend dokumentieren, als es mit den sehr stark vom Abkaugegrad abhängigen Kauflächen-Maßen möglich ist. Daneben verwies er auf den seit dem Pliozän einsetzenden sukzessiven Einbau eines antero-lingualen Prästriids im Vorderabschnitt der P_4 -Kaufläche.

Das zusätzliche Striid ist bei unserem Fund bereits der Abkauge zum Opfer gefallen und nur noch als Spur zu erkennen. Die Abmessungen der Zahnsäule des bisher einzigen Untermaßfelder P_4 lassen sich zwischen die Werte aus Tegelen und Maasvlakte einordnen. Um zu bestätigen, daß dies auch der stratigraphischen Position entspricht, ist weiteres Material nötig.

– Familie Hystricidae Fischer von Waldheim, 1817

Gattung *Hystrix* Linnaeus, 1758

Hystrix sp.

(Taf. 145)

Material:

1 I_{inf} dex. IQW 1984/20 221 (Mei. 19741), 1 I_{inf} sin. IQW 1994/24 539 (Mei. 24 068), Nagespuren an Knochen von Großsäugern (Maul, in diesem Band).

Beschreibung:

Der Incisiven-Querschnitt entspricht fast einem gleichseitigen Dreieck. Die mesiale und die buccale Zahnfläche stoßen relativ scharfkantig aufeinander, die mesio-distale und die disto-buccale Kante sind dagegen stark abgerundet. Die senkrechte Projektion der Schmelz-Dentingrenze der Distalseite auf die mesiale Zahnfläche befindet sich etwa auf der Mitte der Mesialseite. Der Schmelz ist leicht skulpturiert.

Taxonomische Zuordnung:

Von den auf den ersten Blick sehr ähnlichen *Castor*-Incisiven lassen sich unsere *Hystrix*-Funde sowohl metrisch als auch morphologisch eindeutig unterscheiden¹. Die für *Castor* typische konkave Biegung der distalen Incisivenfläche ist bei *Hystrix* nicht vorhanden. Außerdem sind die Nagezähne aller *Hystrix*-Arten kleiner als die von *Castor*. Mesial- und Buccalfläche des Schneidezahns treffen beim Stachelschwein im spitzen, beim Biber dagegen im rechten Winkel aufeinander. Projiziert man schließlich die Schmelzgrenze auf der Distalseite der Incisiven auf deren Mesialfläche, so befindet sich diese Linie bei *Hystrix* etwa auf der Hälfte, bei *Castor* im oberen Drittel dieser Fläche.

Im Pleistozän Europas sind zwei *Hystrix*-Arten nachgewiesen. Die kleinere von ihnen wird als *Hystrix vinogradovi* Argyropulo, 1941, bezeichnet. Für die großen Reste kommen verschiedene Namen zur Anwendung: *Hystrix refossa* Gervais, 1852, *Hystrix major* Gervais, 1859, und *Hystrix etrusca* Bosco, 1898. Nach Lehmann (1957, 67) und van Weers (1994) unterscheiden sich diese Arten jedoch nicht voneinander, so daß aus Prioritätsgründen *Hystrix refossa* als gültiger Artname anzusehen ist.

Für den Vergleich der Incisiven-Maße der Untermaßfelder Stücke liegen nur wenige Angaben aus der Literatur sowie einige Fundstücke von *Hystrix* cf. *vinogradovi* aus Burgtonna vor. Die Funde den pliozänen Lokalitäten Weže (Durchmesser mesio-distal = DMD: 7,0 mm; Durchmesser linguo-buccal = DLB: 8,8 mm; Sulimski 1960, 321), Gundersheim (DMD: 5,7 mm; DLB: 7,2 mm; Heller 1936, 137) sowie aus der Erpfinger Höhle (DMD: 5,5 mm und 6,5 mm; Lehmann 1953, 455, 1957, 67) sind nach den angegebenen Maßen größer als die Untermaßfelder Reste. Hier konnten folgende Maße genommen werden:

IQW 1984/20221 (Mei. 19741) – DMD: 5,1 mm; DLB: 7,1 mm

IQW 1994/24539 (Mei. 24 068) – DMD: 5,3 mm; DLB: 7,2 mm

Dagegen sind die Incisiven aus dem Oberpleistozän von Burgtonna mit DMD-Werten zwischen 4,2 und 5,2 mm ($x = 4,9$ mm; $n = 4$) und DLB zwischen 5,1 mm und 6,1 mm ($x = 5,67$ mm; $n = 4$) vor allem im lingual-buccalen Durchmesser deutlich kleiner.

¹ Für entsprechende Hinweise danke ich Herrn Prof. Dr. O. Fejfar (Prag).

Da zur eindeutigen Klärung der taxonomischen Zuordnung dieses wenige Material jedoch nicht ausreicht, werden die Untermaßfelder Stücke vorerst nur generisch als *Hystrix* sp. bestimmt. Aufgrund der nahezu identischen Maße kann angenommen werden, daß beide Untermaßfelder *Hystrix*-Incisiven zu einem Individuum gehören. Im Fundgut dieser Lokalität liegen außerdem mehrere benagte Großsäugerknochen vor, deren Breite der Nagefacetten (Facetten-Segmente) auf die Schädelgröße von *Hystrix* als Erzeuger schließen läßt (Maul, in diesem Band).

- Familie Gliridae Thomas, 1897
- Unterfamilie Glirinae Thomas, 1897
- Gattung *Glis* Brisson, 1762
- Glis sackdillingensis* (Heller, 1930)
- (Tab. 24; Abb. 27-30)

Material:

4 I^{sup}-Fragmente: IQW 1991/23 718 (Mei. 23 247), IQW 1991/23 719 (Mei. 23 248), IQW 1991/23 720 (Mei. 23 249), IQW 1991/23 721 (Mei. 23 250), 1 I_{inf}-Fragment IQW 1991/23 722 (Mei. 23 251), 2 M₁ sin.: IQW 1985/20 960 (Mei. 20 479), IQW 1983/18 727 (Mei. 18 247), 1 M₃ dex. IQW 1985/20 961 (Mei. 20 480).

Beschreibung:

Alle Incisiven besitzen einen längsovalen Querschnitt. An den M₁ sind beide Wurzeln in Längsrichtung abgeflacht. Die stark brachyodonte Krone weist occlusal einen fast rechteckigen Umriß auf, vorn etwas

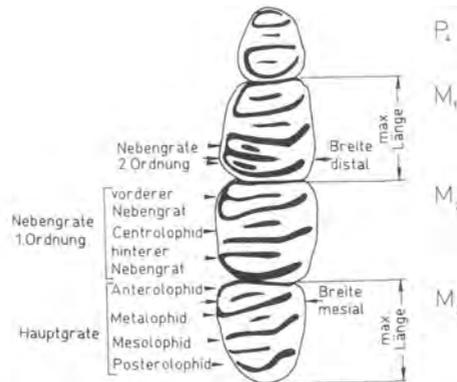


Abb. 27 Gliridae, Lage der Meßpunkte. Rechte untere Zahnreihe von occlusal.

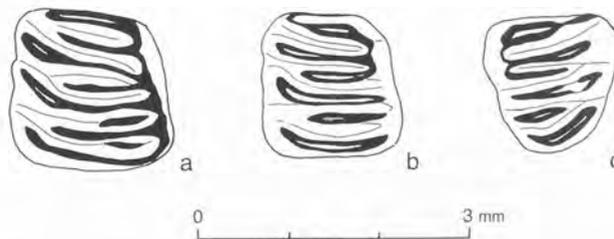


Abb. 28 *Glis sackdillingensis* (Heller, 1930), Untermaßfeld. – a M₁ sin. IQW 1983/18727 (Mei. 18 247). – b M₁ sin. IQW 1985/20960 (Mei. 20 479). – c M₃ dex. IQW 1985/20961 (Mei. 20 480). – Alle von occlusal.

Biostratigraphisches Alter	taxonomische Zuordnung (nach zitiertem Autor)	Herkunft	M ₁								M ₃							
			Länge				Breite distal				Länge				Breite mesial			
			n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}
rezent	<i>Glis glis</i>	Kroatien ⁸	11	2,00	2,16	2,30	11	1,95	2,15	2,25	11	2,00	2,24	2,40	11	1,80	2,04	2,20
rezent	<i>Glis glis</i>	Deutschland ⁸	24	1,80	2,00	2,10	24	1,85	1,98	2,10	23	2,00	2,10	2,30	23	1,80	1,89	2,15
rezent	<i>Glis glis</i>	Polen ⁷	50	1,88	2,00	2,12	50	1,84	1,94	2,04	54	1,95	2,09	2,20	54	1,73	1,87	1,92
Biharium	<i>Glis glis</i>	Süßenborn ¹	1		2,20		1		1,90									
Biharium	<i>Glis sackdillingensis</i> ^T	Sackdillingen ²	6	1,80	1,83	1,95	6	1,65	1,70	1,80	5	1,62	1,71	1,86	5	1,53	1,61	1,77
Biharium	<i>Glis cf. sackdillingensis</i>	Kövesvárad ⁴	10	1,55	1,64	1,73	11	1,47	1,57	1,70	5	1,58	1,65	1,72	5	1,24	1,42	1,54
Biharium	<i>Glis sackdillingensis</i>	Podumci ¹⁶	1		1,89		1		1,79									
Biharium	<i>Glis sackdillingensis</i>	Untermaßfeld ⁸	2	1,68	1,77	1,85	2	1,61	1,73	1,85	1	1,57			1	1,54		
Biharium	<i>Glis minor</i>	Les Valerots ⁵	2	1,48	1,52	1,56	2	1,47	1,50	1,52	1	1,43			1	1,26		
Biharium	<i>Glis antiquus</i> ^T	Betfia 2 ³	1		1,70		1		1,80		1	1,40			1	1,40		
Biharium	<i>Glis sackdillingensis</i>	Kozi Grzbiet ⁷	122	1,65	1,81	1,95	122	1,57	1,72	1,83	94	1,65	1,83	1,97	94	1,45	1,61	1,71
Biharium	<i>Glis sackdillingensis</i>	Zalesiaki 1 ⁷	5	1,61	1,71	1,78	5	1,54	1,70	1,80	1	1,65			1	1,59		
Villányium	<i>Glis minor</i>	Ręb. Królewsk. 1A ⁷	25	1,48	1,59	1,73	25	1,36	1,51	1,66	2	1,46	1,52	1,58	2	1,30	1,38	1,45
Ruscinium	<i>Glis minor</i>	Węże 1 ⁷	19	1,42	1,55	1,69	19	1,29	1,43	1,59	6	1,41	1,51	1,58	6	1,29	1,38	1,44

Tab. 24 Maße unterer Molaren fossiler und rezenter Serien verschiedener Arten der Gattung *Glis* (in mm; Meßpunkte s. Abb. 27). – Werte nach: ¹ Soergel 1919, 70; ² Heller 1930, 282; ³ Kormos 1930, 242; ⁴ Jánossy 1963, 127; ⁵ Chaline 1972 Tab. 74; ⁶ Malez u. Rabeder 1984, 455; ⁷ Daoud 1993, 206, 208; ⁸ eigenen Messungen. – ^T Typusexemplar bzw. Exemplar aus der Typuslokalität.

schmäler als hinten. Den fünf Hauptgraten (Antero-, Meta-, Centro-, Meso- und Posterolophid) sind je zwei Nebengrate 1. Ordnung zwischengelagert (zwischen Antero- und Metalophid und zwischen Meso- und Posterolophid). An einem M₁ [IQW 1983/18727 (Mei. 18 247)] befindet sich vor und hinter dem hinteren Nebengrat je ein Nebengrat 2. Ordnung. Antero-, Meta- und Centrolophid sowie der vordere Nebengrat sind bei beiden Exemplaren sämtlich am Metaconid lingual angeschlossen. Am vorderen Abschnitt des durch eine Kerbe geteilten Entoconids inseriert das Mesolophid, am hinteren Abschnitt sind hinterer Nebengrat und Posterolophid verbunden. Die Nebengrate 2. Ordnung mesial und distal des hinteren Nebengrates haben keine Verbindung zum Entoconid. Am M₁ IQW 1985/20960 (Mei. 20 479) ist der vordere Nebengrat am buccal gerichteten Ende mit dem Anterolophid verbunden. Am M₃ ist die vordere Wurzel abgeflacht, die hintere zylindrisch. Die Kaufläche hat einen trapezförmigen Umriss. Der Zahn besitzt fünf Haupt- und zwei Nebengrate. Antero-, Meta- und Centrolophid sowie der vordere Nebengrat sind am Metaconid lingual angeschlossen. Der vordere Nebengrat ist am buccal gerichteten Ende mit dem Anterolophid verbunden. Mesolophid, hinterer Nebengrat und Posterolophid besitzen lingual keinen Kontakt.

Taxonomische Zuordnung:

Zahnumriß sowie Form, Anzahl und Lage der einzelnen Grate sind typisch für die Gattung *Glis*. Die Verwendung dieses Namens anstelle von *Myoxus* Zimmermann, 1789, erfolgt nach Opinion 1894 der ICZN (Anonymus 1998). Im Pliozän und Quartär kommen mit *Glis minor* Kowalski, 1956, *Glis sackdillingensis* (Heller, 1930) sowie dem auch rezent auftretende *Glis glis* (Linnaeus, 1766) drei Arten vor, die wahrscheinlich eine gemeinsame Stammeslinie repräsentieren (Nadachowski u. Daoud 1995, 142). *Glis antiquus* Kormos, 1930, wird als Synonym von *Glis sackdillingensis* betrachtet.

Daoud (1993) sowie Nadachowski u. Daoud (1995, 147) stellten an umfangreichem polnischen Material einen sukzessiven Trend in den Häufigkeiten bestimmter Morphotypen fest, die anhand der Form der Schmelzgrate auf der Kaufläche, der Art ihrer Verbindung und des Auftretens von Extragraten definiert sind. Die Entwicklung vollzieht sich von relativ komplizierten zu einfacheren Morphotypen mit weniger Extrarippen (Nadachowski u. Daoud 1995, 142). Diese Veränderungen sind während Plio- und Pleistozän nach den genannten Autoren am M² besser als bei den übrigen Molaren zu verfolgen.

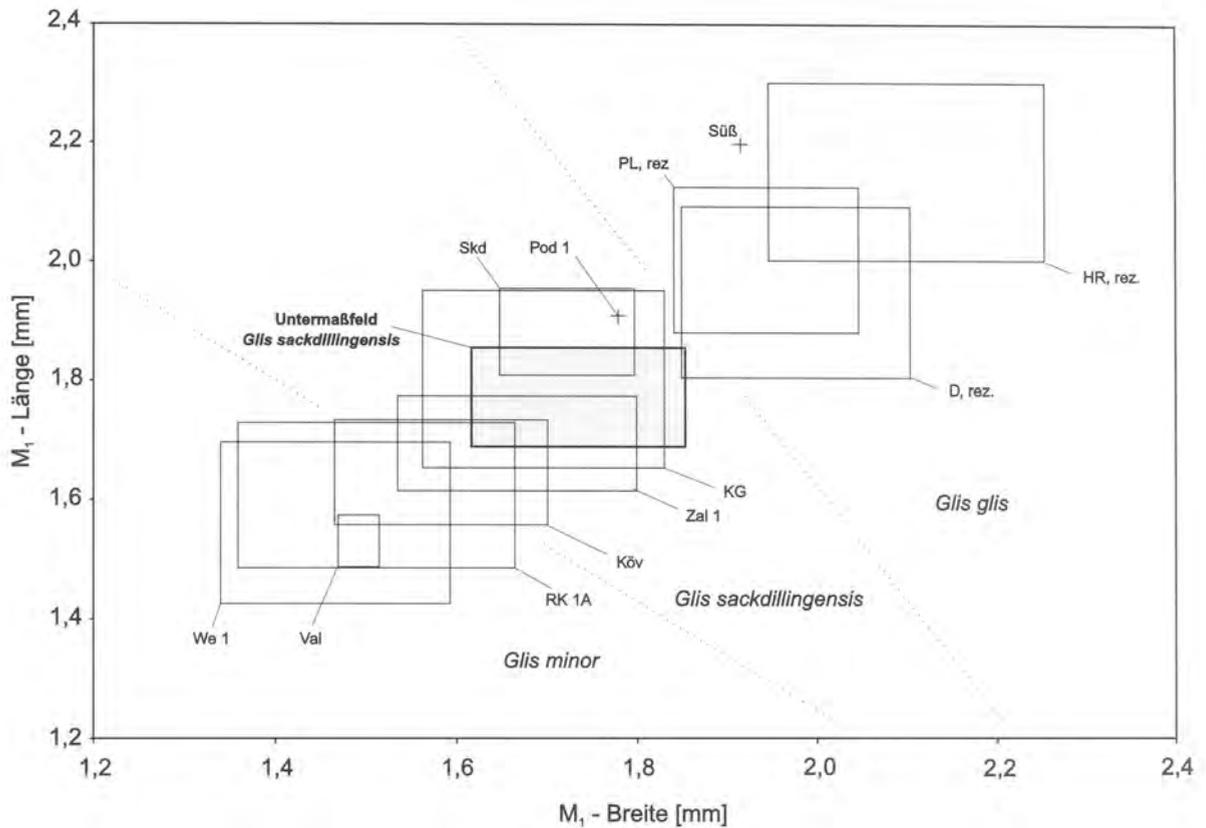


Abb. 29 Längen- und Breitenmaße des M_1 fossiler und rezenter Serien verschiedener Arten der Gattung *Glis* (in mm; Meßpunkte s. Abb. 27; Maße Tab. 24). – Abkürzungen: KG: Kozi Grzbiet; Köv: Kövesvárad; Pod 1: Podumci 1; RK 1A: Rębielice Królewskie 1A; Skd: Sackdillingen; Süß: Süßenborn; Val: Les Valerots; We 1: Węże 1; Zal 1: Zalesiaki 1.

Von Untermaßfeld ist kein M^2 nachgewiesen. Die beiden M_1 sind dem Morphotyp 1 im Sinne von Daoud (1993, 205: jeweils lingual verbundenes Antero- und Metalophid sowie Meso- u. Posterolophid) am ähnlichsten, doch mit dem Unterschied, daß bei unseren Funden Anterolophid, vorderer Nebengrat und Centrolophid lingual verschmolzen sind und einer der beiden M_1 zwei Nebengrate 2. Ordnung besitzt. Im Sinne der oben erwähnten Tendenzen zur Vereinfachung der Grate sollte dieses Merkmal als urtümlich interpretiert werden. Andererseits sind diese Nebengrate offenbar extrem selten, denn in dem von Daoud (1993) analysierten umfangreichen Material kommen sie nicht vor. Der Untermaßfelder M_3 ist ebenfalls am ehesten mit Morphotyp I bei Daoud (1993, 207) vergleichbar. Doch auch hier treten kleinere Differenzen auf, denn bei unserem Fund ist das Anterolophid mit vorderem Nebengrat sowohl lingual als auch buccal und mit Centrolophid lingual verschmolzen, der hinterer Nebengrat liegt frei. Insgesamt ist sowohl bei den M_1 als auch bei den M_3 in allen plio- und pleistozänen Fundstellen Polens jeweils der Morphotyp I die jeweils häufigste Variante für alle drei *Glis*-Arten (Daoud 1993, 205-206). Das Vorkommen von diesem Morphotyp weitgehend entsprechenden Formen in Untermaßfeld führt uns deshalb bislang weder zu weitergehenden taxonomischen noch stratigraphische Schlüssen.

Die metrischen Differenzen zwischen den genannten drei Arten sind relativ deutlich erkennbar (Heller 1930, 282; Dehm 1962, 46; Jánossy 1963, 126; Kowalski 1963, 556; Koenigswald 1971, 121, u.a.), wobei sich die zahnmorphologische Evolution in einer sukzessiven Größenzunahme der Molaren äußert (vgl. Jánossy 1969b, 580-581). Auch dies ist an umfangreicheren Serien des M^2 am deutlichsten nachvollziehbar (Nadachowski u. Daoud 1995, 142).

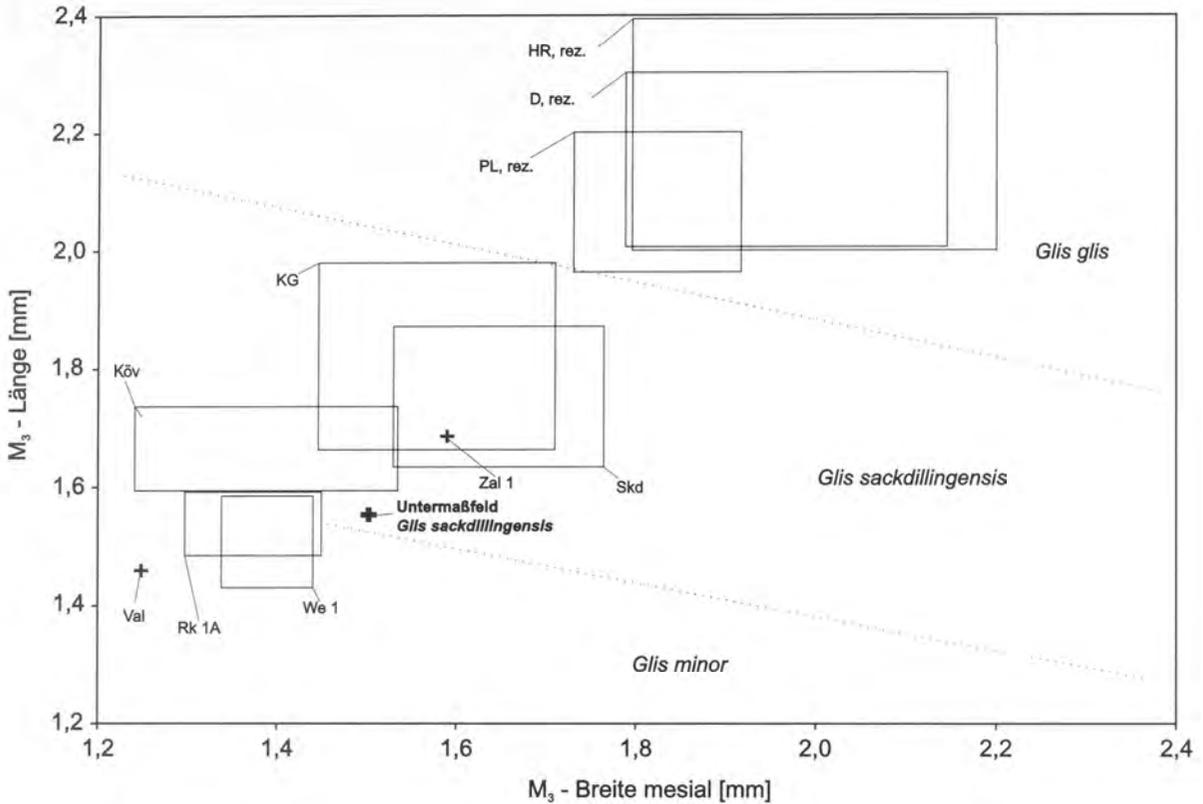


Abb. 30 Längen- und Breitenmaße des M_3 fossiler und rezenter Serien verschiedener Arten der Gattung *Glis* (in mm; Meßpunkte s. Abb. 27; Maße Tab. 24). – Abkürzungen: Kozi Grzbiet; Köv: Kövesvárad; RK 1A: Rębielice Królewskie 1A; Skd: Sackdillingen; Val: Les Valerots; We 1: Węże 1; Zal 1: Zalesiaki 1.

Diese Entwicklung ist auch an den M_1 und M_3 zu verfolgen, wengleich nicht für alle in den Vergleich einbezogenen Funde die relative stratigraphische Abfolge mit den Zahnmaßen eindeutig korrespondiert (Abb. 29, 30). So liegen z.B. aus Les Valerots und Kövesvárad Molaren vor, die sogar deutlich kleiner sind als entsprechende Zähne stratigraphisch älterer Fundstellen. Hiervon unberührt steht allerdings eine Zuordnung der Untermaßfelder Funde zu *Glis sackdillingensis* außer Zweifel. Sie sind deutlich kleiner als die Molaren von Sackdillingen und Süßenborn, was auf ihr höheres stratigraphisches Alter hinweisen dürfte.

- Familie Cricetidae Rochebrune, 1883
- Unterfamilie Cricetinae Murray, 1866
- Gattung *Cricetus* Leske, 1779
- Cricetus* cf. *runtonensis* Newton, 1909
- (Tab. 25-26; Abb. 31-34)

Material:

1 M^1 sin. IQW 1983/18788 (Mei. 18308), 1 M^1 -Fragment sin. IQW 1984/19760 (Mei. 19280), 2 M^2 dex.: IQW 1983/18736 (Mei. 18256), IQW 1985/20425 (Mei. 19945), 1 M_1 -Fragment sin. IQW 1984/19761 (Mei. 19281), 1 M_2 sin. IQW 1983/18780 (Mei. 18300), 1 Molaren-Fragment IQW 1991/23791 (Mei. 23319).

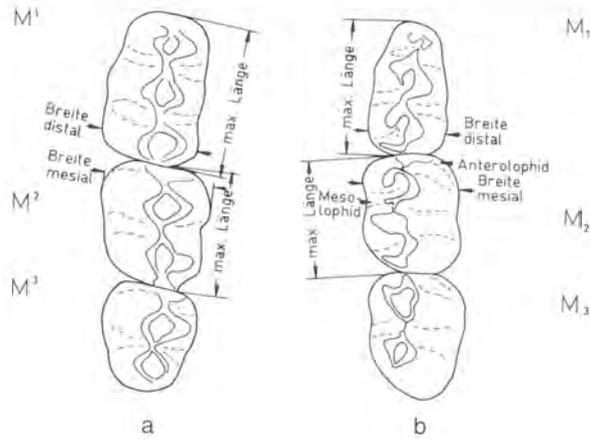


Abb. 31 Cricetidae, Lage der Meßpunkte. – a Rechte obere Zahnreihe. – b Rechte untere Zahnreihe. – Beide von occlusal.

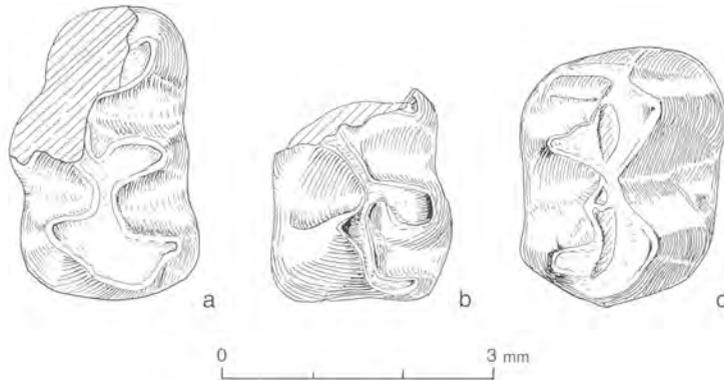


Abb. 32 *Cricetus* cf. *runtonensis* Newton, 1909, Untermaßfeld. – a M¹-Fragment sin. IQW 1983/18788 (Mei. 18308).
b M₁-Fragment sin. IQW 1984/19761 (Mei. 19281). – c M² dex. IQW 1983/18736 (Mei. 18256). – Alle von occlusal.

Beschreibung:

Die meisten Zahnreste liegen in zerbrochenem oder stark abgekauem Zustand vor. An allen Molaren sind mehr oder weniger deutliche Rautentrichter zwischen den Höckerpaaren erkennbar. Die M¹ und M₁ besitzen je drei, M² und M₂ je zwei Höckerpaare. Das vordere Paar des M¹ ist nur wenig schmaler als das mittlere. Der Zahn weist einen welligen Kronenumriß auf, da das vordere und hintere Tuberkelpaar gegenüber dem mittleren buccal versetzt ist. Am M₁-Fragment konvergieren die Seitenränder in mesialer Richtung. Accessorische Grate sind nur am Hinterabschnitt eines wenig abgekauem M² erkennbar. Soweit erhalten, sind die Wurzeln ausgesprochen lang und kräftig.

Taxonomische Zuordnung:

Die Molarenreste zeigen die für Cricetinae typische Höckerausstattung und Rautenbildung. Aufgrund der innerhalb der gesamten Gruppe relativ einheitlichen Morphologie werden die quartären Hamster vorwiegend nach ihren Dimensionen unterschieden. In den entsprechenden Zahnmaßen übertreffen unsere Funde *Cricetus cricetus* (Linnaeus, 1758), *Cricetus praeglacialis* (Schaub, 1930) (Tab. 26) sowie die noch kleineren Taxa *Cricetus nanus* (Schaub, 1930) und *Allocrietus*. Funde, die größer sind als der rezente *Cricetus cricetus*, werden als Riesenhamster bezeichnet.

Biostratigraphisches Alter	taxonomische Zuordnung (nach zitiertem Autor)	Herkunft	M ¹ -M ³ coronar				M ¹				M ²							
							Länge		Breite distal		Länge		Breite mesial					
			n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}
rezent	<i>Cricetus cricetus</i>	Deutschland ³																
rezent	<i>Cricetus cricetus</i>	Polen ⁵⁾	63	7,40	7,79	8,29	97	2,95	3,16	3,52	96	1,89	2,05	2,22	90	2,40	2,59	2,90
Toringium	<i>C. frumentarius major</i> ⁷	Vypustek ¹	1	(9,50) ⁷														
Toringium	<i>Cricetus major</i>	Taubach ⁴	1	9,20			2	3,70	3,75	3,80	1	2,40			2	2,90	2,95	3,00
Toringium	<i>C. cricetus runtonensis</i>	Uppony/Sch. 10 ⁷					1	3,77			1	2,28			1	3,43		
Toringium	<i>Cricetus major</i>	Petersbuch ³					15	3,72	3,96	4,13	15	2,42	2,51	2,60	28	3,10	3,28	3,40
Biharium	<i>Cricetus runtonensis</i>	Kozi Grzbiet ⁶					22	3,25	3,48	3,75	22	1,92	2,27	2,46	29	2,52	2,92	3,24
Biharium	<i>Cricetus runtonensis</i> ^T	West Runton ^{1,7}	1	9,30			1	3,55			1	2,15			1	2,90		
Biharium	<i>C. cricetus runtonensis</i>	Villány 8 ⁷					32	2,86	3,11	3,43	32	1,96	2,07	2,14	17	2,43	2,51	2,68
Biharium	<i>Cricetus cf. runtonensis</i>	Untermaßfeld ³					2	3,36	3,41	3,45	2	2,10	2,12	2,13	1	2,86		
Biharium	<i>Cricetus runtonensis</i>	Zalesiaki 1 ⁶					7	3,25	3,46	3,71	6	2,14	2,23	2,33	4	2,65	2,75	2,83

Tab. 25 Maße oberer Molaren fossiler und rezenter Serien verschiedener Arten der Gattung *Cricetus* (in mm; Meßpunkte s. Abb. 31). – Werte nach: ¹ Woldrich 1881, 30, 31; ² Newton 1909, 112; ³ Fahlbusch 1976, 75; ⁴ Heinrich u. Jánossy 1977, 403; ⁵ Pradel 1985, Tab. 1; ⁶ Pradel 1988, 272, 274, 275; ⁷ eigenen Messungen. – () M¹-M³ Länge alveolar; ^T Typusexemplar bzw. Exemplar aus der Typuslokalität.

Biostratigraphisches Alter	taxonomische Zuordnung (nach zitiertem Autor)	Herkunft	M ₁ -M ₃ coronar				M ₁				M ₂							
							Länge		Breite distal		Länge		Breite mesial					
			n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}
rezent	<i>Cricetus cricetus</i>	Deutschland ³																
rezent	<i>Cricetus cricetus</i>	Polen ⁷	75	7,80	8,09	8,65	86	2,7	3,03	3,35	86	1,65	1,80	2,01	84	2,43	2,61	2,88
Toringium	<i>C. frumentarius major</i> ^T	Vypustek ¹	2	9,80	9,95	10,10												
Toringium	<i>C. cricetus runtonensis</i>	Uppony/Schicht 10 ⁷					2	3,01	3,40	3,79	2	1,72	2,02	2,32				
Toringium	<i>Cricetus major</i>	Petersbuch ⁶					18	3,55	3,73	3,97	18	1,98	2,17	2,37	23	3,10	3,20	3,32
Biharium	<i>Cricetus runtonensis</i>	Kozi Grzbiet ⁶	3	8,98	9,04	9,11	31	3,01	3,35	3,74	28	1,80	1,94	2,10	27	2,60	2,84	3,09
Biharium	<i>C. cricetus praeglacialis</i>	Villány 8 ⁷					3	2,70	2,86	3,04	3	1,58	1,67	1,74				
Biharium	<i>C. cricetus runtonensis</i>	Villány 8 ⁷					23	2,78	2,98	3,21	23	1,75	1,87	2,07	25	2,32	2,54	2,78
Biharium	<i>Cricetus runtonensis</i>	Hohensülzen ⁵										1	2,80		1	2,40		
Biharium	<i>Cricetus cf. runtonensis</i>	Untermaßfeld ³										1	2,80		1	2,24		
Biharium	<i>Cricetus runtonensis</i>	Zalesiaki 1 ⁶	1	9,37			3	2,98	3,36	3,64	3	1,82	1,92	2,04	3	2,60	2,77	2,93
Biharium	<i>Cricetus major</i>	Holštejn ²					7	3,00	3,60		7	1,90	2,30					
Biharium	<i>Cricetus c. praeglacialis</i>	Berfia 2 ⁹					1	3,03			1	1,78			1	2,32		
Biharium	<i>Cricetus runtonensis</i>	Kadzielnia ¹					1	3,40			1	2,03			1	3,05		

Tab. 26 Maße unterer Molaren fossiler und rezenter Serien verschiedener Arten der Gattung *Cricetus* (in mm; Meßpunkte s. Abb. 31). – Werte nach: ¹ Liebe 1879, 481; ² Musil 1966, 146; ³ Fahlbusch 1969, 120, 123; ⁴ Chaline 1972, 337, Tab. 88; ⁵ Storch et al. 1973, 317; ⁶ Fahlbusch 1976, 75; ⁷ Pradel 1985, Tab. 1; ⁸ Pradel 1988, 272, 274, 275; ⁹ eigenen Messungen. – ^T Typusexemplar bzw. Exemplar aus der Typuslokalität.

Bisher wurden zwei pleistozäne Riesenhamsterarten beschrieben. Über ihre taxonomische Beurteilung herrscht keine einheitliche Auffassung. *Cricetus major* Woldrich, 1881, zunächst unter dem Namen *Cricetus frumentarius major* eingeführt, wurde aus der toringischen (wahrscheinlich spät-eemzeitlichen) Fundstelle Vypustek aufgrund seiner im Vergleich zum rezenten *Cricetus cricetus* größeren Abmessungen aufgestellt (Woldrich 1881, 31). *Cricetus runtonensis* Newton, 1909, ursprünglich *Cricetus vulgaris runtonensis*, wurde erstmals in der biharischen Lokalität West Runton, der Typuslokalität des Cromerian, nachgewiesen. Charakteristisch für diese Art sollten die im Vergleich zum Exemplar aus Vypustek noch größere Oberkiefer-Zahnreihenlänge sowie der wellenförmige Umriß des M¹ sein (Newton 1909, 110-112). Der Vergleich beruhte auf jeweils nur einem Oberkieferbruchstück aus Vypustek und West Runton.

Auch in der Folgezeit fand bei der Beurteilung der Cricetinen-Funde allein die Länge der gesamten Zahnreihe Berücksichtigung. So stellte Schaub ausschließlich anhand der Länge der Unterkieferzahnreihen, die folgenden, gut abgrenzbare Größenklassen repräsentierenden Unterarten auf: die kleine Form *Cricetus cricetus nanus*, den mittelgroßen *Cricetus cricetus praeglacialis* und den großen *Cricetus*

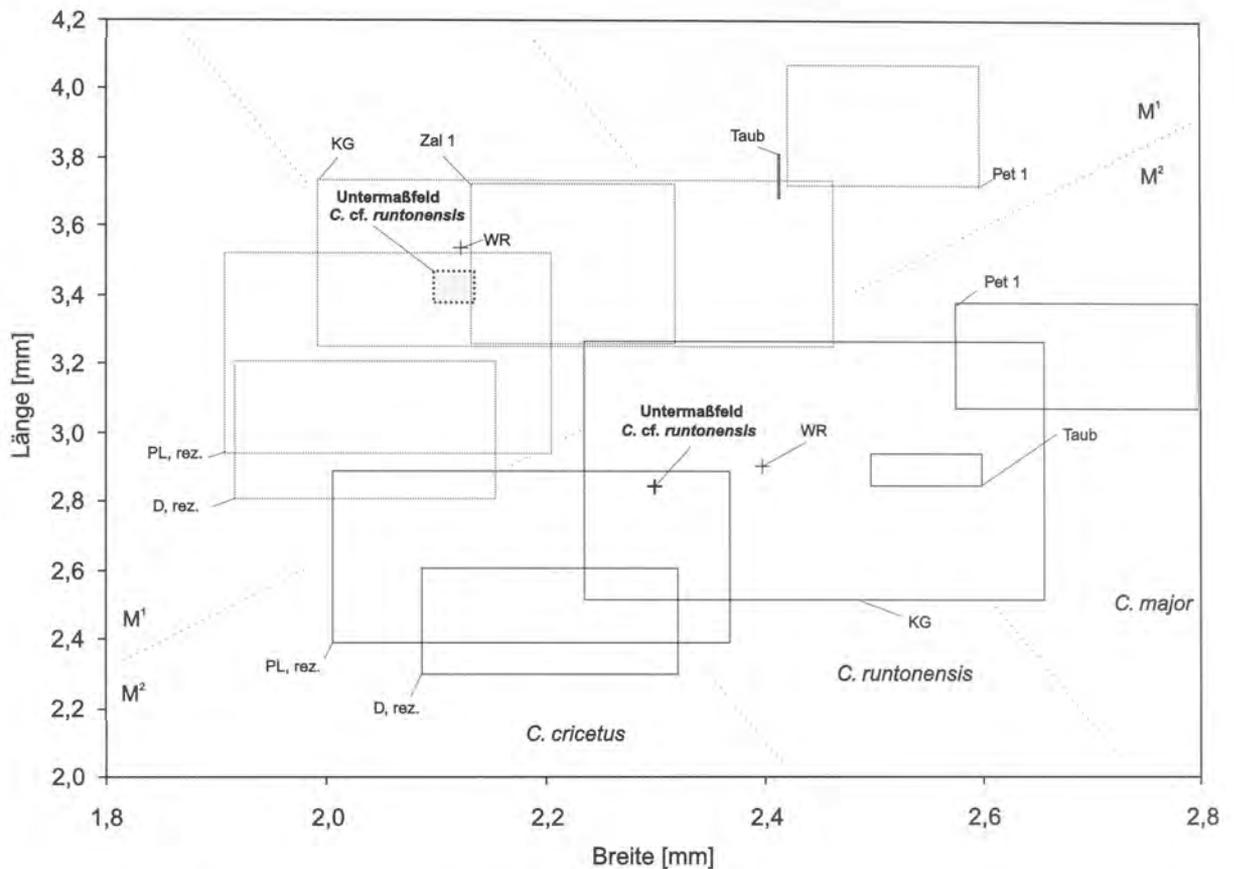


Abb. 33 Längen- und Breitenmaße oberer Molaren fossiler und rezenter Serien verschiedener Arten der Gattung *Cricetus* (in mm; Meßpunkte s. Abb. 31; Maße Tab. 25). – Abkürzungen: KG: Kozi Grzbiet; Pet 1: Petersbuch 1; Taub: Taubach; WR: West Runton; Zal 1: Zalesiaki 1.

cricetus major, der durch Molarenreihen von über 9mm gekennzeichnet ist (Schaub 1930, 27-28). Da die genannten Taxa in verschiedenen Fundstellen sympatrisch auftreten, müssen sie als eigene Arten betrachtet werden.

Auch Fahlbusch (1976) faßte sowohl die toringischen als auch die biharischen Riesenhamster gemeinsam in der Art *Cricetus major* zusammen. Im Rahmen der Untersuchung der *Cricetus*-Funde von Petersbuch stellte er außerdem fest, daß der wellenförmige Umriß des M¹ offenbar bei allen Riesenhamstern auftritt. Weiterhin verwies er auf deutliche accessorische Grate im Petersbacher Material, vor allem zwischen vorderem und hinterem Höckerpaar des M² (Fahlbusch 1976, 77).

Pradel (1985, 41-47) vertrat die Auffassung, daß es sich bei *Cricetus major* um keine valide Art handelt, da einige Maße der Exemplare der Typuslokalität Vypustek im Variationsbereich des rezenteren *Cricetus cricetus* liegen. Andererseits sind die von ihm selbst angegebenen Werte für die Länge der Unterkieferzahnreihen von rezenteren *Cricetus cricetus* aus Polen deutlich kleiner als an den Stücken aus Vypustek (Tab. 25). Wir können daher der Ansicht Pradels nicht zustimmen.

Im Gegensatz zum Vergleich der gesamten Zahnreihen zeigen die Maße der einzelnen Zähne, daß sowohl die Molaren von West Runton als auch die der biharischen Lokalitäten Kozi Grzbiet, Zalesiaki 1, Holštejn, Kadzielnia usw. kleiner sind als die toringischen Funde. Diese Größenunterschiede sprechen für die Trennung einer biharischen Art *Cricetus runtonensis* von einem nur im Toringium auftretenden *Cricetus major*. Allerdings muß einschränkend gesagt werden, daß uns aus toringischen Fundstellen Werte einzelner Zähne nur von Taubach, Petersbuch und Uppony vorliegen. Das letztlich entscheidenden

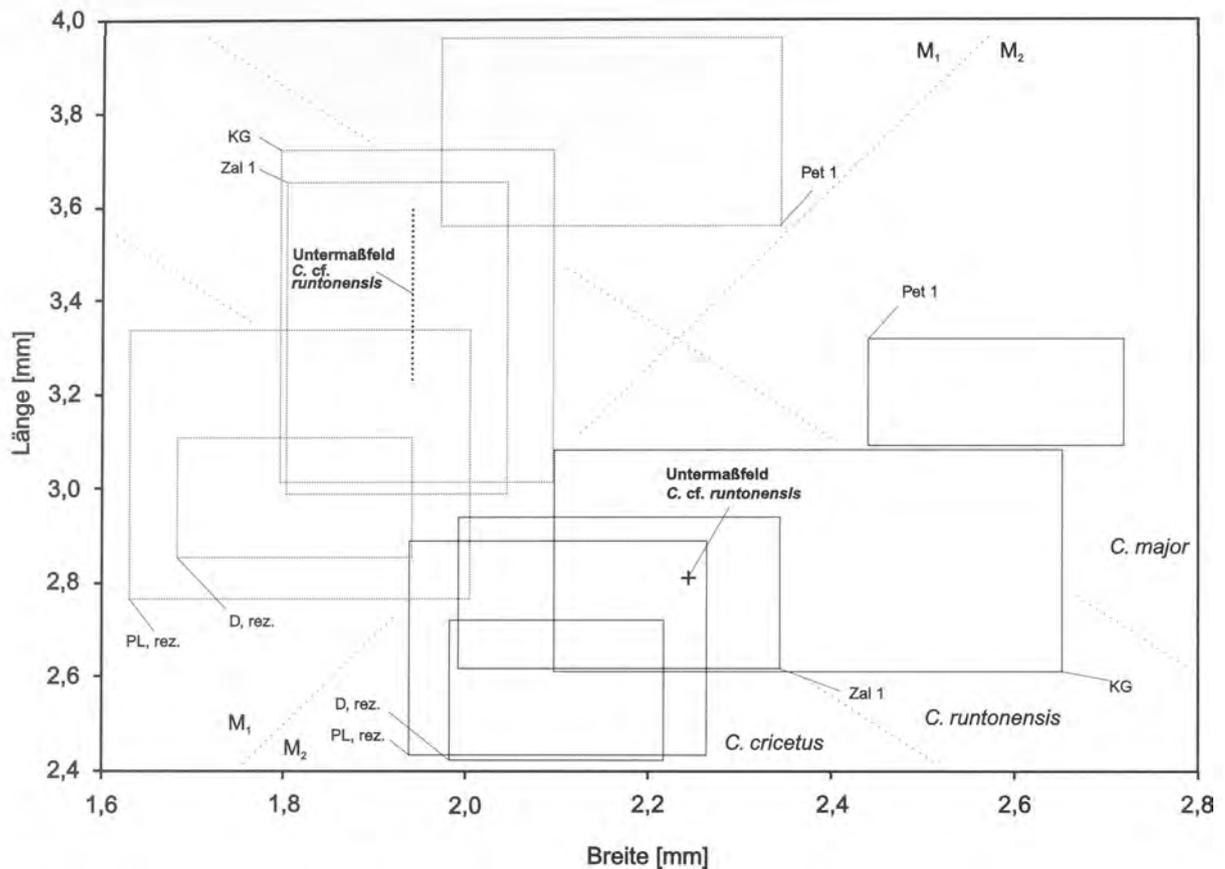


Abb. 34 Längen- und Breitenmaße unterer Molaren fossiler und rezenter Serien verschiedener Arten der Gattung *Cricetus* (in mm; Meßpunkte s. Abb. 31; Maße Tab. 26). – Abkürzungen: KG: Kozi Grzbiet; Pet 1: Petersbuch 1; Zal 1: Zalesiaki 1.

de Typusmaterial von *Cricetus major* ist nach Fahlbusch (1976, 78) wahrscheinlich verloren gegangen. In jedem Fall stimmen die Molarenreste von Untermaßfeld eher mit den biharischen Funden von West Runton, Kozi Grzbiet und Zalesiaki 1 überein und sind kleiner als die toringischen Funde von Petersbuch, Uppony und Taubach. Sie weichen auch morphologisch von *Cricetus major* durch das Fehlen deutlicher Extragate ab. Daher stehen sie offensichtlich den als *Cricetus runtonensis* beschriebenen biharischen Formen näher. Da aber bisher noch nicht geklärt ist, ob die beiden Riesenhamsterarten wirklich zu trennen sind, werden unsere Funde als *Cricetus cf. runtonensis* bezeichnet.

- Familie Arvicolidae Gray, 1821
- Unterfamilie Arvicolinae Gray, 1821
- Tribus Clethrionomyini Hooper et Hart, 1962
- Gattung *Clethrionomys* Tilesius, 1850
- Clethrionomys cf. hintonianus* Kretzoi, 1958
- (Tab. 27; Abb. 35-37)

Material:

2 M₁ dex.: IQW 1983/18737 (Mei. 18257), IQW 1984/19764 (Mei. 19284).

Beschreibung:

Beide M₁ besitzen Wurzeln und Kronenzement. Die vorderen Schmelzkanten sind jeweils schmaler als die hinteren. Das Schmelzmuster läßt an den vorderen Schmelzkanten, auf Radial- und Lamellen-

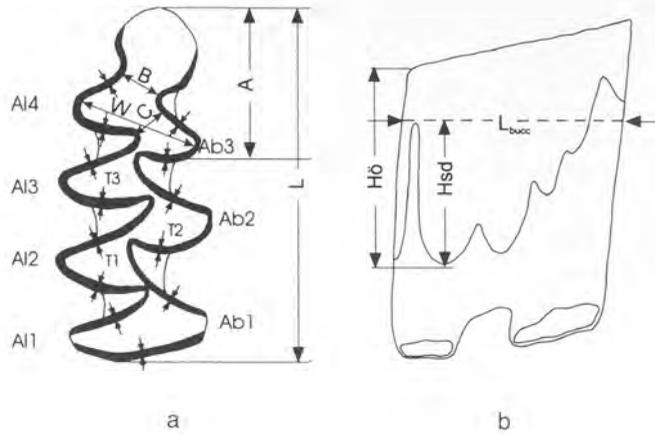


Abb. 35 Arvicolidae, M₁ dex., Lage der Meßpunkte. – a Von occlusal. – b Von buccal. – Abkürzungen: A: Länge des Anteroconid-Komplexes; Ab1 bis Ab3: buccale Anticlinale 1 bis 3; Al1 bis Al4: linguale Anticlinale 1 bis 4; B: minimaler Abstand zwischen den Synklinalen Sb3/Sl4 (ohne Zahnschmelz); C: minimaler Abstand zwischen den Synklinalen Sb3/Sl3 (ohne Zahnschmelz); H₀: Kronenhöhe distal; Hsd: Höhe des Hyposinuoids; L: Länge occlusal; L_{bucc}: Länge buccal (rechtwinklig zur distalen Kante des Zahnes gemessen); T1 bis T3: Dentindreiecke 1 bis 3; W: maximaler Abstand zwischen den Antiklinalen T4-T5 (ohne Zahnschmelz). Meßstrecken: A, B, C, L und W nach Van der Meulen (1973). – Bezeichnung der Antiklinalen und Synklinalen sowie der Sinuide nach Rabeder (1981).

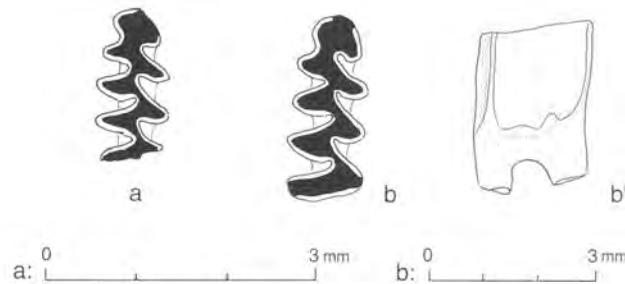


Abb. 36 *Clethrionomys* cf. *hintonianus* Kretzoi, 1958, Untermaßfeld. – a M₁ dex. IQW 1984/19764 (Mei. 19284). – b, b' M₁ dex. IQW 1983/18737 (Mei. 18257). – a, b Von occlusal; b' von buccal.

Biostratigraphisches Alter	taxonomische Zuordnung (nach zitiertem Autor)	Herkunft	Länge			
			n	x _{min}	x	x _{max}
rezent	<i>Clethrionomys rutilus</i>	Finnland ⁶	50	1,77	2,06	2,30
rezent	<i>Clethrionomys rufocanus</i>	Finnland ⁶	50	1,95	2,45	3,01
rezent	<i>Clethrionomys glareolus</i>	Norddeutschland ⁶	26	1,91	2,38	2,50
Toringium	<i>Clethrionomys acrorhiza</i> ^T	Brasov ¹	2		2,25	
Biharium	<i>Clethrionomys</i> cf. <i>hintonianus</i>	Voigtstedt ⁶	2	2,08	2,11	2,13
Biharium	<i>Clethrionomys glareolus</i>	Hohensülzen ²	16	2,00	2,20	2,40
Biharium	<i>Clethrionomys</i> cf. <i>hintonianus</i>	Untermaßfeld ⁶	2	ca. 1,90		2,10
Biharium	<i>Clethrionomys sokolovi</i> ^T	Nogajsk ⁵	5	2,15	2,27	2,40
Biharium	<i>Clethrionomys hintonianus</i>	Deutsch-Altenburg 4B ³	36	2,02	2,30	2,53
Biharium	<i>Clethrionomys hintonianus</i>	Deutsch-Altenburg 2C1 ³	62	2,07	2,21	2,39
Villányium	<i>Clethrionomys kretzoi</i>	Schernfeld ⁴	40	1,89	2,13	2,30

Tab. 27 Länge des M₁ verschiedener Arten der Gattung *Clethrionomys* (in mm; Meßpunkte s. Abb. 35). – Werte nach: ¹ Kormos 1933, 7; ² Storch et al. 1973, 319; ³ Rabeder 1981, 250; ⁴ Carls u. Rabeder 1988, 156; ⁵ Rekovec 1994, 75; ⁶ eigenen Messungen. – ^T Typusexemplar bzw. Exemplar aus der Typuslokalität.

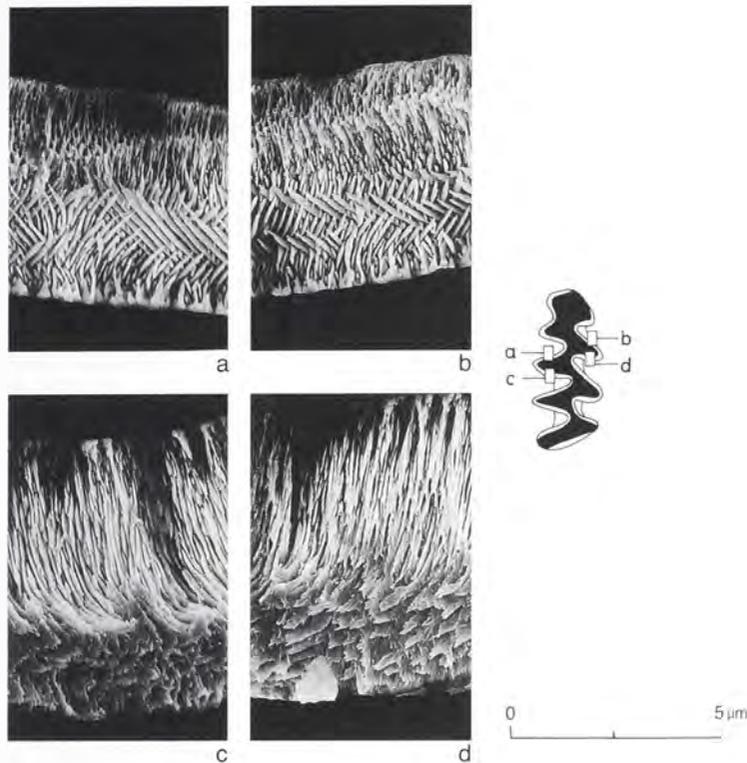


Abb. 37 *Clethrionomys cf. hintonianus* Kretzoi, 1958, Untermaßfeld. M₁-Schmelzmuster. An den vorderen Schmelzkanten (a, b) folgt auf Radial- und Lamellenschmelz distal eine zweite, dünnere Schicht Radialschmelz. An den hinteren Schmelzkanten (c, d) nimmt Radialschmelz über die Hälfte der Schmelzbandbreite ein, distal folgt Tangentialschmelz.

schmelz folgend, distal eine zweite, dünnere Schicht Radialschmelz erkennen. An den hinteren Schmelzkanten nimmt Radialschmelz über die Hälfte der Schmelzbandbreite ein, distal folgt Tangentialschmelz. Die Hauptsinuide (Anterosinuid, Hyposinuid, Hyposinulid) sind sehr hoch, ihre Spitzen bereits abgekaut. Beide M₁ besitzen je vier linguale und vier buccale Antiklinalen. Die Dreiecke T1-T4 sind nicht vollständig voneinander getrennt. Zwischen T4 und T5 sowie zwischen T5 und der Vorderkappe besteht eine breite Konfluenz. Synklinale S13 ist nicht provergent, die A14 leicht mesial gerichtet. Beide M₁ entsprechen dem Morphotyp *hintonianus*.

Taxonomische Zuordnung:

Die beiden Molaren sind aufgrund des Besitzes von Wurzeln, Kronenzement und der abgerundeten, nie völlig geschlossenen Dentindreiecke sowie der Form der Vorderkappe zu *Clethrionomys* zu stellen. Schmelzmuster und Schmelzbanddifferenzierung entsprechen ebenfalls den Angaben für das genannte Genus (vgl. Koenigswald 1980, 35). Im Pliozän und Quartär Europas wurden verschiedene *Clethrionomys*-Arten beschrieben, die in Größe, Höhe der Linea sinuosa sowie vor allem in den Häufigkeiten bestimmter M₁-Morphotypen differieren. Für die relative Höhe der Linea sinuosa (Abb. 35) unserer Exemplare, bei denen der obere Kronenbereich bereits abgekaut ist, kann lediglich der Mindestwert von $Hsd/L_{bucc} > 90$ angegeben werden (zur Verwendung des Quotienten Hsd/L_{bucc} anstelle des HH-Indexes nach Rabeder 1981 s. Maul et al. 1998). Daraus ergeben sich keine weiteren Bestimmungshinweise, denn bei der stratigraphisch ältesten und in diesem Merkmal primitivsten Art, *Clethrionomys kretzoi* (Kowalski, 1958), beträgt der besagte Wert bereits über 100, wie entsprechende Daten aus der Fundstelle Schernfeld (Carls u. Rabeder 1988, 156) zeigen.

Aufschlußreicher ist ein Vergleich der Kauflächenmuster. Diese entsprechen bei beiden M_1 aus Untermaßfeld dem Morphotyp *hintonianus* (sensu Rabeder 1981, 246). Damit sollten unsere Funde zur gleichnamigen Art zu stellen sein, denn in Serien von *Clethrionomys hintonianus* Kretzoi, 1958, aus Deutsch-Altenburg 4B und 2C tritt der entsprechende Morphotyp mit über 80% auf (Rabeder 1981, 248).

Bei der stratigraphisch älteren Art *Clethrionomys kretzoi* ist der Morphotyp *hintonianus* seltener im Vergleich zu dem mit 57% dominierenden Typ *kretzoi* (Carls u. Rabeder 1988, 149). Des weiteren ist sie durch nahezu vollständiges Fehlen von Kronenzement gekennzeichnet. Bei dem ebenfalls aus dem Villányium beschriebenen *Clethrionomys sebaldi* Heller, 1963, handelt es sich um ein Synonym von *Clethrionomys kretzoi* (Carls u. Rabeder 1989, 150).

Der M_1 des toringischen *Clethrionomys acrorhiza* Kormos, 1933, ist, im Unterschied zu unserem Material, durch eine angedeutete buccale Synklinale Sb4 sowie ein weniger mesial gerichtetes Dentinfeld T5 gekennzeichnet. Bei dieser Art sowie in rezenten Populationen von *Clethrionomys glareolus* Schreber, 1870, tritt der Morphotyp *hintonianus* nur völlig untergeordnet auf, dagegen dominiert dort der *glareolus*-Typ (Rabeder 1981, 248; Nadachowski 1982, 44). Die rezente Art *Clethrionomys rutilus* (Pallas, 1779) entspricht in der Größe etwa unseren Funden. Von diesen abweichend, ist aber an deren M_1 in der Regel eine deutliche Konfluenz zwischen den Dentindreiecken T3/T4 zu erkennen. *Clethrionomys rufocanus* (Sundevall, 1846) besitzt größere M_1 als an unserem Material beobachtet.

Zwar weisen die Untermaßfelder M_1 mit Funden von *Clethrionomys hintonianus* aus anderen Lokalitäten weitgehende Übereinstimmung auf, doch kann anhand von zwei Exemplaren noch nicht auf die Morphotypenhäufigkeit einer Population geschlossen werden. Wie erwähnt, tritt der Morphotyp *hintonianus*, wenn auch in geringerer Häufigkeit, bei allen *Clethrionomys*-Arten auf. Schließlich läßt auch *Clethrionomys sokolovi* Topačevskij, 1965, ein relativ ähnliches M_1 -Kauflächenbild und gleiche Abmessungen wie *Clethrionomys hintonianus* erkennen (Rekovec 1994, 77). Wegen der noch verbleibenden Unsicherheiten erfolgt eine Zuordnung unserer Funde zu *Clethrionomys cf. hintonianus*.

- Tribus Pliomyini Kretzoi, 1969
 - Gattung *Pliomys* Méhely, 1914
 - Pliomys episcopalis* Méhely, 1914
 - (Tab. 28; Abb. 35, 38, 39)

Material:

7 M_1 und M_1 -Fragmente dex.: IQW 1983/18741 (Mei. 18261), IQW 1983/18756 (Mei. 18276), IQW 1985/20419 (Mei. 19939), IQW 1984/19763 (Mei. 19283), IQW 1983/18694 (Mei. 18214), IQW 1983/19326 (Mei. 18846), IQW 1984/19762 (Mei. 19282), 6 M_1 und M_1 -Fragmente sin.: IQW 1983/18760 (Mei. 18280), IQW 1983/19335 (Mei. 18855), IQW 1983/18699 (Mei. 18219), IQW 1983/18779 (Mei. 18299), IQW 1991/23703 (Mei. 23232), IQW 1991/23704 (Mei. 23233), 4 M_2 : IQW 1983/19379 (Mei. 18899), IQW 1983/19365 (Mei. 18885), IQW 1983/19271 (Mei. 18791), IQW 1991/23705 (Mei. 23234), 9 M_3 : IQW 1983/19498 (Mei. 19018), IQW 1983/19367 (Mei. 18887), IQW 1983/19382 (Mei. 18902), IQW 1983/19273 (Mei. 18793), IQW 1983/19466 (Mei. 18986), IQW 1983/19520 (Mei. 19040), IQW 1983/19491 (Mei. 19011), IQW 1991/23706 (Mei. 23235), IQW 1991/23707 (Mei. 23236), 9 M^1 : IQW 1983/19331 (Mei. 18851), IQW 1983/19290 (Mei. 18810), IQW 1983/19267 (Mei. 18787), IQW 1983/19366 (Mei. 18886), IQW 1991/23708 (Mei. 23237), IQW 1991/23709 (Mei. 23238), IQW 1991/23710 (Mei. 23239), IQW 1991/23711 (Mei. 23240), IQW 1991/23712 (Mei. 23241), 3 M^2 : IQW 1983/19321 (Mei. 18841), IQW 1991/23713 (Mei. 23242), IQW 1991/23714 (Mei. 23243), 3 M^3 dex.: IQW 1983/19497 (Mei. 19017), IQW 1985/20971 (Mei. 20490), IQW 1983/18767 (Mei. 18287), 6 M^3 sin.: IQW 1983/18790 (Mei. 18310), IQW 1983/18692 (Mei. 18212), IQW 1983/19285 (Mei. 18805), IQW 1983/19464 (Mei. 18984), IQW 1985/20974 (Mei. 20493), IQW 1991/23715 (Mei. 23244).

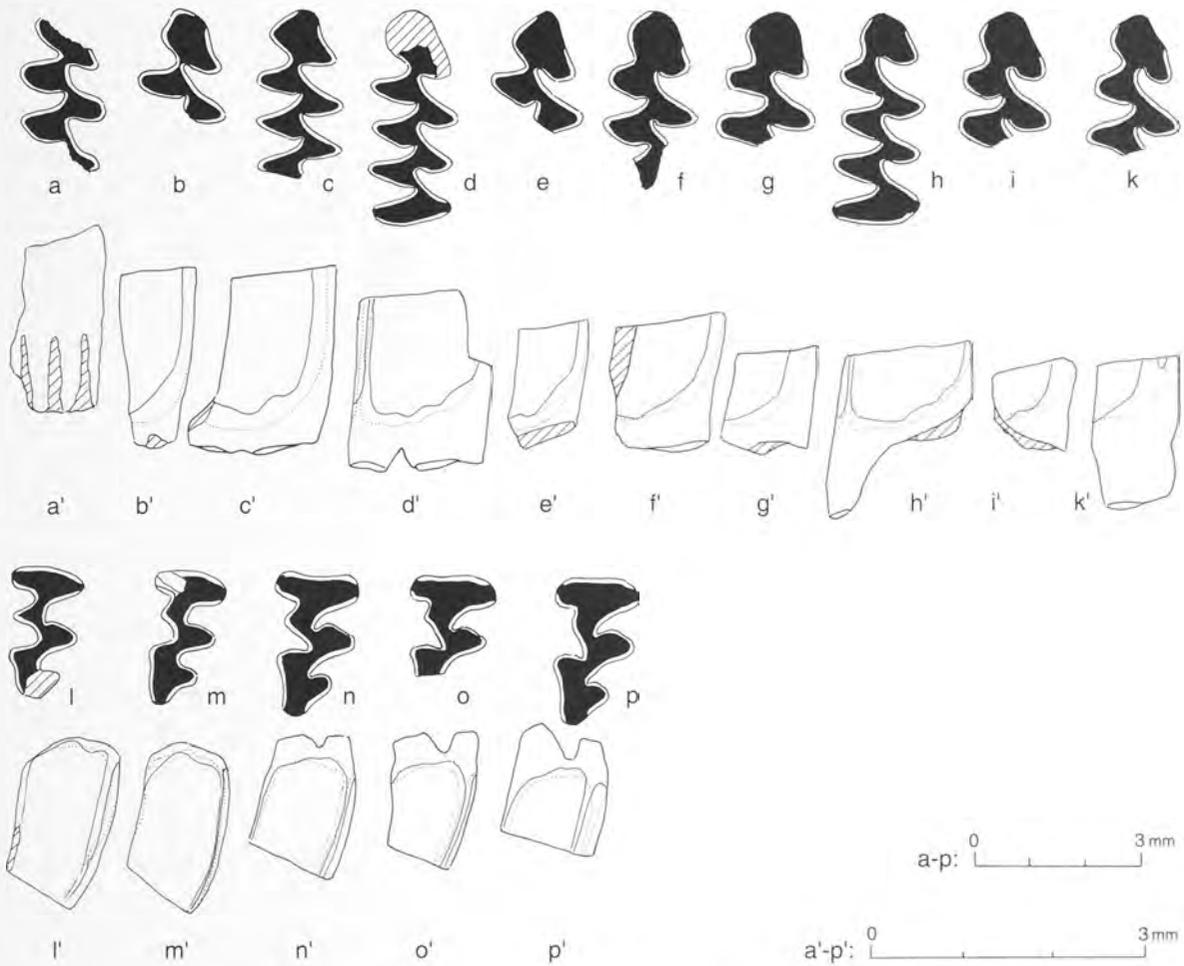


Abb. 38 *Pliomys episcopalis* Méhely, 1914, Untermaßfeld. – a, a' IQW 1983/18756 (Mei. 18276). – b, b' IQW 1983/19335 (Mei. 18855). – c, c' IQW 1985/20419 (Mei. 19939). – d, d' IQW 1983/18760 (Mei. 18280). – e, e' IQW 1983/18699 (Mei. 18219). – f, f' IQW 1984/19763 (Mei. 19283). – g, g' IQW 1983/18694 (Mei. 18214). – h, h' IQW 1983/18741 (Mei. 18261). – i, i' IQW 1983/19326 (Mei. 18846). – k, k' IQW 1984/19762 (Mei. 19282). – l, l' IQW 1983/18790 (Mei. 18310). – m, m' IQW 1983/18692 (Mei. 18212). – n, n' IQW 1983/19497 (Mei. 19017). – o, o' IQW 1985/20971 (Mei. 20490). – p, p' IQW 1983/18767 (Mei. 18287). – M₁: a-k; M₃: l-p. – a-p Von occlusal; a'-p' von buccal. Alle M₁ und M₃ sind als rechte dargestellt, linke Exemplare werden spiegelbildlich abgebildet (b, d, e, l, m).

Beschreibung:

Die Molaren adulter Individuen besitzen Wurzeln. Kronenzement fehlt. An den M_{inf} sind die vorderen Schmelzkanten dicker als die hinteren, an den M^{sup} ist das Verhältnis umgekehrt. Am M₁ läßt das Schmelzmuster an den vorderen Schneidekanten mesial den über 50% der Schmelzbandbreite einnehmenden Radialschmelz erkennen, distal folgt diskret ausgebildeter Lamellenschmelz. An den hinteren Schneidekanten kommt ausschließlich Radialschmelz vor. Die Dentinfelder T1-T4 sind jeweils voneinander fast vollständig abgeschnürt. Die M₁ besitzen je vier linguale und vier buccale Antiklinale. M₁-Morphotypen: Vorderkappe mit nachfolgendem Dentindreieck (T5) relativ breit verbunden – Morphotyp *simplicior* (Abb. 38f, g, i); Lingualantiklinale Al5 spitz ausgezogen – Morphotyp *chalinei* (Abb. 38c, e); Vorderkappe verlängert, Al5 abgerundet, Vorderkappe vom Dentindreieck T5 abgeschnürt – Morphotyp *episcopalis* (Abb. 38 a, b, d, h, k). Die M₃ besitzen jeweils drei linguale und drei buccale Antikli-

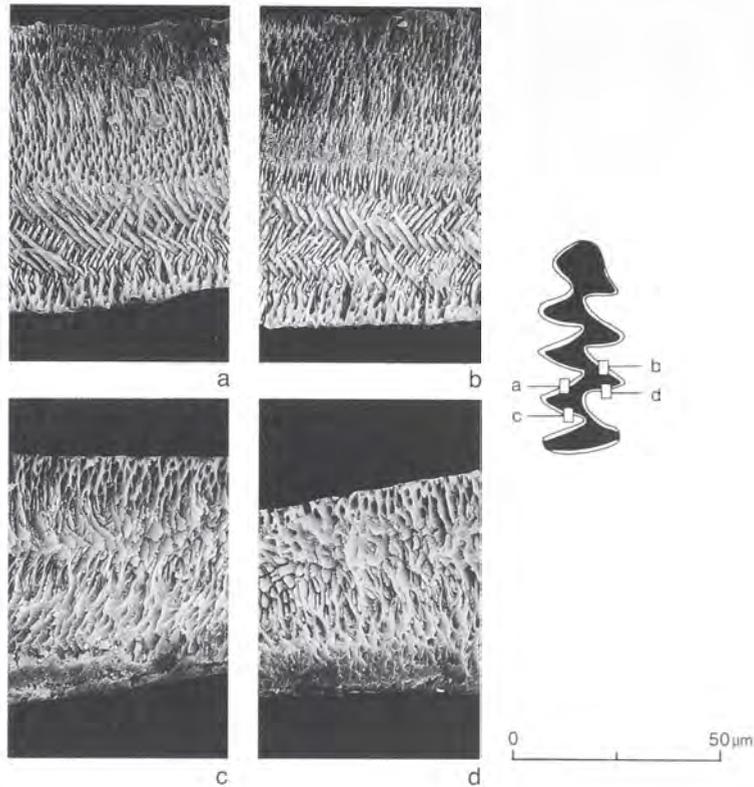


Abb. 39 *Pliomys episcopalis* Méhely, 1914, Untermaßfeld. M_1 -Schmelzmuster. An den vorderen Schneidekanten (a, b) nimmt der mesial gelegene Radialschmelz über 50% der Schmelzbandbreite ein, distal folgt diskret ausgebildeter Lamellenschmelz. An den hinteren Schneidekanten (c, d) kommt ausschließlich Radialschmelz vor.

nalen. Die Dentinfelder T1 und T2 sowie T4 und T5 sind jeweils breit konfluent verbunden, die übrigen stärker, aber nicht vollständig voneinander abgeschnürt.

Taxonomische Zuordnung:

Das Fehlen von Kronenzement, der Besitz von Wurzeln und nahezu geschlossener Dentindreiecke sowie die geschilderte Schmelzdifferenzierung sind typische Merkmale von Molaren der Gattung *Pliomys*. Auch das Schmelzmuster stimmt mit den Angaben bei Koenigswald (1980, 53-54) und Rabeder (1981, 34) überein. *Borsodia* besitzt einen anders gestalteten Anteroconidkomplex. Hier ist die Synklinale Sb3 nur wenig eingebuchtet, währenddem sie bei *Pliomys* die gleiche Tiefe wie die übrigen Synklinalen erreicht. Die Vertreter der Gattungen *Dinaromys* und *Dolomys* bilden zwar ebenfalls keinen oder nur sehr wenig Kronenzement aus, sind aber bedeutend größer als unsere Funde und besitzen ein anderes M_1 -Kauflächenbild mit einer breiteren, jedoch relativ kurzen Vorderkappe.

Auch innerhalb der Gattung *Pliomys* unterscheiden sich die Arten nach der Höhe ihrer Linea sinuosa sowie nach dem Auftreten und der Häufigkeit bestimmter M_1 -Morphotypen. Für die relative Höhe der Linea sinuosa kann lediglich ein Minimalwert $Hsd/L_{bucc} > 90$ angegeben werden, da bei allen bewurzelten M_1 die Spitzen der Hauptsinuide bereits angekaut sind. Danach ist die villányische Art *Pliomys schernfeldensis* Carls et Rabeder, 1988, mit einiger Sicherheit auszuschließen, denn hier liegt der entsprechende Durchschnittswert unter 80 (Fundstelle Schernfeld; Carls u. Rabeder 1988, 147). Desweiteren tritt bei dieser Art sowie bei *Pliomys simplicior* Kretzoi, 1956, der Morphotyp *simplicior* jeweils mit über 50% auf und erscheint damit häufiger als in Untermaßfeld. Außerdem sind die M_1 der beiden genannten Arten durchschnittlich etwas kleiner als unsere Funde.

Biostratigraphisches Alter	taxonomische Zuordnung (nach zitiertem Autor)	Herkunft	Länge M ₁			
			n	x _{min}	x	x _{max}
Toringium	<i>Pliomys episcopalis</i>	Sudmer Berg 2 ⁴	8	2,35		2,70
Biharium	<i>Pliomys episcopalis</i>	Kozi Grzbiet ⁹	25	2,12	2,46	2,84
Biharium	<i>Pliomys episcopalis</i>	Hohensülzen ⁴	8	2,30	2,40	2,50
Biharium	<i>Pliomys cf. hollitzeri</i>	Podumci 1 ⁸	4	2,39	2,45	2,53
Biharium	<i>Pliomys bolkayi</i> ^T	Podumci 1 ⁸	80	2,57	2,81	3,13
Biharium	<i>Dinaromys dalmatinus</i> ^T	Podumci 1 ⁸	30	2,90	3,15	3,73
Biharium	<i>Pliomys episcopalis</i>	Somssich-hegy 2 ¹¹	10	1,92	2,34	2,58
Biharium	<i>Pliomys episcopalis</i>	Untermaßfeld ¹¹	3	2,60	2,65	2,68
Biharium	<i>Pliomys episcopalis</i>	Holštejn ²	11	2,40		2,90
Biharium	<i>Pliomys episcopalis</i>	Monte Peglia ⁵	4	2,39	2,44	2,54
Biharium	<i>Pliomys hollitzeri</i> ^T	Deutsch-Altenburg 4B ⁷	51	1,93	2,35	2,76
Biharium	<i>Pliomys episcopalis</i>	Deutsch-Altenburg 2C1 ⁷	37	2,35	2,64	2,81
Biharium	<i>Pliomys simplicior</i>	Deutsch-Altenburg 2C1 ⁷	34	2,21	2,49	2,67
Biharium	<i>Pliomys episcopalis</i> ^T	Betfia 2 ¹¹	20	2,14	2,55	2,78
Biharium	<i>Pliomys episcopalis</i>	Betfia 10 ³	1		2,50	
Villányium	<i>Pliomys schernfeldensis</i> ^T	Schernfeld ¹⁰	40	2,35	2,55	2,85
Villányium	<i>Dolomys milleri</i> ^T	Beremend ¹		4,00		4,20

Tab. 28 Länge des M₁ verschiedener Arten der Gattungen *Pliomys*, *Dolomys* und *Dinaromys* (in mm; Meßpunkte s. Abb. 35). – Werte nach: ¹ Kretzoi 1955, 349; ² Musil 1966; ³ Terzea u. Jurcsák 1967, 202; ⁴ Koenigswald 1972, 207; ⁵ van der Meulen 1973, 37; ⁶ Storch et al. 1973, 323; ⁷ Rabeder 1981, 267, 271, 276; ⁸ Malez u. Rabeder 1984, 483, 490, 496; ⁹ Nadachowski 1985, 23; ¹⁰ Carls u. Rabeder 1988, 147; ¹¹ eigenen Messungen. – ^T Typusexemplar bzw. Exemplar aus der Typuslokalität.

Die für *Pliomys lenki* (Heller, 1930) typische deutliche Lingualeinschnürung am Anteroconidkomplex (Sl 5) fehlt unseren Funden. Damit kommt diese Art ebenso wenig in Betracht wie *Pliomys bolkayi* (Kormos, 1931), deren M₁ im Vergleich zu den Untermaßfelder Funden im Durchschnitt größer sind. Es entfällt auch *Pliomys hollitzeri* Rabeder, 1981, die kleinere Molaren besitzt (Tab. 28). Die M₁ der letztgenannten Art unterscheiden sich von unserem Material außerdem durch eine leicht verbreiterte Vorderkappe (Ab5) und ein reduziertes T2-Feld am M³ (vgl. Rabeder 1981, 276, Abb. 163).

In unserem Material kommen sowohl *episcopalis*- (fünf Exemplare) als auch *simplicior*- (drei Exemplare) Morphotypen in verschiedenen Übergangsstufen vor. Daneben treten zwei M₁ vom *chalconei*-Typ auf. Ähnliche Verhältnisse bestehen in den Populationen von Hohensülzen (Storch et al. 1973, 323) und Kozi Grzbiet (Nadachowski 1985, 23-24), in denen ebenfalls die *episcopalis*-Morphotypen dominieren. Wie diese, werden auch unsere Funde zu *Pliomys episcopalis* gestellt.

– Tribus Arvicolini Kretzoi, 1955

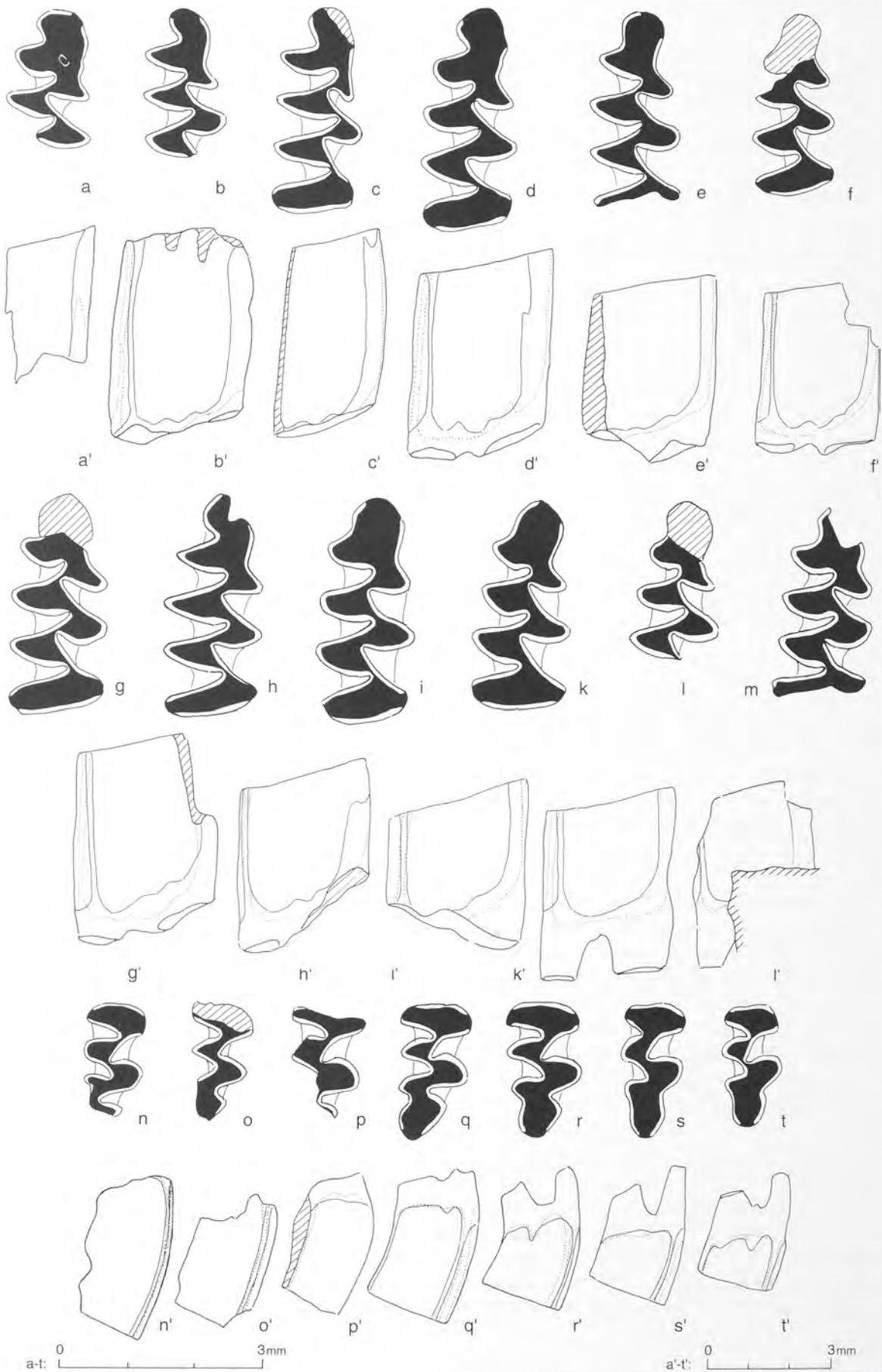
Gattung *Mimomys* Forsyth Major, 1902

Mimomys savini Hinton, 1910

(Tab. 29; Abb. 35, 40-42)

Material:

7 M₁ und M₁-Fragmente dex.: IQW 1999/26603 (Mei. 26132), IQW 1983/18775 (Mei. 18295), IQW 1984/19825 (Mei. 19345), IQW 1984/19826 (Mei. 19346), IQW 1985/20985 (Mei. 20504), IQW 1985/20989 (Mei. 20508), IQW 1983/18695 (Mei. 18215), 7 M₁ und M₁-Fragmente sin.: IQW 1984/19682 (Mei. 19202), IQW 1984/19675 (Mei. 19195), IQW 1984/19755 (Mei. 19275), IQW 1984/19827 (Mei. 19347), IQW 1984/19757 (Mei. 19277), IQW 1999/26604 (Mei. 26133), IQW 1985/20984 (Mei. 20505), 1 M₂ IQW 1999/26589 (Mei. 26118), 1 M₃ IQW 1999/26590 (Mei. 26119), 8



M¹: IQW 1999/26582 (Mei. 26111), IQW 1999/26583 (Mei. 26112), IQW 1983/19378 (Mei. 18898), IQW 1999/26584 (Mei. 26113), IQW 1983/19484 (Mei. 19004), IQW 1999/26585 (Mei. 26114), IQW 1999/26586 (Mei. 26115), IQW 1999/26587 (Mei. 26116), 1 M² IQW 1999/26588 (Mei. 26117), 3 M³ und M³-Fragmente dex.: IQW 1983/18789 (Mei. 18309), IQW 1983/18731 (Mei. 18251), IQW 1983/19293 (Mei. 18813), 5 M³ und M³-Fragmente sin.: IQW 1999/26572 (Mei. 26101), IQW 1983/18728 (Mei. 18248), IQW 1985/20972 (Mei. 20491), IQW 1985/20973 (Mei. 20492), IQW 1983/19412 (Mei. 18932).

Beschreibung:

Mit Ausnahme der juvenilen Exemplare besitzen alle Molaren Wurzeln. Kronenzement ist reichlich vorhanden und füllt über 50% der Synklinalen aus. An allen M_{inf} sind die vorderen Schmelzkanten schmaler als die hinteren, an den M^{sup} ist das Verhältnis umgekehrt. Das Schmelzmuster weist an den vorderen Schneidekanten in jeweils etwa gleicher Breite Radial- und Lamellenschmelz sowie an den hinteren Kanten gleich breiten Radial- und Tangentialschmelz auf. Aufgrund der Hochkronigkeit sind bei keinem der vorliegenden M₁ gleichzeitig Spitzen und Basis der Hauptsinuide der Linea sinuosa vorhanden. Das Prismosinuoid ist das einzige deutlich entwickelte Nebensinuoid.

Der M₁ besitzt vier linguale und drei buccale Antiklinalen. Diese sind leicht abgerundet. Nur bei einem sehr wenig abgekauten Exemplar (Abb. 40a) ist eine Insel und eine angedeutete *Mimomys*-Kante zu erkennen, bei allen übrigen M₁ fehlen diese Elemente. T1-T3 sind relativ vollständig voneinander abgetrennt. Die M³ verfügen über zwei bis drei linguale und drei buccale Antiklinalen. T2 und T3 sind relativ deutlich voneinander getrennt, zwischen T3 und T4 besteht breite Konfluenz.

Taxonomische Zuordnung:

Aufgrund der Ausbildung von Wurzeln und Kronenzement sowie dem typischen Kauflächenbild des M₁ (einfach gebauter Anteroconidkomplex bestehend aus Al3, Al4 und Ab3) gehören die vorliegenden Funde zu einem Vertreter der Gattung *Mimomys*. Auch die geschilderte Schmelzdifferenzierung sowie das Schmelzmuster (Abb. 41 – vgl. dazu Koenigswald 1980, 47; Rabeder 1981, 31) entsprechen den Verhältnissen entwickelter *Mimomys*-Arten. Auf eine relativ hochevoluierte Art dieses Genus, wie man sie in Fundstellen des jüngeren Villányiums und des Bihariums antrifft, verweisen die Höhe der Zahnkrone und der Linea sinuosa. Die relative Kronenhöhe (Hö/L_{bucc} – Abb. 35) beträgt bei dem am wenigsten abgekauten M₁ ca. 140. Da die oberen Spitzen der Sinuide bei allen Exemplaren, die eine Kronenbasis ausgebildet haben, bereits abgekaut sind, muß für die relative Hyposinuoid-Höhe (Hsd/L_{bucc} – Abb. 35) der Wert über 140 betragen haben.

Teilt man die *Mimomys*-Arten nach den Mittelwerten ihrer M₁-Länge in zwei Größenklassen, von denen die eine durch Werte von über 2,8 mm, die andere durch Werte darunter gekennzeichnet ist, so sind die Untermaßfelder Funde zu der Gruppe der größeren Formen zu stellen. Danach kämen die Arten *Mimomys pliocaenicus* (Forsyth Major, 1889), *Mimomys ostramosensis* Jánossy et van der Meulen, 1975, *Mimomys coelodus* Kretzoi, 1954, *Mimomys savini* Hinton, 1910, und eventuell auch die etwas kleinere *Mimomys tornensis* Jánossy et van der Meulen, 1975, in Betracht.

←

Abb. 40 *Mimomys savini* Hinton, 1910, Untermaßfeld. – a, a' IQW 1999/26603 (Mei. 26132). – b, b' IQW 1983/18775 (Mei. 18295). – c, c' IQW 1984/19675 (Mei. 19195). – d, d' IQW 1984/19825 (Mei. 19345). – e, e' IQW 1984/19755 (Mei. 19275). – f, f' IQW 1984/19826 (Mei. 19346). – g, g' IQW 1984/19827 (Mei. 19347). – h, h' IQW 1984/19757 (Mei. 19277). – i, i' IQW 1985/20985 (Mei. 20504). – k, k' IQW 1985/20989 (Mei. 20508). – l, l' IQW 1983/18695 (Mei. 18215). – m IQW 1999/26604 (Mei. 26133). – n, n' IQW 1999/26572 (Mei. 26101). – o, o' IQW 1983/18728 (Mei. 18248). – p, p' IQW 1985/20972 (Mei. 20491). – q, q' IQW 1985/20973 (Mei. 20492). – r, r' IQW 1983/18789 (Mei. 18309). – s, s' IQW 1983/18731 (Mei. 18251). – t, t' IQW 1983/19293 (Mei. 18813). – M₁: a-m; M³: n-t. –a-t Von occlusal; a'-t' von buccal. – Alle M₁ und M³ sind als rechte dargestellt, linke Exemplare werden spiegelbildlich abgebildet (c, e, g, h, m-q).

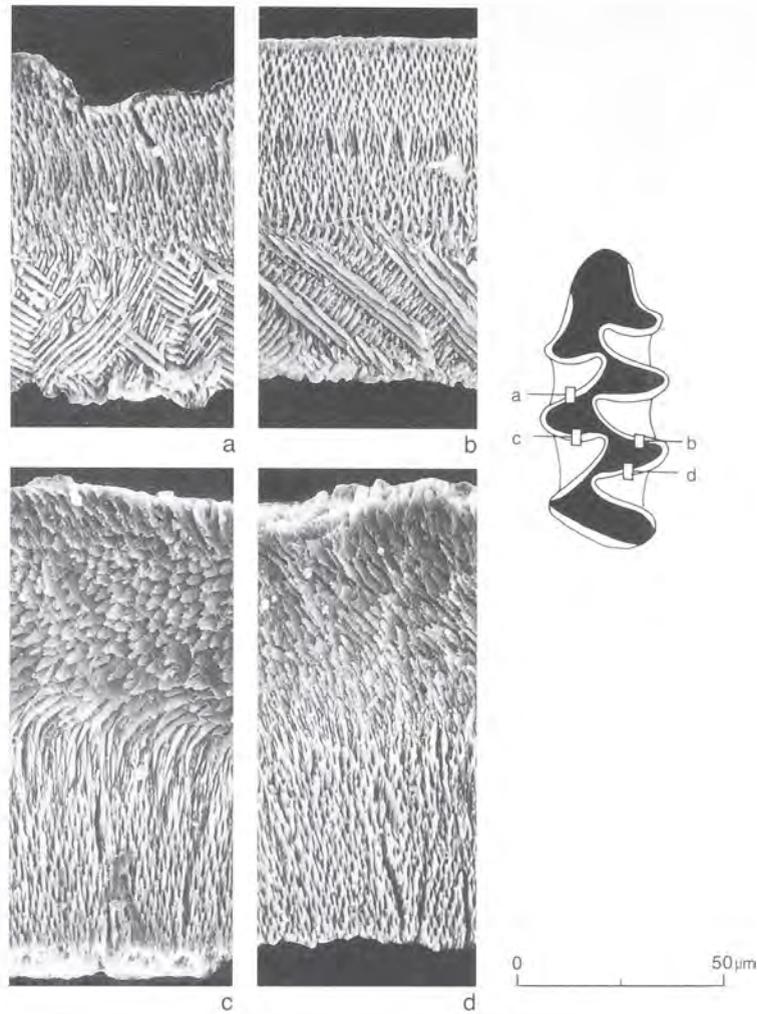


Abb. 41 *Mimomys savini* Hinton, 1910, Untermaßfeld. M_1 -Schmelzmuster. An den vorderen Schneidekanten (a, b) sind Radial- und Lamellenschmelz etwa gleich breit, an den hinteren Kanten (c, d) besitzen Radial- und Tangentialschmelz etwa gleiche Breite.

Der M_1 des Typusexemplars von *Mimomys pliocaenicus* (Forsyth Major, 1889) aus der Umgebung von Castelfranco di Sopra ist mit einer Länge von 3,78 mm (Tab. 28) bedeutend größer als alle M_1 von Untermaßfeld. Weiterhin besitzt dieses Exemplar spitzer ausgezogene Antiklinalscheitel und weniger konfluente Dentindreiecke (vgl. Masini u. Torre 1987, 130) als es bei den Stücken von Untermaßfeld der Fall ist. Ein weiteres charakteristisches Merkmal von *Mimomys pliocaenicus* besteht im Besitz einer ausgeprägten *Mimomys*-Kante sowie einer Schmelzinsel. Nach der Abbildung in Masini u. Torre (1987, 130) sind am Typusexemplar Insel und Kante bei einer relativen Kronenhöhe von ca. 100 noch vorhanden. In Untermaßfeld treten diese Elemente selbst bei der maximal gemessenen Kronenhöhe ($H\ddot{o}/L_{\text{bucc}} = 140$) nicht mehr auf, sondern nur bei einem sehr juvenilen wurzellosen und kaum abgekauten Exemplar, an dem auch die Oberkante des Anterosinuoids noch erkennbar ist. Zu *Mimomys pliocaenicus* können unsere Funde daher nicht gestellt werden.

Das Typusmaterial von *Mimomys ostramosensis* aus Osztramos 3 weist ebenfalls deutlich größere Zahn­längen auf als die Untermaßfelder Funde. Bei dieser Art besitzen die M^1 meist drei unverschmolzene Wurzeln (Jánossy u. van der Meulen 1975, 382). An unseren M^1 sind die Vorderwurzeln dagegen immer miteinander verbunden. Weiterhin sind bei *Mimomys ostramosensis* die Synklinalen tiefer eingeschnitten

Biostratigraphisches Alter	taxonomische Zuordnung (nach zitiertem Autor)	Herkunft	Länge M ₁			
			n	x _{min}	x	x _{max}
Biharium	<i>Mimomys savini</i>	Tarkó/Schichten 16 ⁶	2		3,20	
Biharium	<i>Mimomys savini</i>	Kozi Grzbiet ⁹	48	3,14	3,42	3,71
Biharium	<i>Mimomys savini</i>	Voigtstedt ¹²	115	3,00	3,38	3,80
Biharium	<i>Mimomys intermedius</i>	Tiraspol ⁸	10	3,10	3,35	3,55
Biharium	<i>Mimomys savini</i>	Prezletice ¹⁰	17	3,15	3,35	3,50
Biharium	<i>Mimomys savini</i>	Villány 8/12b ¹²	5	3,14	3,30	3,57
Biharium	<i>Mimomys savini</i>	Hohensülzen ⁴	45	2,90	3,30	3,60
Biharium	<i>Mimomys savini</i> ^T	West Runton ²	100	2,96	3,28	3,66
Biharium	<i>Mimomys savini</i>	Koněprusy C 718 ¹²	20	3,12	3,25	3,40
Biharium	<i>Mimomys savini</i>	Somssich-hegy 2 ¹²	56	3,02	3,25	3,60
Biharium	<i>Mimomys savini</i>	Mladeč 1 ¹⁰	9	2,85	3,14	3,40
Biharium	<i>Mimomys savini</i>	Untermaßfeld ¹²	8	2,75	3,14	3,30
Biharium	<i>Mimomys intermedius</i>	Čerevyčnyj ⁸	34	2,80	3,10	3,35
Biharium	<i>Mimomys savini</i>	Monte Peglia ³	8	3,03	3,30	3,50
Biharium	<i>Mimomys intermedius</i>	Tarhanku ⁸	8	2,80	3,00	3,10
Biharium	<i>Mimomys savini</i>	Betfia 2 ¹²	2	2,94	2,97	3,01
Biharium	<i>Mimomys intermedius</i>	Nogajsk ⁸	32	2,70	2,90	3,20
Biharium	<i>Mimomys coelodus</i>	Deutsch-Altenburg 2C1 ⁷	5	2,76	2,92	3,04
Villányium	<i>Mimomys coelodus</i> ^T	Kislang ¹	1		3,00	
Villányium	<i>Mimomys ostramosensis</i> ^T	Osztramos 3 ⁵	14	3,10	3,58	4,15
Villányium	<i>Mimomys tornensis</i> ^T	Osztramos 3 ^{5 12}	5	2,51	2,76	3,15
Villányium	<i>Mimomys pliocaenicus</i> ^T	Castelfranco di Sopra ¹¹	1		3,78	

Tab. 29 Länge des M₁ verschiedener Serien großwüchsiger Arten der Gattung *Mimomys* (in mm Meßpunkte s. Abb. 35). – Werte nach: ¹ Kretzoi 1954, 246; ² Pasquier 1972, 221; ³ van der Meulen 1973, 38; ⁴ Storch et al. 1973, 323; ⁵ Jánossy u. van der Meulen 1975, 382,386; ⁶ Jánossy 1976, 53; ⁷ Rabeder 1981, 131; ⁸ Šušpanov 1983, 72-74; ⁹ Nadachowski 1985, 14; ¹⁰ Heinrich 1987, 396; ¹¹ Maul et al. 1998; ¹² eigenen Messungen. – ^T Typusexemplar bzw. Exemplar aus der Typuslokalität.

als bei unseren Funden (vgl. Jánossy u. van der Meulen 1975, 384, Fig. 1-3). *Mimomys ostramosensis* verfügt außerdem über je ein gut entwickeltes Prismo- und Protosinuid (Rabeder 1981, 230) – bei unseren Funden ist nur das Prismosinuid ausgebildet. Obwohl sich die M₁-Länge von *Mimomys pliocaenicus* innerhalb der Variationsbreite von *Mimomys ostramosensis* befindet, sollten beide Arten nicht synonymisiert werden. Im Material von *Mimomys ostramosensis* aus Osztramos 3 sind Schmelzinsel und *Mimomys*-Kante bei Exemplaren mit einer relativen Kronenhöhe von 140 und 149 noch nachgewiesen, treten aber bei M₁, deren Höhe weniger als 130 beträgt, nicht mehr auf. Sie fehlen auch am stark abgekauten Typusexemplar (Hö/L_{bucc} = ca. 20). Da der M₁ der Typus-Mandibula von *Mimomys pliocaenicus* bei einer relativen Kronenhöhe von 100 noch Insel und Kante aufweist, repräsentiert diese Art – wegen ihrer sonst großen morphologischen Ähnlichkeit – offenbar ein primitiveres Stadium der gleichen Stammeslinie, zu der jedoch die Funde von Untermaßfeld nicht gestellt werden können.

Die Längenwerte der M₁ von *Mimomys tornensis* aus der Typuslokalität Osztramos 3 stimmen mit denen der Untermaßfelder Funde weitgehend überein. Ein typisches Kennzeichen für *Mimomys tornensis* ist allerdings der Besitz von extrem viel Kronenzement, der lateral aus den Synklinal-Einbuchtungen regelrecht »herausquillt«. Zudem sind die Antiklinalen bei dieser Art relativ spitz ausgezogen und die Dentindreiecke nicht konfluent. Hierdurch unterscheidet sich *Mimomys tornensis* deutlich von unseren Funden.

Das Typusexemplar von *Mimomys coelodus* aus Kislang ist mit 3,0 mm (Kretzoi 1954, 246) nur wenig kürzer als der Mittelwert der Untermaßfelder M₁, denen er sonst in der Form nicht unähnlich ist. Im

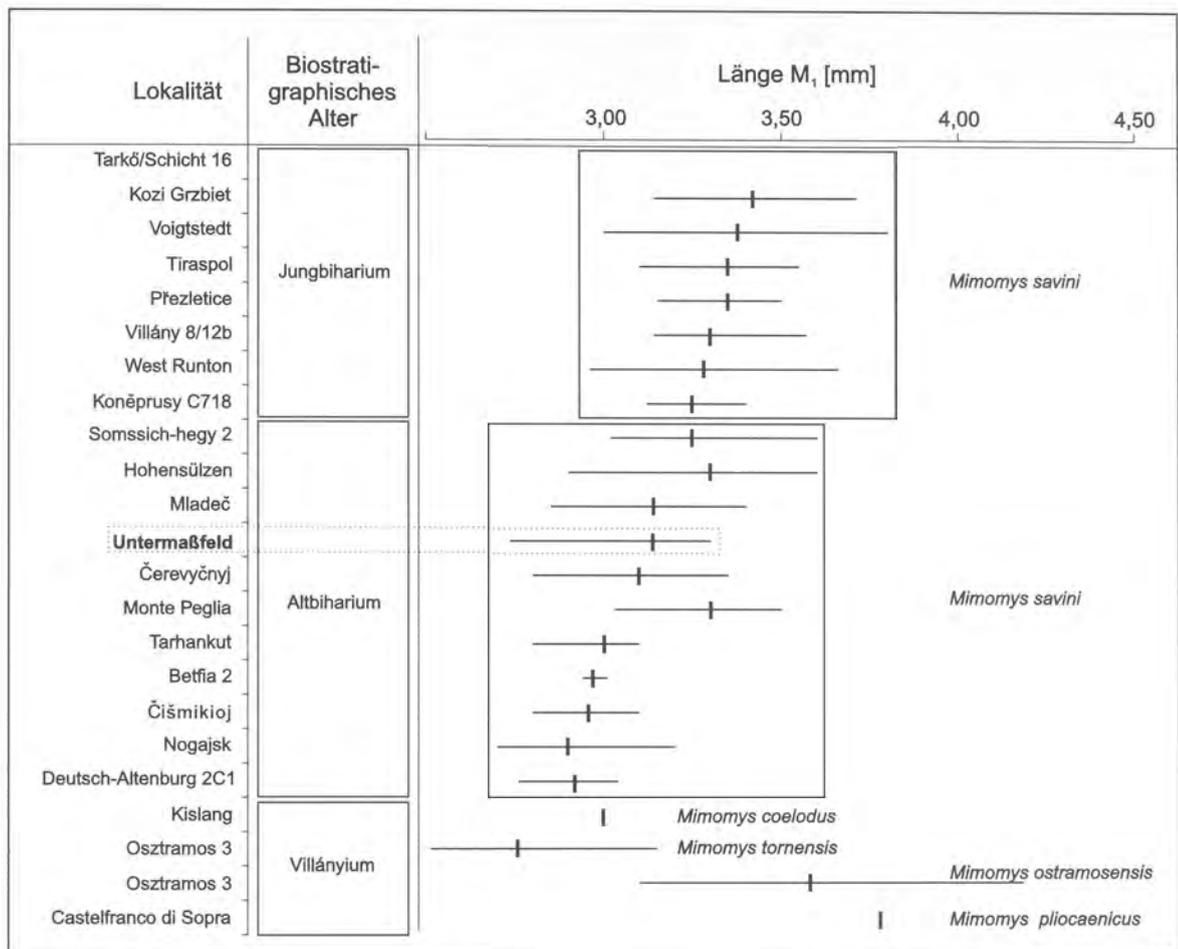


Abb. 42 M₁-Länge (occlusal) verschiedener großwüchsiger *Mimomys*-Arten (in mm; Meßpunkte s. Abb. 35; Maße Tab. 29) geordnet nach dem biostratigraphischen Alter der Fundstellen.

Gegensatz zu diesen besitzt das Stück aus Kislang bei einer relativen Kronenhöhe von 130 noch eine deutliche Schmelzinsel (Kretzoi 1954, 220; Rabeder 1981, 124). Wie bereits erwähnt, fehlt die Insel bei den Untermaßfelder Exemplaren bereits in höheren Kronenabschnitten.

Die beste morphologische Übereinstimmung zeigen unsere Funde mit *Mimomys savini* Hinton, 1910. Allerdings sind die Längenwerte der M₁ aus der Typuslokalität West Runton etwas höher als die von Untermaßfeld. Bereits Fejfar (1972, 167) hatte jedoch auf einen stratigraphischen Trend der allmählichen Vergrößerung der M₁-Kauflächenlänge hingewiesen. Zumindest alt- und jungbharische Funde sind hiernach deutlich voneinander zu trennen (Abb. 42). Für die meisten Fundstellen scheint die Reihenfolge der jeweiligen M₁-Mittelwerte mit der entsprechenden stratigraphischen Abfolge zu korrespondieren. Hiernach müßte das Material von Untermaßfeld jünger sein als die Funde von Betfia 2, Deutsch-Altenburg 2C₁ u.a. sowie älter als sämtliche jungbharischen Faunen (West Runton, Voigtstedt usw.) (Abb. 42).

Ein höheres Evolutionsniveau der M₁ von *Mimomys savini* aus Voigtstedt im Vergleich zu Untermaßfeld geht ebenfalls aus der weiter entwickelteren Schmelzdifferenzierung dieser Funde hervor. Heinrich (1978) hatte für die quantitative Erfassung der Schmelzbandbreiten am M₁ von *Arvicola* den Schmelzbanddifferenzierungsquotienten (SDQ) eingeführt. Die allmähliche Abnahme dieses Quotienten stellt einen Entwicklungstrend innerhalb dieser Gattung dar (Heinrich 1978, 1987). Da die Mehrheit der Be-

arbeiter aufgrund morphologischer Übereinstimmungen *Arvicola* von *Mimomys savini* ableitet, wird auch ein bereits bei der Vorläuferform erfolgtes Einsetzen dieses Trends diskutiert (Heinrich 1987, 393-394). Die Werte der Funde von Untermaßfeld ($x = 151,00$; $x_{\min} - x_{\max} = 129,59-179,18$; $n = 11$) sind deutlich höher im Vergleich zu denen von Voigtstedt ($x = 133,66$; $x_{\min} - x_{\max} = 107,14-159,64$; $n = 20$). Dies bestätigt das höhere geologische Alter des Untermaßfelder Materials.

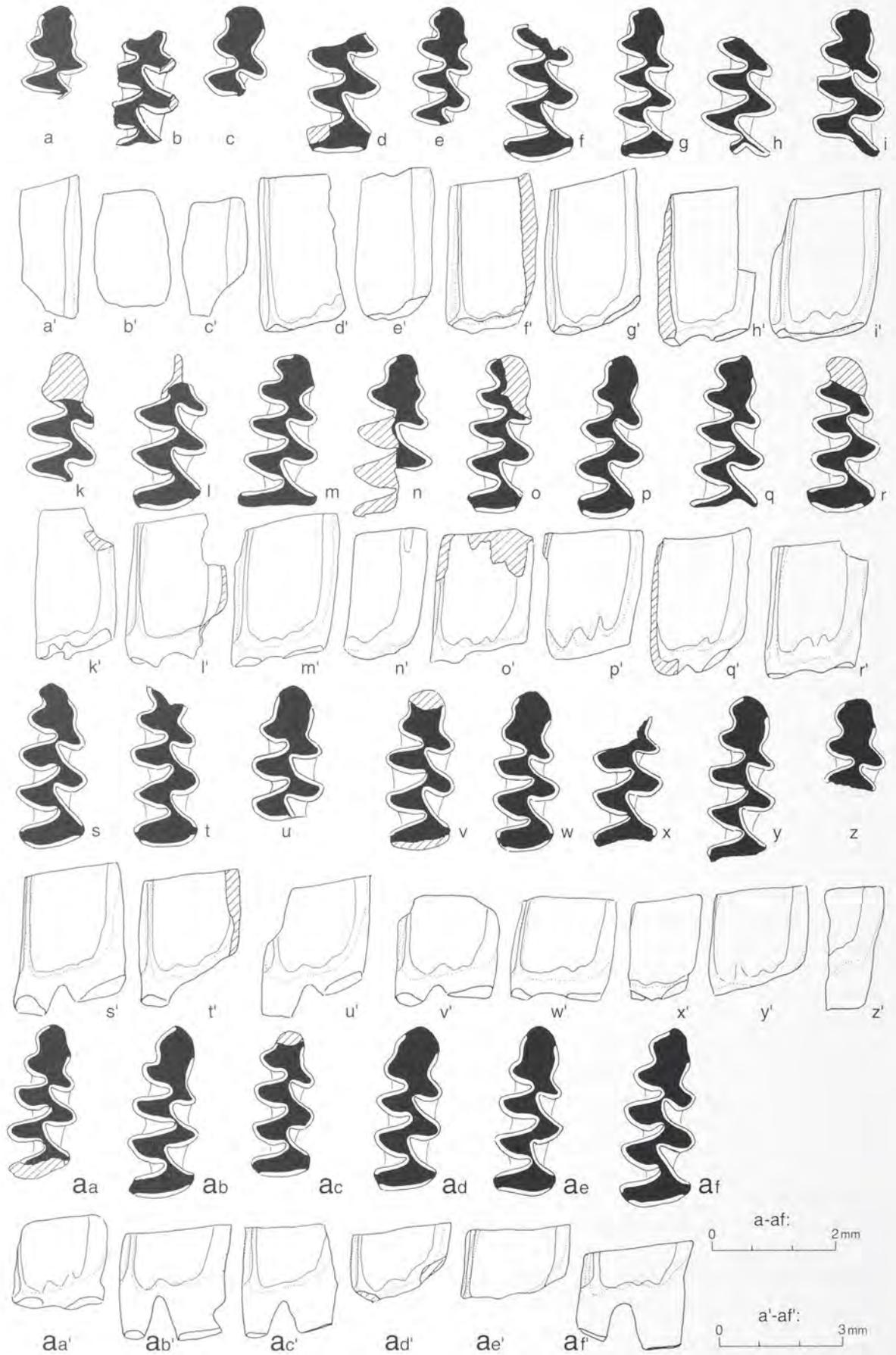
– Untergattung *Cseria* Kretzoi, 1962
Mimomys pusillus (Méhely, 1914)
(Tab. 30; Abb. 35, 43-45)

Material:

22 M_1 und M_1 -Fragmente dex.: IQW 1983/19385 (Mei. 18905), IQW 1983/18757 (Mei. 18277), IQW 1984/19678 (Mei. 19198), IQW 1983/18730 (Mei. 18250), IQW 1999/26574 (Mei. 26103), IQW 1999/26577 (Mei. 26106), IQW 1999/26578 (Mei. 26107), IQW 1984/19680 (Mei. 19200), IQW 1983/19283 (Mei. 18803), IQW 1983/19479 (Mei. 18999), IQW 1984/19681 (Mei. 19201), IQW 1983/18783 (Mei. 18303), IQW 1983/18739 (Mei. 18259), IQW 1983/18753 (Mei. 18273), IQW 1983/18763 (Mei. 18283), IQW 1985/20986 (Mei. 20505), IQW 1983/18775 (Mei. 18295), IQW 1983/19292 (Mei. 18812), IQW 1984/19774 (Mei. 19294), IQW 1985/20984 (Mei. 20503), IQW 1985/20987 (Mei. 20506), IQW 1983/19165 (Mei. 18685), 16 M_1 und M_1 -Fragmente sin.: IQW 1985/20988 (Mei. 20507), IQW 1984/19676 (Mei. 19196), IQW 1984/19677 (Mei. 19197), IQW 1999/26575 (Mei. 26104), IQW 1983/18734 (Mei. 18254), IQW 1984/19759 (Mei. 19279), IQW 1983/19314 (Mei. 18834), IQW 1983/19342 (Mei. 18862), IQW 1984/19758 (Mei. 19278), IQW 1984/19756 (Mei. 19276), IQW 1984/19679 (Mei. 19199), IQW 1983/18765 (Mei. 18285), IQW 1983/18750 (Mei. 18270), IQW 1983/18772 (Mei. 18292), IQW 1983/18777 (Mei. 18297), IQW 1985/20983 (Mei. 20502), 17 M^3 und M^3 -Fragmente dex.: IQW 1983/19500 (Mei. 19020), IQW 1983/18698 (Mei. 18218), IQW 1983/18700 (Mei. 18220), IQW 1983/18701 (Mei. 18221), IQW 1983/18749 (Mei. 18269), IQW 1983/18754 (Mei. 18274), IQW 1983/18759 (Mei. 18279), IQW 1983/18774 (Mei. 18294), IQW 1983/18785 (Mei. 18305), IQW 1983/19309 (Mei. 18829), IQW 1983/19373 (Mei. 18893), IQW 1983/19474 (Mei. 18994), IQW 1999/26573 (Mei. 26102), IQW 1999/26576 (Mei. 26105), IQW 1983/18837 (Mei. 18357), IQW 1983/19532 (Mei. 19052), IQW 1999/26579 (Mei. 26108), 14 M^3 und M^3 -Fragmente sin.: IQW 1985/20974 (Mei. 20493), IQW 1985/20975 (Mei. 20494), IQW 1983/18697 (Mei. 18217), IQW 1983/18733 (Mei. 18253), IQW 1983/18747 (Mei. 18267), IQW 1983/18755 (Mei. 18275), IQW 1983/18761 (Mei. 18281), IQW 1983/18776 (Mei. 18296), IQW 1983/18778 (Mei. 18298), IQW 1983/19306 (Mei. 18826), IQW 1983/18743 (Mei. 18263), IQW 1983/18771 (Mei. 18291), IQW 1983/19299 (Mei. 18819), IQW 1983/19288 (Mei. 18808).

Beschreibung:

Alle Molaren adulter Individuen besitzen Wurzeln und reichlich Kronenzement. An den M_{1inf} sind die vorderen Schmelzkanten dicker als die hinteren, an den M^{sup} ist das Verhältnis umgekehrt. Das M_1 -Schmelzmuster läßt an den vorderen Schmelzkanten in etwa gleicher Breite Radial- und Lamellenschmelz erkennen. An den hinteren Schmelzkanten nimmt Radialschmelz eine größere Breite ein als der distal folgende Tangentialschmelz. Prismo- und Protosinuid sind an den $M_1 \pm$ deutlich ausgebildet. Bereits bei den noch nicht bewurzelten Exemplaren sind die Spitzen der sehr hohen Hauptsinuide abgekaut. Alle M_1 besitzen jeweils vier linguale und drei buccale Antiklinalen. Die Synklinale Sl_4 zeigt bei einigen Exemplaren eine schwache Ausbildung, bei anderen formt sie einen spitzwinkligen Einschnitt. Die Sb_3 hat immer die Form eines stumpfen Winkels. An wenigen Stücken befindet sich auf ihrem mesialen Schenkel eine leichte Ausbuchtung. An den M^3 sind drei buccale und drei linguale Antiklinalen ausgebildet. Die Dentinfelder T1 und T2 sowie T3 und T4 sind jeweils miteinander konfluent verbunden.



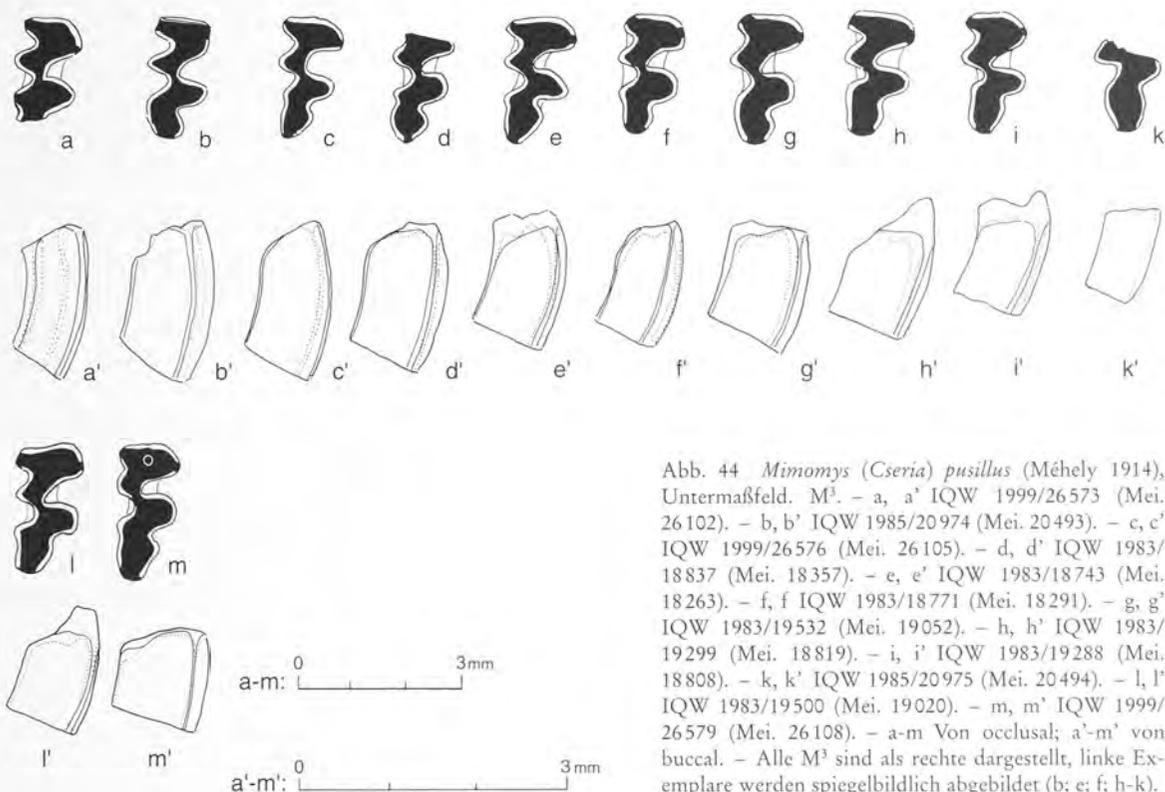


Abb. 44 *Mimomys (Cseria) pusillus* (Méhely 1914), Untermaßfeld. M³. – a, a' IQW 1999/26573 (Mei. 26102). – b, b' IQW 1985/20974 (Mei. 20493). – c, c' IQW 1999/26576 (Mei. 26105). – d, d' IQW 1983/18837 (Mei. 18357). – e, e' IQW 1983/18743 (Mei. 18263). – f, f' IQW 1983/18771 (Mei. 18291). – g, g' IQW 1983/19532 (Mei. 19052). – h, h' IQW 1983/19299 (Mei. 18819). – i, i' IQW 1983/19288 (Mei. 18808). – k, k' IQW 1985/20975 (Mei. 20494). – l, l' IQW 1983/19500 (Mei. 19020). – m, m' IQW 1999/26579 (Mei. 26108). – a-m Von occlusal; a'-m' von buccal. – Alle M³ sind als rechte dargestellt, linke Exemplare werden spiegelbildlich abgebildet (b; e; f; h-k).

Taxonomische Zuordnung:

Wie die zuvor dokumentierten Funde von *Mimomys savini* weisen auch diese Molaren alle Merkmale einer evoluierten *Mimomys*-Art auf (*Mimomys*-Schmelzmuster, Besitz von Kronenzement, relativ hypsodonte Molaren). Es handelt sich jedoch um einen Vertreter der kleinwüchsigeren Formen (Mittelwert der M₁-Länge < 2,8 mm), die in der Untergattung *Cseria* Kretzoi, 1962, zusammengefaßt werden (Fejfar u. Horáček 1983, 138).

Mit *Mimomys reidi* Hinton, 1910, kann unser Material nicht identifiziert werden. Nach der Beschreibung und Abbildung durch Mayhew u. Stuart (1986, 458, Fig. 13/6a, b) besitzt das Typusexemplar von *Mimomys reidi* eine bedeutend niedrigere Linea sinuosa mit einem Hsd/L_{bucc} Wert von ca. 100. In Untermaßfeld muß dieses Maß, den Funden mit der höchsten Kronenhöhe und bereits angekauem Hypo-

Abb. 43 *Mimomys (Cseria) pusillus* (Méhely, 1914), Untermaßfeld. M₁. – a, a' IQW 1985/20988 (Mei. 20507). – b, b' IQW 1999/26574 (Mei. 26103). – c, c' IQW 1999/26575 (Mei. 26104). – d, d' IQW 1999/26577 (Mei. 26106) e, e' IQW 1983/19165 (Mei. 18685). – f, f' IQW 1985/20983 (Mei. 20502). – g, g' IQW 1999/26578 (Mei. 26107). – h, h' IQW 1983/18734 (Mei. 18254). – i, i' IQW 1984/19759 (Mei. 19279). – k, k' IQW 1983/19314 (Mei. 18834). – l, l' IQW 1983/19342 (Mei. 18862). – m, m' IQW 1984/19680 (Mei. 19200). – n, n' IQW 1984/19758 (Mei. 19278). – o, o' IQW 1983/19283 (Mei. 18803). – p, p' IQW 1983/19479 (Mei. 18999). – q, q' IQW 1984/19756 (Mei. 19276). – r, r' IQW 1984/19679 (Mei. 19199). – s, s' IQW 1983/18765 (Mei. 18285). – t, t' IQW 1984/19681 (Mei. 19201). – u, u' IQW 1983/18783 (Mei. 18303). – v, v': IQW 1983/18750 (Mei. 18270). – w, w': IQW 1983/18739 (Mei. 18259). – x, x': IQW 1983/18753 (Mei. 18273). – y, y' IQW 1983/18763 (Mei. 18283). – z, z' IQW 1985/20986 (Mei. 20505). – aa, aa' IQW 1983/19385 (Mei. 18905). – ab, ab' IQW 1983/18757 (Mei. 18277). – ac, ac' IQW 1984/19676 (Mei. 19196). – ad, ad' IQW 1984/19678 (Mei. 19198). – ae, ae': IQW 1983/18730 (Mei. 18250). – af, af' IQW 1984/19677 (Mei. 19197). – a-af Von occlusal; a'-af' von buccal. – Alle M₁ sind als rechte dargestellt, linke Exemplare werden spiegelbildlich abgebildet (a, c, f, h-l, n, q-s, v, ac, af).

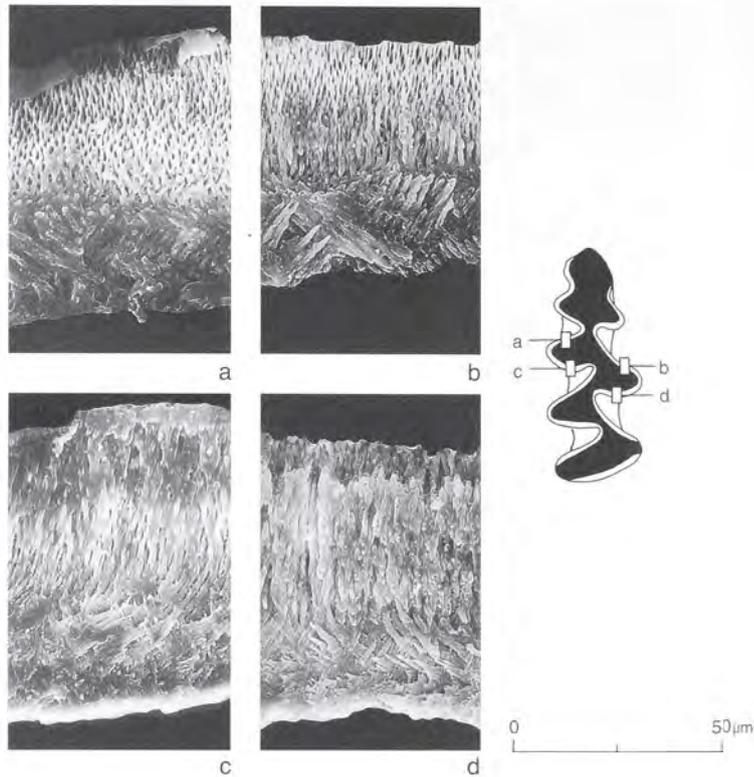


Abb. 45 *Mimomys (Cseria) pusillus* (Méhely, 1914), Untermaßfeld. M_1 -Schmelzmuster. An den vorderen Schmelzkanten (a, b) sind Radial- und Lamellenschmelz etwa gleich breit (distale Grenzen des Lamellenschmelzes sind beschädigt). An den hinteren Schmelzkanten (c, d) nimmt Radialschmelz eine größere Breite ein als der distal folgende Tangentialschmelz.

Biostratigraphisches Alter	taxonomische Zuordnung (nach zitiertem Autor)	Herkunft	Länge M_1			
			n	x_{\min}	\bar{x}	x_{\max}
Biharium	<i>Mimomys pusillus</i>	Hohensülzen ⁵⁾	1		2,20	
Biharium	<i>Mimomys pusillus</i>	Untermaßfeld ¹⁰⁾	17	2,10	2,46	2,80
Biharium	<i>Mimomys pusillus</i>	Holštejn ²⁾	3	2,80		2,90
Biharium	<i>Mimomys blanci</i> ^T	Monte Peglia ⁴⁾	113	2,22	2,49	2,70
Biharium	<i>Mimomys pusillus</i>	Deutsch-Altenburg 4B ⁸⁾	6	2,41	2,54	2,58
Biharium	<i>Mimomys pusillus</i>	Deutsch-Altenburg 4B ⁸⁾	78	2,41	2,62	2,78
Biharium	<i>Mimomys pusillus</i> ^T	Betfia 2 ¹⁰⁾	32	2,50	2,59	2,82
Biharium	<i>Mimomys pusillus</i>	Deutsch-Altenburg 2C1 ⁸⁾	14	2,21	2,46	2,71
Biharium	<i>Mimomys pusillus</i>	Deutsch-Altenburg 2C1 ⁸⁾	65	2,50	2,59	2,82
Biharium	<i>Mimomys pusillus</i>	Betfia 10 ³⁾	6	2,50		2,56
Biharium	<i>Mimomys pusillus</i>	Osztramos 8 ¹⁰⁾	20	2,32	2,52	2,86
Biharium	<i>Mimomys pusillus</i> -Gruppe	Osztramos 2 ¹⁰⁾	25	2,25	2,57	2,79
Biharium	<i>Mimomys cf. pusillus</i>	Kamyk ¹⁾	7	2,60	2,71	2,90
Villányium	<i>Mimomys pusillus</i>	Livencovka ⁷⁾	4	2,70	2,80	2,90
Villányium	<i>Mimomys tornensis</i> ^T	Osztramos 3 ^{6) 10)}	5	2,51	2,76	3,15
Villányium	<i>Mimomys reidi</i> ^T	Trimingham ⁹⁾	1		2,68	

Tab. 30 Länge des M_1 verschiedener Populationen kleinwüchsiger *Mimomys*-Arten (in mm; Meßpunkte s. Abb. 35). – Werte nach: ¹⁾ Kowalski 1960a, 12; ²⁾ Musil 1966, 148; ³⁾ Terzea u. Jurcsák 1967, 200; ⁴⁾ van der Meulen 1973, 39; ⁵⁾ Storch et al. 1973, 324; ⁶⁾ Jánossy u. van der Meulen 1975, 386; ⁷⁾ Aleksandrova 1976, 69; ⁸⁾ Rabeder 1981, 169; ⁹⁾ Mayhew u. Stuart 1986, 459; ¹⁰⁾ eigenen Messungen. – ⁸⁾ juvenile Exemplare; ^T Typusexemplar bzw. Exemplar aus der Typuslokalität.

sinuid entsprechend, über 110 betragen haben. Weiterhin ist *Mimomys reidi* durch Konfluenz zwischen allen Dentindreiecken am M_1 gekennzeichnet (Mayhew u. Stuart 1986, Fig. 13/6a). Selbst die unbewurzelten Exemplare der Untermaßfelder Funde weisen eine deutliche, wenn auch nicht vollständige Abschnürung der Dentinfelder auf. Schließlich ist bei *Mimomys reidi* relativ wenig Kronenzement vorhanden, bei den Untermaßfelder Funden füllt er dagegen über 50% der Synklinalen aus.

Durch größere Abmessungen und den Besitz völlig geschlossener und zugespitzter Dentindreiecke unterscheidet sich auch *Mimomys tornensis* Jánossy et van der Meulen, 1975, von unseren Funden. Bei *Mimomys pitymyoides* Jánossy et van der Meulen, 1975, sind die Dreiecke T2 und T3 regelmäßig breit verbunden (Jánossy u. van der Meulen 1975, 386). Wenn es bei einigen Exemplaren unserer Serie zur Konfluenz zwischen Dentindreiecken kommt, betrifft dies vor allem die Felder T1 und T2. *Mimomys pitymyoides* verfügt im Gegensatz zu unseren Molaren außerdem nur über geringe Zementeinlagerungen (Jánossy u. van der Meulen 1975, 388).

Die Untermaßfelder Funde weisen sowohl zu *Mimomys pusillus* (Méhely, 1914) als auch zu *Mimomys blanci* van der Meulen, 1973, große Ähnlichkeit auf. Schmelzinsel und *Mimomys*-Kante treten bei bewurzelten Exemplaren beider Arten nicht oder nur völlig untergeordnet auf (Méhely 1914, 217; van der Meulen 1973, 42). Auch die Occlusalflächenbilder und M_1 -Längen (Tab. 30) stimmen in beiden Fällen weitgehend mit unserem Material überein. Da die quantitativen Kriterien zur Abgrenzung zwischen beiden Taxa aber bisher noch nicht genau definiert wurden (vgl. Rabeder 1981, 172; Malez u. Rabeder 1984, 505), soll *Mimomys blanci* vorerst noch als Synonym von *Mimomys pusillus* angesehen und die Untermaßfelder Funde zu dieser Art gestellt werden.

– Tribus Microtini Cope, 1891

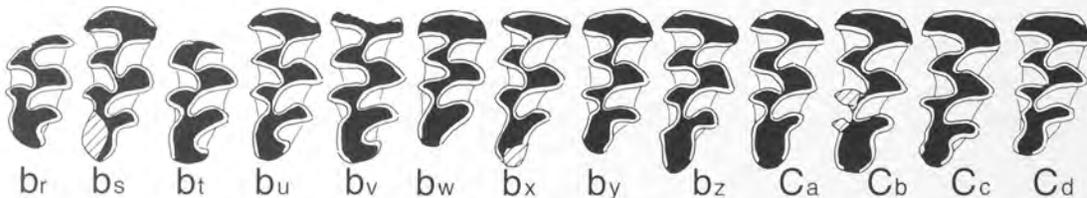
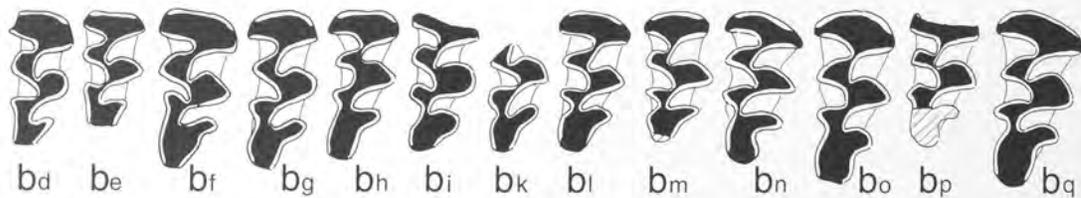
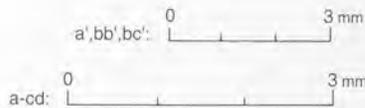
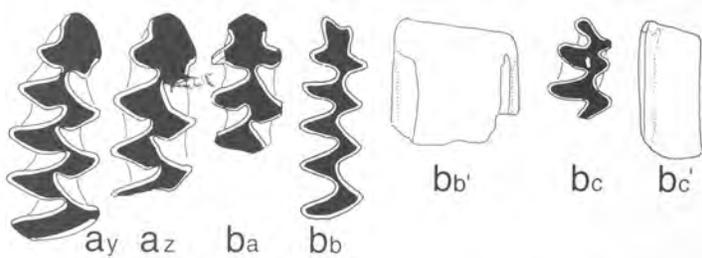
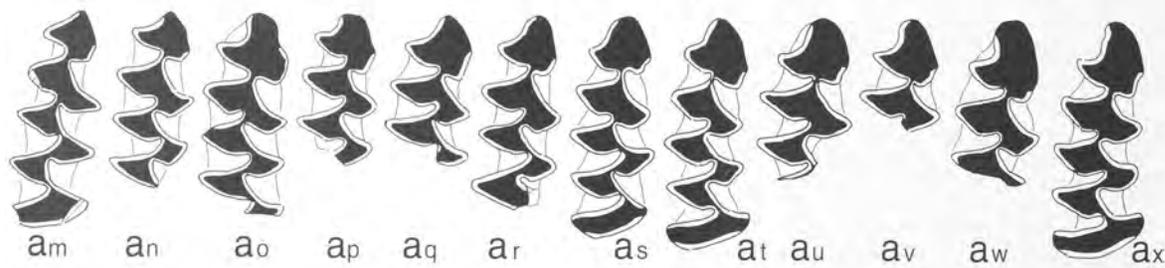
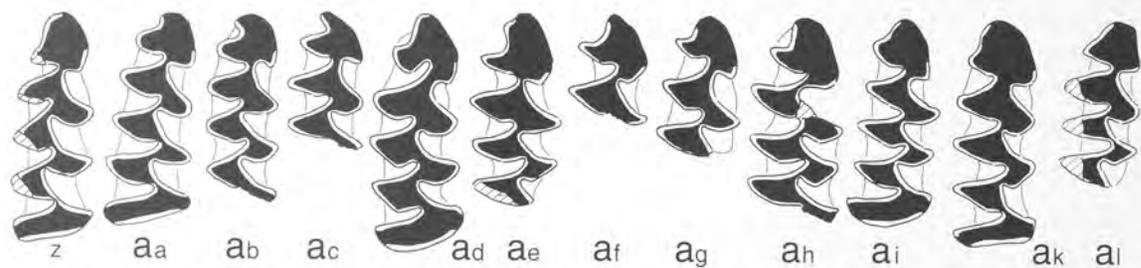
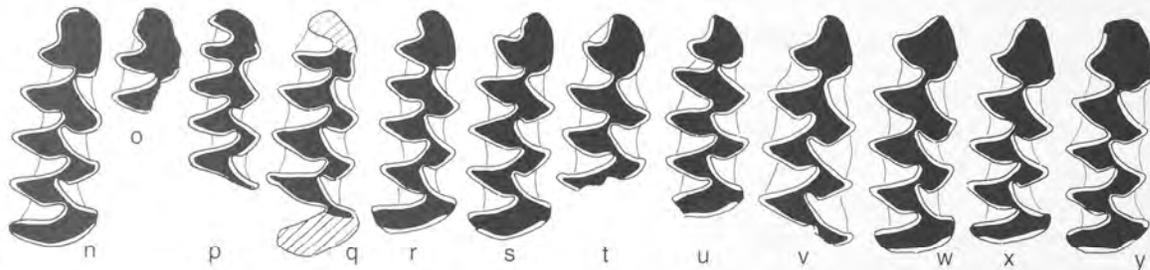
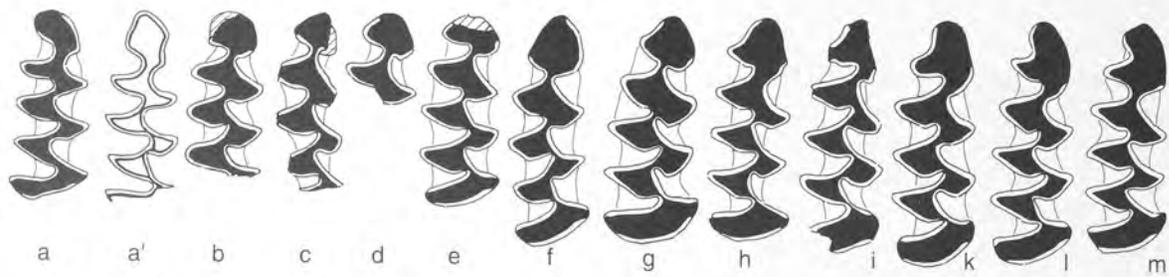
Gattung *Microtus* Schrank, 1798

Microtus thenii Malez et Rabeder, 1984

(Tab. 31, 35; Abb. 35, 46-47)

Material:

5 Mandibula-Fragmente mit M_1 , M_2 dex.: IQW 1983/18696 (Mei. 18216), IQW 1984/19772 (Mei. 19292), IQW 1984/19773 (Mei. 19293), IQW 1999/26601 (Mei. 26130), IQW 1999/26602 (Mei. 26131), 3 Mandibula-Fragmente mit M_1 , M_2 sin.: IQW 1983/19524 (Mei. 19044), IQW 1984/19907 (Mei. 19427), IQW 1999/26600 (Mei. 26129), 21 M_1 und M_1 -Fragmente dex.: IQW 1983/18726 (Mei. 18246), IQW 1983/18751 (Mei. 18271), IQW 1983/19286 (Mei. 18806), IQW 1983/19327 (Mei. 18847), IQW 1984/19627 (Mei. 19147), IQW 1983/18744 (Mei. 18264), IQW 1983/18786 (Mei. 18306), IQW 1984/19625 (Mei. 19145), IQW 1984/19765 (Mei. 19285), IQW 1984/19767 (Mei. 19287), IQW 1983/18759 (Mei. 18279), IQW 1983/19291 (Mei. 18811), IQW 1984/19623 (Mei. 19143), IQW 1984/19629 (Mei. 19149), IQW 1984/19769 (Mei. 19289), IQW 1984/19770 (Mei. 19290), IQW 1984/19775 (Mei. 19295), IQW 1985/20993 (Mei. 20512), IQW 1999/26591 (Mei. 26120), IQW 1999/26598 (Mei. 26127), IQW 1999/26592 (Mei. 26121), 33 M_1 und M_1 -Fragmente sin.: IQW 1983/18764 (Mei. 18284), IQW 1983/18729 (Mei. 18249), IQW 1983/18732 (Mei. 18252), IQW 1983/18740 (Mei. 18260), IQW 1983/18752 (Mei. 18272), IQW 1983/18762 (Mei. 18282), IQW 1983/18770 (Mei. 18290), IQW 1983/18773 (Mei. 18293), IQW 1984/19631 (Mei. 19151), IQW 1984/19632 (Mei. 19152), IQW 1984/19766 (Mei. 19286), IQW 1984/19768 (Mei. 19288), IQW 1983/18735 (Mei. 18255), IQW 1983/18738 (Mei. 18258), IQW 1983/18766 (Mei. 18286), IQW 1983/19298 (Mei. 18818), IQW 1983/19303 (Mei. 18823), IQW 1983/19453 (Mei. 18973), IQW 1984/19624 (Mei. 19144), IQW 1984/19626 (Mei. 19146), IQW 1984/19628 (Mei. 19148), IQW 1984/19630 (Mei. 19150), IQW 1984/19633 (Mei. 19153), IQW 1984/19771 (Mei. 19291), IQW 1985/20990 (Mei. 20509), IQW 1985/20991 (Mei. 20510), IQW 1985/20992 (Mei. 20511), IQW 1985/20994 (Mei. 20513), IQW 1985/20995 (Mei. 20514), IQW 1999/26593 (Mei. 26122), IQW 1999/26597 (Mei. 26126), IQW 1999/26599 (Mei. 26128), IQW 1999/26596 (Mei. 26125), 17 M^3 und M^3 -Fragmente dex.: IQW 1983/18697 (Mei. 18217), IQW 1983/18698 (Mei. 18218), IQW 1983/18701



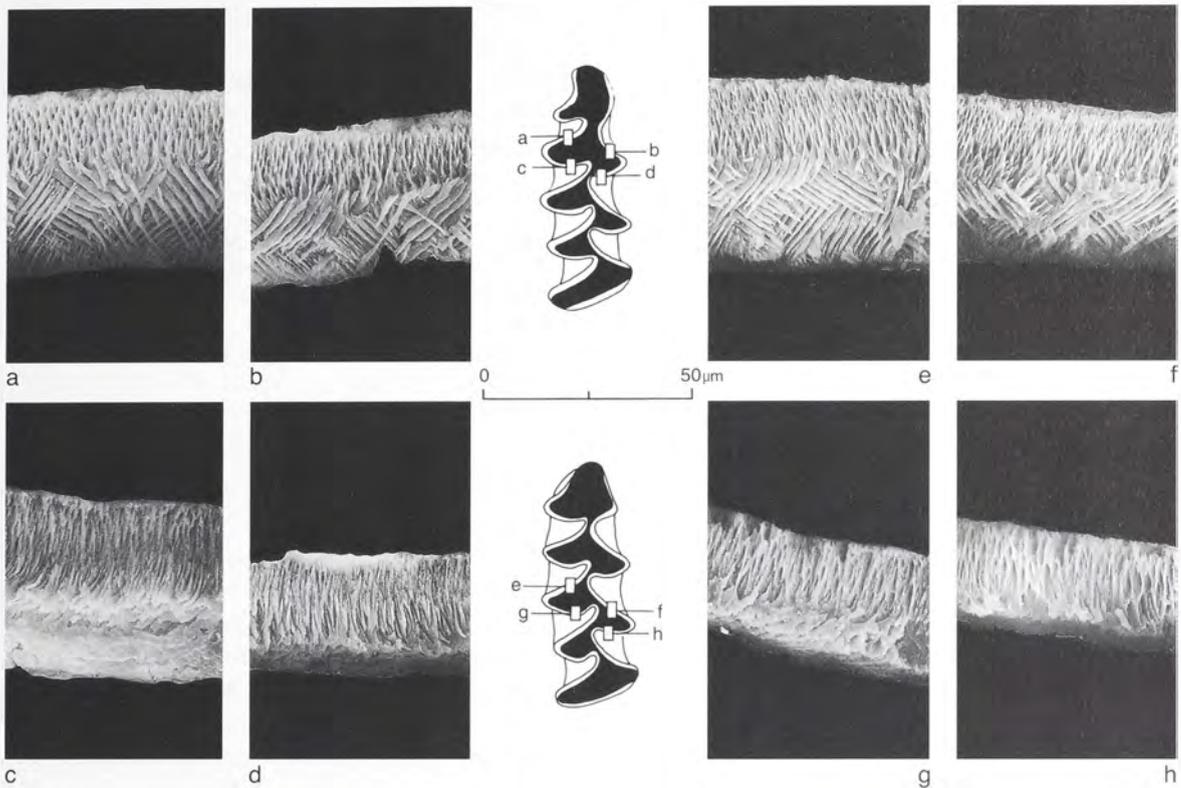


Abb. 47 *Microtus thenii* Malez et Rabeder, 1984, Untermaßfeld. M₁-Schmelzmuster. Die vorderen Schmelzkanten (a, b, e, f) weisen mesial Radialschmelz, distal eine etwas breitere Schicht Lamellenschmelz auf. An den hinteren Schmelzkanten (c, d, g, h) tritt Radialschmelz auf und nur auf der lingualen Zahnseite (c, g) schließt sich distal eine Schicht Tangentialschmelz an.

←
 Abb. 46 *Microtus thenii* Malez et Rabeder, 1984, Untermaßfeld. – a, a' IQW 1984/19769 (Mei. 19289). – b IQW 1983/18726 (Mei. 18246). – c: IQW 1983/19286 (Mei. 18806). – d IQW 1999/26596 (Mei. 26125). – e IQW 1999/26597 (Mei. 26126). – f IQW 1985/20993 (Mei. 20512). – g IQW 1985/20992 (Mei. 20511). – h IQW 1983/19291 (Mei. 18811). – i IQW 1984/19631 (Mei. 19151). – k IQW 1999/26598 (Mei. 26127). – l IQW 1983/18759 (Mei. 18279). – m IQW 1984/19623 (Mei. 19143). – n IQW 1983/18740 (Mei. 18260). – o IQW 1983/18732 (Mei. 18252). – p IQW 1983/18762 (Mei. 18282). – q IQW 1984/19626 (Mei. 19146). – r IQW 1984/19628 (Mei. 19148). – s IQW 1999/26599 (Mei. 26128). – t IQW 1984/19627 (Mei. 19147). – u IQW 1984/19629 (Mei. 19149). – v IQW 1984/19624 (Mei. 19144). – w IQW 1999/26600 (Mei. 26129). – x IQW 1984/19907 (Mei. 19427). – y IQW 1984/19772 (Mei. 19292). – z IQW 1983/18752 (Mei. 18272). – aa IQW 1985/20990 (Mei. 20509). – ab IQW 1999/26591 (Mei. 26120). – ac IQW 1983/19298 (Mei. 18818). – ad IQW 1983/18751 (Mei. 18271). – ae: IQW 1983/18770 (Mei. 18290). – af IQW 1984/19771 (Mei. 19291). – ag IQW 1984/19633 (Mei. 19153). – ah IQW 1983/18738 (Mei. 18258). – ai IQW 1985/20994 (Mei. 20513). – ak IQW 1984/19632 (Mei. 19152). – al IQW 1983/18735 (Mei. 18255). – am IQW 1984/19775 (Mei. 19295). – an IQW 1985/20995 (Mei. 20514). – ao IQW 1983/18773 (Mei. 18293). – ap IQW 1984/19630 (Mei. 19150). – aq: IQW 1983/19303 (Mei. 18823). – ar IQW 1983/18729 (Mei. 18249). – as: IQW 1999/26592 (Mei. 26121). – at IQW 1983/18696 (Mei. 18216). – au IQW 1983/19524 (Mei. 19044). – av IQW 1985/20991 (Mei. 20510). – aw IQW 1983/18764 (Mei. 18284). – ax IQW 1984/19773 (Mei. 19293). – ay IQW 1983/18766 (Mei. 18286). – az IQW 1984/19770 (Mei. 19290). – ba IQW 1983/19327 (Mei. 18847). – bb, bb' IQW 1999/26593 (Mei. 26122). – bc, bc IQW 1983/19453 (Mei. 18973). – bd IQW 1983/18754 (Mei. 18274). – be IQW 1983/19474 (Mei. 18994). – bf IQW 1983/18733 (Mei. 18253). – bg IQW 1983/18697 (Mei. 182717). – bh IQW 1983/18755 (Mei. 18275). – bi IQW 1985/20976 (Mei. 20495). – bk IQW 1985/20981 (Mei. 20500). – bl IQW 1983/18776 (Mei. 18296). – bm IQW 1983/19373 (Mei. 18893). – bn IQW 1983/18749 (Mei. 18269). – bo IQW 1985/20979 (Mei. 20498). – bp IQW 1983/18698 (Mei. 18218). – bq IQW 1985/20982 (Mei. 20501). – br IQW 1983/19306 (Mei. 18826). – bs IQW 1983/18700 (Mei. 18220). – bt IQW 1985/20980 (Mei. 20499). – bu IQW 1983/18778 (Mei. 18298). – bv IQW 1999/26594 (Mei. 26123). – bw IQW 1999/26595 (Mei. 26124). – bx IQW 1983/18785 (Mei. 18305). – by IQW 1985/20978 (Mei. 20497). – bz IQW 1983/18747 (Mei. 18267). – ca IQW 1983/18701 (Mei. 18221). – cb IQW 1983/18774 (Mei. 18294). – cc IQW 1985/20977 (Mei. 20496). – cd: IQW 1983/18761 (Mei. 18281). – a-bc: M₁; bd-cd: M³. – a-cd Von occlusal; a' von basal; bb', bc' von buccal. – Alle M₁ und M³ sind als rechte dargestellt, linke Exemplare werden spiegelbildlich abgebildet (d, e, g, i, n-s, v, w, x, z, aa, ac, ae-al, an-ar, au-aw, ay, bb-bf, bi, bk, bm, bo, bq, br, bs, bw, bz, cc).

(Mei. 18221), IQW 1983/18749 (Mei. 18269), IQW 1983/18755 (Mei. 18275), IQW 1983/18761 (Mei. 18281), IQW 1983/18774 (Mei. 18294), IQW 1983/18776 (Mei. 18296), IQW 1983/18778 (Mei. 18298), IQW 1983/18785 (Mei. 18305), IQW 1985/20978 (Mei. 20497), IQW 1985/20980 (Mei. 20499), IQW 1999/26594 (Mei. 26123), IQW 1983/18743 (Mei. 18263), IQW 1983/18771 (Mei. 18291), IQW 1983/19309 (Mei. 18829), IQW 1983/19532 (Mei. 19052), 19 M³ und M³-Fragmente sin.: IQW 1983/18700 (Mei. 18220), IQW 1983/18733 (Mei. 18253), IQW 1983/18747 (Mei. 18267), IQW 1983/18754 (Mei. 18274), IQW 1983/19306 (Mei. 18826), IQW 1983/19373 (Mei. 18893), IQW 1983/19474 (Mei. 18994), IQW 1985/20976 (Mei. 20495), IQW 1985/20977 (Mei. 20496), IQW 1985/20979 (Mei. 20498), IQW 1985/20981 (Mei. 20500), IQW 1985/20982 (Mei. 20501), IQW 1999/26595 (Mei. 26124), IQW 1983/18837 (Mei. 18357), IQW 1983/19285 (Mei. 18805), IQW 1983/19288 (Mei. 18808), IQW 1983/19299 (Mei. 18819), IQW 1983/19464 (Mei. 18984), IQW 1985/20983 (Mei. 20502), weitere 204 Molaren anderer Position (M¹, M², M₂, M₃).

Beschreibung:

Alle Molaren sind wurzellos und besitzen reichlich Kronenzement. An den unteren Molaren sind die vorderen Schmelzkanten etwas breiter als die hinteren, an den oberen Molaren sind die vorderen Kanten im Vergleich zu den hinteren schmaler bis gleich breit. Die jeweils mesialen Kanten der einzelnen Antiklinale der M₁ weisen im Vorderabschnitt Radialschmelz und distal eine etwas breitere Schicht Lamellenschmelz auf. An den hinteren Schmelzkanten tritt Radialschmelz auf und nur auf der lingualen Zahnseite schließt sich distal eine Schicht Tangentialschmelz an. Die M₁ besitzen jeweils fünf linguale und vier buccale Antiklinale. Innerhalb der Untermaßfelder Serie weist die Synklinale S15 alle Übergänge von sehr seicht (Synklinalschenkel bilden einen stumpfen Winkel, Abb. 46x) bis sehr weit eingeschnitten (Synklinalschenkel bilden einen spitzen Winkel, Abb. 46p) auf. Eine Sb4 ist nur an zwei Exemplaren ausgebildet (Abb. 46ba, bb). Die Dentinfelder T4 und T5 zeigen bei fast allen M₁ eine breite Konfluenz (*Pitymys*-Rhombus = *pitymyoide* Morphotypen), die nur bei sehr wenigen Exemplaren fast unterbrochen ist (Abb. 46q, ah). Andererseits sind Vorderkappe und T5 bis auf wenige Ausnahmen (Abb. 46a, h, ak) vollständig getrennt. An den M³ liegen jeweils meist drei linguale und drei buccale Antiklinale vor. In wenigen Fällen ist ein viertes buccales (Abb. 46bz, cb, cc, cd) bzw. ein viertes linguales (Abb. 46bt-bv) Schmelzdreieck entwickelt.

Taxonomische Zuordnung:

Aufgrund ihrer Wurzellosigkeit, des Besitzes von reichlich Kronenzement, des Schmelzmusters, relativ abgeschlossener Dentindreiecke sowie der Kauflächenbilder sind die nachfolgend beschriebenen Molaren zu *Microtus* zu stellen. Die verschiedenen Arten unterscheiden sich vor allem in den Formen und den Maßen des Anteroconidkomplexes (ACC) am M₁, die anhand von Morphotypen sowie der von van der Meulen (1973) eingeführten Parameter (A/L, B/W, C/W – Abb. 35) dokumentiert werden können. In Untermaßfeld liegt wahrscheinlich nur eine *Microtus*-Art vor, denn sämtliche M₁-Kauflächenbilder sind durch Übergänge miteinander verbunden. Auch lassen die Längenwerte der vollständig erhaltenen M₁ keine unterscheidbaren Gruppen erkennen.

Die ersten *Microtus*-Funde von Untermaßfeld wurden mit *Microtus (Allophaiomys) pliocaenicus nutiensis* Chaline, 1972, von Les Valerots verglichen (Heinrich 1982, 925). Das später umfangreichere Material ließ jedoch Unterschiede in den Morphotypenhäufigkeiten erkennen. Während in der Fundstelle Untermaßfeld nahezu ausschließlich M₁ mit *Pitymys*-Rhombus (T4-T5 sind breit verbunden – *pitymyoide* Morphotypen) auftreten, dominieren in Les Valerots die weniger evoluierten *pliocaenicus*- und *ratticepoides-nivaloides*-Morphotypen (Chaline 1972, 95-99). Darüber hinaus besteht nahezu vollständige morphologische Übereinstimmung zwischen den aus Les Valerots als *Microtus (Allophaiomys) pliocaenicus nutiensis* und *Microtus (Suranomys) malei burgondiae* beschriebenen Funden einerseits und den von Monte Peglia als *Microtus (Allophaiomys) sp. A* und *B* gemeldeten Arten andererseits (van der Meulen 1987; Masini u. Torre 1987, Fig. 4). Deren A/L und B/W Werte verweisen ebenfalls auf ein geringeres Evolutionsniveau im Vergleich zu den Untermaßfelder *Microtus*-Funden (Tab. 31).

Ebenso ist unser Material weder auf *Microtus sp. C* noch auf *Microtus sp. D* (van der Meulen 1973, 99-

Taxonomische Zuordnung (nach zitiertem Autor)	Herkunft	A/L				B/W				C/W			
		n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}
<i>Microtus</i> sp. C	Villány 8/10 ¹	63	41,00	46,80	51,00	61	<5	17,90	33,00	61	<5	<5	16,00
<i>Microtus pitymyoides</i>	Bourgade ²	38	48,00	55,40	78,00	40	1,00	3,20	5,00	41	4,00	23,80	39,00
<i>Microtus gregaloides</i>	Nagyharsányhegy 4 ¹	55	47,00	50,60	55,00	50	<5	5,30	23,00	48	8,00	25,30	34,00
<i>Microtus arvalidens</i>	Villány 6 ¹	47	48,00	52,40	57,00	54	<5	<5	20,00	53	12,00	20,20	29,00
<i>Terricola arvalidens</i>	Atapuerca/TD5 ³	9	48,00	52,00	54,00	9	1,70	3,40	5,30	9	16,00	22,00	30,00
<i>Microtus</i> sp. D	Villány 6 ¹	28	47,00	49,50	52,00	31	<5	7,10	25,00	33	<5	<5	9,00
<i>Stenocranius gregaloides</i>	Atapuerca/TD5 ³	59	46,00	49,00	52,00	57	1,70	4,20	11,00	57	12,00	24,00	35,00
<i>Iberomys</i> sp.	Atapuerca/TD5 ³	50	46,00	49,00	53,00	55	1,40	4,20	22,00	55	4,20	19,00	30,00
<i>Microtus thenii</i>	Untermaßfeld ⁴	31	44,07	48,68	52,38	53	2,44	6,65	17,95	53	5,00	21,13	32,43
<i>Microtus (Allophaiomys)</i> sp. A	Monte Peglia/T. rossa ¹	101	42,00	46,60	51,00	148	<5	13,90	33,00	147	6,00	22,40	37,00
<i>Microtus (Allophaiomys)</i> sp. B	Monte Peglia/Breccia ¹	81	41,00	45,70	49,00	48	13,00	22,80	32,00	40	6,00	19,60	28,00
<i>Microtus (Allophaiomys)</i> <i>pliocenicus</i> ^T	Betfia 2 ¹	96	40,00	43,70	48,00	89	8,00	25,30	35,00	89	15,00	22,00	30,00

Tab. 31 Indices des Anteroconidkomplexes am M₁ verschiedener Arten der Gattung *Microtus* (Meßpunkte s. Abb. 35). – Werte nach: ¹ van der Meulen 1973, 120; ² Lopez Martinez et al. 1976, 47; ³ Cuenca-Bescós et al. 1995, 205-208; ⁴ eigenen Messungen. – ^T Typusexemplar bzw. Exemplar aus der Typuslokalität.

101) zu beziehen, die beide durch nahezu geschlossene Dentinfelder T4-T5 (microtide Morphotypen) und damit kleinere C/W-Werte gekennzeichnet sind (Tab. 31).

Die in unserer Fundstelle erkennbare Dominanz von M₁ mit *Pitymys*-Rhombus ist auch für den von Bourgade (Chaline 1972, 102-104) nachgewiesenen *Microtus pitymyoides* (Chaline, 1972) kennzeichnend. An diesem Material wurden aber A/L-Werte ermittelt, die im Vergleich zu denen der Untermaßfelder Funde wesentlich höher sind (Tab. 31), so daß sie auch nicht zu *Microtus pitymyoides* gestellt werden können. Ein *Pitymys*-Rhombus tritt auch bei den meisten M₁ von *Microtus gregaloides* aus Nagyharsányhegy 4 auf. Bei dieser Art weisen die M₁ längere Vorderkappen und damit auch höhere A/L-Werte auf. *Microtus arvalidens* von Villány 6 ist ebenfalls durch höhere A/L-Werte sowie regelmäßiges Auftreten einer deutlich entwickelten Antiklinale Ab4 gekennzeichnet, die im Untermaßfelder Fundgut nur völlig untergeordnet erscheint (Abb. 46ba, bb).

Dem Untermaßfelder Material relativ ähnliche Funde wurden von Atapuerca/TD 5 gemeldet (Cuenca-Bescós et al. 1995). Hierbei handelt es sich um verschiedene *Microtus*-Arten, die ebenfalls überwiegend durch pitymyoide M₁ gekennzeichnet sind. Im Gegensatz zu den M₁ von Untermaßfeld weisen die zu *Terricola arvalidens* gestellten Exemplare, analog zu *Microtus arvalidens* von Villány 6, jeweils eine deutliche Antiklinale Ab4 auf und die als *Iberomys* sp. bestimmten Funde eine weiter fortgeschrittene Abschnürung des *Pitymys*-Rhombus und damit geringere C/W-Werte (Cuenca-Bescós et al. 1995, 207, 210 – Tab. 31). Auch die Reste von *Stenocranius gregaloides* mit relativ längeren Vorderkappen (Cuenca-Bescós et al. 1995, 209), vergleichbar mit *Microtus gregaloides* von Nagyharsányhegy 4, erscheinen etwas höher evoluiert als die M₁ von Untermaßfeld, wengleich die A/L-Werte nur geringfügig größer sind. Mit dem Material von Atapuerca vergleichbare Funde liegen wahrscheinlich auch von Včeláre 4D (Fejfar u. Horáček 1983, 125, 157) vor.

Ein dominantes Auftreten pitymyoider M₁ charakterisiert auch *Microtus thenii* Malez et Rabeder, 1984, von Podumci 1 (Malez u. Rabeder 1984, 459-474). In dieser Fundstelle überwiegen die Morphotypen, die als *hintoni* und *submalei* bezeichnet wurden (Malez u. Rabeder 1984, 459-474). Während in Podumci beide Typen etwa in gleicher Häufigkeit auftreten, dominiert der *hintoni*-Typ in Untermaßfeld deutlich. Beide Populationen zeigen eine weitgehende Übereinstimmung des A/L-Durchschnittswertes (Tab. 35) und verfügen noch über einen geringen Prozentsatz *allophaiomyider* M₁ (T4-T5-Vk konfluent), zu denen u. a. der *praehintoni*- und der *laguroides*-Morphotyp gerechnet werden können. Auch die Schmelzverhältnisse sprechen für eine Zuordnung unserer Funde zu *Microtus thenii*. Nach Malez u. Rabeder (1984, 460) besitzen die Funde von Podumci ein mesoknemes Schmelzband (vordere und hintere Schmelzkanten sind etwa gleich breit). Die von diesen Autoren herangezogenen Meßwerte beziehen

sich jedoch ausschließlich auf die M^1 (Rabeder, in litt.). Die lichtmikroskopisch genommenen Maße von 10 M^1 aus Untermaßfeld ergaben SDQ-Mittelwerte von 92, 77 ($x_{\min} - x_{\max} = 85,89-104,43$) und verweisen somit ebenfalls auf eine mesokneme Schmelzdifferenzierung dieser Molaren. Wenn auch der Vergleich der M_1 -Schmelzdicken noch aussteht, so weisen die *Microtus*-Funde von Untermaßfeld unter allen genannten Arten bisher die beste Übereinstimmung mit *Microtus thenii* aus Podumci 1 auf und werden zu dieser Art gestellt.

Das nahezu ausschließliche Vorliegen pitymyoider (T4-T5 offen) und Fehlen microtider (T4-T5 geschlossen) Morphotypen läßt vermuten, daß auf dem stratigraphischen Niveau der Untermaßfelder Funde letztgenannte Typen noch nicht entwickelt waren. Wenn dem so ist, dürften alle Fundstellen, in denen *Microtus* s. str. (mit microtiden M_1 , d. h. *Microtus arvalinus*, *Microtus gregalis* usw.) auftritt, jünger als Untermaßfeld sein (Süßenborn, Voigtstedt, Koněprusy C 718 usw.). Andererseits kommen in Untermaßfeld allophaiomyide (T4-T5-Vk offen) Formen nur sehr selten und mit relativ entwickelten Morphotypen vor. Daher sind Faunen, in denen allophaiomyide M_1 regelmäßig oder dominant auftreten (Deutsch-Altenburg 2, Betfia 2, Osztramos 8 usw.), älter als unsere Fundstelle (vgl. Abschn. 6.1.2.).

- Familie Muridae Illiger, 1815
- Unterfamilie Murinae Illiger, 1815
- Gattung *Apodemus* Kaup, 1829
- Apodemus* cf. *sylvaticus* (Linnaeus, 1758)
- (Tab. 32-33; Abb. 48-51)

Material:

2 I_{sup} IQW 1991/23 792 (Mei. 23 320), IQW 1991/23 793 (Mei. 23 321), 3 M^1 dex. IQW 1983/19746 (Mei. 18266), IQW 1985/20963 (Mei. 20482), IQW 1985/20967 (Mei. 20486), 1 M^2 sin. IQW 1983/18748 (Mei. 18268), 2 I_{inf} IQW 1991/23 794 (Mei. 23 322), IQW 1991/23 795 (Mei. 23 323), 4 M_1 und M_1 -Fragm. sin. IQW 1985/20966 (Mei. 20485), IQW 1983/18745 (Mei. 18265), IQW 1983/18725 (Mei. 18245), IQW 1985/20962 (Mei. 20481), 3 M_1 und M_1 -Fragm. dex. IQW 1983/18787 (Mei. 18307), IQW 1985/20969 (Mei. 20488), IQW 1985/29968 (Mei. 20487), 1 M_2 sin. IQW 1985/20964 (Mei. 20483), 1 M_2 dex. (IQW 1985/20965 (Mei. 20484), 1 M_3 dex. IQW 1985/20970 (Mei. 20489).

Beschreibung:

Die Incisiven besitzen einen deutlich geringeren mesio-distalen als bucco-lingualen Durchmesser. An den oberen Molaren stehen die Haupthöcker serial in drei, an den unteren in zwei Längsreihen. Sämtliche vorliegenden M^1 besitzen deutlich ausgebildete Höcker t7 und t12. Obwohl relativ stark abgekaut, sind am M^2 die Höcker t3 und t7 erkennbar. Die M_1 verfügen über jeweils mindestens drei, der M_3 über zwei buccale accessorische Höcker. An den M_2 ist ein buccales Cingulum oder ein zusätzlicher accessorischer Tuberkel ausgebildet. An allen oberen Molaren sind vier, an den unteren zwei Wurzeln vorhanden.

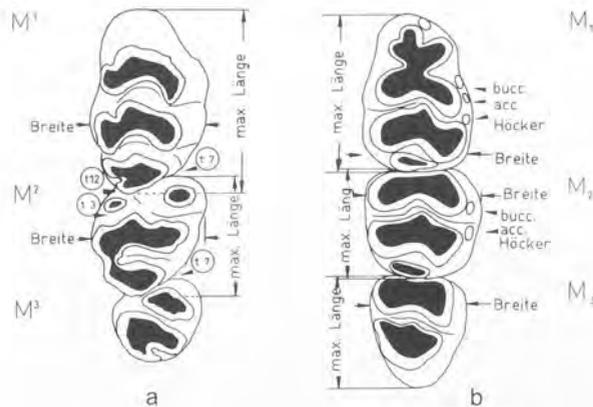


Abb. 48 Muridae, Lage der Meßpunkte. - a Rechte obere Molarenreihe. - b Rechte untere Molarenreihe. - Beide von occlusal. - Abkürzungen: bucc. acc. Höcker: buccale accessorische Höcker; t1 bis t12: t-Nomenklatur der Molarenhöcker nach Miller (1912).

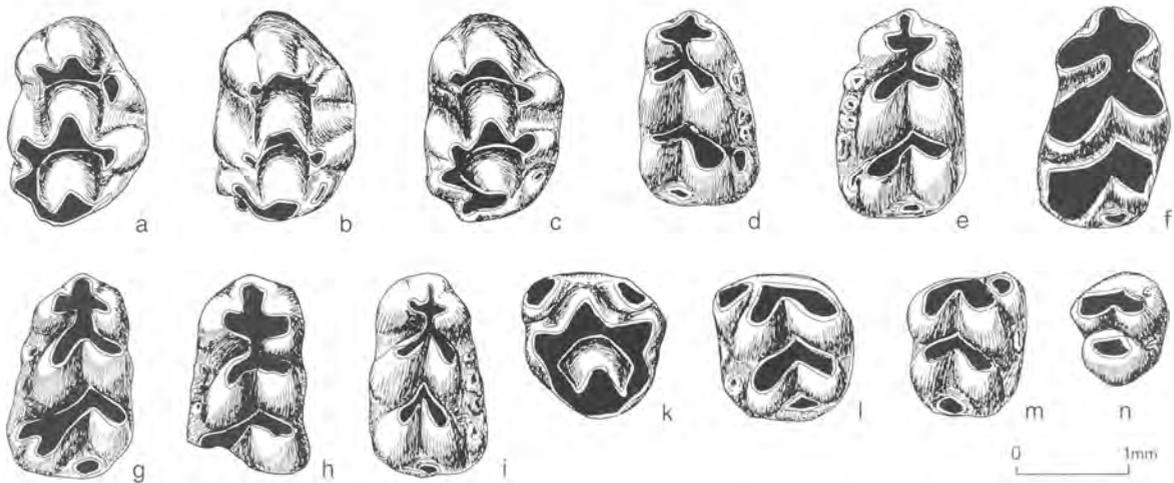


Abb. 49 *Apodemus* cf. *sylvaticus* (Linnaeus, 1758), Untermaßfeld. – a M¹ dex. IQW 1983/19746 (Mei. 18266) – b M¹ dex. IQW 1985/20967 (Mei. 20486). – c M¹ dex. IQW 1985/20963 (Mei. 20482). – d M₁ dex. IQW 1985/29968 (Mei. 20487). – e M₁ sin. IQW 1985/20962 (Mei. 20481). – f M₁ sin. IQW 1983/18725 (Mei. 18245). – g M₁ sin. IQW 1985/20966 (Mei. 20485). – h M₁ sin. IQW 1983/18745 (Mei. 18265). – i M₁ dex. IQW 1985/20969 (Mei. 20488). – k M² sin. IQW 1983/18748 (Mei. 18268). – l M₂ sin. IQW 1985/20964 (Mei. 20483). – m M₂ dex. IQW 1985/20965 (Mei. 20484). – n M₃ dex. IQW 1985/20970 (Mei. 20489). – Alle von occlusal.

Taxonomische Zuordnung:

Aufgrund der seitlich abgeflachten Nagezähne sowie der Höcker-Konfiguration der Molaren sind die genannten Funde eindeutig zu den Muriden zu stellen. Innerhalb dieser Gruppe werden die Taxa anhand ihrer Dimensionen sowie der Ausbildung einzelner Haupt- und Nebenhöcker (letztere werden als accessorische Höcker bezeichnet) unterschieden.

Die aus Untermaßfeld überlieferten M¹ besitzen sämtlich den Höcker t7, ein typisches Merkmal der Gattung *Apodemus*. Bei *Rattus*, *Mus* und *Acomys* fehlt dieses Element (Niethammer 1978a, 286). Bei den aus den pliozänen Faunen von Csarnóta (Kretzoi 1959, 1962) und Węże (Sulimski 1964, 221-224) beschriebenen Resten von *Rbagapodemus* ist der t7 am M¹ zwar ebenfalls vorhanden, doch sind die Molaren dieser Form bedeutend größer (Tab. 32, 33) und der t1 ist weit distal verschoben (Kretzoi 1959, 244), so daß an der vorderen lingualen Seite dieses Zahnes eine regelrechte Einkerbung entsteht.

Für die Zuordnung der Untermaßfelder Funde zur Gattung *Apodemus* spricht weiterhin das Vorhandensein des Tuberkels Sm am M₁ sowie von jeweils zwei Wurzeln am M₁ und M₂ (Niethammer 1978b, 305). Schließlich entsprechen Zahl und Ausrichtung der M¹-Wurzeln den bei *Apodemus sylvaticus*, *Apodemus flavicollis* und *Apodemus mystacinus* mit Abstand häufigsten Alveolenmustern vom Typ a und e nach Herold (1956, 238).

Unter den genannten *Apodemus*-Arten ist *A. agrarius* (Pallas, 1771) auszuschließen. Hier treten die genannten Varianten der Alveolen-Formen etwas seltener auf (Herold 1956, 238). Wesentlicher aber ist, daß diese Art am M² keinen t3 besitzt (Böhme 1978, 368) und am buccalen Rand des M₁, ebenso wie bei dem damit nicht in Frage kommenden *Apodemus leptodus* Kretzoi, 1956, nur ein einziger accessorischer Höcker ausgebildet ist (Kretzoi 1956, 187; Jánossy 1976, 48). Der neuerdings (Martin Suarez u. Mein 1998) zu *Apodemus* gestellten, früher als *Parapodemus coronensis* Schaub, 1938, bezeichneten Art fehlt ebenfalls der t7 (Schaub 1938, 14, 37), weshalb unsere Funde auch hier nicht einzuordnen sind.

Apodemus mystacinus (Danford et Alston, 1877) besitzt am M² einen zusätzlichen accessorischen Höcker bzw. ein Cingulum distal vom Höcker t9. Bei dem von Untermaßfeld vorliegenden M² ist dieses Element wahrscheinlich nicht vorhanden, doch kann dies aufgrund der relativ weiten Abkautung nicht eindeutig entschieden werden. Ein sicheres Abgrenzungskriterium sind jedoch die deutlich größte-

Biostratigraphisches Alter	taxonomische Zuordnung (nach zitiertem Autor)	Herkunft	M ¹				M ²											
			Länge		Breite		Länge		Breite									
			n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}				
rezent	<i>Apodemus mystacinus</i>	Griechenland ⁷	27	2,38	2,40	2,52												
rezent	<i>Apodemus flavicollis</i>	Mitteldeutschland ¹²	21	1,88	2,07	2,25	21	1,19	1,30	1,38	21	1,19	1,26	1,38				
rezent	<i>Apodemus sylvaticus</i>	Mitteldeutschland ¹²	28	1,69	1,88	2,00	28	1,13	1,18	1,25	20	1,00	1,13	1,25				
rezent	<i>Apodemus microps</i>	Mähren ¹¹	13	1,60		1,80					13	1,08		1,20				
Toringium	<i>Apod. maastrichtiensis</i> ^T	Maastricht-Belvedere 3,4 ¹²	9	1,51	1,69	1,82	9	1,02	1,07	1,15	10	0,94	1,10	1,19				
Biharium	<i>Apodemus flavicollis</i>	Voigtstedt ¹²	1		2,11		1		1,28									
Biharium	<i>Apodemus sylvaticus</i>	Hohensülzen ⁵	23	1,70	1,80	2,00	23	1,10	1,17	1,30								
Biharium	<i>Apodemus cf. sylvaticus</i>	Podumci ¹⁹	4	1,66	1,86	2,02	4	1,12	1,21	1,29								
Biharium	<i>Apodemus cf. sylvaticus</i>	Untermaßfeld ¹²	3	1,80	1,81	1,82	3	1,11	1,17	1,22	1	1,22		1	1,19			
Biharium	<i>Apodemus cf. dominans</i>	Monte Peglia ⁴	11	2,05	2,14	2,28	11	1,33	1,37	1,45								
Biharium	<i>Apodemus flavicollis</i>	Pirro Nord 1 ⁸	7	2,01	2,05	2,10	7	1,30	1,34	1,39								
Villányium	<i>Apodemus aff. alsomyoides</i>	Schernfeld ²	1		2,17	1,00			1,30									
Villányium	<i>Apodemus atavus</i>	Willershausen ⁶	1		1,80		1		1,20	1	1,10		1	1,10				
Villányium	<i>Apodemus atavus</i> ^T	Gundersheim ⁶							1,20	1	1,20		1	1,20				
Ruscium	<i>Rhagapodemus frequens</i>	Węże ³	144	2,00	2,30	2,70	144	1,40	1,70	1,90	91	1,30	1,60	1,80	91	1,30	1,50	1,70

Tab. 32 Maße oberer Molaren rezenter und fossiler Serien verschiedener Muriden-Arten (in mm; Meßpunkte s. Abb. 48). – Werte nach: ¹ Schaub 1938, 36; ² Dehm 1962, 49; ³ Sulimski 1964, 223; ⁴ van der Meulen 1973, 45-46; ⁵ Storch et al. 1973, 315; ⁶ Rietschel u. Storch 1974, 496; ⁷ Niethammer 1978b, 308; ⁸ De Giuli u. Torre 1984, 119; ⁹ Malez u. Rabeder 1984, 459; ¹⁰ van Kolf-schoten 1985, 61; ¹¹ Heinrich in Benecke et al. 1990, 246; ¹² eigenen Messungen. – ^T Typusexemplar bzw. Exemplar aus der Typuslokalität.

Biostratigraphisches Alter	taxonomische Zuordnung (nach zitiertem Autor)	Herkunft	M ₁				M ₂				M ₃											
			Länge		Breite		Länge		Breite		Länge											
			n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}	n	x _{min}	x	x _{max}				
rezent	<i>Apodemus mystacinus</i>	Griechenland ⁷	27	2,30	2,36	2,45																
rezent	<i>Apodemus flavicollis</i>	Mitteldeutschland ¹²	21	1,75	1,88	2,00	21	1,13	1,17	1,25	21	1,13	1,16	1,25	21	0,88	1,00	1,19				
rezent	<i>Apodemus sylvaticus</i>	Mitteldeutschland ¹²	10	1,59	1,68	1,82	10	0,91	1,02	1,09												
rezent	<i>Apodemus sylvaticus</i>	Mitteldeutschland ¹²	29	1,63	1,73	1,88	29	0,88	1,04	1,19	28	0,94	1,04	1,13	28	0,75	0,87	1,00				
rezent	<i>Apodemus microps</i>	Mähren ¹¹	13	1,50		1,81					13	1,00		1,10								
Toringium	<i>A. maastrichtiensis</i> ^T	Maastricht-Belvedere 4 ¹⁰	11	1,37	1,50	1,60	11	0,84	0,91	0,95	8	0,94	1,03	1,16	8	0,88	0,94	0,98				
Biharium	<i>Apodemus flavicollis</i>	Voigtstedt ¹²	3	1,80	1,88	2,00	3	1,05	1,10	1,20	3	1,10	1,19	1,25	3		1,10					
Biharium	<i>Apodemus sylvaticus</i>	Hohensülzen ⁵	24	1,50	1,71	1,80	24	0,90	1,02	1,10												
Biharium	<i>Apod. cf. sylvaticus</i>	Podumci ¹⁹	17	1,56	1,78	1,98	17	0,97	1,08	1,15												
Biharium	<i>Apod. cf. sylvaticus</i>	Untermaßfeld ¹²	6	1,61	1,73	1,86	6	0,94	0,98	1,05	2	1,19		2	0,97	1,01	1,05	1	0,94			
Biharium	<i>Apodemus cf. dominans</i>	Monte Peglia ⁴	13	1,87	1,97	2,14	14	1,07	1,16	1,23												
Biharium	<i>Apodemus flavicollis</i>	Pirro Nord 1 ⁸	17	1,82	1,88	1,98	17	1,07	1,14	1,20												
Villányium	<i>Ap. aff. alsomyoides</i>	Schernfeld ²	1		2,05		1		1,15													
Villányium	<i>Apodemus alsomyoides</i>	Villány 3 ¹	1		>2,00		2	1,20	1,25													
Villányium	<i>Apodemus atavus</i>	Willershausen ⁶	2	1,70	1,75	1,80	2	1,00	1,05	1,10	2	1,20		2	1,00	1,05	1,10	2	1,00	1,05	1,10	
Villányium	<i>Apodemus atavus</i> ^T	Gundersheim ⁶	2	1,70	1,75	1,80	2	1,00	1,05	1,10	2	1,20		2	1,00	1,05	1,10					
Ruscium	<i>Rhagapodemus frequens</i>	Węże ³	190	1,70	2,30	2,60	190	1,30	1,60	1,70	128	1,40	1,70	1,80	128	1,30	1,60	1,70	88	1,20	1,40	1,60

Tab. 33 Maße unterer Molaren rezenter und fossiler Serien verschiedener Muriden-Arten (in mm; Meßpunkte s. Abb. 48). – Werte nach: ¹ Schaub 1938, 36; ² Dehm 1962, 49; ³ Sulimski 1964, 223; ⁴ van der Meulen 1973, 45-46; ⁵ Storch et al. 1973, 315; ⁶ Rietschel u. Storch 1974, 496; ⁷ Niethammer 1978b, 308; ⁸ De Giuli u. Torre 1984, 119; ⁹ Malez u. Rabeder 1984, 459; ¹⁰ van Kolf-schoten 1985, 61; ¹¹ Heinrich in Benecke et al. 1990, 246; ¹² eigenen Messungen. – ^T Typusexemplar bzw. Exemplar aus der Typuslokalität.

ren Molaren-Maße von *Apodemus mystacinus* im Vergleich zu den Untermaßfelder Funden. Größere Zähne weisen weiterhin die Funde von *Apodemus dominans* Kretzoi, 1959, (Typuslokalität Csarnóta; Kretzoi 1962, 393, 395) sowie rezente und fossile Serien von *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) auf. Kleiner dimensioniert als die Untermaßfelder Funde sind dagegen die M₁ von *Apodemus maastrichtiensis* van Kolf-schoten, 1985. Mit *Apodemus microps* Kratochvil et Rosicky, 1952, gibt es in den M₁-Längen

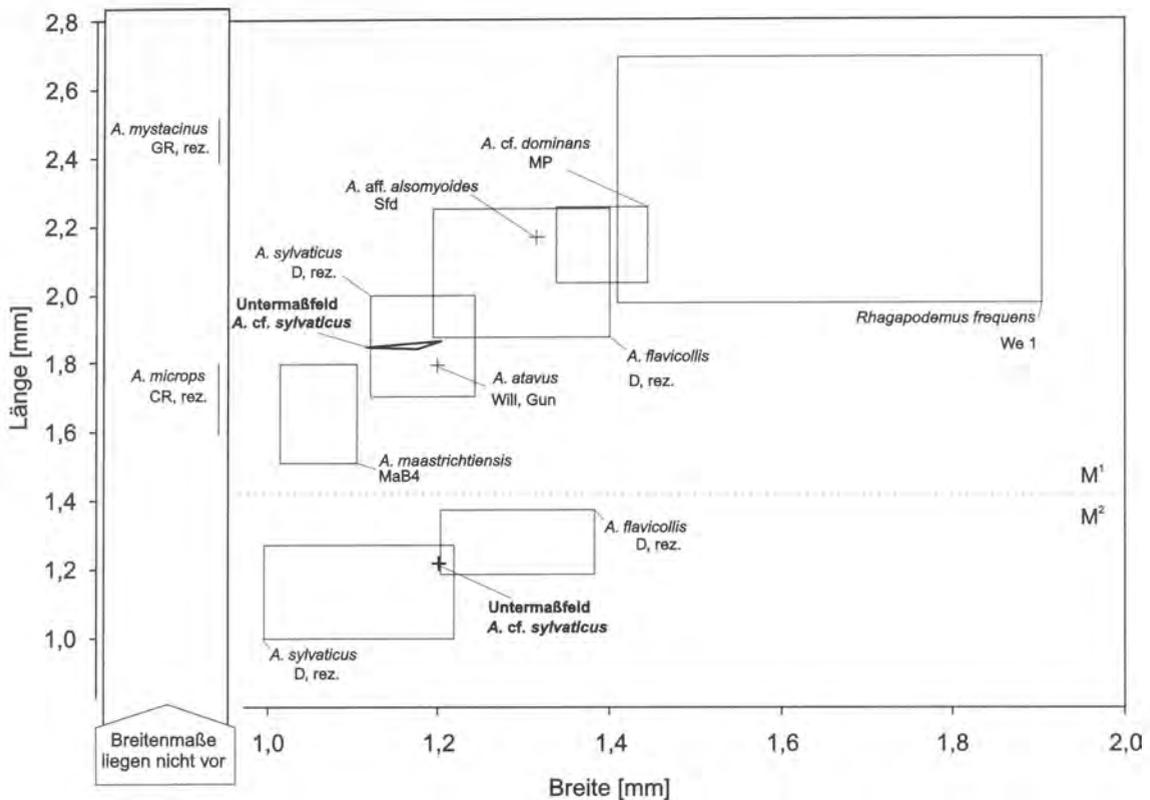


Abb. 50 Längen- und Breitenmaße oberer Molaren fossiler und rezenter Serien verschiedener Arten von *Apodemus* sowie von *Rhagapodemus frequens* (in mm; Meßpunkte s. Abb. 48; Maße Tab. 32). – Abkürzungen: Gun: Gundersheim; MaB 4: Maastricht-Belvedere 4; MP: Monte Peglia; Sfd: Schernfeld; We 1: Węze 1; Will: Willershausen.

zwar Überschneidungen, doch sind die Längen-Maße der M¹ der letztgenannten Art deutlich geringer (Tab. 32, 33).

Weitgehende morphologische und metrische Übereinstimmungen unserer Funde ergeben sich dagegen mit *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758). Dies betrifft sowohl eine Serie rezenter Stücke aus Thüringen als auch die fossilen Funde von Podumci 1 und Hohensülzen. Die Werte des Untermaßfelder Materials überlappen allerdings z.T. auch mit den Maßen von *Apodemus atavus* Heller, 1936, aus Willershausen. Heller (1936, 126-127) beschrieb *Apodemus atavus* erstmals aus der Fundstelle Gundersheim. Typisch erschien ihm ein im Verhältnis zur Diastemalänge hoher Mandibelknochen. Nach Rietschel u. Storch (1974, 497) variiert dieses Merkmal stark und hat daher nur geringen diagnostischen Wert. Entscheidend soll für *Apodemus atavus* statt dessen der Besitz eines kräftig ausgebildetes Hintercingulums bzw. eines t12 am M² und zusätzlicher accessorischer Höcker am M₂ sein (Rietschel u. Storch 1974, 497). In unserem Material lassen zwar der M₂ und der M₃ derartige Bildungen erkennen, ein t12 ist jedoch nur am M¹, nicht aber am M² nachzuweisen.

Damit ergibt sich für das Untermaßfelder Material die größte Ähnlichkeit mit *Apodemus sylvaticus*. Die einzige Einschränkung besteht darin, daß accessorische Höcker bei unseren Funden kräftiger ausgebildet sind als dies bei den bisher untersuchten rezenten *Apodemus sylvaticus* beobachtet werden konnte. Vergleichbar deutliche accessorische Höcker kennt man von *Apodemus alsomyoides* Schaub, 1938. Diese von Villány 3 (Schaub 1938, 36) und Schernfeld (Dehm 1962, 49) nachgewiesene Form ist aber größer als unsere Funde. Die noch verbleibenden Unsicherheiten bei der Zuordnung der Untermaßfelder Funde werden in der Bezeichnung *Apodemus cf. sylvaticus* zum Ausdruck gebracht.

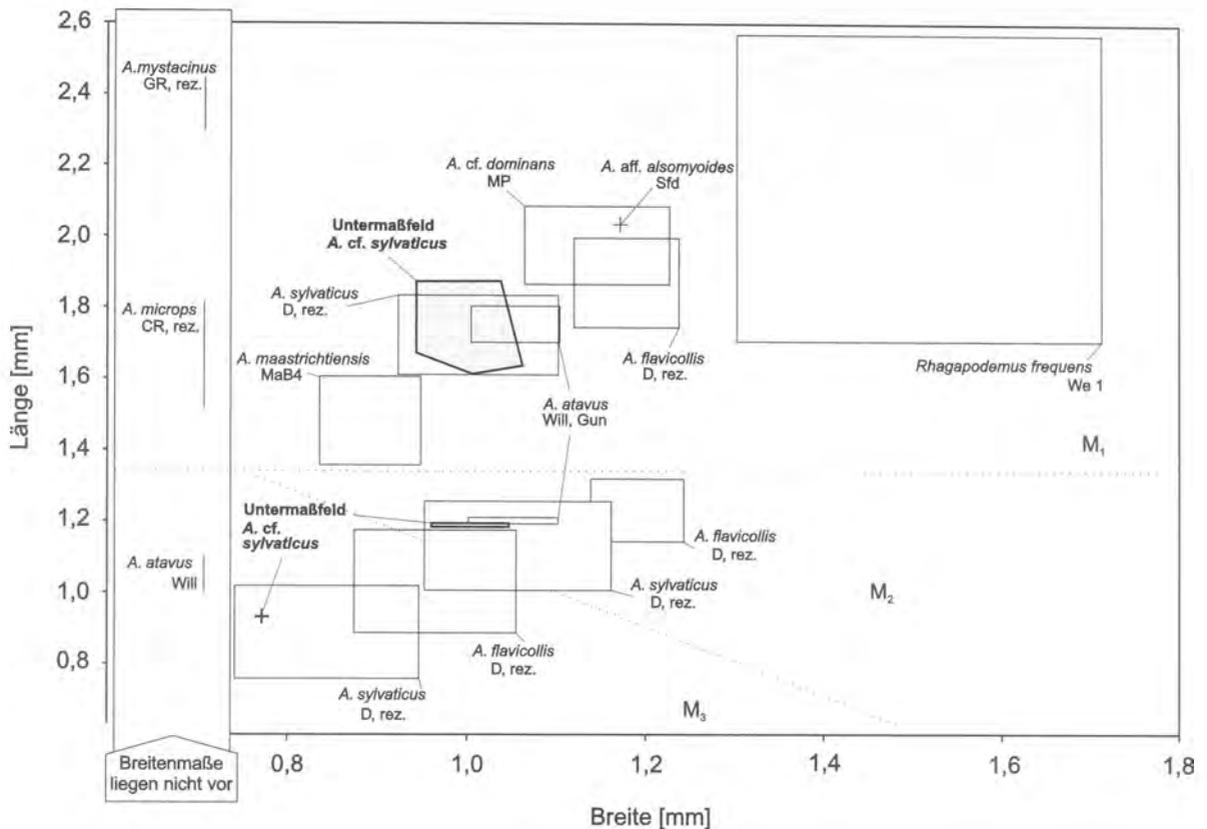


Abb. 51 Längen- und Breitenmaße unterer Molaren fossiler und rezenter Serien verschiedener Arten von *Apodemus* sowie von *Rhagapodemus frequens* (in mm; Meßpunkte s. Abb. 48; Maße Tab. 33). – Abkürzungen: Gun: Gundersheim; MaB 4: Maastricht-Belvedere 4; MP: Monte Peglia; Sfd: Schernfeld; We 1: Wèze 1; Will: Willershausen.

4. Taphonomische Aussagen der Kleinsäugerreste

Die Fossilreste aus der Pleistozänfundstelle von Untermaßfeld repräsentieren eine fluviatile Taphozönose. Die hier nachgewiesenen Kleinsäuger entstammen verschiedenen Habitaten und wurden in einer Grabgemeinschaft zusammengeführt. Das Wirken fluviatiler Akkumulationsbedingungen ergibt sich zwar bereits aus dem Charakter des fossilführenden Sedimentes (Ellenberg u. R.-D. Kahlke 1997) sowie aus zahlreichen Befunden der Großsäugerassoziaton (R.-D. Kahlke 1997), aber auch die Kleinsäugerreste weisen ein hierfür charakteristisches Bild auf. Es liegen nahezu ausschließlich isoliert Funde vor, fast sämtliche Knochen weisen Bruchflächen auf und nur kompakte Elemente sind in größerer Anzahl vollständig überliefert (Phalangen, Tarsalia, Carpalia, Vertebrae und Molaren, Tab. 34). Genau dies sind typische Merkmale fluviatiler Fundstellen (Tobien 1968, 566; Stuart 1975, 68-69, 1980, 93-94). Da trotz subtiler Grabungstechnik nur in einem Fall nahezu zusammenhängende Skeletteile vorgefunden wurden (Abb. 52), kann im Ausschlämmen der Proben nicht der wesentliche Grund für das fast ausschließliche Vorliegen isolierter Skelettelemente gesehen werden.

Auf die Wirkung von Strömungsbewegungen verweist auch die Fundverteilung innerhalb der Lokalität. Die größten Häufigkeiten (20-130 Reste pro Planquadrat bei ca. 1,5 m Mächtigkeit der beprobten Fundschicht) sind in den Konzentrationen von Großsäugermaterial dokumentiert. Dies dürfte auf strömungsbedingte sogenannte Genistbildungen (Müller 1976, 95-96) zurückzuführen sein, wobei sperrige Objekte (Äste, Knochen von Großsäugern etc.) zu Fängern von Kleinsäugerresten wurden.

Anhaltspunkte zur Stärke der Wasserbewegung liefert die durchschnittliche Funddichte. Diese errechnet sich aus der Anzahl aller nachgewiesenen Kleinsäugerreste pro Menge geschlammten Sedimentes. Für Untermaßfeld beträgt diese Dichte ca. 23 Funde/t. Im Vergleich hierzu sind aus den Tönen von Voigtstedt ca. 60 und aus den Kiesen von Süßenborn ca. 15 Kleinsäugerreste/t nachgewiesen. Diese Konzentrationen stehen in erster Linie mit der Intensität der Transportkräfte in Zusammenhang, aber auch mit den unterschiedlichen Erhaltungsmöglichkeiten. In jedem Fall lassen die verschiedenen Werte erkennen, daß die Kleinsäugerreste der Lokalität Untermaßfeld vor der Akkumulation stärkeren Strömungsbedingungen ausgesetzt waren als die Funde in Voigtstedt, aber geringeren Bewegungen als die Reste in Süßenborn. Zur Aufarbeitung und Vermischung unterschiedlicher stratigraphischer Niveaus haben die fluviatilen Transportprozesse in Untermaßfeld aber offenbar nicht geführt. Die ermittelten Merkmalsvariationen der in Untermaßfeld ausreichend dokumentierten Arten verweisen stets auf das Vorliegen homogener Fundserien.

Im Artenspektrum überwiegen die Landtiere, doch sind auch semiaquatische Formen (*Drepanosorex*, *Castor*, *Trogontherium*, *Mimomys savini*; vgl. Abschn. 5.) vorhanden. Darf für die im Wasser lebenden Arten ein dortiges Verenden, anschließender Transport und Einbettung ihrer Reste angenommen werden, so müssen für die terrestrischen Taxa zusätzliche Prozesse ihres Eintrags in die Fundstelle berücksichtigt werden. Als häufigste Ursache für die Entstehung fossiler Kleinsäugerakkumulationen wird eine Anhäufung in Form von Beuteresten diskutiert, die vorwiegend aus Greifvogelgewöllern stammen (Erbaeva 1968, 335; Koenigswald 1970, 408, 1972, 215; Mellett 1974, 349; Mayhew 1977, 31; Korth 1979, 238-249; Andrews u. Nesbit Evans 1983; Andrews 1990 u. a.). Auch Ansammlungen in Exkrementen von Carnivoren (Canidae, Mustelidae, Viverridae), die als Koprozöosen im Sinne von Mellett (1974) bezeichnet werden, bilden eine Möglichkeit fossiler Akkumulationen von Kleinsäugerresten (s. auch Erbaeva 1968, 335; Andrews 1990, 201-209).

Ein direkter Nachweis eines geformten fossilen Gewölles, wie es beispielsweise bei Tobien (1977, 361) beschrieben wurde, oder eines fossilisierten, Kleinsäuger enthaltenden Exkremments, gelang für Untermaßfeld bisher nicht. Allerdings sind derartige Bildungen sehr selten und nur unter günstigsten Bedingungen überlieferbar (Storch 1969, 541; Mellett 1974, 349; Tobien 1977, 361). Gewölle zerfallen nach etwa 200 m Wassertransport vollständig, Exkremmente von Carnivoren lösen sich noch rascher auf (Korth 1979, 262).

Es gibt jedoch Kriterien, nach denen eine Unterscheidung zwischen Beuteresten von Taggreifvögeln, Eulen und Raubtieren möglich ist. Rückschlüsse können aus dem Erhaltungszustand sowie der prozentualen Häufigkeit der einzelnen Knochen und Zähne pro überliefertem Individuum gezogen werden. In Eulengewöllern liegen Kleinsäugerreste im allgemeinen in sehr guter Erhaltung, d. h. mit unversehrten, unkorrodierten Knochen- und Zahnoberflächen vor. Weiterhin sind nahezu alle Skelettelemente eines jeden Individuums erhalten. Dagegen weisen Micromammalia-Reste in Gewöllern von Taggreifvögeln deutliche Verdauungsspuren in Form angeätzter, zerbrochener, jedoch in ihrer Zahl nahezu vollständiger Knochen und Zähne auf (Mayhew 1977, 26, Fig. 1, 2; Andrews 1990). In Exkrementen von Carnivoren lassen die Beutereste z.T. Bißspuren des betreffenden Raubtiers und eine geringere Vollständigkeit als in Greifvogelgewöllern erkennen (Andrews u. Nesbit Evans 1983, 294-295, 304). Diese beträgt jedoch immer noch über 60%, wobei Schädel häufig erhalten sind (Korth 1979, 248). Insgesamt haben Koprozöosen im Vergleich zu Resten in Eulengewöllern eine geringere Überlieferungschance in Fossilfundstellen (Andrews u. Nesbit Evans 1983, 306).

In aquatischen Ablagerungen werden die Erhaltungs- und Verteilungsmuster der Fossilreste durch Transportbewegungen überprägt (Kowalski 1990). Fluviatil verlagerte Kleinsäugerreste sind durch mehr oder weniger intensive Abrollungsspuren sowie eine relative Überrepräsentanz von Zahnresten charakterisiert (Korth 1979, 266), da letztere eine im Vergleich zu den meisten Knochen höhere Sink- und damit langsamere Verdriftungsgeschwindigkeit aufweisen (Korth 1979, 250-259).

Der Färbung der Fundstücke ist im Zusammenhang mit der Akkumulationsursache keine Bedeutung beizumessen. Sie wird vor allem durch das einbettende Sediment bestimmt. Auch technische Einflüsse durch das Schlämmen wirken sich nur geringfügig auf die Erhaltung aus (Korth 1979, 274).

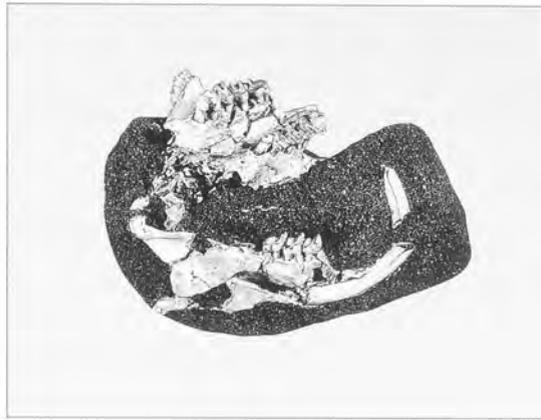


Abb. 52 *Spermophilus* ex gr. *primigenius* (Kormos, 1934)/*polonicus* (Gromov, 1965), Untermaßfeld. Ober- und Unterkiefer IQW 1985/20930 (Mei. 20449), in situ. – M = ca. 1:1

In der Fundstelle Untermaßfeld sind die nachgewiesenen Kleinsäuger-Individuen in weitaus überwiegender Zahl durch Incisiven repräsentiert. Dabei lassen allerdings die Reste von *Spermophilus* im Vergleich zu allen übrigen Taxa auf relativ komplett überlieferte Skelette schließen, bei denen auch Extremitätenknochen (Ulnae, Radii, Tibiae) in nahezu gleicher Vollständigkeit wie die Incisiven vorliegen (Tab. 34). *Spermophilus* lieferte sogar die einzigen noch nahezu im Verband erhaltenen Kleinsäugerfunde. Ein jeweils relativ komplett erhaltener Ober- sowie ein Unterkiefer gehören, wengleich unterschiedlich räumlich orientiert, aufgrund übereinstimmender Zahnreihenlängen sowie des gleichen Abkaugegrades der Zähne zu einem Individuum (Abb. 52). Unter der Voraussetzung, daß das sogenannte »Unterkiefergesetz« nach Weigelt (1927, 98-99), nach dem sich die Mandibula eines im Wasser treibenden Säugetier-Kadavers als erstes Skelettelement aus dem Knochenverband löst, auch auf Kleinsäugerreste anwendbar ist, dürfte der Kontakt dieser Funde auf einen kurzen Zeitraum zwischen Trennung des artikulierten Verbandes und der Einbettung schließen lassen.

Es stellt sich die Frage, ob die Erhaltung der *Spermophilus*-Reste aufgrund ihrer relativen Vollständigkeit für eine Einbettung als Beuterest spricht. Dies ist zwar prinzipiell möglich, da z.B. Gewölle von *Bubo bubo* eine Größe bis 18cm Länge erreichen können (März 1953, 41) und sich in Gewölle auch häufig Schädel mit artikulierendem Unterkiefer finden (Mayhew 1977, 25). Doch wie ließe sich dann die weniger vollständige Überlieferung der übrigen Taxa erklären? Es ist kaum vorstellbar, daß Gewölle oder Exkremente nur Reste einer Art enthalten. Wahrscheinlicher ist, daß die Skelett- und Gebißreste von *Spermophilus* als mehr oder weniger vollständige Kadaver in die Fundschicht gelangten. Da alle rezenten Vertreter der Gattung *Spermophilus* ausgedehnte Bautensysteme anlegen, ist es denkbar, daß solche auch im Auenbereich nahe der heutigen Fundstelle existierten. Die darin lebenden Erdhörnchen könnten während des für die Entstehung der Taphozönose anzunehmenden Hochflutereignisses (vgl. R.-D. Kahlke 1997) zugrunde gegangen sein.

Unabhängig davon, ob die Reste von *Spermophilus* als mehr oder weniger vollständige Kadaver oder als Reste verdauter Beute in die Fundschicht gelangten, läßt die relativ hohe Vollständigkeit der einzelnen Skeletteile auf geringe Transportwege, geringe Fließ- sowie eine hohe Sedimentationsgeschwindigkeit schließen. Für die Reste der übrigen Taxa, die durch Incisiven deutlich überrepräsentiert sind, sollten vergleichsweise längere Transporte in Betracht gezogen werden. Da Abrollspuren nur in wenigen Fällen erkennbar sind, ist ihr Eintrag in jeweils schnell zerfallenden Gewölle zu vermuten.

Insgesamt ist für die Kleinsäuger von Untermaßfeld eine Akkumulation als Beutereste jedoch weder völlig zweifelsfrei zu bestätigen noch völlig auszuschließen. In keinem Fall sind eindeutige Biß- oder typische Verdauungsspuren zu erkennen. Die relativen Häufigkeiten der jeweiligen Elemente sprechen zu-

Element	Häufigkeit der einzelnen Skelettelemente und Zähne					
	Fundstücke aller Kleinsäugertaxa		Fundstücke von <i>Spermophilus</i>		vollständige Fundstücke	
	absolut	prozentual ¹	absolut	prozentual ²	absolut	prozentual ³
Maxillae	35	17%	8	23%	–	–
Mandibulae	90	42%	31	94%	–	–
Incisivi insgesamt	428	100%	68	100%	81	19%
Incisivi isoliert	387	91%	58	85%	40	10%
Molaren (Arvicolidae) insgesamt	602	46%			340	56%
Molaren (Arvicolidae) isoliert	594				332	56%
Molaren (außer Arvicolidae) insgesamt	434	26%	234	76%	252	72%
Molaren (außer Arvicolidae) isoliert	352		195	65%	182	65%
Scapulae	11	5%	6	17%	–	–
Humeri	45	21%	18	53%	1	2%
Ulnae	45	21%	33	97%	–	–
Radii	30	14%	28	82%	–	–
Pelves	23	11%	20	59%	–	–
Femora	57	27%	28	82%	–	–
Tibiae	37	17%	33	97%	1	3%
Carpalia/Tarsalia	68	3%	28	8%	62	91%
Metapodia	222	10%	193	57%	137	62%
Phalanges	431	9%	292	39%	397	92%
Vertebrae	159	4%	15	2%	141	88%
Costae	227	6%			11	5%
Funde insgesamt	2813		986		749	
Mindestindividuenzahl (MNI)	107		17			

Tab. 34 Anteil und Erhaltung der einzelnen Skelettelemente und Zahnreste von Kleinsäugetern in der Fundstelle Untermaßfeld. – ¹ Verhältnis der Mindestindividuenzahl, die durch jedes einzelne Element repräsentiert wird, zur Mindestindividuenzahl aller Kleinsäugertaxa (MNI = 107), die aus dem absolut häufigsten Element (Incisivus) ermittelt wurde. – ² Verhältnis der Mindestindividuenzahl, die durch jedes einzelne Element repräsentiert wird, zur Mindestindividuenzahl von *Spermophilus* (MNI = 17), die aus dem absolut häufigsten Element (Incisivus) ermittelt wurde. – ³ Verhältnis der Anzahl vollständiger Stücke zur Anzahl aller nachgewiesenen Stücke.

mindest für eine starke Überprägung der für Koprozönose oder Gewölleanhäufung typischen Verhältnisse durch fluviatile Prozesse. Es erscheint zweifelhaft, ob für Kleinsäugerfunde eine Herkunft als Beutereste überhaupt nachweisbar ist, nachdem diese Transportkräften in bewegten Gewässern ausgesetzt waren.

5. Paläoökologische Aussagen der Kleinsäugerreste

Die paläoökologische Auswertung des Arten- und Häufigkeitsspektrums von Kleinsäugerresten muß teilweise von anderen Voraussetzungen ausgehen als die Analyse der Großsäugerfunde. Dies betrifft vor allem die Größe der Lebensräume, die durch sie repräsentiert werden. So können einige Micromammalia-Taxa aus bestimmten Kleinbiotopen stammen, wie etwa dem Uferbereich eines kleinen Teiches, einer Baumgruppe, eines Gebüsches usw., während Macromammalia im Gegensatz dazu stets Indikatoren für ausgedehntere Standorte darstellen (Kretzoi 1965a, 605). Andererseits ist davon auszugehen, daß gerade in der Taphozönose eines fließenden Gewässers auch Vertreter weit von einander entfernter Biozönosen enthalten sind (Müller 1976, 95). Da zudem die Kleinsäuger in den meisten Fällen als Beutereste in Fossilfundstellen gelangt sein können (vgl. Abschn. 4.), dokumentieren sie wahrscheinlich in erster Linie das Jagdrevier der jeweiligen Prädatoren. Dies beträgt beispielsweise bei *Tyto alba*, einem typischen mitteleuropäischen Mäusejäger, ca. 60 ha (Kowalski 1990). Demnach dürften die nachfolgend gewonnenen Aussagen durchaus auf ein mehrere Quadratkilometer großes Gebiet bezogen werden.

Es gibt verschiedene Ansätze, die Umweltansprüche der einzelnen Arten zu erschließen. Relativ sichere paläoökologische Aussagen liefern solche Formen, die deutliche skelett- oder zahnmorphologische Anpassungen an bestimmte Lebensräume aufweisen (Reumer 1984, 123). So sind z.B. alle *Talpa*-Arten

durch ihren speziellen Gliedmaßenbau an das Graben angepaßt. Ihr Nachweis läßt auf einen lockeren, relativ feuchten Untergrund schließen (Rabeder 1972, 456). Der Zahnbau bei Spitzmäusen der Untergattung *Drepanosorex* bezeugt die Spezialisierung auf eine gründelnde Ernährungsweise (Reumer 1984, 123). Die rezenten Leporiden, im Gliedmaßenskelett an schnelle Fortbewegung (*Lepus*), oder an das Graben (*Oryctolagus*) angepaßt, meiden größere, geschlossene Waldkomplexe (Boback 1970, 39; Zörner 1981, 145). Die Form der Extremitäten von *Sciurus* (Wiltafski 1978, 98) läßt eine Adaption an Baumleben erkennen. *Castor* und *Trogontherium* zeigen verschiedene morphologische Anpassungen an das Schwimmen (Kretzoi 1969, 780; Freye 1978, 182) und dokumentieren somit das Vorhandensein eines Wasserbiotops.

Schlußfolgerungen ermöglichen auch Taxa, die in anderen Fundstellen unter eindeutigen paläoökologischen Bedingungen nachgewiesen werden konnten. Der regelmäßig relativ häufige Nachweis von *Castor* in fluviatilen und von *Trogontherium* in lakustrinen Sedimenten führte Kretzoi (1969, 780) zu dem Schluß, daß für die erstgenannte Form fließendes, für die letztere Stillgewässer als Vorzugsbiotope anzunehmen sind. Nach Jánossy (1962b, 69) besiedelte *Mimomys savini* einen mit dem von *Arvicola* vergleichbaren Lebensraum an Uferländern und im Wasser, denn Reste dieser Art treten in aquatischen Ablagerungen meist zahlreich auf. Zudem kommt sie häufig zusammen mit anderen im Wasser lebenden Tieren vor.

Fejfar (in Bartolomei et al. 1975, 457-459) konnte für das Profil aus der Höhle Koněprusy C 718 eine sedimentologisch und faunistisch nachweisbare Sukzession von einer warmen Wald- zu einer kühlen Steppenphase dokumentieren. Für *Pliomys episcopalpis* und *Clethrionomys* schließt er auf höhere Temperaturen und einen Waldbiotop als bevorzugten Lebensraum, da diese Formen in den entsprechenden Schichten dominieren. Zum gleichen Ergebnis kommt Jánossy (1983, 57) bei der Interpretation des Profils von Somssich-hegy 2.

Schließlich kann *Beremendia* mit einiger Wahrscheinlichkeit als Ubiquist angesehen werden, da sie sowohl in Fossilassoziationen nachgewiesen wurde, die auf ausschließlich terrestrisches, als auch in solchen, die auf aquatisches Milieu schließen lassen (Reumer 1984, 125).

Nur unter Vorbehalt oder in Verbindung mit anderen Befunden sind die ökologischen Ansprüche rezenter Arten bzw. diesen nahe verwandter Taxa heranzuziehen, denn mit einer während des Pleistozäns erfolgten möglichen Änderung ihrer ökologischen Ansprüche muß prinzipiell gerechnet werden (z.B. Rabeder 1972, 455; Jánossy 1976, 73; Thenius 1976, 91). Die beiden europäischen *Erinaceus*-Arten benötigen Unterschlupfmöglichkeiten in dichtem Gebüsch. Sie sind ökologisch weniger anspruchsvoll, bevorzugen aber Laubwaldränder oder Offenland mit Heckenbeständen (Holz u. Niethammer 1982a, 41, 1982b, 58). Die rezenten Vertreter der Gattung *Sorex* sind auf feuchte und schattige Biotope angewiesen (Rabeder 1972, 456; Reumer 1984, 124). Bei den heutigen europäischen *Spermophilus*-Arten sowie sämtlichen Vertretern der Cricetinae handelt es sich ausschließlich um Offenlandtiere (Gromov et al. 1965, 157; Niethammer 1982a, 3). Die drei heute lebenden Arten der Gattung *Hystrix* präferieren weitgehend aride, stark gegliederte Lebensräume (Niethammer 1982b, 599). Der rezente *Glis glis* bevorzugt Laub- und Mischwälder (Storch 1978, 251). Unter den heute in Europa vorkommenden *Clethrionomys*-Arten sind *Clethrionomys glareolus* und *Clethrionomys rutilus* nahezu ausschließlich Waldbewohner, während die dritte hier auftretende Art, *Clethrionomys rufocanus*, verschiedene Biotope besiedeln kann [Niethammer u. Krapp (Hrsg.) 1982, 130, 154, 169]. Da es unter den mitteleuropäischen Vertretern der Gattung *Microtus* derzeit keine ausgesprochenen Waldformen gibt [Niethammer u. Krapp (Hrsg.) 1982, 273, 303, 364, 386, 409, 426, 450, 494], ist auch für unsere biharischen Funde dieses Genus mit einiger Wahrscheinlichkeit ein offener Lebensraum anzunehmen. Auch die relativ euryöke rezente Art *Apodemus sylvaticus* besiedelt keine ausgesprochenen Waldgebiete, sondern höchstens deren Randbereiche (Niethammer 1978d, 351).

Abb. 53 dokumentiert die prozentualen Anteile der durch die einzelnen Kleinsäugerarten vertretenen Lebensräume. Hierbei überwiegt bei weitem das Offenland. Geht man allerdings davon aus, daß es sich bei den meisten Kleinsäuger-Funden um Beutereste von Greifvögeln handelt, so widerspiegeln diese Zahlen vor allem das Jagdverhalten der in Frage kommenden Raubtiere sowie die in Abschn. 4. ge-

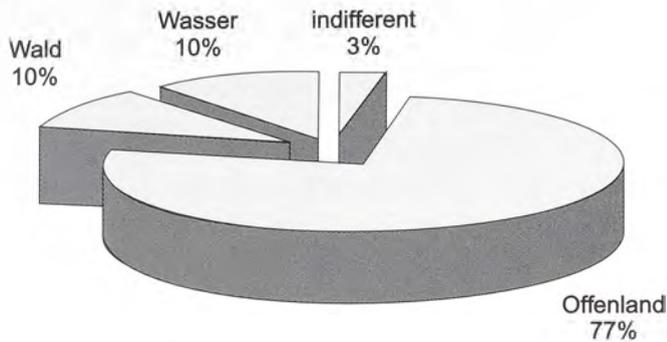


Abb. 53 Fundstelle Untermaßfeld. Prozentualer Anteil (nach Mindestindividuenzahlen) der Wasser, Offenland und Wald bewohnenden Kleinsäugerarten.

nannten taphonomischen Prozesse (vgl. auch Kowalski 1990). Andererseits ist das Artenspektrum eines Gebietes z.B. in Greifvogelgewöllen relativ vollständig vertreten (Mayhew 1977, 29). Daher sollte sich die paläoökologische Interpretation der Untermaßfelder Kleinsäugerfunde weniger auf den prozentualen Anteil als vor allem auf das Vorhandensein bestimmter Lebensräume beziehen.

Zusammenfassend kann anhand der Kleinsäugerfunde für das Fundstellenumland von Untermaßfeld auf das Vorhandensein waldähnlicher, aber nicht zu dichter Baumbestände (*Sciurus*, *Pliomys episcopalis*, *Clethrionomys*, *Glis*), lockere und feuchte Böden (*Talpa*, *Sorex*), stehende und fließende Gewässer (*Drepanosorex*, *Castor*, *Trogotherium*, *Miomys savini*), vor allem aber auf Offenland (*Spermophilus*, *Cricetus*, *Microtus*, *Lepus*) geschlossen werden. Ausgesprochene Wärmeindikatoren, wie sie mit den Großsäuger-Taxa *Hippopotamus*, der einen ganzjährig eisfreien Wasserbiotop benötigt (R.-D. Kahlke 1987, 123), und *Archidiskodon* (Thenius 1976, 106) sowie der Schildkröte des Tribus Emydini (Maul 1997) vorliegen, konnten unter den Kleinsäufern bisher nicht nachgewiesen werden. Um Wärme anzeigende Kleinsäugerarten handelt es sich beispielsweise bei allen Vertretern der Crocidurinae (Reumer 1984, 124). Allerdings befinden sich unter den Kleinsäugerresten von Untermaßfeld auch keine Arten, die als Kaltformen angesehen werden müssten.

6. Stratigraphische Einstufung

6.1. Relative Altersstellung

6.1.1. Biostratigraphische Reichweiten der nachgewiesenen Kleinsäugertaxa

Die stratigraphische Aussagefähigkeit der in Untermaßfeld nachgewiesenen Kleinsäugertaxa ist recht unterschiedlich. Während anhand einiger Arten, für sich allein betrachtet, noch nicht einmal die eindeutige Einstufung der Fauna in das Biharium möglich ist, kann mit anderen das relative Alter innerhalb dieses Zeitabschnittes wesentlich detaillierter bestimmt werden. In der nachfolgenden Zusammenfassung (Abb. 54) wird zunächst die bisher bekannte biostratigraphische Reichweite jedes einzelnen in Untermaßfeld nachgewiesenen Kleinsäugertaxons aufgeführt. Die, soweit ermittelbare, jeweilige Evolutionshöhe der einzelnen Arten lieferte weitere Informationen zur relativen Altersstellung unserer Funde (vgl. Abschn. 3.).

Vertreter der Gattungen *Erinaceus* und *Talpa* treten sowohl im Villányium und Biharium als auch im Toringium auf und sind daher für die Datierung von geringer Bedeutung. Bisher kann nicht entschieden werden, ob die rezent auftretenden Arten *Erinaceus europaeus* und *Talpa europaea* bereits zu Beginn des Bihariums existierten. Weitergehenden Aussagen kann auch *Talpa minor* nicht liefern. Die ältesten Funde dieses kleinen Maulwurfs sind bereits in der villányischen Fundstelle Rebielice Królewskie nachgewiesen (Kowalski 1958), die jüngsten in toringischen Lokalitäten, wie z.B. Hundsheim (Rabeder 1972) und Petersbuch (Koenigswald 1970).

Innerhalb der Evolutionslinie *Sorex runtonensis* - *S. subaraneus* - *S. araneus* ist eine sukzessive Vergrößerung der Mandibeln dokumentiert (Jánossy 1969b). Das Untermaßfelder Material läßt anhand seiner Abmessungen auf eine stratigraphische Position zwischen den villányischen Funden von *Sorex runtonensis* aus Schernfeld und der toringischen Fauna von Tarkő mit *Sorex subaraneus* schließen.

Ein gleicher Trend ist für die Vertreter der Untergattung *Drepanosorex* nachgewiesen (Kretzoi 1965b, 119; Reumer 1984, 44; Rzebik-Kowalska 1991, 379). Aufgrund ihrer geringeren Werte sind die Funde von Untermaßfeld älter als die jungbiharischen Funde von West Runton und jünger als die altbiharischen Faunen von Soave/Cava Sud, Betfia 2 und Osztramos 8.

Der Vergleich der Maße der *Beremendia*-Funde verschiedenen Alters läßt zwar eine außerordentlich große Variationsbreite, aber keinen stratigraphisch begründeten Trend erkennen. Dieses Taxon tritt bereits in villányischen Fundstellen auf (Rzebik-Kowalska 1976) und überdauert bis in toringische Faunen, wie z.B. in der von Tarkő (Jánossy 1976).

Auch die rezent auftretende Gattung *Lepus* liefert keine weiteren Anhaltspunkte zur Datierung, da Funde dieses Genus bereits in Betfia 13 (Terzea u. Jurcsák 1976, 176), einer der ältesten biharischen Faunen nachgewiesen wurden.

Von *Sciurus whitei*, der mit Sicherheit bisher nur aus einer jungbiharischen (West Runton) und einer toringischen Fundstelle (Tarkő) bekannt ist, liegen noch zu wenige Funde vor, um Aussagen über dessen biostratigraphische Reichweite zu treffen.

Aufgrund des nachgewiesenen Trends einer sukzessiven Vergrößerung der Zähne (Black u. Kowalski 1974) lassen die zu *Spermophilus primigenius/polonicus* gestellten Funde auf ein Alter zwischen dem der altbiharischen Fauna von Kamyk und dem der jungbiharischen Fundstelle Kozi Grzbiet schließen.

Die *Castor*-Funde verweisen unter Vorbehalt – es liegt nur ein vergleichbarer P_4 vor – auf ein höheres Alter im Vergleich zur jungbiharischen Fauna von Süßenborn.

Der einzige vorliegende *Trogotherium*-Prämolar könnte auf eine stratigraphisches Alter zwischen dem der villányischen Lokalität Tegelen und der altbiharischen Fundstelle Maasvlakte schließen lassen. Auch diese Einstufung muß durch weiteres Material bestätigt werden.

Funde von Vertretern der Gattung *Hystrix* sind seit dem Miozän nachgewiesen. In Europa kennt man sie aus zahlreichen biharischen (Maul 1990b) bis hin zu oberpleistozänen (Maul 1994) Faunen.

Glis sackdillingensis tritt bereits in villányischen Faunen, wie z.B. in Villány 3, auf (Jánossy 1986, 31) und überdauert bis in toringische Faunen, wie z.B. Tarkő (Jánossy 1976). Die nachgewiesenen Größensukzession innerhalb der Gattung *Glis* läßt darauf schließen, daß die im Vergleich mit den Untermaßfelder Exemplaren deutlich größeren jungbiharischen Funde von Süßenborn und die altbiharischen Molaren von Sackdillingen jünger als unsere Fauna sind.

Wahrscheinlich können auch die Maße der in Untermaßfeld nachgewiesenen Riesenhamsterfunde (*Cricetus* cf. *runtonensis*) das biharische Alter der Fauna bestätigen, da entsprechende Molaren aus toringischen Fundstellen nach bisherigen Untersuchungen stets größer sind.

Auch die Funde von *Clethrionomys* cf. *hintonianus* sprechen für ein biharisches Alter der Fauna, denn in der villányischen Fauna von Schernfeld treten primitivere, in toringischen Fundstellen bereits höher entwickelte M_1 -Morpotypen auf.

Die in Untermaßfeld nachgewiesene Art *Pliomys episcopalis* tritt sowohl im Biharium als auch noch in toringischen Fundstellen (z.B. Tarkő; Jánossy 1976) auf. Für detailliertere Einstufungen innerhalb des Bihariums sind weitere Funde (wenig abgekaute M_1) nötig.

Anhand des bei *Mimomys savini* erkennbaren Trends der allmählichen Vergrößerung der M_1 -Kauflächenlänge (Fejfar 1972) ist das Untermaßfelder Material älter als die jungbiharischen Funde von West Runton, Voigtstedt usw. sowie die Reste von Hohensülzen. Letztere sind noch in die *Mimomys savini*/*Mimomys pusillus*-Zone zu stellen. Die Untermaßfelder M_1 müssen allerdings jünger sein als die altbiharischen Faunen von Betfia 2, Osztramos 8 und Deutsch-Altenburg 2. Weiterhin bestätigen die höheren SDQ-Werte der Funde von Untermaßfeld ihr im Vergleich zu den Funden von Voigtstedt höheres geologisches Alter.

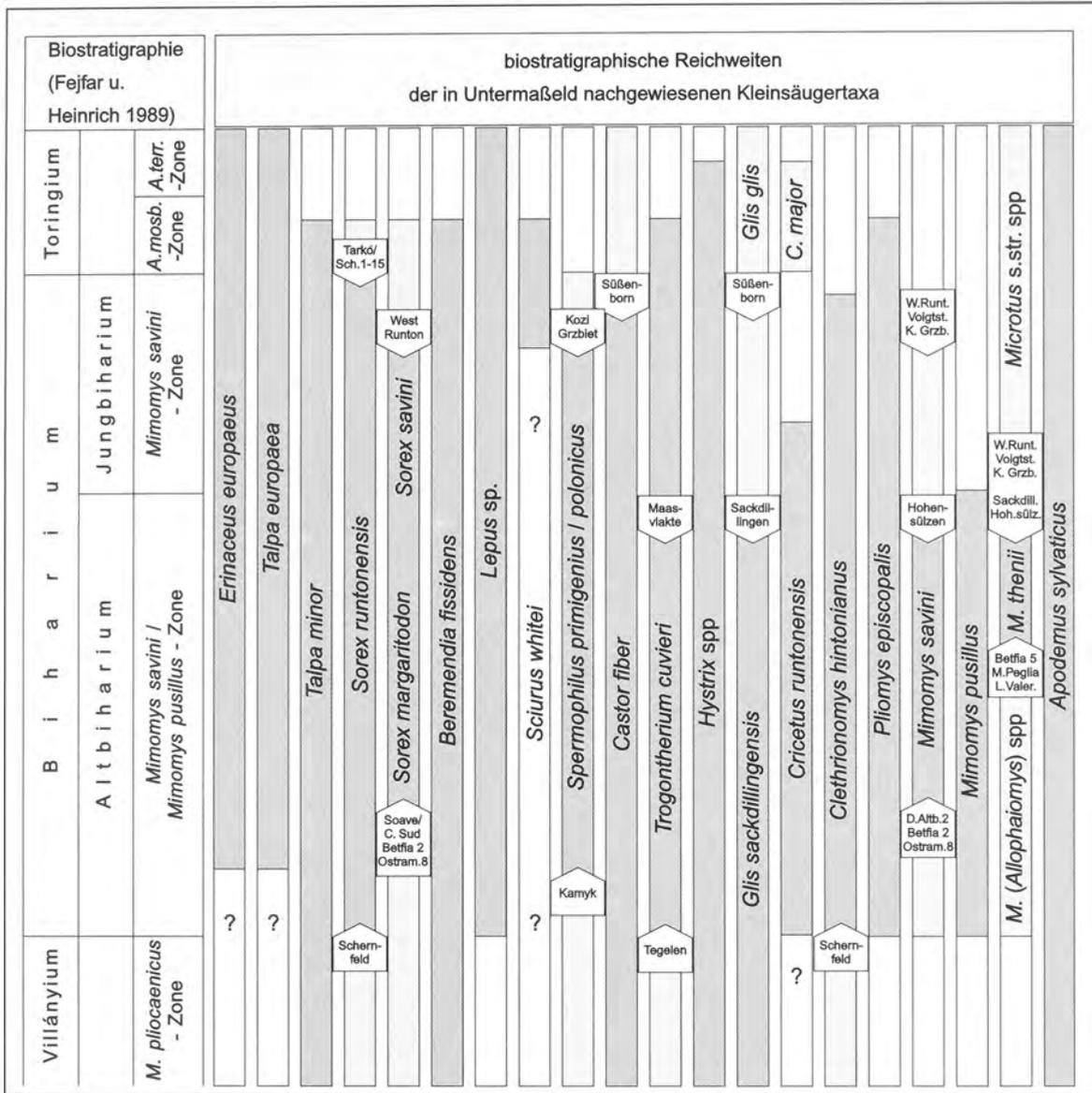


Abb. 54 Biostratigraphische Reichweiten der in der Fundstelle Untermaßfeld nachgewiesenen Kleinsäugertaxa bzw. ihres jeweiligen Evolutionsniveaus im Spät-Villányium, Biharium und Toringium. Dunkel unterlegt: vermutete maximale stratigraphische Reichweite des jeweiligen in Untermaßfeld nachgewiesenen Taxons bzw. dessen Evolutionsniveaus. Hell unterlegt: Vertreter der gleichen Art oder Entwicklungslinie, die höher oder geringer evoluiert sind als die in Untermaßfeld nachgewiesenen Formen. ?: Auftreten in diesem Zeitraum unsicher.

Das während des Bihariums stattfindende Aussterben von *Mimomys pusillus* (vgl. van der Meulen 1973, Tab. 42; Fejfar u. Heinrich 1983, Tab. 2) wird zur Untergliederung dieses Zeitabschnittes genutzt (Fejfar u. Heinrich 1980-1989). Die Untermaßfelder Fauna wird hiernach in das Altbiharium gestellt. Von entscheidender Bedeutung für die Bestimmung des Evolutionsniveaus und damit für die zeitliche Einstufung der *Microtus*-Funde sind nach bisheriger Kenntnis vor allem die M₁-Morphotypen und die A/L-Werte. Danach ist das Untermaßfelder Material älter als die Reste aus sämtlichen jungbiharischen Fundstellen (West Runton, Voigtstedt, Kozi Grzbiet usw.) sowie einiger altbiharischer Faunen (Sackdillingen, Hohensülzen, Včeláre 4D usw.), in denen bereits echte *Microtus*-Morphotypen (Dentinfelder

T4-T5 geschlossen) auftreten. Sie sind andererseits jünger als das Material, in dem noch mehr oder weniger entwickelte *Allophaiomys*-Formen mit niedrigeren A/L-Werten auftreten (Betfia 5, Monte Peglia, Les Valerots usw.).

Die *Apodemus*-Funde liefern keine weiteren Aussagen, da *Apodemus sylvaticus* seit dem Pliozän auftritt und bis heute verbreitet ist.

Faßt man die genannten Aussagen zusammen, so ergibt sich für Untermaßfeld eine biostratigraphische Position im oberen Bereich des Altbihariums. In diesem Zeitabschnitt sind nur die echte *Microtus*-Formen enthaltenden Fundstellen etwas jünger.

6.1.2. Vergleich mit biharischen Kleinsäugerfaunen Europas

Der nachfolgende Korrelationsversuch der Untermaßfelder Funde mit anderen biharischen Kleinsäugerfaunen Deutschlands und Europas (Abb. 55) – in der Reihenfolge von West nach Ost und Nord nach Süd – beruht vor allem auf dem Vergleich der Evolutionsniveaus der *Microtus*- und *Mimomys*-Funde. Hierbei kommt in der Regel den in nahezu allen europäischen Kleinsäugerfundstellen dieses Zeitabschnittes sehr zahlreich auftretenden Molaren der Gattung *Microtus* die größte Bedeutung zu. Vielfach muß ausschließlich auf Literaturangaben zurückgegriffen werden. In Anlehnung an die Untersuchungsergebnisse von Fejfar u. Horáček (1983, 161) gewinnt man für den stratigraphischen Vergleich verschiedener biharischer *Microtus*-Populationen offenbar jedoch bereits wesentliche Anhaltspunkte, wenn neben den A/L-Werten die prozentuale Häufigkeit der vier großen Morphotypengruppen (allophaiomyid, pitymyoid, ratticepoid, microtid) berücksichtigt wird.

Aufgrund dieses Ansatzes sowie angesichts der geographischen Ausdehnung des berücksichtigten Raumes tragen einige der getroffenen Aussagen vorläufigen Charakter. Beim Vorliegen neuer Daten (geographische Variation des A/L-Wertes und der Morphotypenhäufigkeit) könnten sie durch detailliertere Resultate ergänzt werden.

Deutschland

Ein bedeutend älteres stratigraphisches Niveau als Untermaßfeld vertreten die altbiharischen Faunen von **Neuleiningen 2, 3, und 13**. Von hier wurden *Microtus deucalion*, *Mimomys ostramosensis*, *Mimomys tornensis* und *Mimomys pitymyoides* gemeldet (Maul 1996). Die von Malec u. Tobien (1976) bekanntgegebene Fauna Neuleiningen 11 ist villányischen Alters und enthält keine *Microtus*-Reste. Dagegen weisen die Arvicolidenfunde (*Microtus thenii*, *Mimomys savini*, *Mimomys pusillus*, *Pliomys episcopalis*) aus den Spalten **Nr. 5 und 15** dieser Fundstelle weitgehende Übereinstimmung mit dem Untermaßfelder Material auf (Maul 1996) und repräsentieren vermutlich das gleiche stratigraphische Niveau.

Mimomys pusillus kommt auch noch in den Faunen von **Sackdillingen** (Heller 1930, 1933; Brunner 1934) und **Hohensülzen** (Storch et al. 1973) vor. Das Alter der Funde ist daher altbiharisch. In diesen Lokalitäten tritt aber bereits *Microtus arvalinus* auf. Des weiteren sind die Abmessungen der Funde von *Glis sackdillingensis* aus der Typuslokalität Sackdillingen größer als die entsprechenden Werte von Untermaßfeld, was auch auf das geringere Alter Sackdillingens verweist.

Die Thüringer Fundstellen **Voigtstedt** und **Süßenborn** lieferten jungbiharische Faunen (Guenther 1965; Jánossy 1965; Kretzoi 1965a, 1969; Fejfar 1969a; Stuart 1981; Maul 1990a, 1990c). Die *Mimomys savini*-Reste von Voigtstedt sind höher evoluiert als die entsprechenden Funde von Untermaßfeld (vgl. Abschn. 3.). Das Evolutionsniveau von *Mimomys savini* aus Süßenborn wiederum stimmt weitgehend mit dem der Voigtstedter Funde überein (Maul 1990c). Unter den *Microtus*-Resten von Untermaßfeld tritt noch ein geringer Prozentsatz allophaiomyider M_1 auf, andererseits weisen nur zwei von 50 Exemplaren eine beginnende Unterbrechung der Konfluenz zwischen den Dentindreiecken T4/T5 auf. M_1 , an denen diese Dentinfelder völlig getrennt sind, kommen aber in den Fundstellen Voigtstedt und Süßenborn vor, vertreten durch die Art *Microtus arvalinus* mit ausschließlich microtiden Morphotypen. Die weiterhin in diesen Faunen nachgewiesenen Arten *Microtus ratticepoides* und *Microtus gregaloides* weisen ebenfalls keine allophaiomyiden M_1 mehr auf. Schließlich belegt der Vergleich der A/L-Werte von *Microtus thenii* aus Untermaßfeld und *Microtus arvalinus* aus Voigtstedt ebenfalls ein niedrigeres Evo-

Biostratigraphisches Alter	taxonomische Zuordnung (nach zitiertem Autor)	Herkunft	A/L-Wert			
			n	x _{min}	x̄	x _{max}
rezent	<i>Microtus agrestis</i>	Polen ¹⁰	30	50,00	54,00	61,00
rezent	<i>Microtus arvalis</i>	Polen ¹⁰	30	50,00	54,00	57,00
rezent	<i>Pitymys subterraneus</i>	Polen ¹⁰	32	50,00	53,00	55,00
rezent	<i>Microtus oeconomus</i>	Polen ¹⁰	30	43,00	48,00	52,00
Toringium	<i>Microtus gregalis</i>	Polen ¹⁰	20	52,00	55,00	59,00
Biharium	<i>Pitymys gregaloides</i>	Bourgade ⁶	38	48,00	55,40	78,00
Biharium	<i>Pitymys arvalidens</i>	Villány 6 ²	47	48,00	52,40	57,00
Biharium	<i>Pitymys arvalidens</i>	Somssich-hegy 2 ²¹	20	49,09	51,78	55,17
Biharium	<i>Microtus arvalinus</i>	Voigtstedt ²¹	10	48,50	51,13	54,84
Biharium	<i>Pitymys gregaloides</i>	Villány 6 ²	23	47,00	51,10	54,00
Biharium	<i>Pitymys gregaloides</i>	Nagyharsányhegy 4 ²	55	47,00	50,60	55,00
Biharium	<i>Pitymys arvalidens</i>	Nagyharsányhegy 4 ²	25	46,00	50,50	53,00
Biharium	<i>Microtus arvalinus</i>	Somssich-hegy 2 ²¹	15	46,55	50,38	52,72
Biharium	<i>Microtus pitymyoides</i>	Mladeč 1 ²¹	33	44,60	50,36	53,81
Biharium	<i>Microtus</i> sp.	Únětice ²¹	2	47,36	50,30	53,21
Biharium	<i>Pitymys gregaloides</i>	Villány 8/III-VII ²	46	47,00	50,00	53,00
Biharium	<i>Microtus</i> sp. D	Villány 6 ²	28	47,00	49,50	52,00
Biharium	cf. <i>Microtus gregaloides</i>	Huésca 1 ¹⁵	2	48,28	49,04	49,80
Biharium	<i>Microtus pitymyoides</i>	Včeláre 4D ¹¹	11	45,67	48,78	53,03
Biharium	<i>Microtus thenii</i>	Untermaßfeld ²¹	31	44,07	48,68	52,38
Biharium	<i>Allophaiomys pliocaenicus</i>	Čerevyčnyj/Ob. Schichten ¹⁶	20	44,00	48,40	53,20
Biharium	<i>Microtus thenii</i> ^T	Podumci 1 ¹⁴	136	38,50	47,93	52,20
Biharium	<i>Microtus nutiensis</i>	Tourkobounia 2 ²⁰	32	46,00	47,90	52,00
Biharium	<i>Pitymys gregaloides</i>	Balaruc 1 ⁶	11	45,00	47,40	49,00
Biharium	<i>Pitymys gregaloides/hintoni</i>	Villány 8/12 ²	11	42,67	47,15	50,00
Biharium	<i>Microtus ratticepoides</i>	Voigtstedt ²¹	9	44,33	46,95	47,92
Biharium	<i>Microtus nutiensis</i>	Zalesiaki 1/A -13 ²¹	23	39,65	46,93	51,78
Biharium	<i>Microtus</i> sp. C	Villány 8/10 ²	63	41,00	46,80	51,00
Biharium	<i>Microtus ratticepoides</i>	Somssich-hegy 2 ²¹	1		46,77	
Biharium	<i>Allophaiomys</i> sp. A	Monte Peglia/T. rossa ²	101	42,00	46,60	51,00
Biharium	<i>M. (Allophaiomys) pliocaenicus</i>	Bagur 2 ⁶	20	42,00	46,10	48,00
Biharium	<i>M. (Allophaiomys) pliocaenicus</i>	Mas Rambault ⁶	40	41,00	46,10	54,00
Biharium	<i>Microtus praehintoni</i> ^T	Razvdje ¹⁸	40	39,70	45,49	52,50
Biharium	<i>M. (Alloph.) plioc. nutiensis</i>	Holštejn ¹¹	23	40,78	45,88	50,36
Biharium	<i>Allophaiomys</i> sp. B	Monte Peglia/Breccia ²	264	41,00	45,70	50,00
Biharium	<i>Allophaiomys pliocaenicus</i>	Čišmík ¹²	150	37,50	45,60	54,00
Biharium	<i>Microtus hintoni</i>	Deutsch-Altenburg 4A ⁹	24	42,40	45,30	48,30
Biharium	<i>Microtus praehintoni</i> ^T	Deutsch-Altenburg 4B ⁹	200	39,60	45,14	50,50
Biharium	<i>M. (Alloph.) plioc. nutiensis</i>	Chlum 6 ¹¹	148	35,71	45,05	49,21
Biharium	<i>Allophaiomys pliocaenicus</i>	Akkulaevo 2,3 ¹	24	38,00	44,30	49,00
Biharium	<i>Allophaiomys pliocaenicus</i> ^T	Betfia 2 ²	96	40,00	43,70	48,00
Biharium	<i>Microtus pliocaenicus</i>	Deutsch-Altenburg 2C1 ⁹	200	35,80	43,70	50,00
Biharium	<i>Microtus pliocaenicus</i>	Betfia IX ¹⁷	180	38,10	43,32	48,00
Biharium	<i>Allophaiomys pliocaenicus</i>	Nogajsk ³	35	38,40	43,30	47,10
Biharium	<i>Microtus pliocaenicus</i>	Deutsch-Altenburg 22 ⁹	4	42,40	43,20	45,00
Biharium	<i>Allophaiomys chalinei</i> ^T	Cueva Victoria ¹⁹	17	40,00	43,00	48,00
Biharium	<i>Allophaiomys pliocaenicus</i>	Nagyharsányhegy 2 ²	2	41,00	43,00	45,00
Biharium	<i>Allophaiomys pliocaenicus</i>	Pirro Nord 1 ¹³	22	40,00	43,00	47,00
Biharium	<i>Allophaiomys pliocaenicus</i>	Tarhankur ³	74	38,20	42,80	46,40
Biharium	<i>M. (Alloph.) plioc. nutiensis</i>	Včeláre 4A/7 ¹¹	86	37,80	42,28	46,22
Biharium	<i>Allophaiomys pliocaenicus</i>	Venta Micena ⁸	8	40,00	42,20	46,00
Biharium	<i>Allophaiomys pliocaenicus</i>	Čortkov ⁷	10	38,60	42,00	46,20
Biharium	<i>M. (Allophaiomys) pliocaenicus</i>	Brielle 1 ⁵	1		42,00	
Biharium	<i>Microtus pliocaenicus deucalion</i>	Včeláre 3B/1 ¹¹	17	38,24	41,90	45,57
Biharium	<i>Microtus pliocaenicus</i>	Kielniki 3/A ²¹	3	38,98	41,72	44,23
Biharium	<i>Allophaiomys pliocaenicus</i>	Somssich-hegy 2 ²¹	1		41,67	
Biharium	<i>Microtus pliocaenicus</i>	Zabia ²¹	13	38,18	41,60	44,44
Biharium	<i>Allophaiomys pliocaenicus</i>	Kryžanovka 2 ⁷	10	37,40	41,50	43,80
Biharium	<i>Microtus deucalion</i>	Deutsch-Altenburg 10 ⁹	2	40,70	40,90	41,00
Biharium	<i>Microtus pliocaenicus deucalion</i>	Kadzielnia ²¹	5	40,00	40,82	42,00
Biharium	<i>Allophaiomys pliocaenicus</i>	Ževahova gora ⁷	13	39,20	40,70	43,30
Biharium	<i>Microtus pliocaenicus deucalion</i>	Koliňany 3 ¹¹	4	39,02	40,13	41,26
Biharium	<i>Allophaiomys pliocaenicus</i>	Tiligul ⁷	15	36,80	39,90	42,20
Biharium	<i>Microtus (Allophaiomys) deucalion</i> ^T	Villány 5 ⁴	16	35,00	39,90	43,00
Biharium	<i>Microtus pliocaenicus deucalion</i>	Mokrá 1 ¹¹	20	37,73	39,83	42,64
Biharium	<i>Microtus pliocaenicus deucalion</i>	Kamyk ²¹	10	34,48	39,53	42,85

Tab. 35 A/L-Quotienten des M₁ verschiedener Arten der Gattung *Microtus* (Messpunkte s. Abb. 35). – Werte nach: ¹ Suhov 1970, 72; ² van der Meulen 1973, 120; ³ Topačevskij 1973, 198-199; ⁴ van der Meulen 1974, 264; ⁵ van der Meulen u. Zagwijn 1974, 10; ⁶ Lopez Martinez et al. 1976, 47; ⁷ Topačevskij u. Skorik 1977, 214-215, 228; ⁸ Moyà-Solà et al. 1981, 42; ⁹ Rabeder 1981, 211-215; ¹⁰ Nadachowski 1982, 58, 66, 72, 76 86; ¹¹ Fejfar u. Horáček 1983, 163-164; ¹² Šušpanov 1983, 84; ¹³ De Giuli u. Torre 1984, 121; ¹⁴ Mález u. Rabeder 1984, 469, 472; ¹⁵ Mazo et al. 1985, 478; ¹⁶ Topačevskij et al. 1987, 174; ¹⁷ Terzea 1988, Tab. 1; ¹⁸ Paunovic u. Rabeder 1996, 79; ¹⁹ Agusti mdl. Mitt.; ²⁰ van der Meulen mdl. Mitt.; ²¹ eigenen Messungen. – ^T Typusexemplar bzw. Exemplar aus der Typuslokalität.

lutionsniveau der Untermaßfelder Population. Dagegen kann der gleichzeitig in Voigtstedt auftretende *Microtus ratticepoides* mit *Microtus thenii* nicht verglichen werden, da beide Arten verschiedene Evolutionslinien vertreten. Die pitymoiden Formen können weder auf ratticepoide Vertreter zurückgeführt werden noch umgekehrt (vgl. Rabeder 1981, 192). Deshalb ermöglicht der A/L-Wert von *Microtus ratticepoides* in diesem Fall keine zeitliche Aussage.

Unter den wenigen Kleisäugerresten aus der jungbiharischen Fundstelle **Mahlis** liegen drei M_1 von *Microtus arvalinus* vor (Heinrich in Fuhrmann et al. 1977, 733). Das Auftreten microtider Morphotypen verweist auf das geringere Alter dieser Fundstelle im Vergleich zu Untermaßfeld. In **Weißenburg 7** und **Husarenhof 4** (Koenigswald 1971, 1973) wurde jeweils *Microtus arvalis-agrestis* nachgewiesen, womit auch diese Faunen jünger sind als Untermaßfeld. Schließlich wurden aus der Fundstelle **Niedermaußem** nur Reste von *Dicrostonyx* gemeldet (Heller u. Brunnacker 1966), so daß ein direkter Vergleich mit unseren Funden nicht möglich ist.

Großbritannien

Nur wenige Kleinsäugerfunde liegen aus dem altbiharischen »**Bed 1**« der Lokalität **Westbury-sub-Mendip** vor, darunter zwei M_1 von *Microtus*, die dem *pliocenicus*-Morphotyp entsprechen (Bishop 1982, 81-82). Bereits aufgrund dieser Reste kann für die Fundstelle ein höheres Alter im Vergleich zum Material von Untermaßfeld angenommen werden. Nach Stuart (1981, 157) sind die jungbiharische Fauna des Type Cromerian von **West Runton** und die Hauptfundsicht von Voigtstedt gleich alt. Die geringfügigen Unterschiede zwischen den M_1 -Längenwerten von *Mimomys savini* aus beiden Fundstellen sind bei Berücksichtigung größerer Stückzahlen sogar noch geringer (Tab. 29) als bei Stuart (1981, 160) angegeben. Wurzellose M_1 mit Schmelzinseln treten ebenfalls in beiden Fundstellen auf. Auch bestehen keine wesentlichen Differenzen zwischen den *Microtus*-Arten (Voigtstedt: *Microtus arvalinus*; West Runton: *Microtus cf. arvalis*) und den Abmessungen der *Drepanosorex*-Funde beider Faunen (Tab. 11). Die Funde von West Runton sind damit, wie die von Voigtstedt, jünger als das Material von Untermaßfeld. Ebenfalls auf ein geringeres Alter im Vergleich zur Untermaßfelder Fauna verweisen auch die Funde von *Microtus cf. arvalis* und *Mimomys savini* aus **Sugworth** (Stuart 1980, 91).

Niederlande

Älter als die Untermaßfelder Funde sind die altbiharischen Faunen **7** und **8** der Lokalität **Zuurland**, denn von hier wurden *Microtus deucalion/pliocaenicus* und *Sorex praeearaneus* gemeldet (van Kolfschoten 1988, 80-81). Ein höheres Alter besitzt auch die Fundstelle **Brielle 1**, von wo der Nachweis eines einzelnen *Microtus*- M_1 des *pliocaenicus*-Morphotyps stammt (van der Meulen u. Zagwijn 1974, 8). Dieser ist deutlich einfacher gebaut als alle in Untermaßfeld auftretenden M_1 dieser Gattung. Ebenfalls dem Altbiharium zuzurechnen ist die Fauna von **Zuurland 5**, aus der neben *Microtus cf. arvalis* auch eine kleine *Mimomys*-Art vorliegt (van Kolfschoten 1988, 76). Da im Gegensatz hierzu microtide M_1 in Untermaßfeld noch nicht auftreten, ist das Alter dieser Funde im Vergleich zu dem unseres Materials offenbar geringer. Von **Maasvlakte 1** wurden *Mimomys savini* und eine kleine *Mimomys*-Art (Vervoort-Kerkhoff u. van Kolfschoten 1988, 89-90), von **Zuurland 6** je eine große und eine kleine *Mimomys*-Art gemeldet (van Kolfschoten 1988, 80), womit beide Faunen in das Altbiharium zu stellen sein dürften. Der einzige aus Untermaßfeld vorliegende *Trogotherium*- P_4 könnte auf ein etwas höheres Alter im Vergleich zu Maasvlakte 1 hinweisen, reicht für eine sichere Aussage aber nicht aus. In der relativ arten- und individuenarmen Faunula aus der Nähe von **Bavel** wurde *Mimomys savini* gemeinsam mit *Microtus arvalis* nachgewiesen (ein M_1 ; der A/L-Quotient beträgt nach den angegebenen Werten 51,8), *Mimomys pusillus* fehlt (van Kolfschoten 1990a). Somit sind diese Funde wahrscheinlich jünger als die Kleinsäugerreste von Untermaßfeld.

Polen

Älter als unsere Faunen sind die altbiharischen Funde von **Kadzielnia**, **Kamyk** (Kowalski 1958, 1960a), aus der **Żabia** Höhle (Bosák et al. 1982) und **Kielniki 3/A** (Nadachowski 1989), in deren

Microtus-Material die allophaiomyiden M_1 stets häufiger auftreten und die A/L-Werte geringer sind (Tab. 35). Aus **Zalesiaki 1A** wurde *Microtus nuti* nachgewiesen (Nadachowski 1989). Der Unterschied zu den *Microtus*-Funden von Untermaßfeld ist hier vergleichsweise geringer, doch weisen die A/L-Werte auf ein etwas niedrigeres Evolutionsniveau und damit höheres Alter. Eindeutig jünger als Untermaßfeld ist die jungbuharische Fauna von **Kozi Grzbiet**, in der neben wärmeliebenden Elementen, wie Gliriden und *Petauria*, auch der Kälteindikator *Dicrostonyx* nachgewiesen wurde (Nadachowski 1989). *Mimomys pusillus* sowie allophaiomyide Morphotypen bei *Microtus* fehlen hier bereits. Mit *Microtus agrestis* kommt eine sehr entwickelte microtide Form vor (Nadachowski 1985, 16-18).

Rußland, Ukraine, Moldavien, Belorußland

Aufgrund des Nachweises von *Microtus (Allophaiomys) pliocaenicus*, z.T. ergänzt durch Angaben der A/L-Werte (Tab. 35), sind folgende altbuharische Faunen eindeutig älter als die Funde von Untermaßfeld: **Kryžanovka 1**, **Tiligul**, **Ževahova gora** (Topačevskij u. Skorik 1977), **Tarhankut** (Topačevskij 1973), **Čortkov** (Rekovec 1994), **Melekino** (Markova 1982), **Zapadnye Kairy** (= Kairy) (Topačevskij 1973; Markova 1982), **Akkulaevo 2 und 3** (Suhov 1970), **Staraâ kobuska** (Šušpanov 1980), **Čišmikioj** (Šušpanov 1983), **Nogajsk** (Topačevskij 1965), **Petropavlovka 1** (Agadžanân u. Erbaeva 1983), **Roksolany** (Mihailescu u. Markova 1992, 257ff.), **Uškalka** (Markova 1982) sowie **Korotoâk/Ostragož suite** (Markova 1998).

Dagegen läßt die Fauna von **Čerevyčnyj/Obere Schichten** (Topačevskij et al. 1987) aufgrund der A/L-Werte (Tab. 35) und Morphotypenverteilung der *Microtus*-Population auf eine zeitliche Nähe zu den Funden von Untermaßfeld schließen. Eventuell vergleichbaren Alters können weiterhin die Faunen von **Petropavlovka 2** (Agadžanân 1977) und **Karaj Dubina** (Markova 1982) mit jeweils einer nur noch geringen Prozentzahl allophaiomyider *Microtus*- M_1 sein. Die altbuharische Fundstelle **Uryv 3** (Agadžanân 1977) lieferte *Mimomys pusillus*, microtide M_1 fehlen noch. Die dortigen Lagurini sind vergleichbar mit denen von Karaj Dubina. Somit kann auch den Funden von Uryv 3 ein mit Untermaßfeld vergleichbares Alter zukommen. Die Fauna von **Port Katon** weist mit den hier dominant auftretenden *bintoni*-Morphotypen (Markova 1982) ebenfalls auf ein Untermaßfeld ähnliches Alter.

Aufgrund des Vorkommens von *Microtus*-Funden mit *arvalis*-Morphotypen sowie höher entwickelten Lagurini ist **Šamin** jünger als Karaj Dubina (Markova 1982) und damit ebenfalls jünger als Untermaßfeld. In den Faunen von **Kolkotova balka** (= Tiraspol) (Aleksandrova 1976) und **Bol'shevik 2/II-III** (Aleksandrova 1965; Rekovec 1994) sind *Microtus*-Arten nachgewiesen, die auch in Voigtstedt und Süßenborn auftreten. Daher könnte auf ein ähnliches, also geringeres Alter als das von Untermaßfeld zu schließen sein. Jünger als die Untermaßfelder Funde sind weiterhin die Faunen von **Novohopërsk 1 und 2** (Agadžanân 1977) und **Klëpki** (Markova 1982), in denen jeweils *Microtus arvalis* vorhanden ist und *Mimomys pusillus* bereits fehlt. In der warmzeitlichen Fauna von **Korčevo** (Motuzko 1984) wurden *Mimomys savini* sowie die gleichen *Microtus*-Arten wie in Voigtstedt nachgewiesen, womit auch hier ein deutlich geringeres Alter als das von Untermaßfeld belegt ist. Nicht eindeutig zu entscheiden ist über das Verhältnis der Untermaßfelder Fauna zu den Funden von **Platovo 1 und 2** (Agadžanân 1977), in deren *Microtus*-Populationen noch etwas häufiger allophaiomyide M_1 (25%), jedoch auch *arvalis*-Morphotypen nachgewiesen wurden. Das gilt auch für **Uryv 4** (Agadžanân 1977), von wo weder *Mimomys pusillus*, noch microtide Morphotypen gemeldet wurden.

Frankreich

Aufgrund des Vorliegens von *Microtus (Allophaiomys) pliocaenicus*, eines höheren Anteils allophaiomyider M_1 sowie teilweise dokumentierter niedrigerer A/L-Werte weisen die altbuharischen Faunen von **Balaruc 1**, **Mas Rambault** (Chaline 1972; Lopez Martinez et al. 1976), **Saint Sauveur** (Crochet u. Michaux 1982) und **Courterolles** (Brochet et al. 1983) auf ein höheres Alter im Vergleich zu den Funden von Untermaßfeld. Die *Microtus*-Funde von **Les Valerots** (Chaline 1972) sind ebenfalls geringer evoluiert als die Population von Untermaßfeld (vgl. Abschn. 3.). Das damit verbundene höhere Alter

dieser französischen Fundstelle wird durch den Nachweis von *Glis minor* bestätigt. Aus **Le Vallonnet** wurde u.a. die Gattung *Ungaromys* nachgewiesen (Chaline 1971). Die wenigen von hier vorliegenden *Microtus*-Reste wurden als »*pitymo-gregaloid*« bzw. »*microto-nivaloid*« gekennzeichnet (Chaline 1971). An Hand dieser Angaben ist ein Vergleich mit den Untermaßfelder Funden schwerlich möglich. Das Fehlen allophaiomyider Formen deutet auf ein etwas geringeres, der Nachweis von *Glis minor* auf ein etwas höheres Alter der Fauna von Le Vallonnet.

Die *Microtus*-Funde der wahrscheinlich jungbiharischen Fauna von **Bourgade** (Chaline 1972) repräsentieren die Art *Microtus pitymyoides*. Aufgrund ihrer deutlich höheren A/L-Werte sind sie evoluiertes als die Untermaßfelder Funde. Schließlich repräsentiert die Fauna von **Grâce** (Chaline 1972) aufgrund des Nachweises von *Dicrostonyx* eine Kaltphase. Bereits van der Meulen u. Zagwijn (1974, 11) verwiesen darauf, daß die von Chaline (1972) zu *Allophaiomys* gestellten *Microtus*-Funde nicht allophaiomyiden, sondern gregaloiden Morphotypen entsprechen. Sie sind daher höher evoluiert als die Funde von Untermaßfeld.

Österreich

Aus Österreich sind biharische Kleinsäugerfaunen ausschließlich von der Lokalität **Deutsch-Altenburg** (Rabeder 1981; Mais u. Rabeder 1984) bekannt. Sie weisen durchweg primitivere *Mimomys*-Arten sowie geringer evoluierte *Microtus*-Formen auf und sind deshalb älter als die Untermaßfelder Funde.

Tschechien und Slowakei

Die Funde von Untermaßfeld sind deutlich jünger als die Faunen von **Koliňany 3**, **Mokrá 1** und **Včeláre 3B/1** und **5** (Fejfar u. Horáček 1983; Horáček 1985), in denen die Art *Microtus deucalion* nachgewiesen wurde. *Microtus pliocaenicus* bzw. ein höherer Anteil allophaiomyider M_1 als in Untermaßfeld sowie niedrigere A/L-Werte (Tab. 35) sind auch für **Včeláre 4A**, **E**, **G**, und **6** (Horáček 1985), **Chlum 6** und **Holštejn** (Fejfar u. Horáček 1983) belegt.

Von der Fundstelle **Včeláre 4D** (Fejfar u. Horáček 1983) wurde *Mimomys pusillus* gemeldet. Der A/L-Wert entspricht zwar etwa dem der Untermaßfelder Funde und allophaiomyide M_1 fehlen fast völlig, doch sind bereits microtide M_1 vorhanden. Diese Fauna ist demnach wahrscheinlich etwas jünger als Untermaßfeld. Gleiches gilt für **Mladeč 1** (Horáček u. Ložek 1984) und **Únětice**, deren *Microtus*-Funde ebenfalls etwas höhere A/L-Werte aufweisen als die Untermaßfelder Population. Das Evolutionsniveau der *Microtus*-Funde von **Chlum 4** (Horáček 1979), von **Stránská skála/Schicht I/6** des Schuttkegelprofils (vgl. Koči u. Šibrava 1976) (dieses Material ist nicht identisch mit den Resten der älteren Aufsammlungen, die eine Mischfauna repräsentieren; vgl. Fejfar 1972, 165) sowie von **Honce** (Horáček u. Ložek 1987) liegt jeweils über dem Niveau von Untermaßfeld, da in diesen Fundstellen allophaiomyide M_1 bereits vollständig fehlen. Von **Včeláre 1** (= Méhész; Kretzoi 1965a, 617), **Žirany** (Fejfar 1961), **Prezletice** (Fejfar 1969b; Šibrava et al. 1979), **Gombasek 1** und **2** (Fejfar in Bartolomei et al. 1975, 410-411) und **Skalka** (Horáček 1984) liegen jeweils u.a. Reste von *Microtus arvalinus* vor. Diese Faunen sind somit jünger als die Funde von Untermaßfeld.

Gleichfalls jünger als die Untermaßfelder Kleinsäugerreste sind die Nachweise von **Koněprusy C 718**. Fejfar (in Bartolomei et al. 1975, 457) vermutet eine Gleichaltrigkeit von **Schicht G-H7** der genannten Fundstelle und Voigtstedt einerseits sowie von den **Schichten B1-F** und Süßenborn andererseits, in analoger Weise auch für **Koněprusy Jk 1-3**. Für die Parallelisierung mit Voigtstedt spricht neben dem Auftreten gleicher *Microtus*-Arten der Nachweis der seltenen Soriciden-Form *Macroneomys* in beiden Fundstellen (Maul u. Rzebik-Kowalska 1998).

Ungarn

Der Nachweis von *Microtus deucalion* in **Villány 5** (van der Meulen 1974) und **Balatonföldvár** (Kretzoi u. Krolopp 1977) weist auf ein deutlich höheres Alter dieser beiden Faunen im Vergleich zu den Untermaßfelder Funden. Älter sind gleichfalls die Kleinsäuger von **Nagyharsányhegy 2** (Kretzoi 1956, 175-177), **Osztamos 2**, **8** und **14** (Jánossy u. Kordos 1977) und **Somssich-hegy 1** (Jánossy 1979, 49), in

deren *Microtus*-Populationen die allophaiomyiden Morphotypen dominieren. Weitere Bestätigung sind die geringeren A/L-Werte von Nagyharsányhegy 2 und Osztramos 8 sowie die kleineren *Drepanosorex*-Funde der zuletzt genannten Fauna (Tab. 11, 35).

Von Villány 7 (Kretzoi 1956, 195) wurde neben *Mimomys pusillus* als einzige *Microtus*-Art *Microtus hintoni* gemeldet. Diese Fauna ist deshalb wahrscheinlich älter als Untermaßfeld. A/L-Werte, die Hinweise auf die stratigraphische Position liefern würden, liegen nicht vor.

Ein ähnliches Alter wie Untermaßfeld könnte Somssich-hegy 2 (Jánossy 1983) besitzen. Hier treten noch *Mimomys pusillus* und eine geringe Anzahl allophaiomyider *Microtus*-M₁ auf. Allerdings ist der A/L-Wert bestimmter Morphotypengruppen ein wenig höher und *arvalis*-M₁ treten bereits untergeordnet auf, womit ein etwas geringeres Alter dieser Fauna eher wahrscheinlich ist. Von Osztramos 12 (Jánossy u. Kordos 1977, 53) liegen keine Häufigkeitsangaben vor. Es wurden sowohl allophaiomyide als auch microtide Formen von *Microtus* gemeldet. Da Somssich-hegy 2 noch *Lagurodon arankae* aufweist, der in Osztramos 12 bereits fehlt, ist die letztgenannte Fauna wahrscheinlich jünger als Somssich-hegy 2 und somit auch als Untermaßfeld.

In Villány 6 (Kretzoi 1956, 192-193) sind *Mimomys pusillus* sowie *Microtus* sp. D, *Microtus gregaloides* u. a. nachgewiesen (van der Meulen 1973, 77-82). A/L-Wert und M₁-Morphotypen dieser *Microtus*-Arten verweisen auf ein geringeres Alter im Vergleich zu Untermaßfeld. *Mimomys pusillus* fehlt in den jungbiharischen Faunen von Nagyharsányhegy 4, Villány 8 (Kretzoi 1956) und Kövesvárad (Jánossy 1963). Neben *Microtus arvalinus* wurde in den beiden zuerst genannten Fundstellen sogar *Arvicola* nachgewiesen, wobei sich diese Reste evtl. auch auf wurzellose Molaren von *Mimomys savini* beziehen könnten. Tarkó/Schicht 16 (Jánossy 1976) ist wegen des Auftretens von *Lagurus transiens* noch jünger als Villány 8 und Nagyharsányhegy 4.

Unsicher ist das Verhältnis unserer Funde zu den Faunen von Nagyharsányhegy 3, Villány 9 (Kretzoi 1956), Üröm-hegy (Jánossy 1962b) und Hajnóczy (Hir 1985), in denen keine vergleichbaren aussagefähigen Formen vorliegen.

Rumänien

Die *Microtus*-Populationen der altbiharischen Fundstellen Betfia 2, 9, 10 und 13 (Terzea u. Jurcsák 1968, 1976; Terzea 1988) sind durch die Dominanz allophaiomyider M₁ gekennzeichnet. Das höhere Alter im Vergleich zu Untermaßfeld wird durch die z.T. dokumentierten A/L-Werte sowie kleinere Maße bei *Drepanosorex* und *Glis* (Tab. 11, 24, 35) bestätigt.

Unter den *Microtus*-Funden von Betfia 5 (Kretzoi 1941; Terzea u. Jurcsák 1968) kommen noch etwa 20% allophaiomyide M₁ vor. Unter diesen befinden sich Morphotypen (Terzea 1970, 508), die primitiver sind als alle in Untermaßfeld nachgewiesenen Formen. Außerdem spricht der aus der Abbildung von Terzea (1970, Fig. 7) entnommene A/L-Wert von ca. 46,5 (n=10; in Betfia 5 wurden insgesamt 14 vollständige M₁ nachgewiesen) für ein etwas höheres Alter im Vergleich zu den Untermaßfelder Funden.

In Chişcău (Terzea 1978) treten allophaiomyide Morphotypen bei *Microtus* nur sporadisch auf, *Mimomys pusillus* fehlt. Dafür existiert hier bereits *Microtus arvalis-agrestis*. Die Fauna ist somit wahrscheinlich jünger als Untermaßfeld. In Betfia 7 (Terzea 1972) fehlt ebenfalls *Mimomys pusillus*. Mit *Microtus arvalinus*, *Microtus ratticepoides*, *Microtus hintoni* und *Microtus gregaloides* treten sämtliche Arten auf, die auch in Voigtstedt und Süßenborn nachgewiesen wurden, womit Betfia 7 eindeutig jünger sein dürfte als Untermaßfeld.

Spanien

Deutlich älter als die Funde von Untermaßfeld sind aufgrund des Auftretens von *Microtus pliocaenicus* die Faunen von Bagur 2 (Lopez Martinez et al. 1976), Barranco León 1, 2, 3, Cañada de Murcia 1, 2, Fuentenueva 2, C, Orce 3, 4, 5, 6, 7, und P (Agustí 1986, 507-509) sowie Venta Micena 1 und 2 (Agustí et al. 1987a). Für Bagur 2 und Venta Micena liegen außerdem geringere A/L-Quotienten vor (Tab. 35).

Auch die Funde von Cueva Victoria (Agustí 1982) und Casablanca 3 (= Almenara) (Agustí u. Galobart 1986) besitzen wegen des Vorkommens von *Microtus (Allophaiomys) chalinei*, einer Art mit evoluierten

	Deutschland	England	Niederlande	Polen	GUS	Frankreich	Österreich	Tschechien u. Slowakei	Ungarn	Rumänien	Spanien	Italien	Kroatien	Bulgarien	Griechenland	
Jungbharium	Süßenborn Voigtstedt Husarenhof 4 Weissenburg 7 Mahlis	West Runton Sugworth		Kozi Grzbiet	Kolkotova balka/alluv. Korčevo Klepek Uryv 4 Novohoparsk 1, 2 Ilinka Šamin	Bourgade Grâce		Přezletice Koněprusy C 718 Stránská skála/I/6 Chlum 4	Včeláre 1 Gombasek 1, 2 Žirany Skalka	Tarkó/Schicht 16 Kövesvárd Villány 8 Nagyharsányhegy 4	Betfia 7	Huéscar 1	Isernia Slivia Soave/Viatelle Soave/Monte Tenda			Jungbharium
Untermaßfeld	Sackdillingen Hohensülzen Neuleiningen 5, 15		Bavel Zuurland 5		Petropavlovka 2 Uryv 3 Čerevyčnoe/Obere Schichten Karaj Dubina Port Katon			Honca Mladec 1	Včeláre 4D Únětice	Villány 6 Osztramos 12 Somssich-hegy 2	Chişcău	Huéscar 2 Loma Quemada 1 Puerto Lobo 1, 4 Casablanca 3	Podumci 1		Tourkobounia 2	Untermaßfeld
Altbharium	Neuleiningen 2, 3, 13	Westbury-s.-M. 1		Zalesiaki 1/A	Korotoak/Ostr.s. Zapdnye Kairy Uškalka Roksolany	Les Valerots Courterolles Saint Sauveur Balaruc 1 Mas Rambault	Deutsch-Altenburg 2, 4 Deutsch-Altenburg 10	Chlum 6 Holštejn	Včeláre 4A, E, G, 6	Somssich-hegy 1 Nagyharsányhegy 2 Osztramos 2, 8, 14	Betfia 5 Betfia 2 Betfia 9, 10 Betfia 13	Cueva Victoria Bagur 2 Barranco León 1, 2, 3 Cañada de Murcia 1, 2 Fuentenueva 2, C Orce 3, 4, 5, 6, 7, P Venta Micena 1, 2	Dubci Razvode Ugljan Rava	Temnata Dupka		Altbharium
			Brielle 1 Zuurland 7, 8	Kielniki 3/A Zabia Höhle Kamyk Kadzielnia	Petropavlovka 1 Čišmikič Staraa kobuska Akkulaevo 2 und 3 Čortkov Tarhankut Melekinó Kryžanovka 1 Ževahova gora Tilgul			Mokrá 1	Villány 5 Balatonföldvár			Pirro Nord 1, 2, 5, 22, 22bis, 24, 24bis Pirro Nord 9, 34 Pietrafitta Soave/Cava Sud				

Abb. 55 Versuch einer Parallelisierung der Kleinsäugerfunde von Untermaßfeld mit anderen biharischen Kleinsäugerfaunen Europas (dazu Seite gegenüber).

allophaiomyiden Morphotypen und geringeren A/L-Werten (vgl. Alcalde et al. 1981) (Tab. 35), ein höheres Alter als Untermaßfeld.

Für **Huéscar 2**, **Loma Quemada 1** und **Puerto Lobo 1** und **4**, deren *Microtus*-Reste zu *Allophaiomys nutiensis* gestellt werden (Agustí 1986, 509), ist ein niedrigeres stratigraphische Niveau im Vergleich zu Untermaßfeld wahrscheinlich, da die genannte Art in ihrer Typuslokalität Les Valerots primitiver ist als unsere Funde (vgl. Abschn. 3.). Da bei Agustí (1986) keine genaueren Angaben vorliegen, ist jedoch auch ein mit Untermaßfeld vergleichbares Alter dieser Faunen nicht auszuschließen.

Die Funde von **Atapuerca/TD 5** (Cuenca-Bescòs et al. 1995) sind etwas höher entwickelt als das Untermaßfelder Material (vgl. Abschn. 3.). Von **Huéscar 1** (Mazo et al. 1985) wurden *Microtus cf. gregaloides* und *Microtus brecciensis* nachgewiesen. Die vorliegenden M_1 sind ebenfalls evoluerter als die Funde von Untermaßfeld (A/L-Werte, Tab. 35).

Italien

In den *Microtus*-Populationen von **Soave/Cava Sud** (Pasa 1947), **Pirro Nord 1, 2, 5, 22, 22bis, 24** und **24bis** (De Giuli et al. 1986) dominieren die allophaiomyiden Morphotypen. Diese Faunen sind deshalb älter als die Funde von Untermaßfeld, was für Soave/Cava Sud weiterhin durch den Nachweis einer kleineren *Drepanosorex*-Art (Tab. 11) und für Pirro Nord 1 durch die niedrigeren A/L-Werte (Tab. 35) bestätigt wird. Auch die Funde von **Pietrafitta** (Gentili et al. 1996) sind aufgrund der dort vorkommenden *Allophaiomys*-Reste älter als die Fauna von Untermaßfeld. In den Fundstellen **Monte Peglia/Breccia** und **Monte Peglia/Terra rossa** (van der Meulen 1973) ist der Anteil allophaiomyider M_1 höher und die A/L-Werte (Tab. 35) niedriger als in Untermaßfeld.

Das gemeinsame Vorkommen allophaiomyider und microtider (*arvalis*) Morphotypen in der Fauna von **Soave/Viatelle** (Pasa 1947) spricht für eine Altersstellung über dem Niveau von Untermaßfeld. Zunächst als *Arvicola* angesprochene Funde von *Mimomys savini*, die nach Sala (mdl. Mitt. Prof. Dr. D. Torre) eine gerade beginnende Wurzelbildung zeigen, liegen von **Isernia** (Sala 1983) vor. Diese Hochkronigkeit deutet auf ein geringeres Alter im Vergleich zu Untermaßfeld. Darauf verweisen auch die microtiden Morphotypen des hier auftretenden *Microtus brecciensis*. Ein geringeres Alter weisen die Funde von **Soave/Monte Tenda** (Pasa 1947) auf, wo neben *Mimomys savini* auch *Microtus gregalis* gemeldet wurde. Ambrosetti et al. (1979) korrelierten die Funde von **Slivia** mit denen von Süßenborn.

Aus den **Tasso**-Schichten von Valdarno liegt als einziger Kleinsäugerrest ein M_1 von *Mimomys savini* vor (Torre 1985), der allein keine Parallelisierung ermöglicht.

Kroatien

Älter als das Untermaßfelder Material sind die Funde von **Dubci**, **Ugljan** und der Insel **Rava**, denn hier wurde *Allophaiomys* sp. bzw. *Allophaiomys pliocaenicus* nachgewiesen (Malez 1969). Von der Halbinsel **Marjan** wurde eine Fundstelle mit je einem M_1 von *Microtus hintoni* und einem M^3 von *Allophaiomys pliocaenicus* bekannt (Malez 1961). Mittels dieses wenigen Materials kann ein Altersvergleich mit Untermaßfeld nicht vorgenommen werden. In **Razvodje** wurde *Microtus praehintoni* mit deutlich geringem A/L-Wert im Vergleich zu Untermaßfeld sowie *Pliomys schernfeldensis* nachgewiesen (Paunovic u. Rabeder 1996). Wegen der großen Ähnlichkeit der *Microtus*-Reste von **Podumci 1** (Malez u. Rabeder 1984) wurden die Untermaßfelder Funde zur selben Art gestellt (vgl. Abschn. 3.). Obwohl den Vergleichen der Maße von *Glis sackdillingensis* und *Sorex runtonensis* nicht in jedem Falle ein detaillierter Auswertungswert beizumessen ist, sind die relativ guten Übereinstimmungen der Funde aus Podumci mit unserem Material bemerkenswert (Tab. 9, 24). **Tatinja draga** lieferte *Microtus eoratticeps* (Paunovic u. Rabeder 1996), der einer anderen Entwicklungslinie als *Microtus thenü* angehört und dessen Evolutionsniveau daher nicht mit dem der Untermaßfelder Funde verglichen werden kann.

Bulgarien

Die aus **Temnata Dupka** (Popov 1986) nachgewiesenen Reste von *Microtus deucalion* belegen ein Alter, das deutlich höher ist als das unserer Fauna.

Griechenland

Von **Kalymnos** (Kuss u. Storch 1978) wurden von Arvicoliden nur je ein vollständiger und ein fragmentarischer M_1 einer evoluierten *Allophaiomys*-Form nachgewiesen. Die abgebildeten Morphotypen zeigen ein sehr ungewöhnliches Bild und ermöglichen keinen Altersvergleich mit unseren Funden. Die *Microtus*- M_1 von **Tourkobounia 2** (van der Meulen 1987) verweisen mit nahezu gleichen A/L-Werten (Tab. 35), dominant auftretendem *hintoni*-Morphotyp und einem geringen Anteil allophaiomyider Morphotypen auf weitgehende Ähnlichkeiten mit den Verhältnissen in Untermaßfeld und damit vermutlich auf den gleichen stratigraphischen Horizont.

Zusammenfassend stellen die biharische Kleinsäugerfaunen folgender Lokalitäten mögliche zeitliche Äquivalente der Funde von Untermaßfeld dar: Neuleiningen 5 und 15, Karaj Dubina, Čerevyčnyj/Obe-

re Schichten, Petropavlovka 2, Uryv 3, Port Katon, Somssich-hegy 2, Podumci 1 und Tourkobounia 2, eventuell auch Huéscar 2, Loma Quemada 1 sowie Puerto Lobo 1 und 4.

6.2. Absolute Altersstellung - Diskussion zur Korrelation mit dem Jaramillo-Event

Einen wesentlichen Anhaltspunkt für die absolutchronologische Einstufung der Untermaßfelder Fauna stellen die Resultate der paläomagnetischen Messungen dar. Diese ergaben für das Liegende der Fundschicht (Jüngere Zersatzgroschotter, unterer Abschnitt der Unteren Fluviatilen Sande) inverse Polarisierung, während innerhalb der Fundschicht selbst eine normale Polarität dokumentiert ist (Wiegank 1997). Nach geologischen Befunden werden die Schotter im Liegenden der Fundschicht in die Eburon-Kaltzeit gestellt (Ellenberg u. R.-D. Kahlke 1997). Die über den Schottern lagernde und damit jüngere Fundschicht besteht aus unverwitterten Sanden. Da die nachgewiesenen Wirbeltiertaxa in ihrer Gesamtheit auf warmzeitliche Bedingungen deuten, diskutierte R.-D. Kahlke (1987, 118; in Ellenberg u. Kahlke 1997, 58) für die stratigraphische Einstufung der Untermaßfelder Funde einen warmen Abschnitt im Zeitraum spätes Waal bis einschließlich früher Cromer-Komplex. Die obere zeitliche Grenze begründete er mit Hilfe der nachgewiesenen Großsäugertaxa. Nach dieser Einstufung ist eine zeitliche Parallelisierung der Fauna mit dem Beginn des Jaramillo-Events oder mit der Matuyama/Brunhes-Grenze möglich. Wieganks Interpretation (Wiegank 1982, 741; Menning u. Wiegank 1982, 1314; Wiegank 1997, 68-69) der Polaritätsänderung als Basis des Jaramillo-Events erfolgte unter Berufung auf die Einstufung der Kleinsäugerfunde durch Heinrich (1982). Letzterer hatte die Micromammalia-Reste in das Altbiharium datiert, welches er wiederum mit dem Zeitraum Eburon bis Menap parallelisierte (Heinrich 1982, 924-925).

Diese Einstufung kann mit den in anderen Fundstellen gewonnenen Ergebnissen verglichen werden, denn paläomagnetische Messungen liegen auch für einige weitere der in Abschn. 6.1.2. genannten biharischen Micromammalia-Faunen Europas vor (Abb. 56). Die aus den dort festgestellten Polaritätszuständen abgeleiteten zeitlichen Einstufungen stehen überwiegend, doch nicht alle, im Einklang mit der Interpretation der Untermaßfelder Befunde.

Lokalitäten, für deren Fundschicht eine normale Polarisierung im Bereich oberhalb der Matuyama/Brunhes-Grenze nachgewiesen wurde, liegen z.B. von West Runton, Voigtstedt und Přezletice vor (van Montfrans 1971; Wiegank 1975; Šibrava et al. 1979). Die von dort dokumentierten Kleinsäugerreste zeigen übereinstimmend, daß diese Faunen jünger sind als Untermaßfeld.

Der direkte Nachweis der Matuyama/Brunhes-Grenze gelang u.a. in den Fundschichten von Únětice (Koči u. Šibrava 1976) und Mahlis (Fuhrmann et al. 1977). Eine Fauna aus dem dieser Umpolung folgenden Interglazial wurde aus dem Schuttkegel von Stránská skála (Koči u. Šibrava 1976) geborgen. Zwar sind aus diesen drei Lokalitäten bisher nur wenige Kleinsäugerreste bekannt geworden, doch verweisen vor allem die *Microtus*-Reste relativ sicher auf ein höheres Evolutionsniveau im Vergleich zu den Untermaßfelder Funden. Diese Einstufungen unterstützen die zeitliche Parallelisierung unserer Fauna mit dem Jaramillo-Event.

Invers polarisierte, Kleinsäuger führende Fundschichten, die sich unterhalb der Matuyama/Brunhes-Grenze befinden, sind von drei Lokalitäten nachgewiesen. Dies ist zum einen die russische Fundstelle Šamin (Markova 1990). Die *Microtus*-Funde dieser Lokalität sind im Vergleich zum Material von Untermaßfeld ebenfalls etwas evoluerter. Auch die Kleinsäuger aus dem Horizont TD5 von Atapuerca (Cuenca-Bescós et al. 1995) sind im Vergleich zu Untermaßfeld höher entwickelt. Darauf verweisen das Fehlen von *Mimomys pusillus* und die fortgeschritteneren *Microtus*-Funde. Dagegen besteht weitgehende Übereinstimmung im Evolutionsniveau der *Microtus*-Reste von Karaj Dubina (Markova 1990, 137) und Untermaßfeld. Auch dies könnte mit der vorgenommenen Einstufung unserer Fauna dann in Einklang gebracht werden, wenn sich die stratigraphischen Positionen von Šamin und Atapuerca/TD 5 direkt unterhalb der Matuyama/Brunhes-Grenze befinden, die invers polarisierte Fundschicht von Karaj Dubina dagegen stratigraphisch näher am Jaramillo-Event gelegen ist.

Als Basis des Jaramillo-Events wird die paläomagnetische Umpolung in der Fundstelle Bavel, der Typuslokalität des Bavel-Interglazials, interpretiert (Zagwijn u. de Jong 1984, 166). Kleinsäugerreste stam-

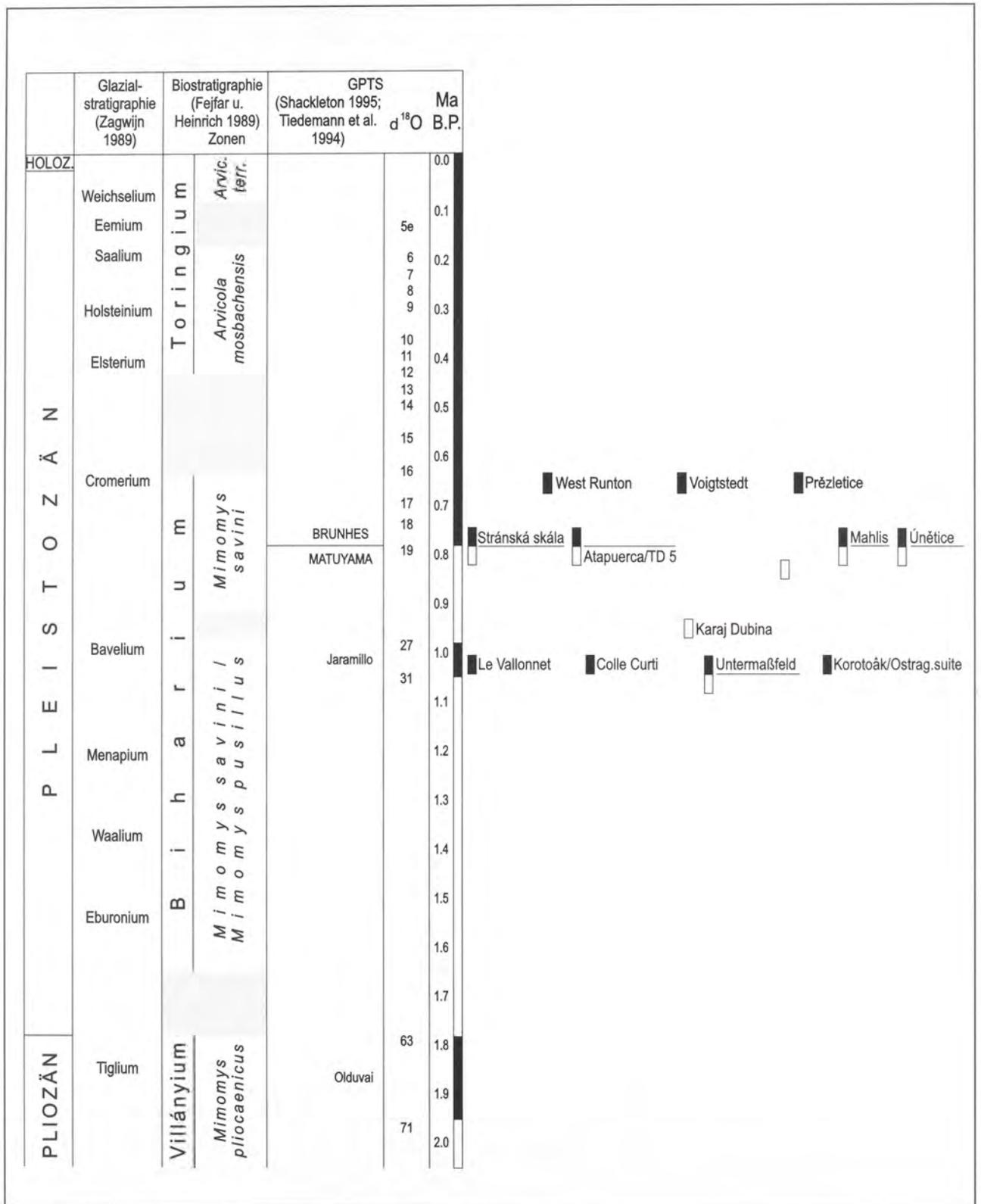


Abb. 56 Biharische Lokalitäten, für deren Fundschicht die paläomagnetische Polarität ermittelt wurde (Erläuterungen vgl. Abschn. 6.2.).

men aus Schichten, die zunächst als Äquivalente dieser Warmzeit angesehen wurden (van Kolfschoten 1990a), nach neueren Untersuchungen jedoch mit einem jüngeren Interglazial korreliert werden müssen (van Kolfschoten in litt.). Wegen eines hier nachgewiesenen M_1 von *Microtus arvalis* ist dieser Faunula sicherlich gleichfalls jünger als die Fundstelle Untermaßfeld.

Le Vallonnet ist eine Fundstelle, deren nachgewiesene normale Polarisierung direkt mit dem Jaramillo-Event parallelisiert wurde (De Lumley in Renault-Miskovsky u. Girard 1978, 386). Von dieser Lokalität liegen jedoch nur wenige Kleinsäugerreste vor. Die Dokumentation der *Microtus*-Funde ermöglicht keine Entscheidung über das Altersverhältnis zu unserer Fauna (vgl. Abschn. 6. 1. 2.). Auch die in der Fundschicht von Colle Curti nachgewiesene normale Polarität wird als Jaramillo-Event interpretiert (Torre et al. 1996). Doch ist hier ebensowenig ein direkter Vergleich der vorliegenden *Microtus*-Reste mit den Untermaßfelder Funden möglich, da in unserer Fundstelle und in Colle Curti verschiedenen *Microtus*-Entwicklungslinien vorliegen.

Ein völlig anderes Bild vermitteln die Kleinsäugerreste der russischen Lokalität Korotoäk/Ostragož suite, deren normal polarisierte Fundschicht gleichfalls mit dem Jaramillo-Event parallelisiert wurde (Markova 1998, 320). Die hier nachgewiesenen Funde von *Microtus (Allophaiomys)* sind mit Sicherheit zahnmorphologisch primitiver als das Untermaßfelder Material. Hiernach wären unsere Funde jünger als das Jaramillo-Event.

Dennoch wird an der bisherigen zeitlichen Korrelation der Untermaßfelder Fauna mit dem Jaramillo-Event, die einer Einstufung in den Zeitraum 0,99-1,07 Millionen Jahre vor heute entspricht (Shackleton 1995, 243), festgehalten. Zum einen besitzen alle genannten Fundstellen, die sich in zeitlicher Nähe zur Matuyama/Brunhes-Grenze befinden, höher entwickelte *Microtus*-Funde. Darüber hinaus stimmt das Untermaßfelder Material gerade mit dem Entwicklungsniveau überein, das anhand der Evolutionsgeschwindigkeit innerhalb dieser Gattung für den Zeitraum von vor 1 Millionen Jahren zu erwarten sein dürfte. Diese Einschätzung basiert vor allem auf der relativ regelmäßigen, wenngleich nicht unbedingt linearen Zunahme der A/L-Werte (Maul et al. 1998), anhand derer die sukzessive Verlängerung des Anteroconidkomplexes am M_1 quantitativ dokumentiert werden kann (van der Meulen 1973). Der hierbei zugrundeliegende Evolutionsvorgang ist für *Microtus* durchgängig seit dem ersten Auftreten dieser Gattung bis hin zu rezenten Populationen nachweisbar.

Die frühesten *Microtus*-Funde treten in Europa wahrscheinlich nicht vor der Eburon-Kaltzeit auf (Chaline 1977, 125). Die Kleinsäugerfauna von Tegelen enthält noch keine *Microtus*-Funde (Freudenthal et al. 1976; Tesakov 1998). Sie stammt aus Pollenzone C5 des Tiglium und ist damit zeitlich in das Olduvai-Event zu stellen (van Kolfschoten 1990b, 257). Dagegen wurde *Microtus (Allophaiomys) pliocaenicus* in der Lokalität Brielle 1 in einem Niveau nachgewiesen, das man palynologisch zwischen Tegelen und Waalium einstufen und daher mit dem Eburon parallelisieren konnte (van der Meulen u. Zagwijn 1974, 10).

Die ältesten und primitivsten *Microtus*-Funde weisen A/L-Werte von 40-42 auf. Innerhalb verschiedener Entwicklungslinien nimmt dieser Wert mit unterschiedlicher Evolutionsgeschwindigkeit zu. Mit Ausnahme der durch *Microtus ratticepoides* und *Microtus oconomus* sowie durch *Allophaiomys chalinei* repräsentierten Linien erreichen alle anderen Entwicklungslinien Werte von über 50 spätestens an der Matuyama/Brunhes-Grenze, wie die Funde der entsprechenden Lokalitäten zeigen (s. o.). Jungböhmerische Populationen oberhalb dieser Umpolung, wie z.B. die von Voigtstedt, Přezletice, Kozi Grzbiet usw. weisen bereits Quotienten von über 51 auf.

Die Untermaßfelder *Microtus* gehören nicht der in diesem Merkmal konservativen Entwicklungslinien von *Microtus ratticepoides-oeconomus* bzw. *Allophaiomys chalinei* an. Somit lassen die für unsere Funde gemessenen Werte von 48,7 eher auf eine zeitliche Nähe zum Jaramillo-Event schließen als zur Matuyama/Brunhes-Grenze.

Zusammenfassung

In den fluviatilen Sanden der unterpleistozänen Lokalität Untermaßfeld konnten folgende Kleinsäuger-taxa nachgewiesen werden: *Erinaceus cf. europaeus*, *Talpa cf. europaea*, *Talpa cf. minor*, *Sorex runton-*

ensis, *Sorex* (*Drepanosorex*) *margaritodon-savini* (Übergangsform), *Beremendia* cf. *fissidens*, cf. *Lepus* sp., *Sciurus* cf. *whitei*, *Spermophilus* ex gr. *primigenius/polonicus*, *Castor fiber*, *Trogontherium cuvieri*, *Glis sackdillingensis*, *Cricetus* cf. *runtonensis*, *Clethrionomys* cf. *hintonianus*, *Pliomys episcopalis*, *Mimomys savini*, *Mimomys pusillus*, *Microtus thenii* und *Apodemus* cf. *sylvaticus*.

Das Auftreten dieser Taxa schließt kaltzeitliche Verhältnisse aus und belegt das Vorhandensein von Offenland sowie Wald- und Wasserbiotopen. Anhand biostratigraphischer Vergleiche mit weiteren datierten Kleinsäugerfaunen kann auf ein Alter am Ende des Altbihariums (sensu Fejfar u. Heinrich 1981) sowie mit einiger Wahrscheinlichkeit auf eine zeitliche Nähe zum Jaramillo-Event geschlossen werden.

Summary

The following small mammal taxa were recorded in the fluvial sands of the Lower Pleistocene fossil site of Untermaßfeld: *Erinaceus* cf. *europaeus*, *Talpa* cf. *europaea*, *Talpa* cf. *minor*, *Sorex runtonensis*, *Sorex* (*Drepanosorex*) *margaritodon-savini* (transitional form), *Beremendia* cf. *fissidens*, cf. *Lepus* sp., *Sciurus* cf. *whitei*, *Spermophilus* ex gr. *primigenius/polonicus*, *Castor fiber*, *Trogontherium cuvieri*, *Glis sackdillingensis*, *Cricetus* cf. *runtonensis*, *Clethrionomys* cf. *hintonianus*, *Pliomys episcopalis*, *Mimomys savini*, *Mimomys pusillus*, *Microtus thenii*, and *Apodemus* cf. *sylvaticus*.

The record of those taxa excludes a cold climate, and indicates the presence of open areas, forest and water biotops. On the basis of a comparison with other small mammal faunas the locality of Untermaßfeld can be dated to the end of the Early Biharian (sensu Fejfar u. Heinrich 1981) and probably correlated with the Jaramillo Event.

Danksagung

Bei der vorliegenden Arbeit handelt es sich um die revidierte Fassung einer 1990 beendeten Dissertation (Maul 1990c). Umfangreiche Unterstützung fand ich dabei durch Herrn Dr. W.-D. Heinrich (Berlin), der diese Arbeit betreut hatte, sowie dem damaligen Direktor des Instituts für Quartärpaläontologie, Prof. Dr. Dr. H.-D. Kahlke (Weimar). Zahlreiche Kollegen unterstützten mich damals sowie bei der späteren Überarbeitung mit Vergleichsmaterial, Hinweisen, Diskussionen, Beschaffung von Literatur sowie technischer Hilfe. Herrn Dr. R.-D. Kahlke sei für kritische Manuskriptdurchsichten gedankt. Weiterhin gilt mein Dank Frau Dr. L. Abbazzi (Florenz), Dr. A. K. Agadžanān (Moskau), Dr. J. Agustí (Sabadell), Frau Dr. R. Angermann (Berlin), Dr. G. Böhme (Berlin), Prof. Dr. J. Chaline (Dijon), Frau Prof. Dr. G. Cuena-Bescós (Zaragoza), Dr. A. Currant (London), Frau Dr. V. Eisenmann (Paris), Frau Dr. M. A. Erbaeva (Ulan Ude), Prof. Dr. O. Fejfar (Prag), Dr. F. Fladerer (Wien), Frau Prof. Dr. A. Forstén (Helsinki), Dr. J. Hir (Pászto), Dr. I. Horáček (Prag), Prof. Dr. K.-D. Jäger (Halle), Prof. Dr. D. Jánossy (Budapest), Dr. M. Jeannet (Charnay), J.-A. Keiler (Weimar), Prof.

Dr. W. v. Koenigswald (Bonn), Dr. T. van Kolfschoten (Leiden), Prof. Dr. L. Kordos (Budapest), Prof. Dr. K. Kowalski (Kraków), Prof. Dr. M. Kretzoi, Dr. E. Krolopp (beide Budapest), Dr. W. Krutzsch (Berlin), Frau Dr. A. K. Markova (Moskau), Prof. Dr. F. Masini (Palermo/Florenz), Dr. P. Mein (Lyon), Dr. A. Motuzko (Minsk), Prof. Dr. A. Nadachowski (Kraków), Frau Dr. E. Pietrzeniuk (Berlin), Frau R. Plötze (Weimar), Prof. Dr. G. Rabeder (Wien), Prof. Dr. L. Rekovec (Kiev), Dr. J. W. F. Reumer (Rotterdam), Frau Dr. C. G. Rümke (Leersum), Prof. Dr. A. Ruiz Bustos (Madrid), Frau Prof. Dr. B. Rzebik-Kowalska (Kraków), Prof. Dr. B. Sala (Ferrara), Dr. A. Šer (Moskau), Dr. K. I. Šušpanov (†) (Kišinau), Prof. Dr. W. Steiner (Weimar), Dr. G. Storch (Frankfurt/Main), Dr. A. J. Stuart (Norwich), Frau Dr. E. Terzea (Bukarest), Prof. Dr. H. Tobien (†) (Mainz), Prof. Dr. D. Torre (Florenz) und Dr. W. H. Zagwijn (Haarlem). Herr Dr. T. Peschke (Jena) fertigte die Rasterelektronenmikroskop-Aufnahmen an. Die photographischen Arbeiten erledigten K. Steiner und T. Korn, verschiedene Reinzeichnungen H. Wöllner und J. Podschun (alle Weimar).

Literatur

Agadžanān, A. K. 1977: Quartäre Kleinsäuger aus der Russischen Ebene. Quartär 27/28, 111-145, Bonn.

1983: Eine altertümliche *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) aus dem Mittelpleistozän der Russischen Ebene. Schriftenr. geol. Wiss. 19/20, 9-29, Berlin.

Agadžanān, A. K. u. Erbaeva, M. A. 1983: Pozdnekajnozojskie gryzuny i zajceobraznye territorii SSSR. 190 S., Nauka; Moskva (russisch).

Agustí, J. 1982: Los Roedores (*Mammalia*) del Pleistoceno Inferior de la «Cueva Victoria» (Murcia, España). Endins 9, 49-55, Mallorca.

- 1986: Synthèse biostratigraphique du Plio-Pléistocène de Guadix-Baza (Province de Granada, sud-est de l'Espagne). *Geobios* 19, 4, 505-510, Lyon.
- Agustí, J., Arbiol, S. u. Martín-Suárez, E. 1987a: Roedores y lagomorfos (Mammalia) del Pleistoceno inferior de Venta Micena (depresión de Guadix-Baza, Granada). *Paleont. i Evol.*, Mem. Esp. 1, 95-107, Sabadell.
- Agustí, J. u. Galobart, A. 1986: La sucesión de micromamíferos en el complejo cárstico de Casablanca (Almenara, Castellón): problemática biogeográfica. *Paleont. i Evol.* 20, 57-62, Sabadell.
- Agustí, J., Gibert, J., Moyà-Solà, S. u. Vera, J. A. 1987b: Neogene-Quaternary Boundary in the Continental Sediments of the Guadix-Baza Basin (Southeastern Spain). *Ann. Inst. Geol. Publ. Hung.* 70, 105-111, Budapest.
- Aleksandrova, L. P. 1965: Iskopaemye polëvki (Rodentia, Microtinae) iz eoplejstocena ũžnoj Moldavii i ũgo-zapadnoj Ukrainy. In: Nikiforova, K. V. (Hrsg.): *Stratigrafičeskoe značenie antropogenovoj fauny melkih mlekopi-taših.* 98-110, Nauka; Moskva (russisch, engl. Zusammenfassung).
- 1976: Gryzuny antropogena evropejskoj časti SSSR. *Trudy geol. inst.* 291, 1-100, Moskva (russisch).
- Ambrosetti, P., Bartolomei, G., de Giuli, C., Ficarelli, C. u. Torre, D. 1979: La breccia ossifera di Slivia (Aurisina-Sistiana) nel Carso di Trieste. *Boll. Soc. Paleont. Ital.* 18, 2, 207-220, Roma.
- Andrews, P. 1990: *Owls, Caves and Fossils.* 231 S., Univ. of Chicago Press; Chicago.
- Andrews, P. u. Nesbit Evans, E. M. 1983: Small mammal bone accumulation produced by mammalian carnivores. *Paleobiol.* 9, 3, 289-307, Lawrence.
- Anonymus 1998: Opinion 1894. *Bull. Zool. Nomenclature* 55, 1, 64-71, London.
- Bahlo, E. u. Malec, F. 1969: Insectivoren (Mammalia) aus den Oberen Mosbacher Sanden (Mittelpleistozän) bei Wiesbaden-Biebrich/Hessen. *Mainzer Naturw. Arch.* 8, 56-76, Mainz.
- Bartolomei, G., Chaline, J., Fejfar, O., Jánossy, D., Jeannot, M., Koenigswald, W. v. u. Kowalski, K. 1975: *Pliomys lenki* (Heller 1930) (Rodentia, Mammalia) en Europe. *Acta zool. cracov.* 20, 10, 393-467, Kraków.
- Benecke, N., Böhme, G. u. Heinrich, W.-D. 1990: Wirbeltierreste aus interglazialen Beckensedimenten von Gröbern (Kr. Gräfenhainichen) und Grabschütz (Kr. Deltitzsch). *Altenbg. naturwiss. Forsch.* 5, 231-281, Altenburg.
- Bishop, M. J. 1982: The Mammal Fauna of the Early Middle Pleistocene Cavern infill Site of Westbury-Sub-Mendip, Somerset. *Spec. Pap. Palacont.* 28, 1-108, London.
- Black, C. C. u. Kowalski, K. 1974: The Pliocene and Pleistocene Sciuridae (Mammalia, Rodentia) from Poland. *Acta zool. cracov.* 19, 19, 461-486 + Taf. 12-17, Kraków.
- Boback, A. W. 1970: Das Wildkaninchen. *Die Neue Brehm-Bücherei.* Bd. 415, 116 S., A. Ziemsen; Wittenberg Lutherstadt.
- Bodenhausen, H.-J. 1986: Der Zahnwechsel bei Säugetieren unter besonderer Berücksichtigung des *Erinaceus europaeus* und der *Crociodura suaveolens*. Dissertation, Rheinisch-Westfälische Univ. Bonn, 124 S., Bonn.
- Böhme, W. 1978: *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) – Brandmaus. In: Niethammer, J. u. Krapp, F. (Hrsg.): *Handbuch der Säugetiere Europas.* Bd. 1: Rodentia 1 (Sciuridae, Castoridae, Gliridae, Muridae), 368-381, Akademische Verlagsges.; Wiesbaden.
- Bosák, P., Glazek, J., Horáček, I. u. Szyrkiewicz, A. 1982: New locality of Early Pleistocene vertebrates – Żabia Cave at Podlesice, Central Poland. *Acta Geol. Polon.* 32, 3-4, 217-226, Warszawa.
- Brochet, G., Chaline, J. u. Poplin, F. 1983: Courterolles (Yonne), une faune interglaciaire a Hippopotame (Waalien?) et une microfaune steppique a *Allophaiomys* (Ménapien?) du Pléistocène inférieur. *Mem. Soc. Prehist. France* 16, 15-18, Paris.
- Brunner, G. 1934: Eine praeglaciale Fauna aus dem Windloch bei Sackdilling (Oberpfalz). *N. Jb. Min. Geol. Paläont., Ser. B, Beil.-Bd.* 71, 303-328 + Taf. 6, 7, Stuttgart.
- 1957: Die Breitenberghöhle bei Gößweinstein/Ofr. *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.* 7 u. 9, 352-378 + 385-403, Stuttgart.
- Carls, N. u. Rabeder, G. 1988: Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Ältest-Pleistozän von Schernfeld (Bayern). *Beitr. Paläont. Österr.* 14, 123-237, Wien.
- 1989: Pliozäne und ältestpleistozäne Arvicoliden-Reste (Rodentia, Mammalia) aus Deinsdorf, Fränkische Alb. *Beitr. Paläont. Österr.* 15, 149-158, Wien.
- Chaline, J. 1971: La microfaune du Vallonet (A.-M.) et le problème des corrélations micro-macromammifères a la limite Pléistocène inférieur-moyen. *Bull. Mus. Ant. préhist. Monaco* 17, 65-69, Monaco.
- 1972: Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France. *Cah. Paléont.*, 410 S. + Taf. 1-17, CNRS; Paris.
- 1973: Biogéographie et fluctuations climatiques au Quaternaire d'après les faunes de rongeurs. *Acta zool. cracov.* 18, 7, 143-160, Kraków.
- 1977: Les événements remarquables de l'histoire Plio-Pléistocène des Campagnols (Arvicolidae, Rodentia) dans l'hémisphère nord, essai de corrélation avec la limite Plio-Pléistocène établie dans les dépôts marins d'Italie. *Giorn. Geol.* 16, 2, 123-129, Bologna.

- Crochet, J.-Y. u. Michaux, J. 1982: Une faune des vertèbres du Pléistocène Moyen sur le Causse du Larzac: Saint-Sauveur, près Nant (Aveyron). *Paleobiol. cont.* 12, 1, 131-143, Montpellier.
- Cuenca-Bescós, G., Canudo, J. I. u. Laplana, C. 1995: Los arvicólidos (Rodentia, Mammalia) de los niveles inferiores de Gran Dolina (Pleistoceno inferior, Atapuerca, Burgos, España). *Revista Espan. Paleont.* 10, 2, 202-218, Madrid.
- Daoud, A. 1993: Evolution of *Gliridae* (Rodentia, Mammalia) in the Pliocene and Quaternary of Poland. *Acta zool. cracov.* 36, 2, 199-231, Kraków.
- David, A. I. 1982: Mestonahozdeniã i vidovoj sostav Tiraspol'skogo teriokompleksa na territorii Moldavii. In: *Problemy antropogena Moldavii.* 87-108, Știinca; Kișinëv (russisch).
- De Giuli, C. u. Torre, D. 1984: A microfauna with *Allophaiomys pliocaenicus* from Gargano (Southern Italy). *Palaeontogr. Ital.* 73 (n. s. 43), 116-128, Pisa.
- De Giuli, C., Masini, F. u. Torre, D. 1986: The Latest Villafranchian Faunas in Italy: the Pirro Nord Fauna (Apricena, Gargano). *Palaeontogr. Ital.*, 74, 51-62, Pisa.
- Dehm, R. 1962: Altpleistozäne Säuger von Schernfeld bei Eichstätt in Bayern. *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.* 2, 17-61, München.
- De Lumley, H., Kahlke, H.-D., Moigne, A.-M. u. Mouille, P.-E. 1988: Les faunes de grands mammifères de la Grotte du Vallonet Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes. *L'Anthropologie* 92, 2, 465-496, Paris.
- Dubrovo, I. A. u. Kapelist, K. V. 1979: Katalog mlekopitaših tretičnyh pozvonočnyh USSR. 160 S., Nauka; Moskva (russisch).
- Ellenberg, J. u. Kahlke, R.-D. 1997: Die quartärgeologische Entwicklung des mittleren Werratal und der Bau der unterpleistozänen Komplexfundstelle Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen).* Teil 1. Röm.-German. Zentralmus., Monogr. 40, 1, 29-62 + Taf. 1-18, Mainz.
- Erbaeva, M. A. 1968: Taphonomie der Fundstellen von Kleinsäugerresten des Anthropogens in Westtransbaikalien. *Ber. deut. Ges. geol. Wiss., A, Geol. Paläont.* 13, 3, 335-340, Berlin.
- Fahlbusch, V. 1969: Pliozäne und Pleistozäne *Cricetinae* (Rodentia, Mammalia) aus Polen. *Acta zool. cracov.* 14, 5, 99-138 + Taf. 8-18, Kraków.
- 1976: *Cricetus major* WOLDŘICH (Mammalia, Rodentia) aus der mittelpleistozänen Spaltenfüllung Petersbuch 1. *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.* 16, 71-81, München.
- Fejfar, O. 1961: Review of Quaternary vertebrata in Czechoslovakia. *Inst. geol. Prace* 34, 108-118, Warszawa.
- 1966: Über zwei neue Säugetiere aus dem Altpleistozän von Böhmen. *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.* 11, 680-691, Stuttgart.
- 1969a: Die Nager aus den Kiesen von Süßenborn bei Weimar. *Paläont. Abh.*, A 3, 3/4, 761-770, Berlin.
- 1969b: Human remains from the Early Pleistocene in Czechoslovakia. *Curr. Anthropol.* 10, 2/3, 170-173, Glasgow.
- 1972: Die Wühlmäuse (Microtidae, Mammalia) der älteren Sammlungen aus Stránská skála bei Brno. *Anthropos* 20 (N. S. 12), 165-174, Brno.
- 1976: Plio-Pleistocene Mammal Sequences. In: Easterbrook, J. u. Šibrava, V. (Hrsg.): *IUGS-UNESCO, Intern. Geol. Corr. Progr. Project 73/1/24, Quaternary Glaciation in the Northern Hemisphere.* Rep. No. 3. 351-366, Washington, Prague.
- Fejfar, O. u. Heinrich, W.-D. 1980: Zur biostratigraphischen Abgrenzung und Gliederung des kontinentalen Quartärs in Europa anhand von Arvicoliden (Mammalia, Rodentia). *Čas. Min. Geol.* 25, 2, 185-189, Praha.
- 1981: Zur biostratigraphischen Untergliederung des kontinentalen Quartärs in Europa anhand von Arvicoliden (Rodentia, Mammalia). *Eclogae geol. Helv.* 74, 3, 997-1006, Basel.
- 1983: Arvicoliden-Sukzession und Biostratigraphie des Oberpliozäns und Quartärs in Europa. *Schriftenr. geol. Wiss.* 19/20, 61-109, Berlin.
- 1987: Zur biostratigraphischen Gliederung des jüngeren Känozoikums in Europa an Hand von Muriden und Cricetiden (Rodentia, Mammalia). *Čas. Min. Geol.* 32, 1, 1-16, Praha.
- 1989: Muroid Rodent Biochronology of the Neogene and Quaternary in Europe. In: Lindsay, E. H., Fahlbusch, V. u. Mein, P. (Hrsg.): *European Neogene Mammal Chronology.* NATO ASI Series, Ser. A: Life Sci. Vol. 180, 91-117, Plenum Press; New York, London.
- Fejfar, O., Heinrich, W.-D. u. Lindsay, E. H. 1998: Updating the Neogene Rodent biochronology in Europe. *Meded. Nederl. Inst. Toegep. Geowetensch. TNO* 60, 533-554, Haarlem.
- Fejfar, O. u. Horáček, I. 1983: Zur Entwicklung der Kleinsäugerfaunen im Villányium und Alt-Biharium auf dem Gebiet der ČSSR. *Schriftenr. geol. Wiss.* 19/20, 111-207, Berlin.
- Fladerer, F. A. 1984: Das Vordergliedmaßenskelett von *Hypolagus beremendensis* und *Lepus* sp. (Lagomorpha, Mammalia) aus dem Altpleistozän von Deutsch-Altenburg (Niederösterreich). *Beitr. Paläont. Österr.* 11, 71-148, Wien.
- 1987: Beitrag zur Entwicklung von *Hypolagus* und *Lepus* (Lagomorpha, Mammalia) im Pliopleistozän von Mitteleuropa. *Sitzungsber. Österr. Akad. Wissensch., Math.-naturw. Kl., Abt. I* 196, 1-4, 123-138, Wien.

- Fladerer, F. A. u. Reiner, G., 1996: Evolutionary shifts in the first premolar pattern of *Hypolagus beremendensis* (Petényi 1864) (Lagomorpha, Mammalia) in the Plio-Pleistocene of Central Europe. *Acta zool. cracov.* 39, 1, 147-160, Kraków.
- Freudenthal, M., Meijer, T. u. van der Meulen, A. J. 1976: Preliminary report on a field campaign in the continental Pleistocene of Tegelen (The Netherlands). *Scripta Geol.* 34, 1-27, Leiden.
- Freye, H.-A. 1978: *Castor fiber* Linnaeus, 1758 – Europäischer Biber. In: J. Niethammer, J. u. Krapp, F. (Hrsg.): *Handbuch der Säugetiere Europas. Band 1: Rodentia 1 (Sciuridae, Castoridae, Cliridae, Muridae)*, 184-200, Akademische Verlagsges.; Wiesbaden.
- Fuhrmann, R., Heinrich, W.-D., Mai, D. H. u. Wiegank, F. 1977: Untersuchungen am präelsterkaltzeitlichen Löß von Mahlis (Bezirk Leipzig). *Z. geol. Wiss.* 5, 6, 717-743, Berlin.
- Gentili, S., Abbazzi, L., Masini, F., Ambrosetti, P. Argenti u. Torre, D. 1996: Voles from the Early Pleistocene of Pietrafitta (central Italy, Perugia). *Acta zool. cracov.* 39, 1, 185-199, Kraków.
- Giacobini, G., Malaroda, R., Biancotti, A., Jeannet, M. u. Arobba, D. 1980: La breccia ossifera del Monte del Cros (Andonna, Cuneo). *Studi di Archeologia dedicati a Pietro Barocelli*, 55-73, Torino.
- Gromov, I. M., Bibikov, D. I., Kalabuhov, N. I. u. Mejer, M. N. 1965: Fauna SSSR. Mlekopitaúšie. Tom 3/2. Nazemnye belič'i (Marmotinae). 468 S., Nauka; Moskva, Leningrad (russisch).
- Guenther, E. W. 1965: Die Biber (*Trogotherium cuvieri* FISCH. und *Castor fiber* L.) der altpleistozänen Fundstelle von Voigtstedt in Thüringen. *Paläont. Abh.*, A 2, 2/3, 565-583 + Taf. 36, 37, Berlin.
- Hausser, J. 1990: *Sorex coronatus* MILLET, 1882 – Schabracken-Spitzmaus. *Sorex samniticus* ALTOBELLO 1926 – italienische Waldspitzmaus. In: Niethammer, J. u. Krapp, F. (Hrsg.): *Handbuch der Säugetiere Europas. Band 3/1: Insektenfresser – Insectivora, Herrentiere – Primates*, 279-294, Aula Verlag; Wiesbaden.
- Heinrich, W.-D. 1978: Zur biometrischen Erfassung eines Evolutionstrends bei *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) aus dem Pleistozän Thüringens. *Säugetierk. Inf.* 2, 3-21, Berlin.
- 1982: Eine altbiharische Kleinsäugerfauna aus Südhüringen. *Z. geol. Wiss.* 10, 7, 923-928, Berlin.
- 1983a: Untersuchungen an Skelettresten von Insectivoren (Insectivora, Mammalia) aus dem fossilen Tierbautensystem von Pisede bei Malchin. Teil 1: Taxonomische und biometrische Kennzeichnung des Fundgutes. *Wiss. Z. Humb.-Univ. Berlin, Math.-Nat. R.* 32, 6, 681-698, Berlin.
- 1983b: Sciuriden (Rodentia, Mammalia) aus dem fossilen Tierbautensystem von Pisede bei Malchin. *Wiss. Z. Humb.-Univ. Berlin, Math.-Nat. R.* 32, 6, 719-728, Berlin.
- 1987: Neue Ergebnisse zur Evolution und Biostratigraphie von *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) im Quartär Europas. *Z. geol. Wiss.* 15, 3, 389-406, Berlin.
- 1989: Biometrische Untersuchungen an Fossilresten des Bibers (*Castor fiber* L.) aus thüringischen Travertinen. *Ethnogr.-Archäol. Z.* 30, 394-403, Berlin.
- 1991: Biometrische Untersuchungen an Fossilresten des Bibers. In: Fischer, K., Guenther, E. W., Heinrich, W.-D., Mania, D., Musil, R. u. Nötzold, T.: *Bilzingsleben IV, Homo erectus – seine Kultur und Umwelt*. Veröff. Landesmus. Vorgesch. Halle 44, 35-62 + Taf. 37-45, Halle.
- 1997: Über *Trogotherium cuvieri* (Mammalia, Rodentia: Castoridae) aus dem mittelepleistozänen Travertinkomplex Bilzingsleben II in Thüringen. In: Mania, D., Mania, U., Heinrich, W.-D., Fischer, K., Böhme G. u. Turner, A.: *Bilzingsleben V, Homo erectus – seine Kultur und Umwelt*. 135-182 + Taf. 1-23, Ausbildung + Wissen; Bad Homburg, Leipzig.
- 1998: Evolutionary trends in *Trogotherium cuvieri* (Mammalia, Rodentia, Castoridae) and their implications. *Meded. Nederl. Inst. Toegep. Geowetensch. TNO* 60, 573-578, Haarlem.
- Heinrich, W.-D. u. Jánossy, D. 1977: Insektivoren und Rodentier aus dem Travertin von Taubach bei Weimar. *Quartärpaläontologie* 2, 401-411 + Taf. 42, 43, Berlin.
- Heller, F. 1930: Eine Forest Bed Fauna aus der Sackdillinger Höhle (Oberpfalz). *N. Jb. Min. etc., Ser. B., Beil.-Bd.* 63, 247-298 + Taf. 15-18, Stuttgart.
- 1933: Ein Nachtrag zur Forest Bed Fauna aus der Sackdillinger Höhle (Oberpfalz). *Centralbl. Min. etc., Ser. B.*, 60-68, Stuttgart.
- 1936: Eine oberpliocäne Wirbeltierfauna aus Rheinhessen. *N. Jb. Min. etc., Ser. B., Beil.-Bd.* 76, 99-160 + Taf. 7-11 Stuttgart.
- 1958: Eine neue altquartäre Wirbeltierfauna von Erpfingen (Schwäbische Alb). *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.* 107, 1-102 + Taf. 1-3, Stuttgart.
- Heller, F. u. Brunnacker, K. 1966: Halsbandlemming-Reste aus einer oberen Mittelterrasse des Rheins bei Niederaußem. *Eiszeitalter u. Gegenw.* 17, 97-112, Öhringen.
- Herold, W. 1956: Über die Variabilität der Molarenwurzeln des Oberkiefers bei einigen *Apodemus*-Arten. *Wiss. Z. Humb.-Univ. Berlin, Math.-Nat. R.* 6, 237-244, Berlin.
- Hinton, M. A. C. 1914: On some Remains of Rodents from the Red Crag of Suffolk and from the Norfolk Forest-Bed. *Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 8*, 13, 186-195, London.

- Hír, J. 1985: A Hajnóczy-Barlang üledékei. Karszt Barl. 1-2, 17-24, Budapest.
- Holz, H. u. Niethammer, J. 1990a: *Erinaceus europaeus* Linnaeus, 1758 – Braunbrüstigel, Westigel. In: Niethammer, J. u. Krapp, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 3/1: Insektenfresser – Insectivora, Herrentiere – Primates, 26-49, Aula Verl.; Wiesbaden.
- 1990b: *Erinaceus concolor* Martin, 1838 – Weißbrüstigel, Ostigel. In: Niethammer, J. u. Krapp, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 3/1: Insektenfresser – Insectivora, Herrentiere – Primates, 50-64, Aula Verl.; Wiesbaden.
- 1990c: *Atelerix algirus* (Lereboullet, 1840) – Wanderigel. In: Niethammer, J. u. Krapp, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 3/1: Insektenfresser – Insectivora, Herrentiere – Primates, 65-74, Aula Verl.; Wiesbaden.
- Horáček, I. 1979: Comments on the lithostratigraphic context of the Early Pleistocene mammal biozones of central Europe. In: Šibrava, V. (Hrsg.): IUGS-UNESCO, Intern. Geol. Corr. progr., Project 73/1/24, Quaternary Glaciations in the Northern Hemisphere, Rep. No. 6, 99-117, Ostrava.
- 1984: Paleoeologický význam drobných savců (Insectivora, Chiroptera, Rodentia) Kvartéru ČSSR. Dissertation, Karlov-Univ. Praha, 255 S., Praha.
- 1985: Survey of the fossil vertebrate localities Včeláre 1-7. Čas. Min. Geol. 30, 4, 353-366, Praha.
- Horáček, I. u. Ložek, V. 1984: Z výzkumu výplně Mladečské jeskyně u Litovle. Čs. kras 35, 98-100, Praha.
- 1987: Staropleistocenní fauna z Honců v Slovenském kraju. Čs. kras, 38, 133-134, Praha.
- 1988: Palaeozoology and the Mid-European Quaternary past: scope of the approach and selected results. Roz. Čs. Akad. věd, Ř. mat. při. věd 98, 4, 1-102, Praha.
- Jammot, D. 1973: Les insectivores (*Mammalia*) du gisement Pléistocène Moyen des abîmes de la Fage a Noailles (Corrèze). Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon 11, 41-51, Lyon.
- Jánossy, D. 1962a: Vorläufige Mitteilung über die Mittelpleistozäne Vertebratenfauna der Tarkö-Felsnische (NO-Ungarn, Bükk-Gebirge). Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung., Pars Min. Palaeont. 54, 155-176, Budapest.
- 1962b: Az első fosszilis vizilóleletek hazánk pleisztocén-jéből. All. Közl. 49, 1-4, 63-74, Budapest.
- 1963: Die altpleistozäne Wirbeltierfauna von Kövesvárad bei Répáshuta (Bükk-Gebirge). Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung., Pars Min. Palaeont. 55, 109-141, Budapest.
- 1965: Die Insectivoren-Reste aus dem Altpleistozän von Voigtstedt in Thüringen. Paläont. Abh., A 2, 2/3, 663-678 + Taf. 40, Berlin.
- 1969a: Stratigraphische Auswertung der europäischen mittelpleistozänen Wirbeltierfaunen. Teil I. Ber. deut. Ges. geol. Wiss., A, Geol. Paläont. 14, 4, 367-438, Berlin.
- 1969b: Stratigraphische Auswertung der europäischen mittelpleistozänen Wirbeltierfaunen. Teil II. Ber. deut. Ges. geol. Wiss., A, Geol. Paläont. 14, 5, 573-643 + Taf. 1-7, Berlin.
- 1972: Ein kleiner *Hystrix* aus dem Altpleistozän der Fundstelle Osztramos 8 (Nordungarn). Vertebr. Hung. 13, 163-182 + Taf. 1, Budapest.
- 1976: Die Felsnische Tarkö und die Vertebratenfauna ihrer Ausfüllung. Karszt. Barlangk. 8, 3-106, Budapest.
- 1979: A magyarországi Pleisztocén tagolása gerinces faunák alapján. 207 S., Akadémiai Kiadó; Budapest.
- 1983: Lemming-remain from the Older Pleistocene of Southern Hungary (Villány, Somssich-hegy 2). Fragm. Min. Palaeont. 11, 55-60, Budapest.
- 1986: Pleistocene Vertebrate Faunas of Hungary. 208 S., Akadémiai Kiadó; Budapest.
- Jánossy, D. u. Kordos, L. 1977: Az Osztramos gerinces lelőhelyeinek faunisztikai és karsztmorfológiai áttekintése (1975-ig). Fragm. Min. Palaeont. 8, 39-72, Budapest.
- Jánossy, D. u. van der Meulen, A. J. 1975: On *Mimomys* (Rodentia) from Osztramos-3, North Hungary. Kon. Ned. Akad. Wet., Ser. B 78, 5, 381-391, Amsterdam.
- Kahlke, H.-D. 1982: *Hippopotamus antiquus* DESMAREST, 1822 aus dem Pleistozän von Meiningen in Südhüringen (Bezirk Suhl). Z. geol. Wiss. 10, 7, 943-949, Berlin.
- Kahlke, R.-D. 1987: Die unterpleistozänen *Hippopotamus*-Reste von Untermaßfeld bei Meiningen (Bezirk Suhl, DDR). Ein Beitrag zur Forschungs-, Entwicklungs- und Verbreitungsgeschichte fossiler Hippopotamiden in Europa. Dissertation, Erns-Moritz-Arndt-Univ. Greifswald, 167 S. + 21 Anl. + 102 Tab. + 27 Abb. + 18 Taf., Greifswald.
- 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.
- Kahlke, R.-D. u. Ellenberg, J. 1986: Zur Geologie der unterpleistozänen Komplexfundstelle Untermaßfeld bei Meiningen. In: Schüler, F. (Hrsg.): Kurzreferate und Exkursionsführer. Die Trias von Südhüringen, 15-18. Vortrags- und Exkursionstagung vom 8. bis 10. Oktober 1986 in Suhl, Berlin.

- Kočí, A. u. Šibrava, V. 1976: The Brunhes-Matuyama boundary at central European localities. In: Easterbrook, J. u. Šibrava, V. (Hrsg.): IUGS-UNESCO, Intern. Geol. Corr. progr., Project 73/1/24, Quaternary Glaciations in the Northern Hemisphere, Rep. No. 3. 135-160, Washington, Prague.
- Koenigswald, W. v. 1970: Mittelpleistozäne Kleinsäugerfauna aus der Spaltenfüllung Petersbuch bei Eichstätt. Mitt. Bayer. Staatslg. Paläont. hist. Geol. 10, 407-432, München.
- 1971: Die altpleistozäne Wirbeltierfauna aus der Spaltenfüllung Weissenburg 7 (Bayern). Mitt. Bayer. Staatslg. Paläont. hist. Geol. 11, 117-122, München.
- 1972: Sudmer-Berg-2, eine Fauna des frühen Mittelpleistozäns aus dem Harz. N. Jb. Geol. Paläont., Abh. 141, 2, 194-221, Stuttgart.
- 1973: Husarenhof 4, eine alt- bis mittelpleistozäne Kleinsäugerfauna aus Württemberg mit *Petauria*. N. Jb. Geol. Paläont., Abh. 143, 1, 23-38, Stuttgart.
- 1977: *Miomys cf. reidi* aus der villafranchischen Spaltenfüllung Schambach bei Treuchtlingen. Mitt. Bayer. Staatslg. Paläont. hist. Geol. 17, 197-212, München.
- 1980: Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren der Arvicoliden (Rodentia). Abh. Senckenb. Naturf. Ges. 539, 1-129, Frankfurt/Main.
- Kormos, T. 1930: Diagnosen neuer Säugetiere aus der oberpliozänen Fauna des Somlyóberges bei Püspökfürdő. Ann. Mus. Nat. Hung. 27, 237-246, Budapest.
- 1933: Revision der präglazialen Wühlmäuse vom Gepsprengberg bei Brassó in Siebenbürgen. Paläont. Z. 15, 1, 1-21, Berlin.
- 1934: Neue Insektenfresser, Fledermäuse und Nager aus dem Oberpliozän der villányer Gegend. Földt. Közl. 64, 296-321, Budapest.
- Korth, W. W. 1979: Taphonomy of microvertebrate fossil assemblages. Ann. Carnegie Mus. Nat. Hist. 48, 235-285, Pittsburgh.
- Kowalski, K. 1958: An early Pleistocene fauna of small mammals from the Kadzielnia Hill in Kielce (Poland). Acta palaeont. Polon. 3, 1-47, Warszawa.
- 1960: An Early Pleistocene Fauna of Small Mammals from Kamyk (Poland). Folia Quatern. 1, 1-24, Kraków.
- 1963: The Pliocene and Pleistocene Gliridae (Mammalia, Rodentia) from Poland. Acta zool. cracov. 8, 14, 533-568, Kraków.
- 1990: Some problems of the taphonomy of small mammals. Int. Symp. Evol. Phyl. Biostr. Arviculids. 285-296, Pfeil; München, Praha.
- Kowalski, K. (Hrsg.) 1989: History and Evolution of the Terrestrial Fauna of Poland. Folia Quatern. 59-60, 1-278, Kraków.
- Kowalski, K. u. Rzebik-Kowalska, B. 1991: Mammals of Algeria. 370 S., Ossolineum; Wrocław etc.
- Kretzoi, M. 1941: Die unterpleistozäne Säugetierfauna von Betfia bei Nagyvárad. Földt. Közl. 71, 308-355, Budapest.
- 1954: Bericht über die Calabrische (Villafranchische) Fauna von Kisláng, Kom. Fejér. Földt. Int. Évi Jel. 1953, Vol. 1, 213-264, Budapest.
- 1956: Die altpleistozänen Wirbeltierfaunen des Villányer Gebirges. Geol. Hung., S. Palaeont. 27, 1, 1-264, Budapest.
- 1959: Insectivoren, Nagetiere und Lagomorphen der jüngstpliozänen Fauna von Csarnóta im Villányer Gebirge (Südungarn). Vertbr. Hung. 1, 2, 237-246, Budapest.
- 1962: Fauna und Faunenhorizont von Csarnóta. Magy. All. Földt. Int. 1959, 297-395, Budapest.
- 1965a: Die Nager und Lagomorphen von Voigtstedt in Thüringen und ihre chronologische Aussage. Paläont. Abh., A 2, 2/3, 585-661 + Taf. 38, 39, Berlin.
- 1965b: *Drepanosorex* - neu definiert. Vertebr. Hung. 7, 1-2, 117-129, Budapest.
- 1969: Die *Castor*- und *Trogontberium*-Reste aus den Kiesen von Süßenborn bei Weimar. Paläont. Abh., A 3, 3/4, 771-783 + Taf. 46, Berlin.
- 1975: Die *Castor*-Funde aus dem Travertinkomplex von Weimar-Ehringsdorf. Abh. Zentr. Geol. Inst., Paläont. Abh. 23, 513-532, Berlin.
- 1977: Die *Castor*-Reste aus den Travertinen von Taubach bei Weimar. Quartärpaläontologie 2, 389-400 + Taf. 45, 46, Berlin.
- Kretzoi, M. u. Krolopp, E. 1977: Alsópleisztocén-végi puhatestű és gerinces fauna a Kőröshegyi téglagyár (Balatonföldvár) feltárásából. Magy. All. Földt. Int. 1975, 369-382, Budapest.
- Kuss, S. E. u. Storch, G. 1978: Eine Säugetierfauna (Mammalia: Artiodactyla, Rodentia) des älteren Pleistozäns von der Insel Kalymnos (Dodekanés, Griechenland). N. Jb. Geol. Paläont., Mh. 4, 206-227, Stuttgart.
- Lehmann, U. 1953: Eine Villafranchiano-Fauna von der Erpfinger Höhle (Schwäbische Alb). N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 437-464, Stuttgart.
- 1957: Weitere Fossilfunde aus dem ältesten Pleistozän der Erpfinger Höhle (Schwäbische Alb). Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg 26, 60-99 + Taf. 4-7, Hamburg.
- Liebe, K. T. 1879: Die fossile Fauna der Höhle Vypustek in Mähren nebst Bemerkungen betreffs einiger Knochenre-

- ste aus der Kreuzberghöhle in Krain. Sitzber. kais. Akad. Wiss., math.-nat. Cl. 79, 4-5, 472-490, Wien.
- Lopez Martinez, N., Michaux, J. u. Villalta, J. F. 1976: Rongeurs et Lagomorphes de Bagur-2 (Province de Gérone, Espagne), Nouveau remplissage de fissure de début du Pléistocène Moyen. Acta Geol. Hisp. 11, 2, 46-54, Madrid.
- Mai, H. 1979: Die Biberarten *Castor* und *Trogotherium* aus den altpleistozänen Schichten von Mauer an der Elsenz. Schrift. Naturw. Ver. Schleswig-Holstein 49, 35-46 + Taf. 1, Kiel.
- Mais, K. u. Rabeder, G. 1984: Das große Höhlensystem im Pfaffenberg bei Bad Deutsch-Altenburg (Niederösterreich) und seine fossilen Faunen. Die Höhle 35, 3/4, 213-230, Wien.
- Malec, F. u. Tobien, H. 1976: Die Säugetierreste-führenden Spaltenfüllungen des älteren Pleistozäns von Neuleiningen bei Grünstadt (Pfalz). Mainzer geowiss. Mitt. 5, 129-134, Mainz.
- Malez, M. 1961: Die altpleistozäne Brekzienfauna der Halbinsel Marjan bei Split. Palaeont. Jugosl. 4, 5-43, Zagreb.
- 1969: Donjopleistocenske faune vertebrata na području Dinarskog krša. In: III Simpozij Dinarske Asocijacije. Inst. geol. Istr., 73-80, Zagreb.
- Malez, M. u. Rabeder, G. 1984: Neues Fundmaterial von Kleinsäugetern aus der altpleistozänen Spaltenfüllung Podumci 1 in Norddalmatien (Kroatien, Jugoslawien). Beitr. Paläont. Österr. 11, 439-510, Wien.
- Markova, A. K. 1982: Plejstocenovyte gryzuny Russkoj ravniny. 186 S., Nauka; Moskva (russisch).
- 1990: The Sequence of Early Pleistocene Small-mammal Faunas from the South Russian Plain. Quartärpaläontologie 8, 131-152, Berlin.
- 1998: Early Pleistocene small mammal faunas of Eastern Europe. Meded. Nederl. Inst. Toegep. Geowetensch. TNO 60, 313-326, Haarlem.
- Martin Suárez, E. u. Mein, P. 1998: Revision of the genera *Parapodemus*, *Apodemus*, *Rhagamys* and *Rhagapodemus* (Rodentia, Mammalia). Geobios 31, 1, 87-97, Lyon.
- März, R. 1953: Von Rupfungen und Gewöllen. N. Brehm-Büch., Bd. 101, 56 S., Geest & Portig; Leipzig.
- Masini, F. u. Torre, D. 1987: Review of the Villafranchian Arvicolids of Italy. Geol. Rom. 26, 127-133, Roma.
- Maul, L. 1990a: Die Muridenreste (Rodentia, Mammalia) aus der unterpleistozänen Fundstelle Voigtstedt (Bezirk Halle, DDR). Quartärpaläontologie 8, 193-204, Berlin.
- 1990b: Überblick über die unterpleistozänen Kleinsäugeterfaunen Europas. Quartärpaläontologie 8, 153-192, Berlin.
- 1990c: Biharische Kleinsäugeterfunde von Untermaßfeld, Voigtstedt und Süßenborn und ihre chronologische Stellung im Rahmen der biharischen Micromammalia-Faunen Europas. Dissertation, Humboldt-Univ. Berlin., 138 S., Berlin.
- 1994: Erster Nachweis von *Hystrix* in der Pleistozän-Fundstelle Burgtonna (Thüringen, Mitteldeutschland). Säugetierkd. Inf. 18, 3, 673-682, Jena.
- 1996: Biochronological implications of the arvicolids (Mammalia: Rodentia) from the Pliocene and Pleistocene faunas of Neuleiningen (Rheinland-Pfalz, southwest Germany). Acta zool. cracov. 39, 1, 349-356, Kraków.
- 1997: Nachweis eines Zungenbeinfragmentes einer Schildkröte (Emydini, Emydidae, Testudinata) aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 1. Röm.-German. Zentralmus., Monogr. 40, 1, 89-94, Mainz.
- in diesem Band: Nagespuren von Kleinsäugetern an Knochenmaterial aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld.
- Maul, L., Masini, F., Abbazzi, L. u. Turner, A. 1998: Geochronometric application of evolutionary trends in the dentition of fossil Arvicolidae. Meded. Nederl. Inst. Toegep. Geowetensch. TNO 60, 565-572, Haarlem.
- Maul, L. u. Rzebik-Kowalska, B. 1998: A record of *Macroneomys brachygnathus* FEJFAR, 1966 (Mammalia, Insectivora, Soricidae) in the early Middle Pleistocene (late Biharian) locality of Voigtstedt (Germany) and the history of the genus *Macroneomys*. Acta zool. cracov. 41, 1, 79-100, Kraków.
- Mayhew, D. F. 1977: Avian predators as accumulators of fossil mammal material. Boreas 6, 1, 25-31, Oslo.
- Mayhew, D. F. u. Stuart, A. J. 1986: Stratigraphic and taxonomic revision of the fossil vole remains (Rodentia, Microtinae) from the Lower Pleistocene deposits of Eastern England. Phil. Trans. R. Soc. Lond., B 312, 431-485, London.
- Mazo, A. V., Sesé, C., Ruiz Bustos, A. u. Peña, J. A. 1985: Geología y paleontología de los yacimientos Plio-Pleistocenos de Huéscar (Depresion de Guadix-Baza, Granada). Estud. geol. 41, 467-493, Madrid.
- Méhely, L. v. 1914: Fibrinae Hungariae. Die tertiären und quartären wurzelzahnigen Wühlmäuse Ungarns. Ann. Mus. Nat. Hung. 12, 155-243 + Taf. 1-8, Budapest.
- Mellet, J. S. 1974: Scatological origin of microvertebrate fossil accumulations. Science 185, 349-350, Washington.
- Menning, M. u. Wiegank, F. 1982: Magnetostratigraphische Korrelation – Möglichkeiten und Ergebnisse. Z. geol. Wiss. 10, 10, 1307-1322, Berlin.

- Mihalesku, K. D. u. Markova, A. K. 1992: Paleogeografičeskie etapy rasvitiâ fauny ũga moladvy v antropogene. 311 S., Őtiinca; KiŐinĕv (russisch).
- Miller, G. S. 1912: Catalogue of the Mammals of Western Europe, 1019 S., British Museum (Nat. Hist.); London.
- Motuzko, A. N. 1984: NiŐneplejstocenoaâ fauna gryzunov na territorii Belorussi. In: Antropogen Evrazii, 194-199, Nauka; Moskva (russisch).
- Moyà-Solà, S., Agustí, J., Gibert, J. u. Pons-Moyà, J. 1981: El yacimiento cuaternario de Venta Micena (EŐaŕia) y su importancia dentro de las asociaciones faunisticas del Pleistoceno inferior europeo. Paleont. i Evol. 16, 39-53, Sabadell.
- Müller, A. H. 1976: Lehrbuch der Paläozoologie. Bd. 1. Allgemeine Grundlagen. 423 S., Fischer; Jena.
- Musil, R. 1966: HolŐtejn, eine neue altpleistozäne Lokalität in Mähren. Acta Mus. Morav., Sci. nat. 51, 133-168, Brno.
- Nadachowski, A. 1982: Late Quaternary Rodents of Poland with Special Reference to Morphotype Dentition Analysis of Voles. Polsk. Akad. Nauk, Zakl. Zool. Syst. Dosw., 109 S.; Warszawa, Kraków.
- 1985: Biharian voles (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) from Kozi Grzbiet (Central Poland). Acta zool. cracov. 29, 2, 13-28, Kraków.
- Nadachowski, A. u. Daoud, A. 1995: Patterns of Myoxid Evolution in the Pliocene and Pleistocene of Europe. Hystrix n. s. 6, 1-2, 141-149, Roma.
- Newton, E. T. 1909: Hamster remains from the Norfolk forest Bed. Geol. Mag. 6, 110-113, London.
- Niethammer, J. 1978a: Familie *Muridae* Gray, 1821 – Echte Mäuse. In: Niethammer, J. u. Krapp, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 1: Rodentia 1 (Sciuridae, Castoridae, Gliridae, Muridae), 281-289, Akademische Verlagsges.; Wiesbaden.
- 1978b: *Apodemus mystacinus* (Danford and Alston, 1877) – Felsenmaus. In: Niethammer, J. u. Krapp, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 1: Rodentia 1 (Sciuridae, Castoridae, Gliridae, Muridae), 305-324, Akademische Verlagsges.; Wiesbaden.
- 1978c: *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) – Gelbhalsmaus; In: Niethammer, J. u. Krapp, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 1: Rodentia 1 (Sciuridae, Castoridae, Gliridae, Muridae), 325-336, Akademische Verlagsges.; Wiesbaden.
- 1978d: *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) – Waldmaus. In: Niethammer, J. u. Krapp, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 1: Rodentia 1 (Sciuridae, Castoridae, Gliridae, Muridae), 337-358, Akademische Verlagsges.; Wiesbaden.
- 1982a: Familie Cricetidae. In: Niethammer, J. u. Krapp, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 2/1: Rodentia 2 (Cricetidae, Arvicolidae etc.), 1-50, Akademische Verlagsges.; Wiesbaden.
- 1982b: *Hystrix cristata* Linnaeus, 1758 – Stachelschwein. In: Niethammer, J. u. Krapp, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 2/1: Rodentia 2 (Cricetidae, Arvicolidae etc.), 588-605, Akademische Verlagsges.; Wiesbaden.
- 1990a: Gattung *Talpa* Linnaeus, 1758. In: Niethammer, J. u. Krapp, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 3/1: Insektenfresser – Insectivora, Herrentiere – Primates, 93-98, Aula Verl.; Wiesbaden.
- 1990b: *Talpa europaea* Linnaeus, 1758 – Maulwurf. In: Niethammer, J. u. Krapp, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 3/1: Insektenfresser – Insectivora, Herrentiere – Primates, 99-133, Aula Verl.; Wiesbaden.
- 1990c: *Talpa romana* Thomas, 1902 – Römischer Maulwurf. In: Niethammer, J. u. Krapp, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 3/1: Insektenfresser – Insectivora, Herrentiere – Primates, 134-140, Aula Verl.; Wiesbaden.
- 1990d: *Talpa caeca* Savi, 1822 – Blindmaulwurf. In: Niethammer, J. u. Krapp, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 3/1: Insektenfresser – Insectivora, Herrentiere – Primates, 144-156, Aula Verl.; Wiesbaden.
- Niethammer, J. u. Krapp, F. (Hrsg.) 1982: Handbuch der Säugetiere Europas. Band 2/1: Rodentia 2 (Cricetidae, Arvicolidae etc.), 1-649, Akademische Verlagsges.; Wiesbaden.
- Pasa, A. 1947: I Mammiferi di alcune antiche brecce Veronesi. Mem. Mus. Civ. Stor. Nat. Ver. 1, 1-111, Verona.
- Pasquier, L. 1972: Etude d'une population de *Mimomys savini* Hinton 1910 (*Arvicolinae*, *Rodentia*) provenant de l'Upper Freshwater Bed (Quaternaire Ancien d'Angleterre). Mammalia 36, 2, 214-225, Paris.
- Paunovic, M. u. Rabeder, G. 1996: Die altpleistozänen Kleinsäugerfaunen Razvodje und Tatinja draga in Südkroatien. Beitr. Paläont. 21, 69-84, Wien.
- Pidopličko, I. G. 1956: Do vivčennâ fauni antropogenovih hrebetnih ternopil'skoi oblasti. Nauk zap. Prirod. muz. L'viv's'k. fil. AN USSR 5, 45-52, Lvov (ukrainisch).
- Popov, V. I. 1986: Early Pleistocene Rodentia (Mammalia) from the »Temnata Dupka« Cave near Karlukovo (North Bulgaria). Acta zool. Bulg. 30, 3-14, Sofia.
- Pradel, A. 1985: Morphology of the hamster *Cricetus cricetus* (Linnaeus, 1758) from Poland with some remarks on the evolution of this species. Acta zool. cracov. 29, 3, 29-52, Kraków.
- 1988: Fossil hamsters (*Cricetinae*, *Rodentia*) from the Pliocene and Quaternary of Poland. Acta zool. cracov. 31, 6, 235-296 + Taf. 8-11, Kraków.

- Rabeder, G. 1972: Die Insectivoren und Chiropteren (Mammalia) aus dem Altpleistozän von Hundsheim (Niederösterreich). Ann. Naturhist. Mus. Wien 76, 375-474 + Taf. 1-14, Wien.
- 1981: Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich. Beitr. Paläont. Österr. 8, 1-373 + Taf. 1-15, Wien.
- Rekovec, L. I. 1994: Melkie mlekopitaúšie antropogena úga vostočnoj Evropy. 370 S., Naukova dumka; Kiev (russisch).
- Renault-Miskovsky, J. u. Girard, M. 1978: Analyse pollinique du remplissage pléistocène inférieur et moyen de la grotte du Vallonet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes). Géol. Méditerr. 5, 4, 385-402, Paris.
- Reumer, J. W. F. 1984: Ruscinian and early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (The Netherlands) and Hungary. Scripta Geol. 73, 1-173, Leiden.
- 1985: The generic status and species of *Drepanosorex* reconsidered (Mammalia, Soricidae). Rev. Paléobiol. 4, 1, 53-58, Genève.
- Rietschel, S. u. Storch, G. 1974: Außergewöhnlich erhaltene Waldmäuse (*Apodemus atavus* HELLER 1936) aus dem Ober-Pliozän von Willershausen am Harz. Senckenb. leth. 54, 5/6, 491-519, Frankfurt/Main.
- Rzebiak-Kowalska, B. 1971: The Pliocene and Pleistocene Insectivores (Mammalia) of Poland. I. Erinaceidae and Desmaninae. Acta zool. cracov. 16, 9, 435-462, Kraków.
- 1972: The Insectivora from Stránská skála near Brno. Anthropos 20 (N. S. 12), 65-70, Brno.
- 1976: The Neogen and Pleistocene Insectivores (Mammalia) of Poland. III. Soricidae: *Beremendia* and *Blarinoides*. Acta zool. cracov. 21, 12, 359-386, Kraków.
- 1989: 7.1 Owadozerne – Insectivora. In: Kowalski, K. (Hrsg.): History and evolution of the terrestrial fauna of Poland. Folia Quatern. 59-60, 109-127, Kraków.
- 1991: Pliocene and Pleistocene *Insectivora* (Mammalia) of Poland. VIII. Soricidae: *Sorex* LINNAEUS, 1758, *Neomys* KAUP, 1829, *Macroneomys* FEJFAR, 1966, *Paelimnoecus* BAUDELLOT, 1972 and Soricidae indeterminata. Acta zool. cracov. 34, 2, 323-424, Kraków.
- Sala, B. 1983: La fauna del giacimento di Isernia la Pineta. In: Isernia la Pineta – un accampamento più antico di 700.000 anni. 71-79, Calderini; Bologna.
- Santucci, F., Emerson, B. C. u. Hewitt, G. M. 1998: Mitochondrial DNA phylogeography of European hedgehogs. Molecular Ecology, 7, 1163-1172, London.
- Schaub, S. 1930: Quartäre und jungtertiäre Hamster. Abh. Schweiz. Palaeont. Ges. 49, 1-49 + Taf. 1, 2, Basel.
- 1938: Tertiäre und quartäre Murinae. Abh. Schweiz. Palaeont. Ges. 61, 1-39 + Taf. 1, Basel.
- Schreuder, A. 1949: *Trogotherium* in den Kiesen von Süßenborn. N. Jb. Min. etc., B, Mh., 352-353, Stuttgart.
- Shackleton, N. J. 1995: New Data on the Evolution of Pliocene Climatic Variability. In: Vrba, E. S., Denton, G. H., Partridge, T. C., Burckle, L. H. (Hrsg.): Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins, 242-248, Yale Univ. Press; New Haven, London.
- Šibrava, V., Absolon, A., Bucha, V., Fejfar, O., Fridrich, J., Horáček, L., Horáček, J., Jánossy, D., Kneblová-Vodičková, V., Kovanda, J., Králík, F., Kysela, B., Nemeč, J., Obrhelová, N., Růžicková, E., Smolíková, L. u. Vlček, E. 1979: Erforschung der Pleistozänablagerungen auf dem Hügel Zlatý kopec bei Přezletice (NO-Rand Von Prag). I. Teil. Antropozoikum 12, 57-146, Praha.
- Soergel, W. 1919: Der Siebenschläfer aus den Kiesen von Süßenborn bei Weimar. Z. Deut. Geol. Ges. 71, 59-79 + Taf. 3, Berlin.
- Sokolov, V. E. u. Tembotov, A. K. 1989: Pozvonočnye Kavkaza. Mlekopitaúšie. Nasekomoádnnye. 547 S., Nauka; Moskva (russisch).
- Storch, G. 1969: Über Kleinsäuger der Tundra und Steppe in jungeszeitlichen Eulengewöllen aus dem nordhessischen Löß. Nat. Mus. 99, 541-551, Frankfurt/Main.
- 1978: *Glis glis* (Linnaeus, 1766) – Siebenschläfer. In: Niehammer, J. u. Krapp, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 1: Rodentia I (Sciuridae, Castoridae, Gliridae, Muridae), 243-258, Akademische Verlagsges.; Wiesbaden.
- Storch, G., Franzen, J. L. u. Malec, F. 1973: Die altpleistozäne Säugerfauna (Mammalia) von Hohensülzen bei Worms. Senckenb. leth. 54, 2/4, 311-343, Frankfurt/Main.
- Stuart, A. J. 1975: The vertebrate fauna of the type Cromerian. Boreas 4, 63-76, Oslo.
- 1980: The vertebrate fauna from the interglacial deposits at Sugworth, near Oxford. Phil. Trans. R. Soc. Lond., B 289, 87-97, London.
- 1981: A comparison of the Middle Pleistocene Mammal Faunas of Voigtstedt (Thuringia, GDR) and West Runton (Norfolk, England). Quartärpaläontologie 4, 155-163, Berlin.
- Suchentrunk, F., Haiden, A. u. Hartl, G. B. 1998: On biochemical genetic variability and divergence of the two Hedgehog species *Erinaceus europaeus* and *Erinaceus concolor* in central Europe. Z. Säugetierkd. 63, 5, 257-265, Jena.
- Suhov, V. P. 1970: Pozdnepliocenovye melkie mlekopitaúšie akkulaevskogo mestonahoždeniä v Baškirii. 1-94, Nauka; Moskva (russisch).

- Sulimski, A. 1959: Pliocene insectivores from Węże 1 (Poland). *Acta palaeont. polon.* 4, 2, 119-179 + Taf. 1-4, Warszawa.
- 1960: *Hystrix primigenia* (Wagner) in the Pliocene fauna from Węże. *Acta palaeont. polon.* 5, 3, 319-335 + Taf. 1, 2, Warszawa.
- 1962: Supplementary studies on the insectivores from Węże 1 (Poland). *Acta palaeont. polon.* 7, 3-4, 441-488 + Taf. 1, 2, Warszawa.
- 1964: Pliocene Lagomorpha and Rodentia from Węże 1 (Poland). *Acta Palaeont. Polon.* 9, 2, 149-262, Warszawa.
- Sulkava, S. 1990: *Sorex caecutiens* LAXMANN, 1788, and *Sorex isodon* TUROV, 1924. In: Niethammer, J. u. Krapp, F. (Hrsg.): *Handbuch der Säugetiere Europas*. Band 3/1: Insektenfresser – Insectivora, Herrentiere – Primates, 215-236, Aula Verl.; Wiesbaden.
- Šušpanov, K. I. 1980: Fauna melkih mlekopitauših srednego i verhnego pliocena ūgo-zapada Moldavii. *Izv. Akad. Nauk Mold. SSR, Ser. biol. him. nauk* 5, 56-62, Kišinëv (russisch).
- 1983: Pozndepiocenovaâ fauna mlekopitauših čišmikiojskogo mestonahoždeniâ. 112 S., Știinca; Kišinëv (russisch).
- Terzea, E. 1970: Sur l'apparition et l'évolution de quelques genres d'Arvicolidés (Rodentia) pendant le Pléistocène. *Liv. centen. E. Rac. 1868-1968*, 499-511, Bucarest.
- 1972: Sur la présence du genre *Lemmus* (Rodentia, Mammalia) dans le Pléistocène de la Roumanie. *Folia Quatern.* 40, 57-65, Kraków.
- 1973: À propos d'une faune villafranchienne finale de Betfia (Bihor, Roumanie) (Note préliminaire). *Trav. Inst. Spéol. E. Rac.* 12, 229-242, Bucarest.
- 1978: Dépôt de remplissage et Mammifères quaternaires de »Peștera Urșilor« de Chișcău, département de Bihor (Note préliminaire). *Trav. Inst. Spéol. E. Rac.* 17, 139-144, Bucarest.
- 1988: La faune de vertébrés du Pléistocène inférieur de Betfia-IX (Départ. de Bihor, Roumanie). Note préliminaire. *Trav. Inst. Spéol. E. Rac.* 27, 79-85, Bucarest.
- Terzea, E. u. Jurcsák, T. 1967: Asupra unui nou punct fosilifer descoperit la Betfia. *Lucr. Inst. speol. E. Rac.* 6, 193-209, Bucuresti.
- 1968: Bemerkungen über die mittelpleistozänen Faunen von Betfia. *Ber. deut. Ges. geol. Wiss., A, Geol. Paläont.* 13, 3, 381-390, Berlin.
- 1976: Faune de Mammifères de Betfia-XIII (Bihor, Roumanie) et son âge géologique. *Trav. Inst. Spéol. E. Rac.* 15, 195-205, Bucarest.
- Tesakov, A. S. 1998: Voles of the Tegelen fauna. *Meded. Nederl. Inst. Toegep. Geowetensch. TNO* 60, 71-134, Haarlem.
- Thenius, E. 1976: Pleistozäne Säugetiere als Klima-Indikatoren. *Arch. Austr., Beih.* 13, 91-112, Wien.
- Tiedemann, R., Sarnthein, M. u. Shackleton, N. J. 1994: Astronomic timescale for the Pliocene Atlantic $\delta^{18}\text{O}$ and dust flux record of the Ocean Drilling Program site 659. *Paleoceanogr.* 9, 4, 619-638, Washington.
- Tobien, H. 1968: Typen und Genese tertiärer Säugetierlagerstätten. *Eclogae geol. Helv.* 61, 2, 549-575, Basel.
- 1977: Ein Gewöllrest mit *Megacricetodon* (Rodentia, Mammalia) aus dem Obermiozän von Öhningen (Baden-Württemberg). *Ber. Naturf. Ges. Freib. i. Br.* 67, 359-369, Freiburg.
- Topačevskij, V. A. 1965: Nasekomoždnye i gryzuny nogajskoj pozndepiocenovoj fauny. 163 S., Naukova Dumka; Kiev (russisch).
- 1973: Gryzuny tamanskogo faunističeskogo kompleksa Kryma. 236 S., Naukova Dumka; Kiev (russisch).
- Topačevskij, V. A. u. Skorik, A. F. 1977: Gryzuny rannetamanskoy fauny tiligul'skogo razreza. 250 S., Naukova Dumka; Kiev (russisch).
- Topačevskij, V. A., Skorik, A. F. u. Rekovec, L. I. 1987: Gryzuny verhneneogenovyh i ranneantropogenovyh otloženij hadžibejskogo limana. 208 S., Naukova Dumka; Kiev (russisch).
- Torre, D. 1985: *Mimomys savini* and *Arvicola cantiana* in the Upper Valdarno (Italy). *Eclogae geol. Helv.* 78, 3, 715-718, Basel.
- Torre, D., Albanelli, A., Bertini, A., Ficarelli, G., Masini, F. u. Napoleone 1996: Paleomagnetic calibration of Pliocene mammal localities in central Italy. *Acta zool. cracov.* 39, 1, 559-570, Kraków.
- van der Meulen, A. J. 1973: Middle Pleistocene Smaller Mammals from the Monte Peglia (Orvieto, Italy) with Special Reference to the Phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia). *Quaternaria* 17, 1-144, Roma.
- 1974: On *Microtus* (*Allophaiomys*) *deucalion* (KRETZOI 1969) (Arvicolidae, Rodentia) from the upper Villányian (Lower Pleistocene) of Villány-5, S. Hungary. *Kon. Ned. Akad. Wet., Proc., Ser. B.* 77, 3, 259-266, Amsterdam.
- 1987: Review of the Pliocene and Pleistocene arvicolid succession in Greece. Vortrag. Intern. Meeting »Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)« in Rohanov, CSSR, 20. -29. Mai 1987.
- van der Meulen, A. J. u. Zagwijn, W. H. 1974: *Microtus* (*Allophaiomys*) *pliocenicus* from the Lower Pleistocene near Brielle, The Netherlands. *Scripta Geol.* 21, 1-12, Leiden.
- van Kolfschoten, T. 1985: The Middle-Pleistocene (Saalian) and Late Pleistocene (Weichselian) Mammal Faunas from

- Maastricht-Belvédère, (Southern Limburg, The Netherlands). Meded. rijks geol. dienst 39, 1, 45-74, Haarlem.
- 1988: Pleistocene Mammalian Faunas from the Zuurland Boreholes at Brielle, the Netherlands. Meded. Werkgr. Tert. Kwart. Geol. 25, 1, 73-86, Leiden.
- 1990a: The Early Biharian Mammal Faunas from Bavel and Dorst-Surae. Quartärpaläontologie 8, 265-272, Berlin.
- 1990b: Review of the Pleistocene arvicolid faunas from the Netherlands. Int. Symp. Evol. Phyl. Biostr. Arvicolids, 255-274, Pfeil; München, Praha.
- van Montfrans, H. M. 1971: Paleomagnetic Dating in the North Sea Basin. Earth Planet Sci. Let. 11, 226-235, Rotterdam.
- van Weers, D. 1994: The porcupine *Hystrix refossa* Gervais, 1852 from the Plio-Pleistocene of Europe, with notes on other fossil and extant species of the genus *Hystrix*. Scripta Geol. 106, 35-52, Leiden.
- Vervoort-Kerkhoff, Y. u. van Kolfschoten, T. 1988: Pleistocene and Holocene Mammalian Faunas from the Maasvlakte near Rotterdam (The Netherlands). Meded. Werkgr., Tert. Kwart. Geol. 25, 1, 87-98, Leiden.
- Weigelt, J. 1927: Rezenten Wirbeltierleichen und ihre paläobiologische Bedeutung. 227 S., Max Weg; Leipzig.
- Wiegand, F. 1975: Erste Ergebnisse paläomagnetischer Untersuchungen quartärer Lockersedimente in der DDR. Z. geol. Wiss. 3, 8, 1103-1109, Berlin.
- 1981: Paläomagnetische Untersuchungen zur Klärung der stratigraphischen Position und des absoluten Alters plio-pleistozäner Ablagerungen im Südwesten der DDR. Quartärpaläontologie 4, 179-187, Berlin.
- 1982: Ergebnisse magnetostratigraphischer Untersuchungen im höheren Känozoikum der DDR. Z. geol. Wiss. 10, 6, 737-744, Berlin.
- 1997: Paläomagnetische Charakteristik des Unterpleistozäns von Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 1. Röm.-German. Zentralmus., Monogr. 40, 1, 63-69, Mainz.
- Wiltafsky, H. 1978: *Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758 – Eichhörnchen. In: Niethammer, J. u. Krapp, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 1: Rodentia 1 (Sciuridae, Castoridae, Gliridae, Muridae), 86-105, Akademische Verlagsges.; Wiesbaden.
- Zagwijn, W. H. 1989: The Netherlands during the Tertiary and the Quaternary: A case history of Coastal Lowland evolution. Geol. Mijnb. 68, 107-120, Dordrecht.
- Zagwijn, W. H. u. de Jong, J. 1984: Die Interglaziale von Bavel und Leerdam und ihre stratigraphische Stellung im niederländischen Früh-Pleistozän. Meded. rijks geol. dienst. 1983-1984, 37, 3, 155-169, Haarlem.
- Zörner H. 1981: Der Feldhase. Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 169, 172 S., A. Ziemsen; Wittenberg Lutherstadt.

ZÄHNE VON *MACACA* AUS DEM UNTERPLEISTOZÄN VON UNTERMASFELD

1. Einleitung

Reste fossiler Primaten gehören immer zu den seltenen paläontologischen Funden und so verdienen auch die Zähne von Untermaßfeld (Thüringen) eine nähere Betrachtung. Sie sind allerdings infolge der Einförmigkeit der Cercopithecidenzähne kein besonders dankbares Element dieser interessanten Fauna. Die Funde sind mit systematischen Fragen verknüpft, zu deren Lösung sie selbst kaum beitragen können. Das Material wurde dem Verfasser von Prof. Dr. Dr. H.-D. Kahlke (Weimar) zur Beschreibung und Bearbeitung anvertraut, wofür er hier seinen Dank zum Ausdruck bringen möchte. Zu danken hat der Verfasser auch Dr. B. Engesser (Basel) für die gastfreundliche Unterstützung am Baseler Museum sowie Frau Oberst Dr. F. Spitzenberger für die Möglichkeit, die ihr unterstehende Säugetiersammlung des Naturhistorischen Museums in Wien nutzen zu können. Dr. F. Fladerer (Paläontologisches Institut der Universität Wien) sind wichtige Literaturhinweise zu verdanken.

2. Geologisches Alter

Nach Mitteilung von Prof. Dr. H.-D. Kahlke (Weimar) ist der Fundhorizont von Untermaßfeld in das oberste Waalium zu stellen. Sein geologisches Alter beläuft sich somit auf etwa 1,0 Ma.

3. Material

Das Fundmaterial umfaßt zunächst die folgenden, isoliert aufgefundenen Zähne:

I_1 (mittlerer Incisivus) dex. et sin. IQW 1980/16566 (Mei. 16087)a, C inf. dex. IQW 1980/16566 (Mei. 16087)b, P_4 dex. IQW 1980/16566 (Mei. 16087)c, M_1 dex. IQW 1980/16566 (Mei. 16087)d, M_3 dex. IQW 1980/16566 (Mei. 16087)e.

Ein etwas später ausgegrabener, deutlich größerer M_3 dex. IQW 1984/20021 (Mei. 19541) muß einem zweiten Individuum zugeordnet werden. Der Sachverhalt zweier im Fundmaterial repräsentierter Individuen ergibt sich auch aus den Größenverhältnissen der übrigen Zähne.

3.1. Beschreibung

Inzisiven (I_1 dex. et sin. ♂?):

(Taf. 146, 3-4)

Die beiden meißelförmigen Inzisiven zeigen die Morphologie der Cercopitheciden mit der fast immer vorhandenen Abkautung, welche das Relief der lingualen Seite der Krone weitgehend verwischt. Es ist nur die Spur einer medianen Furche erkennbar.

Caninus inf. (C inf. dex. ♂):

(Taf. 146, 1-2)

Der vollständig erhaltene untere Eckzahn zeigt nur an der Spitze der Krone eine kleine Beschädigung. Auf der distalen Seite ist die konkave Schleifmarke des C sup. erkennbar. Ein kleines Talonid ist vorhanden.

Vierter Prämolare (P_4 ♀):

(Taf. 146, 5-7)

Der Zahn ist in mäßiger Abkautung mit beiden Wurzeln erhalten. Bemerkenswert ist das hohe Metaconid, welches das Protoconid deutlich überragt. Das Talonid, dessen Relief infolge der Abkautung un-

deutlich ist, scheint aus zwei kleinen Höckern zu bestehen. Das hohe Metaconid kommt auch bei der rezenten *Macaca sylvanus sylvanus* vor (z.B. Naturhistorisches Museum Wien, ♀, Inv.-Nr. 4407).

Erster Molar (M_1 ♀):
(Taf. 146, 8-10)

Der Zahn besitzt noch beide Wurzeln, die in einem Bruchstück des Corpus mandibulae stecken. Die Krone ist ziemlich abgekaut. Es ist aber erkennbar, daß der Einschnitt zwischen dem vorderen und hinteren Joch verhältnismäßig seicht war. Von den vier Höckern der Krone ist das Metaconid am höchsten.

Dritter Molar (M_3):
(Taf. 146, 11-16)

Beide M_3 dex. sind mit fast vollständigen Wurzeln erhalten. Während der kleinere (♀) vermutlich individuell zu den übrigen ♀ Zähnen (P_4 und M_1) gehörige Molar eine geringe Abkautung aufweist, blieb der größere ♂ Einzelzahn unabgekaut, doch sind dessen Wurzeln etwas beschädigt. Der größere ♂ Zahn ist bemerkenswert durch das Vorhandensein eines Tuberculum sextum neben dem Hypoconulid. Der kleinere Zahn ♀ weist diese Besonderheit nicht auf. Eine entsprechende Variabilität ist jedoch bei Cercopitheciden nicht selten.

3.2. Geschlecht

Die auf das Geschlecht bezogenen obigen Angaben zu den einzelnen Zähnen bedürfen einer Begründung. Während es auf den ersten Blick den Anschein hatte, daß alle der rechten Körperseite angehörenden Zähne einem Individuum zugehören könnten, ergab eine nähere Prüfung der Dimensionen einen anderen Sachverhalt. Das Zahnlangen-Diagramm (Abb. 1) teilt die Zähne von Untermaßfeld in zwei Gruppen: Der Caninus und der größere M_3 fallen eindeutig in den Größenbereich der ♂ *Macaca sylvanus sylvanus* (vgl. auch Tab. 1). Für den I_1 gilt dies ebenfalls mit großer Wahrscheinlichkeit. Seine Zahnbreite fällt in den Bereich der ♂ *Macaca sylvanus sylvanus*. P_4 und M_1 sowie der kleinere M_3 entsprechen durchaus den Mittelwerten der ♀ *Macaca sylvanus sylvanus* (Tab. 1, Abb. 1). Es sind somit in Untermaßfeld mindestens je ein ♂ und ein ♀ Individuum durch mehrere Zähne nachgewiesen. Die Morphologie der Zähne ergibt im Vergleich mit der rezenten *Macaca sylvanus sylvanus* keine faßbaren Unterschiede.

3.3. Maße und Proportionen

Auf Abb. 1 werden die mandibularen Zahnlangen-Diagramme aus den Mittelwerten von je 6 ♂ und 6 ♀ von *Macaca sylvanus sylvanus* L.¹ mit jenen aus den Mittelwerten von 3 ♂ Individuen von *Macaca sylvanus florentina* Cocchi verglichen. Die ♂ und ♀ Zähne aus Untermaßfeld sind als Punkte in diese Diagramme eingetragen. *Macaca sylvanus florentina* aus dem Villafranchium des Valdarno ist wohl deutlich älter als das Untermaßfelder Material. *Macaca sylvanus florentina* ist aber ein Beispiel für eine fossile Unterart von *Macaca sylvanus*, die durch zusammenhängende Zahnreihen einigermaßen gut dokumentiert ist und somit einen Vergleich mit der rezenten Unterart und auch mit den Zähnen von Untermaßfeld gestattet (Holotypus: Cocchi 1872; Naturhistorisches Museum Basel, Inv.-Nr. V. A. 2058 und V. A. 352).

Für die Zähne aus Untermaßfeld ergibt sich weder aus den Zahnlangen noch aus anderen absoluten Maßen eine Unterscheidbarkeit von *Macaca sylvanus sylvanus* (Tab. 1, Abb. 1) sowie keine signifikante Beziehung zu *Macaca sylvanus florentina*. Hingegen zeigen die Zahnlangen (Abb. 1), daß *Macaca syl-*

1 6 ♂: Universität Wien, Inv.-Nr. 1617; Naturhistorisches Museum Wien, Inv.-Nr. 4408, 2614, 32990; Zoologische Staatssammlung München, Inv.-Nr. L 1758; Naturhistorisches Museum Basel, Inv.-Nr. 3014.

6 ♀: Naturhistorisches Museum Wien, Inv.-Nr. 2615, 2616, 4407, B 3849, B 4407; Zoologische Staatssammlung München, Inv.-Nr. L 1758.

	<i>Macaca sylvanus florentina</i> Cocchi, 1872				<i>Macaca sylvanus</i> ssp. Untermaßfeld		<i>Macaca sylvanus</i> Linnaeus, 1758 verschiedene rezente Fundorte, auch Zoo-Exemplare (Museen Wien, Basel, München) n = 12			
	Inferno di Sotto (Museum Basel V. A. 2058)	Strette (Museum Basel V. A. 352)	Val d'Arno (Museum Florenz, <i>M. florentina</i> Cocchi 1872, Holotypus)	Mittelwerte masc.	fem.	masc.	fem.	Mittelwerte masc.	fem.	Variationsbreite fem.
mesio-distale Länge linguo-buccale Breite	I ₁	— —	— —	— —	— —	4,30 5,50	4,03 4,51	4,51 5,48	3,00- 4,80 4,30- 5,00	4,10- 5,50 5,00- 5,90
mesio-distale Länge linguo-buccale Breite	I ₂	— —	— —	— —	— —	— —	3,81 4,60	4,08 5,06	2,80- 4,20 4,30- 5,00	4,00- 4,30 4,30- 5,70
mesio-distale Länge linguo-buccale Breite	C _{inf}	— —	10,00 6,40	10,00 —	— —	9,30 6,00	6,11 3,63	9,36 6,15	5,80- 6,50 3,40- 3,90	9,00- 9,60 5,60- 6,60
mesio-distale Länge linguo-buccale Breite Breite × 100/Länge	P ₃	13,00 5,50 42,30	13,30 7,00 52,63	11,00 6,00 54,54	12,43 6,16 49,82	— — —	7,05 4,01 56,87	11,66 5,05 43,31	6,10- 8,00 3,70- 4,20 51,25-62,29	10,50- 12,70 4,60- 5,40 37,79- 47,32
mesio-distale Länge linguo-buccale Breite Breite × 100/Länge	P ₄	6,00 5,00 83,33	6,00 5,80 96,66	5,00 4,00 80,00	5,66 4,93 86,66	6,00 5,00 83,33	6,05 4,71 77,85	6,75 5,16 76,44	5,40- 6,40 4,20- 5,00 67,4-85,18	5,50- 8,30 4,70- 5,50 66,26-112,24
mesio-distale Länge mesiale Breite distale Breite mesiale Breite × 100/Länge	M ₁	8,30 5,80 6,00 69,87	7,80 6,10 6,40 78,20	7,00 5,80 6,30 82,85	7,70 5,90 6,23 76,79	7,40 6,10 5,90 82,43	7,68 6,13 5,75 79,81	8,36 6,03 5,98 72,12	6,80- 8,60 5,80- 7,30 5,50- 6,00 67,44-96,05	6,90- 10,30 5,30- 6,60 5,20- 6,30 58,25- 84,21
mesio-distale Länge mesiale Breite distale Breite mesiale Breite × 100/Länge	M ₂	10,50 7,40 6,80 71,84	9,50 8,00 7,60 84,21	10,00 7,10 7,20 71,00	9,93 7,50 7,20 75,68	— — — —	9,43 7,60 6,73 80,59	9,86 7,71 7,00 78,19	7,80-10,00 7,30- 8,00 6,40- 7,00 73,00-88,88	8,20- 10,50 6,80- 8,60 6,30- 7,40 71,42- 83,16
mesio-distale Länge mesiale Breite distale Breite mesiale Breite × 100/Länge	M ₃	11,80 7,80 7,00 66,10	12,40 8,30 7,60 66,93	12,00 7,80 7,50 65,00	12,06 7,96 7,36 66,01	11,00 7,40 7,00 67,27	11,83 7,91 6,48 66,86	12,88 8,35 7,41 64,82	11,20-12,50 7,60- 8,20 5,30- 7,00 62,40-71,92	11,70- 13,80 7,50- 9,20 6,80- 7,70 60,00- 74,19
Prämolarenlänge Molarenlänge Dentallänge Prämolarenlänge × 100 Molarenlänge Molarenlänge × 100 Dentallänge		18,00 30,00 46,00 60,00 65,21	18,00 29,30 46,60 61,40 62,87	18,00 30,60 45,00 58,82 63,75	18,00 29,96 45,86 60,07 63,94	— — — — —	12,51 28,41 40,81 44,02 69,62	17,50 29,93 47,01 58,65 63,59	11,60-13,50 27,30-29,50 39,00-42,70 41,42-46,18 68,57-70,35	16,00- 18,50 25,30- 32,80 41,30- 50,50 53,67- 63,24 61,25- 64,95

Tab. 1 Maße (in mm) und Proportionen von *Macaca sylvanus* aus der Fundstelle Untermaßfeld sowie fossiler und rezenter Vergleichsexemplare.

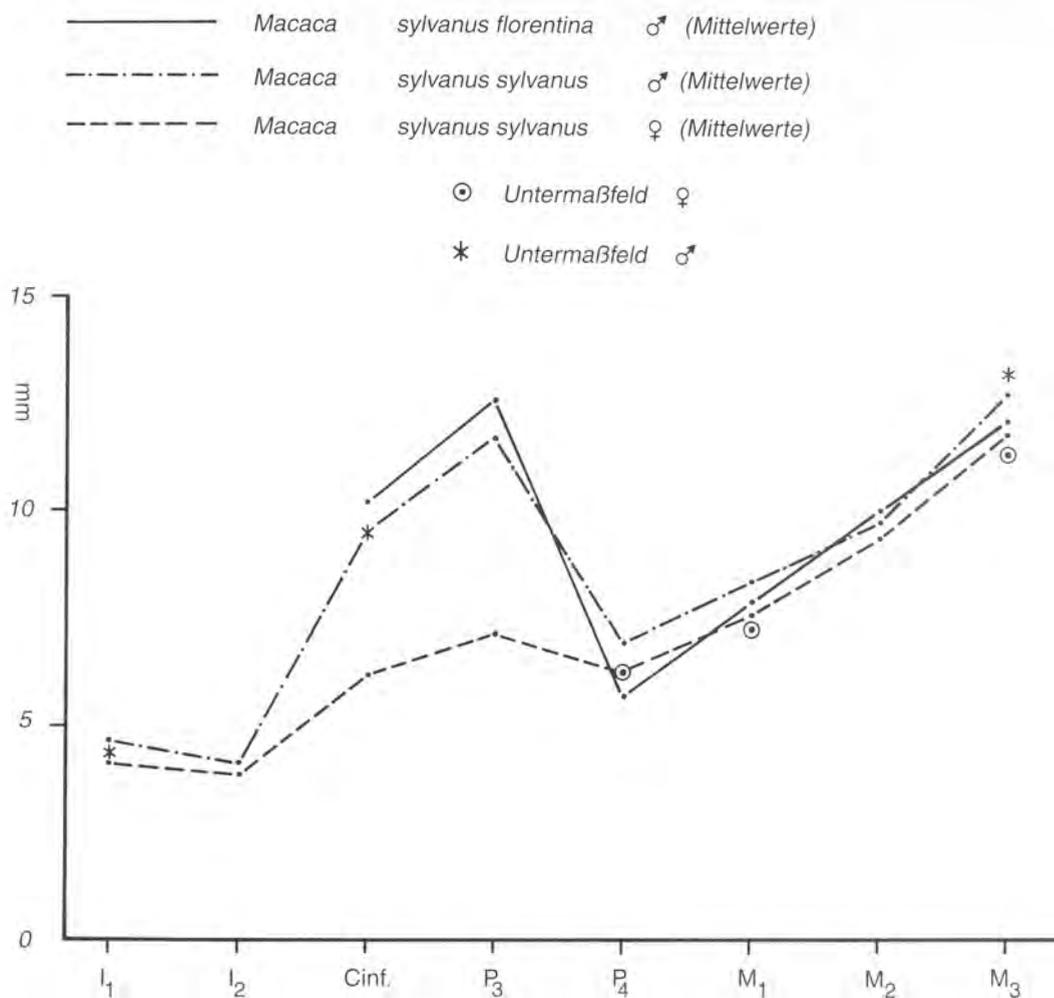


Abb. 1 Zahnlängen-Diagramme für *Macaca sylvanus florentina* und *Macaca sylvanus sylvanus* sowie Position der Funde von Untermaßfeld.

vanus florentina wahrscheinlich durch die Längen der unteren P von *Macaca sylvanus sylvanus* unterschieden werden kann. Eine maxillare Zahnreihe M¹-M³ von *Macaca sylvanus florentina* aus Villafranca d'Asti in der Baseler Sammlung (Inv.-Nr. V. J. 88) zeigt in den Zahnlängen keine faßbaren Unterschiede gegenüber *Macaca sylvanus sylvanus*. Allerdings wären solche vor allem im Bereich der Prämolaren zu erwarten.

In den Maßen (vgl. Tab. 1, Abb. 1) entsprechen die Zähne von Untermaßfeld durchaus den Mittelwerten bzw. Variationsbreiten von *Macaca sylvanus sylvanus*. Ein geringer Unterschied deutet sich nur in den Proportionen des P₄ an (Breiten-Längen-Index, vgl. Tab. 1).

Die Indizes der ♂ C, ♀ M₁ und ♂♀ M₃ lassen keine signifikanten Unterschiede zwischen *Macaca sylvanus sylvanus* (♂ *Macaca sylvanus florentina*) und jenen von Untermaßfeld erkennen. Zu beachten ist, daß die linguo-buccale Breite des C inf. stets senkrecht auf die mesio-distale Achse (Länge) der Krone gemessen wird. Die Indizes der ♂ C inf. liegen bei *Macaca sylvanus sylvanus* zwischen 60,4 und 71,7 (Mittelwert: 65,69). Der Index beträgt bei dem C inf. von Untermaßfeld 64,5 (*Macaca sylvanus florentina*: ca. 64,0).

Auffällig ist dagegen das Verhalten der unteren Prämolaren. Hier hat der P_3 von ♂ *Macaca sylvanus florentina* mit durchschnittlich 49,82 einen höheren Index als ♂ *Macaca sylvanus sylvanus* (Mittelwert: 43, 31). Bei ♂ P_4 ist dieser Unterschied noch deutlicher, da der durchschnittliche Index von *Macaca sylvanus florentina* mit 86,66 erheblich höher liegt als jener der ♂ *Macaca sylvanus sylvanus* (Mittelwert: 76, 44). Es zeigt sich damit, daß odontologische Unterschiede der verschiedenen Subspezies von *Macaca sylvanus* vielleicht im Größenverhältnis der Prämolaren zu erwarten sind.

Der ♀ P_4 aus Untermaßfeld liegt mit einem Index von 83,33 zwar noch innerhalb der Variationsbreite von *Macaca sylvanus sylvanus*, aber nahe dem Mittelwert der ♂ *Macaca sylvanus florentina* (86,66) und über dem Mittelwert der ♀ *Macaca sylvanus sylvanus* (77,85). Es scheinen somit Unterschiede in den Proportionen der unteren Prämolaren vorhanden zu sein, die bei Vorliegen ausreichenden Materials eine subspezifische Trennung der *Macaca* von Untermaßfeld von der rezenten *Macaca sylvanus sylvanus* begründen könnten.

Indizes aus Prämolarenlänge zu Molarenlänge und Molarenlänge zu Dentallänge scheinen zumindest im Vergleich der ♂ *Macaca sylvanus florentina* und ♂ *Macaca sylvanus sylvanus* keine Unterschiede zu ergeben (vgl. Tab. 1).

4. Systematische Stellung

Fossile Cercopitheciden sind im Pleistozän Europas zahlreich nachgewiesen. Ardito u. Mottura (1987) geben eine Übersicht über entsprechende Funde und die darauf bezügliche Literatur. Es sei hier auf diese Zusammenfassung besonders hingewiesen. Die meisten pleistozänen Funde bestehen nur aus Zahnreihen oder isolierten Zähnen, was eine Beurteilung der systematischen Stellung sehr erschwert.

Franzen (1973) hat sich mit der Systematik der pleistozänen Makaken befaßt und gelangt zu dem Schluß, daß sie fast alle zu *Macaca florentina* Cocchi zu stellen sind. Eine Ableitung von der pliozänen *Macaca prisca* Gervais wird für wahrscheinlich gehalten. Obwohl odontologische Unterschiede gegenüber der rezenten *Macaca sylvanus* L. noch nicht bekannt waren, tritt Franzen nachdrücklich für eine systematische Selbständigkeit der pleistozänen Makaken ein und verweist auf Unterschiede in den ganz wenigen Belegen des postcranialen Skelettes. Er zitiert dabei die Ähnlichkeit einer Phalanx aus dem Frühmittelpleistozän von Voigtstedt (Thenius 1965) und eines Humerus-Fragmentes aus dem »Forest Bed« von West-Runton (Hinton 1908) mit *Macaca mulatta*. Einige spätere Autoren sind der Meinung von Franzen gefolgt (z. B. Symeonidis u. Zapfe 1977). Später gelangte Delson (1979, 1980) zu der Auffassung, daß die zahlreichen pleistozänen *Macaca*-Funde als Unterarten der *Macaca sylvanus* L. in einer chronospezifischen Reihe angeordnet werden sollten (Delson 1980, 16 ff.: »six temporo-geographic forms« *Macaca sylvanus lybica*, *prisca*, *majori*, *florentina*, *pliocena*, *sylvanus*). Diagnosen dieser Subspezies stehen allerdings noch aus. Die Unterscheidbarkeit der pleistozänen Makaken von der rezenten *Macaca sylvanus sylvanus* L. wird damit aber anerkannt. Diese Nomenklatur wurde auch in der vorliegenden Beschreibung angewandt.

Wie aus den vorangegangenen Ausführungen hervorgeht, lassen die Zähne von Untermaßfeld weder morphologisch noch in den Maßen und Proportionen exakte Kriterien erkennen, die sie mit Sicherheit von der rezenten *Macaca sylvanus sylvanus* L. unterscheiden (? Proportionen des P_4). Es ist aber mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß die geologisch relativ alten Belege aus Untermaßfeld einer der aus dem Pleistozän bereits bekannten Unterarten angehören. Die Frage kann jedoch mit dem kleinen Material und dem gegenwärtigen Kenntnisstand nicht entschieden werden. Die Zähne von Untermaßfeld müssen daher als *Macaca sylvanus* ssp. indet. bestimmt werden.

5. Paläoklimatologische und paläoökologische Aussage

Zu einem Vergleich darf die rezente *Macaca sylvanus sylvanus* L. herangezogen werden, mit der die Makaken aus dem europäischen Pleistozän nächstverwandt sind. Aus dieser Tatsache ergibt sich allerdings kein wirklich exakter klimatologischer bzw. ökologischer Hinweis. Die rezente *Macaca sylvanus* lebt im Atlas-Gebirge vorwiegend in Zedern-, Tannen- und Eichenwäldern in Höhen bis zu 2000m, aber auch in baumarmen Felsenregionen (Taub 1978; Ménhard et al. 1985; van Hoof 1988, 222-223, 235). Ihre

Widerstandsfähigkeit gegenüber niedrigen Temperaturen wird oft betont (dichtes Winterfell). Makaken können auch unter europäischen Klimabedingungen im Freiland leben. Die pleistozänen Unterarten der *Macaca sylvanus*-Gruppe sind ein Element interglazialer Faunen. In jüngster Zeit gelang auch ein Nachweis im Riß-Würm-Interglazial des alpinen Raumes (Fladerer 1991). Das Auftreten von *Macaca* in der Waal-Warmzeit ist daher nicht überraschend (Juli-Temperatur ca. 20°C nach Zagwijn in Woldstedt 1969, 28). Franzen hat auf die Vielfalt der Lebensräume der Gattung *Macaca* in der Gegenwart sowie auf die Kälteresistenz mancher Arten hingewiesen (Franzen 1973, 354-355). Man darf somit das Auftreten von *Macaca* im europäischen Pleistozän nur als Hinweis auf relativ frostarme Winter und einen wahrscheinlichen Waldbiotop ansehen. Für die Kennzeichnung des Lebensraumes von Untermaßfeld werden daher andere Faunenelemente mehr aussagen können.

Eine derzeit noch offene Frage ist die relative Seltenheit von *Macaca* in allen pleistozänen europäischen Faunen. Man könnte erwägen, daß diese Primaten einen Großteil ihres Wasserbedarfes aus der pflanzlichen Nahrung decken konnten und somit nur selten Wasserstellen und damit potentielle Fossilisationsräume aufsuchten (vgl. Zapfe 1969, 80ff.).

Zusammenfassung

Mandibulare Einzelzähne von *Macaca* aus dem Waalium von Untermaßfeld (Thüringen) werden metrisch und morphologisch mit *Macaca sylvanus sylvanus* L. verglichen (6 ♂, 6 ♀). Zahnlangen-Diagramme und der metrische Vergleich ermöglichen bei den Zähnen von Untermaßfeld die Trennung in ♂ und ♀ (♂ ? I₁ dex. et sin., ♂ C inf. dex., ♂ M₃ dex., ♀ P₄ dex., ♀ M₁ dex., ♀ M₃ dex.). Es ist aber nicht möglich, diese Zähne exakt von *Macaca sylvanus sylvanus* zu unterscheiden. Der metrische Vergleich mit *Macaca sylvanus florentina* (3 ♂) läßt mit einiger Wahrscheinlichkeit erkennen, daß in den Proportionen der P inf. unterscheidende Merkmale bei manchen der pleistozänen Unterarten von *Macaca sylvanus* gefunden werden können. Auch der P₄ von Untermaßfeld, obwohl innerhalb der Variationsbreite von *Macaca sylvanus sylvanus* liegend, läßt eine gewisse Sonderstellung in seinen Proportionen erkennen.

In der Nomenklatur wird der Vorgehensweise von Delson (1979, 1980) gefolgt, der alle pleistozänen *Macaca*-Funde Europas als Unterarten der rezenten *Macaca sylvanus* ansieht. Die Zähne von Untermaßfeld können daher aufgrund des kleinen Materials und des gegenwärtigen Kenntnisstandes nur als *Macaca sylvanus* L. ssp. indet. bestimmt werden. Die klimatologische und ökologische Aussage dieser pleistozänen Makakenfunde wird kurz erörtert. Das Vorkommen von *Macaca* kann lediglich einen wahrscheinlich bewaldeten Biotop und relativ milde Winter anzeigen.

Summary

Several single finds of mandibular teeth of *Macaca* from Waalian deposits at Untermaßfeld (Thüringen, Germany) are compared metrically and morphologically with *Macaca sylvanus sylvanus* L. (6 ♂, 6 ♀). Diagrams of tooth length and metrical comparison allow the teeth from Untermaßfeld to be divided into ♂ and ♀ (♂ ? I₁ dex. et sin., ♂ C inf. dex., ♂ M₃ dex., ♀ P₄ dex., ♀ M₁ dex., ♀ M₃ dex.). However, it is not possible to distinguish these teeth exactly from *Macaca sylvanus sylvanus*. A metrical comparison with *Macaca sylvanus florentina* (3 ♂) suggests that distinctive characteristics in the proportions of the lower P may be present in some Pleistocene subspecies of *Macaca sylvanus*. Although falling within the range of variation of *Macaca sylvanus sylvanus*, the proportions of the Untermaßfeld P₄ also show certain peculiarities.

The nomenclature of this study follows Delson (1979, 1980) in regarding all Pleistocene finds of *Macaca* as subspecies of the recent *Macaca sylvanus*. For this reason, and due to the small amount of material and the present state of knowledge, the Untermaßfeld teeth can only be determined as *Macaca sylvanus* L. ssp. indet. The climatological and ecological information provided by this Pleistocene macaque discovery is briefly described. The presence of *Macaca* can probably be interpreted as indicating a woodland biotope and relatively mild winters.

Literatur

- Eine vollständigere Literaturübersicht zu den pleistozänen *Macaca*-Funden Westeuropas findet sich bei Ardito u. Mottura (1987).
- Ardito, G. u. Mottura, A. 1987: An Overview of the Geographic and Chronologic Distribution of West European Cercopithecoids. *Human Evolution* 2, 29-45, London.
- Cocchi, I. 1872: Su di due Scimmie fossili italiane. *Boll. Com. Geol. Ital.* (1872), 59-71, Roma.
- Delson, E. 1979 (In: Szalay, F. S. u. Delson, E.): Evolutionary history of the Primates. 580 S., Academic Press; New York etc.
- 1980: Fossil Macaques, phyletic relationships and scenario of deployment. In: Lindburg, D. G. (Hrsg.), *The Macaques: Studies in Ecology, Behavior and Evolution*, 10-30, Van Nostrand Reinhold Comp.; New York etc.
- Fladerer, F. A. 1991: Der erste Fund von *Macaca* (Cercopithecidae, Primates) im Jungpleistozän von Mitteleuropa. *Z. Säugetierkd.* 56, 272-283, Hamburg, Berlin.
- Franzen, J. L. 1973: Ein Primate aus den altpleistozänen Schneckenmergeln von Hohensülzen (Rheinessen). *Senckenbergiana lethaea* 54, 345-358, Frankfurt/M.
- Hinton, M. A. C. 1908: Note on the discovery of a bone of a monkey in the Norfolk »Forest-Beds«. *Geol. Mag. (n. s.)* 5, 440-444, London.
- Ménard, N., Vallet, D. u. Gautier-Hion, A. 1985: Démographie et reproduction de *Macaca sylvanus* dans différents habitats en Algérie. *Folia primatol.* 44, 65-81, Basel etc.
- Ristori, G. 1890: Le scimmie fossili Italiane. *Bol. Com. Geol. Ital.* (1890), 1-33, Roma.
- Schreuder, A. 1945: The Tegelen fauna with a description of its rare components. *Arch. Néerl. Zool.* 7, 153-204, Leiden.
- Singer, R., Wolff, R. G., Gladfelter, B. G. u. Wymer, J. J. 1982: Pleistocene *Macaca* from Hoxne, Suffolk, England. *Folia primatol.* 37, 141-152, Basel etc.
- Symeonidis, N. u. Zapfe, H. 1977: Primatenzähne (Cercopithecidae) aus einer plistozyänen Spaltenfüllung im Steinbruch Tourkobounja, Athen. *Ann. Géol. Pays Hellén.* 28, 207-214, Athènes.
- Taub, D. M. 1978: Geographic distribution and habitat diversity of the Barbary macaque *Macaca sylvanus* L. *Folia primatol.* 27, 108-133, Basel etc.
- Thenius, E. 1965: Ein Primatenrest aus dem Altpleistozän von Voigtstedt in Thüringen. *Paläont. Abh., Abt. A*, 2, 2/3, 683-689, Berlin.
- Van Hoof, J. A. R. A. M. 1988: Meerkatzenartige. In: Grzimek's Encyclopädie. Bd. 2, 208-285, Kindler Verl.; München.
- Woldstedt, P. 1969: Quartär. *Handbuch der Stratigraphischen Geologie*, Bd. 2. 263 S., Enke; Stuttgart.
- Zapfe, H. 1969: Das Vorkommen fossiler Landwirbeltiere im Jungtertiär Österreichs und besonders des Wiener Beckens. *Sber. Österr. Akad. Wiss., math.-nat. Kl., Abt. I*, 177, 65-87, Wien.

EIN HINWEIS AUF HERBIVOREN-OSTEOPHAGIE IM UNTERPLEISTOZÄN VON UNTERMASFELD

SOWIE BEMERKUNGEN ZUR GABELBILDUNG AN KNOCHENENDEN

1. Allgemeines

Das Phänomen des ausdauernden Bekauens mehr oder weniger frischer Skelettreste durch Herbivoren ist seit langem bekannt (z.B. Weigelt 1927, 24-27). In den zusammenfassenden Studien von Sutcliffe (1973, 1977) wurde der von Ungulaten durch Osteophagie verursachte Formenschatz – vor allem die charakteristische Gabelbildung an den Enden von Langknochen – vorgestellt und diskutiert. Dies war insbesondere nach gelegentlichen Fehldeutungen entsprechender Fossilfunde als Artefakte erforderlich geworden.

Osteophages Verhalten konnte bisher bei rezenten Boviden, Giraffiden, Cerviden und Cameliden festgestellt werden. Zahlreiche Beobachtungen und Belegstücke liegen insbesondere für Rotwild vor (Schottland, Kanada, USA, Neuseeland). Die Tiere nehmen vor allem Abwurfstangen, gelegentlich schädlechte Stangen lebender Artgenossen, die Rosenstöcke der Schädel, schlanke Langknochen (Radius, Tibia), Beckenknochen und relativ häufig konspezifische Metapodien als Objekte an. Ähnliches gilt für Ren bzw. Caribou (Schweden, Norwegen, Kanada, Südgeorgien) sowie für den nordamerikanischen Schwarzwedelhirsch. Intensive Osteophagie wurde im Wilpattu-Nationalpark auf Sri Lanka bei Axishirschen festgestellt. Auch in Gefangenschaft zeigen Cerviden gelegentlich osteophages Verhalten, wie die Aufnahme eines knochenkauenden Muntjak von Dansie belegt. Aus der afrikanischen Rezentfauna liegen Hinweise für Gnu (Kalahari), Spießbock (Kalahari), Säbelantilope (Kenia), Nyala (Südafrika), Kudu (Kalahari) sowie für Giraffen (Kenia) vor. Außerdem existieren Beobachtungen an Kamelen (Oman) sowie an europäischen Hausrindern (Insel Skye) und Schafen (Orkney-Inseln) (Quellen bei Sutcliffe 1973, 1977; Brothwell 1976; Barrette 1985).

In jüngerer Zeit wiesen R.-D. Kahlke (1990) sowie Kierdorf (1993, 1994) mittels rezenter Metapodienfunde osteophages Verhalten für Reh, Rot- und möglicherweise auch Damwild in Thüringen nach. Abgesehen von einem weiteren Rezentnachweis aus dem Harz (Niedersachsen) (Kierdorf 1994, 262) wurden nach Kenntnis des Verf. in Deutschland bis dato keine weiteren Belege rezenter Herbivoren-Osteophagie identifiziert.

Fossilhinweise auf osteophages Verhalten von Herbivoren wurden bisher nur in wenigen Fällen bekannt. Zunächst korrigierte Sutcliffe (1973, 430, 1977, 81-82) die Artefaktinterpretation entsprechender Spuren an Cervidenresten aus präneolithischen Höhlenfüllungen Okinawas (Tokunaga 1936) sowie an Langknochen eines verzweigten Hirsches (*Cervus cretensis*) aus dem Pleistozän von Kreta (Kuss 1969, 148 ff., Tafeln) und stellte deren natürliche Entstehung infolge Bekauens durch Ungulaten klar. Lanser (1982, 42, Abb. 25) beschrieb sodann zwei distal bzw. beidseitig gegabelte Pferdemetapodien aus dem Spätmittel- oder Oberpleistozän von Essen-Dellwig (Rhein-Herne-Kanal, Nordrhein-Westfalen) erneut als paläolithische Werkzeuge. Anlässlich der Publikation eines gleichfalls distal gegabelten Metatarsus von *Equus* aus dem Mittelpaläolithikum des Wannenvulkans (Rheinland-Pfalz) begründeten Justus u. Turner (1990) die osteophage Entstehung auch der Funde von Essen-Dellwig sowie eines weiteren Pferdemetapodiums mit distaler Gabel (Heinrich 1987, Abb. 92) aus dem Rhein-Herne-Kanal (Nordrhein-Westfalen).

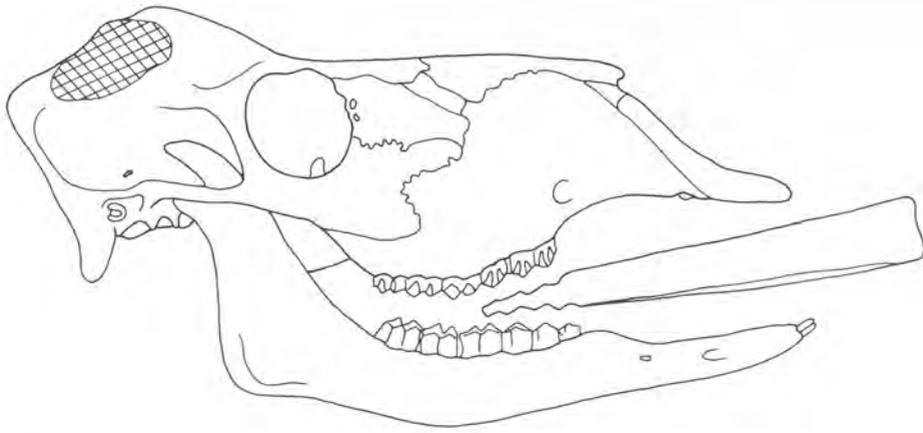


Abb. 1 Relation zwischen Cervidenschädel (*Rangifer*) und Knochen (Metatarsus) beim Kauvorgang (nach Sutcliffe 1973).

Sutcliffe (1973, 1977, 1988) konnte den Mechanismus der Gabelbildung an den Enden von Langknochen und Geweihsprossen durch Herbivoren-Osteophagie aus der morphologischen Analyse zahlreicher Reststücke sowie durch Befragung zufälliger Zeugen entsprechenden Verhaltens prinzipiell klären. Das jeweilige zum Bekauen ausgewählte Objekt wird von den Ungulaten längs (»cigar-wise«) im Maul gehalten, so daß es wohl in den meisten Fällen sichtbar herausragt (Abb. 1). Auf diese Weise wird eine Führung mittels Lippen und Zunge ermöglicht. Das vollständige Einschließen geeigneter Skelettelemente im Maul beobachtete Barrette (1985, 493) bei Axishirschen.

Abb. 2 illustriert die Auswirkungen der über längere Zeit anhaltenden Bekauung. Bereits nach wenigen Kauschlägen orientiert sich die längste Achse des in der Regel ovalen Knochen- bzw. Geweihquerschnittes mehr oder weniger horizontal zwischen den Occlusalflächen der oberen und unteren Zahnreihe (a). Zumeist werden nur die Prämolaren, gelegentlich wohl auch die ersten Molaren eingesetzt. Beobachtungen zeigen, daß wechselweise die rechte und linke Gebißhälfte tätig werden kann. Durch den eingeleiteten Kauvorgang erfolgt zunächst eine in Richtung Epiphyse zunehmende Abplattung von

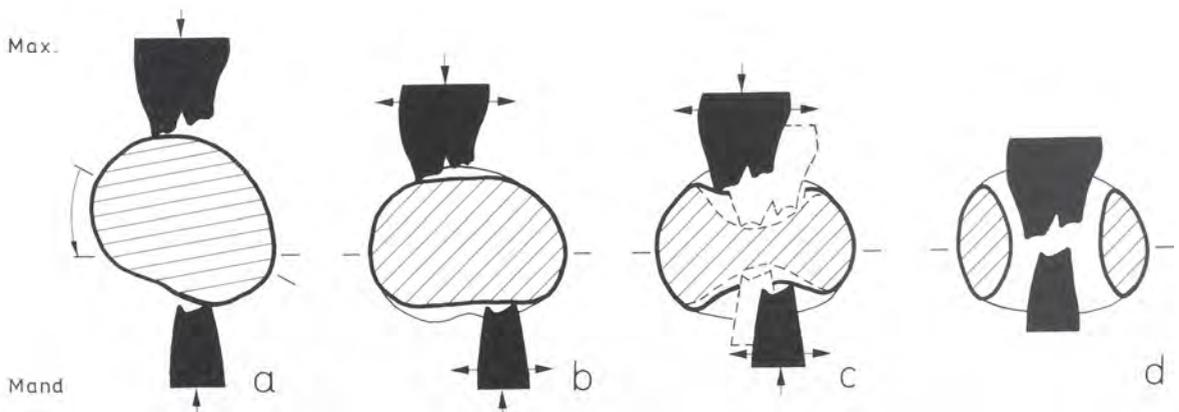


Abb. 2 Schematische Darstellung der Entstehung einer Knochengabel beim Kauvorgang zwischen den Prämolarenreihen eines Cerviden (Querschnitt) (nach R.-D. Kahlke 1990). – a Horizontale Orientierung der längsten Achse des Knochenquerschnittes. – b Abplattung der Ober- und Unterseite des Knochens. – c Zunehmende Eintiefung auf der Ober- und Unterseite des Knochens bei weitgehender Erhaltung der seitlichen Kompaktapartien. – d Durchbruch und Entstehung von zwei Gabelästen am Knochenende.

Ober- und Unterseite des Knochens (b), weiterhin eine Eintiefung, die bis zur vollständigen Zerstörung der entsprechenden Kompakta führen kann (c). Die seitlich benachbarten Kompaktapartien bleiben selbst beim Einbrechen der Zähne in die Markhöhle weitgehend intakt (d). Sie formen die beiden Spitzen der sich zunehmend deutlich herausbildenden Gabel.

In einigen Fällen weisen Langknochen an beiden Enden gabelartige Abkautungen auf, die entsprechend der veränderlichen Gestaltung des Knochenquerschnittes bis 90° winklig zueinander angelegt sein können (Sutcliffe 1977, Fig. 3; Kierdorf 1994, Fig. 1-2). Gelegentlich entstehen an den Sproßenden der Geweihe als Widerspiegelung der alternierenden Anordnung oberer und unterer Prämolaren charakteristische »Zickzack«-Profile (Sutcliffe 1973, Fig. 3, 1977, Fig. 9-10, 18). Diese können zumindest im Ansatz ebenfalls an Knochenenden ausgebildet sein (Kierdorf 1994, Fig. 5). Auch der bekaute Stoßzahnsplitter eines Indischen Elefanten von Sri Lanka zeigt ein entsprechendes Profil (Barrette 1985, Fig. 4).

2. Beschreibung

Bei der Duchsicht der aus Untermaßfeld bis November 1995 vorliegenden ca. 9200 bestimmbareren Großsäugerreste sowie ca. 2500 weiterer Knochensplitter wurde das hauptsächliche Augenmerk auf Gabeln an den Enden von Langknochen bzw. Geweihsprossen gerichtet. Vorstadien einer Gabelbildung, d. h. von Herbivoren in entsprechender Position angebrachte flächige Bekautungen, konnten bisher nicht nachgewiesen werden. Auch deutlich ausgeformte Gabelenden finden sich im Untermaßfelder Fundmaterial nur vereinzelt. Da ein hoher Prozentsatz der Skelettelemente aller im Fundmaterial vertretenen Großsäugergruppen durch Carnivoren verursachte Biß- bzw. Fraßspuren aufweist (Beispiele in R.-D. Kahlke 1997b, Tab. 2-3), verwundert es allerdings nicht, daß die beobachteten Einbuchtungen zu meist von Carnivoren erzeugt sind. Folgende Skelettelemente weisen entsprechende, auf Raubtierfraß hindeutende Merkmale auf (nach Größe der Knochenquerschnitte geordnet):

- Metatarsus von Bison (*Bison menneri*)
(sin.) IQW 1995/25 379 (Mei. 24 908) – proximal, distal
(Taf. 147, 8)
- Metacarpus von Bison (*Bison menneri*)
(sin.) IQW 1980/17 469 (Mei. 16 991) – distal
- Metatarsus von großem Cerviden (*Eucladoceros giulii*)
(sin.) IQW 1995/25 300 (Mei. 24 829) – proximal
(Taf. 147, 7)
- Radius von großem Cerviden (*Eucladoceros giulii*)
(sin.) IQW 1980/16 657 (Mei. 16 178) – proximal
(Taf. 147, 6, 9)
(sin.) IQW 1980/17 473 (Mei. 16 995) – distal
(sin.) IQW 1980/16 494 (Mei. 16 015) – distal
- Metacarpusfragment von Bison-Jungtier (*Bison menneri*)
(?dex.) IQW 1982/18 421 (Mei. 17 941) – distal
- Metacarpus von kleinen Cerviden (*Cervus s. l. nestii vallonnetensis*)
(dex.) IQW 1995/25 058 (Mei. 24 587) – distal
(Taf. 147, 10)
(sin.) IQW 1995/25 303 (Mei. 24 832) – distal
(Taf. 147, 11)

Die von Carnivoren an den Knochenenden ausgekauften Buchten gestalten sich zumeist halbkreisförmig. Nur selten reichen sie tief in den Knochenschaft hinein. Die entstehenden Knochenkanten zeigen eine unregelmäßige Bekauung. Im Vorfeld des Knochenschaftes finden sich oftmals tiefe, konische Zahneindrücke oder Abrutschspuren des Carnivorengebisses (Taf. 147, 6; vgl. auch Haynes 1980, 346). Verursacher der größeren Fraßspuren war in erster Linie die kräftige *Pachycrocuta brevirostris*. Feinere Bekauungen auch graziler Skelettelemente dürften vor allem von *Canis mosbachensis* (vgl. dazu Binford 1981, Fig. 3, 03. ff.) sowie eventuell von juvenilen Hyänen mit Milchbezahnung angebracht worden sein. Nicht in jedem Falle ist eine exakte Zuordnung möglich.

Lediglich ein Fundstück aus dem Untermaßfelder Material konnte als Rest einer durch Herbivoren-Osteophagie geformten Spitzgabel sicher identifiziert werden. Es handelt sich um den latero-distalen Diaphysenrest eines Metatarsus dex. IQW 1995/25 370 (Mei. 24 899) des großen Cerviden *Eucladoceros giulii* (Taf. 147, 1-5). Da das Fragment aus der Zeit der Rettungsgrabungen stammt (R.-D. Kahlke 1997a) ist über seine exakte Fundlage nichts bekannt.

Das auf ca. 139 mm Länge erhaltene Kompaktafragment weist in seinem distalen (oberhalb der zum Gelenk führenden Diaphysenverbreiterung gelegenen) Abschnitt eine deutlich ausgeformte Spitze auf. Die etwa 50 mm lange isolierte Gabelspitze setzt sich in cranial bzw. caudal gelegenen Längsbrüchen fort. Während die caudale (hintere) Bruchkante leicht verrundet wurde, zeichnet der wohl während der Bergung entstandene craniale (vordere) Bruch einen älteren Längsriß nach. Die bekaute Oberfläche gestaltet sich insgesamt rauh (Taf. 147, 5). Tiefere oder gar konische Einbisse fehlen.

Als Verursacher der Gabelbildung kommen nach der Gebißgröße die im Fossilmaterial jeweils häufig vertretenen Ungulaten *Bison menneri* und *Eucladoceros giulii* (Sher 1997; H.-D. Kahlke 1997) in Frage. Bei beiden überspannt die vorliegende Gabelspitze etwa die gesamte obere sowie nahezu die gesamte untere Prämolarenreihe. Sowohl der große Bovide als auch der große Cervide besaßen die zum ausdauernden Halten des Metapodiums erforderliche Gebißkraft. Der in Untermaßfeld nur außerordentlich selten nachgewiesene Elch (*Alces carnutorum*) (H.-D. Kahlke 1995) bildet die – eher theoretische – dritte Möglichkeit eines Verursachers.

Entsprechend der Orientierung der Längsachse des distalen Knochenquerschnittes erfolgte die Bekauung von cranial und caudal. Die seitlichen Kompaktapartien wurden zu zwei Gabelenden ausgearbeitet, von denen nur noch das äußere vorliegt. Cranial zeigt sich eine deutlich tiefere Niederkauung als caudal. Hier könnte die stärker gewölbte obere Prämolarenreihe eingesetzt worden sein. Eine leichte Einbeziehung weniger Millimeter der caudalen Bruchkante in die bekaute Fläche läßt ein Zerbrechen des Knochens im Maul des Verursachers möglich erscheinen (vgl. auch Beispiel in R.-D. Kahlke 1990, 184). Die Bekauung eines primär längs gespaltenen Metapodienfragmentes darf nach Form und Position des Gabelendes ausgeschlossen werden.

3. Diskussion

Gabelbildungen an bekauten Knochenenden können sowohl von Carnivoren als auch von Herbivoren hervorgerufen werden. Dabei zeichnet sich in beiden Fällen ein regelhaftes Verhalten und damit eine entsprechend charakteristische Merkmalskombination ab. Während Carnivoren zumeist bestrebt sind, das fettreiche Gewebe in der Markhöhle zu erreichen, ist das nur gelegentlich auftretende osteophage Verhalten der Herbivoren auf die feste Knochensubstanz selbst gerichtet. Aus den Funden von Untermaßfeld sowie den bisher bekannten Belegen rezenter und fossiler Osteophagie (vgl. Abschn. 1.) lassen sich Charakteristika der jeweils entstehenden Gabelbildung ableiten. Folgende Merkmale ermöglichen in der Regel eine zumindest prinzipielle Feststellung der Verursachergruppe:

Gabelbildungen durch Carnivoren

1. Gabelöffnung zumeist halbkreisförmig, selten sehr tief
2. Gabelöffnung zumeist nicht exakt symmetrisch
3. Gabelöffnung oft nur auf einer Knochenseite
4. Gabelöffnung zumeist im Bereich geringster Kompaktastärke

5. Knochenkanten zumeist unregelmäßig bekaut
6. Kompakta überwiegend oder ausschließlich außen bekaut
7. tiefe, punktuelle Einbißspuren bzw. Bißbahnen in der bekauten Fläche
8. tiefe, z.T. konische Einbiß- und Abrutschspuren auf der Kompaktaoberfläche im Vorfeld des Knochenschaftes
9. keine »Zickzack«-Profile auf den Gabelenden

Gabelbildungen durch Herbivoren

1. Gabelöffnung im entwickelten Stadium tief und relativ schmal
2. Gabelöffnung weitgehend symmetrisch
3. Gabelöffnung stets auf zwei gegenüberliegenden Knochenseiten
4. Gabelöffnung stets parallel zur längsten Achse des Knochenquerschnittes
5. Knochenkanten ebenmäßig bekaut
6. Kompakta allseitig flächig bekaut
7. keine deutlich tieferen punktuellen Einbißspuren in der bekauten Fläche
8. keine tiefen Einbißspuren auf der Kompaktaoberfläche im Vorfeld des Knochenschaftes
9. gelegentliche Ansätze von »Zickzack«-Profilen auf den Gabelenden

Die oben bezeichneten Radii und Metapodien aus Untermaßfeld mit Gabelbildung durch Carnivorenfraß entstammen in keinem Falle einem anatomisch intakten Verbandfund. Nach der sehr guten Qualität ihrer Erhaltung belegen sie eine intensive Beschäftigung verschiedener Carnivoren mit isoliert vorliegenden Skelettelementen im unmittelbaren Fundstellenbereich.

Der Metatarsus mit Spuren von Ungulaten-Osteophagie dürfte in einem nahegelegenen Gebiet der Aue bekaut und später als Fragment isoliert in die Fundstelle eingetragen worden sein. Eine für die ausdauernde Bekauung des Knochens erforderliche Ruhesituation dürfte in unmittelbarer Nähe der abgelagerten mehr oder weniger frischen Kadaverreste kaum gegeben gewesen sein. Sowohl *Bison menneri* als auch *Eucladoceros giulii*, die beiden möglichen Verursacher, gehörten zum regelmäßigen Standwild der Flußaue (R.-D. Kahlke 1997c, 413).

Als Ursache des osteophagen Verhaltens von Herbivoren werden gemeinhin Defizite im Mineralstoffgehalt verfügbarer Nahrungsressourcen diskutiert (z.B. Sutcliffe 1973, 428, 1977, 80-81; Barrette 1985). Bisher wurde Herbivoren-Osteophagie bevorzugt in karbonatreichen Arealen nachgewiesen. Eine derartige Bodenbeschaffenheit trifft auch für den Raum Untermaßfeld zu (Ellenberg u. R.-D. Kahlke 1997). Ca-Mangel kann somit nicht als auslösender Faktor osteophager Verhaltensmuster angesehen werden. Plausibler erscheint der verschiedentlich vermutete Bezug zur Verfügbarkeit von Phosphor. Ein Ca-Überangebot im Boden kann niedrige P-Konzentrationen in den Nahrungspflanzen befördern. Außerdem ergeben sich jahreszeitliche Schwankungen in den Mineralstoffgehalten der Pflanzen. Während die frische Frühjahrsvegetation jeweils relativ hohe Mengen an Phosphor enthält, reduzieren sich entsprechende Konzentrationen im Laufe der sommerlichen Vegetationsperiode, um bei dürren Kräutern und Blättern während des Spätherbstes und im Winter ein Minimum zu erreichen (mdl. Mitt. Prof. Dr. M. Anke, Jena). Tritt im Stoffhaushalt entsprechender Ungulaten ein spürbarer Mangel auf, setzen Kompensationsversuche ein.

Geweihbildung bzw. Trächtigkeit steigern naturgemäß den individuellen Mineralstoffbedarf. Wenngleich Barrett (1985) beispielsweise osteophage Aktivitäten der von ihm auf Sri Lanka untersuchten Axishirsche zu allen Jahreszeiten sowie in allen Altersklassen beiderlei Geschlechts registrierte, so erhöhte sich doch die Anzahl der Knochenbekauungen insbesondere männlicher Individuen zu Zeiten umfangreicheren Mineralstoffbedarfs. Insbesondere die noch im Bast stehenden Tiere zeigten gegenüber Artgenossen mit bereits abgeschlossenem Geweihaufbau eine gesteigerte Neigung zur Osteophagie. Bezeichnenderweise wurde Herbivoren-Osteophagie bisher ausschließlich bei Ruminantiern nachgewiesen. Es wird hier das ausdauernde Wiederkauverhalten auf scheinbar untypische Objekte übertragen. Die Kauschläge erfolgen dabei meist langsamer, als beim Erstkauen (Tembrock 1982, 79). Es ergibt sich

die Möglichkeit, daß Osteophagie auch der bloßen Befriedigung des Kautriebes und damit dem Abbau von Spannungen dient. Offenbar bildet das spezifische Ernährungsverhalten der Wiederkäuer die ethologische Grundlage der Osteophagie.

Zusammenfassung

Das unterpleistozäne Fossilmaterial von Untermaßfeld enthält eine Reihe von Großsäugerresten mit ausgeprägter Gabelbildung an den Knochenenden. Diese sind zumeist auf Carnivorenfraß zurückzuführen. Das Fragment eines Metatarsus von *Eucladoceros* wurde als überlieferter Teil einer durch Herbivoren-Osteophagie ausgeformten Spitzgabel identifiziert. Verursacher können der im Fundgut zahlreich belegte große Bison (*Bison menneri*) oder aber der ebenfalls häufige Großhirsch (*Eucladoceros giulii*) gewesen sein.

Charakteristische Merkmalskombinationen an Knochengabeln spiegeln ein regelhaftes Kauverhalten sowohl von Carnivoren als auch von Herbivoren wider. Als Ursache der Herbivoren-Osteophagie werden Defizite im Mineralstoffgehalt verfügbarer Nahrungsressourcen sowie generelle Verhaltensmuster von Ruminantiern in Erwägung gezogen.

Summary

The Lower Pleistocene fossil material from Untermaßfeld contains a series of larger mammal remains with pronounced bifurcated ends. Most of these are due to carnivores gnawing bones. A fragment of metatarsus from *Eucladoceros* was identified as the remains of a pointed fork produced by herbivore osteophagia. The bone could have been produced by either the large Bison (*Bison menneri*) or the large deer (*Eucladoceros giulii*), which are both well-represented in the assemblage.

Characteristic combinations of features on forked bones reflect the regular masticatory behavior of carnivores as well as herbivores. Herbivore osteophagia is considered to be due to deficiencies in the mineral content of available food resources as well as the general behavioural patterns of ruminants.

Danksagung

Für Unterstützungen bei der Literaturbeschaffung danke ich Herrn Dr. habil. U. Kierdorf (Zoologisches Institut der Universität Köln).

Literatur

- Barrette, C. 1985: Antler eating and antler growth in wild Axis deer. *Mammalia* 49, 491-499, Paris.
- Binford, L. R. 1981: Bones. *Ancient Man and Modern Myths*. 320 S., Acad. Press; Orlando etc.
- Brothwell, D. 1976: Further Evidence of Bone Chewing by Ungulates: the Sheep of North Ronaldsay, Orkney. *Journ. Archaeol. Sci.* 3, 179-182, London.
- Ellenberg, J. u. Kahlke, R.-D. 1997: Die quartärgeologische Entwicklung des mittleren Werratal und der Bau der unterpleistozänen Komplexfundstelle Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen)*. Teil 1. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 1, 29-62 + Taf. 1-18, Mainz.
- Haynes, G. 1980: Evidence of carnivore gnawing on Pleistocene and Recent mammalian bones. *Paleobiology* 6, 3, 341-351, s. l.
- Heinrich, A. 1987: *Geschichte Bottrops*. Band I. Geologie und Vorgeschichte Bottrops. 256 S., Hist. Ges. Bottrop; Bottrop.
- Justus, A. u. Turner, E. 1990: A forked bone from Middle Palaeolithic Levels in the Wannan Volcano (Rhineland-Palatinate). *Cranium* 7, 2, 58-62, Utrecht.

- Kahlke, H.-D. 1995: Ein fossiler Elch-Fund aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld in Thüringen (Mitteldeutschland). *Quartär* 45/46, 227-235, Bonn.
- 1997: Die Cerviden-Reste aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen)*. Teil 1. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 1, 181-275 + Taf. 34-44, Mainz.
- Kahlke, R.-D. 1990: Beispiel einer Cerviden-Osteophagie aus Thüringen (Mammalia, Artiodactyla). *Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierkd. Dresden* 45, 19, 179-185, Dresden.
- 1997a: Zur Entdeckungs- und Erforschungsgeschichte der unterpleistozänen Komplexfundstelle Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen)*. Teil 1. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 1, 1-28, Mainz.
- 1997b: Die *Hippopotamus*-Reste aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen)*. Teil 1. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 1, 277-374 + Taf. 45-62, Mainz.
- 1997c: Bisheriger Gesamtbefund zur Geologie, Paläozoologie, Taphonomie, Ökologie und Stratigraphie der unterpleistozänen Komplexfundstelle von Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen)*. Teil 1. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 1, 385-418, Mainz.
- Kierdorf, U. 1993: Fork Formation and Other Signs of Osteophagia on a Long Bone Swallowed by a Red Deer Stag (*Cervus elaphus*). *Int. Journ. Osteoarchaeol.* 3, 37-40, Chichester.
- 1994: A Further Example of Long-bone Damage due to Chewing by Deer. *Int. Journ. Osteoarchaeol.* 4, 209-213, Chichester.
- Kuss, S. E. 1969: Die paläolithische osteokeratische »Kultur« der Insel Kreta (Griechenland). *Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br.* 59, 137-168, Freiburg.
- Lanser, P. 1982: Essen-Dellwig. In: G. Bosinski. (Hrsg.), *Das Eiszeitalter im Ruhrland*, 39-42, Rheinland-Verl.; Köln.
- Sher, A. 1997: An Early Quaternary Bison population from Untermaßfeld: *Bison memeri* sp. nov. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen)*. Teil 1. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 1, 101-180 + Taf. 22-33, Mainz.
- Sutcliffe, A. J. 1973: Similarity of Bones and Antlers gnawed by Deer to Human Artefacts. *Nature* 246, 5433, 428-430, London.
- 1977: Further Notes on Bones and Antlers chewed by Deer and other Ungulates. *Deer* 4, 2, 73-82, s. 1.
- 1988: Chewing of Bones by Deer. In: M. Sanges (Hrsg.), *Congresso Internazionale. I Primi Uomini in Ambiente Insulare. Oliena (Sardegna), 25 settembre - 2 ottobre 1988. Riassunti delle Comunicazioni*, 157, Nuoro.
- Tembrock, G. 1982: *Spezielle Verhaltensbiologie der Tiere*. Band I. 528 S., Fischer; Jena.
- Tokunaga, S. 1936: Bone artifacts used by ancient man in the Riukiu Islands. *Proc. Imp. Acad. Tokyo* 12, 352 - 354, Tokyo.
- Weigelt, J. 1927: *Rezente Wirbeltierleichen und ihre paläobiologische Bedeutung*. 227 S., Weg; Leipzig.

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, ausgekratzte 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_{int} -Spurbreite zusätzlich in Abhängigkeit von der Härte des Knochens differieren.

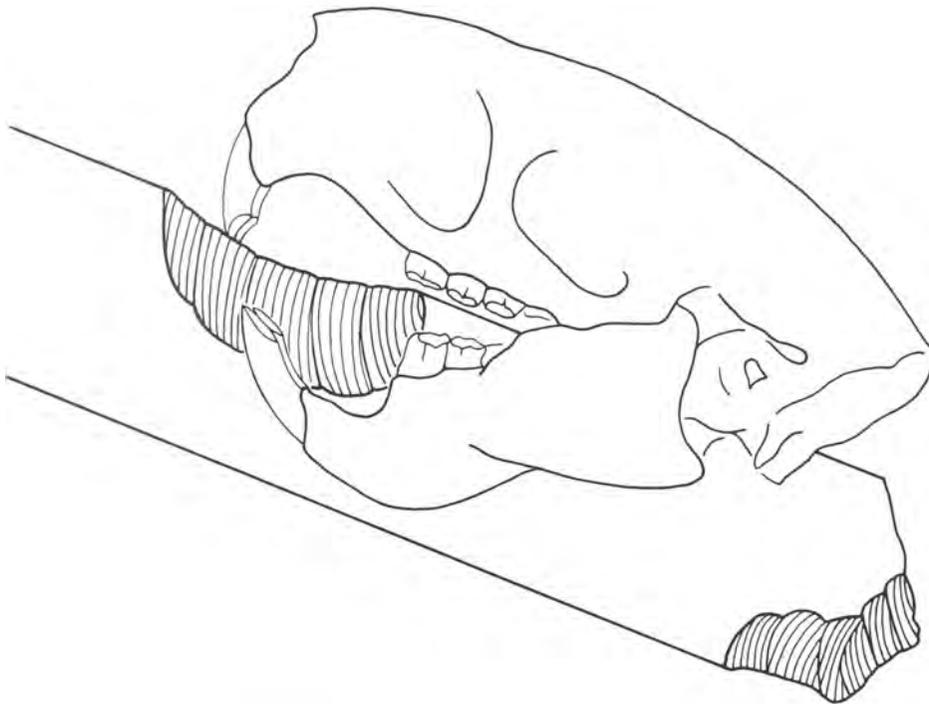
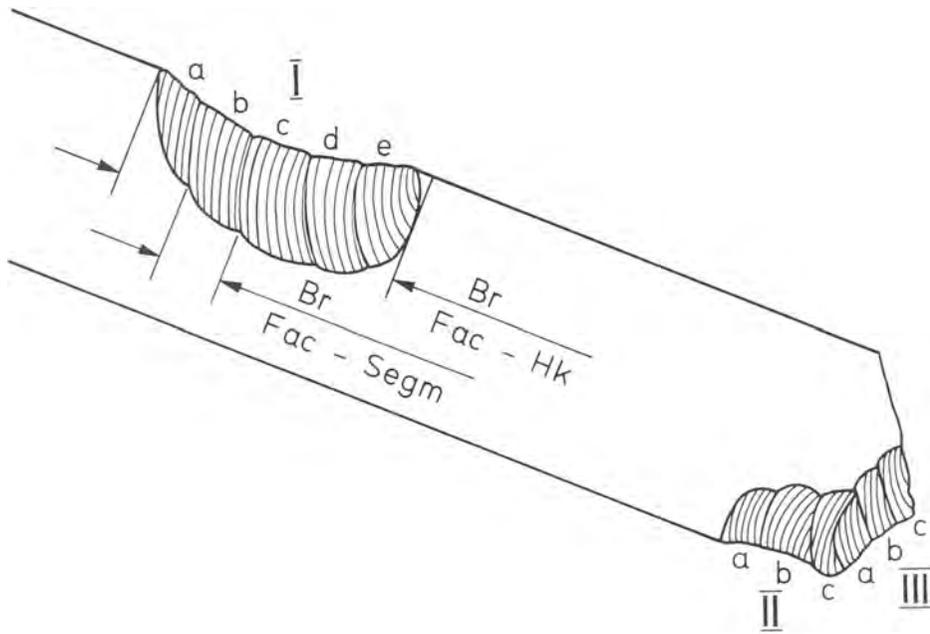


Abb 1 Schematische Darstellung der bei der Knochenbenagung entstehenden Facettenmuster. – a-e Facetten-Segmente. – I-III Facetten-Halbkreise; I Vollständiger Facetten-Halbkreis; II Unvollständiger Facetten-Halbkreis, von III überlagert; III Unvollständiger Facetten-Halbkreis an einem Knochenende. – Br 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 Gömbasek 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>Trogontherium 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)														11,0	
1986/21306 (Mei. 20825)															
1986/21416 (Mei. 20935)			6,0		7,0		8,0								
1994/24699 (Mei. 24228)															
1987/22118 (Mei. 21637)															
1984/20217 (Mei. 19737)	5,5	6,0						9,0	9,5					12,0	13,0
1984/20086 (Mei. 19606)														12,0	
1985/20356 (Mei. 19876)															
1994/24714 (Mei. 24243)										10,0	10,0				
1994/24715 (Mei. 24244)															
1984/20071 (Mei. 19591)															
1984/20084 (Mei. 19604)															
<i>Hystrix</i> cf. <i>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</i> cf. <i>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 evolvierten 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-

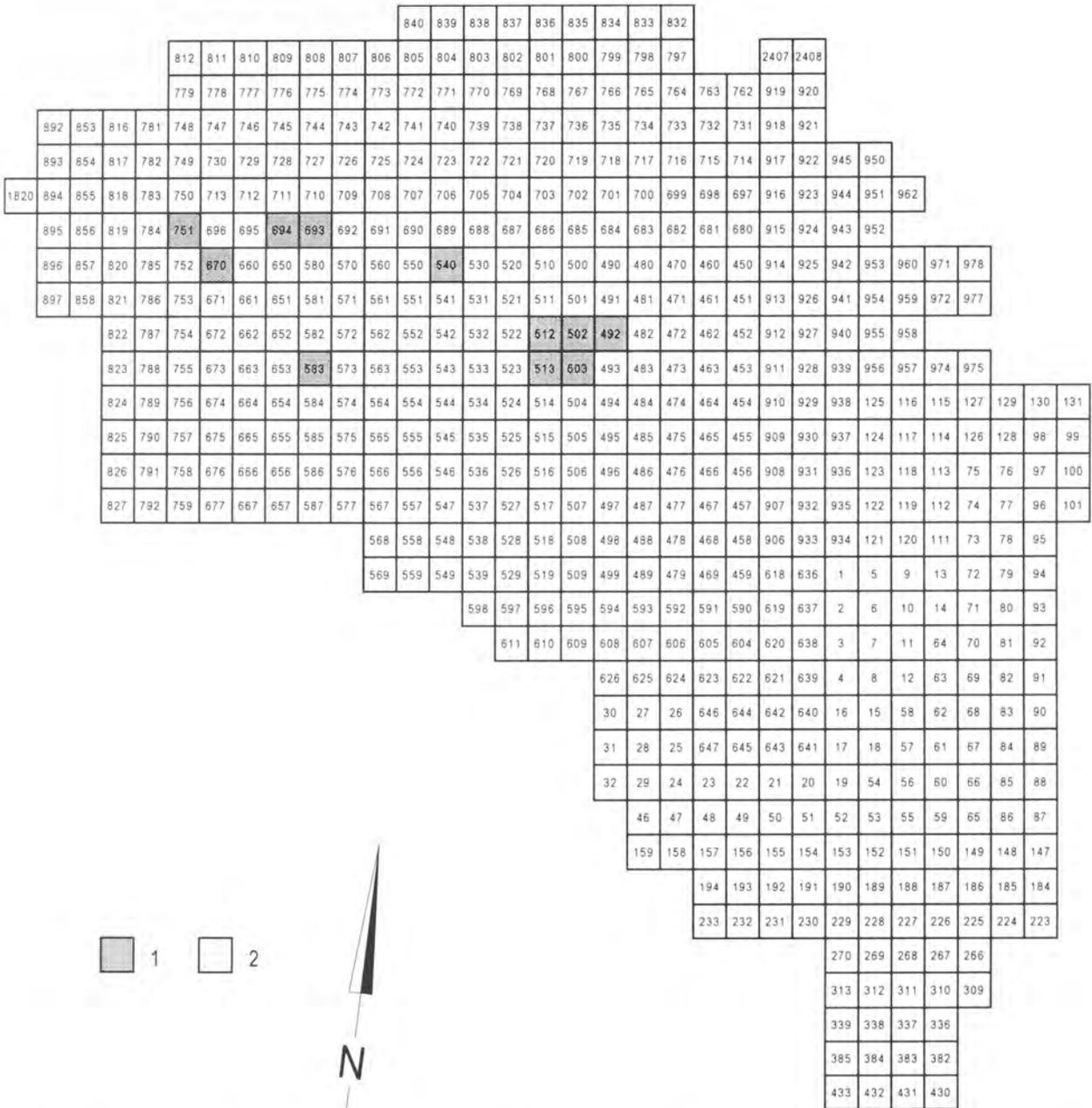


Abb 2 Forschungsgrabung Untermaßfeld, Übersichtsplan zur abgegrabenen Fläche (Stand Ende 1995). – 1 Planquadrate mit dokumentierten Nagespuren an Knochen- und Geweihresten. – 2 Abgegrabene Fläche insgesamt.

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.

PALÄOTEMPERATURBESTIMMUNGEN NACH $\delta^{18}\text{O}$ -WERTEN VON EQUIDEN-RESTEN AUS DEM UNTERPLEISTOZÄN VON UNTERMASFELD

1. Einleitung

Die Bestimmung von Isotopenverhältnissen in Knochenfunden bietet für die Paläontologie und Archäozoologie eine neue Möglichkeit, direktere Auskünfte über die Umwelteinflüsse zu erhalten, denen die betreffenden Tiere ausgesetzt waren. Dabei hat sich das Verhältnis der stabilen Sauerstoffisotopen $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ als besonders aussagekräftig erwiesen, da es durch temperaturabhängige Fraktionierungen bestimmt wird und sich der Sauerstoff im Phosphat des Knochenapatits gegenüber diagenetischen Einflüssen als recht stabil gezeigt hat. Die $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ -Verhältnisse im Knochenphosphat werden im folgenden wie üblich als δ -Wert in Bezug auf den Standard Mean Ocean Water (SMOW) angegeben. Dabei stellt R das jeweilige Isotopenverhältnis dar.

$$\delta^{18}\text{O}_p (\text{‰}) = [(R_{\text{probe}} - R_{\text{standard}})/R_{\text{standard}}] * 1000.$$

Im Knochengewebe terrestrischer Säugetiere wird das Isotopenverhältnis über das Trinkwasser einerseits durch Fraktionierungen im globalen Sauerstoffzyklus und andererseits durch Vorgänge innerhalb des Tierkörpers bestimmt.

Fraktionierungen von Sauerstoffisotopen im Wasser treten während des meteorologischen Zyklus bei Verdunstung, Kondensation und Niederschlag auf. Wasser, das diesen Zyklus durchlaufen hat, wird als meteorisches Wasser bezeichnet und umfaßt alle Oberflächenwässer wie Flüsse, Seen und Gletscher. Die $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ -Verhältnisse im meteorischen Wasser und somit im Trinkwasser der Tiere variieren in Abhängigkeit von Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Breitengrad, Höhe über NN und Entfernung von der Küste. Die Variationen werden überwiegend durch Temperaturunterschiede verursacht, während die anderen Parameter diese Korrelation – global betrachtet – nicht signifikant beeinflussen. Bei niedrigeren Temperaturen ist die Fraktionierung sowohl beim Verdampfen des Wassers aus den Ozeanen als auch bei jedem Abregnen hoch, d.h. Wasserdampf und somit auch die Niederschläge besitzen relativ niedrige $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ -Verhältnisse. Bei höheren Temperaturen ist die Fraktionierung gering und die $\delta^{18}\text{O}$ -Werte in den Niederschlägen sind entsprechend höher. D. h. in kalten Jahren sind die mittleren $\delta^{18}\text{O}$ -Werte in den Niederschlägen niedriger, in wärmeren Jahren sind sie höher. Diese Beziehung zwischen Temperatur und $\delta^{18}\text{O}$ -Werten ist so deutlich, daß Dansgaard sie 1964 anhand empirischer Daten mit folgender Regressionsgleichung beschrieben hat:

$$\delta^{18}\text{O}_{\text{mw}} = (0,521 \pm 0,014) T_{\text{Jahresmittel}} - 14,96$$

(T: Temperatur in $^{\circ}\text{C}$, mw: meteorisches Wasser; Rozanski et al. 1993).

Bekanntermaßen haben die aus den Niederschlägen vieler Jahrtausende aufgebauten Eismassen über Grönland und der Antarktis diese Schwankungen der Isotopenverhältnisse gespeichert, und ihre Auswertung hat zu den – uns heute vorliegenden – detaillierten Kenntnissen der quartären Klimaveränderungen geführt.

Ein weiterer wichtiger Parameter der Fraktionierungen ist der Kontinental-Effekt (Rozanski et al. 1993). Im Verlauf des Wasserkreislaufs erniedrigt sich das $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ -Verhältnis in den Niederschlägen mit zu-

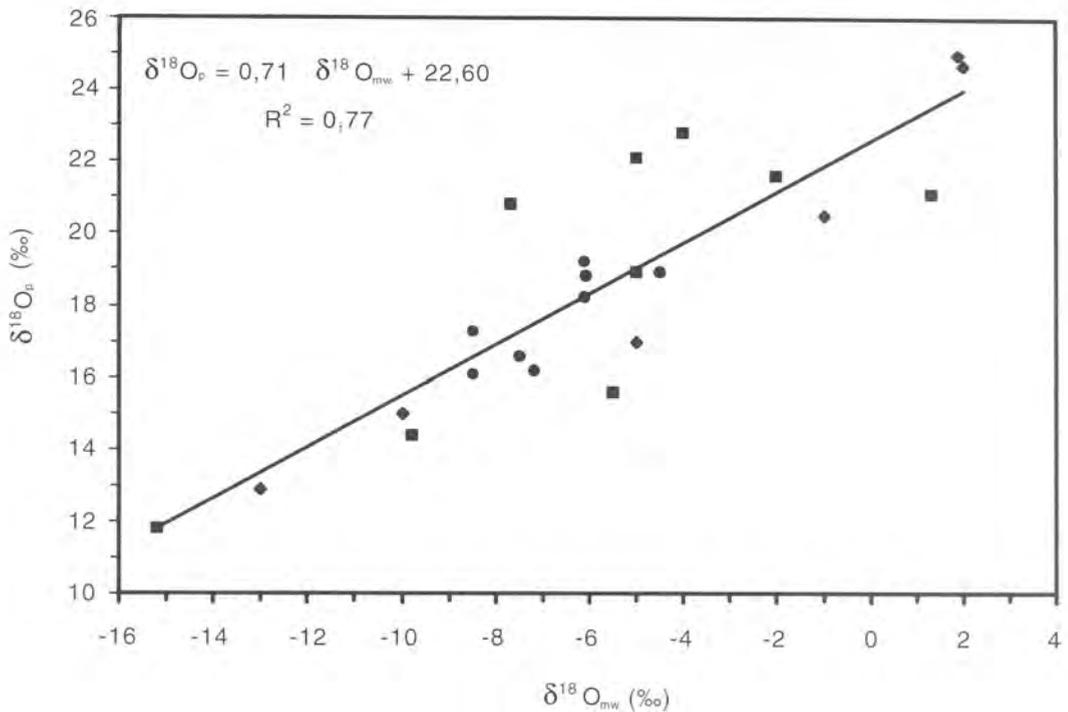


Abb. 1 Beziehung zwischen $\delta^{18}\text{O}$ -Werten im Kochenphosphat rezenter Equiden ($\delta^{18}\text{O}_p$) und im lokalen meteorischen Wasser ($\delta^{18}\text{O}_{mw}$) (Daten von Bryant et al. 1994: Quadrate; Sánchez Chillón et al. 1994: Rauten; Delgado Hertas et al. 1995: Kreise).

nehmender Entfernung von der Küste. Bei jedem Abregnen wird der Regen, der das System verläßt, mit ^{18}O angereichert und der zurückbleibende Wasserdampf verarmt somit an ^{18}O . Je weiter im Inland die Niederschläge fallen, desto stärker nimmt der ^{16}O -Anteil zu und der ^{18}O -Anteil ab. Das Ausmaß der Fraktionierungen ist auch hier wieder temperaturabhängig. Besonders hohe Fraktionierungen und starke ^{18}O -Abreicherungen der Niederschläge sind beim Abregnen an Gebirgen zu beobachten, da dort durch den Aufstieg des Wasserdampfes eine starke Abkühlung und ein vermehrtes Abregnen erfolgt. Durch diesen sogenannten »Höheneffekt« kann das $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ -Verhältnis in den Niederschlägen zwischen 0,15 und 0,5 ‰ je 100 Höhenmeter leichter werden (Gat 1980).

Die Fraktionierungen von Sauerstoffisotopen innerhalb von Säugetieren beruhen auf kinetischen Effekten. Sie finden während der Aufnahme und der Verstoffwechslung bis hin zum Einbau des Sauerstoffs in den Hydroxylapatit der Knochen statt (Longinelli 1984; Luz et al. 1984). Durch verschiedenartige Lebensweise nehmen unterschiedliche Tierarten Nahrung und Wasser mit unterschiedlichen Isotopenzusammensetzungen auf. In rezenten Säugetieren bestehen zwischen den Sauerstoffisotopenverhältnissen im meteorischen Wasser, im Blut der Tiere und im Knochenapatit positive Korrelationen, d.h. alle bei Aufnahme, Verstoffwechslung und Ausscheidung stattfindenden Fraktionierungen bewirken eine lineare Verschiebung zwischen den $\delta^{18}\text{O}$ -Werten des aufgenommenen Wassers und des Hydroxylapatits. Diese Zusammenhänge sind aber nur dann gegeben, wenn der überwiegende Anteil des im Körper benötigten Wassers aus dem aufgenommenen Trinkwasser stammt. Wird hingegen eine größere Wassermenge aus der Pflanzennahrung verstoffwechselt, führt dies bei Herbivoren aufgrund von Anreicherungen des schweren ^{18}O im Blattwasser der Pflanzen relativ zum aufgenommenen meteorischen Wasser zu höheren Sauerstoffisotopenverhältnissen im Knochengewebe (Epstein et al. 1977; Ayliffe u. Chivas 1990; Luz et al. 1990; Kohn et al. 1996). Die $\delta^{18}\text{O}_p$ -Werte in den Knochen repräsentieren dann nicht mehr direkt die Isotopenverhältnisse des aufgenommenen Trinkwassers. Dieser Effekt spielt bei Pferden

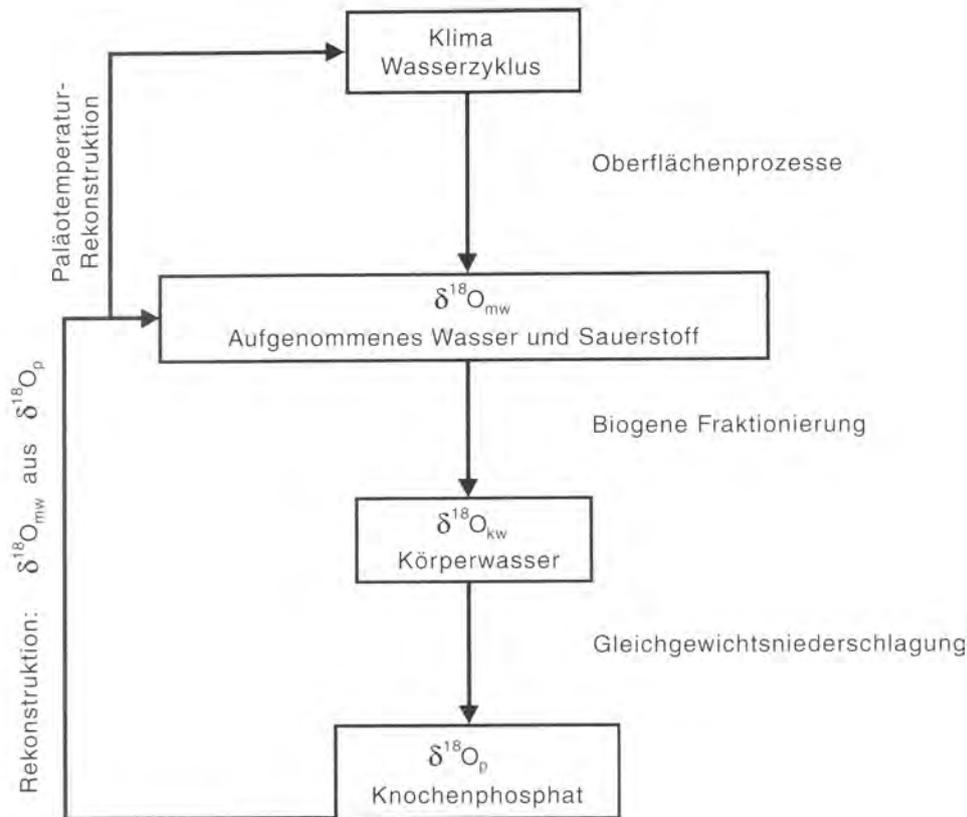


Abb. 2 Schema der Paläotemperaturrekonstruktion anhand der $\delta^{18}\text{O}_p$ -Werte im Knochenphosphat terrestrischer Säugetiere.

jedoch keine wesentliche Rolle, da sie den überwiegenden Teil des von ihnen benötigten Wassers als Trinkwasser aufnehmen (Hintz 1994; Volf 1996).

Die Fraktionierungen innerhalb des Körpers variieren abhängig von Lebensweise und Stoffwechsel verschiedener Tierarten. Sie sind also artspezifisch, weichen jedoch bei nahe verwandten Tierarten mit gleichartiger Lebensweise nur geringfügig voneinander ab. Deshalb wird angenommen, daß die untersuchten Equiden-Formen keine unterschiedlichen Fraktionierungen aufgewiesen haben. Abb. 1 zeigt die Korrelation für verschiedene rezente Equidenarten (Bryant et al. 1994: Hauspferd, *E. zebra*, *E. burchelli*; Sánchez Chillón et al. 1994: *E. przewalski*, *E. asinus*; Delgado Huertas et al. 1995: Hauspferd), wie sie für Temperaturberechnungen im folgenden verwendet wird.

Die $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ -Verhältnisse in den Knochen terrestrischer Säugetiere spiegeln so die Isotopenzusammensetzung des aufgenommenen Wassers und die Temperatur zur Zeit des Einbaus der Sauerstoffisotopen wider und werden für Paläotemperatur-Rekonstruktionen genutzt (Abb. 2; z.B. Longinelli 1973; Bryant et al. 1994; Sánchez Chillón et al. 1994; Iacumin et al. 1996; Reinhard et al. 1996). Vor diesem Hintergrund können die Isotopenanalysen an Equidenknochen aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld einen Beitrag zur Klimarekonstruktion leisten.

2. Material

Neben Untermaßfeld als zentraler Fundstelle für die vorliegenden Untersuchungen wurden Messungen an Knochenfunden aus den Fundstellen Voigtstedt, Süßenborn, Bilzingsleben und Taubach in Thüringen (Tab. 1) sowie $\delta^{18}\text{O}$ -Werte pleistozäner Knochenfunde aus dem süd- und westdeutschen Raum (Stephan 1999) zum Vergleich herangezogen.

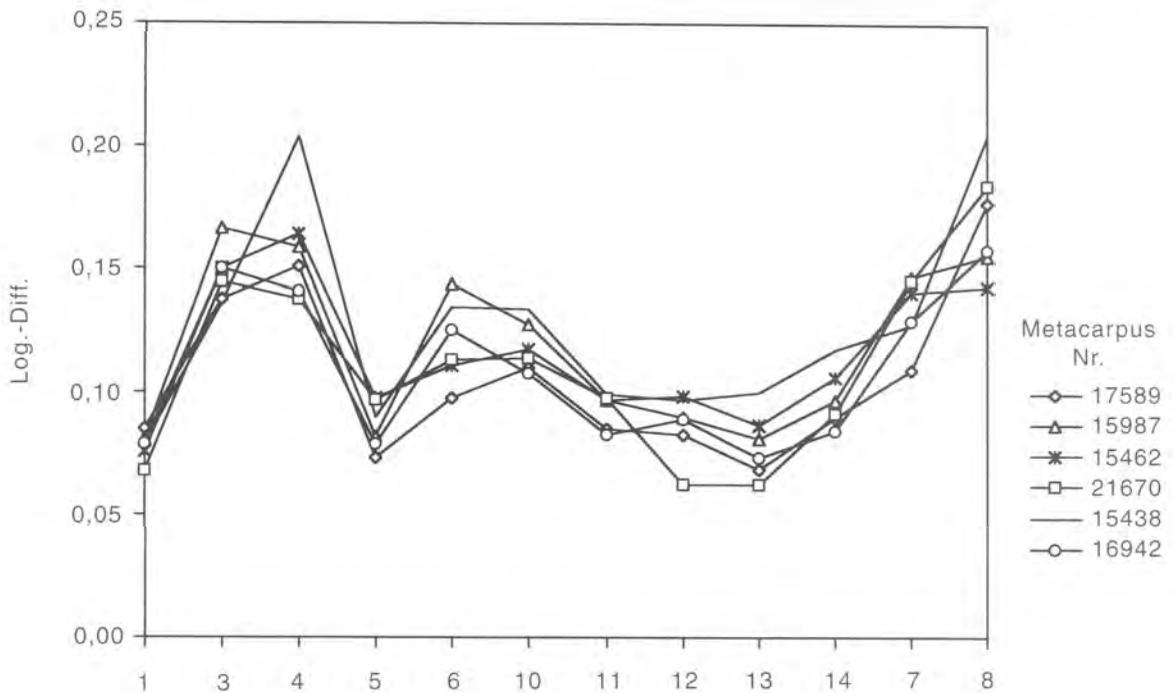


Abb. 3 Log.-Differenz-Diagramm der Metacarpus III-Maße von Equiden aus Untermaßfeld. – x-Achse: 1 größte Länge; 3 Schaftbreite; 4 Schafttiefe; 5 Breite der proximalen Gelenkfläche; 6 Tiefe der proximalen Gelenkfläche; 10 Distale Schaftbreite; 11 Breite der distalen Gelenkfläche; 12 Tiefe der distalen Gelenkfläche; 13 Kleinste Tiefe des medialen Condylus; 14 Größte Tiefe des medialen Condylus; 7 Breite des Os carpale III; 8 Breite des Os carpale IV.

In Untermaßfeld, Voigtstedt und Süßenborn wurden stenoride Pferde nachgewiesen, die nach Musil als *E. suessenbornensis*, *E. altidens*, *E. marxi* und – für Untermaßfeld – als *E. wuesti* n. sp. bezeichnet werden (Musil 1965, 1969, 2001; Nobis 1971; Forstén 1986). Caballine Pferde treten in Mitteleuropa erst ab dem frühen Mittelpleistozän auf, wobei ihr unvermitteltes Erscheinen wohl mit einem Radiationsereignis in Verbindung zu bringen ist, das im nordamerikanischen Evolutionszentrum der Equiden seinen Ausgang genommen hat (Forstén 1988). Eine Voraussetzung dafür ist die Passierbarkeit der Beringlandbrücke durch eine Absenkung des Meeresspiegels im Rahmen einer Kaltzeit. Die caballinen Formen sind durch die Pferde aus Bilzingsleben und Taubach repräsentiert (Musil 1977, 1991).

Die beprobten Equidenfunde von Untermaßfeld bilden eine geschlossene Population mit nur geringer individueller Variation. Das läßt sich anhand der »Log.-Differenz-Diagramme« nach Eisenmann u. Bekouche (1986) gut darstellen (Abb. 3). Diese Methode setzt jeweils Maße von Metapodien in Bezug zu den entsprechenden Maßen von Referenzindividuen (hier: Onager). Am Kurvenverlauf der Differenzen lassen sich sowohl Größen- als auch Proportionsunterschiede der Equiden leicht erkennen. Metapodien stenorider Pferde sind generell länger und tiefer, caballine Pferde weisen dagegen kürzere, breitere Metapodien auf.

In Süßenborn sind im wesentlichen zwei Arten vertreten. Dabei stützen sich unsere Beobachtungen nicht auf die Zahnfunde, sondern auf das postcraniale Fundmaterial. Dieses ist zum überwiegenden Teil einer sehr großen, aber nicht caballinen Form (*E. suessenbornensis*) zuzuordnen, während auf der anderen Seite Reste einer deutlich kleineren und grazileren Form vorkommen, die wohl zu den von Forstén (1986) mit *E. altidens* bezeichneten Zahnfunden gehören (Abb. 4). Die stenoriden Equiden aus Untermaßfeld liegen größenmäßig zwischen diesen beiden Formen.

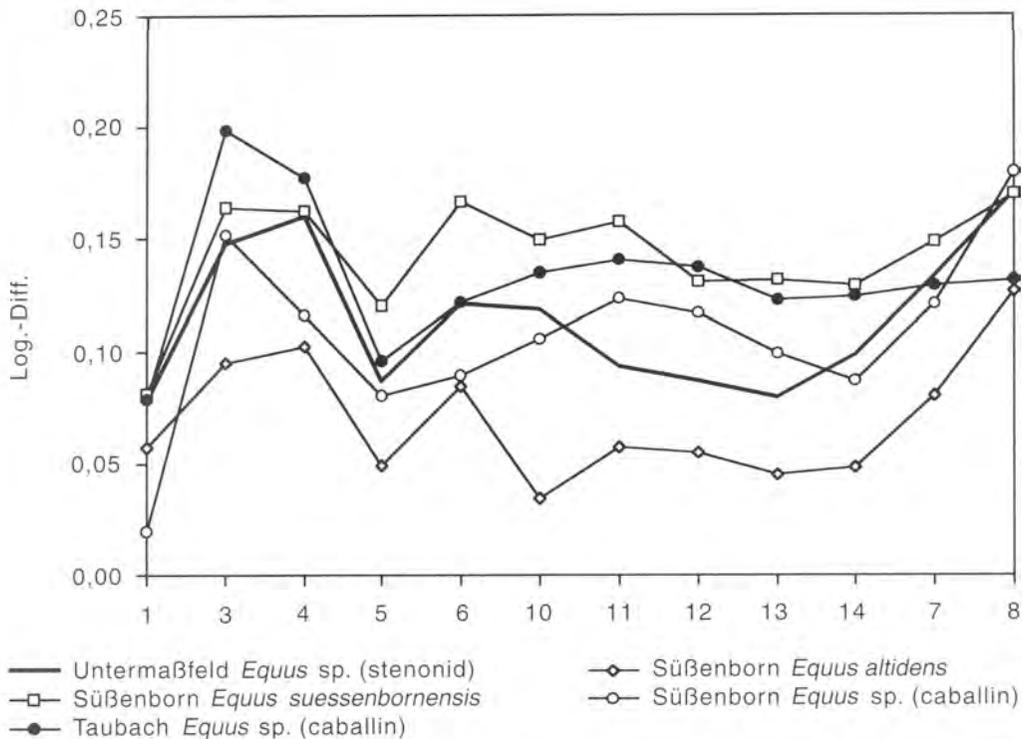


Abb. 4 Log.-Differenz-Diagramm der Metacarpus III-Maße von Equiden aus Untermaßfeld, Süßenborn und Taubach (x-Achse: siehe Abb. 1).

Neben den zwei stenoniden Arten haben sich in Süßenborn einzelne Reste caballiner Pferde gefunden. In der Form des Kurvenverlaufs für den caballinen Metacarpus aus Süßenborn in Abb. 4 zeigen sich die gleichen Merkmale wie bei den Pferderesten aus Taubach, während die Metacarpen der stenoniden Pferde aus Untermaßfeld und Süßenborn durch einen abweichenden Kurvenverlauf gekennzeichnet sind. Wie dies Forstén (1986) auch für die caballinen Zahnfunde beschreibt, ist der äußere Erhaltungszustand dieser Funde mit den übrigen Equiden-Resten aus Süßenborn vergleichbar. Die Färbung im Inneren der Knochen weicht jedoch vom Zustand der *E. suessenbornensis*-Funde ab. Die Vermutung liegt deshalb nahe, daß die caballinen Pferdereste aus einem anderen sedimentären Zusammenhang stammen und nicht den gleichen Zeithorizont repräsentieren wie die übrigen Funde.

Berechnungen des »Variability-Size-Index« (VSI), die sich für Größenvergleiche von Pferden gut eignen (Uerpmann 1979, 1982), belegen deutliche Größenunterschiede zwischen den untersuchten Populationen caballiner Pferde (Abb. 5). Die Pferdereste aus Taubach stammen im Durchschnitt von kleineren Tieren als diejenigen aus Mosbach, die als Standardpopulation gewählt wurden. Die Knochen aus Bilzingsleben belegen dagegen deutlich größerer Pferde. Aus allen Fundstellen wurden jeweils Langknochen der verschiedenen Equiden-Formen analysiert.

3. Methoden: Isotopenanalysen und Erhaltungszustand

Wie bei der Anwendung aller naturwissenschaftlichen Verfahren ist es auch bei isotopenchemischen Untersuchungen an archäologischem und paläontologischem Knochenmaterial sehr wichtig, diagenetische Veränderungen des Knochengewebes während bzw. durch die Bodenlagerung zu berücksichtigen. D.h. es muss ausgeschlossen werden, daß die gemessenen Verbindungen des Knochengewebes so stark verändert wurden, daß sie nicht mehr den Zustand zu Lebzeiten des Individuums repräsentieren. Auch

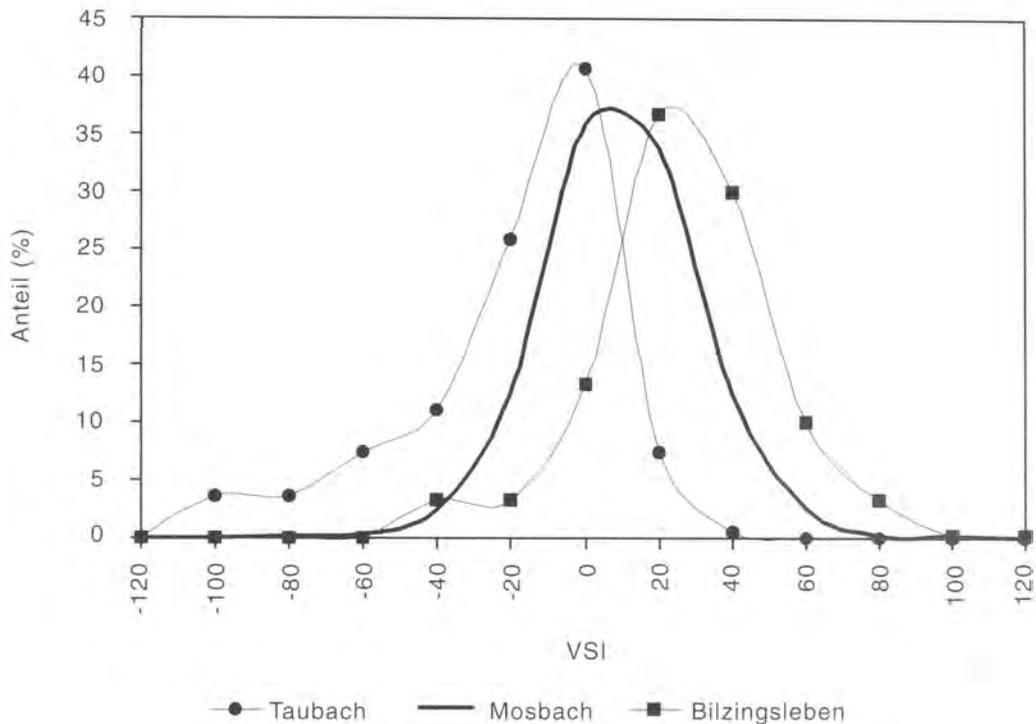


Abb. 5 Häufigkeitsverteilung des »Variability-Size-Index« (VSI) der caballinen Pferdefunde aus Taubach und Bilzingsleben im Vergleich mit Mosbach.

Funde, die wie die Fossilien von Untermaßfeld in ihrer äußeren Form hervorragend erhalten sind, weisen in der Regel nicht mehr die gleiche Zusammensetzung auf wie frische Knochen.

Für die Untersuchungen wurde deshalb nur Material aus der Diaphyse von Langknochen oder von vollständig erhaltenen Kurzknochen subadulter bzw. adulter Individuen verwendet. Das kompakte Gewebe ist von den chemischen, physikalischen und biologischen Einflüssen während der Bodenlagerung deutlich weniger beeinflusst als dünne Corticalis und spongiöse Knochenbereiche insbesondere von porösem Knochengewebe infantiler und juveniler Individuen. Darüberhinaus wurden die äußeren Kompaktaschichten vor der chemischen Präparation mechanisch entfernt, so daß nur die inneren, wenig oder gar nicht vom umgebenden Sediment beeinflussten Gewebereiche in die Analyse gingen. Die Isotopen-Messung wurde ausschließlich an den Sauerstoffisotopen der Phosphatgruppe im Hydroxylapatit $[Ca_{10}(PO_4)_6(OH)_2]$, dem Hauptbestandteil des anorganischen Knochenanteils, vorgenommen. Die Isolierung des Phosphats erfolgte mittels einer modifizierten Version der Methode von O'Neil et al. (1994); (Stephan 1999). Die $^{18}O/^{16}O$ -Verhältnisse werden in der üblichen δ -Notation angegeben (vgl. Abschn. 1.).

Die Phosphatgruppe wurde und wird allgemein diagenetischen Einflüssen gegenüber als sehr stabil angesehen. In jüngster Zeit haben sich aber Zweifel daran ergeben (Shemesh 1990; Bryant et al. 1994). Deshalb wurde vor der Isotopenanalyse der Erhaltungszustand der Knochenoberflächen und des Gewebinneren detailliert aufgenommen und die diagenetische Beeinflussung des Hydroxylapatits mittels röntgendiffraktometrischer Untersuchungen an Pulverpräparaten geprüft (Stephan 1999).

Bei der Interpretation der Ergebnisse ist zu beachten, daß die Erneuerungszeit des Knochengewebes abhängig von der durchschnittlichen Lebensdauer einer Art mehrere Jahre beträgt. Die in Knochen gemessenen Isotopenverhältnisse repräsentieren demnach einen Mittelwert über mehrere Jahre und spiegeln so auch längerfristige $\delta^{18}O$ -Mittelwerte des meteorischen Wassers und Mitteltemperaturen wider.

Fundort	<i>Equus</i> sp.	n	Erhaltung der Knochenproben und des Hydroxylapatits (HA)	$\delta^{18}\text{O}_p$ (‰)	$\delta^{18}\text{O}_{mw}$ (‰) berechnet	ΔT (°C)
Untermaßfeld	<i>Equus</i> sp. (stenonid)	7	Mäßig gut; HA stark rekristallisiert	$16,6 \pm 0,2$	-8,5	+0,9 ¹
Voigtstedt	<i>Equus</i> sp. (stenonid)	2	Gut; HA mittelstark rekristallisiert, hoher Eisengehalt	$16,6 \pm 0,6$	-8,4	+0,6 ²
Süßenborn	<i>E. altidens</i>	3	Mäßig gut;	$16,7 \pm 0,4$	-8,3	+0,8 ²
	<i>E. suessenbornensis</i>	4	HA wenig-mittelstark	$15,9 \pm 0,1$	-9,4	-1,0 ²
	<i>Equus</i> sp. (caballin)	1	rekristallisiert + SiO ₂	15,4	-10,1	-2,2 ²
Bilzingsleben	<i>Equus</i> sp. (caballin)	2	Gut; HA mittelstark rekristallisiert + CaCO ₃	$16,2 \pm 0,4$	-9,1	+0,4 ²
Taubach	<i>Equus</i> sp. (caballin)	3	Schlecht; HA mittelstark- stark rekristallisiert	$16,6 \pm 0,1$	-8,4	+0,7 ²

Tab. 1 $\delta^{18}\text{O}_p$ -Werte in Equidenknochen aus Untermaßfeld und pleistozänen Fundorten in Thüringen, berechnete $\delta^{18}\text{O}_{mw}$ -Werte und mittlere Temperaturdifferenzen im Vergleich mit heutigen Daten (IAEA 1998: ¹ Hof 1984-1994: $\delta^{18}\text{O}_{mw} = -9,0$ ‰; ² Leipzig 1986-1994: $\delta^{18}\text{O}_{mw} = -8,8$ ‰; ΔT (°C) = Temperaturdifferenz).

4. Ergebnisse und Diskussion

Die Sauerstoffisotopenverhältnisse der Knochenproben aus Untermaßfeld sind gemessen an ihrem hohen Alter von ca. 1 Million Jahren und ihrer nur mäßig guten inneren Erhaltung sehr einheitlich (Tab. 1, Abb. 6). Dies ist erstaunlich, da es bei der röntgendiffraktometrisch beobachteten starken Rekristallisation des Knochenapatits während der Bodenlagerung zu Verfälschungen der Isotopensignaturen kommen kann. Derartige Beeinflussungen können durch den Einbau knochenfremden Phosphats hervorgerufen werden, das andere Isotopenverhältnisse als das ursprüngliche Knochengewebe aufweist (Ayliffe et al. 1994; Bryant et al. 1994).

Die in Untermaßfeld in großer Menge gefundenen Reste von Mollusken, Süßwasserfischen, Amphibien, Reptilien, Vögeln, Klein- und Säugetieren belegen warmzeitliche Klimaverhältnisse im ausgehenden Waalium bzw. während des Baveliums. Darunter befinden sich sowohl Vertreter eines humiden Galeriewaldbiotops der unterpleistozänen Werraau als auch Formen der angrenzenden offeneren Muschelkalkebene (R.-D. Kahlke 1994b, 1997a; Wiegank 1997). Der hohe $\delta^{18}\text{O}$ -Mittelwert von 16,6 ‰, der eine relativ hohe Jahresmitteltemperatur repräsentiert, fügt sich in dieses Bild ein.

Die Knochenfunde aus der Hauptfundschrift von Voigtstedt weisen im Mittel Isotopenverhältnisse auf, die denen von Untermaßfeld gleichen (Tab. 1, Abb. 6). Allgemein in den Cromer-Komplex datiert (H.-D. Kahlke 1965, 1986) grenzt Wiegank (1975) die Datierung der Hauptfundschrift anhand von paläomagnetischen Messungen auf das Cromer II ein, was den Tiefseeisotopenstadien 19 oder 17 entsprechen könnte. Ähnlich wie Untermaßfeld zeigen Fauna und Pollen für die Hauptfundschrift von Voigtstedt ein gemäßigtes Klima mit Eichenmischwald an (Erd 1965; Stuart 1981). Die höhere Streuung der Daten aus Voigtstedt ist wahrscheinlich auf einen sehr hohen Eisengehalt der Proben zurückzuführen, der zu Beeinträchtigungen der Phosphatpräparation führte.

Die $\delta^{18}\text{O}_p$ -Werte im Knochenmaterial aus Süßenborn gliedern sich entsprechend der artlichen Zuordnung der Equidenknochen in drei Gruppen (Tab. 1, Abb. 6). In den Knochen von *E. altidens* wurden $\delta^{18}\text{O}_p$ -Werte nachgewiesen, die denen von Untermaßfeld entsprechen. Deutlich niedriger erwiesen sich die Werte in den Funden von *E. suessenbornensis*. Der niedrigste Wert wurde im caballinen Metacarpus gemessen. Erhaltungsunterschiede zwischen den Knochenfunden der unterschiedlichen Arten wurden nicht festgestellt. Alle beprobten Knochen waren mäßig gut erhalten und der Apatit nicht auffällig re-

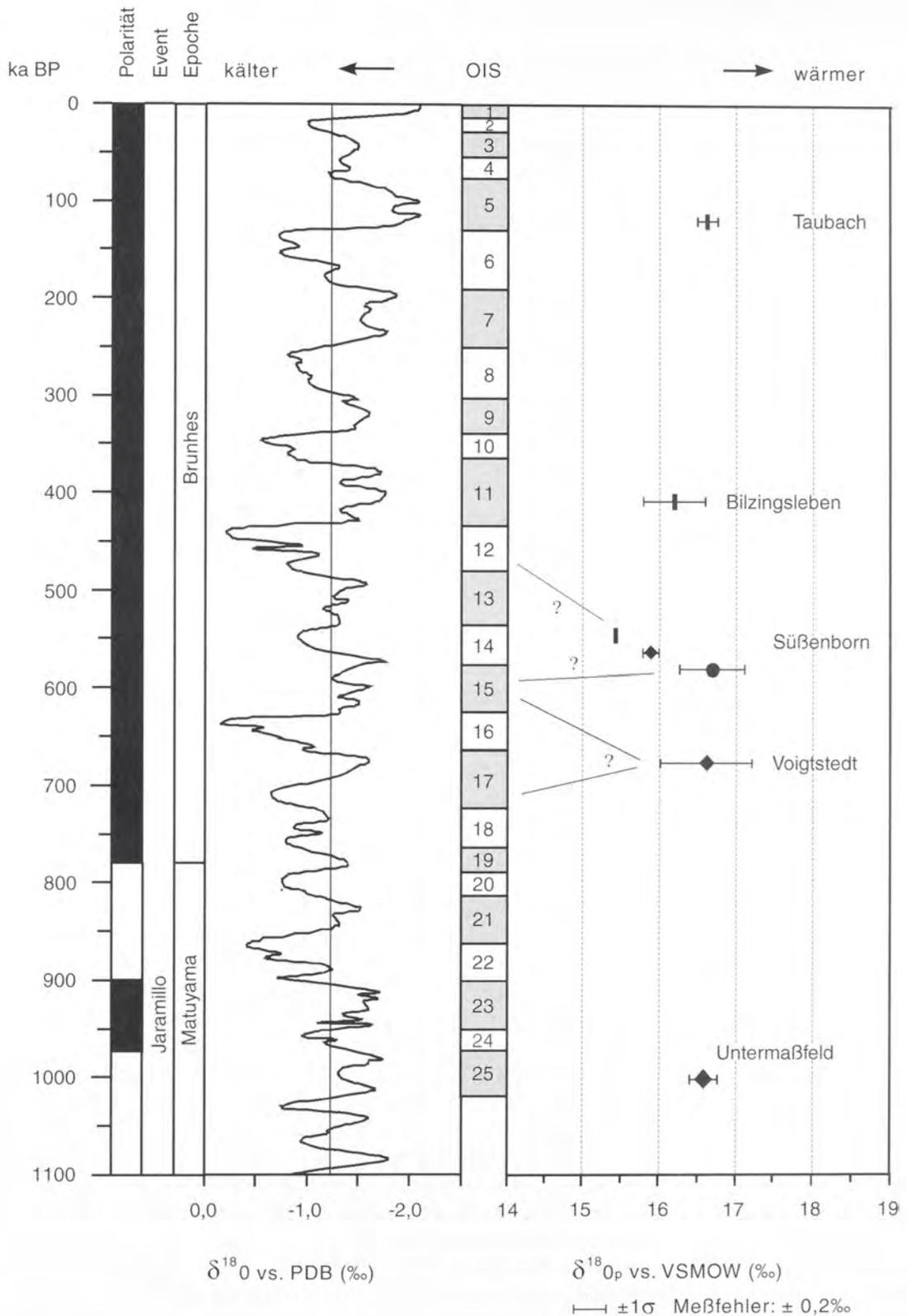


Abb. 6 $\delta^{18}O$ -Werte in Equidenknochen aus pleistozänen Fundorten in Thüringen (Rauten: *Equus* sp. (stononid); Kreis: *E. altidens*; Balken: *Equus* sp. (caballin) und $\delta^{18}O$ -Kurve und -Stufen des Tiefseebohrkerns V 28-239 modifiziert nach Shackleton u. Opdike (1976) (ka BP: Alter in Tausend Jahre vor heute; Polarität: normal: schwarz, revers: weiß; OIS = Oxygen Isotope Stage; Wärmere Phasen: grau).

kristallisiert. Diagenetische Ursachen können somit nicht für die Differenzen der Isotopenverhältnisse verantwortlich gemacht werden. Ebenso sind keine Unterschiede im Stoffwechsel der nachgewiesenen Arten bekannt, die zu derart unterschiedlichen Fraktionierungen der Sauerstoffisotopen bei Verstoffwechslung und Einbau in den Hydroxylapatit führen könnten. Wird angenommen, daß der Einbau des Sauerstoffs bei der Bildung des Apatits unter Gleichgewichtsbedingungen stattfindet (s. Abb. 2), können sich Differenzen der $\delta^{18}\text{O}_p$ -Werte im Apatit durch unterschiedliche Körpertemperaturen ausbilden. Für die Bildung von Hydroxylapatit in wässriger Umgebung innerhalb von Säugetierkörpern gilt die Gleichung: $T(^{\circ}\text{C}) = 111,4 - 4,3 (\delta^{18}\text{O}_p - \delta^{18}\text{O}_{\text{bw}})$, wobei $\delta^{18}\text{O}_p$ die Isotopenzusammensetzung des Knochenphosphats und $\delta^{18}\text{O}_{\text{bw}}$ diejenige der Körperflüssigkeit bzw. des Blutes ist (Luz u. Kolodny 1985). Um die Differenzen der $\delta^{18}\text{O}_p$ -Werte von ca. 0,8 ‰, wie sie zwischen *E. suessenbornensis* und *E. altidens* vorliegen, zu erklären, müßten nach dieser Gleichung die Körpertemperaturen beider Arten um ca. 4°C differieren. Wird z.B. für *E. suessenbornensis* eine Körpertemperatur von 37°C angenommen, hätte *E. altidens* seine Körpertemperatur auf 33-34°C absenken müssen, um $\delta^{18}\text{O}_p$ -Werte von 16,7‰ zu erzeugen. Dies ist physiologisch jedoch sehr unwahrscheinlich und wurde bisher bei nah verwandten Tierarten nicht beobachtet.

Ähnliches gilt für die deutlich leichteren $\delta^{18}\text{O}_p$ -Werte im Knochen eines caballinen Pferdes. Auch hier können Körpertemperaturunterschiede als Erklärung für Differenzen der Isotopenverhältnisse nicht herangezogen werden. Gestützt wird diese Annahme durch Untersuchungen an Resten von caballinen Pferden und von *E. hydruntinus* aus der frühwürmzeitlichen Fundstelle Villa Seckendorff nahe Stuttgart. Für die aus einer Fundschicht stammenden Knochenproben wurden hier im Durchschnitt für beide Equiden-Formen übereinstimmende $\delta^{18}\text{O}$ -Werte nachgewiesen (Stephan 1999).

Daraus kann geschlossen werden, daß die Süßenborner Equidenreste aus unterschiedlichen Klimaphasen stammen (vgl. H.-D. Kahlke 1969; Steinmüller 1972). Die Hauptfundschicht repräsentiert eine Steppenfauna mit neu auftretenden arktischen Faunenelementen wie z.B. *Ovibos moschatus* und *Rangifer tarandus*, aber auch noch Schwein und Reh. Formen der offenen Steppe mit betont kontinentalem Charakter dominieren und belegen ein eher kaltes Klima (H.-D. Kahlke 1961, 1969; R.-D. Kahlke 1994a). Der Komplex wird in eine frühe Phase des Elsterglazials datiert. In diese klimatische Zuordnung fügen sich am ehesten die $\delta^{18}\text{O}_p$ -Werte der *E. suessenbornensis*-Knochenproben ein. Die Funde von *E. altidens* könnten eine wärmere Phase im Cromer-Komplex repräsentieren, während das caballine Pferd einer kälteren und wohl späteren Phase zuzuordnen wäre.

Die Pferdeknöchel aus der Travertinfundstelle Bilzingsleben am Nordrand des Thüringer Beckens stammen aus der mittleren Folge (II), die den paläolithischen Fundhorizont enthält. Diese wird anhand von $^{230}\text{Th}/^{234}\text{U}$ -, $^{234}\text{U}/^{238}\text{U}$ - sowie ESR-Mesungen zwischen 350.000 und 440.000 datiert (OIS 11; Schwarcz et al. 1988; Wagner 1995). Fauna und Flora verkörpern eine temperiert-humide Klimazone mit ausgeprägter, nicht sehr langer kalter Jahreszeit (Mai 1983; Mania 1983, 1991). Die Molluskenfauna in der Folge I-III ist durch exotische süd-südosteuropäische Vertreter gekennzeichnet. Verglichen mit dieser klimatischen Einordnung liegen die Sauerstoffisotopenverhältnisse des Knochenphosphats recht niedrig (Tab. 1, Abb. 6).

Der Fundort Taubach ist durch eine weit gefächerte Travertinfauna mit einem großen Säugetierspektrum, Mollusken, Ostrakoden, Amphibien, Reptilien und Vögeln charakterisiert, die ein ausgeprägtes interglaziales Waldbiotop anzeigt (OIS 5e; Heinrich 1981; R.-D. Kahlke 1994c). Entsprechend gleichen die Sauerstoffisotopenverhältnisse denen der Knochen aus Untermaßfeld, Voigtstedt, Bilzingsleben und der *E. altidens*-Funde aus Süßenborn (Tab. 1, Abb. 6).

5. $\delta^{18}\text{O}_p$ -Werte pleistozäner Pferdeknöchel als Klimaproxies

Über die Betrachtung der absoluten $\delta^{18}\text{O}_p$ -Werte in den Equidenknöchel und die daraus folgende klimatische Interpretation hinaus können mit den Isotopenverhältnissen Jahresmitteltemperaturen errechnet werden. Als erster Schritt erfolgt die Umrechnung der $\delta^{18}\text{O}_p$ -Werte der Equidenknöchel in $\delta^{18}\text{O}_{\text{mw}}$ -Werte der Niederschläge bzw. des Trinkwassers anhand der Gleichung für rezente Equiden (s. Abb. 1). Anschließend wird die Differenz zwischen den so berechneten und den in der Region gemessenen $\delta^{18}\text{O}_{\text{mw}}$ -

Werten in den Niederschlägen (IAEA 1998^{1,2}) ermittelt und anhand dieser Differenz über die Steigung der Dansgaard-Gleichung von 0,59 ‰/°C die Temperaturdifferenz zwischen der pleistozänen Zeitphase und heute berechnet (Rozanski et al. 1993).

Bei diesen Umrechnungen muß jedoch beachtet werden, daß es sich bei den so ermittelten Temperaturdifferenzen um Näherungswerte handelt. Dies ist darin begründet, daß in der Regel nur $\delta^{18}\text{O}_{\text{mw}}$ -Werte in Niederschlägen aus IAEA-Stationen zur Verfügung standen, die keinen adäquaten Vergleich für die Sauerstoffisotopenverhältnisse im Trinkwasser von Säugetieren darstellen. Ideal wäre ein $\delta^{18}\text{O}_{\text{mw}}$ -Wert für eine »catchment area«, d.h. ein Mischwert der Isotopenverhältnisse von verschiedenen Flüssen, Bächen und Seen unter Berücksichtigung der Einzugsgebiete. Die Erstellung dieser Werte ist jedoch sehr aufwendig, da die Beprobung von Flüssen, Bächen und Seen einer Region rund um das Jahr und über mehrere Jahre hinweg erforderlich ist.

In Tab. 1 sind die Ergebnisse der Berechnungen zusammengestellt. Für Untermaßfeld zeigt die Temperaturdifferenz von +0,9°C gegenüber der heutigen Jahresmitteltemperatur etwas wärmere Bedingungen als heute an. Dies stimmt mit der klimatischen Aussage aufgrund der Untersuchungen an Mollusken-, Amphibien-, Schildkröten- und *Hippopotamus*-Resten aus Untermaßfeld überein (Böhme 1997; R.-D. Kahlke 1997b; Krolopp 1997; Maul 1997). Besonders aufgrund von *Hippopotamus* sind für das Unterpleistozän von Untermaßfeld sehr milde Winter zu fordern, wodurch die Jahresdurchschnittstemperatur sicherlich etwas angehoben war. Über Sommertemperaturen kann anhand dieser Funde keine Aussage getroffen werden (Koenigswald 1988).

Auch für Voigtstedt, Bilzingsleben, Taubach und die *E. altidens*-Proben aus Süßenborn wurden übereinstimmend mit der klimatischen Ansprache gegenüber heute erhöhte Jahresmitteltemperaturen errechnet. Die Funde der großen stenoniden Equiden und des caballinen Pferdes aus Süßenborn repräsentieren dagegen Temperaturen, die ~1-2°C unterhalb der heutigen Jahresmitteltemperaturen liegen. Vergleichsdaten zu den $\delta^{18}\text{O}$ -Werten der Interglazial-Fundstellen in Thüringen liegen aus Mauer und Mosbach vor. In Mauer belegen eine artenreiche Säugetierfauna und Pollenfunde eine warme Klimaphase, die Mauerer Waldzeit, die in die zwei jüngeren Interglaziale III und IV des Cromer-Komplexes datiert wird (Wagner u. Beinbauer 1997). Die Knochenproben aus der Mosbacher Hauptfundschrift (Graues Mosbach) stammen aus einer Übergangszone zwischen warmem und kühlem Klima und werden in einen kühlklimatischen Teil des oberen Cromer-Komplexes gestellt (Brüning 1978). Die relativ hohen $\delta^{18}\text{O}_p$ -Werte der Equiden-Reste aus beiden Fundstellen spiegeln warmes Klima wider (Mauer n=3: δ 17,0 ‰; Mosbach n=14: δ 17,1 ‰; Stephan 1999). Die errechneten Jahresmitteltemperaturen liegen für die Mauerer Warmzeit 1,9°C und für Mosbach 0,8°C höher als heute. Sie entsprechen der klimatischen Ansprache der Fundorte – wärmer in Mauer und kühler in Mosbach – besser als die $\delta^{18}\text{O}_p$ -Werte (Stephan 1999) und repräsentieren für die Mauerer Warmzeit wärmere Verhältnisse als für Untermaßfeld, Voigtstedt, Bilzingsleben und Taubach.

Berücksichtigt werden muß bei dieser Aussage jedoch, daß in den beprobten Equiden-Resten aus den thüringischen Fundorten mittelstark-stark rekristallisierter Hydroxylapatit nachgewiesen wurde. Unter der Annahme, daß die Niederschlagung des Apatits während der Bodenlagerung unter Gleichgewichtsbedingungen (s. Abb. 2) und unter Einbeziehung des Bodenwassers stattfindet, würde das neu gebildete Phosphat niedrigere $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ -Verhältnisse als der Originalapatit aufweisen, da das Bodenwasser niedrigere Isotopensignaturen besitzt als die Körperflüssigkeit (McArthur u. Herczeg 1990). Knochen-

1 Die Daten stammen aus dem Programm »Isotopes in Precipitation« (WMO), das die »International Atomic Energy Agency« (IAEA) zusammen mit dem »World Meteorological Organization Global Network« seit 1961 weltweit durchführt (s. z.B. Rozanski et al. 1993).

2 Die zu Untermaßfeld nächstgelegene IAEA-Meßstation

ist die Wasserkuppe Rhön. Die $\delta^{18}\text{O}$ -Werte dieser Station wurden jedoch nicht als Vergleich herangezogen, da sie über 900 m NN gelegen ist und die $\delta^{18}\text{O}$ -Werte der Niederschläge aufgrund des Höhenunterschiedes niedriger sind als in Meiningen und im Thüringer Becken.

funde, die eine Mischung aus Original- und diagenetisch verändertem Apatit enthalten, würden demnach im Mittel etwas niedrigere $\delta^{18}\text{O}_p$ -Werte aufweisen, als der Originalapatit zu Lebzeiten der Individuen.

Zusammenfassung

An Langknochen der stenoniden Equiden aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld wurden isotochenchemische Untersuchungen mit dem Ziel der Paläotemperaturbestimmung durchgeführt. Die Untersuchungen basieren auf Arbeiten, die die grundsätzlichen Zusammenhänge zwischen den Sauerstoffisotopenverhältnissen im Knochengewebe terrestrischer Säugetiere und im meteorischen Wasser sowie den Jahresmitteltemperaturen erforschen.

Die Bestimmung des $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ -Verhältnisses erfolgte ausschließlich im Phosphat des Knochenapatits. Die Beprobung der Knochenfunde wurde so optimiert, daß die Einbeziehung diagenetisch veränderter Gewebereiche in die Messungen weitgehend vermieden wurde. Der Erhaltungszustand der Knochenproben wurde deskriptiv und röntgendiffraktometrisch charakterisiert.

Gemessen an ihrem hohen Alter von ca. 1 Million Jahren, ihrer insgesamt nur mäßig guten Erhaltung und der starken Rekristallisation des Apatits sind die $\delta^{18}\text{O}$ -Werte der Knochenproben aus Untermaßfeld sehr einheitlich. Unter Verwendung der Regressionsgleichung für die Beziehung von $\delta^{18}\text{O}$ -Werten in den Knochen rezenter Equiden und in ihrem Trinkwasser sowie der Dansgaard-Gleichung repräsentieren diese $\delta^{18}\text{O}$ -Werte für das Unterpleistozän in Untermaßfeld eine Jahresmitteltemperatur, die ca. 1°C über der heutigen Mitteltemperatur der Region liegt.

Isotopenmessungen an stenoniden wie caballinen Equiden-Resten aus den Interglazial-Fundstellen Voigtstedt, Bilzingsleben und Taubach belegen ebenfalls höhere Jahresmitteltemperaturen als heute. Dies trifft auch für $\delta^{18}\text{O}_p$ -Werte von *E. altidens* aus Süßenborn zu. Funde stenonider und caballiner Pferde aus Süßenborn belegen dagegen übereinstimmend mit der klimatischen Ansprache anhand der Fauna Mitteltemperaturen, die zwischen ca. 1°C und 2°C unterhalb der heutigen Temperaturen lagen.

Summary

Oxygen isotope analyses were undertaken on long bones of stenonide equids from the Lower Pleistocene of Untermaßfeld with the intention of obtaining information about palaeotemperatures during this period. The investigation was based on research relating oxygen isotope ratios measured from bone samples of terrestrial mammals to oxygen isotope ratios of meteoric water and mean annual temperature.

The $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ratios were measured exclusively on phosphate from bone apatite. The sampling strategy minimized any diagenetic effects on the oxygen isotope analysis. The state of preservation of the samples was determined by optical and X-ray diffraction investigations.

The variation of $\delta^{18}\text{O}_p$ values from the bone samples is low considering their age (about 1 Ma), their state of preservation, and the strong recrystallization of their apatite. Using the regression equation relating $\delta^{18}\text{O}$ values in recent equid bones to their drinking water, and hence the mean annual temperatures via the Dansgaard equation, it has been established that mean annual temperatures during the Lower Pleistocene were about 1°C higher than at present at Untermaßfeld.

$^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ratios of stenonide and caballine equid bones originating from Voigtstedt, Bilzingsleben and Taubach, dated from younger interglacial periods also indicate higher mean annual temperatures. The same is the case for $\delta^{18}\text{O}$ values of *E. altidens* samples from Süßenborn. However, the $\delta^{18}\text{O}$ values of *E. suessenbornensis* and of the caballine horse remains from Süßenborn are lower and reflect mean temperatures about 1 to 2°C lower than today.

Danksagung

Herrn Dr. habil. R.-D. Kahlke (Weimar) sei für den Zugang zum Material und vor allem für die Aufgeschlossenheit und die Bereitschaft zur Zusammenarbeit herzlich gedankt.

Für die Möglichkeit der Materialbearbeitung und Probenahme bedanken wir uns weiterhin bei Prof. Dr. D. Mania (Jena).

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Rahmen des Teilprojekts C 4 »Morphologische und isotopechemische Reaktion von Großsäugetieren auf die Klimaveränderungen im Quartär« im Sonderforschungsbereich 275 »Klimagekop-

pelte Prozesse in meso- und känozoischen Geo-Ökosystemen« an der Geowissenschaftlichen Fakultät der Universität Tübingen, gefördert durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG), durchgeführt.

Dank gebührt auch dem Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH in Leipzig und dem Institut für Hydrologie des GSF Forschungszentrums für Umwelt und Gesundheit in Neuherberg für die Isotopenanalysen in den Niederschlägen im Rahmen des IAEA/WMO-Meßprogramms.

Literatur

- Ayliffe, L. K. u. Chivas, A. R. 1990: Oxygen isotope composition of the bone phosphate of Australian kangaroos: potential as a palaeoenvironmental recorder. *Geochim. Cosmochim. Acta* 54, 2603-2609, Oxford.
- Ayliffe, L. K., Chivas, A. R. u. Leakey, M. G. 1994: The retention of primary isotope compositions of fossil elephant skeletal phosphate. *Geochim. Cosmochim. Acta* 58, 5291-5298, Oxford.
- Böhme, G. 1997: Die Amphibienreste aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In: R.-D. Kahlke (Hrsg.): *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen)*. Teil 1. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 1, 81-87, Mainz.
- Brüning, H. 1978: Zur Untergliederung der Mosbacher Terrassenabfolge und zum klimatischen Stellenwert der Mosbacher Tierwelt im Rahmen des Cromer-Komplexes. *Mainzer Naturw. Arch.* 16, 143-190, Mainz.
- Bryant, J. D., Luz, B. u. Froelich, P. N. 1994: Oxygen isotopic composition of fossil horse tooth phosphate as a record of continental paleoclimate. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.* 107, 303-316, Amsterdam.
- Dansgaard, W. 1964: Stable isotopes in precipitation. *Tellus* 16, 436-468, Stockholm.
- Delgado Huertas, A., Iacumin, P., Stenni, B., Sánchez Chillón, B. u. Longinelli, A. 1995: Oxygen isotope variations of phosphate in mammalian bone and tooth enamel. *Geochim. Cosmochim. Acta* 59, 4299-4305, Oxford.
- Eisenmann, V. u. Beckouche, S. 1986: Identification and discrimination of metapodials from Pleistocene and modern *Equus*, wild and domestic. In: Meadow, R. H. u. Uerpman, H.-P. (Hrsg.): *Equids in the Ancient World*, 117-163, Beih. Tübinger Atlas des Vorderen Orients A 19, 1, Reichert, Wiesbaden.
- Epstein, S., Thompson, P. u. Yapp, C. J. 1977: Oxygen and hydrogen isotopic ratios in plant cellulose. *Science* 198, 1209-1215, Washington.
- Erd, K. 1965: Pollenanalytische Untersuchungen im Altpleistozän von Voigtstedt in Thüringen. *Paläont. Abh. A* 2, 2/3, 259-272, Berlin.
- Forstén, A. 1986: A review of the Süssenborn horse and the origin of *Equus hydruntinus*. *Quartärpaläontologie* 6, 43-52, Berlin.
- 1988: Middle Pleistocene replacement of stenoid horses by caballoid horses – ecological implications. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.* 65, 23-33, Amsterdam.
- Gat, J. R. 1980: The isotopes of hydrogen and oxygen in precipitation. In: Fritz, P. u. Fontes, C. (Hrsg.): *Handbook of environmental isotope geochemistry*. Vol. A, The terrestrial environment I, 21-47, Elsevier, Amsterdam.
- Heinrich, W.-D. 1981: Zur stratigraphischen Stellung der Wirbeltierfaunen aus den Travertinfundstätten von Weimar-Ehringsdorf und Taubach in Thüringen. *Z. geol. Wiss.* 9, 2, 1031-1055, Berlin.
- Hintz, H. F. 1994: Nutrition and feeding. In: Boyd, L. u. Houpt, K. A. (Hrsg.): *Przewalski's Horse. The history and biology of endangered species*. 115-129, State Univ. New York Press; New York.
- Iacumin, P., Cominotto, D. u. Longinelli, A. 1996: A stable isotope study of mammal skeletal remains of mid-Pleistocene age, Arago cave, eastern Pyrenees, France. Evidence of taphonomic and diagenetic effects. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.* 126, 151-160, Amsterdam.
- IAEA 1998: Global Network for Isotopes in Precipitation. The GNIP Database. Release 2 May 1998. <http://www.iaea.org/programs/ri/gnip/gnipmain.htm>.
- Kahlke, H.-D. 1961: Revision der Säugetierfaunen der klassischen deutschen Pleistozän-Fundstellen von Süssenborn, Mosbach und Taubach. *Geologie* 10, 4/5, 493-525, Berlin.
- 1965: Die stratigraphische Stellung der Faunen von Voigtstedt. Zur Grenze des kontinentalen Unterpleistozän/Mittelpleistozän im zentraleuropäischen Raume. *Paläont. Abh. A*, 2, 2/3, 691-692, Berlin.
- 1969: Die stratigraphische Stellung der Kiese von Süssenborn bei Weimar. *Paläont. Abh. A*, 3, 3/4, 787-788, Berlin.

- 1986: Biostratigraphical Correlations (Mammals) of Quaternary Continental Deposits of Europe and the Far East. *Quartärpaläontologie* 6, 83-86, Berlin
- Kahlke, R.-D. 1994a: Die Entstehungs-, Entwicklungs- und Verbreitungsgeschichte des oberpleistozänen *Mammuthus-Coelodonta*-Faunenkomplexes in Eurasien (Großsäuger). *Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges.* 546, 1-164, Frankfurt a. M.
- 1994b: Exkursionspunkt B2/1: Untermaßfeld-Sammlung. In: Kahlke, R.-D. u. Mania, D.: Komplexe Interglazialfundstellen Thüringens (Exkursion B2). *Altenbg. Nat.-wiss. Forsch.* 7, 358-362, Altenburg.
- 1994c: Exkursionspunkt B2/3: Taubach, Gebiet der ehemaligen Travertinbrüche. In: Kahlke, R.-D. u. Mania, D. (Hrsg.): Komplexe Interglazialfundstellen Thüringens (Exkursion B2). *Altenbg. Nat.-wiss. Forsch.* 7, 366-367, Altenburg.
- 1997a: 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.
- 1997b: Die *Hippopotamus*-Reste aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 1. *Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr.* 40, 1, 277-374 + Taf. 45-62, Mainz.
- Koenigswald, W. v. 1988: Paläoklimatische Aussage letztinterglazialer Säugetiere aus der Oberrheinebene. In: Koenigswald, W. v. (Hrsg.): Zur Paläoklimatologie des letzten Interglazials im Nordteil der Oberrheinebene. *Paläoklimaforsch.* 4, 205-314, Fischer; Stuttgart.
- Kohn, M. J., Schoeninger, M. J. u. Valley, J. W. 1996: Herbivore tooth oxygen isotope compositions: Effects of diet and physiology. *Geochim. Cosmochim. Acta* 60, 3889-3896, Oxford.
- Krolopp, E. 1997: Die Molluskenreste aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 1. *Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr.* 40, 1, 71-75 + Taf. 19, Mainz.
- Longinelli, A. 1973: Preliminary oxygen-isotope measurements of phosphate from mammal teeth and bones. *Colloq. Int. CNRS* 219, 267-271, Paris.
- 1984: Oxygen isotopes in mammal bone phosphate: a new tool for paleohydrological and paleoclimatological research? *Geochim. Cosmochim. Acta* 48, 385-390, Oxford.
- Luz, B., Cormie, A. B. u. Schwarcz, H. P. 1990: Oxygen isotope variations in phosphate of deer bones. *Geochim. Cosmochim. Acta* 54, 1723-1728, Oxford.
- Luz, B. u. Kolodny, Y. 1985: Oxygen isotope variations in phosphate of biogenic apatites, IV. Mammal teeth and bones. *Earth. Plan. Sci. Lett.* 75, 29-36, Amsterdam.
- Luz, B., Kolodny, Y. u. Horowitz, M. 1984: Fractionation of oxygen isotopes between mammalian bone-phosphate and environmental drinking water. *Geochim. Cosmochim. Acta* 48, 1689-1693, Oxford.
- Mai, D. H. 1983: Die fossile Pflanzenwelt des interglazialen Travertins von Bilzingsleben (Kreis Artern, Thüringen). In: Mai, D. H., Mania, D., Nötzold, T., Toepfer, V., Vlcek, E. u. Heinrich, W.-D. (Hrsg.): Bilzingsleben II. *Homo erectus - seine Kultur und seine Umwelt*, 45-129, Deutscher Verl. Wiss.; Berlin.
- Mania, D. 1983: Die natürliche Umwelt des *Homo erectus* von Bilzingsleben. In: Mai, D. H., Mania, D., Nötzold, T., Toepfer, V., Vlcek, E. u. Heinrich, W.-D. (Hrsg.): Bilzingsleben II. *Homo erectus - seine Kultur und seine Umwelt*, 175-188, Deutscher Verl. Wiss.; Berlin.
- 1991: Zur Paläontologie der mittelpleistozänen Travertine von Bilzingsleben. In: Fischer, K., Guenther, E. W., Heinrich, W.-D., Mania, D., Musil, R. u. Nötzold, T. (Hrsg.): Bilzingsleben IV. *Homo erectus - seine Kultur und seine Umwelt*, 9-28, Deutscher Verl. Wiss.; Berlin.
- Maul, L. 1997: Nachweis eines Zungenbeinfragmentes einer Schildkröte (Emydini, Emydidae, Testudinata) aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 1. *Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr.* 40, 1, 89-94, Mainz.
- McArthur, J. M. u. Herczeg, A. 1990: Diagenetic stability of the isotopic composition of phosphate-oxygen: palaeoenvironmental implications. In: Notholt, A. J. G. u. Jarvis, I. (Hrsg.): *Phosphorite Research and Development*, Geol. Soc. Spec. Publ. 52, 119-124, Boulder.
- Musil, R. 1965: Die Equidenreste aus dem Altpleistozän von Voigtstedt in Thüringen. *Paläont. Abh. A*, 2, 2/3, 434-448, Berlin.
- 1969: Die Equidenreste aus dem Pleistozän von Süßenborn bei Weimar. *Paläont. Abh. A*, 3, 3/4, 317-364, Berlin.
- 1977: Die Equidenreste aus den Travertinen von Taubach. *Quartärpaläontologie* 2, 237-264, Berlin.
- 1991: Pferde aus Bilzingsleben. In: Fischer, K., Guenther, E. W., Heinrich, W.-D., Mania, D., Musil, R. u. Nötzold, T. (Hrsg.): Bilzingsleben IV. *Homo erectus - seine Kultur und seine Umwelt*, 103-130, Deutscher Verl. Wiss.; Berlin.
- 2001: Die Equiden-Reste aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 2. *Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr.* 40, 2, 557-587 + Taf. 92-94, Mainz.
- Nobis, G. 1971: Vom Wildpferd zum Hauspferd. 96 S., Böhlau; Köln, Wien.

- O'Neil, J. R., Roe, L. J., Reinhard, E. u. Blake, R. E. 1994: A rapid and precise method of oxygen isotope analysis of biogenic phosphate. *Isr. J. Earth Sci.* 43, 203-212, Jerusalem.
- Reinhard, E., Torres, T. d. u. O'Neil, J. R. 1996: $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ratios in cave bear tooth enamel: A record of climate variability during the Pleistocene. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.* 126, 45-59, Amsterdam.
- Rozanski, K., Araguás-Araguás, L. u. Gonfiantini, R. 1993: Isotopic patterns in modern global precipitation. In: Swart, P. K., Lohmann, K. C., McKenzie, J. A. u. Savin, S. (Hrsg.): *Climate change in continental isotopic records*, 1-36, *Geophys. Monogr. Ser.* 78, Washington.
- Sánchez Chillón, B., Alberdi, M. T., Leone, G., Bonadonna, F. B., Stenni, B. u. Longinelli, A. 1994: Oxygen isotopic composition of fossil equid tooth and bone phosphate: an archive of difficult interpretation. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.* 107, 317-328, Amsterdam.
- Schwarcz, H. P., Grün, R., Latham, A. G., Mania, D. u. Brunnacker, K. 1988: The Bilzingsleben archaeological site: new dating evidence. *Archaeometry* 30, 5-17, Oxford.
- Shackleton, N. J. u. Opdyke, N. D. 1976: Oxygen-isotope and paleomagnetic stratigraphy of Pacific core V28-239 Late Pliocene to Latest Pleistocene. *Geol. Soc. Am. Mem.* 145, 449-464, Boulder.
- Shemesh, A. 1990: Crystallinity and diagenesis of sedimentary apatites. *Geochim. Cosmochim. Acta* 54, 2433-2438, Oxford.
- Steinmüller, A. 1972: Die Schichtenfolgen von Süßenborn und Voigtstedt und die Gliederung des Mittelpleistozäns. *Geologie* 21, 2, 149-165, Berlin.
- Stephan, E. 1999: Sauerstoffisotopenverhältnisse im Knochengewebe großer terrestrischer Säugetiere: Klimaproxies für das Quartär in Mittel- und Westeuropa. *Tüb. Geowiss. Arb. (TGA) E: Mineralogie, Petrologie und Geochemie* 6/99, 218 S., Shaker; Aachen.
- Stuart, A. J. 1981: A Comparison of the Middle Pleistocene Mammal Faunas of Voigtstedt (Thuringia, GDR) and West Runton (Norfolk, England). *Quartärpaläontologie* 4, 155-163, Berlin.
- Uerpmann, H.-P. 1979: Probleme der Neolithisierung des Mittelmeerraumes. *Beih. Tübinger Atlas des Vorderen Orients B*, 28, 190 S., Reichert; Wiesbaden.
- 1982: Faunal remains from Shams-ed-Din Tannira, a Halafian site in northern Syria. *Berytus* 30, 3-52, Kopenhagen.
- Volf, J. 1996: Das Urwildpferd. *Equus przewalskii*. 4. überarb. Aufl. 147 S., Westarp Wissenschaften; Magdeburg.
- Wagner, G. A. 1995: Altersbestimmung von jungen Gesteinen und Artefakten. *Physikalische und chemische Uhren in Quartärgeologie und Archäologie*. 277 S., Enke; Stuttgart.
- Wagner, G. A. u. Beinhauer, K. W. (Hrsg.) 1997: *Homo heidelbergensis* von Mauer. Das Auftreten des Menschen in Europa. 316 S., C. Winter; Heidelberg.
- Wiegank, F. 1975: Paläomagnetische Untersuchungen zur Quartärstratigraphie in der DDR (Mittelpleistozän von Voigtstedt). *Gerl. Beitr. Geophysik* 84, 3/4, 215-222, Leipzig.
- 1997: Paläomagnetische Charakteristik des Unterpleistozäns von Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen)*. Teil 1. *Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr.* 40, 1, 63-69, Mainz.

DIE UNTERPLEISTOZÄNE KOMPLEXFUNDSTELLE
UNTERMASFELD
– ZUSAMMENFASSUNG DES KENNTNISSTANDES SOWIE
SYNTHETISCHE BETRACHTUNGEN ZU GENESEMODELL,
PALÄOÖKOLOGIE UND STRATIGRAPHIE¹

1. Einleitung

Im Januar 1978 wurde 2 km südlich der Stadt Meiningen (Südthüringen) nordöstlich der Ortschaft Untermassfeld am rechten Talhang der Werra eine überaus reiche Wirbeltierfundstelle unterpleistozänen Alters entdeckt. Nach anfänglichen Rettungsgrabungen konnte die Fundstelle seit 1983 in jährlich zumeist fünfmonatigen Grabungskampagnen durch das Institut für Quartärpaläontologie Weimar bzw. seit 1992 durch den Bereich Quartärpaläontologie Weimar des Instituts für Geowissenschaften der Friedrich-Schiller-Universität Jena kontinuierlich erschlossen und dokumentiert werden (R.-D. Kahlke 1997a, 2001a). Im Herbst 1995 erstreckte sich die abgegrabene Fläche auf 584 m² mit Tiefenlagen von maximal 4,5 m unter Flur. Bis zum angegebenen Zeitpunkt wurden reichlich 9400 bestimmbare Großsäuger-Reste sowie ca. 3000 Gebiß- und Skelettreste von Kleinsäufern und anderen kleineren Vertebraten geborgen. Präparation und Konservierung des Materials erfolgten im Bereich Quartärpaläontologie Weimar (Keiler 1995, 2001a). Seit 1994 ist die Komplexfundstelle Untermassfeld einschließlich ihrer unmittelbaren Umgebung als geschütztes Bodendenkmal des Freistaates Thüringen registriert.

Diversität, Qualität und Quantität des geborgenen Fossilmaterials sowie die generelle Seltenheit umfangreicherer Fundkomplexe des höheren Unterpleistozäns im eurasischen und speziell im mitteleuropäischen Raum erforderten eine möglichst weit gefächerte interdisziplinäre Auswertung der vorliegenden Funde und Befunde. Bereits 1980 konnte eine internationale »Forschungsgruppe Untermassfeld« ins Leben gerufen und während der Folgejahre erweitert werden (Koordinator: H.-D. Kahlke, seit 1991 R.-D. Kahlke). Folgende Teilbearbeitungen wurden als Einzelprojekte vergeben und inzwischen abgeschlossen:

1. Regionale und lokale Forschungsgeschichte	(R.-D. Kahlke, Weimar)	* **
2. Regionale Geologie	(J. Ellenberg, Jena)	*
3. Geologischer Bau der Fundstelle	(R.-D. Kahlke, Weimar)	* **
4. Sedimentologie	(J. Ellenberg, Jena)	*
5. Paläomagnetik	(F. Wiegank, Potsdam)	*
6. Palynologie	(W. Krutzsch, Berlin)	<->
7. Ostracoden	(E. Pietrzeniuk, Berlin)	<->
8. Gastropoden	(E. Krolopp, Budapest)	*
9. Fische	(E. Rutte, Würzburg)	*
10. Amphibien	(G. Böhme, Berlin)	*
11. Testudinatenfund	(L. Maul, Weimar)	*
12. Vögel	(D. Jánossy, Budapest)	*

¹ Vorliegende Synthese schließt an eine in Teil I der Untermassfeld-Monographie gegebene vorläufige Zusammenfassung der bis dato gewonnenen Kenntnisse zu Geologie,

Paläozoologie, Taphonomie, Ökologie und Stratigraphie der Fundstelle an (R.-D. Kahlke 1997c).

13. Boviden	(A. V. Sher, Moskau)	*
14. Cerviden	(H.-D. Kahlke, Weimar)	* ** a)
15. Hippopotamiden	(R.-D. Kahlke, Weimar)	*
16. Suiden	(C. Guérin u. M. Faure, Lyon)	*
17. Rhinocerotiden	(H.-D. Kahlke, Weimar)	**
18. Equiden	(R. Musil, Brünn)	**
19. Elephantiden	(I. A. Dubrovo, Moskau)	**
20. Caniden	(M. V. Sotnikova, Moskau)	**
21. Ursiden	(R. Musil, Brünn)	**
22. Musteliden	(M. Wolsan, Warschau)	**
23. Hyaeniden	(A. Turner, Liverpool)	**
24. Koprolithen	(J.-A. Keiler, Weimar)	**
25. Feliden	(H. Hemmer, Mainz)	**
26. Insectivoren, Lagomorphen, Rodentier	(L. Maul, Weimar)	**
27. Primaten	(H. Zapfe (†), Wien)	**
28. Taphonomie (Übersicht)	(R.-D. Kahlke, Weimar)	* ** b)
29. Wurzelzementanalyse zur jahreszeitlichen Bestimmung des Sterbealters	(H. Kierdorf, Köln)	<->
30. Herbivoren-Osteophagie	(R.-D. Kahlke, Weimar)	**
31. Rodentier-Nagespuren	(L. Maul, Weimar)	**
32. Paläopathologie	(U. Kierdorf, Köln)	c)
33. Paläotemperaturbestimmung an Equiden-Resten	(E. Stephan, H.-P. Uerpmann u. B. Cramer, Tübingen)	**
34. Paläoökologie	(R.-D. Kahlke, Weimar)	* **
35. Stratigraphie	(R.-D. Kahlke, Weimar)	* **
36. Präparation und Konservierung	(J.-A. Keiler, Weimar)	**

* Ergebnisse in Teil 1 der Untermaßfeld-Monographie [R.-D. Kahlke (Hrsg.) 1997]

** Ergebnisse in den vorliegenden Teilen 2 und 3 der Untermaßfeld-Monographie

<-> Materialbasis führte nicht zu Ergebnissen

a) H.-D. Kahlke 1995

b) R.-D. Kahlke 1999

c) R.-D. Kahlke u. Kierdorf 1997

Zwischenergebnisse und erste projektübergreifende Betrachtungen wurden auf dem V. Internationalen Paläontologischen Kolloquium »Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen – Zur biostratigraphischen Korrelation unterpleistozäner Fundstellen im europäisch-asiatischen Raume« vom 1. bis 7. September 1985 in Weimar, außerdem in Form weiterer Vorträge und erster Publikationen sowie verschiedener Fachexkursionen und Sonderausstellungen vorgestellt (detailliert in R.-D. Kahlke 1997a, 2001a). Ausgewählte Beiträge des V. Paläontologischen Kolloquiums zu Vertebratenfundstellen des eurasischen Unterpleistozäns bzw. zu Tiergruppen, die auch in der Untermaßfelder Fauna vertreten sind, wurden als Themenband innerhalb der Schriftenreihe »Quartärpaläontologie« veröffentlicht [H.-D. Kahlke (Hrsg.) 1990a].

Untermaßfeld dokumentiert in bislang einzigartiger Weise eine entwicklungsgeschichtlich wesentliche Phase der Umwandlung spätestvillafrankischer zu moderneren frühmittelpleistozänen Faunen Europas. Die Fundstelle zeichnet sich durch eine Reihe von Aspekten aus, die auch zukünftige Ausgrabungen sinnvoll erscheinen lassen. So darf nach dem bisher bekannten Verteilungsmuster der Fossilfunde (vgl. Abschn. 4.3.) auch für verbliebene Teile der fluviatilen Abfolge mit aufschlußreichen Skelettresten in entsprechend guter Erhaltungsqualität gerechnet werden. Ergänzungen des bisherigen Materials wären insbesondere für folgende Fundgruppen wünschenswert: Schädel sowie Gebisse adulter Hippopotamiden, Rhinocerotiden, Equiden und Elephantiden, vollständige Geweihe aller nachgewiesenen Cervidenarten, Reh- und Elchreste generell, postcraniale Skelettelemente einiger Feliden, Belege kleiner Carnivoren sowie Primaten-Reste.

Auch die grabungstechnischen Rahmenbedingungen der Fundstelle, insbesondere die bislang weitgehend problemlose Erreichbarkeit der fossilführenden Sande, ihre gute Standfestigkeit sowie der durch Karbonatimprägung zumeist sehr gute Erhaltungszustand der Fossilien müssen als vergleichsweise ideal bezeichnet werden.

Nachdem die wesentlichen Erstbearbeitungen zur Komplexfundstelle Untermaßfeld nunmehr abgeschlossen sind, bietet sich die Zusammenschau der vorliegenden Ergebnisse sowie eine Synthese zum Entstehungsmodell der Fossilagerstätte, zu den rekonstruierbaren ökologischen Parametern einschließlich des Landschaftsbildes sowie zur stratigraphischen Stellung der geborgenen Fauna an. Neue Funde und Forschungen werden in Zukunft Präzisierungen ermöglichen.

2. Geologie und Paläomagnetik

Regionalgeologisch ist das mittlere Werratal mit der Fundstelle Untermaßfeld dem Südwestthüringischen Triasgebiet als Teil der Süddeutschen Scholle zuzuordnen (Kästner et al. 1995). Neben herzynisch streichenden Störungen saxonischen Alters, die von der Fränkischen Linie (SW-Randstörung von Thüringer Wald und Thüringisch-Fränkischem Schiefergebirge) abspalten, treten in Südthüringen auch Brüche rheinischer bis eggischer Richtung auf. Posthumitätsbeziehungen zwischen einem präquartären Störungsmuster und dem Umbiegen der Werra bei Untermaßfeld aus der E/W- in die S/N-Richtung (vgl. Abb. 26) sind nicht auszuschließen.

Der östliche Talhang der Werra schneidet bei Untermaßfeld in triassische Gesteinsabfolgen ein. Unterhalb der Fundstelle werden über Horizonten der Unteren Trias (Oberer Buntsandstein: Myophorien-Folge) mitteltriassische Karbonate (Unterer Muschelkalk: Unterer und Mittlerer Wellenkalk mit Oolith-Zone = μ_{u1} , μ_{u100} , μ_{u2}) aufgeschlossen. Oberhalb der Fundstelle folgt in normaler Ausbildung die gesamte übrige Sequenz des Unteren Muschelkalkes (μ_{u2} - μ_{u3x}) bis hin zu den *orbicularis*-Schichten (mm).

Die lithostratigraphische Gliederung des vielfach subrosiv verstellten Quartärs im Werratal basiert in der Hauptsache auf geomorphologischen, quartärgeologischen und sedimentologischen Analysen der verfügbaren Formen und Aufschlüsse zwischen Schwallungen und Neustädt (Ellenberg 1968). Im unmittelbar Liegenden der Grabungsstelle setzt das Pleistozän-Profil bei ca. 359 m über N.N., d.h. in 69 m relativer Höhe über der Rezentau, mit 7-8 m mächtigen Jüngeren Zersatzgroschottern ein, die nach dem Schema der Terrassenabfolge des mittleren Werratals (Ellenberg u. R.-D. Kahlke 1997, 31 ff.) eburonisch sedimentiert wurden. Ihre tiefgründige chemische und damit fossilzerstörende Verwitterung erfolgte während des vorwiegend wärmegeprägten Waals (vgl. auch Abschn 7.1.).

Überlagert werden die Zersatzgroschotter von einem in der näheren Fundstellenumgebung bis zu 2 m mächtigen, makroskopisch bislang fossilfreien tonig-schluffigen Auesediment unsicherer stratigraphischer Stellung. In normaler Abfolge schließen sich die durch die Grabungsarbeiten angeschnittenen fluviatilen Sande an.

In der Sand- bzw. Deponiegrube unmittelbar nördlich der Grabungsfläche sowie an der Fundstelle selbst bildet eine 2,5-8,0 m mächtige bunte Wechselfolge von Fein- bis Mittelsanden den Hauptanteil fluviatiler Ablagerungen. Diese als Untere Fluviatile Sande bezeichnete Serie wird durch ihre lithologischen Merkmale als Hochflutsediment (flood plain deposit) ausgewiesen (Ellenberg u. R.-D. Kahlke 1997, 37 ff., 57). Die Fließgeschwindigkeiten des sedimentierenden Gewässers können mit 0,4-0,5 m/s angegeben werden. Unterschiedliche Mächtigkeiten der einzelnen Lagen sowie eine Zunahme der mittleren Korngröße mit der jeweiligen Mächtigkeit belegen energiereichere bzw. -ärmere Überflutungssituationen. Verschiedentlich durchschneiden schräggeschichtete (festoon cross bedded) Rinnenfüllungen kleinerer Dimension die Sande. Aus mehreren Sandlagen unter- und oberhalb eines über weite Flächen nachweisbaren Schluffhorizontes wurden Knochenfunde in überwiegend sehr guten substanziellen Erhaltungszuständen geborgen.

Als Füllung einer bis zu 4,0 m in die Unteren Fluviatilen Sande eingetieften Erosionsrinne, die etwa parallel zum heutigen Flußlauf steicht, bilden Obere Fluviatile Sande das hauptsächliche Knochenlager. Im nordwestlichen Fundstellenbereich durchschneidet die Erosionsrinne unter dem Niveau des

Hauptplanums sowohl das liegende Auesediment als auch die obersten Dezimeter der Zersatzgrob-schotter (R.-D. Kahlke 2001b, 437ff.). Hier bildete sich im Rinnentiefsten eine sandig-kiesige und mit Knochenresten durchsetzte Aufarbeitungszone. Der bis zu 3,0m mächtige untere Teil der Oberen Fluviatilen Sande wird von eben-horizontaleschichteten, rotbraunen, feinsandigen Mittelsanden gebildet. Granulometrische Untersuchungen belegen ein fluviatiles Sedimentationsmilieu bei abnehmender Wassertiefe und größerer Entfernung zum Stromstrich, d.h. in Ufernähe. Im basalen Teil dieser Rin-nenfüllung wurden generell die höchsten Konzentrationen fossiler Skelettelemente (bis > 100 Funde/m²) registriert.

Eine durchschnittlich 0,15m starke Lage braunen schluffigen Sandes trennt den nur im westlichen bis südwestlichen (talseitigen) Bereich der Grabungsstelle überlieferten oberen Teil der Oberen Fluviatilen Sande ab. Das sogenannte »Schluffband« förderte als Wasserstauer entsprechende Bodenbewegungen im Hangenden, schützte aber gleichzeitig den unmittelbar liegenden unteren Teil der Oberen Sande sowie dessen Fossilführung gegen Solifluktion (Standardprofile und Blockbild bei R.-D. Kahlke 2001b, Abb. 7, 8). Das primäre Schichtungsgefüge der bis zu 2,0m mächtigen und bisher fossilfreien bunten Mittel-sande des oberen Abschnittes der Oberen Fluviatilen Sande wurde solifluidal zu schlierigen Sediment-körpern aufgelöst.

Im Süden der Grabungsfläche verzahnt der fossilreiche untere Abschnitt der Oberen Fluviatilen Sande mit einem bis 1,0m Mächtigkeit aufgeschlossenen grobklastischen Hangschuttfächer. Dieser aus karbo-natischem und tonig-schluffigem Erosionsmaterial des Muschelkalkhangs aufgebaute Sedimentkörper beeinflusste als akkumulierender Faktor die Strömungsverhältnisse zur Zeit der Ablagerung der fluvia-tilen Serie im Raum der heutigen Fundstelle (vgl. Abschn. 5.1.). Im leeseitigen (nördlichen) Marginalbe-reich des Fächers setzt die Zone der Knochenanreicherungen ein. Charakteristisch für das Gesamtbild des fossilführenden Abschnittes der Oberen Fluviatilen Sande sind fahnenartige Muschelkalk-Schuttla-gen sowie verschiedentlich größere Einzelgerölle aus den oberhalb der Fundstelle anstehenden Leit-bänken (Terebratulazone = μ_{2t} , Schaumkalkzone = μ_{3x}). Das Material dürfte sowohl aus dem Hang-schuttfächer erodiert als auch direkt vom Talhang eingetragen worden sein.

Fluviatile Sande sowie der in sie eingeschobene Hangschuttfächer werden im gesamten Aufschlußgebiet von 1,0-2,0m mächtigem Gehängelehm überdeckt. Dieser enthält ebenfalls talwärts auskeilende Mu-schelkalk-Schuttlagen.

In der nördlich der Grabungsfläche gelegenen Sand- bzw. Deponiegrube fallen die Quartärsedimente als Folge neotektonischer Bewegungen im Vorfeld der Marisfelder Störungszone flach nach SW ein. Inner-halb der durch die Grabungsarbeiten angeschnittenen Schichtenfolge (Auesediment bis Obere Fluviati-le Sande) nimmt das SW-Fallen von NE nach SW deutlich zu (Maximalwert 130/20 SW). Vorhandene Verwerfungen von z.T. bis zu 0,4m Sprunghöhe überbrücken Zonen besonderer Beanspruchung. Pla-stische Sedimentdeformationen, die sich auch auf umfangreichere Knochenkomplexe bzw. größere Ske-lettelemente auswirkten (vgl. Abschn. 4.2.), wurden insbesondere an der hangseitigen (nordöstlichen) Rinnenflanke beobachtet. Vereinzelt treten in den Unteren Fluviatilen Sanden sowohl der Sandgrube als auch der Fundstelle subrosiv bedingte wannenartige Senkungsstrukturen von einigen Metern Durch-messer bzw. kleinerdimensionierte Einsturztrichter auf. Entsprechend vorgeprägte Hohlräume dürften hauptsächlich durch Ablagungen im Röt-Salinar verursacht sein.

Anhand von 85 auf ihren Magnetisierungszustand untersuchten Lockersedimentproben aus den Jünge-ren Zersatzgrob-schottern (Aufschluß Mittlerer Tonkopf 0,8km nördlich der Grabungsstelle) sowie aus Unteren und Oberen Fluviatilen Sanden (Sandgrube, Grabungsstelle) ergibt sich nach Wiegank (1997) folgender Gesamtbefund zur paläomagnetischen Situation:

Sowohl der Jüngere Zersatzgrob-schotter im Liegenden der sandigen Abfolge als auch basaler und mitt-lerer Teil der Unteren Fluviatilen Sande zeigen primär reverse Magnetisierung. Der fossilführende obere Teil der Unteren Fluviatilen Sande (Hochflutsedimente) sowie der fossilreiche untere Abschnitt der Oberen Fluviatilen Sande (Rinnenfüllung) sind dagegen normal magnetisiert (vgl. auch Schema in R.-D. Kahlke 1995a, Fig. 13, 1999, Fig. 1).

3. Paläontologie

3.1. Flora

Bestimmbare Makroreste einer fossilen Flora liegen von Untermaßfeld bisher nicht vor. Lediglich im Inneren sowie auf den Oberflächen der geborgenen Carnivoren-Koprolithen (s.u.) finden sich verschiedentlich pflanzliche Abdrücke. In einem Fall konnte hier das Fragment der Blattspreite eines Hartgrases erkannt werden (Keiler 2001b, 695, Taf. 131, 1-2).

Im knochenführenden oberen Abschnitt der Unteren Fluvialen Sande wurden vereinzelt schmitzen- bis linsenartige Anreicherungen von kohligem Partikeln (Xylit) festgestellt. Die max. 10mm mächtigen Einlagerungen überdecken Flächen von einigen dm². Mit hoher Wahrscheinlichkeit handelt es sich dabei um Reste von Pflanzenteilen (Blätter, Nadeln, Borke, Zweige etc.), die an bestimmten Stellen zusammengespielt und relativ schnell von Sediment abgedeckt wurden. In der Rinnenfüllung kommen regelmäßig mm-große Xylitfittern vor, deren Menge innerhalb der Knochenkonzentrationen deutlich zunimmt. Hier dürften sich ebenfalls Reste einer ehemaligen Auevegetation (Borke, Äste, Stäucher etc.) erhalten haben.

Durch pflanzliches Wurzelwerk verursachte Ätzspuren auf den Oberflächen nicht weniger Knochen (vgl. R.-D. Kahlke 1997b, Taf. XVII, 9) weisen außerdem auf die Existenz einer Vegetationsdecke nach Sedimentüberdeckung der Funde hin. Haarwurzeln durchdrangen auch im Sediment eingebettete Koprolithen, wie elektronenmikroskopische Aufnahmen entsprechender Wurzelröhren zeigen (Keiler 2001b, 695 f., Taf. 131, 3-4).

3.2. Fauna

Das Spektrum der fossilen Faunenreste von Untermaßfeld umfaßt nach derzeitiger Kenntnis folgende Taxa (Stand 31. März 1998):

Klasse: Gastropoda

Ordnung: Mesogastropoda

- Valvata cristata* O. F. Müller, 1774
- Bithynia leachi* (Sheppard, 1823)
- Belgrandia germanica* (Clessin, 1882)
- ? *Pomatias* sp.
- Acicula polita* (Hartmann, 1870)

Ordnung: Basommatophora

- Lymnaea peregra* (O. F. Müller, 1774)
- Lymnaea truncatula* (O. F. Müller, 1774)
- Planorbis planorbis* (Linnaeus, 1758)
- Anisus leucostoma* (Millet, 1813)
- Bathyomphalus contortus* (Linnaeus, 1758)
- Carychium minimum* O. F. Müller, 1774

Ordnung: Stylommatophora

- Succinea oblonga* Draparnaud, 1801
- Catinella arenaria* (Bouchard-Chantreaux, 1837)
- Cochlicopa lubricella* (Porro, 1837)
- Granaria* cf. *frumentum* (Draparnaud, 1801)
- Pupilla muscorum* (Linnaeus, 1758)
- Vallonia pulchella* (O. F. Müller, 1774)
- Vallonia costata* (O. F. Müller, 1774)
- Clausilia dubia* Draparnaud, 1805
- Clausiliidae indet.

Cecilioides acicula (O. F. Müller, 1774)
Discus ruderatus (Férussac, 1821)
Nesovitrea hammonis (Ström, 1756)
Zonitidae indet.
Limacidae indet.
Euconulus fulvus (O. F. Müller, 1774)
Bradybaena fruticum (O. F. Müller, 1774) cf.
Helicella sp. indet.
Helicopsis sp. indet.
Trichia hispida (Linnaeus, 1758)
Trichia sp. indet.
Helicigona lapicida (Linnaeus, 1758)
Cepaea cf. *nemoralis* (Linnaeus, 1758)
Helicidae indet. (1)
Helicidae indet. (2)
Helicidae indet. (3)

Klasse: Osteichthyes

Ordnung: Esociformes

Esox lucius Linnaeus, 1758

Ordnung: Cypriniformes

aff. *Gobio* sp.

Scardinius sp.

Klasse: Amphibia

Ordnung: Urodela

Triturus cf. *cristatus* (Laurenti, 1768)

Triturus cf. *vulgaris* (Linnaeus, 1758)

Ordnung: Anura

Bufo cf. *bufo* (Linnaeus, 1758)

Bufo cf. *viridis* Laurenti, 1768

Hyla cf. *arborea* (Linnaeus, 1758)

Rana cf. *arvalis* Nilsson, 1842

Rana cf. *dalmatina* Bonaparte, 1840

Klasse: Reptilia

Ordnung: Squamata

Chalcides sp.

Eublepharis sp.

Ordnung: Testudinata

Emydini gen. et sp. indet.

Klasse: Aves

Ordnung: Anseriformes

Cygnus sp. (cf. *olor* Gmelin, 1788)

Anser sp. (aff. *subanser* Jánossy, 1983)

Ordnung: Accipitriformes
Haliaeetus sp. (aff. *brevipes* Jánossy, 1983)

Ordnung: Galliformes
Francolinus (*Lambrechtia*) *capeki* (Lambrecht, 1933)

Ordnung: Passeriformes
Turdus sp. (aff. *philomelos* Brehm, 1831)
Corvus sp. (aff. *janossyi* Mourer-Chauviré, 1975)
Garrulus aff. *glandarius* (Linnaeus, 1758)

Klasse: Mammalia

Ordnung: Artiodactyla
Bison menneri Sher, 1997
Capreolus cusanoides n. sp., H.-D. Kahlke (Teil 2 dieser Monographie)
Alces carnutorum (Laugel, 1862)
Cervus s. l. *nestii vallonnetensis* de Lumley, Kahlke, Moigne et Moullé, 1988
Eucladoceros giulii Kahlke, 1997
Hippopotamus amphibius antiquus Desmarest, 1822
Sus scrofa priscus Goldfuss, 1823

Ordnung: Perissodactyla
Stephanorhinus etruscus (Falconer, 1859)
Equus wuesti n. sp., Musil (Teil 2 dieser Monographie)
Equus sp.

Ordnung: Proboscidea
Mammuthus trogontherii trogontherii (Pohlig, 1885)²

Ordnung: Carnivora
Panthera onca gombaszoegensis (Kretzoi, 1938)
Acinonyx pardinensis pleistocaenicus (Zdansky, 1925)
Puma pardoides (Owen, 1846)
Lynx issiodorensis (Croizet et Jobert, 1828) ssp. ex aff. *spelaeus* (Boule, 1906)
Megantereon cultridens adroveri Pons Moyá, 1987
Homotherium crenatidens (Weithofer 1898) ssp.
Pachycrocuta brevirostris (Aymard, 1846)
Meles hollitzeri Rabeder, 1976
Ursus rodei n. sp., Musil (Teil 2 dieser Monographie)
Canis (*Xenocyon*) *lycaonoides* (Kretzoi, 1938)
Canis mosbachensis Soergel, 1925

Ordnung: Rodentia
Sciurus cf. *whitei* Hinton, 1914

² Nach Dubrovo (2001). Verf. möchte eine Spätform von *Mammuthus meridionalis* (ssp.) nicht gänzlich ausschließen (vgl. Abschn. 7. 2.).

Spermophilus (Urocitellus) ex gr. primigenius (Kormos, 1934) / *polonicus* (Gromov, 1965)
Castor fiber Linnaeus, 1758
Trogontherium cuvieri Fischer von Waldheim, 1809
Hystrix sp.
Glis sackdillingensis (Heller, 1930)
Cricetus cf. runtonensis Newton, 1909
Clethrionomys cf. hintonianus Kretzoi, 1958
Pliomys episcopalis Méhely, 1914
Mimomys savini Hinton, 1910
Mimomys (Cseria) pusillus (Méhely, 1914)
Microtus thenii Malez et Rabeder, 1984
Apodemus cf. sylvaticus (Linnaeus, 1758)

Ordnung: Lagomorpha
 cf. *Lepus* sp.

Ordnung: Primates
Macaca sylvanus indet. (Linnaeus, 1758) ssp. indet.

Ordnung: Insectivora
Erinaceus cf. europaeus Linnaeus, 1758
Talpa cf. europaea Linnaeus, 1758
Talpa cf. minor (Freudentberg, 1914)
Sorex runtonensis (Hinton, 1911)
Sorex (Drepanosorex) ex gr. margaritodon Kormos, 1930 – *savini* Hinton, 1911 (Übergangsform)
Beremendia cf. fissidens (Petényi, 1864)

3.2.1. Gastropoden

Gastropoden-Reste finden sich in der fluviatilen Abfolge von Untermaßfeld nur mäßig häufig. Entsprechend der hohen Sedimentationsrate insbesondere während der Auffüllung der Erosionsrinne dürfte die überwiegende Menge der Gehäusereste post mortem in den Raum der heutigen Fundstelle gelangt sein. Die ausgewertete Fossilassoziaton umfaßt mit 36 Taxa (Krolopp 1997) immerhin ein recht breites, wenn auch für das unterpleistozäne Werratal keinesfalls vollständiges Spektrum. Die acht nachgewiesenen aquatischen Arten repräsentieren nur 4,9% der Gesamtindividuenzahl. 28 terrestrische Formen, deren Gehäuseerhaltung längere Transportwege ausschließt, zeigen einen Materialeintrag aus der näheren Umgebung an. Es überwiegen Bernstein- (*Succinea oblonga*) und Nadelschnecke (*Cecilioides acicula*).

3.2.2. Fische

Die Fischfauna (Rutte 1997) enthält mit Hecht- und Karpfenartigen (Esociformes, Cypriniformes) lediglich einen geringen Teil der für die unterpleistozäne Werra vorauszusetzenden Arten. Mit 33 identifizierten Gebiß- und Skelettresten dominiert der Hecht (*Esox lucius*). Nach M. Böhme (München) (in litt. 16.10.1998) ist *Tinca* sp. unter den von Rutte vorgestellten Funden nicht vertreten. Gegen die Zugehörigkeit eines weiteren Schlundzahnes [IQW 1987/21 979 (Mei. 21 498)] zu *Leuciscus* (Rutte 1997, 79) spricht seine bei occlusaler Ansicht erkennbare, kräftig ausgebildete und nach medial gerichtete »Schneidekante«. Da eine solche unter den rezenten heimischen Karpfen lediglich an den hinteren Schlundzähnen (SZ 1 und SZ 2) des Gründlings ausgebildet ist, bezieht M. Böhme (l. c.) das Stück auf aff. *Gobio* sp. Deutliche Resorptionsspuren an genanntem Fund weisen mit hoher Wahrscheinlichkeit auf natürlichen Zahnwechsel hin, so daß der Fisch zum autochthonen Bestand des Gewässers zu zählen sein dürfte (M. Böhme l. c.). G. Böhme (1997b, 122 ff.) führt von Untermaßfeld außerdem die Rotfeder (*Scardinius* sp.) an.

3.2.3. Amphibien

G. Böhme (1997a) lagen 151 isolierte Amphibien-Reste zur Untersuchung vor. Einige wenige Nachweise von Schwanzlurchen (Urodela) können mit Vorbehalt auf Kamm- (*Triturus cf. cristatus*) bzw. Teichmolch (*Triturus cf. vulgaris*) bezogen werden. Die mit 130 identifizierten Funden überwiegenden Froschlurche (Anura) verteilen sich auf Erdkröte (*Bufo cf. bufo*), Wechselkröte (*Bufo cf. viridis*), Laubfrosch (*Hyla cf. arborea*), Moorfrosch (*Rana cf. arvalis*) und Springfrosch (*Rana cf. dalmatina*).

3.2.4. Reptilien

Als einziger derzeit verfügbarer Reptiliennachweis liegt das Zungenbeinfragment einer Sumpfschildkröte (Emydini) vor (Maul 1997). Weitere, bereits während der 80er Jahre ausgelesene Funde müssen nach einer Ausleihe als verschollen gelten. Tatarinov (Moskau) hatte sie 1985 in einem Tagungsbeitrag vorgestellt. U. a. waren als Exoten ein Walzenskink (*Chalcides* sp.) sowie ein Krallengecko (*Eublepharis* sp.) identifiziert worden (vgl. Vortragsreferat in Sher 1986, 139-140). In Zukunft wird sich eine Durchsicht neu gewonnener Kleinvertebratenreste erforderlich machen, um die innerhalb der Reptilienfauna bestehende Lücke zu schließen.

3.2.5. Vögel

Den taphonomischen Verhältnissen einer fluviatilen Fossilagerstätte entsprechend spiegeln die relativ spärlichen Vogelfunde von Untermaßfeld nur einen geringen, wenn auch nicht untypischen Teil der zu vermutenden Avifauna wider. Unter etwa 60 vorhandenen Resten sind insgesamt 40 Stücke Gänse- (Anseriformes), Greif- (Accipitriformes), Hühner- (Galliformes) und größeren Sperlingsvögeln (Passeriformes) zuzuweisen (Jánossy 1997). Jeweils Einzelstücke belegen Höckerschwan [*Cygnus* sp. (cf. *olor*)], eine große Gänseart [*Anser* sp. (aff. *subanser*)] sowie den Seeadler [*Haliaeetus* sp. (aff. *brevipes*)]. Besonderes stratigraphisches und biogeographisches Interesse kommt dem bislang westlichsten Fund eines unterpleistozänen Frankolins [*Francolinus (Lambrechtia) capeki*] in Europa zu. Wiederum mit nur einem Knochenrest ist die Drossel [*Turdus* sp. (aff. *philomelos*)] vertreten. Von einem Rabenvogel in der Größe zwischen Aas-/Saatkrähe und Kolkrahen [*Corvus* sp. (aff. *janossyi*)] konnten dagegen mehrere, teilweise individuell zusammengehörige Skelettelemente geborgen werden. Zwei Funde weisen außerdem den Eichelhäher (*Garrulus* aff. *glandarius*) nach.

3.2.6. Säugetiere

Besondere Aufmerksamkeit wurde der Untermaßfelder Säugetierfauna gewidmet. Für die Untersuchung der Boviden waren mehr als 1000 Fundstücke verfügbar, die sämtlich einer *Bison*-Art zuzuordnen sind (Abb. 1). Das morphologisch homogene Fundmaterial läßt einen ausgeprägten Sexualdimorphismus erkennen. Die von Sher (1997) als neue Art *Bison menneri* benannte Form gestaltet sich groß und langbeinig, jedoch im Vergleich mit stratigraphisch jüngeren Gattungsvertretern recht grazil. Nach derzeitiger Kenntnis war *Bison menneri* der früheste Vertreter echter Bisons (Subgenus *Bison*) in Eurasien. Einige ältere, kleinere und leichtere Formen anderer Fundstellen Eurasiens (Siwalik-Serie, Nihewan, Taman-Halbinsel, Pirro Nord etc.) sind der *Eobison*-Gruppe (Subgenus oder Genus) zuzuordnen (Sher 1997, 175).

Neben den im Untermaßfelder Fossilmaterial häufig auftretenden Boviden-Resten wurde auch Cerviden-Material sehr zahlreich überliefert. Vier Arten in sehr unterschiedlicher Fundmenge sind bisher belegt (H.-D. Kahlke 1997, 2001a). Zunächst repräsentieren eine schädelechte Geweihstange, Ober- und Unterkieferzahnreihen sowie wenige posteraniale Elemente eine frühe Rehform, die als neue Art (*Capreolus cusanoides*) beschrieben wurde (H.-D. Kahlke 2001a). Morphologisch wie metrisch vermittelt die Form zwischen dem ruscinisch/untervillafrankischen *Procapreolus cusanus* und dem frühmittelpleistozänen *Capreolus suessenbornensis*.

Die Körpergröße der ebenfalls nur spärlich nachgewiesenen Elche reicht an die Untergrenze der Variationsbreite von *Alces latifrons* aus dem frühen Mittelpleistozän heran. Allerdings weist die Untermaßfelder Form einen deutlich grazileren Skelettbau auf (H.-D. Kahlke 1997, 184-195). Zu dem von H.-D.



Abb. 1 *Bison menneri*, Untermaßfeld³. Jungtierschädel und Mandibel mit Milchgebiß IQW 1993/24343 (Mei. 23872). M = ca. 1:4 (Foto: T. Korn).

Kahlke (1995a) aus Untermaßfeld bekannt gegebenen linken Mandibelast gesellte sich während der Grabungskampagne 1995 ein weiteres linkes Unterkieferfragment mit P₃-M₃ geringfügig stärkerer Dimension (H.-D. Kahlke 2001a). Unter dem Namen *Alces carnutorum* geführt liegen also Belege eines noch wenig bekannten Evolutionsstadiums der Elche vor, das zwischen dem villafrankischen *Alces gallicus* und dem jüngeren *A. latifrons* vermittelt.

Recht häufig ist in Untermaßfeld ein kleinerer Cervide durch Geweihfragmente, Schädel- und postcraniale Funde vertreten. Unter 47 im Gesamtmaterial nachweisbaren Individuen (MNI in Tab. 5) ließen sich nach Geweihresten zumindest 19 adulte männliche Tiere ermitteln (H.-D. Kahlke 2001a, 474f.). Drei inzwischen vorliegende vollständigerer Geweihfunde zeigen die »Sechserstufe«. Die von H.-D. Kahlke (1997) in offener generischer Zuordnung als *Cervus* s. l. *nestii vallonnetensis* geführte Form ist einem villafrankisch-epivillafrankischen Formenkreis offenbar mediterraner Herkunft zuzuordnen, der in Anlehnung an Azzaroli (1992) häufig unter der Gattungsbezeichnung *Pseudodama* geführt wird. Pfeiffer (1999) begründete in jüngerer Zeit die Zugehörigkeit betreffender unter- bis frühmittelpleistozäner Formen zur Gattung *Dama*. In diesem Sinne werden frühe Damhirsche ohne Schaufelgeweih von ihr als *Dama* (*Pseudodama*) subgenerisch vereinigt und der spätmittelpleistozänen- bis rezenten Damhirschgruppe mit Stangenverbreiterung oder Palmation (Subgenus *Dama*) gegenübergestellt. Ein innerhalb der spätvillafrankischen *nestii*-»Populationen« Italiens festgestellter Trend zur relativen Verkürzung der Prämolarenreihen findet seine Fortsetzung in den stratigraphisch jüngeren Funden von Untermaßfeld. Diese Tatsache sowie seine sehr tiefstehende Basalprosse kennzeichnen den »kleinen Hirsch« von Untermaßfeld als späten Vertreter des *nestii*-Formenkreises. Weitgehende morphologische Übereinstimmungen ergeben sich mit Funden aus der Grotte du Vallonet (Alpes-Maritimes) (H.-D. Kahlke in Lumley et al. 1988, 483-484).

Letztendlich tritt in der Faunengemeinschaft von Untermaßfeld als sehr häufiges Element noch ein großer Hirsch auf, der ebenfalls als später Vertreter einer aus dem Villafranchium überkommenen Gruppe anzusehen ist. Ähnlich wie bei *Bison menneri* standen für seine Untersuchung knapp 1000 Funde, darunter aber nur relativ wenige Schädelreste (z.B. Abb. 2) und z.T. erkennbar schädelechte Geweih-

³ Abb. 1-7 zeigen Neufunde, die erst nach Abschluß der Einzelbearbeitungen verfügbar waren.

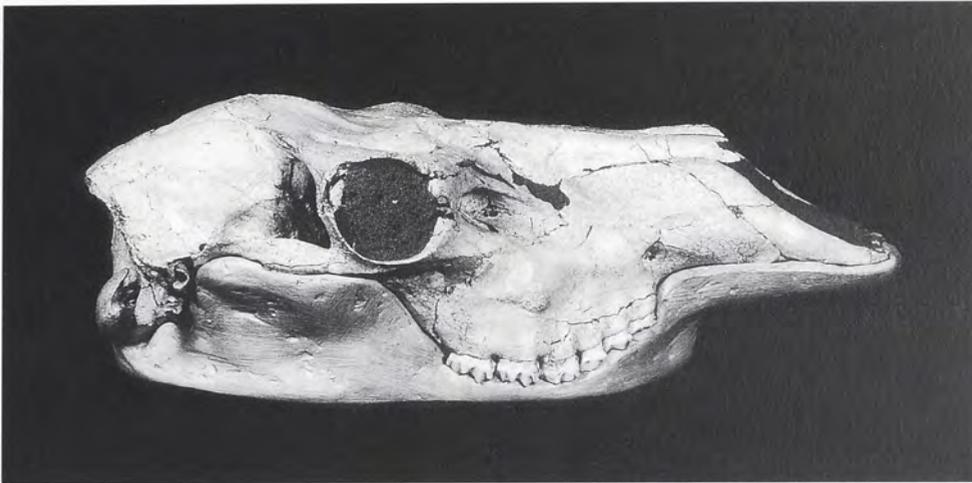


Abb. 2 *Eucladoceros giulii*, Untermaßfeld. Weiblicher Schädel mit definitivem Gebiß IQW 1992/23910 (Mei. 23439). M = ca. 1:4 (Foto: T. Korn).

fragmente zur Verfügung. Letztere weisen die für *Eucladoceros* typischen Merkmale auf. Vollständigere Funde reifer Geweihe fehlen, lediglich der geweihtragende Schädel eines juvenilen Individuums wurde geborgen (H.-D. Kahlke 2001a). Der große und hochbeinige Cervide wurde als neue Art *Eucladoceros giulii* beschrieben (H.-D. Kahlke 1997).

Das reichlich geborgene Hippopotamiden - Material von Untermaßfeld gestattet erstmals eine Beschreibung und osteometrische Fixierung nahezu jeden postcranialen Skelettelementes (zumeist Serien) einer *Hippopotamus*-»Population« des europäischen Unterpleistozäns (R.-D. Kahlke 1997b). Zu den bereits vorhandenen Schädel- und Gebißresten juveniler Individuen (mit Milchbezahnung) gesellte sich 1989 ergänzend der in mehrere Teile zerlegt aufgefundene Schädel eines Adultus. Die Anordnung der Gesichtsschädelknochen sowie der nachweislich vollständige Abschluß der Incisivenreduktion zum tetraprotodonten Mandibulargebiß (R.-D. Kahlke 1985a) ordnen die Funde in den *amphibius*-Kreis des Afrikanisch-Europäischen *Hippopotamus*-Zweiges (R.-D. Kahlke 1990) ein. Einer Abtrennung von der Rezentform wird subspezifischer Rang zugestanden, so daß der Name *Hippopotamus amphibius antiquus* als gültig anzusehen ist. Progressivmerkmale des Schädelbaues weisen allerdings auf eine im Vergleich zum obervillafrankischen Lectotypus aus Figline (Oberes Valdarno) evoluiertere Form hin (R.-D. Kahlke 2001 c). Die morphologischen Verhältnisse stratigraphisch jüngerer Schädel (*H. tiberinus* sensu Mazza 1991) wurden in Untermaßfeld aber nicht erreicht.

Die Fundstelle Untermaßfeld lieferte nur vergleichsweise wenige Reste von Suiden, darunter einen juvenilen Schädel mit zugehöriger Mandibel. Zusätzlich zu den von Guérin u. Faure (1997) beschriebenen Stücken konnte in jüngerer Zeit ein Atlaswirbel [IQW 1984/20212 (Mei. 19732)] identifiziert werden. Das Material ist einer für das späte Unterpleistozän charakteristischen großen Form, *Sus scrofa pristinus*, zuzuordnen. Ihre Molaren gestalten sich weniger kompliziert, als die stratigraphisch jüngerer Gattungsvertreter.

In größerer Menge wurden Rhinocerotiden - Reste geborgen. Die Bearbeitung stützt sich auf etwa 650 Stücke (H.-D. Kahlke 2001b). Zusätzlich stellen sich regelmäßig Neufunde ein (Abb. 3). Morphologisch und metrisch vermittelt die Untermaßfelder Form innerhalb der *Stephanorhinus etruscus*-Entwicklungslinie zwischen dem obervillafrankischen Typusmaterial des Oberen Valdarno und stratigraphisch jüngeren Vertretern. Von den Funden des Oberen Villafranchiums Südeuropas bis hin zu den späteren, dem »präglazialen« Frühmittelpleistozän angehörenden Fundkomplexen Mitteleuropas dokumentiert sich eine kontinuierliche Größenzunahme der Tiere, die besonders deutlich in den jüngsten

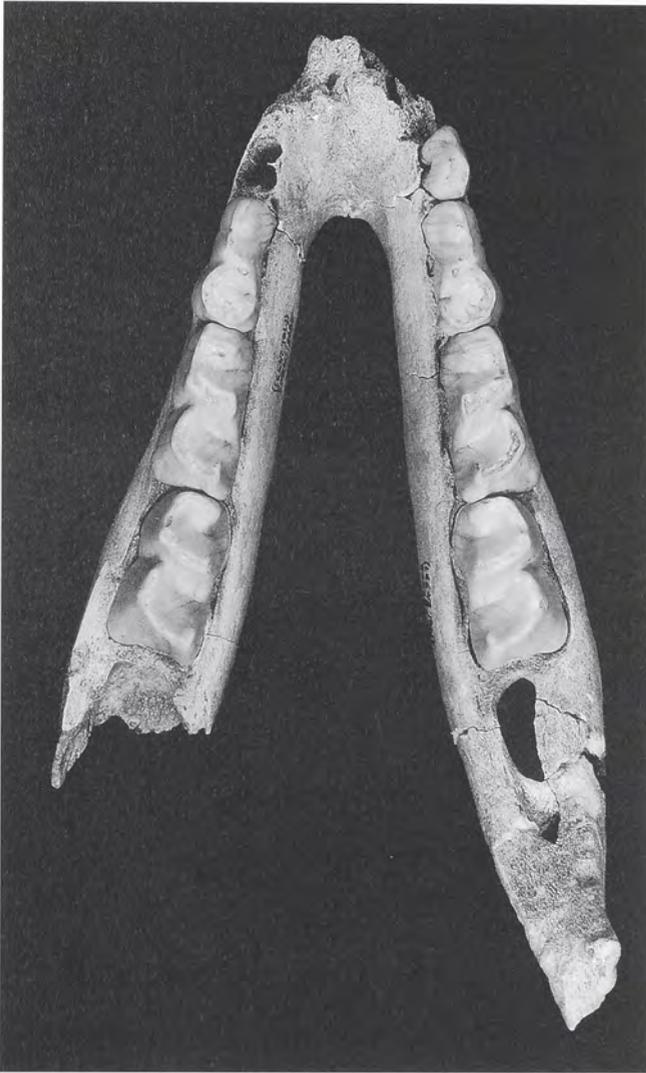


Abb. 3 *Stephanorhinus etruscus*, Untermaßfeld. Unterkiefer eines Jungtieres mit dM₂-dM₄ sin. und dM₁-dM₄ dex. IQW 1995/24802 (Mei. 24331). – M = ca. 1:2 (Foto: T. Korn).

nördlichen Populationen (z.B. von Süßenborn) hervortritt. Basierend auf entsprechenden Größenunterschieden ist eine subspezifische Trennung villafrankischer und frühmittelpleistozäner Vertreter des *Stephanorhinus etruscus* zunächst problemlos zu begründen (*S. etruscus etruscus* und *S. etruscus hundsheimensis* = *S. etruscus brachycephalus*). Eine diesbezügliche Zuordnung des nach Form und Körpergröße intermediären Entwicklungsstadiums von Untermaßfeld bereitet allerdings Probleme. Auf seine Einordnung in eine der bestehenden Subspezies, aber auch auf die Benennung einer »neuen« Unterart wurde verzichtet.

Reste von Equiden liegen aus der Untermaßfelder Fauna nur mäßig häufig vor. Etwa 180 Stücke, überwiegend postcraniale Skelettelemente und nur wenige Gebißreste, konnten in die Bearbeitung einbezogen werden (Musil 2001a). Einige noch unberücksichtigte Neufunde lieferte insbesondere die Grabungskampagne 1996. Nach bisheriger Kenntnis waren alle Stücke auf nur eine Art mittlerer Größe zu beziehen. Damit wich Untermaßfeld von der Mehrheit villafrankischer bis frühestmittelpleistozäner Fundstellen Eurasiens ab, die in der Regel jeweils Sympatrien zweier stenonider Equidenformen unterschiedlicher Körpergröße belegen (vgl. Forstén 1988, 24-25). In jüngster Zeit (Juli 1999) konnte V. Eisenmann (Paris) anhand eines Einzelstückes für Untermaßfeld eine weitere, relativ kräftig gebaute



Abb. 4 *Mammuthus*, Untermaßfeld. Jungtierschädel mit dm^2 - dm^3 sin. et dex. IQW 1996/25646 (Mei. 25175), in-situ-Präparat. – M = ca. 1:4 (Foto: T. Korn).

Equidenart nachweisen (Eisenmann, in Vorbereitung). Morphologisch abgeleiteter als vergleichbare villafrankische Equiden repräsentiert die bereits beschriebene Untermaßfelder Fossil»population« eine dem stratigraphisch jüngeren *Equus altidens* nahestehende Form (vgl. auch Forstén 1999, 1391). Musil (2001a) beschreibt sie als neue Art *Equus wuesti*.

Im Vergleich zu anderen Säugergruppen lagen zur Bearbeitung nur recht wenige Elefantiden - Reste vor, darunter lediglich ein vollständiger Zahn (dm_4 sin.; Dubrovo 2001). Insbesondere aus der Rinnenfüllung konnten in jüngerer Zeit sporadisch neue, teilweise noch unpräpariert aufbewahrte Skelettreste (u.a. Langknochen) sowie ein deformierter Jungtierschädel mit dm^2 - dm^3 sin. et dex. [IQW 1996/25646 (Mei. 25175)] geborgen werden (Abb. 4). Vor allem nach der Zahnmorphologie sowie nach dem aserialen Bau des rekonstruierten Carpus ordnet Dubrovo das bisherige Material dem Steppenelefanten *Mammuthus trogontherii trogontherii* zu. Für die Körperhöhe eines männlichen Adultus von Untermaßfeld wurden 4,4m, für ein ausgewachsenes weibliches Individuum immerhin noch 3,5m berechnet (Dubrovo 2001).

Die Fossilgemeinschaft von Untermaßfeld zeichnet sich u.a. durch ihr außergewöhnlich reiches Carnivoren-Material aus. Bislang liegen Reste von elf Arten überwiegend mittlerer und höherer Körpermasse in seltener Vollständigkeit vor. Auffallen muß das weitgehende Fehlen kleinerer Raubtiere. So sind Musteliden lediglich durch eine einzige Art (s.u.) und Füchse überhaupt nicht nachgewiesen. Ein Zusammenspiel ökologischer bzw. ethologischer Gegebenheiten mit Prozessen der Fundstellengeneese könnte dieses Phänomen erklären (vgl. Abschn. 5.2., 6.1.).

Feliden sind im Faunenspektrum mit sechs mittelgroßen bzw. großen Arten vertreten. Etwa 25 Funde deuten auf zumindest fünf Individuen eines europäischen Jaguars (*Panthera onca gombaszoegensis*) hin. Das Material unterscheidet sich morphometrisch von der spätmittel- bis obervillafrankischen *P. onca toscana*, paßt sich aber in die Variationsbreite der genannten jüngeren europäischen Unterart ein (Hemmer 2001).

Einem ungewöhnlich großen Geparden aus dem Übergangsfeld *Acinonyx pardinensis/A. jubatus* gehörten ein weitgehend vollständig aufgefundener Schädel mit artikulierter Mandibel sowie inzwischen (März 1998) vier identifizierte Halswirbeln, außerdem die individuell zugehörige rechte Hinterextremität und zwei Metacarpalia an. Seiner morphologischen Nähe zu spätpliozän-/unterpleistozänen Funden aus Nordchina wird mit dem Namen *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus* Rechnung getragen (Hemmer l. c.).

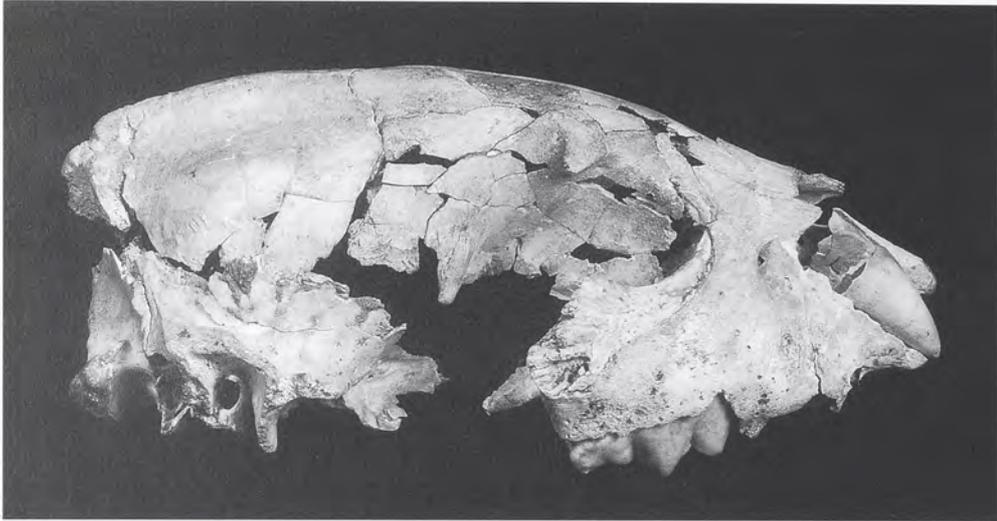


Abb. 5 *Pachycrocuta brevirostris*, Untermaßfeld. Jungtierschädel im Zahnwechsel IQW 1996/25 647 (Mei. 25 176) – M = ca. 1:2 (Foto: T. Korn).

Das Fragment einer Mandibel sowie einige postcraniale Elemente, darunter ein Beckenrest und Langknochen, sind auf zumindest ein Individuum einer leopardengroßen Katze zu beziehen. Hemmer (l. c.) identifizierte diese und weitere, bisher zumeist unter dem Namen *Viretailurus schaubi* geführte europäische Funde als Pumareste (*Puma pardoides*). Für einige asiatische Nachweise hatte auch Sotnikova (1976, 134f.) eine Zuordnung zu *Felis* (*Puma*) vorgenommen. Der Untermaßfelder Puma repräsentiert eine im Vergleich zur rezenten, amerikanischen Form weniger evoluierte Stufe.

Reste des Luchses wurden bisher aus Untermaßfeld nur vereinzelt bekannt. Eine vollständig bezahnte Mandibel, ein weiteres Mandibelfragment sowie ein Humerus deuten eine phylogenetische Stellung der Tiere zwischen Gattungsvertretern des europäischen Obervillafranchiums und des westeuropäischen Mittelpleistozäns an (Hemmer l. c.). Taxonomisch werden die Untermaßfelder Luchse als *Lynx issiodorensis* ssp. ex aff. *spelaeus* behandelt.

Untermaßfeld bildet das nach derzeitiger Kenntnis stratigraphisch jüngste Vorkommen der Dolchzahnkatze *Megantereon* im europäischen Raum. Die mit extrem verkleinerten P³ ausgestattete Form wird von Hemmer (l. c.) als *Megantereon cultridens adroveri* geführt. Sie ist durch Gebißreste zweier Individuen sowie durch ein Humerusfragment dokumentiert.

Als größter Felide tritt in der Untermaßfelder Fauna eine Säbelzahnkatze (*Homotherium crenatidens*) auf. Durch die Koexistenz zweier Morphotypen innerhalb einer Population (*crenatidens*- und *nestianum*-Typ) kann der Sexualdimorphismus hier sicher belegt werden (Hemmer l. c.). Eine nahezu vollständige Mandibel, isolierte Zähne, Atlas und Epistropheus sowie je ein Humerus- und Tibiafragment weisen auf zwei große Kater sowie eine kleinere Katze hin.

Im Fossilmaterial fehlen bislang Nachweise der Wildkatze (*Felis lunensis* bzw. *F. silvestris lunensis*, vgl. Zusammenfassung in Hemmer 1993a, 1104-1105), die sowohl nach der Zeitstellung des Vorkommens als auch nach den ökologischen Gegebenheiten zu erwarten ist (vgl. Abschn. 5.2., 6.).

Knapp 100 Skelettreste aus Untermaßfeld sind dem sehr kräftigen Hyaeniden *Pachycrocuta brevirostris* zuzuordnen. Nach Abschluß der Auswertung verfügbarer Funde (A. Turner 2001) konnte u.a. zusätzlich ein Jungtierschädel fragmentarisch geborgen und rekonstruiert werden [IQW 1996/25 647 (Mei. 25 176)] (Abb. 5). Im Gesamtmaterial dominieren Gebißreste, aber auch postcraniales Material liegt vor. Neben den zahlenmäßig überwiegenden Jungtieren sind mehrere adulte Individuen mit weitgehend vollständiger definitiver Bezahnung belegt. Metrische Vergleiche zeigen die gigantischen Kör-

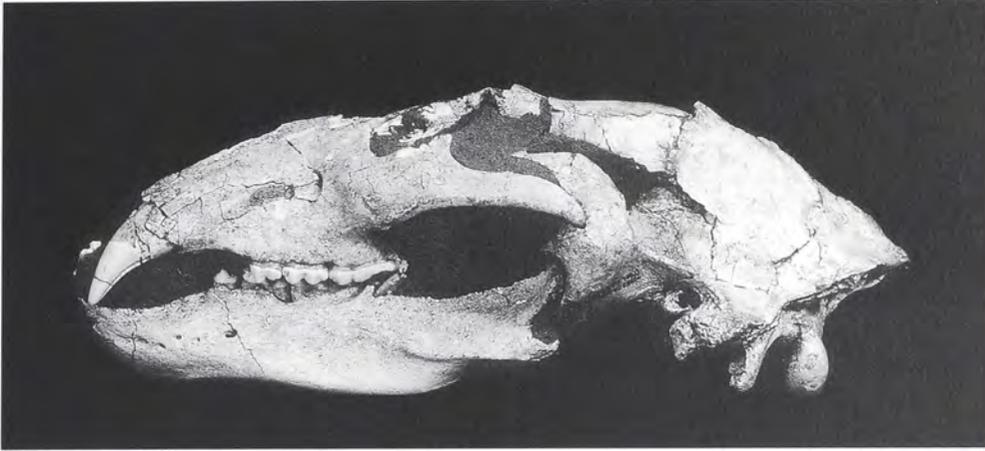


Abb. 6 *Ursus rodei*, Untermaßfeld. Schädel und Mandibel mit definitivem Gebiß IQW 1995/24 844 (Mei. 24 373). – M = ca. 1:4 (Foto: T. Korn).

per- und insbesondere Gebißdimensionen der Art an (vgl. auch A. Turner u. Antón 1996). Häufige Fraßspuren am Knochenmaterial nahezu aller in der Fundstelle vertretenen Großsäugerarten sowie etwa 160 Koprolithen (Stand 1. März 1998) weisen Aktivitäten der Hyänen im Raum der heutigen Fundstelle nach.

Nur drei Fundstücke gehören der Gattung *Meles* als einzigem bisher belegten Musteliden der Untermaßfelder Fauna an. Es handelt sich um Fragmente eines Schädels und eines linken Unterkieferastes, die Wolsan (2001) auf den bisher aus spätunter- bis frühmittelpleistozänen Horizonten bekannten *Meles hollitzeri* bezieht. Ergänzt wird das Material inzwischen durch den individuell zugehörigen M¹ sin. IQW 1994/24 548 (Mei. 24 077).

Mit reichlich 100 Stücken sind Ursiden in ähnlicher Menge wie Hyänen, allerdings in geringerer Individuenzahl (vgl. Tab. 5) vertreten. Dem Bearbeiter (Musil 2001b) lag das Material bis einschließlich Fundjahr 1988 vor. Insgesamt wurden drei Schädel, darunter ein nahezu vollständiges Stück mit artikuliertem Unterkiefer [IQW 1995/24 844 (Mei. 24 373)] geborgen (Abb. 6). Die nach ihrer Anzahl deutlich überrepräsentierten Mandibeläste weisen auf eine Mindestindividuenzahl von neun Tieren beiderlei Geschlechts hin. Am Gebiß treten ausschließlich »arctoide« Merkmale auf, die die »Population« von Untermaßfeld einer nach Musil (2001b) südeuropäisch/(?)nordafrikanischen Bärengruppe zuordnen. Höher evolviert als *Ursus etruscus* erreicht die Untermaßfelder Form das Entwicklungsniveau von *U. arctos* allerdings nicht. Auch postcraniale Elemente, insbesondere die ausgeprägt schlanken Metapodien (vollständigere Neufunde in R.-D. Kahlke u. Kierdorf 1997) trennen den Untermaßfelder Bären von den »spelaeoiden« Formen des *U. deningeri*-Kreises (eurasiatische Bärengruppe sensu Musil) ab. Die somit weitgehend eigenständige Merkmalskombination von Untermaßfeld lehnt sich an *U. etruscus* an und leitet zu dem stratigraphisch jüngeren *U. arctos* über. Sie führte Musil zur Benennung einer neuen Art *Ursus rodei*.

Mehrere individuell zusammengehörige Bärenreste, nämlich ein fragmentarischer Schädel mit artikulierter Mandibel, elf Wirbel (Th 10-14, Lu 1-6) sowie zehn Extremitätenknochen zeigen diffuse idiopathische skelettale Hyperostose in fortgeschrittenem Stadium (R.-D. Kahlke u. Kierdorf 1997).

Typisch für eine Reihe fundreicherer spätunter- bis mittelpleistozäner Säugerlokalitäten der Paläarktis ist die Sympatrie zweier Caniden unterschiedlicher Körpergröße (Sotnikova 1978, Abb. 1, 1988). In Untermaßfeld tritt als großwüchsiger Canide *Canis (Xenocyon) lycaonoides*, als kleinere Form *Canis mosbachensis* auf. Von *C. (Xenocyon) lycaonoides* standen Sotnikova (2001) zwei Oberkiefermolaren, drei z.T. fragmentarische Unterkieferäste sowie ein Humerus zur Verfügung. Durch Identifizierung be-

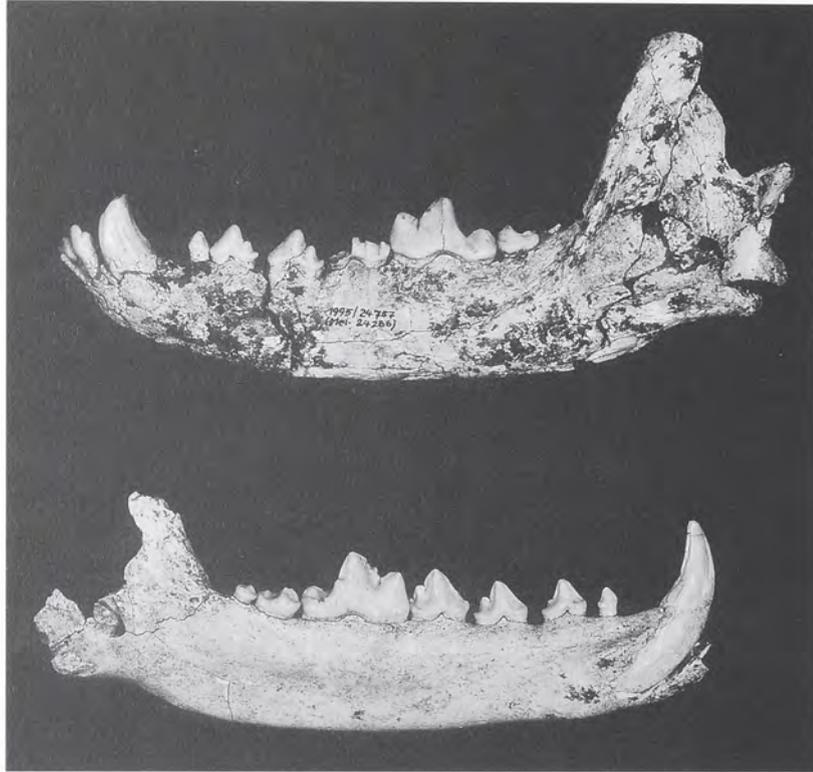


Abb. 7 *Canis (Xenocyon) lycaonoides*, Untermaßfeld. – Oben: linker Mandibelast mit vollständigem definitiven Gebiß IQW 1995/24757 (Mei. 24286), von buccal. – Unten: linker Mandibelast mit C-M₃ IQW 1993/24371 (Mei. 23900), von lingual. M = ca. 1:2 (Foto: T. Korn).

reits vorhandener sowie neuer Funde konnte die Materialbasis inzwischen mehr als verdoppelt werden (Abb. 7). Insgesamt sieben Mandibeläste weisen nunmehr fünf Individuen nach, jeder Langknochen ist zumindest einmal belegt (z.T. individuell zusammengehörig). Die Existenz eines variablen kleinen Entoconids auf den M₁ ordnet die entsprechenden Untermaßfelder Funde einer spätunterpleistozänen Population zu.

Außergewöhnlich reich und vollständig gestaltet sich das *Canis mosbachensis* angehörende Fundmaterial. Zur Auswertung (Sotnikova 2001) lagen mehr als 300 Stücke vor, so daß quasi alle wesentlichen Skelettelemente untersucht werden konnten. Neufunde umfassen u.a. ein Teilskelett (Grabungskampagne 1993, Planquadrat Q 923) sowie drei weitere, zerscherbt aufgefundene Schädel (Keiler 2001a, Taf. 68, 69, 1). Nach den Körperdimensionen stellt sich der »kleine Wolf« von Untermaßfeld als Canide mittlerer Größe dar. Sowohl in den Schädelmaßen als auch im postcranialen Skelett wird ein Sexualdimorphismus deutlich. Gebißmerkmale und Extremitätenproportionen weisen übereinstimmend auf einen frühen, d.h. spätunterpleistozänen Vertreter der *mosbachensis*-Linie hin.

Zur Gewinnung der in fluviatilen Fossilagerstätten generell recht seltenen Kleinvertebratenreste wurden über eine Zeitspanne von 15 Jahren bedeutende Sedimentmengen – insgesamt 165t – geschlämmt und ausgelesen. Naturgemäß überwiegen im Kleinsäugermaterial die Rodentier. Maul (in diesem Band a) konnte insgesamt 12 Taxa identifizieren. Zunächst weisen einige Funde auf ein Eichhörnchen hin. Die im Vergleich zum rezenten *Sciurus vulgaris* deutlich kleineren Molaren begründen eine Zuordnung zu *Sciurus cf. whitei*. Der häufigste im Fundgut vertretene Nager ist ein Ziesel. Wegen der gleichzeitigen Ausprägung von Merkmalen zweier bereits beschriebener Arten wird die Form vorläufig in offener Weise als *Spermophilus (Urocitellus) ex gr. primigenius/polonicus* bezeichnet.

Die auffallende Seltenheit von Biberresten im Untermaßfelder Material erklärt sich aus dem Genesemodell der Fossilagerstätte (vgl. Abschn. 5.2.). Zwei Mandibeläste sowie einige isolierte Zähne belegen *Castor fiber*, zwei weitere Zahnfunde gehören zu *Trogotherium cuvieri*. Neben den an mehreren Großsäugerknochen überlieferten I_{inf} -Nagefacetten (Maul, in diesem Band b) weisen zwei untere Incisiven außerdem auf ein Stachelschwein (*Hystrix* sp.) hin.

Die vorhandenen Zähne eines Siebenschläfers entsprechen in ihrer Größe *Glis sackdillingensis*. Einige Großhamster-Reste sind nach den Zahnmaßen *Cricetus* cf. *runtonensis* zuzuordnen. Nur spärlich ist eine Rötelmaus (*Clethrionomys* cf. *hintonianus*) nachgewiesen. Etwas häufiger fanden sich dagegen Reste der Wühlmausarten *Pliomys episcopalis*, *Mimomys savini* und *M. (Cseria) pusillus*. *Microtus thenii* war sogar recht häufig vertreten. Außerdem weisen Gebißreste auf eine Waldmaus (*Apodemus* cf. *sylvaticus*) hin. Geringfügige Unterschiede zur Rezentform ergeben sich hier aus der kräftigen Ausbildung accessorischer Höcker an den M_1 .

Leporiden - Reste zählen zu den Seltenheiten der Untermaßfelder Fossilassoziaton (Maul, in diesem Band a). Bisher liegen lediglich ein oberer Prämolare sowie zwei Humerusfragmente vor. Letztere können nach ihrer Größe den Gattungen *Lepus* oder *Hypolagus* angehören. Der Prämolare ist einem Hasen (cf. *Lepus* sp.) zuzuordnen.

Mit sechs Arten sind Insectivoren im Faunenspektrum vertreten (Maul, in diesem Band a). Jeweils einige Funde weisen Igel (*Erinaceus* cf. *europaeus*) sowie zwei Arten von Maulwürfen unterschiedlicher Körpergröße (*Talpa* cf. *europaea*, *Talpa* cf. *minor*) nach. Außerdem liegen die Spitzmäuse *Sorex runtonensis*, *Sorex (Drepanosorex) ex gr. margaritodon - savini* (Übergangsform) und *Beremendia* cf. *fissidens* vor. Mehrere isoliert geborgene Unterkieferzähne von Primaten deuten auf zumindest je ein männliches und ein weibliches Individuum von *Macaca sylvanus* hin (Zapfe, in diesem Band). Eine subspezifische Zuweisung konnte nicht vorgenommen werden.

Innerhalb des vorliegenden Gesamtmaterials von Untermaßfeld konnten weder Hominiden-Reste identifiziert werden, noch sind intentionelle Zurichtungen von Stein- oder Knochenobjekten nachweisbar. Auch der taphonomische Gesamtbefund (vgl. Abschn. 4.) läßt keinerlei anthropogene Einflußnahme erkennen.

4. Taphonomie

4.1. Grabungsfläche und Dokumentation

Die zwischen 1978 und Herbst 1995 an der Fundstelle Untermaßfeld in Unteren und Oberen Fluvia-tilen Sanden abgegrabenen 584 Planquadrate (je 1 m²) wurden zumeist bis auf das liegende Auesediment bzw. im Bereich des Rinnentiefsten bis auf den Zersatzgrob-schotter abgeteuft. Abb. 8 zeigt die Konfiguration der untersuchten Fläche sowie die nach der Geländedokumentation bekannte Grobverteilung der Großsäugerreste. Die scheinbar fundfreien Quadrate im Zentralteil der Grabungsfläche (etwa zwischen Q 462, Q 118, Q 609 und Q 547) repräsentieren den Raum anfänglicher Fundverluste (vor Meldung des Vorkommens) sowie undokumentierte Flächen aus der Zeit der Rettungsgrabungen (vgl. R.-D. Kahlke 1997a). Insgesamt liegen von dort ca. 1700 Stücke (ca. 18% des bisherigen Gesamtmaterials) in zumeist sehr guten Erhaltungszuständen vor.

Während der Plangrabungen wurden alle bestimm- bzw. auswertbaren Großsäugerreste in situ dreidimensional eingemessen und in Feldblättern graphisch erfaßt⁴. Über die Zwischenstufe sogenannter Feldreinblätter⁵, die auch en bloc geborgene Funde in vollständiger Kontur abbilden, wurden die vorlie-

⁴ An den Geländeaufnahmen (Feldblätter) waren beteiligt: Dipl.-Geol. G. Braniek, N. Fiebig, Dr. R.-D. Kahlke, J.-A. Keiler, T. Korn, Dr. L. Maul, V. Neé, K. Neumann, J. Podschun, U. Rohmer, Dipl.-Phil. U. Steiner, G. v. Stuckrad und H. Wöllner. Feldreinblätter sowie die vorliegenden Grabungspläne fertigten die Zeichner H. Wöllner (bis 1992) und N. Fiebig (ab 1992). An der Erstellung der

Übersichtspläne (Abb. 8-9) wirkten J.-A. Keiler sowie Dr. L. Maul mit.

⁵ Die Feldreinblätter sind gemeinsam mit Feldblättern und photographischer Geländedokumentation in der Forschungsstation für Quartärpaläontologie Weimar der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft archiviert.

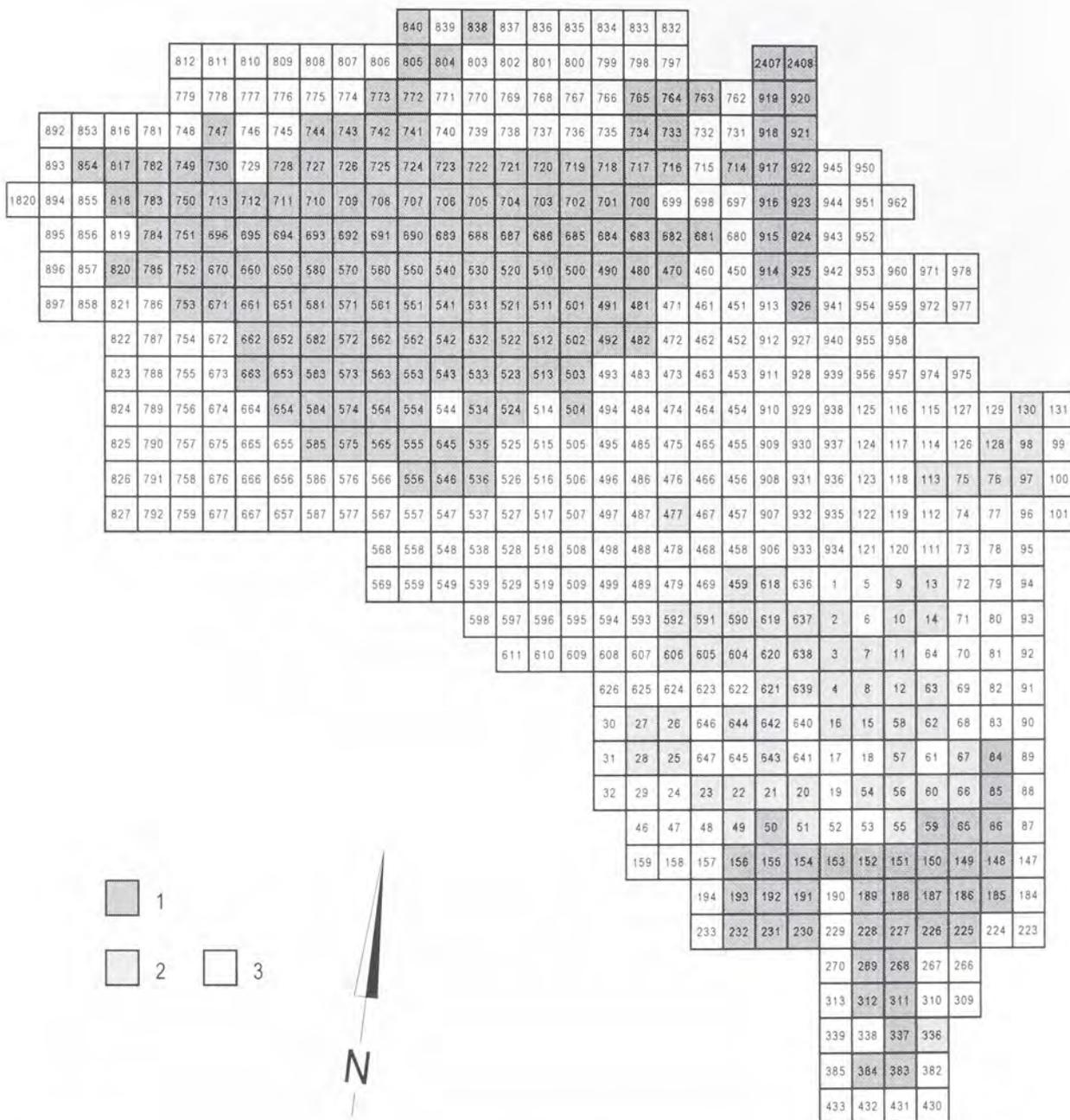


Abb. 8 Forschungsgrabung Untermaßfeld. Übersichtsplan zur abgegrabenen Fläche (Stand Ende 1995). – 1 Planquadrate mit vollständig dokumentierten Großsäugerfunden. – 2 Planquadrate mit unvollständig dokumentierten Großsäugerfunden, d.h. mit ungenauen Angaben zur Fundtiefe. – 3 Fundfreie Planquadrate bzw. Verlustflächen, im Zentralteil z.T. undokumentierte Großsäugerfunde (Rettungsgrabung).

genden Grabungspläne als Reinblätter erstellt (Anlagen I-XV). Ihre jeweilige Position in der abgegrabenen Fläche ist aus Abb. 9 ersichtlich. Allen entsprechend eingemessenen Funden wurden in den Grabungsplänen tiefenbezogene Signaturen beigegeben. Relativ zu einem festgelegten 0-Niveau (1,0m über dem Hauptplanum, vgl. auch geologische Dokumentation in Ellenberg u. R.-D. Kahlke 1997 sowie in

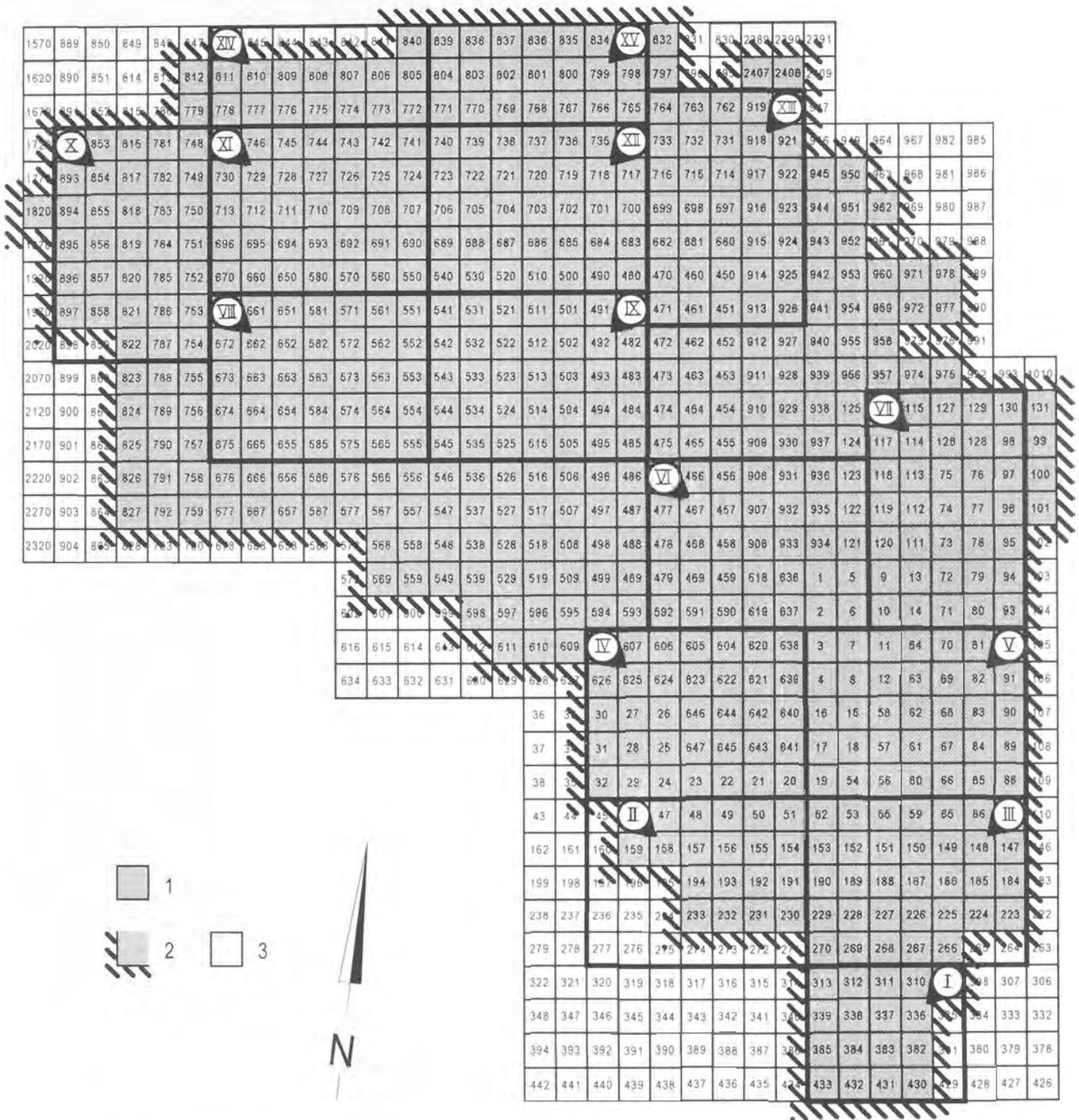


Abb. 9 Forschungsgrabung Untermaßfeld. Übersichtsplan zur Position der Grabungspläne I-XV (Anlagen). – 1 Abgegrabene Fläche (Stand Ende 1995). – 2 Abgegrabene Fläche mit Grabungskante. – 3 Planquadrate außerhalb der Grabungsfläche.

R.-D. Kahlke 2001b) findet damit ein Höhenintervall von 3,65m [2,45m unter (Q 784) bis 1,20m über 0-Niveau (Q 922)] Berücksichtigung. Dunklere Signaturen deuten jeweils tiefere Fundlagen an. Von den Rettungsgrabungen der Jahre 1979–1981 liegen Feldblätter vor, in denen die Tiefenlage der Funde ausgehend von der damaligen Geländeoberfläche gemessen wurde. Da Fundtiefen, die sich auf das

erst später (1983) definierte 0-Niveau beziehen, nachträglich nicht exakt zu ermitteln waren, wurde die Kontur entsprechend betroffener Knochenreste durchbrochen dargestellt (Grabungspläne I-VII). Hier fehlen also exakte Angaben zur Fundtiefe, die Positionen innerhalb der Grabungsfläche hingegen sind bekannt. Überwiegend lagen solcherart gekennzeichnete Stücke zwischen 0 und 1,0 m unter 0-Niveau. Entsprechende Planquadrate sind auch in Abb. 8 gesondert markiert⁶.

Die als Anlagen beigefügten Grabungspläne stellen Projektionen aller in den jeweiligen Flächen erfaßten Großsäugerreste dar. Hohe Funddichten führen insbesondere im Rinnentiefsten (Grabungspläne VII, X, XI) sowie innerhalb einiger anderer Knochenkonzentrationen (Grabungspläne IV-VI, XI-XIV) zur Überdeckung tiefer gelegener Stücke. Für spezielle Fallstudien stehen hier zusätzlich jeweils mehrere detaillierte Feldreißblätter zur Verfügung (s. Fußn. 5), die entsprechende Situationen graphisch auflösen.

4.2. Substanzielle Erhaltungszustände

Die substanzielle Erhaltung des Vertebratenmaterials wurden nach Sedimentüberdeckung in erster Linie durch die geochemischen und hydrogeologischen, untergeordnet auch durch neotektonische Verhältnisse der Fundstelle bestimmt. Die Zufuhr karbonatreicher Wässer aus dem hangseitig anstehenden Muschelkalkprofil bewirkte eine leichte Imprägnation des gesamten Sandkörpers, die sogar zu gelegentlicher Sinterbildung führte (Ellenberg u. R.-D. Kahlke 1997, 45, Taf. 13, 1-3). Entsprechend gut blieb die mineralische Substanz der überwiegenden Menge der Wirbeltierreste erhalten. Erhöhte Karbonatwerte im Verhältnis zum Phosphatanteil belegen Remineralisationsprozesse innerhalb der Knochen (Keiler 1995, 7). Stark demineralisierte und somit aufwendiger zu konservierende Fundstücke wurden allerdings im fossilreichen Rinnentiefsten (Obere Fluviale Sande) unmittelbar in und über der Aufarbeitungszone der Zersatzgroschotter (vgl. Abschn. 2. sowie R.-D. Kahlke 2001b, 437) registriert. Hier lösten aggressive Porenwässer aus den sekundär karbonatfreien liegenden Schottern das Fossilmaterial an.

Im westlichen bis südwestlichen (talseitigen) Bereich der Grabungsstelle fallen die fundhöflichen Oberen Fluvialen Sande (Rinnenfüllung) zunehmend nach SW ein. Das über dem fossilreichen unteren Teil der Oberen Sande ausgebildete sogenannte »Schluffband« verhinderte hier als Wasserstauer stärkere Durchfeuchtung und damit ein talwärts gerichtetes Abfließen der Fundschicht. Ihr Fossilinhalt blieb somit vor sekundärer mechanischer Beschädigung bzw. Zerstörung bewahrt (vgl. Abschn. 2. sowie Blockbild in R.-D. Kahlke 2001b, Anlage I).

Aus neotektonisch besonders intensiv beanspruchten Bereichen des Sandkörpers (vgl. Ellenberg u. R.-D. Kahlke 1997) liegen verschiedentlich deformierte bzw. sekundär gebrochene Knochen vor (z. B. *Hippopotamus*-Schädel; R.-D. Kahlke 2001c). Im mittleren bis nördlichen Teil der Grabungsfläche könnten die Fossilien zusätzlich einer mechanischen Belastung durch Bewegungen von schwerer Abbautechnik und Sandtransporten auf einer erst 1985 entfernten Plattenstraße (Ellenberg u. R.-D. Kahlke 1997, Abb. 9) ausgesetzt gewesen sein.

Aufgrund ihres primär höheren Gehaltes an nichtmineralischer Substanz erweisen sich fossile Jungtierreste im Vergleich zu Fundstücken adulter Tiere generell als poröser. Eine damit gesteigerte Wasser- und Frostempfindlichkeit wurde vor allem im obersten Profilschnitt deutlich. Gelegentlich waren hier nahezu pulverisierte Skelettelemente festzustellen.

Die überwiegende Menge der geborgenen Reste sowohl von Großsäugern als auch von Kleinvertebraten zeigt keinerlei transportbedingte Abrollungserscheinungen. Auch spitzwinklig exponierte Gelenkanten isoliert aufgefundener Stücke blieben in der Regel unversehrt. Ausnahmen bilden sehr wenige stark abgerollte Skeletteile von Großsäugetieren, die auf offenbar längere Transportwege als fleischlose

⁶ In einigen wenigen Fällen finden sich auch im nördlichen Bereich der Grabungsfläche (Grabungspläne VIII, IX, XI, XII) Knochenfunde mit durchbrochen dargestellter Kontur. Hier handelt es sich um Fundstücke des obersten Gra-

bungsschnittes in nahezu pulverisiertem Erhaltungszustand, die nicht zu bergen waren (vgl. R.-D. Kahlke 1997b, 282).

Einzelemente zurückblicken. Neben den nicht selten artikuliert vorgefundenen Knochenverbänden (vgl. Abschn. 4. 4. 1.) deutet auch das nahezu vollständige Fehlen von Schliff- und Verwitterungsspuren auf die rasche Abdeckung des Materials hin. Vollständige Knochen weisen verschiedentlich sedimentfreie Hohlräume auf. In diesen Fällen wurden weitgehend frische Skelettelemente mit intaktem Periost und entsprechendem Fettgehalt eingebettet (vgl. auch Arribas u. Palmqvist 1998, 34). Die durch pflanzliches Wurzelwerk verursachten Ätzungen wurden den Knochenoberflächen erst nach Sedimentüberdeckung beigebracht (vgl. Abschn. 5. 4.).

4.3. Großräumliche Fundverteilung

Das Verteilungsmuster der Knochenfunde aus den dokumentierten Grabungsflächen (Anlagen I-XV) spiegelt zunächst eine Reihe von Merkmalen der Fundstellengeologie wider. Insbesondere im nördlichen bis nordwestlichen Grabungsbereich wird das zunehmende SW-Einfallen der fossilführenden Sande durch eine in entsprechender Richtung tendenziell zunehmende Tiefenlage der Funde deutlich [vgl. Fundtiefen in den Grabungsplänen VIII und XI (W) gegenüber IX und XII (E)]. Außerdem zeichnen hohe Fundkonzentrationen den bislang erschlossenen Abschnitt des SE/NW-streichenden Rinnentiefsten deutlich nach (Grabungspläne VIII, X, XI/Q 564-783).

4.3.1. Rinnenfüllung

Innerhalb der Rinnenfüllung (unterer Teil der Oberen Fluviatilen Sande) als hauptsächlichem Grabungsraum nimmt die Funddichte ausgehend von der N-Begrenzung des grobklastischen Hangschuttfächers (Ellenberg u. R.-D. Kahlke 1997, Abb. 5) in nördlicher bis nordwestlicher Richtung zu. Wenngleich im undokumentierten Zentralteil der abgegrabenen Fläche die Verhältnisse unklar bleiben, zeigen doch die nördlichen Bereiche (insbesondere Grabungspläne VIII-XII) im Vergleich zu den südlichsten Grabungsabschnitten (Grabungspläne I-III) deutlich höhere Fundkonzentrationen. Nach der Menge der aus dem Zentralteil undokumentiert geborgenen Funde (vgl. Abschn. 4.1.) zu urteilen, dürften in den Flächen 12-20m nördlich des Hangschuttfächers ebenfalls recht ansehnliche Fundkonzentrationen aufgefunden worden sein [gleichlautende mdl. Mitt. von H.-D. Kahlke und H. Wöllner (beide Weimar) nach Geländebeobachtungen]. Die nördliche und westliche Ausdehnungsgrenze der Fossilagerstätte wurden bislang durch die Grabungsarbeiten noch nicht erreicht (R.-D. Kahlke 2001a).

In unmittelbarer Nachbarschaft des südlich der Fundfläche ausgebildeten Hangschuttfächers fanden sich überwiegend relativ kleine und leichte Fundstücke (Grabungspläne I-III). Im mittleren Teil der abgegrabenen Fläche (insbesondere Grabungspläne IV-VI) wurden dagegen zahlreiche schwere Skelettelemente bzw. Fundverbände angetroffen, darunter mehrere Extremitäten von *Hippopotamus* (vgl. auch R.-D. Kahlke 1997c, Abb. 2-4). Ein leichter Trend zur Abnahme des Gewichtes der aufgefundenen Skelettreste ist wiederum im Nordbereich der Grabungsstelle zu verzeichnen (Grabungspläne VIII-XII). Der nordwestliche Teil des Rinnentiefsten enthielt zumeist Skelettreste mittlerer Gewichtsklassen (Grabungspläne VIII, X, XI/Q 582-783). Ausnahmen (Grabungsplan X) bilden hier die Diaphyse eines Femurs von *Mammuthus* (Q 784-785), ein weitgehend vollständiges Becken von *Stephanorhinus etruscus* (Q 749-750, Abb. 13a) sowie der Verband Humerusfragment/Radulna von *Hippopotamus amphibius antiquus* (Q 854).

Die räumliche Verteilung artikulierter (primärer) und damit zumeist relativ schwerer Fundverbände korreliert mit der Häufigkeit größerer Einzelemente. Im Südbereich der abgegrabenen Fläche, unmittelbar nördlich des Hangschuttfächers, finden sich keinerlei Funde im anatomischen Verband. Dagegen ist hier die Fragmentation isolierter Einzelemente bereits weit fortgeschritten (Grabungspläne I-III). Der wohl höchste Anteil artikulierter Fundverbände entstammt dem Zentralteil der Grabungsstelle, und zwar sowohl den dokumentierten (Grabungspläne IV-VII) als auch den undokumentierten Flächen. Im nördlichen Grabungsbereich deutet sich eine leichte Abnahme der Menge artikulierter Verbände an (Grabungspläne IX, XII). Diese fanden sich im wesentlichen außerhalb des fundreichen Rinnentiefsten. Der basale Teil der Rinnenfüllung selbst (Grabungspläne VIII, X, XI/Q 564-783) enthielt bis zu > 100 disartikulierte und z.T. fragmentierte Skelettelemente je m² (channel-lag sensu Behrensmeyer 1988).

Einregelungen der Längsachsen von Knochenverbänden oder isolierten Skelettelementen wurden in einigen Quadraten des Rinnentiefsten festgestellt, kaum aber in der übrigen Rinnenfüllung. So wird eine beginnende Ausrichtung von Langknochen parallel zur Strömungsrichtung in Planquadrat Q 582, vereinzelt auch in den anschließenden Quadraten Q 551 und Q 581 (Grabungsplan VIII) sowie in Q 660 (Grabungsplan XI) erkennbar. Die linke Hinterextremität eines *Hippopotamus* (Grabungsplan VIII/Q 564; vgl. auch R.-D. Kahlke 2001c, Abb. 3) sowie einige Langknochen (Grabungsplan X/Q 783, 784-785) regelten sich dagegen senkrecht zur Fließrichtung ein. Ähnliches gilt für Rippen und eine schädelrechte Weihstange in Q 713 (Grabungsplan XI).

Zusammenfassend darf festgestellt werden, daß die Funde innerhalb der Rinnenfüllung heterogen verteilt sind. Während unmittelbar leeseitig des Hangschuttfächers vollständig disartikulierte, zumeist kleinere, leichtere und oft bereits erheblich fragmentierte Skelettelemente überwiegen, nehmen Funddichte, Größe/Gewicht und Artikulationsgrad des Materials zum Zentralbereich hin zu. In den nördlichen bis nordwestlichen Abschnitten der untersuchten Fläche sinken Durchschnittsgewicht und Anteil artikulierter Knochenverbände wiederum leicht ab. Eine Sonderstellung nimmt das Rinnentiefste mit ungewöhnlich hohen Konzentrationen zumeist vollkommen disartikulierter und z.T. fragmentierter Skelettelemente überwiegend mittlerer Größe ein. Bei sukzessiver Annäherung an die nördliche bis nordwestliche Ausdehnungsgrenze der Fossilakkumulation muß innerhalb der gesamten Rinnenfüllung mit allmählicher Abnahme sowohl der Durchschnittsgröße als auch der Gewichte von Einzelfunden gerechnet werden.

4.3.2. Überflutungsflächen

Aussagen zur größerräumlichen Verteilung der Knochenfunde außerhalb der Rinnenfüllung sind weniger exakt zu treffen, da in Unteren Fluviatilen Sanden bisher nur eine vergleichsweise kleine Fläche abgegraben und dokumentiert wurde (NE-Teil von Grabungsplan VII, E-Teil von Grabungsplan XII sowie Grabungsplan XIII). Eine Übersicht zur Lage der NE-Flanke der Erosionsrinne (Grenze Untere/Obere Fluviatile Sande) in Höhe des 0-Niveaus der Fundstelle findet sich bei R.-D. Kahlke (2001b, Abb. 8).

Im bislang untersuchten Bereich der Unteren Fluviatilen Sande wurden überwiegend geringere Fundkonzentrationen angetroffen, als in den westlich angrenzenden Flächen der Rinnenfüllung (vgl. insbesondere Grabungspläne VIII-XII). Eine markante Ausnahme wird allerdings am östlichen Rand der in Unteren Fluviatilen Sanden abgegrabenen Fläche erkennbar (Grabungsplan XIII/Q 915-918, 921-924). Die hier freigelegte, mehr oder weniger N/S-ausgerichtete Knochenkonzentration weist mit ca. 800 Einzelstücken (Grabungskampagne 1993) eine extrem hohe Funddichte auf. Die Skelettreste waren über ein Höhenintervall von 1,85 m [0,65 m unter (Q 924) bis 1,20 m über 0-Niveau (Q 922)] in unterschiedlichen Sandlagen verteilt. Die überwiegende Fundmenge wurde zwischen 0 und 1,00 m über 0-Niveau festgestellt (vgl. Grabungsplan XIII). Mehrere weitgehend vollständige Extremitäten (Hinterextremität von *Eucladoceros giulii*, Vorderextremität von *Bison menneri*, Vorderextremität von *Stephanorhinus etruscus*) bzw. artikulierte Teile solcher (Hinterextremität von *Cervus s. l. nestii vallonnetensis*, zwei Vorderextremitäten und Hinterextremität von *Eucladoceros giulii*), kürzere Abschnitte der Halswirbelsäule von *Eucladoceros giulii* sowie ein Teilskelett von *Canis mosbachensis* waren in die Knochenkonzentration integriert (Q 923-294)⁷. Die deutliche Einregelung der Längsachsen nahezu aller Langknochen und Mandibeläste mehr oder weniger parallel zur Hauptströmungsrichtung bzw. zur vermutlichen Uferlinie läßt ein von den übrigen Verteilungsmustern der Fundstelle abweichendes Bild entstehen. Auch die genannten Extremitätenverbände folgen der generellen Ausrichtung, in einem Fall wurde der schlaffe Sehnenverband sogar entsprechend der Einregelungsrichtung abgeknickt (Handskelett von *Stephanorhinus etruscus* in Q 923).

Möglicherweise liegt in den Quadraten Q 915-918 und 921-924 ein bei geringer Wasserbedeckung ausgeformter, vielleicht mehrfach erneuerter Spülsaum vor. Mit Sicherheit wurde in der genannten Gra-

⁷ Die jeweiligen Verbände lassen sich auf Grabungsplan XIII nur schwer erkennen. Entsprechende Feldreißblätter

lösen die Fundsituationen graphisch auf.

bungsfläche nicht die unmittelbare Uferzone angeschnitten, da nach Aussage bisheriger Aufschlüsse die einzelnen Lagen der Unteren Fluviatilen Sande hier weder auskeilen noch überhaupt ausdünnen. Die Höhendifferenzen der jeweiligen Funde in den verschiedenen Sandlagen deuten aber ein weitgehend konstantes fluviales Submillieu an.

Insgesamt liegt das Knochenmaterial aus den Unteren Fluviatilen Sanden überwiegend disartikuliert, allerdings nur wenig fragmentiert vor. Außerhalb der Knochenkonzentration der Planquadrate Q 915-924 wurde lediglich eine artikulierte Vorderextremität von *Stephanorhinus etruscus* mit relativ schlechtem Erhaltungszustand seiner Hangendseite (Grabungsplan XII/Q 701-702; vgl. auch Keiler 1995, Taf. 4-5, 2001a, Taf. 70-71; R.-D. Kahlke 2000b) sowie ein Schädel von *Canis mosbachensis* (Grabungsplan XII/Q 700) mit fünf artikulierten Cervicalwirbeln (Keiler 2001a, Taf. 68, 1-3) aufgefunden.

4.4. Kleinerräumliche Fundverteilung

Detailliertere Aussagen zur Prozeßabfolge von Disartikulation und Akkumulation des in die Fundstelle eingetragenen Kadaver- bzw. Skelettmaterials gestattet eine Analyse der kleinerräumlichen Fundverteilung. Im wesentlichen bestimmen folgende Muster die Anordnung der Knochenreste:

- Verbandfunde,
- isolierte Funde,
- polyspezifische Knochenkonzentrationen,
- Knochenschüttungen.

Vollständige Skelette fehlen.

4.4.1. Verbandfunde

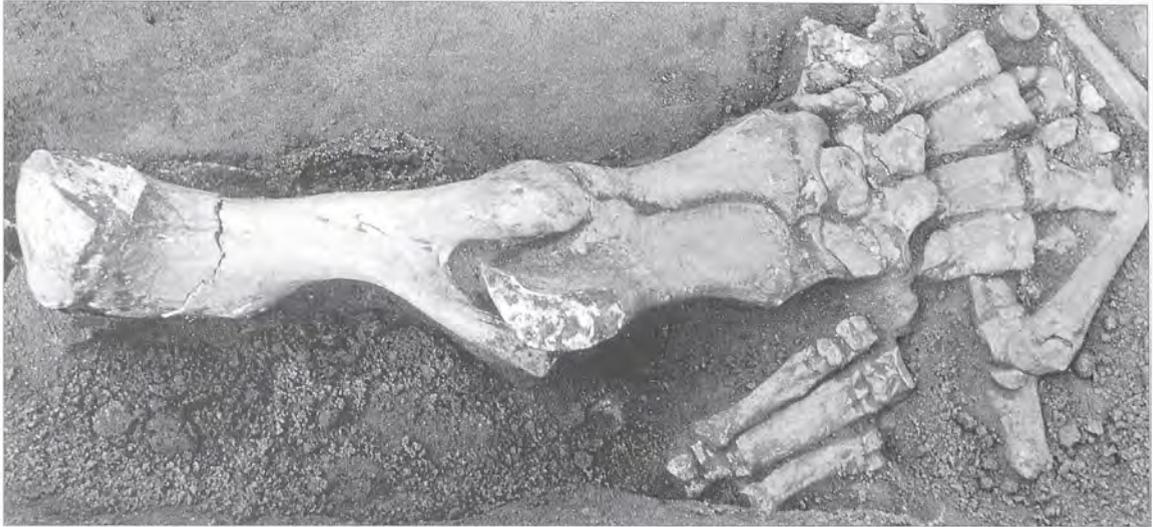
Verbandfunde liegen zumeist in Form komplett oder partiell überlieferter Extremitäten vor, die stets aus dem Schulter- bzw. Beckengürtel ausgelöst sind (z.B. Abb. 10, 11 sowie Grabungspläne IV/Q 642; V/Q 58; IV-VI/Q 605/606, 591/592; VII/Q 9/10/13/14; VIII/Q 584; IX/Q 521; XII/Q 688, Q 705/706; XII/Q 720; XIII/Q 923 mit vier Verbänden). Nur sehr vereinzelt wurden intakte Teilabschnitte von Wirbelsäulen beobachtet (z.B. Grabungspläne VIII/Q 585; XII/Q 520, 704, 704/705, 702, 722). Die Verbandfunde sind durch normale anatomische Lagebeziehungen der Skelettelemente zueinander oder aber durch solche Disartikulationen gekennzeichnet, die eine Zusammengehörigkeit der Einzelstücke auf den ersten Blick erkennen lassen. Extreme Verzerrungen artikulierter Verbände, wie sie bei scharfer Austrocknung von Kadavern durch Sehnenkontraktion entstehen, wurden nicht beobachtet.

Für einige der häufiger überlieferten Großherbivoren (*Hippopotamus amphibius antiquus*, *Bison menneri*, *Eucladoceros giulii*, *Cervus* s. l. *nestii vallonnetensis*) konnten bereits Übersichten zur taphonomischen Charakteristik der jeweils geborgenen Skelettelemente vorgestellt werden (R.-D. Kahlke 1997c, Abb. 7-22). Danach liegen von diesen Tierarten insgesamt 37 Verbandfunde vor (Tab. 1). Das paläontologisch ausgewertete Fundmaterial von *Stephanorhinus etruscus* (H.-D. Kahlke 2001b) beinhaltet neben dem Fund eines kurzen Wirbelsäulenverbandes drei Verbandfunde von Extremitäten⁸ (Übersicht in Abb. 17). *Equus wuesti* (Musil 2001a) lieferte insgesamt sieben mehr oder weniger vollständige Extremitäten-Verbandfunde (Übersicht in Abb. 21).

Sotnikova (2001) stellt außerdem einen Wirbelsäulen- sowie zwei Extremitätenverbände von *Canis mosbachensis* vor. 1993 wurde aus den Planquadraten Q 923 und Q 924 ein weiterer, bisher nicht bearbeiteter Individualverband (Teilskelett) des kleinen Caniden geborgen (vgl. Abschn. 3.2.6.). Aus Quadrat Q 700 (Grabungskampagne 1994) stammt außerdem der bereits oben genannte Wolfsschädel mit artikulierten Halswirbeln. Maul (in diesem Band a, 860) konnte sogar für *Spermophilus* einen aus Ober- und Unterkiefer bestehenden Verbandfund (Q 555) dokumentieren.

⁸ Für die Periode der Rettungsgrabungen in Untermaßfeld (1979-1982) konnten anhand von Erhaltungszustand und Einbringungsdatum Verbandfunde mit hoher Wahr-

scheinlichkeit rekonstruiert werden. Diese sind in die folgenden Erhebungen einbezogen.



10



11



12

	Verbandfunde		rekonstruierte Verbände		Gesamt
	Wirbelsäule	Extremitäten	Wirbelsäule	Extremitäten	
<i>Hippopotamus amphibius antiquus</i>	3	11	0	5	19
<i>Bison menneri</i>	1	9	0	28	38
<i>Eucladoceros giulii</i>	6	6	0	21	33
<i>Cervus s. l. nestii vallonnetensis</i>	0	1	0	4	5
<i>Stephanorhinus etruscus</i>	1	3	1	40	45
<i>Equus wuesti</i>	0	7	0	13	20
Summe	11	37	1	111	160

Tab. 1 Verteilung von Verbandfunden und rekonstruierten Knochenverbänden bei den häufiger nachgewiesenen Großherbivoren.

Mittels Aneinanderreihung ausgewählter Fundsituationen wurde aus dem Sedimentationsbereich der heutigen Fundstelle eine beispielhafte, von Carnivoren weitgehend unbeeinflusst gebliebene Disartikulationssequenz von *Hippopotamus*-Extremitäten beschrieben (R.-D. Kahlke 1997c, Abb. 1-5, 1999, Fig. 3-8). Auch das rekonstruierte Zerfallsgeschehen eines Bären (R.-D. Kahlke u. Kierdorf 1997, 162-164) sowie eines *Hippopotamus*-Schädels (R.-D. Kahlke 2001c, 483 ff.) illustriert die Skeletterstörung in bewegtem Wasser.

Die mehr oder weniger intensive Einwirkung wahrscheinlich fast aller in der Thanatozönose von Untermaßfeld nachgewiesenen Raubsäuger (vgl. Abschn. 3. 2. 6.) förderte und modifizierte die Dekomposition der Kadaver bzw. Skelettverbände vor und nach ihrem Eintrag in die Fundstelle (vgl. Abschn. 4. 5., 5.).

4.4.2. Isolierte Funde

Durch Abtrennung von Einzelementen oder die vollständige Disartikulation von Skelettverbänden der Großsäuger entstand im Raum der Fundstelle eine größere Menge isolierter Funde. Reste von Kleinwirbeltieren wurden nahezu ausnahmslos isoliert angetroffen (Maul, in diesem Band a, 858 ff.). Abiotische und biotische Prozesse modifizierten die überlieferten Knochen in vielfältiger Weise. Brüche entstanden durch Wasserbewegung (vgl. Abschn. 5.3.), möglicherweise Steinschlag und Trampling sowie eventuell auch durch Austrocknung bei starker Sonneneinstrahlung.

4.4.3. Polyspezifische Knochenkonzentrationen

Als Resultat fluviatiler Bewegungen im Sedimentationsraum der Fundstelle wurden isolierte Einzelfunde zu Anhäufungen von Resten verschiedener Individuen und Arten angereichert (Abb. 12). Oftmals sind dabei große bzw. sperrige Skelettelemente (sogenannte »Fängerknochen«) als mechanisches Hindernis und somit als unmittelbare Ursache der Anlagerung weiterer Skeletteile erkennbar (Abb. 13a, b) (Grabungsplan IV/Q 638; VIII/Q 582; X/Q 749-750, 751; XI/Q 713, Q 693/710) (allgemein dazu u.a. Kleinschmidt 1965, 168 ff.). Gelegentlich weisen die Knochenkonzentrationen imbrikationsartige Gefüge mit mehr oder weniger stromaufwärts geneigten Einzelementen auf (z.B. Grabungspläne IV-VI/Q 637/638/3; VIII/Q 582). In einigen Fällen sind ganze Extremitätenverbände in die Konzentrationen involviert (z.B. Grabungsplan VIII/Q 564 sowie Musil 2001a, Abb. 1). Die Schlämmlarbeiten belegen außerdem einen erhöhten Gehalt an Kleinvertebraten-Funden (Maul, in diesem Band a, 858). Die Einflechtung von Pflanzenteilen der ehemaligen Auevegetation in die Knochenkonzentrationen wird

← Abb. 10-12 10 Linke Vorderextremität von *Hippopotamus amphibius antiquus* sowie Teile des rechten Fußskelettes von *Stephanorhinus etruscus* in situ (Planquadrate Q 591-592, 605-606, Oktober 1980). Breite des Bildausschnittes 1,12 m (Foto: H. Wöllner). – 11 Rechter Unterarm und Handskelett von *Stephanorhinus etruscus* in situ (Planquadrat Q 521, Oktober 1984). Breite des Bildausschnittes 0,71 m (Foto: R.-D. Kahlke). – 12 Polyspezifische Knochenkonzentration (Planquadrate Q 2-3, 637-638, Juni 1980). Breite des Bildausschnittes 1,03 m (Foto: H. Wöllner).

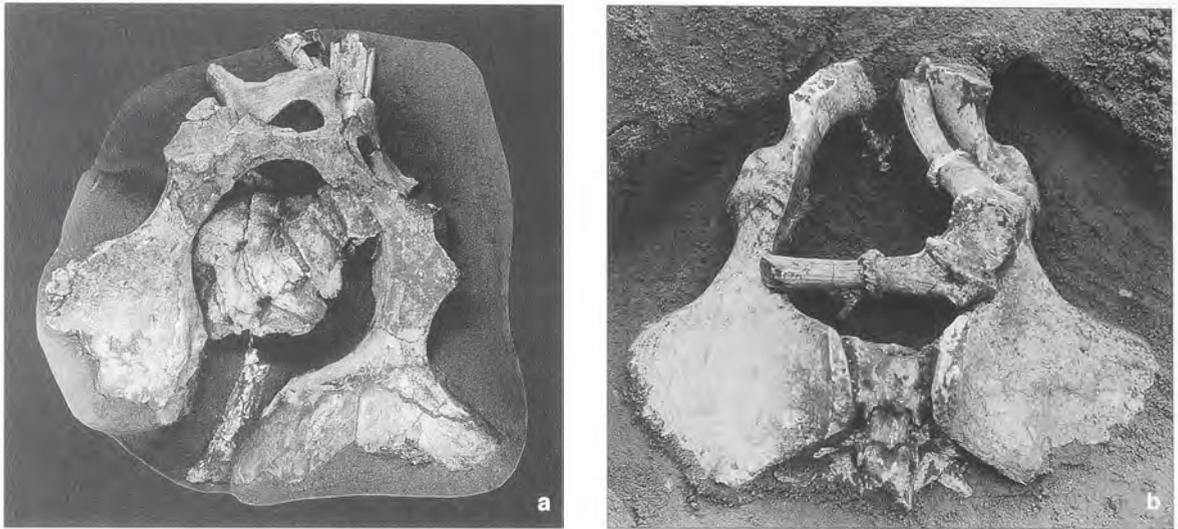


Abb. 13 Pelvis und Sacrum von *Stephanorhinus etruscus* als »Fängerknochen« zur Anlagerung weiterer Skelettelemente. Breite der Bildausschnitte 0,65 m. – a In-situ-Präparat aus Q 749/750. – b In situ Q 619 (Foto: a T. Korn, b H. Wöllner).

durch Xylitflittern angedeutet (vgl. Abschn. 3. 1.). Sicher oblag derartigen Vegetationsresten von Fall zu Fall ebenfalls eine Fängerwirkung, die zur Anreicherung fluviatil transportierter Fracht führte.

4.4.4. Knochenschüttungen

Im Rinnentiefsten der Oberen Fluviatilen Sande wurde eine über bisher ca. 11 m² freigelegte Schüttung von Knochen mit konstant hoher Fundkonzentration dokumentiert (Grabungsplan XI/Q 660 bis Grabungsplan X/Q 817, 749). Hier konnten – wie bereits weiter oben festgestellt – bis zu > 100 disartikulierte Skelettelemente je m² geborgen werden (zur geologischen Situation des Rinnentiefsten s. R.-D. Kahlke 2001b, 437 ff.). Derartige Schüttungen dürfen als Verschmelzung mehrerer polyspezifischer Knochenkonzentrationen bei hohem Eintrag von Skelettmaterial aufgefaßt werden. Zumeist sind die jeweiligen Ausgangspunkte der Fundakkumulationen (»Fängerknochen«) hier nicht mehr mit Sicherheit feststellbar.

4.5. Lebensspuren

Am Fundmaterial lassen sich die Spuren von Lebensvorgängen verschiedener Tiergruppen nachweisen. Angaben zur Verteilung von Carnivoren-Fraßspuren finden sich in den jeweiligen Beiträgen zu den Cerviden (H.-D. Kahlke 1997), Hippopotamiden (R.-D. Kahlke 1997b, 2001c), Rhinocerotiden (H.-D. Kahlke 2001b), Equiden (Musi 2001a), Ursiden (Musil 2001b), Hyaeniden (A. Turner 2001) und Feliden (Hemmer, in diesem Band) sowie in einer gesonderten Studie zu Gabelbildungen an Knochenenden (R.-D. Kahlke, in diesem Band). Insbesondere *Pachycrocuta brevirostris* hinterließ mit zahlreichen Fraßspuren, Knochensplittern und Koprolithen deutliche Hinweise auf ihre Aktivitäten. So zeigen immerhin 11,6% der untersuchten Skelettreste von *Hippopotamus amphibius antiquus* regelhaft angelegte Beschädigungen, die in der Hauptsache von Hyänen verursacht wurden (R.-D. Kahlke 1997b, 279-283). Prinzipiell treten am Untermaßfelder Material sämtliche von Saunders u. Dawson (1998, 230 ff.) aus dem Unterpleistozän des Haro River Quarry (NW-Pakistan) beschriebenen Kategorien der dortigen, von *Pachycrocuta brevirostris* verursachten Knochenzerstörungen (»damage categories«, DC 1-9) auf. Ein quantitativer Vergleich mit dem Untermaßfelder Inventar ist für die Zukunft wünschenswert.

Mit hoher Wahrscheinlichkeit sind von Untermaßfeld auch Fraßspuren der schmalschnauzigeren Caniden überliefert, wie sie in analoger Weise u.a. von Binford (1981) abgebildet werden. Die grazilen Zähne sowohl der Säbelzahn- (*Homotherium crenatidens*) als auch der Dolchzahnkatze (*Megantereon cultridens adroveri*) dürften mit den Knochen kaum in härteren Kontakt getreten sein. Auch für die übrigen Feliden war ein kräftiges Eindringen der Gebisse in das Skelett der jeweiligen Beute wohl eher selten.

Mehrere Skelettelemente zeigen z.T. recht ausgedehnte Nagespuren verschiedener Rodentier (Maul, in diesem Band b). Für ein Metatarsusfragment konnte Herbivoren-Osteophagie wahrscheinlich gemacht werden (R.-D. Kahlke, in diesem Band). Lebensspuren von Invertebraten sind gleichfalls überliefert. So weisen Koproolithen wahrscheinlich Fraßröhren bislang nicht näher determinierbarer koprophager Insekten auf (Keiler 2001b, 494f.). Insektogene Fraßspuren wurden außerdem vereinzelt an Knochenoberflächen beobachtet (frdl. mdl. Mitt. J.-A. Keiler). Gezielte Untersuchungen werden sicher weitere Hinweise zu biotischen Aktivitäten erbringen können.

4.6. Rekonstruktion von Knochen- und Individualverbänden

Das systematische Anpassen disartikulierter, isoliert oder in Knochenkonzentrationen aufgefundener Skelettelemente führte bei *Hippopotamus amphibius antiquus*, *Bison menneri*, *Eucladoceros giulii* und *Cervus s. l. nestii vallonnetensis* zur Rekonstruktion von insgesamt 58 zumeist nicht ganz vollständigen Extremitätenverbänden (R.-D. Kahlke 1997c, 395-396 sowie Tab. 1 des vorliegenden Beitrages). 40 weitere Extremitätenverbände sowie ein kurzer Wirbelsäulenverband ließen sich aus dem paläontologisch untersuchten Material von *Stephanorhinus etruscus* rekonstruieren (H.-D. Kahlke 2001b, 542-546) (Übersicht in Abb. 18). *Equus wuesti* erbrachte 13 rekonstruierte Extremitätenverbände (Übersicht in Abb. 22).

Bei den Rhinocerotiden gelang vielfach die Ergänzung mehrerer Knochenverbände zu »Individuen« (H.-D. Kahlke 2001b). Ermöglicht wurde dies durch eine ausreichende Menge individuell variierender Merkmale – insbesondere Körpergröße und Sterbealter – der in einer überschaubaren Fundmenge (651 Stücke) vertretenen Einzeltiere. Insgesamt konnten bei einer Mindestindividuenzahl von 29 Tieren 12 Individualverbände erfaßt werden (4 juvenil, 8 adult). Ein weiterer Individualverband liegt mit dem von R.-D. Kahlke u. Kierdorf (1997) vorgestellten Teilskelett eines *Ursus rodei* vor. Hemmer (in diesem Band) erkannte außerdem für *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus* und *Puma pardoides* je einen Individualverband.

Mit Sicherheit wurde bei der Rekonstruktion von Knochenverbänden nicht der gesamte im Material der Fundstelle enthaltene Bestand erfaßt. Sowohl durch anfängliche Verluste im Gelände (vor Sicherung des Vorkommens) als auch durch die noch unvollständige Ausgrabung des Knochenlagers ist die Gesamtmenge der überlieferten Fossilien nur zum Teil verfügbar. Außerdem dürften nicht alle tatsächlich existierenden Zusammengehörigkeiten wirklich erkannt worden sein. Die durch fluviatilen Transport verursachte Selektion der im Fundstellenbereich zusammengetragenen Kadaver bzw. Kadaverteile (vgl. Abschn. 4.3.) sowie nachträgliche Verschleppungen durch Carnivoren (vgl. Abschn. 5.4., 6.1.) trugen ebenfalls zur Verringerung des Anteils rekonstruierbarer Knochenverbände bei. Somit verbleiben in nicht geringer Menge isolierte Einzelstücke (R.-D. Kahlke 1997c sowie Übersichten in Abb. 16, 20 des vorliegenden Beitrages).

Nahezu alle in Untermaßfeld nachgewiesenen größeren Säugetierarten lieferten individuell zusammengehörige Gebiß- bzw. Skelettelemente der linken und rechten Körperseite. Ausnahmen bilden bisher lediglich *Capreolus cusanoides*, *Megantereon cultridens adroveri* und *Trogotherium cuvieri*, die im Fundmaterial jeweils relativ selten vertreten sind.

Die Gesamtmenge von 3399 untersuchten Knochenfunden der häufigeren Großherbivoren beinhaltet insgesamt 160 primäre bzw. rekonstruierte Knochenverbände (Tab. 1). Aus den Zusammenstellungen bei R.-D. Kahlke (1997c, Tab. 1-4) sowie aus den Tab. 2 und 3 ergeben sich die in Tab. 4 für die berücksichtigten Arten zusammengestellten jeweiligen Anteile der in Verbänden vorliegenden Skelettelemente (Abb. 14).

	NISP	%
isolierte Funde	310	47,6
sichere und wahrscheinliche Verbandfunde	56	8,6
rekonstruierte Verbände	285	43,8
Gesamtmenge	651	100,0

Tab. 2 Verteilung der untersuchten Skelettelemente von *Stephanorhinus etruscus* auf anatomisch isolierte Einzelfunde und Skelettverbände⁹.

	NISP	%
isolierte Funde	56	33,5
sichere und wahrscheinliche Verbandfunde	39	23,4
rekonstruierte Verbände	72	43,1
Gesamtmenge	167	100,0

Tab. 3 Verteilung der untersuchten Skelettelemente von *Equus wuesti* auf anatomisch isolierte Einzelfunde und Skelettverbände.

	%	NISP
<i>Equus wuesti</i>	66,5	167
<i>Hippopotamus amphibius antiquus</i>	58,1	320
<i>Stephanorhinus etruscus</i>	52,4	651
<i>Bison menneri</i>	34,5	967
<i>Eucladoceros giulii</i>	24,7	954
<i>Cervus s. l. nestii vallonnetensis</i>	9,0	331

Tab. 4 Anteile der in Verbänden vorliegenden Funde ausgewählter Großsäugerarten.

Die bereits publizierten graphischen Übersichten zu den überlieferten Knochenspektren von *Hippopotamus amphibius antiquus*, *Bison menneri*, *Eucladoceros giulii* und *Cervus s. l. nestii vallonnetensis* (R.-D. Kahlke 1997c, Abb. 7-22) werden durch entsprechende Darstellungen für *Stephanorhinus etruscus* und *Equus wuesti* ergänzt (Abb. 15-22 des vorliegenden Beitrages).

Neben der bei Einbettung ungewöhnlich guten substanziellen Erhaltungsqualität nahezu des gesamten Fundmaterials weist auch der relativ hohe Anteil von Verbandfunden bzw. rekonstruierten Knochenverbänden auf einen Antransport des Skelettmaterials innerhalb von Kadavern bzw. Teilkadavern hin. Die ausgewerteten Funde von sechs Faunenelementen unterschiedlichen Körpervolumens (s.o.) zeigen, daß kräftiger gebaute Tierarten deutlich höhere Anteile individuell zusammengehöriger Skelettelemente erbrachten. Gracilere Formen mit weniger robuster Anatomie waren den vielfältigen biotischen und abiotischen Dekompositionsvorgängen sowohl während des Antransports als auch nach Ablagerung im Fundstellenbereich stärker ausgeliefert.

⁹ Die aufgeführten Mengen von Skelettelementen wurden methodisch in gleicher Weise wie bereits für andere Großherbivoren der Fundstelle (R.-D. Kahlke 1997c) ermittelt. Dabei weichen die Zahlen etwas von den Angaben bei H.-D. Kahlke (2001b) ab, da dort den rekonstruierten

Individualverbänden zusätzlich einige nicht unmittelbar artikulierende Einzelknochen zugeordnet werden konnten. Isolierte Zahnfunde sowie nach ihrer Seitenzugehörigkeit nicht bestimmbare Knochenfragmente fanden in keinem Fall Berücksichtigung.

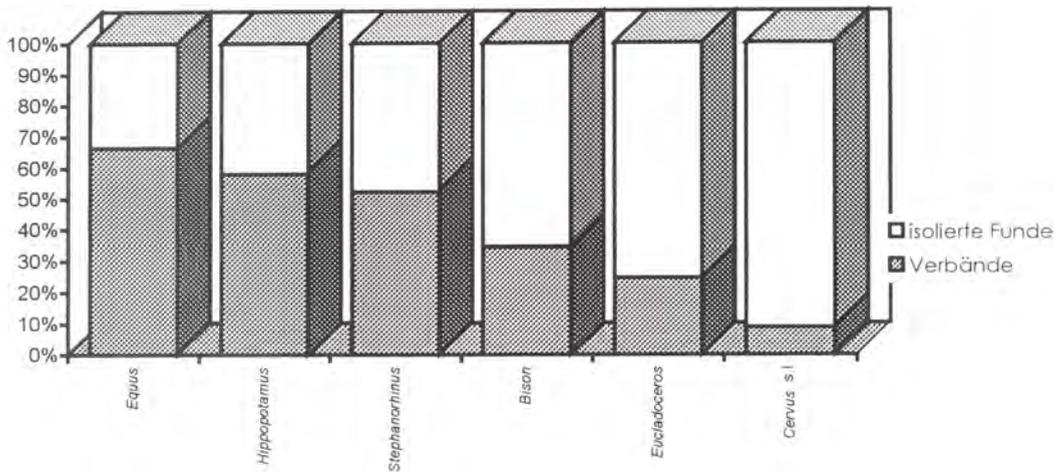


Abb. 14 Prozentuale Zusammensetzung des Fundmaterials ausgewählter Großsäugerarten.

Mit abnehmender Körpergröße verringern sich die jeweiligen Anteile von Verbandfunden bzw. rekonstruierten Knochenverbänden am untersuchten Gesamtmaterial von *Hippopotamus* über *Stephanorhinus*, *Bison* und *Eucladoceros* bis hin zu dem kleinen Hirsch (s.o.). Lediglich *Equus*, mit 66,5% Materialzugehörigkeit zu gefundenen bzw. rekonstruierten Verbänden, weicht von dieser Regelhaftigkeit ab. Innerhalb seiner mit 167 Einzelstücken allerdings vergleichsweise kleinen Fundmenge ist eine Individuengruppe überrepräsentiert, die der Dekomposition in geringerem Maße ausgesetzt war. Ihr Sterbeplatz dürfte in nicht allzu weiter Entfernung vom späteren Einbettungsort gelegen haben.

Generell zeigt das Beispiel der großflächig abgegrabenen Konzentratlagerstätte von Untermaßfeld, daß sich bei Auswertung hinreichender Fundmengen (zumindest 300-600 Stücke je Großsäugerart) aus der Negativkorrelation von Robustheit des Skelettbaues und Disartikulationsgrad ein Indiz für den »natürlichen« Charakter von Knochenakkumulationen abzeichnet (R.-D. Kahlke 1999). Ähnliches dürfte für den Destruktionsgrad der Skelettelemente jeweiliger Arten gelten (vgl. Fallbeispiel bei Horwitz 1998). Anthropogene Einflußnahmen würden das taphonomische Ensemble durch Präferenzen beim Ein- bzw. Austrag von Knochenmaterial sowie durch selektive Dekompositions- und Destruktionsstrategien in differenzierterer Weise gestalten.

4.7. Knochenspektren

Im Gesamtmaterial von Untermaßfeld sind keinerlei komplette oder nahezu komplette Rumpfskelette enthalten. Selbst intakte Wirbel sind in den jeweiligen Knochenspektren unterrepräsentiert. Vollständige Rippen aller vertretenen Arten zählen auch nach den Grabungskampagnen der Jahre 1989-1995 zu den selteneren Funden, ihre Fragmente sind dagegen häufig anzutreffen. Die Stammskelette der Großsäuger unterlagen also der stärksten Zerstörung. Neben dem Auftreiben der Kadaver durch Leichengase und einer daraus resultierenden Instabilität insbesondere des Brust- und Bauchraumes dürften die Aktivitäten der um das Leichenfeld konzentrierten Carnivoren Hauptursache des genannten Phänomens sein. Oftmals bietet der relativ dünne Hautüberzug des Bauches (aber auch der Afterregion) einen geeigneten Angriffspunkt zum Öffnen der Kadaver.

Schädel blieben ebenfalls nur vereinzelt vollständig erhalten. Zumeist liegen sie mehr oder weniger fragmentiert vor, so daß die in den Übersichtsgraphiken (Abb. 15-22) aufgeführten Zahlenangaben in der Regel auf Bruchstücken basieren. Sperrige Skelettelemente, beispielsweise vollständige schädelechte Geweihe oder Abwurfstangen, Bovidenschädel mit ausladenden Hornzapfen, Stoßzähne oder Unterkiefer von Elefanten sowie komplette Flußpferdmandibeln mit exponierten Caninen und Incisiven blieben

Abb. 15 *Stephanorhinus etruscus*, Gesamtverteilung aller Skelettelemente¹⁰.

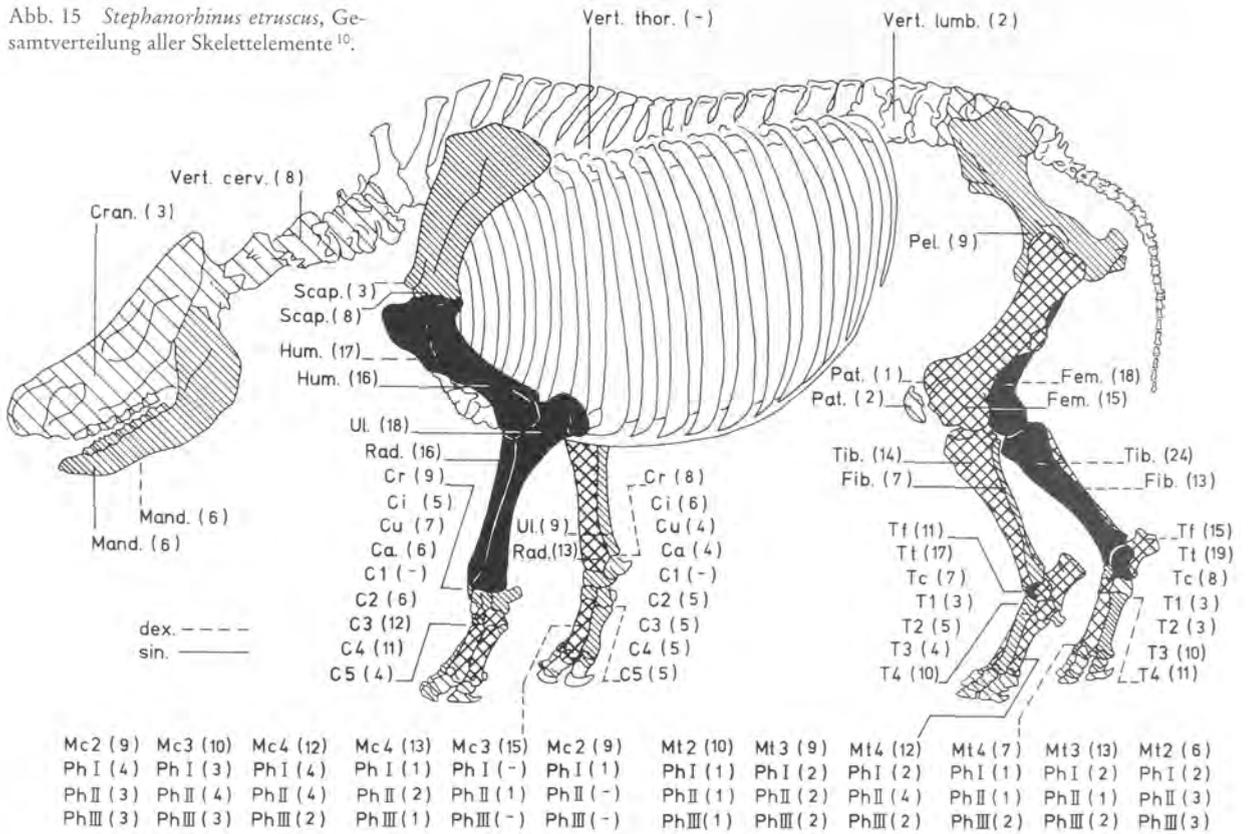
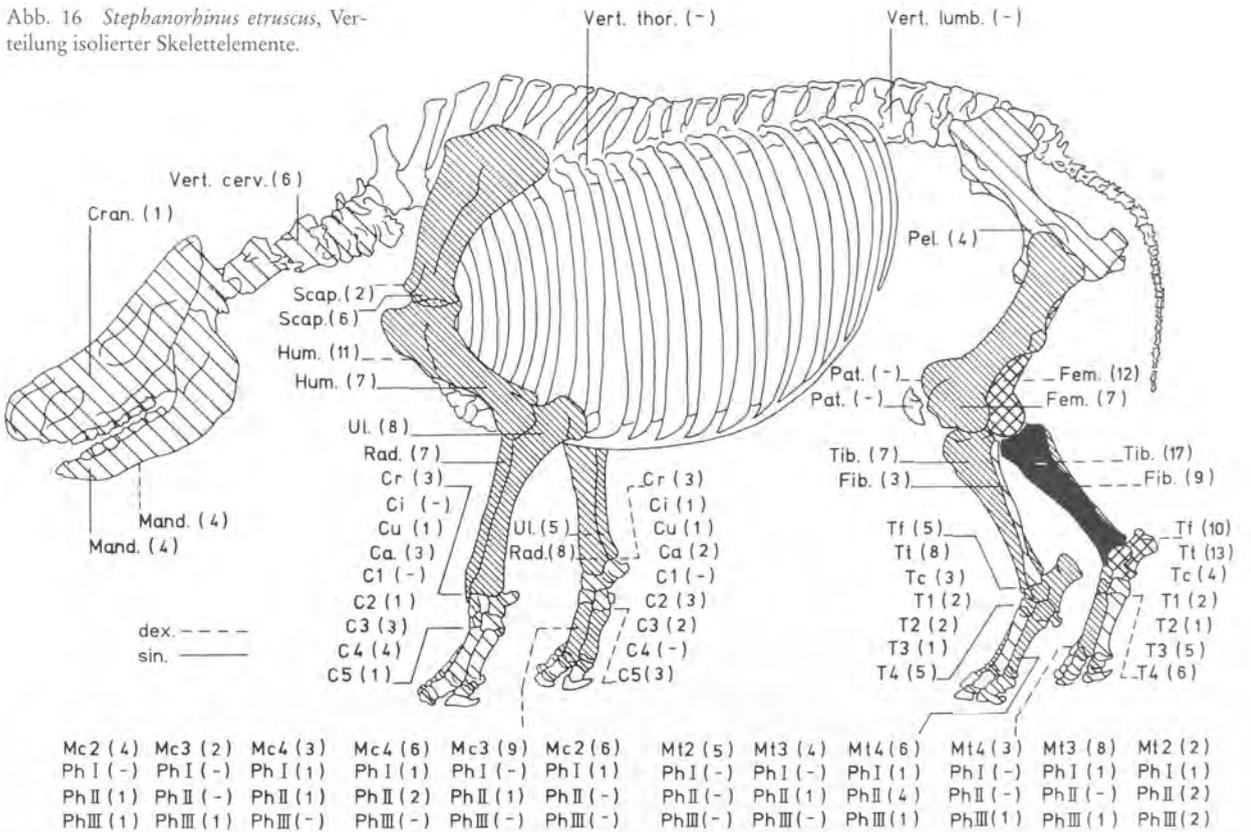


Abb. 16 *Stephanorhinus etruscus*, Verteilung isolierter Skelettelemente.



¹⁰ Die Skelettproportionen der Abb. 15-18 basieren auf den Dimensionen des größten in Untermaßfeld gefundenen Individuums von *Stephanorhinus etruscus*. Die graphische Vorlage wurde gemeinsam mit H.-D. Kahlke erarbeitet.

Abb. 17 *Stephanorhinus etruscus*, Verteilung von Verbandfunden bzw. vermutlichen Verbandfunden.

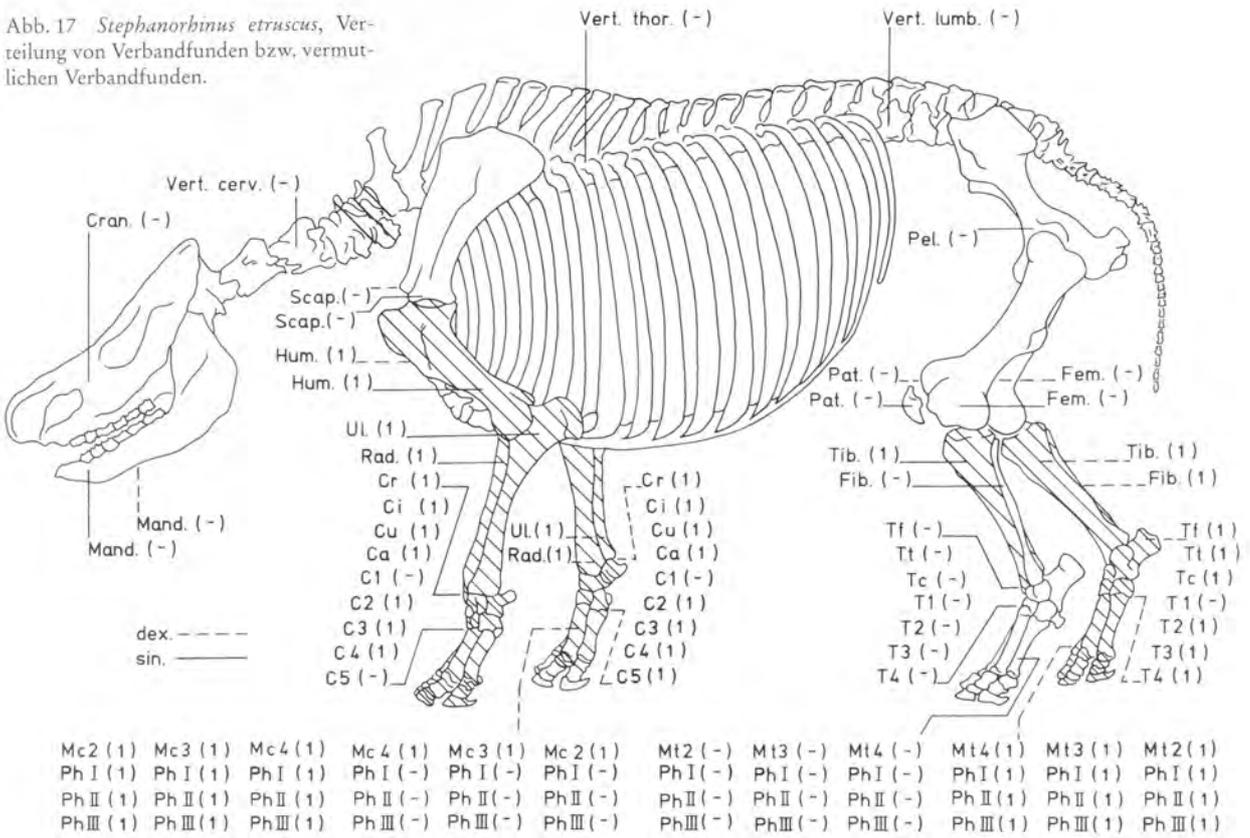
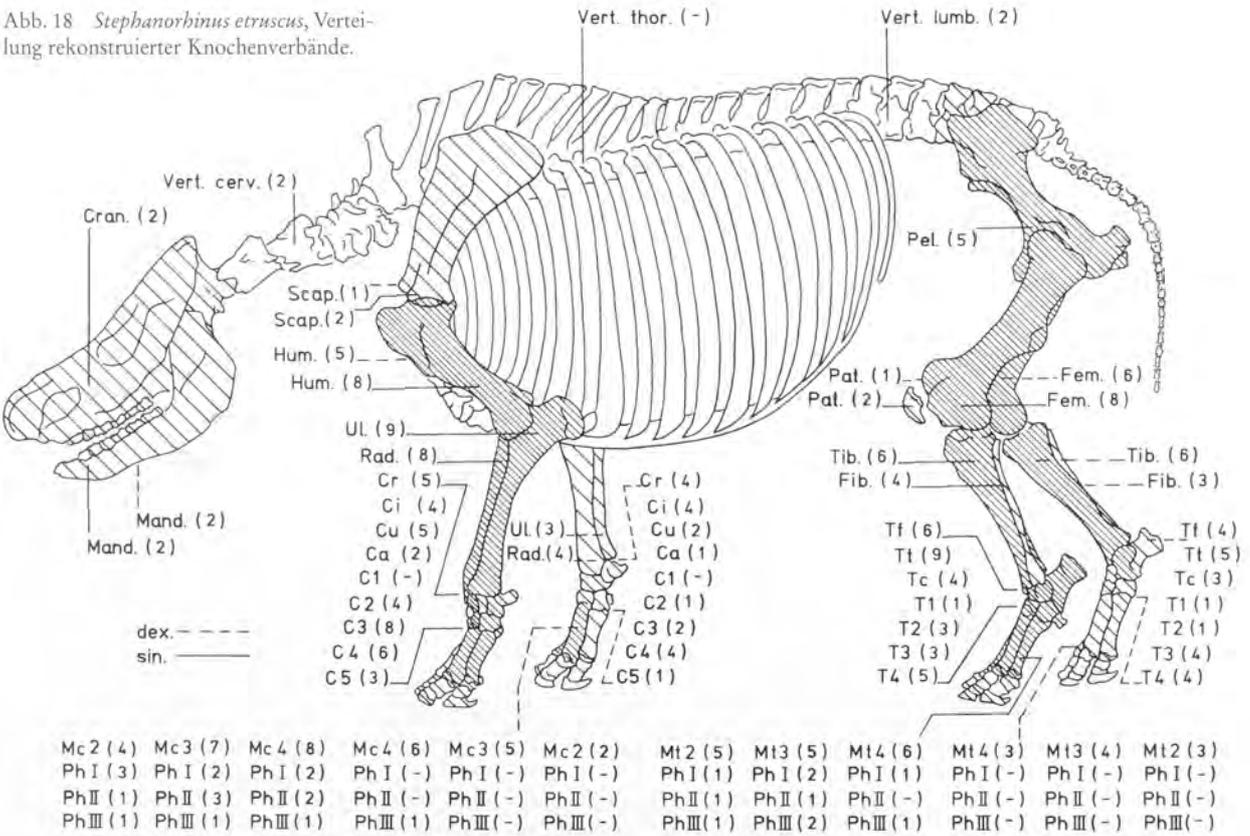


Abb. 18 *Stephanorhinus etruscus*, Verteilung rekonstruierter Knochenverbände.



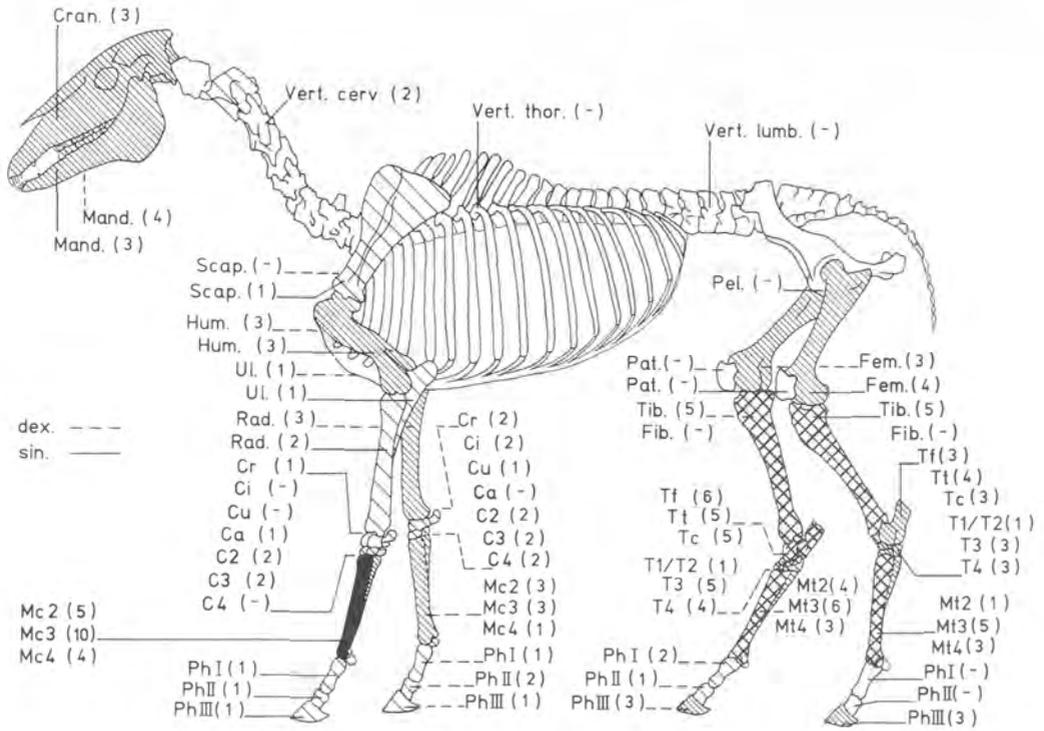


Abb. 19 *Equus wuesti*, Gesamtverteilung aller Skelettelemente.

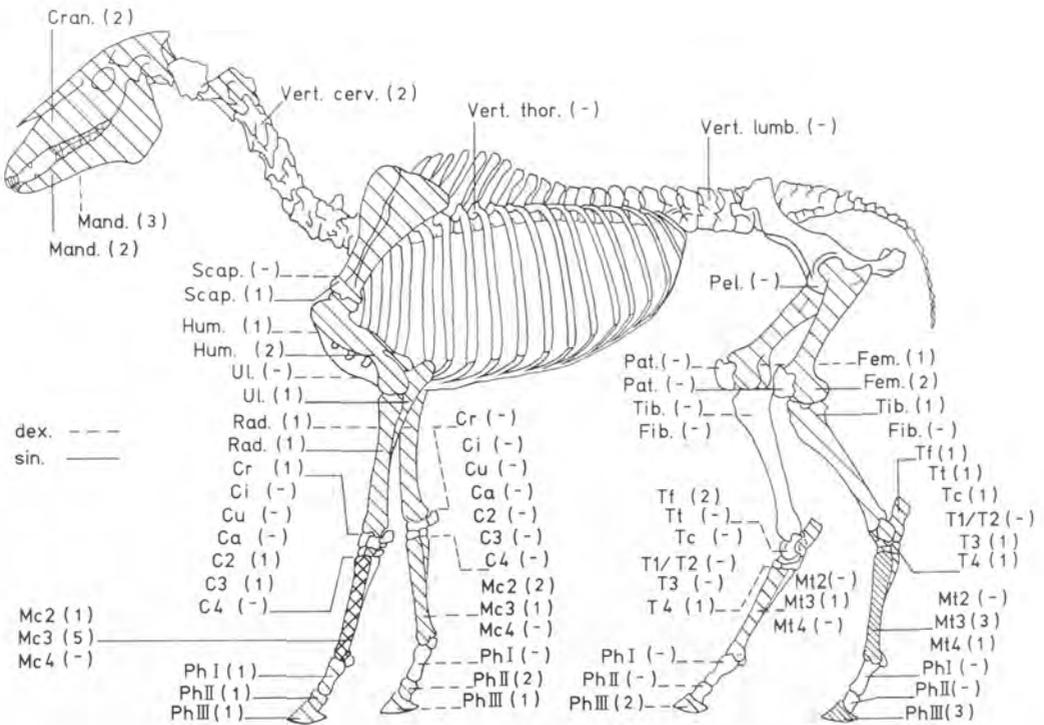


Abb. 20 *Equus wuesti*, Verteilung isolierter Skelettelemente.

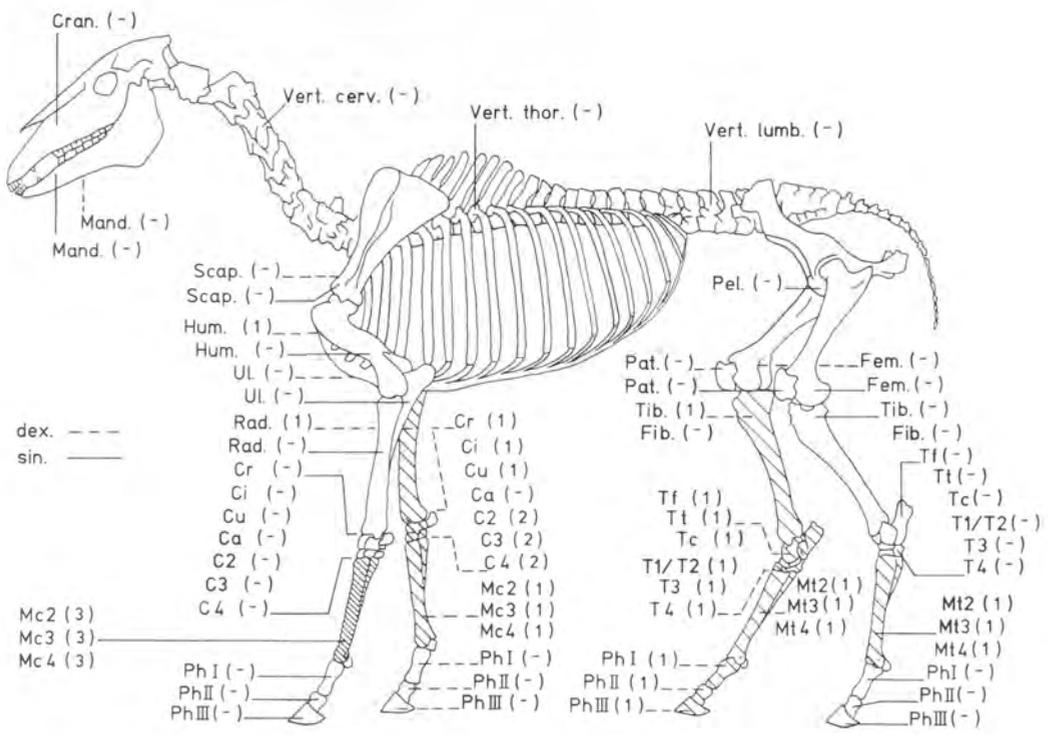


Abb. 21 *Equus wuesti*, Verteilung von Verbandfunden bzw. vermutlichen Verbandfunden.

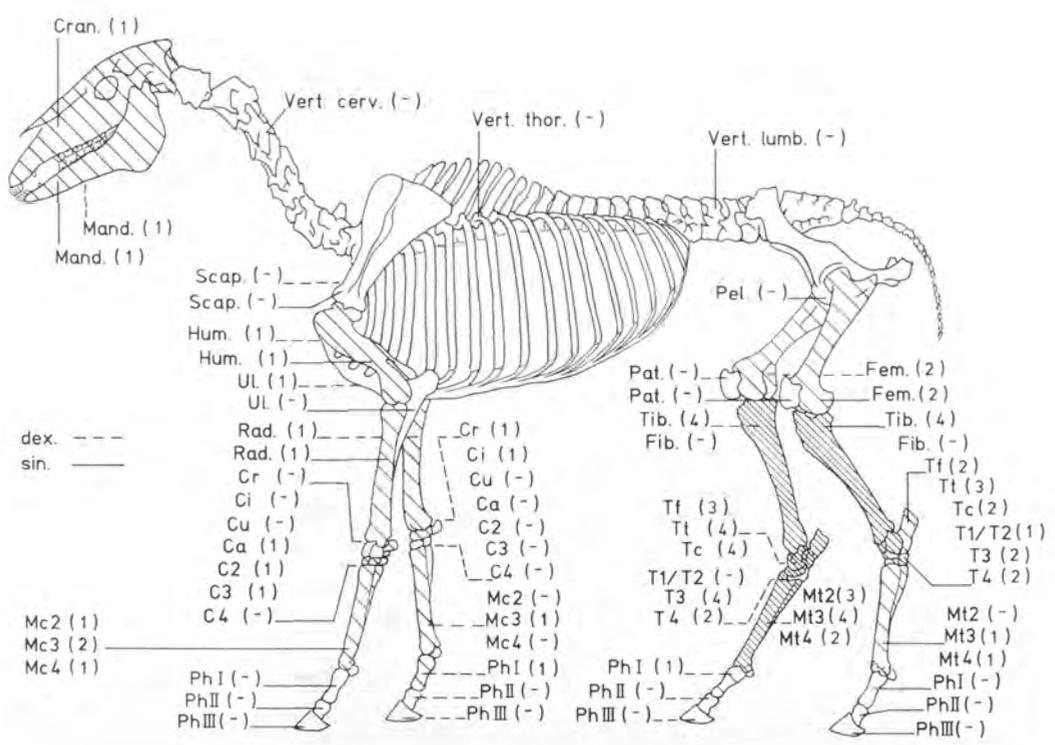


Abb. 22 *Equus wuesti*, Verteilung rekonstruierter Knochenverbände.

gleichfalls selten oder fehlen ganz. Offenbar verfrachten sich entsprechende Leichen- bzw. Skeletteile in größerer Anzahl bereits flussaufwärts, wurden wohl auch gelegentlich von den Kadavern abgetrennt und außerhalb der heutigen Fundstelle eingebettet oder zerstört.

Relativ kleine Knochen, wie beispielsweise Sesambeine und Endphalangen, sind im Gesamtmaterial ebenfalls deutlich unterrepräsentiert. Auch hier wird eine leichte Frachtsonderung erkennbar. Entsprechend einer zwar geringen, aber doch ausreichenden Transportenergie des ufernahen Wasserlaufes dürften derartige Elemente aus den im Fundstellenbereich zerfallenden Skelettverbänden in größerer Anzahl ausgetragen worden sein.

4.8. Mindestindividuenzahlen

Nach Menge und individuellen Merkmalen der Gebiß- und Knochenfunde ergeben sich für die untersuchten größeren Säugetiere (einschließlich Grabungskampagne 1995) die in Tab. 5 aufgeführten Mindestindividuenzahlen (MNI). Danach sind im berücksichtigten Fossilmaterial Reste von zumindest 311 Individuen größerer Säugetiere enthalten (Abb. 23).

	juvenil/ frühadult ¹¹	adult	Summe	Ermittlung
<i>Bison menneri</i> ¹²	10+3	27+6	46	A. V. Sher
<i>Capreolus</i> sp.	0	5	5	H.-D. Kahlke
<i>Alces carnutorum</i>	1	3	4	H.-D. Kahlke
<i>Cervus</i> s. l. <i>nestii vallonnetensis</i>	7	40	47	H.-D. Kahlke
<i>Eucladoceros giulii</i>	28	32	60	H.-D. Kahlke
<i>Hippopotamus amphibius antiquus</i>	11	9	20	R.-D. Kahlke
<i>Sus scrofa priscus</i>	3	3	6	R.-D. Kahlke
<i>Stephanorhinus etruscus</i>	13	16	29	H.-D. Kahlke
<i>Equus wuesti</i>	5	8	13	R.-D. Kahlke
<i>Mammuthus trogontherii trogontherii</i>	4	2	6	I. Dubrovo R.-D. Kahlke
<i>Panthera onca gombaszoegensis</i>	2	3	5	H. Hemmer
<i>Acinonyx pardinensis pleistocaenicus</i>	0	1	1	H. Hemmer
<i>Puma pardoides</i>	0	1	1	H. Hemmer
<i>Lynx issiodorensis</i> ssp. ex aff. <i>spelaeus</i>	0	2	2	H. Hemmer
<i>Megantereon cultridens adroveri</i>	1	1	2	H. Hemmer
<i>Homotherium crenatidens</i>	0	3	3	H. Hemmer
<i>Pachycrocuta brevirostris</i>	17	5	22	A. Turner R.-D. Kahlke
<i>Meles hollitzeri</i>	0	1	1	M. Wolsan
<i>Ursus rodei</i>	1	8	9	R.-D. Kahlke
<i>Canis (Xenocyon) lycaonoides</i>	0	5	5	R.-D. Kahlke
<i>Canis mosbachensis</i>	2	16	18	R.-D. Kahlke
<i>Castor fiber</i>	0	2	2	L. Maul
<i>Trogontherium cuvieri</i>	0	1	1	L. Maul
<i>Hystrix</i> sp.	0	1	1	L. Maul
<i>Macaca sylvanus</i>	0	2	2	H. Zapfe
Summe MNI	108	203	311	

Tab. 5 Mindestindividuenzahlen (MNI) größerer Säugetiere nach überlieferten Gebiß- und Skelettelementen.

¹¹ Das individuelle Sterbealter der durch Funde belegten Individuen konnte von den jeweiligen Bearbeitern zumeist exakter bestimmt werden als es Tab. 4 wiedergibt.

¹² Die Anzahl der nach Abschluß der Bearbeitung (Sher 1997) durch noch nicht vollständig präparierte Neufunde zusätzlich belegten Individuen beruht auf vorsichtiger Schätzung.

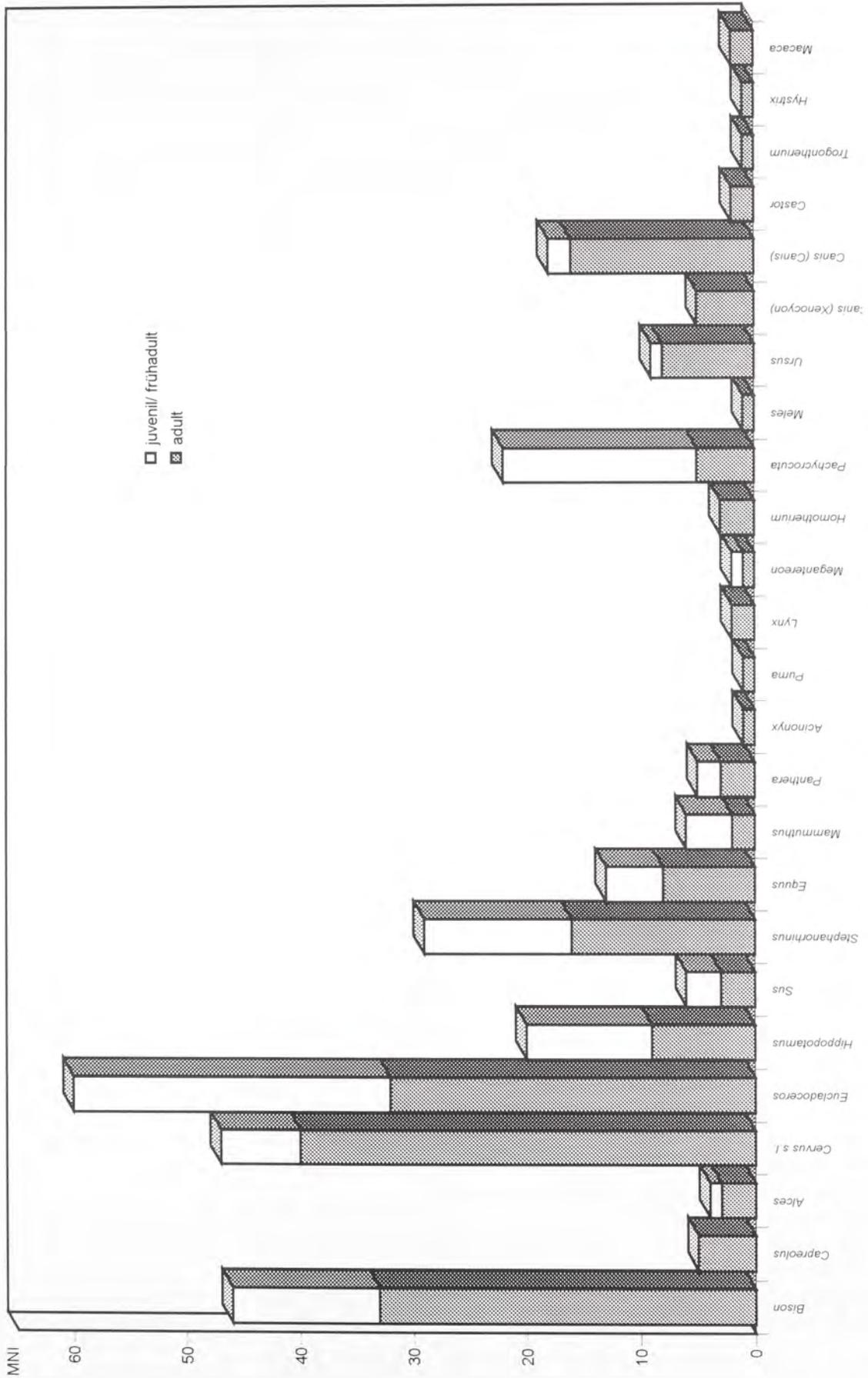


Abb. 23 Individuelle Altersstruktur der überlieferten Reste größerer Säugetiere (basierend auf den ermittelten MNI).

4.9. Individuelle Altersstruktur

Die am verfügbaren Fossilmaterial festgestellten Altersstrukturen der einzelnen »Populationen« weisen für die meisten häufiger nachgewiesenen Arten hohe Anteile juveniler bis frühadulter Tiere aus (*Bison menneri*, *Eucladoceros giulii*, *Hippopotamus amphibius antiquus*, *Sus scrofa priscus*, *Stephanorhinus etruscus*, *Equus wuesti*, *Mammuthus*, *Panthera onca gombaszoegensis*, *Pachycrocuta brevirostris*). Im Gegensatz zu den Befunden von Venta Micena (Martinez Navarro u. Palmqvist 1999, 58 ff.) läßt sich das Mengenverhältnis juveniler zu adulten Individuen allerdings nicht ausschließlich aus der mit ansteigender Körpermasse jeweiliger Arten zunehmenden Präferenz von Jungtieren bei Carnivorenissen erklären (vgl. Abschn. 5.2.).

Für *Bison menneri* konnte Sher (1997, 104) mit dem Nachweis von zumindest zehn Jungtieren (ohne eindeutige Bestimmbarkeit des Geschlechts), 18 Kühen und neun Bullen das Bild einer für natürliche Populationen vorstellbaren Alters- und Geschlechtsrelation nachzeichnen. Die seither geborgenen *Bison*-Neufunde widersprechen dem nicht.

Capreolus und *Alces* sind im Vergleich zu den übrigen Cerviden mit jeweils nur geringen Mindestindividuenzahlen nachweisbar, doch ist auch für den Elch ein Jungtier belegt. Nach den Abrasionsstadien mandibulärer Zahnreihen des bis dato vorliegenden Materials von *Eucladoceros giulii* rekonstruierte H.-D. Kahlke (1997, 241-243) die jeweiligen Altersklassenanteile. Danach überwiegen hier sehr junge (1. Lebensjahr) und alte Individuen (8.-14. Lebensjahr). Seltener sind Hinweise auf kräftige Tiere, die in mittleren Lebensaltern verendeten. Eine gegenüber dem Großhirsch *Eucladoceros* markant abweichende individuelle Alterszusammensetzung dokumentieren dagegen die Gebißreste des ebenfalls recht zahlreich überlieferten »kleinen Hirsches« *Cervus s. l. nestii vallonnetensis* (H.-D. Kahlke 1997, 203-205). Hier läßt sich die überwiegende Menge der Funde auf Individuen des 3. Lebensjahres beziehen. Auch Neufunde (u. a. einige Jungtierreste) verändern dieses Verhältnis nicht prinzipiell.

Die Gesamtzahl der im Fossilmaterial unterscheidbaren Individuen von *Hippopotamus amphibius antiquus* beinhaltet 55% Jungtiere mit Milchbezahnung. Nach Laws (1968, 46) wurden in größeren Rezentpopulationen 5,9-13,8% Kälber bis zu einem Lebensalter von einem Jahr beobachtet, die Sterberate während des ersten Lebensjahres liegt unter normalen Rezentverhältnissen zwischen 45 und 54%.

Die Suiden-Reste von Untermaßfeld gehören zumindest drei Jungtieren sowie drei weiteren ausgewachsenen Tieren an. Sie lassen keine exakteren Rückschlüsse auf die Populationsdynamik zu. Sowohl bei *Stephanorhinus etruscus* mit 44,8% als auch bei *Equus wuesti* mit 38,5% sind die Anteile von Jungtieren an der nachweisbaren Mindestindividuenzahl recht hoch. Bei *Mammuthus* liegen 50% juvenile bis frühadulte Tiere vor.

Zwar sind aus dem bisherigen Gesamtmaterial von Untermaßfeld zumindest 14 Individuen der generell seltenen Feliden nachweisbar, doch verteilen sich die Funde auf sechs Arten, so daß eine Interpretation der Altersstruktur unterbleiben muß. Interessanter gestalten sich die Verhältnisse bei *Pachycrocuta brevirostris*. Im Gegensatz zu allen übrigen Carnivoren sowie ebenfalls zu den Herbivoren dominieren Jungtiere das Material hier mit 77,3%. A. Turner (2001, 686 f.) unterscheidet anhand der Gebißentwicklung fünf juvenile Altersstadien, die sämtlich auf Lebensspannen unter einem Jahr zu beziehen sind. Für *Ursus rodei*, *Canis (Xenocyon) lycaonoides* sowie *Canis mosbachensis* sind im Untermaßfelder Fundgut bisher nahezu ausschließlich adulte Individuen belegt.

Dachs, Biber und Makaken lieferten Hinweise auf nur wenige Individuen.

5. Genesemodell

5.1. Sedimentologische und hydrologische Prozesse

Aus dem geologischen Befund (Ellenberg u. R.-D. Kahlke 1997; R.-D. Kahlke 2001b) lassen sich für die fossilführenden Bereiche der Unteren und Oberen Fluviatilen Sande von Untermaßfeld folgende Sedimentationsprozesse ableiten:

Die Akkumulation der Skelettreste sowohl aus dem obersten Abschnitt der Unteren Fluviatilen Sande (Überflutungsflächen) als auch dem unteren Teil der Oberen Fluviatilen Sande (Rinnenfüllung) erfolgte

in identischer räumlicher Position leeseitig des von Osten in das Profil eingeschobenen Hangschuttfächers.

Lithologische Merkmale weisen für die einzelnen Lagen der Unteren Fluviatilen Sande wiederholte und weitgehend gleichartige, flächig ausgedehnte Hochflutereignisse mit entsprechender Sedimentation nach (Abb. 24). Mehrere dieser Flutereignisse trugen Kadaver bzw. Teile solcher in den Raum der heutigen Fundstelle ein. Getrennt durch eine max. 0,2 m mächtige Schlufflage (R.-D. Kahlke 2001b, 434ff., Abb. 2) lassen sich derzeit zumindest zwei fossilführende Schüttungen unterscheiden, die in kurzem zeitlichen Abstand aufeinander folgten. Taphonomische Detailuntersuchungen, etwa eine computergestützte räumliche Darstellung der Fundverteilung, verbunden mit der Rekonstruktion von Individualverbänden aus den entsprechenden Grabungsflächen könnten eine weitergehende Differenzierung des Sedimentationsgeschehens im fundhöffigen Abschnitt der Unteren Fluviatilen Sande erkennen lassen.

Im unmittelbaren Anschluß an die Bildung der Unteren Fluviatilen Sande schürfte eine erneute Flut mit außergewöhnlicher Erosionskraft eine beträchtliche Rinne aus, die bei Nachlassen der Transportenergie umgehend wiederaufgefüllt wurde (Abb. 25). Dabei erfolgte insbesondere zu Beginn der Verfüllung ein hoher Eintrag von Nekromasse. Als Bildungsursache der bis 4 m Tiefe eingeschnittenen Erosionsrinne muß eine kurzfristig gesteigerte Geschwindigkeit des abfließenden Wassers gelten, vielleicht hervorgeufen durch das zeitliche Zusammentreffen mehrerer meteorologisch-hydrographischer Faktoren oder aber durch den Einfluß des Hangschuttfächers selbst. Letzterer könnte in seiner Wirkung mit heutigen flußbaulichen Maßnahmen zur Schiffbarhaltung von Wasserstraßen vergleichbar gewesen sein. Die Installation von Buhnensystemen führt auch hier zu ufernaher Verringerung der Transportenergie mit entsprechender Sedimentation, im Bereich der zentraleren Fahrrinne dagegen zur Steigerung der Fließgeschwindigkeit und damit zur Vertiefung des Flußbettes.

Die geomorphologische Situation des mittleren und oberen Werratal sowie die Position flußaufwärts gelegener Schotterterrassen gestattet eine Rekonstruktion des potentiellen Überflutungsraumes zur Zeit der Fundstellengenese (Abb. 26). Insgesamt dürfen ca. 94 km² Auenfläche als Herkunftsgebiet für die in der Konzentratlagerstätte angereicherten Funde gelten. Gewässereinzugsraum waren der Höhenzug des Thüringer Waldes südöstlich Schmalkalden, das Thüringer Schiefergebirge sowie Teile des südwestthüringischen Triasgebietes (Schwermineralanalysen quartärer Werraschotter in Ellenberg 1975).

In weiten, flußaufwärts der Fundstelle gelegenen Flächen dürften die Hochflutereignisse zunächst erodierende Wirkung gehabt haben. Ein damit verbundener »Kehraus-Effekt« bewirkte den Austrag vorhandener Nekromasse, darunter pflanzliches Material, Einzelknochen und Kadaverreste.

Besonderen Einfluß auf den für die Tierwelt des Werratal katastrophalen Verlauf der Überflutungen hatte wohl eine schleifenförmige Taleinengung zwischen Henfstädt und Leutersdorf, 12 km flußaufwärts der Fundstelle Untermaßfeld (Abb. 26). Das dortige, noch heute wirksame sogenannte »Nadelöhr« wird aus massiven, steil aufragenden Wellenkalk-Wänden (Unterer Muschelkalk) gebildet. Der genannte Tal mäander war mit Sicherheit bereits während des Unterpleistozäns vorhanden, da die heutige Höhendifferenz zwischen Aue und Talkante hier nahezu 100 m beträgt. Aus den rezenten Talbreiten im geomorphologischen Niveau der Jüngeren Zersatzgrobschotter geht hervor, daß sich das unterpleistozäne Sohlental der Werra im Raum des Nadelöhrs von > 1,5 km auf deutlich < 1,0 km Breite verengte. Damit lag hier bereits zur Bildungszeit der Untermaßfelder Fossilagerstätte eine Schmalstelle (»bottle neck«) vor, die bei erhöhter Wasserführung des Flusses zu einem Rückstau und damit zu verstärkt auflaufendem Wasser in den flußaufwärts gelegenen Auen führte¹³. Das Fehlen von pleistozänen Terrassenresten am »Nadelöhr« (einschließlich seines südlichen Gleithanges) zeigt an, daß die Durchflußstelle während des Pleistozäns starker Seitenerosion ausgesetzt war. Als Ursache dafür müssen erhöhte Fließgeschwindig-

¹³ Ein Beispiel für den Einfluß der ständigen Überschwemmungsgefahr im genannten Raum auf die Wegeführung noch während der vorrömischen Eisenzeit findet sich bei Grasselt (1994, 172f.).

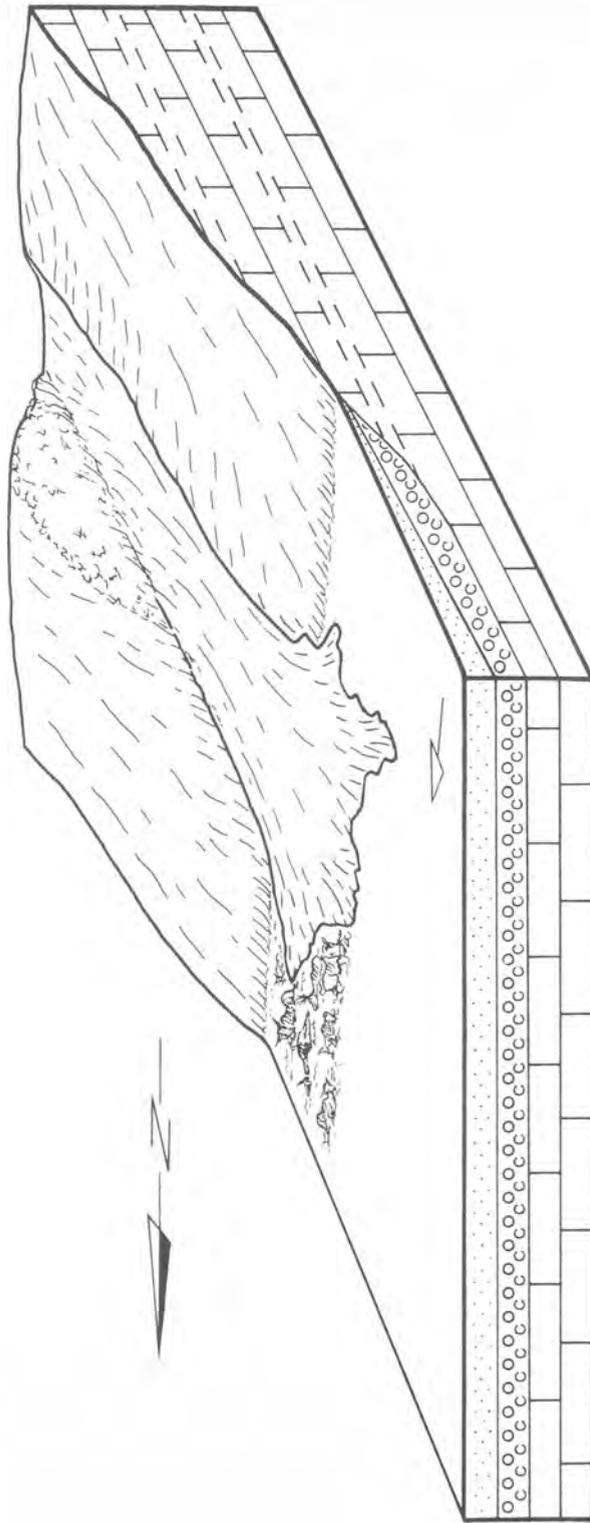


Abb. 24 Rekonstruktion des Bildungsraumes der Fundstelle Untermäßfeld zur Akkumulationszeit der Unteren Fluviatilen Sande mit flächiger Ablagerung von Hochflutsedimenten.

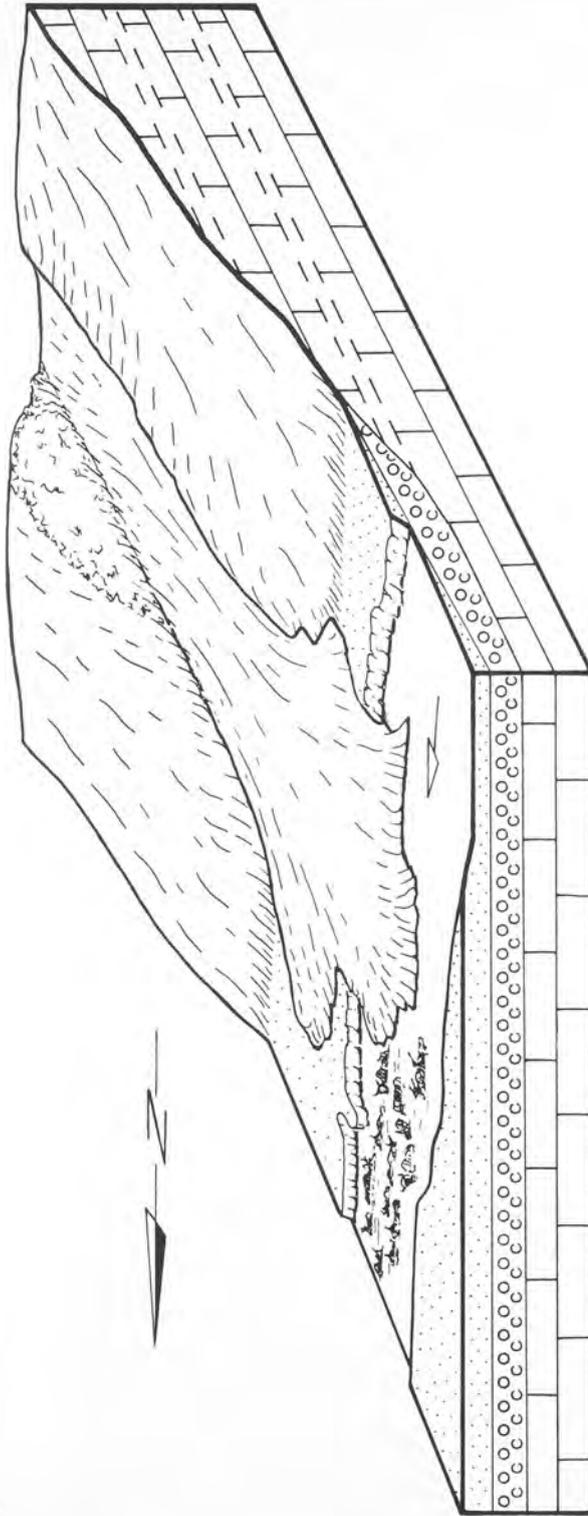


Abb. 25 Rekonstruktion des Bildungsraumes der Fundstelle Untermaßfeld zur Akkumulationszeit der Oberen Fluviatilen Sande mit Auffüllung der Erosionsrinne.

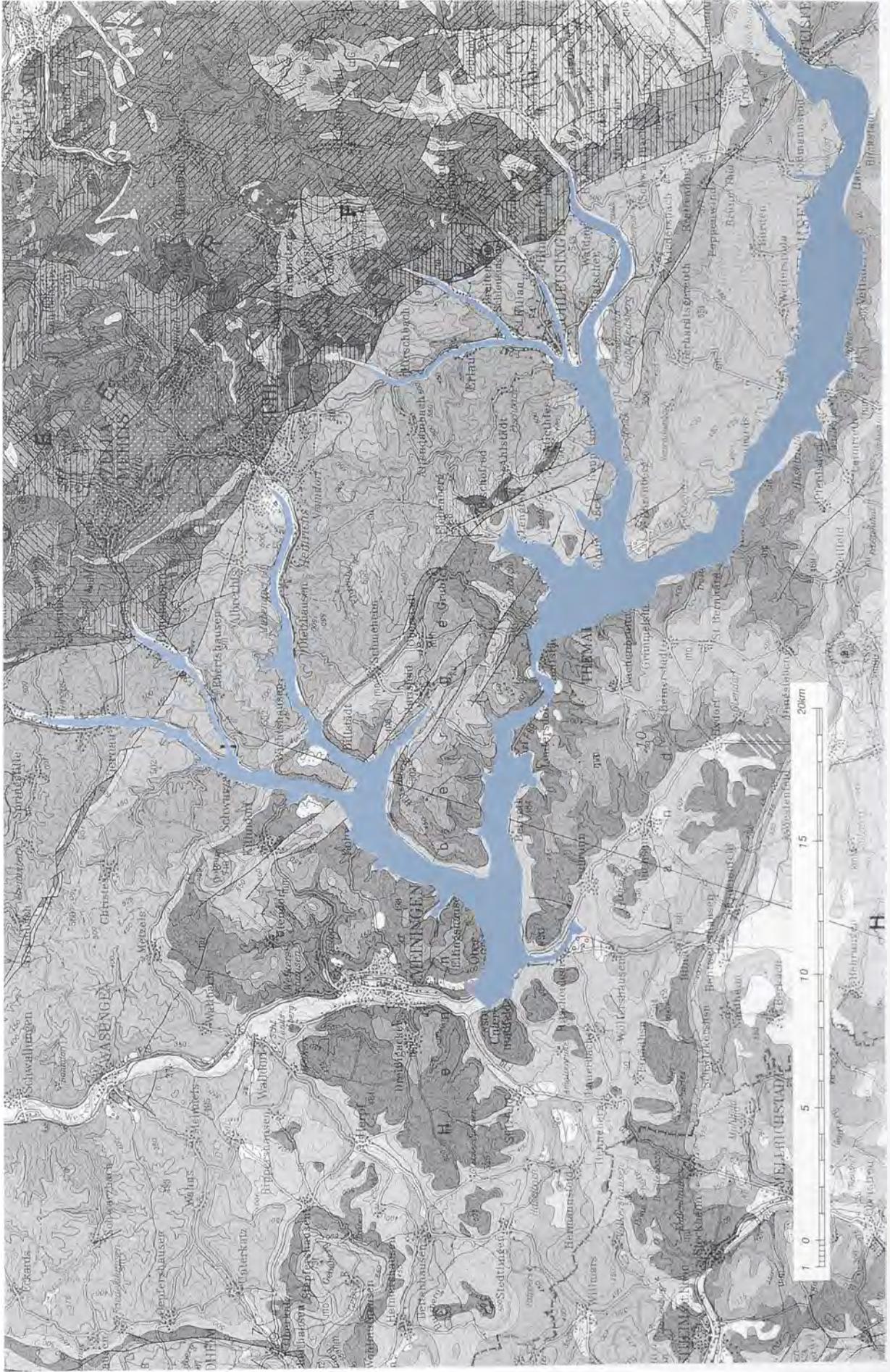


Abb. 26 Potentiell überflutete Fläche der oberen und mittleren Werra sowie ihrer Zuflüsse flussaufwärts der Fundstelle Untermafeld zur Entstehungszeit der Fossilagerstätte [Kartengrundlage nach Seidel et al. (1998)].

keiten sowie Turbulenzen angesehen werden. Diese konnten – insbesondere bei übernormaler Wasserführung – auch relativ guten Schwimmern unter den Großsäugern zum Verhängnis werden. Der Wildbestand des Werratalts war also während der Hochflutereignisse, die zur Bildung der Konzentratlagerstätte von Untermaßfeld führten, vor allem im Raum des »Nadelöhrs« zwischen Henfstädt und Leutersdorf sowie flußaufwärts davon einer erhöhten Gefährdung ausgesetzt.

5.2. Herkunft und Zusammensetzung der Nekromasse

Aufgrund unterschiedlicher Lebensweisen und Biotop-Präferenzen der aus der Fossillagerstätte nachgewiesenen Tiere (vgl. Abschn. 6.1.) dürften die jeweiligen Ursachen ihres Todes durchaus verschieden gewesen sein. Vor dem Hintergrund einer artenreichen Carnivorenfauna mit zahlreichen aktiven Jägern (vgl. Abschn. 3.2.6.; zu den Räuber-Beute-Verhältnissen s. Hemmer, in diesem Band) ist vorauszusetzen, daß in der Talaue stets Kadaver von Beutetieren in sukzessiven Dekompositionsstadien vorhanden waren. Hemmer (l. c., 770) möchte knapp die Hälfte der in der Fundstelle angetroffenen Reste zumindest der Ungulaten auf flußaufwärtige Carnivorenrisse beziehen. Weitere Verluste beispielsweise unter Cerviden-Jungtieren (vgl. *Eucladoceros*) könnten in Perioden gesteigerter Biotopdurchfeuchtung aufgetreten sein. Dabei ist analog zu rezenten Verhältnissen durchaus mit erheblicher Artspezifität zu rechnen, die zu unterschiedlicher Gefährdung führte. Generell gefährdet waren erschöpfte, kranke oder altersgeschwächte Tiere.

Sowohl die relative Häufigkeit individuell zusammengehöriger rechter und linker Skelettelemente (vgl. Abschn. 4.6.), die für die meisten Arten den Eintrag weitgehend intakter Kadaver belegen, als auch spezifische und individuelle Zusammensetzung der vorliegenden Thanatozönose deuten einen nicht geringen Anteil von frischen Flutopfern an. Unter Berücksichtigung des von Hemmer (s.o.) geschätzten Anteils von Carnivorenrisse am Gesamtmaterial sowie unter Annahme einer sicher weitaus geringeren Zahl von anderweitig verursachten Abgängen verbleiben für das Gesamtmaterial größerer Säugetiere (MNI = 311) etwa 50% Flutopfer. Damit erweisen sich die Hochfluten des unterpleistozänen Werratalts als wesentliche Todesursache der überlieferten Wirbeltierfauna sowie als entscheidender Akkumulationsfaktor für die Fossillagerstätte.

Von grundlegender Bedeutung für Spektrum, Individuenzahl und Altersstruktur der überlieferten Wirbeltierreste sind die Populationsdichte der einzelnen Arten im unterpleistozänen Biotop, ihre spezifischen Verhaltensmuster und lokomotorischen Fähigkeiten – insbesondere Schwimm- und Klettervermögen, außerdem Art und Weise der Anlage von Ruheorten sowie das Gewicht bzw. die Transportfähigkeit der angefallenen Kadaver. Als dokumentierte Vergleichsobjekte für die unterpleistozänen Überflutungsszenarien des Werratalts bieten sich künstlich herbeigeführte Stausituationen mit zügigem Wasseranstieg insbesondere im afrikanischen Raum an, so beispielsweise die Entstehung des Kariba-Stausees im Sambesital (Child 1968; Roth 1969, dort weitere Literatur). Die für Untermaßfeld aus dem geologischen Befund rekonstruierte, zumindest zeitweilig rapide und energiereiche Überflutung der Werraauen dürfte allerdings für die vorhandene Fauna katastrophalere Folgen gehabt haben, als die kontrollierte Anlage einer künstlichen Stauffläche.

In großflächigen Überschwemmungsgebieten bilden sich entsprechend der jeweiligen geomorphologischen Situation zunächst Inselkomplexe unterschiedlicher Dimension heraus, die von der gefährdeten Tierwelt nach Möglichkeit als rettende Rückzugsräume aufgesucht werden. Mit sukzessiver Überflutung müssen diese Refugien allerdings aufgegeben werden. In Abhängigkeit von Individuenzahl und Verweildauer können sich bei einzelnen Tieren bereits hier konstitutionelle Schwächungen durch Nahrungsmangel bemerkbar machen. Weitere mit Flutsituationen eintretende Gefährdungen gehen von möglichen Sichtbehinderungen durch Regen oder Nebel, von der Unpassierbarkeit gewohnter Wechsel oder auch von Panikreaktionen der betroffenen Individuen aus.

Generell halten größere Landvertebraten (einschließlich Jungtieren) in den Fluten ihre Köpfe zunächst aktiv über Wasser. Unterschiedlich entwickelte Schwimmfähigkeit und -ausdauer bedingen allerdings Unterschiede in den Überlebenschancen der einzelnen Individuen bzw. Arten. Die offenbar recht hohe Zahl frischtoter Flutopfer im Gesamtbestand des Untermaßfelder Leichenfeldes gestattet eine Interpre-

tation der individuellen Altersstruktur der überlieferten Reste größerer Säugetiere (Tab. 5, Abb. 23). Partielle Ähnlichkeiten bestehen zum Gefährdungsmuster durch Carnivoren, aus deren Rissen ebenfalls in beträchtlicher Menge Knochenmaterial angeliefert wurde (s.o.).

Die für *Bison menneri* ermittelte, einer natürlichen Population entsprechende Alters- und Geschlechtsrelation der Untermaßfelder Funde könnte auf das Verenden von Individuengruppen mit Herdenstruktur hindeuten. Die individuelle Bereitschaft, tiefe Gewässer schwimmend zu überwinden, ist bei Herdentieren in vielen Fällen der sozialen Bindung innerhalb der Herde untergeordnet (vgl. z.B. Roth 1969, 18). Unter den allgemein mit beachtlichen Schwimffähigkeiten ausgestatteten Cerviden ergeben sich bei den häufiger überlieferten Arten (*Eucladoceros giulii*, *Cervus s. l. nestii vallonnetensis*) deutliche Unterschiede in den jeweiligen Altersklassenanteilen. Bei dem großen *Eucladoceros* überwiegen sehr junge und alte Individuen, die mittleren Altersklassen sind unterrepräsentiert. Letztere sind für den kleinen Hirsch dagegen sehr gut belegt. Offenbar führte die geringere physische Leistungsfähigkeit von *C. s. l. nestii vallonnetensis* im betrachteten Fall zu einer Gefährdung aller Altersstadien. In analoger Weise fiel 1998 eine Herde von Sumpfhirschen (*Cervus duvauceli*) den durch heftige Monsunregen an Brahmaputra und Diphaloo ausgelösten Überflutungen im Kaziranga-Nationalpark (NE-Indien) vollständig zum Opfer (Rai 1998, 22). Für die kräftigsten Individuen des Untermaßfelder *Eucladoceros* in mittleren Lebensaltern war während der Flutkatastrophen, aber auch in ihrer Eigenschaft als Beuteziel der Carnivorengesellschaft eine höhere Überlebenschance gegeben.

Die für *Hippopotamus amphibius antiquus* aus Untermaßfeld ermittelte Sterberate für Jungtiere mit Milchbezaehlung liegt deutlich über entsprechenden rezenten Populationsanteilen. Heutige Beobachtungen zeigen, daß die häufigste Todesursache bei Kälbern in einer durch das Fließregime bewirkten Trennung von den Muttertieren zu sehen ist. Der hohe Anteil von Resten junger Flußpferdindividuen im Untermaßfelder Fundmaterial weist also wohl vor allem auf deren Gefährdung in Hochflutsituationen hin. Sollten sich unter den adulten *Hippopotamus*-Individuen von Untermaßfeld Flutopfer befinden, so dürften diese am wahrscheinlichsten in den Turbulenzen des »Nadelöhrs« (vgl. Abschn. 5.1.) zu Tode gekommen sein.

Wildschweine sind nur gelegentlich bereit, breitere Wasserflächen schwimmend zu überqueren. Die wenigen bislang aus Untermaßfeld vorliegenden Suiden-Reste erlauben allerdings keine exakteren Rückschlüsse auf die Populationsdynamik.

Stephanorhinus etruscus war kein ausdauernder Schwimmer. Seine Fähigkeiten dürften sich zwischen den Möglichkeiten afrikanischer Spitzmaulnashörner (*Diceros bicornis*) und denen der asiatischen Rhinocerotiden (*Dicerorhinus sumatrensis*, *Rhinoceros sondaicus*, *Rhinoceros unicornis*) bewegt haben. Generell bereitet es den Tieren Schwierigkeiten, ihre schweren Köpfe längere Zeit über Wasser zu halten (Child 1968, 52). *Diceros bicornis* als ausgesprochen schlechter Schwimmer sucht niemals freiwillig tiefes Wasser auf. In Zwangssituationen können Spitzmaulnashörner kurze Strecken (10-25 m) schwimmen, kehren dann aber wieder an Land zurück (Roth 1969, 15-17). Asiatische Nashörner werden jeweils im Wasser badend beobachtet, mitunter überqueren sie auch kleinere Wasserflächen, können dabei aber leicht abgetrieben werden (Literatur bei Child 1968, 52; Roth 1969, 17). In Hochflutsituationen sind sie stark gefährdet, ein Beispiel für *Rhinoceros unicornis* gibt Rai (1998, 22) aus dem Kaziranga-Nationalpark (NE-Indien). Die individuelle Alterszusammensetzung der Untermaßfelder Funde von *Stephanorhinus etruscus* entspricht – soweit ermittelbar – etwa der einer gut untersuchten, großen Rezentpopulation von *Diceros bicornis* aus dem Tsavo National Park in Kenia (Goddard 1970, Tab. 8). In der von Roth u. Child (1968, Tab. 1) beobachteten kleineren *D. bicornis*-Population des Kariba-Beckens (Sambesital) fiel der Anteil von Kälbern und Jungtieren etwas geringer aus, als im Untermaßfelder Material. Generell kann festgestellt werden, daß juvenile bis adulte Nashörner der Untermaßfelder Population in jeweils nahezu gleicher Weise hochflutgefährdet waren.

Auch Equiden gelten als wenig geschickte, langsame Schwimmer. Ungewohnt kühles Wasser in Verbindung mit der Schwimmanstrengung kann bei ihnen zu gefährlicher vegetativer Labilität bis hin zum Kreislaufkollaps führen. Bei *Equus wuesti* waren Individuen aller Altersstadien von der Hochwassersituation in gleichem Maße bedroht.

Ausdauerndes Schwimmvermögen ist dagegen von Elefanten seit langem bekannt (z.B. Illustration in Chadwick 1991, 3-4). Vertretern der Proboscider gelang es in verschiedenen Teilen der Welt, weit vom Festland entfernte Inseln aktiv schwimmend bzw. driftend zu erreichen (Beispiele in Bergh et al. 1996; Caloi et al. 1996). Einer guten Überlebenschance im Wasser sind insbesondere der als Schnorchel einsetzbare Elefantenrüssel sowie die pneumatisierte Innenkonstruktion des Oberschädels dienlich (Sondaar 1986). Die Geschwindigkeit zielgerichteten Schwimmens heutiger afrikanischer Elefanten (*Loxodonta africana*) ist mit der des Menschen vergleichbar. Roth (1969, 15) beschreibt, wie Jungtiere, mit dem Rüssel den Schwanz des Muttertieres ergreifend, diesen im Wasser schwimmend folgen. Entsprechend ihrem guten Schwimmvermögen sind aus Untermaßfeld lediglich sechs Individuen von *Mammuthus* belegt, davon drei juvenile bis subadulte Tiere. Möglicherweise scheiterten die Elefanten durch ihre nur geringe Kletterfähigkeit eher an der mangelnden Möglichkeit, ein rettendes Ufer zu erklimmen, als an der Flut selbst.

Für die artenreiche, aber naturgemäß individuenarme Felidenfauna bleibt im Einzelfall unklar, ob die Tiere in der Auenlandschaft von den hereinbrechenden Wassermassen erfaßt wurden oder aber durch Flutopfer angelockt erst beim Beutezugriff verendeten. *Panthera onca gombaszoegensis* müssen Gewässeraffinitäten ähnlich denen des rezenten Jaguars zugeschrieben werden. Dieser jagt u.a. auch in ruhigen oder langsam fließenden Gewässern (A. Turner 1997, 65). Der Luchs (*Lynx issiodorensis* ssp. ex aff. *spelaeus*) dürfte dem Wasser eine deutlich geringere Widerstandskraft entgegengebracht haben. Da seine Wurfneester insbesondere in den südexponierten Hanglagen (vgl. auch Hemmer 1993b, 1158) des Werratalts vermutet werden müssen, verwundert das Fehlen von Jungtierresten in der Thanatozönose nicht. Auch die übrigen nachgewiesenen Katzen (*Acinonyx pardinensis pleistocaenicus*, *Puma pardoides*, *Megantereon cultridens adroveri*, *Homotherium crenatidens*) besaßen wohl gewisse Schwimmfähigkeiten, waren aber von reißenden Fluten überfordert.

Unter den recht zahlreich nachgewiesenen Hyänenresten (*Pachycrocuta brevirostris*) dominieren Jungtiere mit Lebensspannen unter einem Jahr deutlich. Wenngleich für rezente Hyänenpopulationen entsprechende Altersklassenanteile oder auch Mortalitätsraten nur schwer zu quantifizieren sind, geht doch aus den Beobachtungen von Kruuk (1972, 35-36) an Fleckenhyaänen (*Crocuta crocuta*) des Ngorongoro-Kraters sowie des Serengenti-Nationalparks (Tansania) hervor, daß dort die jeweilige Sterblichkeit unter normalen Bedingungen während des ersten Lebensjahres geringer ausfällt, als am Untermaßfelder Material beobachtet. Mit Sicherheit lagen also im Überflutungsraum flußaufwärts der heutigen Fundstelle Hyänenhorste mit sehr jungen und damit stark gefährdeten Tieren. Vielleicht waren die sandigen Flußablagerungen des Talbodens in besonderer Weise zur Anlage derartiger Baue geeignet. Ob sich unter den juvenilen *Pachycrocuta*-Resten auch Opfer intraspezifischer Auseinandersetzungen innerhalb eines Wurfes befinden, läßt sich nicht feststellen, kann aber zumindest nicht ausgeschlossen werden. Adulte Tiere dürften entsprechend ihrer Körperkraft durchaus tüchtige Schwimmer gewesen sein.

Bei *Canis mosbachensis* überwiegen in krassem Gegensatz zu den Hyänen Reste adulter Individuen beiderlei Geschlechts. Auch hier wird keinesfalls das Altersverhältnis einer natürlichen Population widerspiegelt (vgl. Smirnov u. Korytin 1985; Peters 1993, 82). Offenbar lagen in diesem Fall die Wurfhöhlen bzw. -lager sowie sogenannte »Rendezvousplätze« der Jungtiere außerhalb der überfluteten Aueflächen, möglicherweise in den Hanglagen des Werratalts oder auf den angrenzenden Hochflächen (vgl. Abschn. 6.2.). Da *Canis* sicher kein schlechter Schwimmer war, könnte die aus den Funden ermittelte Mindestindividuenzahl (18!) eine recht hohe Populationsdichte der Tiere in der Fundstellenumgebung andeuten.

Auch der Braunbär *Ursus rodei* ist mit Ausnahme eines durch postcraniales Material belegten Subadultus ausschließlich mit Resten ausgewachsener Individuen vertreten. Seichte Gewässer werden von den Tieren gelegentlich zum Fischfang aufgesucht, flächige Hochfluten dürften sie aber oftmals überfordert haben. Da sich die Anreicherung der Untermaßfelder Thanatozönose überwiegend während des Winterhalbjahres vollzog (vgl. Abschn. 5.5.), könnten einzelne der nachgewiesenen Bärenindividuen während einer eventuellen Winterruhe von hereinbrechenden Wassermassen überrascht worden sein.

Die bei rezenten Dachsen (*Meles meles*) feststellbare Tendenz zur Anlage ihrer Baue in südlichen bis westlichen Hang lagen (Literatur in Lüps u. Wandeler 1993, 876-877) könnte eine Erklärungsmöglichkeit für die Seltenheit von Dachsresten (*M. hollitzeri*) in der Untermaßfelder Fauna bieten.

Es verwundert nicht, daß die als exzellente Schwimmer bekannten Biber (*Castor fiber*, *Trogontherium cvvieri*) im Untermaßfelder Fundgut ebenfalls nur außerordentlich selten auftreten. Sie waren durch die Hochfluten nur wenig gefährdet. Häufiger finden sich ihre Reste in feinklastischen Ablagerungen verlandender Flußarme oder Seen, die länger andauernde Sedimentationsprozesse repräsentieren¹⁴. Die Makaken (*Macaca sylvanus*) konnten den Wassermassen dank ihres Klettervermögens mühelos entkommen.

Die Auflistung von bisher in der Untermaßfelder Fossilgemeinschaft fehlenden, aus der stratigraphischen und ökologischen Situation aber zu erwartenden Großsäugertaxa unterstützt die Vorstellung einer ursächlichen Bedeutung von Hochflutereignissen für die Fundstellengenese. So ist es denkbar, daß sich gute Kletterer, wie die unterpleistozäne Wildkatze (*Felis lunensis* bzw. *F. silvestris lunensis*), Hermelin (*Mustela palerminea*), Mauswiesel (*Mustela praenivalis*) und wohl auch der kletterfähige Steinmarder (*Martes vetus*) oftmals auf Äste oder Zweige über dem Wasserspiegel retten konnten¹⁵. Für geringgewichtige Säuger sind auch natürliche Flöße als Rettungsmöglichkeit vorstellbar. Sollten Fischotter (*Lutra*) die unterpleistozäne Werra besiedelt haben, waren sie durch das Hochflutgeschehen ebenfalls kaum gefährdet.

Vertreter von Erdbaue bewohnenden Arten, so beispielsweise einige Musteliden (z.B. *Mustela palerminea*, teilweise auch *M. praenivalis* und *Martes vetus*) und ein gleichfalls im Fundmaterial bisher vermißter Fuchs (*Vulpes alopecoides* bzw. *V. praeglacialis*)¹⁶ könnten von unvermittelt einbrechenden Wassermassen viel sicherer noch in eben diesen Bauen ertränkt und eingebettet worden sein, als Tiere, die nicht derartige Ruheplätze wählen.

In der Untermaßfelder Thanatozönose fehlen vor allem kleine Arten mit Körpermassen unter 10 kg. Jungtiere größerer Arten, die diese Masse nur unwesentlich überschreiten sind ebenfalls unterrepräsentiert. Sowohl als Raubtierbeute als auch bei fluviatilen Transport werden Kadaver der genannten Gewichtsklasse nicht nur sehr viel schneller sondern auch vollständiger vernichtet, als entsprechend größere Wirbeltierleichen (vgl. Abschn. 4.6., Tab. 4). Außerdem werden sie im fließenden Wasser leichter durch Gesträuch ausgefiltert, als größere Körper oder deren noch umfangreiche Teile.

Reste von Kleinvertebraten wiederum sind aus der Fundstelle in recht ansehnlicher Menge überliefert. Für Kleinsäugerkonzentrationen der hauptsächlichen Gewinnungszeit (1983-1989) gibt Maul (in diesem Band a, 859) durchschnittlich 23 Funde/t an. Die Gebiß- und Skelettreste entstammen sowohl aufgearbeiteten Gewöllen bzw. Exkrementen entsprechender Jäger als auch auf freien Wasserflächen verendeten Tieren. Anzahl sowie spezifisches und osteologisches Spektrum der Funde resultieren aus vielfältigen ökologischen und taphonomischen Selektionsprozessen (Maul, in diesem Band a, 858-861).

Die bislang vorliegenden, recht unvollständigen Belege der Untermaßfelder Fisch- und Vogelwelt dürften wohl nur zum geringsten Teil auf Flutopfer zurückzuführen sein. Individuell zusammengehörige Skelettelemente eines von Jánosy (1997, 98-99) beschriebenen Rabenvogels (*Corvus* sp.) deuten auf ein frischtod eingebettetes Individuum hin. Generell sind Vogelleichen durch die Wirkung ihrer Gefieder, pneumatisierte Räume in Körper und Skelett sowie große relative Oberflächen recht lange Zeit schwimmfähig, nach Schäfer (1976) bis zu 40 Tagen. Mit dieser von den Säugetieren abweichenden Eigentümlichkeit sinkt in fluviatilen Milieu die Wahrscheinlichkeit gemeinsamer Ablagerung und Einbettung.

¹⁴ z.B. in den Tonen von Tegelen, s. Schreuder (1929) u. Mayhew (1978).

¹⁵ Zur stratigraphischen Reichweite der genannten Taxa in Mitteleuropa s. Wolsan (1993).

¹⁶ Zur Diskussion der Validität genannter Taxa s. R.-D. Kahlke (1994, 14-15).

5.3. Eintrag und Verteilung der Nekromasse

Die aus dem flußaufwärts gelegenen Abschnitt des gefluteten Werratal in den Raum der heutigen Fundstelle eingetragenen Kadaver bzw. deren Reste unterlagen während ihres Transportes einer sukzessiven Dekomposition. Dazu trugen neben hydrodynamischen Druck- bzw. Zugkräften des fließenden Wassers auch Kollisionen mit natürlichen Hindernissen und Treibgut bei.

Leeseitig des unmittelbar an die Grabungsfläche angrenzenden Hangschuttfächers (vgl. Abschn. 2.) wurde zur Bildungszeit sowohl der Unteren als auch der Oberen Fluviatilen Sande Nekromasse akkumuliert (vgl. Abb. 24, 25). Unterschiede in den taphonomischen Merkmalen spezifizieren die aus dem geologischen Befund geschlossene Charakteristik der jeweiligen Sedimentationsprozesse:

Die im Vergleich zur Rinnenfüllung (Obere Fluviatile Sande) überwiegend geringeren Fundkonzentrationen in den fossilführenden Lagen der Unteren Fluviatilen Sande, ein dort geringerer Disartikulationsgrad sowie wenig fragmentierte Skelettelemente deuten auf überwiegend ruhigen Absatz von Sedimenten abfließender Hochwässer einschließlich der mitgeführten Nekromasse hin. Geringmächtige Erosionsrinnen sind auf kleinere Rinnsale zurückzuführen, die sich in die jeweiligen Sandoberflächen einschneiden. Eine am östlichen Rand der abgegrabenen Fläche angetroffene Knochenkonzentration mit extrem hoher Funddichte, deutlicher Einregelung von Längsachsen und hohem Anteil artikulierter Knochenverbände könnte einen Flachwasser-Spülsaum andeuten, der sich über längere Zeit ausformte.

Die Fundverteilung innerhalb der Rinnenfüllung (Obere Fluviatile Sande) von Untermaßfeld spiegelt einen Prozeß unterschiedlich intensiven Eintrags von Nekromasse wider. Mit Beginn der Sedimentauffüllung kam es im Rinnentiefsten zunächst zum Absatz außerordentlich hoher Mengen weitgehend disartikulierter und z.T. fragmentierter Skelettelemente. Damit wird die hohe Konzentration von Kadavern bzw. Teilkadavern in den unmittelbar nach dem Höhepunkt einer Flutkatastrophe abfließenden Wassern dokumentiert. Individuell zusammengehörige, aber disartikulierte und verdriftete Skelettelemente z.B. eines Flußpferdes (R.-D. Kahlke 2001c) illustrieren die noch in der Rinne wirksame Kraft des strömenden Wassers.

Mit fortschreitender Auffüllung der Erosionsrinne reduzierte sich die Menge eingelagerter Wirbeltierreste. Ruhigere Sedimentationsverhältnisse führten nun zu einer gewissen Regelmäßigkeit in der Fundverteilung (vgl. Abschn. 4.3.1.). Entsprechend den Stömungsverhältnissen wurde im Zentralbereich der Fundfläche, etwa 10-22 m nördlich des Schuttfächers, die Hauptmasse der schweren Leichteile abgesetzt. Unmittelbar nördlich des Hangschuttfächers überwog dagegen der Eintrag kleiner, leichter und z.T. erheblich fragmentierter Knochen. Bei der Zerschabung des Fossilmaterials spielten in diesem Bereich neben dem Fließregime offenbar undulierende Wellenbewegungen in Nachbarschaft grober Klastika eine Rolle. Mit Annäherung an die nördliche bis nordöstliche Begrenzung der untersuchten Fläche (vgl. Abb. 8, 9) ließ die akkumulierende Wirkung des Hangschuttfächers nach. Artikulationsgrad sowie Duchschnittsgröße und Gewicht der Einzelfunde nehmen allmählich ab.

In den obersten Lagen der Rinnenfüllung wurden nur noch vereinzelt Leichenreste eingebettet. Im Hangenden signalisiert ein bis zu 0,20 m mächtiger feinkörniger, knochenfreier Horizont (»Schluffband«) den Abschluß der Sedimentation. Sein hoher Pelitanteil wurde aus der Suspension (»Flußtrübe«) des nunmehr weitgehend beruhigten Flußwassers abgesetzt.

Prinzipiell folgen die durch fließendes Wasser bedingten Zerfalls- und Umlagerungsprozesse der Skelettreste im Raum der Fundstelle der bereits beschriebenen Abfolge Teilskelett (Verbandfund) – Einzelelement (isolierter Fund) – Fundanreicherung (polyspezifische Knochenkonzentration) (vgl. Abschn. 4.4. sowie R.-D. Kahlke 1997c, 393 ff., 1999). Der primär ausgezeichnete Erhaltungszustand nahezu aller Wirbeltierreste der Fundstelle (vgl. Abschn. 4.2.) zeigt für die fundhöflichen Lagen hohe Sedimentationsraten an, wie sie für Überflutungssedimente zu erwarten sind.

5.4. Modifikation und Dekomposition der Nekromasse

Gefördert und modifiziert wurde die Dekomposition des Untermaßfelder Skelettmaterials durch Aktivitäten der artenreichen Raubtiergesellschaft des unterpleistozänen Biotops (vgl. Abschn. 3.2.6., 4.5.). Dies geschah sowohl vor Antransport der Kadaverreste in den Raum der heutigen Fundstelle als auch

dort selbst. Der veranschlagte relativ hohe Anteil von Carnivorenrisen am Gesamtmaterial (vgl. Abschn. 5.2.) spiegelt sich natürlich an den eingetragenen Resten wider. Aber auch in den mit Leichenteilen angeereicherten Flächen der Fundstelle kam es zu intensivem Carnivorenfraß, wie die Rekonstruktion eines Nashorn-Individuums aus isolierten und mit entsprechenden Fraßspuren versehenen Einzelfunden (H.-D. Kahlke 2001b, 541, 544f.) illustriert. Beispiele für eine vor Ort erfolgte Skelettzerlegung lassen sich auch für andere Arten erbringen. Die regelhaft angelegten Fraßspuren wurden überwiegend durch die kräftige *Pachycrocuta brevirostris* verursacht, untergeordnet kommen wohl auch Canidenfraßspuren vor (vgl. Abschn. 4. 5.). Gelegentlich erfolgte eine intensive Beschäftigung mit einzelnen Knochen, was an Aktivitäten von Jungtieren – möglicherweise außerhalb der Fundstelle – denken läßt (R.-D. Kahlke, in diesem Band, 900ff.). Detailuntersuchungen könnten weitere Verursacher aufzeigen.

Offenbar waren die Leichenteile im Raum der heutigen Fundstelle für Vertreter der genannten Arten trotz hoher Sedimentationsraten zeitweilig mühelos erreichbar. Dies deutet auf Flachwasserbereiche, möglicherweise auch auf kurzzeitiges partielles Trockenfallen von Fundflächen hin. Ein weiteres Indiz für die gelegentliche Trockenlage von Sedimentoberflächen ist der exzellente Erhaltungszustand der geborgenen Koprolithen von *Pachycrocuta brevirostris* mit intakter Oberflächenmorphologie sowie das Auftreten ganzer Koprolithennester. Da eine unbeschadete Verfrachtung von Kotballen in fließendem Wasser unwahrscheinlich ist, muß die Mehrzahl der Stücke, insbesondere die aufgefundenen Nester, als Reste fossil überlieferter Latrinen mit vermutlich reviermarkierender Funktion gedeutet werden (Keiler 2001b).

Die am Knochenmaterial beobachteten Kleinsäuger-Nagespuren (insbesondere von *Hystrix* sp.) setzten für ihre Anbringung ebenfalls eine fehlende Wasserbedeckung voraus (Maul, in diesem Band b). Gegen die Einspülung der benagten Stücke aus überfluteten Flächen flußaufwärts der Fundstelle spricht ihr sehr guter Erhaltungszustand und darüber hinaus ihre Konzentration in nur wenigen Planquadraten der Grabungsfläche. Nach Abschluß des Manuskriptes zum Beitrag Maul (in diesem Band b) wurden aus Sanden der Rinnenfüllung (Q 785) erneut acht benagte Knochen in unmittelbarer Nachbarschaft zueinander aufgefunden. Für einen isolierten Nachweis von Herbivoren-Osteophagie ist dagegen eine Umlagerung des betreffenden Stückes aus nahegelegener Auenlandschaft eher anzunehmen (R.-D. Kahlke, in diesem Band). Die relative Seltenheit von Kleinsäugerbenagungen am Untermaßfelder Material (beispielsweise im Vergleich zu pleistozänen Höhlenfundstellen) könnte andeuten, daß ein vollständiges Trockenfallen von Sedimentoberflächen als Voraussetzung für das Eindringen von Kleinsäufern in den Fundstellenbereich nur über kurze Zeitspannen hinweg gegeben war.

Untersuchungen zu möglichen Insolationsspuren, beispielsweise zu Hinweisen auf intensive Entfettung und anschließende Versprödung von Knochenteiloberflächen, die der Sonnenstrahlung besonders intensiv ausgesetzt waren, stehen für das Untermaßfelder Material noch aus.

Gelegentlich in natürlicher Position aufgefundene versinterte Wurzelröhren¹⁷ (Ellenberg u. R.-D. Kahlke 1997, 45, Taf. 14, 2), Ätzspuren eines feingespannten Wurzelwerkes auf Knochenoberflächen (R.-D. Kahlke 1997 b, 282, Taf. 61, 9) sowie Wurzelätzkanäle in Koprolithen (Keiler 2001b, 695f., Taf. 131, 3-4) beweisen die Existenz wohl überwiegend krautiger Vegetationsdecken in Zeiten ruhender Sedimentation. Bei nicht zu trockenen Verhältnissen werden die gut gedüngten Flächen eines fossilen Leichenfeldes sehr schnell von Pflanzen überwuchert (vgl. auch Weigelt 1927, 21). Das Alter der Vegetationsgesellschaft(en) ist derzeit allerdings nicht exakt feststellbar.

5.5. Saisonalität

Aussagen zur Jahreszeit der Fundstellengenese lassen sich derzeit am deutlichsten aus den Geweihfunden ableiten (H.-D. Kahlke 2001a, 474f. 89,7% der Geweihstangenreste von *Cervus* s. l. *nestii vallonnetensis* sind schädeleht (Rosenstöcke ohne Stangen einbezogen). Von *Eucladoceros* und *Capreolus*

¹⁷ In größeren Zusammenhang insbesondere in Unteren Fluviatilen Sanden des Grabungsbereiches »Schwalbenwand« (s. R.-D. Kahlke 2001b, Anlage I).

liegen, soweit feststellbar, ausschließlich schädelechte Geweihfunde vor. Damit läßt sich die Einlagerungszeit der Kadaver auf Zeitspannen zwischen Oktober und Ende März/Anfang April, also jeweils auf Winterhalbjahre einengen.

Wurzelzementanalysen zur jahreszeitlichen Bestimmung des Sterbealters wurden von H. Kierdorf (Köln) an isolierten Cervidenzähnen vorgenommen. Sie scheiterten allerdings an diagenetischen Rekristallisationsprozessen in den untersuchten Proben.

5.6. Postgenetische Prozesse

Das unmittelbar Hangende des »Schluffbandes«, d.h. der obere Abschnitt der Oberen Fluviatilen Sande von Untermaßfeld wird wiederum aus sandigen Hochflutsedimenten der Werra gebildet. Hier war die akkumulierende Wirkung des Hangschuttfächers bereits erloschen. Fossilfunde liegen aus diesem stratigraphischen Niveau nicht vor. Die grundwasserstauende Wirkung des siltigen »Schluffbandes« sowie ein neotektonisch bedingtes SW-Einfallen insbesondere des talseitigen Bereiches der gesamten Schichtenfolge verursache im gesamten oberen Abschnitt der Oberen Fluviatilen Sande intensive Solifluktionsprozesse (Ellenberg u. R.-D. Kahlke 1997, 43 ff.).

Mit Absenkung des unterpleistozänen Talniveaus der Werra (Ellenberg u. R.-D. Kahlke 1997, Abb. 2; Ellenberg et al. 1997, Abb. 1) entwickelte sich über den fluviatilen Sanden von Untermaßfeld eine aus Gehängelehm mit hangseitig eingetragenen grobklastischen Schuttlagen bestehende Deckschichtenfolge. Diese reflektiert Sedimentationsprozesse der Zeitspanne zwischen spätestem Unterpleistozän und Holozän.

Insgesamt spiegeln die fossilführenden Bereiche der fluviatilen Sande von Untermaßfeld eine durch Hochflutereignisse bestimmte, mehraktige Sedimentationsabfolge wider. Zusammensetzung und Anordnung der überlieferten Fossilassoziaton wurden von vielfältigen topographischen, klimatologischen, biologischen und taphonomischen Gegebenheiten und Wirkfaktoren sowohl der weiteren Fundstellenumgebung – insbesondere des Oberlaufes der Werra – als auch des unmittelbaren Ablagerungsraumes selbst geprägt. Die erhaltenen Lebensreste dokumentieren in ihrem stratigraphischen und taphonomischen Kontext die Entwicklungsgeschichte einer paläontologischen Konzentratlagerstätte, die sich über eine geologisch kurze, d.h. biostratigraphisch nicht relevante Zeitspanne bilden können.

6. Paläoökologie

Flußlandschaften mit ihren attraktiven Feuchtgebieten und offenen Wasserflächen werden nicht nur durch das Standwild der Auen belebt, sondern auch von Tierarten der weiteren Umgebung regelmäßig zur Tränkung und teilweise zum Nahrungserwerb aufgesucht. Es ist davon auszugehen, daß auch die Auelandschaften des unterpleistozänen Werratal von Faunenelementen entfernter gelegener Biotope frequentiert wurden. Die aus den geologischen und taphonomischen Befunden (vgl. Abschn. 2., 4.) gefolgerten Hochflutereignisse konnten also Reste der Lebewelt eines großräumigen Einzugsgebietes in die Fundstelle eintragen.

6.1. Biotopzuordnung

Die in Untermaßfeld gefundenen Fischreste (*Esox lucius*, aff. *Gobio* sp., *Scardinius* sp.) passen sich zwanglos in das Bild einer fluviatilen Fossilagerstätte ein. Sie repräsentieren allerdings keinesfalls den Gesamtbestand der damaligen lokalen Ichthyofauna. So wurden beispielsweise in den frühmittelpleistozänen Tonen von Voigtstedt immerhin acht Fischarten nachgewiesen (Deckert u. Karrer 1965), das Frühmittelpleistozän von Ürömhegy (Ungarn) enthielt zehn Arten¹⁸ (Beringkey 1959), die Tegelen-Tone erbrachten elf (Gaudant 1979) und das Frühmittelpleistozän von Little Oakley sogar zwölf Arten (Lister et al. 1990). Eine Zusammenstellung der oberpliozän/quartären Fischfaunen Deutschlands findet sich bei G. Böhme (1997b).

¹⁸ Wie in Untermaßfeld mit *Hippopotamus* assoziiert (Jánossy 1962).

Der aufgrund seiner Knochengröße in Untermaßfeld am häufigsten überlieferte Hecht (*Esox lucius*) lebt als stationärer Flachwasserfisch in nicht zu trüben, stehenden oder langsam fließenden Gewässern (G. Böhme 1996, 29). Zur Eiablage bevorzugt er flache, pflanzenreiche Gewässer oder überschwemmte Wiesen. Das in ebenfalls ruhigen bis mäßig fließenden Gewässern als Schwarmfisch vorkommende Moderlischen (*Scardinius* sp.) dient jüngeren Raubfischen als Nahrungsgrundlage (G. Böhme 1996, 31).

Für das Sohllental der unterpleistozänen Werra sind Totarme in verschiedenen Verlandungsstadien, Altwässer und Tümpel aller Art sowie Feuchtfelder mit anmoorigen Böden vorauszusetzen. Reste von Wassermolchen (*Triturus* cf. *cristatus*, *T.* cf. *vulgaris*), Laubfrosch (*Hyla* cf. *arborea*) und Moorfrosch (*Rana* cf. *arvalis*) weisen die Existenz derartiger Biotope nach. Der Teichmolch (*T. vulgaris*) bevorzugt offene, sonnige Tümpel. Der als gewandter Schwimmer bekannte größere Kammolch (*T. cristatus*) findet sich dagegen während der Sommermonate eher in größeren und damit kühleren Gewässern. Nach Verlassen seines Winterquartiers hält sich der Laubfrosch (*Hyla arborea*) überwiegend in der Nähe oder in den oberen Wasserbereichen von Sümpfen, Weihern oder Teichen auf. Der Moorfrosch (*Rana arvalis*) lebt außerhalb seiner Paarungszeit als Nachttier zumeist auf gewässernahen sumpfigen Wiesen, in Mooren und feuchten Auewäldern.

Die aus der Fundstelle geborgenen Skelettreste von Schwan [*Cygnus* sp. (cf. *olor*)], einer großen Gänseart [*Anser* sp. (aff. *subanser*)] und einem Seeadler [*Haliaeetus* sp. (aff. *brevipes*)] überraschen angesichts der mit Sicherheit vorhanden gewesenen offenen Wasserflächen nicht. Der Höckerschwan (*Cygnus olor*) benötigt zu seiner Ernährung (Gründeln) große, gut bewachsene Gewässer. Sein großes Nest wird direkt am Ufer angelegt. Für die Gans muß ebenfalls gründelnde Ernährung, allerdings gekoppelt mit längeren Weideaufenthalten in feuchten Niederungen angenommen werden. Der in felsigen Klippen oder auf alten Bäumen horstende Seeadler ernährt sich von Fischfang und aus der Jagd auf Wasservögel, aber auch durch Annahme von Aas, das im carnivorenreichen und hochflutgefährdeten Werratal reichhaltig verfügbar war.

Stehende bis moderat fließende Gewässer werden faunistisch außerdem durch *Mimomys savini*, *Sorex* (*Drepanosorex*) ex gr. *margaritodon-savini*, *Beremendia* cf. *fissidens* sowie durch die Biber *Trogotherium cuvieri* und *Castor fiber* angezeigt. Die beiden in ihrer Körpergröße ähnlichen Biberarten waren gut an ein semiaquatisches Leben angepaßt. Während *Trogotherium* nach Mayhew (1978, 429ff.) eher als Bewohner stagnierender bis langsam fließender Gewässer anzusehen ist, könnte *Castor* in Zeiten einer Sympatrie mit *Trogotherium* zumindest teilweise aus derartigen Biotopen ausgeschlossen gewesen sein. Erst infolge des mittelpleistozänen Aussterbens von *Trogotherium* übernahm *Castor* auch dessen bevorzugte Lebensräume. *Castor fiber* zeichnet sich durch die Anlage von Bauen aus gefällttem Baum- und Strauchwerk, gelegentlich auch durch den Bau von Dämmen und Kanälen aus. Als Nahrungsgrundlage dienen ihm vor allem Wasserpflanzen sowie – im Winter dominierend – Äste und Rinde von Weichhölzern, insbesondere von Pappeln, Erlen und Weiden. *Trogotherium cuvieri* bevorzugte entlang der von ihm besiedelten Gewässer möglicherweise weitgehend unbewaldete Enklaven, wie sie in Regenerationsphasen nach Hochflutereignissen existieren (Mayhew 1978, 433).

Besondere paläoökologische Bedeutung ist den in Untermaßfeld reichlich geborgenen Resten der semiaquatisch lebenden Flußpferde (*Hippopotamus amphibius antiquus*) beizumessen. Die standorttreuen Tiere besetzen während des Tages seichte, offene und zum Teil schlammige Gewässer mit nicht zu dichter Uferbewaldung. Steinige oder strömungsstarke Partien werden nach Möglichkeit gemieden (vgl. Gefährdungsmuster der Jungtiere in Abschn. 5.2.). Insbesondere männliche Individuen halten ihre Territorien oftmals über längere Zeitspannen hinweg besetzt (Eltringham 1999, 51). Nachts suchen Flußpferde kurzwüchsige, gramineenreiche Weideflächen auf, die im Gegensatz zu den Wasserstandorten keiner territorialen Gliederung unterliegen (Eltringham 1999, 49). Nahrungsressourcen werden auch bei größerer Entfernung zu den Gewässern aufgefunden, wenngleich Muttertiere in Begleitung ihrer Kälber kürzere Distanzen bevorzugen (Eltringham 1999, 53). In gewässerreicher Landschaft zeichnet sich für *Hippopotamus* hier eine nicht strikt den Flußläufen folgende Migrationsmöglichkeit ab. Im betrachteten Fall des oberen und mittleren Werratal dürften die Weideflächen der Flußpferde überwiegend außerhalb der Aue in den angrenzenden Buntsandstein- und Muschelkalk-Hochflächen gelegen haben (s.u.).

Unter den wohl zumeist aus der unmittelbaren Fundstellenumgebung in die fluviatilen Sande eingetragenen Landschnecken überwiegt die feuchtigkeitsliebende Längliche Bernsteinschnecke (*Succinea oblonga*). Ausgesprochene Waldformen fehlen bislang fast vollständig. Lediglich die Knotige Schließmundschnecke (*Clausilia dubia*) und der Steinpicker (*Helicigona lapicida*) sind in den Proben mit jeweils einzelnen, z.T. bruchstückhaften Gehäuseresten vertreten.

Auf lockere Laubwaldbestände mit ausgeprägter Krautschicht bzw. mit offenen Flächen lassen hingegen die Funde von Springfrosch (*Rana* cf. *dalmatina*) und Erdkröte (*Bufo* cf. *bufo*) schließen. Der rezente Springfrosch (*Rana dalmatina*) lebt oft weit von Gewässern entfernt an trockeneren Orten als Laub- und Moorfrosch. Er bevorzugt lichte Buchen- oder Mischwälder und Gebüsche. Der kletterfähige Siebenschläfer (*Glis sackdillingensis*) war ebenfalls ein Waldtier. Für den Igel (*Erinaceus* cf. *europaeus*) sind trockene Biotope in Wäldern und offenerem Gelände typisch. Auch die Erdkröte (*Bufo bufo*) besiedelt Wälder, Gebüsche und Wiesen. Während sich der Frankolin [*Francolinus (Lambrechtia) capeki*] in schützenden Uferdickichten aufhielt, brüteten Singdrossel [*Turdus* sp. (aff. *philomelos*)], der Rabenvogel [*Corvus* sp. (aff. *janossyi*)] und Eichelhäher (*Garrulus* aff. *glandarius*) in unterschiedlicher Höhe zumeist auf Bäumen bzw. Sträuchern. Der Eichelhäher (*Garrulus glandarius*) als echter Waldvogel ernährt sich von Insekten, Früchten und gelegentlich auch von Vogeleiern. *Corvus* dürfte zur Nahrungssuche auch offene Flächen aufgesucht haben.

Deutliche Hinweise auf Galeriewaldbiotope entlang der unterpleistozänen Werra liefern die Suiden, mehrere Rodentier, zumindest einige der nachgewiesenen Cerviden, sehr wahrscheinlich der Untermaßfelder Bison sowie auch die Makaken. Das Wildschwein (*Sus scrofa priscus*) bevorzugte zweifellos deckungs- und nahrungsreiche Waldbiotope. Die in der Aue vorhandenen Tümpel und Morastflächen boten ihnen Gelegenheit zum Suhlen. Eichhörnchen (*Sciurus* cf. *whitei*), die Wühlmaus *Pliomys episcopalensis* sowie die Rötelmaus *Clethrionomys* cf. *hintonianus* weisen gleichfalls Baumbestände nach. Feuchte Lockerböden werden durch die überlieferten Reste von Maulwürfen (*Talpa* cf. *minor*, *T.* cf. *europaea*) und Spitzmäusen (*S. runtonensis*) angezeigt.

Noch wenig gesichert sind die ökologischen Parameter von *Bison menneri*. Leicht gebaute, langbeinige Bisons werden mit Flerov (u.a. 1979) allgemein als Waldformen angesehen. Danach besiedelte das große Wildrind vornehmlich die aufgelockerten, trockeneren Galeriewälder des Werratals und wohl auch bewaldetere Landschaftsteile außerhalb der Flußaue (s.u.). Die relative Häufigkeit seiner Skelettreste im Fundmaterial unterstützt eine solche Vorstellung.

Nach dem gleichen Indiz zu urteilen hatte auch *Eucladoceros giulii* seinen Einstand in den Auewäldern. In sicher abgeschwächter Form mag dies auch für den kleineren *Cervus* s. l. *nestii vallonnetensis* zutreffen, der im Fundgut ebenfalls recht häufig vorkommt. Hemmer (in diesem Band, 726f.) begründet die grundlegende Bedeutung des kleinen Cerviden im Beutespektrum des aus Untermaßfeld nachgewiesenen Großgeparden *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus*. Danach müßte *Cervus* s. l. *nestii vallonnetensis* – ähnlich rezentem Damwild – ebenfalls in offeneren Parklandschaften außerhalb des Flußtales gestanden haben (s.u.).

Der Untermaßfelder Elch *Alces carnutorum* verbindet innerhalb einer Entwicklungslinie den spätmittel- bis obervillafrankischen *Alces gallicus* mit dem frühmittelpleistozänen *A. latifrons*. Für männliche Tiere der Untermaßfelder Population müssen somit ausladende Schaufelgeweihe vorausgesetzt werden. Dies wiederum schließt ein Leben in dichten Waldbeständen aus. *A. gallicus* besiedelte hauptsächlich temperierte Steppen, *A. latifrons* war in mittleren Breiten Eurasiens ebenfalls in steppenartigen Biotopen, aber auch in offeneren Auelandschaften beheimatet (R.-D. Kahlke 1994, 79). Für *Alces carnutorum* sind ähnliche Präferenzen anzunehmen. Er dürfte sowohl auf den parkartigen Hochflächen der weiteren Fundstellenumgebung als auch in offeneren Teilen der Werraue bis hin zu den Uferzonen des Flusses anzutreffen gewesen sein.

Schwieriger zu beurteilen ist die Stellung der Rehe (*Capreolus cusanoides*) im Untermaßfelder Ökosystem. Sicher bevorzugten die Tiere deckungsreiche Biotope. Unklar bleibt, ob die geringe Anzahl entsprechender Funde von Untermaßfeld rein taphonomische, überwiegend ökologische oder gar biogeographische Ursachen hat.

Die im Fundgut wegen ihrer Kletterfähigkeit gleichfalls nur selten vertretenen Makaken (*Macaca sylvanus* ssp.) (vgl. Abschn. 5.2.) liebten in wohl ähnlicher Weise wie rezente Artvertreter lichtungsreiche Wälder mit wenig Unterholz und – falls vorhanden – auch Felsklippen. Im Gegensatz zu Zapfe (in diesem Band, 894) betonen Haltenorth u. Diller (1977, 270) die Vorliebe der Tiere für Wassernähe. Die Gesamtheit rezenter Gattungsvertreter umfaßt allerdings vielfältigere Ökotypen: Makaken leben sowohl in Wäldern unterschiedlicher Höhenlage und Durchfeuchtung als auch im offenen Grasland sowie in Busch- und Kakteensteppen (Franzen 1973, 355). Teile der Untermaßfelder Population könnten also auch außerhalb des Flußtales geeignete Lebensbedingungen vorgefunden haben.

Die wald- und wasserreichen Biotope der unterpleistozänen Werraau bildeten den Hauptlebensraum des im Fundgut nachgewiesenen Jaguars (*Panthera onca gombaszoegensis*). Sein mit dem rezenten Jaguar vergleichbarer Körperbau läßt auf ähnliche Wasseraffinitäten schließen. Nach Hemmer (in diesem Band, 710) umfaßte das Nahrungsspektrum der Fossilform von Untermaßfeld *Cervus* s. l. *nestii vallonnetensis*, *Eucladoceros giulii*, zumindest die Kälber von *Bison menneri*, außerdem gelegentlich *Capreolus cusanoides* und *Alces carnutorum* sowie *Sus scrofa priscus*. Möglicherweise wurden auch Elefanten-, Nashorn- und Flußpferdkälber attackiert. *Trogotherium* und *Castor* dürfen als erreichbare kleine Zusatzbeute angesehen werden.

Die ökologischen Parameter rezenter Braunbären sind sicher prinzipiell auf den Untermaßfelder Bären (*Ursus rodei*) übertragbar. Danach beinhaltete das geographisch und saisonal variierende omnivore Nahrungsspektrum eine essentielle pflanzliche Komponente. Der carnivore Nahrungsanteil wurde einerseits aus eigener Jagd auf Beutetiere bis zur Größe von *Eucladoceros* und *Alces* abgedeckt, andererseits ist *Ursus rodei* wie heutige Braunbären als opportunistischer Aasfresser anzusehen. In Aktivitätsperioden durchstreiften die Tiere sicher ansehnliche Gebiete, so daß keine unmittelbare Bindung an spezielle Biotope oder Waldtypen existierte, sondern lediglich eine solche an die Gesamtheit von Nahrungsbiotopen, Tagesraststätten, Duschungsgebieten und Winterlagern (vgl. Heptner et al. 1974, 430).

Hinweise zum ökologischen Charakter der fundstellennahen Hanglagen lassen sich insbesondere aus den eingetragenen Gastropoden-Resten ableiten. Die relativ arme Untermaßfelder Schneckenfauna (vgl. Abschn. 3.2.) umfaßt verhältnismäßig viele Bewohner offener Biotope. Neben der bereits erwähnten Bernsteinschnecke tritt die im Erdreich lebende, mit verkümmerten Augen ausgestattete Blinde Nadel-schnecke (*Cecilioides acicula*) häufiger auf. Sie bevorzugt trockene und warme Standorte, d. h. Trockenrasen (z. T. mit Buschwerk) und Geröllfelder, wie sie insbesondere für südexponierte Lagen der Muschelkalkhänge typisch sind. Durch die Aktivität von Bodenwühlern, vor allem aber bei starken Niederschlägen werden die Gehäuse an die Oberfläche befördert (Zeissler 1981, 41). Die in den Proben ebenfalls recht zahlreich auftretenden Reste von Mooschraube (*Pupilla muscorum*) und Schönschneckenchen (*Vallonia pulchella*) werden am häufigsten in offenem Gelände, doch auch in Gebüsch und lichtem Wald gefunden (Zeissler 1981, 21–22). Da das Untermaßfelder Gastropodenmaterial in überwiegend sehr guten Erhaltungszuständen vorliegt, ist für die Mehrzahl der Stücke die Einspülung aus nächster Nähe anzunehmen.

Besonders die südexponierten, mit Klippen oder sonstigen Deckungsmöglichkeiten versehenen Hanglagen des Werratal waren für Dachs (*Meles hollitzeri*) und Luchs (*Lynx issiodorensis* ssp. ex aff. *spelaeus*) zur Anlage von Wurfnestern und zur Aufzucht ihrer Jungtiere bestens geeignet. *Lynx issiodorensis* ist in Anlehnung an die ihm körperbaulich am nächsten stehenden Rezentarten *L. rufus* und *L. spelaeus* eine hohe ökologische Plastizität zuzuschreiben (Hemmer, in diesem Band, 739f.). Seine Nahrungsbiotope dürften sich bei vorhandenen Deckungsmöglichkeiten von der Flußau bis in die angrenzenden Hochflächen erstreckt haben. Als Hauptbeute sind Rehe (*Capreolus cusanoides*) und Hasen (Leporidae) am wahrscheinlichsten, außerdem könnten Kälber von *Cervus* s. l. *nestii vallonnetensis*, Ferkel von *Sus scrofa priscus* und – soweit erreichbar – auch die beiden Biberarten gejagt worden sein. Nach der Körpergröße passen auch Makaken, Dachs, Kleinnager und Vögel in das Beutespektrum des Untermaßfelder Luchses (Hemmer l. c., 740).

Außerhalb des oberen und mittleren Werratal dehnten sich Hochflächen mit oberflächennah anstehendem Muschelkalk und Buntsandstein aus. Sie entwässerten zum Flußlauf hin. Gehölzarme bis offene

Biotope in der weiteren Fundstellenumgebung werden durch mehrere Elemente der Untermaßfelder Fauna angezeigt. Zunächst sind mit *Mammuthus* und *Stephanorhinus etruscus* zwei Großsäuger vertreten, die sowohl in savannenartigen Landschaften als auch in aufgelockerten Waldbeständen leben konnten. Mit dem phylogenetischen Übergang später Südelefanten (*Mammuthus meridionalis* ssp.) zu frühen Steppenelefanten (*M. trogontherii trogontherii*) verschob sich innerhalb der eurasischen Mammutlinie die ökologische Toleranzbreite von Lebensräumen temperierter Baumsavannen hin zu kontinentaler geprägten Steppenlandschaften (R.-D. Kahlke 1994, 76). Wie Garutt u. Bajguševa (1981, 13-15) zeigten, befähigte der hohe und relativ kurze Körperbau die Südelefanten zur Erlangung von Blättern, Zweigen und Baumrinde. Prinzipiell dürfte dies auch für die sehr hoch gebauten Untermaßfelder Elefanten gelten (errechnete Körperhöhen bei Dubrovo 2001, 603). Wahrscheinlich unterlag das Nahrungsspektrum der Elefanten von Untermaßfeld einem deutlichen jahreszeitlichen Wechsel. Während im Frühjahr und zu Sommerbeginn eine frische Offenlandvegetation bevorzugt wurde, gewann später im Jahr die Baumnahrung – sicher auch der Auewälder – an Bedeutung.

Ähnliche Präferenzen, allerdings unter Ausnutzung eines anderen Vegetationsstockwerkes, sind für *Stephanorhinus etruscus* wahrscheinlich. Die Untermaßfelder Nashörner zeigen mit einer im Vergleich zu älteren bzw. südlicheren Populationen langsam einsetzenden Extremitätenverlängerung (H.-D. Kahlke 2001b, 549 sowie Abb. 15-18 des vorliegenden Beitrages) Ansätze von Adaptationsprozessen, die später (z.B. im Frühmittelpleistozän von Süßenborn) zu einer Tolerierung zunehmender Kontinentalität führten.

Charakteristische Bewohner offener Landschaftsteile außerhalb des Flußtales waren die aus der Untermaßfelder Fauna vorliegende Wechselkröte (*Bufo* cf. *viridis*), außerdem ein häufig nachgewiesenes Ziesel [*Spermophilus (Urocitellus)* ex gr. *primigenius/polonicus*], Hamster (*Cricetus* cf. *runtonensis*), eine Wühlmaus (*Microtus thenii*), Hase (cf. *Lepus* sp.) sowie unter den Großsäugern vor allem Pferd (*Equus wuesti*) und Gepard (*Acinonyx pardinensis pleistocaenicus*).

Die rezente Wechselkröte (*Bufo viridis*) meidet Waldgebiete. Sie verträgt Trockenheit und gewisse jahreszeitliche Temperaturschwankungen, so daß ein Vordringen bis in Steppengebiete ermöglicht wird. *Equus wuesti*, ein dem kleinen *E. altidens* nahestehender Equide (Musil 2001b), muß als mehr oder weniger stenotoper Graser angesehen werden, der in den offenen Flächen entlang des Werratsals zusagende Lebensbedingungen fand (zur Ökologie kleinerer stenonider Equiden s. Forstén 1990, 71).

Der Untermaßfelder Gepard weist in seiner Körperkonstruktion die gleichen typischen Merkmale auf, wie sie auch der rezente *Acinonyx jubatus* zeigt. Danach war auch die Fossilform ein Offenlandjäger, der über Kurz- und Mittelstrecken überlegene Geschwindigkeiten entfaltete (Hemmer, in diesem Band, 725ff.). Das Tier mied also dichte Baum- und Strauchbestände ebenso wie völlig offene Räume ohne Deckungsmöglichkeit, sein Lebensraum war die Parklandschaft. Die hohe Körpermasse des fossilen Großgeparden erlaubte zwar nicht die hohen Sprintgeschwindigkeiten der heutigen Art, doch standen dem Jäger in der Untermaßfelder Landschaft entsprechend höhergewichtige Beutetiere gegenüber. Dies waren nach Hemmer (l. c., 727) vor allem der kleine *Cervus* s. l. *nestii vallonnetensis* und saisonal Fohlen von *Equus wuesti*. Kälber von *Bison*, *Eucladoceros* und *Alces* dürften, soweit sie sich im Offenland aufhielten, ebenfalls zum Beutespektrum von *Acinonyx* gehört haben. Gelegentlich könnte auch der kleine Wolf (*Canis mosbachensis*) erbeutet worden sein.

Zur Gruppe der aus Untermaßfeld vorliegenden Carnivoren mit breiter Vielfalt von Habitattypen bzw. ohne erkennbare Bindung an spezielle Lebensräume gehören der genannte Wolf (*Canis mosbachensis*), außerdem Puma (*Puma pardoides*), ein größerer Canide [*Canis (Xenocyon) lycaonoides*], Dolchzahnkatze (*Megantereon cultridens adroveri*), eine große Hyäne (*Pachycrocuta brevirostris*) und die Säbelzahnkatze (*Homotherium crenatidens*).

Nach Analogien zum Beutespektrum rezenter (kleinerer) Südwölfe war *Canis mosbachensis* in der Lage, Tiere bis maximal der Größe des *Cervus* s. l. *nestii vallonnetensis* zu reißen. Überwogen haben dürften allerdings Kleintiere, wie Hasen, Nager und Vögel (Hemmer l. c., 768). Als wichtige Ernährungsgrundlage müssen außerdem Kadaverreste aus den Rissen größerer Carnivoren in Betracht gezogen werden. Die offenbar hohe Populationsdichte der kleinen Wölfe (vgl. Abschn. 5.2.)

könnte zu einer Dominanz gegenüber den im Fundmaterial bisher nicht nachgewiesenen Füchsen geführt haben.

Der von Untermaßfeld belegte Puma (*Puma pardoides*) war nach Aussage der vorhandenen Becken- und Tibiareste weniger sprungleistungsfähig als die Rezentform (*Puma concolor*) (Hemmer l. c., 732). Sein Beutespektrum umfaßte nach Hemmer (l. c., 734) Ungulaten mittlerer Größe, also *Cervus* s. l. *nestii vallonnetensis*, zumindest kleine bzw. jüngere Schweine (*Sus scrofa priscus*) und Rehe (*Capreolus cusanoides*). Mit gelegentlichen Angriffen auf größere Cerviden (*Eucladoceros giulii*, Kälber von *Alces carnutorum*) kann gerechnet werden. Im unteren Größenbereich des Beutespektrums liegen Hasen, die beiden Biber (*Castor fiber*, *Trogotherium cuvieri*) sowie Makaken (*Macaca sylvanus* ssp.). Für *Canis* (*Xenocyon*) *lycaonoides* vermutet Hemmer (l. c., 767) hochentwickelte Sozialisierung. Bei Rudelverhalten wäre in *Canis* (*Xenocyon*) der Top-Carnivor der Untermaßfelder Fauna zu sehen, dessen weites Beutespektrum sogar Nashörner (*Stephanorhinus etruscus*), junge Flußpferde (*Hippopotamus amphibius antiquus*) sowie junge Elefanten (*Mammuthus*) eingeschlossen haben könnte.

Auch die Dolchzahnkatze (*Megantereon cultridens adroveri*) attackierte Großherbivoren, die eher im Überraschungsangriff zu überwinden waren und deren Kadaver für längere Zeit als Nahrungsreservoir dienen konnten (Hemmer l. c., 748). Tötungsbisse dürften entsprechend der hochkronigen und damit bruchgefährdeten oberen Caninen in den Kehlbereich geführt worden sein. Als Beutetiere müßten Bison (*Bison menneri*), Nashorn (*Stephanorhinus etruscus*) und wohl auch junge Elefanten (*Mammuthus*) erreichbar gewesen sein. Bei aggressiv erzwungener Beuteübernahme (z.B. von *Panthera onca gombaszoegensis*) kam die hohe Signalwirkung der Eckzähne zur Wirkung (Hemmer l. c., 748ff.).

Pachycrocuta brevirostris muß als opportunistischer Aasfresser angesehen werden, der aufgrund seiner beeindruckenden Körpergröße ebenfalls in der Lage war, die Übernahme der Beute anderer Carnivoren zu erzwingen (A. Turner u. Antón 1996, 463-464). Eine mit hoher Wahrscheinlichkeit zu belegende Territorialmarkierung (Keiler 2001b, 696) kennzeichnet die Fundstelle Untermaßfeld als zumindest temporär höchst attraktives Teilrevier der Hyänen. Bei Kadaveranfall dehnten die Tiere ihre Aktivitäten mit Sicherheit auch in flach geflutete Aueflächen des Werratals aus. Umfangreicher Transport von Kadaverteilen in Form von Materialeintrag durch *Pachycrocuta* ist zum Beispiel von Zhoukoudian, Loc. 1 belegt (Pei 1934, 90ff.). Für *Venta Micena* wird selektiver Transport von Kadaverteilen ebenfalls diskutiert (Arribas u. Palmqvist 1998, 40). Materialaustrag muß somit auch für das taphonomische Ensemble von Untermaßfeld vorausgesetzt werden (vgl. Abschn. 4.6., 5.4.).

Ebenfalls ohne erkennbare Lebensraumspezialisierung agierte die große Säbelzahnkatze (*Homotherium crenatidens*). Nach Körperbau und Pfotenentwicklung war sie auf zügiges Durchstreifen ausgedehnter Flächen spezialisiert (Hemmer, in diesem Band, 758). Die Schauwirkung der mächtigen oberen Eckzähne in Verbindung mit der Körpergröße dürften *Homotherium* die Top-Position innerhalb der Carnivoren-Hierarchie gesichert haben (s.u.). Die strukturelle Spezialisierung des Körperbaus mit Parallelen zu Bären und Hyänen läßt sowohl auf Aasverwertung als auch auf aktive Jagd schließen (Hemmer l. c.). Als Tötungsart ist in ähnlicher Weise wie bei *Megantereon* nur der Biß in den Unterhalsbereich großer fleischiger Beute denkbar. Die langen oberen Caninen dürften zudem beim Öffnen großer Kadaver (z.B. von *Mammuthus*, *Hippopotamus* und *Stephanorhinus*) von Vorteil gewesen sein. Neben der Übernahme von Beute anderer Carnivoren sind Elefantenkälber sowie gelegentlich Flußpferde und Nashörner als Jagdziel wahrscheinlich (Hemmer l. c.).

Auf der Grundlage rekonstruierter Lebensräume sowie der Tötungs- bzw. Beutespezialisierung diskutiert Hemmer (l. c., 762ff.) die Koexistenzfähigkeit der sechs (bzw. unter Einschluß der sehr wahrscheinlich vorhanden gewesenen Wildkatze sieben) in der Untermaßfelder Fauna vertretenen Feliden. Nach der Möglichkeit des Beuteschlagens bzw. der Kadaverübernahme ergibt sich unter Einbeziehung aller aus der Fundstelle Untermaßfeld nachgewiesenen mittleren und größeren Carnivoren folgende interspezifische Hierarchie: *Canis* (*Xenocyon*) *lycaonoides* (im Falle von Rudelbildung) -> *Homotherium crenatidens* -> *Megantereon cultridens adroveri* -> *Panthera onca gombaszoegensis* -> <-<- *Ursus rodei* -> *Pachycrocuta brevirostris* -> *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus* -> *Canis* (*Xenocyon*) *lycaonoides* (als Einzeljäger) -> *Puma pardoides* -> *Canis mosbachensis* -> <-<- *Lynx issiodorensis*

ssp. Ein synökologisches Schema mutmaßlicher Beziehungen der Carnivoren untereinander sowie zu ihrer Beute wurde von Hemmer (l. c., Abb. 20) erarbeitet.

6.2. Landschaftsrekonstruktion

Aus der Gesamtheit der vorliegenden geologischen, taphonomischen und paläozoologisch-ökologischen Untersuchungsergebnisse läßt sich für die Entstehungszeit der Untermaßfelder Komplexfundstelle ein recht detailliertes Landschaftsbild entwerfen.

Das entsprechend seines geologischen Alters noch flache, streckenweise recht breite Sohltal der unterpleistozänen Werra wurde bei normalem Pegelstand von einem dynamischen Wasserlauf durchzogen. Das Flußbett sowie die Uferpartien bestanden aus bunten Kiesen, rötlichen Sanden unterschiedlicher Körnung sowie feinklastischen Auesedimenten verschiedener Schattierung. Streckenweise waren die Gewässerböden von einer reichhaltigen Vegetation bedeckt. In geschützten Flußabschnitten lagen strömungsarme, offene und klare Wasserflächen. Neben dem Hauptstrom bzw. seinen mehr oder weniger aktiven Seitenrinnen fanden sich innerhalb durchfeuchteter Teile der Aue tote Flußarme mit stagnierenden Wässern und Verlandungszonen. Ein durch spezielle meteorologisch-hydrologische Konstellationen bedingtes Anschwellen der abfließenden Wassermenge konnte die Werra in einen kräftigen Strom und bei Taleinengung (z.B. am »Nadelöhr« 12 km flußaufwärts der Fundstelle) in ein reißendes Gewässer verwandeln. In verfügbaren Aueflächen kam es zu regelmäßiger Wasserüberstauung.

Flußauen umfassen durch ihre abweichende Wasserversorgung in der Regel Biotope, deren Charakter von den zonalen ökologischen Verhältnissen der Region abweicht (Walter u. Breckle 1986, 124 ff.). Im unterpleistozänen Werratal existierten (wohl auch als Hinterlassenschaft regelmäßiger Hochflutereignisse) temporäre Teiche, Weiher und Tümpel, die in ihrer Anordnung dem instabilen Auerelief folgten. Je nach Sonneneinstrahlung und Tiefe wiesen die Kleingewässer unterschiedliche Temperaturen auf. Feuchte Auewiesen waren zum Teil versumpft. Zu ihrer permanenten Bewässerung könnten auch Grundwasseraustritte aus der damals jüngsten Schotterterasse beigetragen haben. Immerfeuchte Standorte dürften in größerer Menge mit Weichholz bestanden gewesen sein, so daß z.B. in unmittelbarer Flußnähe mit Uferdickichten zu rechnen ist. Waldbestände in besonders hochwassergefährdeten Flächen waren je nach Dauer und zeitlicher Abfolge der Flutungen mehr oder weniger geschädigt und damit überwiegend niedrigwüchsig. In stabileren, trockeneren Lagen der Aue breiteten sich hohe, lichte Mischwälder mit weniger Unterholz aus. Auf ihren oft lockeren Böden gedieh eine üppige Krautvegetation. Insgesamt boten die in ihrer räumlichen Anordnung variablen nassen, feuchten und trockeneren Standorte der Werraue einem breiten Spektrum von Pflanzengesellschaften geeignete Lebensbedingungen.

Die fundstellennahen Muschelkalkabhänge umfaßten neben Biotopen mit artenarmer Baum- bis Strauchvegetation auch offene Flächen. Trockenrasen und karge Schuttfelder waren besonders in süd exponierten Lagen des rechten (fundstellenseitigen) Talhanges verbreitet. Freigewitterte Kalkbänke (sogenannte »Werksteinbänke«) und zerbröckelnde Klippen (Wellenkalk) sind aus den Gesteinseigenschaften zu vermuten. Am Hangfuß hatten sich tonig-kalkige Schuttfächer gebildet.

Die das Werratal flankierenden Hochflächen waren über anstehendem Muschelkalk (Mittlere Trias) von kalksteinreichen, lehmig-tonigen sowie über Buntsandstein (Untere Trias) von sandig-lehmigen Böden bedeckt. Insbesondere die Flächen auf Unterem Muschelkalk neigen zu rascher Austrocknung. Je nach Bodenbeschaffenheit dehnten sich außerhalb des Werratal parkartige Landschaften und über weite Strecken gehölzarme bis offene Biotope aus.

6.3. Klimatische Parameter

Die Komposition des Untermaßfelder Faunenbestandes und das daraus abgeleitete Landschaftsbild zeigen ohne Zweifel warmklimatische Verhältnisse an. Die Fossilbelege umfassen hauptsächlich gemäßigte und thermophile Elemente unterschiedlicher und unterschiedlich starker Biotopbindung. Charaktertiere kühl- bis kaltzeitlicher Bedingungen fehlen vollständig.

Als faunistische Wärmeindikatoren müssen beispielsweise der Walzenskink (*Chalcides* sp.) mit mediterraner Affinität sowie als Exot asiatischer Herkunft ein Krallengecko (*Eublepharis* sp.) angesehen wer-

den. Auch *Macaca* tritt im mitteleuropäischen Pleistozän überwiegend in hochinterglazialen Faunengemeinschaften auf (Kompilation bei Delson 1980, 19; Koenigswald 1991, 81), Vorkommen unter borealen Verhältnissen können hier allerdings nicht gänzlich ausgeschlossen werden (Franzen 1973, 355; Fladerer 1991, 281). Aus dem überwiegend nordmediterranen Verbreitungsraum der kleinen Cerviden um *Cervus s. l. nestii vallonnetensis* läßt sich ebenfalls eine gewisse Wärmebindung ableiten. Ähnliches gilt für *Francolinus capeki*, der osteologisch dem rezenten, heute von Klein- bis Mittelasien verbreiteten Halsbandfrankolin (*Francolinus francolinus*) am nächsten steht. Letzendlich dürfte auch *Hystix* eher an temperierte Biotope gebunden gewesen sein (Mohr 1965).

Auf höhere Sommertemperaturen, als sie heute in der Region Südthüringen auftreten, weist aber vor allem der zu den Sumpfschildkröten (Emydini) zählende Testudinatenfund hin. Eine erfolgreiche Inkubation entsprechender Embryos kann nur bei reichlich 60 Sommertagen mit Lufterwärmungen über 25°C erfolgen (Maul 1997, 92-93). Die Wintertemperaturen des Untermaßfelder Raumes zur Zeit der Fundstellengenese lassen sich aus dem häufigen Vorkommen von *Hippopotamus amphibius antiquus* abschätzen. Da ein Überleben der Flußpferde bei Eisbedeckung ihrer Wasserstandorte auszuschließen ist, dürfen milde Winter mit minimalen Lufttemperaturen von einigen wenigen Minusgraden gefolgert werden. Regelmäßige und beständige winterliche Schneedecken sind darum in den Landschaften der näheren Fundstellenumgebung wenig wahrscheinlich.

Aus der Bestimmung von $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ -Verhältnissen in den Phosphatgruppen des Knochenapatits von Equiden-Metapodien errechneten Stephan et al. (in diesem Band) für den Untermaßfelder Raum Jahresmitteltemperaturen, die ca. 1°C über heutigen Mitteltemperaturen der Region liegen. Dabei könnte allerdings die am untersuchten Knochenmaterial nachgewiesene diagenetische Rekristallisation des Apatits zu sekundärem Absinken der $\delta^{18}\text{O}$ -Werte neugebildeter Phosphatgruppen und damit zu einer Verringerung der ermittelten Temperaturwerte geführt haben (Stephan et al., in diesem Band, 926f.). Außerdem dürfte die relative Nähe der Mittelgebirge (Thüringer Wald und Thüringer Schiefergebirge), deren Höhenlagen zum Teil direkt in die Werra entwässern (vgl. Abschn. 5.1. und Abb. 26), zu einer gewissen Abkühlung des Flußwassers – als wesentlichem Wasserreservoir zur Tränkung der Großsäuger – geführt haben. Auch hier könnte eine Ursache zumindest geringfügiger Verringerungen von $\delta^{18}\text{O}$ -Werten in den Knochenapatiten der Untermaßfelder Equiden vermutet werden. Die berechneten Jahresmitteltemperaturen 1° über heutigen Verhältnissen müssen somit als Mindestwerte angesehen werden.

Entsprechend unterschiedlicher Feuchtigkeit und Sonneneinstrahlung lassen sich für Flußauwe, Hanglagen und Hochflächen der weiteren Fundstellenumgebung verschiedene Lokalklimate rekonstruieren. Die regionalen Niederschlagsmengen reichten aus, um im Werratal ganzjährig offene Wasserflächen und weitgehend feuchte Auen mit abwechslungsreicher Vegetation zu erhalten. Insbesondere während der Winterhalbjahre kam es zu umfangreichen Niederschlägen, die wiederholt zu Hochflutsituationen führten. Zur ganzjährigen Auendurchfeuchtung trug die permanente Entwässerung der angrenzenden Hochflächen bei, so daß dort bei ähnlichen Lufttemperaturen generell trockenere Verhältnisse als im Tal anzutreffen waren. Die Muschelkalkhänge konnten nur geringe Wassermengen binden. In südexponierten Lagen war die Trockenheit insbesondere während der Sommermonate mit überdurchschnittlicher Boden- und Lufterwärmung kombiniert.

Regional herrschte ein durch atlantisch-mediterrane Einflüsse ausgeglichenes gemäßigt warmhumides Klima ohne extreme tages- oder jahreszeitliche Temperaturschwankungen.

7. Altersstellung¹⁹

7.1. Litho- und Magnetostratigraphie

Folgt man der lithostratigraphischen Zuordnung der Schotterterassen des mittleren Werratal nach Ellenberg (1968), so wurden die Zersatzgrobschotter im Liegenden der Fundstelle Untermaßfeld während

¹⁹ In der folgenden Diskussion wird die (provisorische) Unter-/Mittelpleistozän-Grenze im Sinne des XII. INQUA-Kongresses (Ottawa, 1987) sowie in Akzeptanz der an-

schließenden Argumente von Richmond (1996) mit der Matuyama/Brunhes-Grenze gleichgesetzt (vgl. auch R.-D. Kahlke 1997b, Fußn. 4).

des Eburons akkumuliert, waalzeitlich erfolgte eine tiefgründige chemische Verwitterung der Feldspatkomponenten in den Rotliegenderuptiva- und Sandstein-Geröllen zu Illit und Montmorillonit (Ellenberg u. R.-D. Kahlke 1997, 58-59; Ellenberg et al. 1997, 36-38, Abb. 1). Unger (in Unger u. R.-D. Kahlke 1995, 204-206, Abb. 4A) hält einen Abschluß der Aufschotterung erst im Menap für möglich. In diesem Fall hätte die Verwitterung entsprechend später, d.h. in wärmegeprägten Phasen vor dem normal magnetisierten Abschnitt des Baveliums (Basis des Jaramillo nach Zagwijn u. Jong 1984, 166-167 innerhalb des Bavel-Interglazials) stattgefunden.

Die mit der Grabungsstelle Untermaßfeld angeschnittene (unverwitterte) Schichtenfolge (Auesediment bis Obere Fluviale Sande) ist jünger, als der in den liegenden Schottern dokumentierte Verwitterungsprozeß. Nach den oben genannten geologischen Eckdaten darf als frühester Zeitpunkt der zweifellos relativ rasch erfolgten Sedimentation der fossilführenden Sande von Untermaßfeld eventuell bereits spätes Waal, wahrscheinlicher Bavelium oder aber ein früher Abschnitt des Cromer-Komplexes (Cromerium s. l.) angegeben werden (R.-D. Kahlke 1987, 24; Ellenberg u. R.-D. Kahlke 1997). Ursache für die Erhaltung der Sande war die neotektonische Verkipfung einer Leistenscholle südwestlich der Marisfelder Störungzone und damit die Absenkung sowohl der Zersatzgrobsschotter als auch der hangenden Fluvialen Sande um etwa 10m unter die Erosionsebene der Werra (Ellenberg 1995, 419; Ellenberg et al. 1997, 36). In tieferen Talniveaus des mittleren Werratal finden sich als nächstjüngere Schotterkörper cromerische und sodann elsterzeitliche Terrassenreste (Ellenberg u. R.-D. Kahlke 1997, Tab. 2, Abb 3).

Die reverse Magnetisierung der gesamten liegenden Quartärabfolge im Raum der Fundstelle (Jüngerer Zersatzgrobsschotter bis mittlerer Abschnitt der Unteren Fluvialen Sande) sowie die normale Magnetisierung des oberen Abschnitts der Unteren Fluvialen Sande (Hochflutsedimente) und der Oberen Fluvialen Sande (Rinnenfüllung) eröffnen zwei Möglichkeiten zur litho-magnetostratigraphischen Einstufung der Untermaßfelder Fauna, nämlich ihre Parallelisierung mit einem frühen Abschnitt der unterpleistozänen Jaramillo-Polaritätssubzone (Jaramillo event) oder aber mit dem Beginn der Brunhes-Polaritätszone (Brunhes magnetostratigraphische Zone). Das ebenfalls normal magnetisierte Cobb Mountain cryptochron ist nach seinem absoluten Alter um 1, 2 Ma B. P. (Cande u. Kent 1995, Tab. 3.) für Untermaßfeld auszuschließen (vgl. Abschn. 7.2.1.).

7.2. Biostratigraphie

Von der Untersuchung des aus Untermaßfeld vorliegenden paläozoologischen Fundinventars wird nach Möglichkeit eine Präzisierung der mittels geologischer und paläomagnetischer Analysen erzielten stratigraphischen Einstufung der fossilführenden Sande erwartet. Die biostratigraphische Aussagefähigkeit der geborgenen Reste jeweils nachgewiesener Tiergruppen gestaltet sich dabei durchaus unterschiedlich. Erwartungsgemäß erlauben die vorliegende Malako- (Krolopp 1997) und die Ichthyofauna (Rutte 1997), Amphibien- (Böhme 1997) und Testudinaten-Reste (Maul 1997) sowie die Avifauna (Jánosy 1997), aber auch einige Mammaliertaxa, z.B. *Macaca sylvanus* (Zapfe, in diesem Band), eher Aussagen zu Biodiversität, ökologischen und biogeographischen Verhältnissen sowie zu taphonomisch-genetischen Prozessen, als zur stratigraphischen Stellung des Fundlagers.

7.2.1. Maximalalter

Eine deutliche zeitliche Abtrennung der Untermaßfelder Säugerassoziaton von den älteren Faunen des europäischen Villafranchiums wird bei folgenden Taxa deutlich:

1. Der großwüchsige, schlanke *Bison menneri* ist an die Stelle der kleineren und grazileren *Leptobos*-Formen villafrankischer Fundstellen (Les Étouaires, Dusino, Villaroya, Saint-Vallier, Le Coupet, Tegelen, Olivola, Senèze, Peyrolles, Tasso, Farneta) getreten und hat auch bereits die Vertreter der *Eobison*-Gruppe (Pirro Nord, Venta Micena) ersetzt (Sher 1997).
2. *Capreolus cusanooides* ist bislang in älteren Assoziationen nicht nachzuweisen. Allerdings gestatten die spärlich vorliegenden Reste von Rehen bzw. allgemein von Cerviden entsprechender Größe des

- Mittel- bis frühen Post-Villafranchiums (Beremend 5, Villány 3, Matassino, Casa Frata, Valea Graunceanului, Pirro Nord) keinen aussagekräftigen Vergleich.
3. Der Untermaßfelder *Alces carnutorum* übertrifft den mittel- bis obervillafrankischen *A. gallicus* (z.B. von Senèze) an Größe und leitet damit zu *A. latifrons* über (H.-D. Kahlke 1995a, 1997). *A. carnutorum* tritt aus dem bislang bekannten Verbreitungsareal villafrankischer Elche (H.-D. Kahlke 1990b, 85) in nördlicher Richtung heraus.
 4. *Cervus* s. l. *nestii vallonnetensis* von Untermaßfeld setzt als Spätform der *rhenanus/nestii*-Gruppe den spätmittel- bis post-villafrankischen Trend zur relativen Verkürzung der Prämolarenreihen (Olivola, Casa Frata, Pirro Nord) fort (H.-D. Kahlke 1997).
 5. Eine sich bei *Eucladoceros* während des späten Villafranchiums bis frühen Post-Villafranchiums (Selvella, Sainzelles, Pirro Nord) abzeichnende Tendenz der Herausbildung besonders großwüchsiger Formen (H.-D. Kahlke 1997) kommt durch den u.a. mit außergewöhnlich langen Metapodien ausgestatteten *E. giulii* zu voller Ausprägung.
 6. Insbesondere nach den Schädelmerkmalen zu urteilen verkörpert der Untermaßfelder *Hippopotamus amphibius antiquus* eine gegenüber den obervillafrankischen Funden (Figline, Oberes Valdarno) evoluiertere Form (R.-D. Kahlke 2001c).
 7. *Sus scrofa priscus* tritt mit dem Epivillafranchium (Ceyssaguet) erstmalig auf (Guérin u. Faure 1997) und ersetzt in Europa den villafrankischen *Sus strozzii* (Valdeganga 2, Le Coupet, Mugello, Tegelen, Olivola, Senèze, Quercia, Oberes Valdarno).
 8. Die Untermaßfelder Funde von *Stephanorhinus etruscus* zeigen bei weitgehender morphologisch-metrischer Nähe zu spätmittel- bis obervillafrankischen Populationen (Olivola, Pietrafitta) Anzeichen einer gerichteten Extremitätenverlängerung, die sich bei frühmittelpleistozänen Formen nördlicher Vorkommen noch deutlicher ausprägen wird (H.-D. Kahlke 2001b).
 9. Die von Musil (2001a) als neue Art *Equus wuesti* beschriebenen Pferdereste von Untermaßfeld weichen morphologisch und metrisch von den Funden mittelvillafrankischer bis früh-post-villafrankischer Vorkommen (Chilhac, Olivola, Tasso, Farneta, Sainzelles, Pirro Nord, Venta Micena) ab. Damit hält Musil ein entsprechend jüngeres Alter zumindest für möglich. Auf die allerdings geringe Eignung von *Equus*-Arten als stratigraphische Leitformen weist Forstén (1998) hin.
 10. Bei den Untermaßfelder Elephantiden-Resten handelt es sich keinesfalls um Belege des typischen mittel- bis obervillafrankischen *Mammuthus (Archidiskodon) meridionalis meridionalis* (Tegelen, Olivola, Tasso, Dmanisi). Dubrovo (2001) stellt das Material zu *Mammuthus trogontherii trogontherii*.
Nach Feststellungen von Lister (1996a, 207-208) besitzen nicht alle (späten) *meridionalis*-Elefanten eine von den Untermaßfelder Verhältnissen abweichende seriale Struktur des Carpus. Auch wegen der noch sehr geringen Menge verfügbarer Gebißreste sollte für Untermaßfeld eine Spätform von *Mammuthus (Archidiskodon) meridionalis* vorerst nicht gänzlich ausgeschlossen werden²⁰.
 11. Morphologisch wie metrisch ist der Untermaßfelder Jaguar der post-villafrankisch/untermittelpleistozänen Chronosubspezies *Panthera onca gombaszoegensis*, nicht aber den spätmittel- bis obervillafrankischen Toskana-Jaguaren (*P. onca toscana*) (Olivola, Perugia, Oberes Valdarno) zuzuweisen (Hemmer, in diesem Band).
 12. Der großwüchsige Untermaßfelder Gepard weicht morphologisch von den Formen des europäischen Villafranchiums (Les Étouaires, Montopoli, Villaroya, Saint-Vallier, Olivola, Casa Frata) ab und ist dem bisher nur aus Nordchina beschriebenen *A. pardinensis pleistocaenicus* zuzuordnen (Hemmer, in diesem Band).

²⁰ Zahlreiche in Europa und Asien auf subspezifischer Ebene gesondert ausgehaltene und kaum untereinander verglichene evoluierte Lokalformen von *M. (A.) meridionalis*

(R.-D. Kahlke 1994, 25-26; Lister 1996, 207) erschweren eine genauere stratigraphische Aussage.

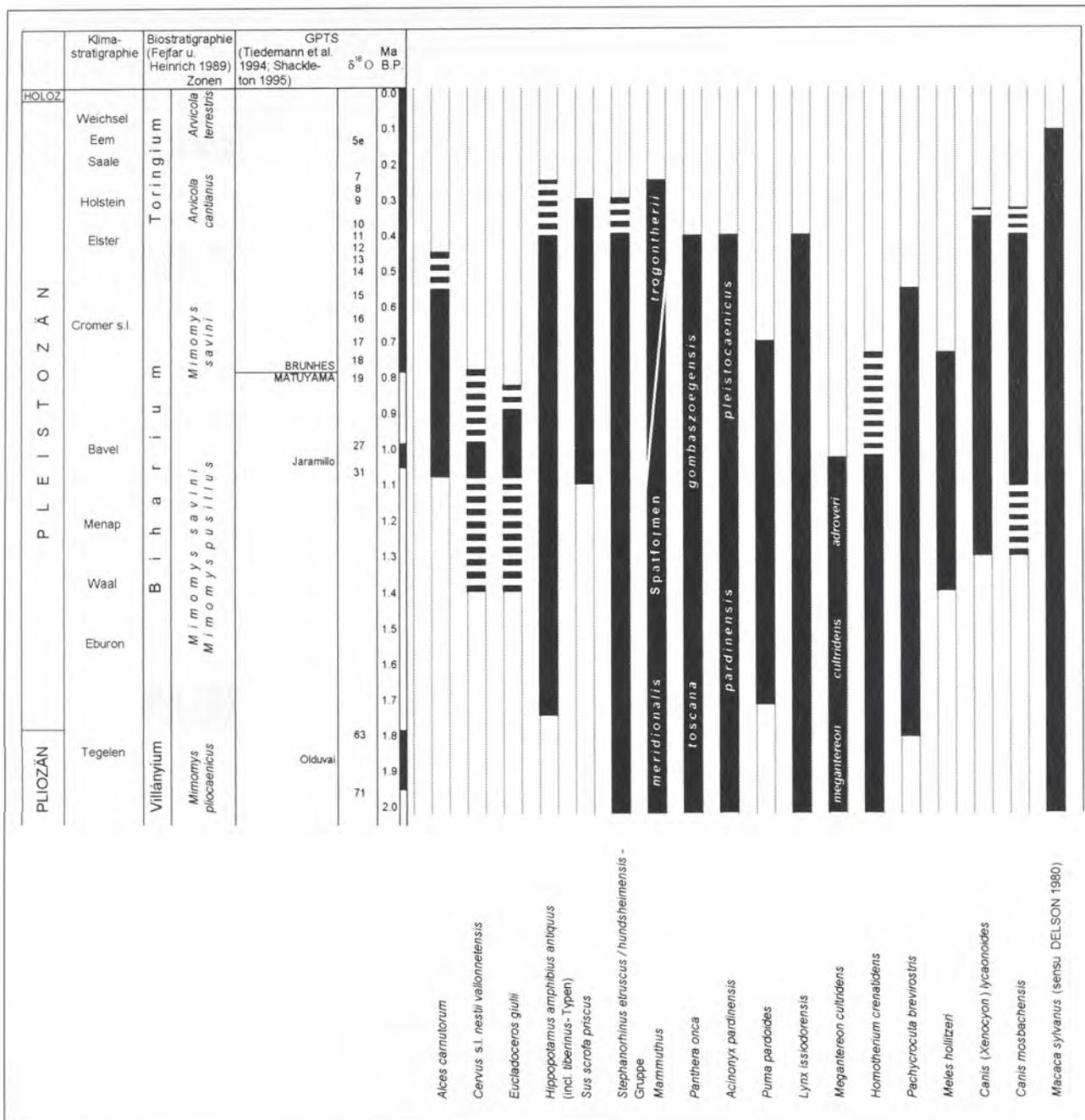


Abb. 27 Biostratigraphische Reichweiten der aus Untermaßfeld nachgewiesenen Großsäugertaxa im europäischen Pleistozän^{21, 22} [unter Verwendung von Angaben bei Faure u. Guérin (1984), Jánossy (1986), H.-D. Kahlke (1990, 1997), Fladerer (1991), A. Turner (1992a, 1994, 1995), Cerdeño (1993), Fortelius et al. (1993), Wolsan (1993), R.-D. Kahlke (1994), Masini et al. (1994), Rook u. Torre (1996), A. Turner u. Antón (1996), Alberdi et al. (1997), Guérin u. Faure (1997), Sardella et al. (1998), Garcia u. Arsuaga (1999), Koenigswald u. Heinrich (1999), Sotnikova (2001), Hemmer (in diesem Band) sowie mdl. Mitt. H. v. Essen, J. v. d. Made, D. Mol].

²¹ Neue Arten, deren Beschreibung auf Untermaßfelder Material beruht, wurden nur berücksichtigt, wenn ihre Reste auch aus weiteren europäischen Fundstellen vorliegen.

²² Die biostratigraphischen Reichweiten zugehöriger Kleinsäugertaxa finden sich bei Maul (in diesem Band a, Abb. 54).

13. Die Merkmalskombination der Untermaßfelder Luchse verbindet diese zwar noch mit den obervillafrankischen (Tasso) Formen Südeuropas (*Lynx issiodorensis valdarnensis*), nähert sich aber bereits *Lynx spelaea* an (Hemmer, in diesem Band).
14. Die Untermaßfelder Dolchzahnkatze wird gemeinsam mit den Funden aus Venta Micena als *Megantereon cultridens adroveri* von typisch villafrankischen Artvertretern (Saint-Vallier, Pardines, Olivola, Senèze, Figline) abgetrennt (Hemmer, in diesem Band; zur taxonomischen Wertung altweltlicher *Megantereon*-Reste s. auch Sardella 1998).
15. Die von Musil (2001b) als einer neuen Art, *Ursus rodei*, zugehörig beschriebenen Bärenreste von Untermaßfeld schließen u.a. durch das Vorhandensein vorderer Prämolaren eng an die älteren Populationen von *U. etruscus* (Villaroya, Venta Micena, Cueva Victoria, Pietrafitta) an. Vor allem die bedeutenderen Körper- und Gebißdimensionen heben aber die Untermaßfelder Bären als jüngeres Entwicklungsstadium arctoider Formen von *U. etruscus* ab.
16. Der große Canide *Canis (Xenocyon) lycaonoides* von Untermaßfeld sowie ebenfalls die post-villafrankischen Nachweise der Cueva Victoria und von Venta Micena unterscheiden sich von typisch obervillafrankischen Formen [*C. (Xenocyon) ex gr. falconeri*] durch ein reduziertes oder fehlendes Entoconid an den M₁ sowie durch eine Reihe weiterer Gebißmerkmale (Sotnikova 2001).
17. Schädel- und Gebißproportionen sowie einige Gebißmerkmale trennen den kleinen Untermaßfelder Caniden als *Canis mosbachensis* (bzw. *C. lupus mosbachensis*) von spätmittelvillafrankischen bis älteren post-villafrankischen Populationen (Olivola, Tasso, Pirro Nord, Cueva Victoria, Venta Micena) ab (Sotnikova 2001).
18. Die Untermaßfelder Kleinsäugerfauna ist nach dem Evolutionsniveau von *Microtus* und *Mimomys savini* sowie zum Teil nach den Evolutionsstadien von *Drepanosorex*, *Spermophilus primigenius/polonicus* und *Glis sackdillingensis* zu urteilen jünger als gut untersuchte Faunen des älteren Unterpleistozäns (Soave/Cava Sud, Pietrafitta, Osztramos 8, Pirro Nord 1, Venta Micena 1 und 2, Belfia II, Deutsch Altenburg 2) (Maul et al. 1998; Maul, in diesem Band a).

Neben der Tatsache, daß die meisten in Untermaßfeld nachgewiesenen Großsäugertaxa die dortige Fauna von Assoziationen des Villafanchiums recht deutlich abtrennen, weisen darüber hinaus einige der Formen (*Bison menneri*, *Cervus s. l. nestii vallonnetensis*, *Eucladoceros giulii*, *Ursus rodei*, *Canis mosbachensis*) auf eine im Vergleich zu älteren post-villafrankischen Faunen (Pirro Nord, Cueva Victoria, Venta Micena) jüngere Zeitstellung hin. Nach Masini et al. (1994, 385) zeigen die fossilführenden Sedimente von Pirro Nord reverse Magnetisierung und sind älter als die Jaramillo-Polaritätssubzone einzuordnen. Mit Vorbehalt werden sie mit dem Menap korreliert. Für Venta Micena wird nach faunistischen Daten (Moyà-Solà 1987, 222; Agustí u. Moyà-Solà 1991, 757ff., 1992, 72) eine ähnliche Zeitstellung um 1, 2 Ma B. P. wahrscheinlich gemacht. Mittels Aminosäure-Datierungen (AARD, Torres et al. 1997) erzielte absolute Alterswerte streuen hier sehr weit (591+77 bis 1511+318 ka). Während Aguirre u. Morales (1990, 9) die Karstfüllung der Cueva Victoria für kaum jünger als die Faunengemeinschaft von Venta Micena halten, sind die Funde nach Agustí (1991, 134, 136) sowie Agustí u. Moyà-Solà (1991, 756ff.) etwas älter als letztere (ca. 1, 3 Ma B. P.).

Aus diesen genannten Einstufungen sowie Vergleichen mit weiteren Kleinsäugerfaunen (Maul, in diesem Band a; s. o.) leitet sich für die fossilführenden Untermaßfelder Sande zunächst eine maximale Altersstellung von < 1, 2 Ma B. P. ab.

7.2.2. Minimalalter

Zur Fixierung des Mindestalters von Untermaßfeld ergeben sich folgende faunistische Gesichtspunkte:

1. Unter Vorbehalt könnte die Anwesenheit von *Bison menneri* auf ein spätunterpleistozänes (Mindest-) Alter der Fundstelle hindeuten, da zumindest im südwesteuropäischen Raum in zeitlicher Nähe der Matuyama/Brunhes (=M/B)-Grenze (Atapureca ? TD3, TD6, TD8a) bereits Bovinen auftraten, die zwar mit *B. menneri* noch einige gemeinsame Merkmale teilten, aber eher zu *Bison voigtstedtensis* zu

- stellen sind (Soto 1987, 99 ff.; Made 1998, 278, 1999, 401 ff.). Im weiteren Verlauf des Frühmittelpleistozäns (Durfort, Isernia la Pineta, Süßenborn, Mauer, Mosbach 2) breiteten sich in weiten Teilen Europas der ebenfalls recht schlanke *Bison schoetensacki* sowie außerdem bereits frühe Vertreter des kräftigeren *B. priscus* bzw. im Osten (Tiraspol) ein starker (? priscoider) *Bison* sp. aus (Sala 1987; Brugal 1995; Sher 1997).
2. Die gegenüber *Capreolus cusanoides* von Untermaßfeld nächstjüngeren europäischen Rehfundes gehören bei Faunen mit deutlicher Offenlandkomponente frühmittelpleistozänen *C. suessenbornensis*-Populationen an (Voigtstedt, Süßenborn, Stránská skála, Miesenheim 1, Würzburg-Schalksberg, Mosbach 2, Bilshausen etc.) (Mäuser 1987, 33; E. Turner 1990, 304 ff.; Pfeiffer 1998; H.-D. Kahlke 2001a). Kleinere frühmittelpleistozäne Rehe von Mauer werden vorläufig als *C. priscus* geführt (Pfeiffer 1998, 65).
 3. Elchreste, die sich von *Alces latifrons* unterscheiden und der noch wenig bekannten Form *Alces carnutorum* zugeschrieben werden, sind im mitteleuropäischen Raum bis oberhalb der M/B-Grenze in einer *Mimomys savini*-Fauna (Voigtstedt), in Westeuropa wahrscheinlich sogar in einem noch jüngeren Vorkommen (Vergranne) nachweisbar (Geraads 1983, 69-72; H.-D. Kahlke 1990b, 86).
 4. Einige Reste kleiner Cerviden von Atapuerca (TD4, TD6, TD8a) mit zeitlicher Nähe zur M/B-Grenze könnten nach ihren Dimensionen eher der Untermaßfelder Form *Cervus* s. l. *nestii vallonnetensis* nahestehen, als jüngeren mittelpleistozänen Damhirschen (Made 1998, 273-274, 1999, 395 ff.). Im Gegensatz zu Untermaßfeld findet sich nach Made (1998, 276, 1999, 399 f.) in Atapuerca unterhalb der M/B-Grenze (TD4, TD6) bereits ein Elaphine.
 5. Nachdem Made (1998, 275, 1999, 397) *Eucladoceros giulii* für Apollonia 1 (Kostopoulos 1997, 846 ff.) wahrscheinlich machen konnte, ist nach dem gleichen Autor die große *Eucladoceros*-Form auch in Atapuerca unterhalb der M/B-Grenze (TD4, TD6) recht sicher zu belegen.
 6. Die Schädelmerkmale des Untermaßfelder *Hippopotamus amphibius antiquus* erweisen sich als weniger fortgeschritten, als die des (?) spätunterpleistozänen Fundes von S. Oreste (Galerium oberhalb des Jaramillio) sowie insbesondere des Schädels von Maglianella (Galerium um 0,7 Ma B. P.) (Mazza 1991; R.-D. Kahlke 2001c). Allerdings erscheint der angeblich ebenfalls galerische *Hippopotamus*-Schädel von Tor di Quinto gegenüber dem Untermaßfelder Stück unspezialisierter (R.-D. Kahlke 2001c)²³. Von jüngeren Fundserien des Frühmittelpleistozäns (Mosbach 2, Jockgrim etc.) unterscheiden sich die Untermaßfelder Funde vor allem durch ihre bedeutendere Robustheit und Größe (R.-D. Kahlke 1997b).
 7. *Sus scrofa priscus* (einschließlich *S. scrofa mosbachensis*) überdauerte in Europa während des Mittelpleistozäns bis zum »Mindel/Riss« (Lunel Viel) (Guérin u. Faure 1997). Eine nähere Präzisierung der stratigraphischen Stellung der Untermaßfelder Fauna ist somit aus den Suiden-Resten nicht abzuleiten.
 8. Populationen der *Stephanorhinus etruscus/hundsheimensis*-Gruppe waren in Europa bis in das Frühmittelpleistozän (z. B. Mosbach 2) verbreitet (Fortelius et al. 1993). Körpergröße und -proportionen des Untermaßfelder *S. etruscus* zeigen ein gegenüber den regional benachbarten Formen von Voigtstedt und Süßenborn sowie auch im Vergleich zu denen von Hundsheim höheres stratigraphisches Alter an (H.-D. Kahlke 2001b).
 9. Unabhängig von der Zuordnung der Untermaßfelder *Mammuthus*-Reste zu einer evoluierten *meridionalis*- oder zu einer frühen *trogontherii*-Form sind die Funde kaum zur Ableitung einer exakteren stratigraphischen Aussage geeignet. Der älteste europäische Nachweis von *Mammuthus trogontherii* liegt aus dem englischen Beestonian vor [Kliff von Beeston, mdl. Mitt. H. v. Essen (Dieren)]. Reste einer sehr jungen, evoluierten *meridionalis*-Population finden sich dagegen noch in Voigtstedt (Dietrich 1965) (vgl. Abb. 27). Räumliche Überlappungen fortgeschrittener *meridionalis*-Populationen mit *M. trogontherii* können zumindest in Mitteleuropa [z. B. Kärlich B/F (Kolfschoten u. E. Turner 1996, 231 ff.)] nicht gänzlich ausgeschlossen werden.

²³ Mazza (1995, 73) hält inzwischen die stratigraphische Zuordnung des Stückes für fraglich.

10. *Panthera onca gombaszoegensis* charakterisiert das unterpleistozäne Post-Villafranchium sowie nahezu das gesamte Frühmittelpleistozän Europas (Stránská skála, Süßenborn, Westbury-sub-Mendip, Mosbach 2, Petralona, Hundsheim, Artenac, l'Escale) (Hemmer u. Schütt 1969, 1970; M.-F. Bonifay 1971, 250ff.; Hemmer 1971, 1972; Bishop 1982, 51-54; Tournepeche 1984, 134-135, 1993, 35ff., 1994, 27ff.; Debenath u. Tournepeche 1993, 30-31). Eventuell post-elsterzeitliche Funde liegen in NW-Europa möglicherweise aus Swanscombe (A. Turner, in Vorbereitung) sowie in SE-Europa von Vértesszölös 2 (Jánossy 1986, 83) vor. Damit vermögen die Untermaßfelder Jaguarfunde nicht zu einer schärferen Eingrenzung des Mindestalters der Fundstelle beizutragen.
11. Der Untermaßfelder Gepard *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus* steht am Beginn eines breiten evolutiven Übergangsfeldes in Richtung des rezenten *A. jubatus* (Hemmer, in diesem Band). Ob sich der von Thenius (1954) aus dem Frühmittelpleistozän von Hundsheim (mit *Arvicola cantianus*) als *Acinonyx intermedius* beschriebene Gepard bereits weiter an frühe *A. jubatus*-Populationen angenähert hatte, bleibt vorerst unklar (Hemmer l. c., 725).
12. Die von Untermaßfeld vorliegenden Luchsreste (*Lynx issiodorensis* ssp. ex aff. *spelaeus*) gestalten sich kleiner als die ebenfalls noch dem *issiodorensis*-Formenkreis angehörenden mitteleuropäischen Funde von Mauer und Mosbach 2 (Hemmer, in diesem Band). Von Atapuerca (TD 6) liegt bisher lediglich ein isolierter M¹ vor (Garcia u. Arsuaga 1999, 423).
13. *Megantereon cultridens adroveri* von Untermaßfeld repräsentiert das derzeit jüngste bekannte Vorkommen europäischer Dolchzahnkatzen.
14. Die Untermaßfelder Säbelzahnkatze *Homotherium crenatidens* (mit *nestianum*-Morphotypen) ist nach Hemmer (in diesem Band) von der vorwiegend mittelpleistozänen Art *H. latidens* (ohne *nestianum*-Morphotypen) (Steinheim, Montmaurin, Grotte de la Baume, Artenac) (Kurtén 1968, 77; Beden et al. 1984) abzutrennen.
15. Die aus Untermaßfeld reichlich belegte Hyäne *Pachycrocuta brevirostris* überlebte in Europa bis in das Frühmittelpleistozän (z.B. Süßenborn mit *Mimomys savini*) (A. Turner u. Antón 1996).
16. Die bislang jüngsten Nachweise des auch von Untermaßfeld belegten Dachses *Meles hollitzeri* lieferten die frühmittelpleistozänen Schichten 6 und 4b der Treugol'naja-Höhle im nördlichen Kaukasus (Baryšnikov 1993; Wolsan 2001).
17. Der bisher ausschließlich für Untermaßfeld beschriebene, eng an *Ursus etruscus* anschließende arctoide *Ursus rodei* (Musil 2001b) kann naturgemäß zunächst kaum zur Bestimmung des Mindestalters der Fundstelle beitragen. In dieser Hinsicht aufschlußreich könnte sich ein Vergleich mit den in Bearbeitung befindlichen Ursiden-Resten von Atapuerca (Trinchera Dolina-Abfolge) erweisen (Garcia, in Vorbereitung).
18. Die variable Gestaltung des M₁-Metaconids sowie einiger weiterer Gebißmerkmale des Untermaßfelder *Canis (Xenocyon) lycaonoides* entspricht eher den Verhältnissen älterer Fossilpopulationen (vgl. Abschn. 7.2.1.) als denen bei Funden des europäischen (Früh-)Mittelpleistozäns (Stránská skála, Konéprusy, Gombasek, Würzburg-Schalksberg, Mosbach 2, Vertesszölös 2) (Sotnikova 2001).
19. Nach dem Verhältnis der P⁴- und M¹⁻²-Längen sowie den Relationen von Radius zu Humerus gestaltet sich die Untermaßfelder Form des Wolfes *Canis mosbachensis* ursprünglicher, als die »spät-mindelzeitliche« (M.-F. Bonifay 1971, 350ff.) Fossilpopulation von l'Escale (Sotnikova 2001).
20. Innerhalb der Kleinsäugerassoziation von Untermaßfeld zeigen die Evolutionsniveaus von *Microtus* und *Mimomys savini* sowie das Vorkommen von *Mimomys pusillus* und außerdem die in einigen Fällen verglichene Evolutionshöhe von *Spermophilus* und *Glis sackdillingensis* eine im Vergleich zu folgenden europäischen Faunen des spätesten Unter- bis Frühmittelpleistozäns höhere Altersstellung an: Atapuerca TD 5, Slivia, Isernia la Pineta, Voigtstedt, West Runton, Kozi Grzbiet, Süßenborn, Konéprusy C 718, Gombasek (pro parte Maul et al. 1998; Maul, in diesem Band a).

Die stratigraphische Reichweite zahlreicher Taxa der Untermaßfelder Säugerfauna erstreckt sich über die M/B-Grenze bis weit in das Frühmittelpleistozän hinein (vgl. Abb. 27 sowie Maul in diesem Band a, Abb. 54). Eine deutliche zeitliche Abgrenzung der Untermaßfelder Fossilgemeinschaft von frühmit-

telpleistozänen *Mimomys savini*-Faunen Europas unmittelbar über der M/B-Grenze erlauben neben den Kleinsäugerassoziationen (z.B. von West Runton, Voigtstedt, Presletice; Maul, in diesem Band a, 874) insbesondere die Funde von *Bison menneri*, *Capreolus cusanoides*, *Alces carnutorum*, *Eucladoceros giulii* und *Stephanorhinus etruscus* (s.o.). Die genannten Arten waren während der beginnenden Brunhes-Polaritätszone in Mitteleuropa (West Runton, Voigtstedt, Süßenborn, Konéprusy) bereits durch jeweils fortgeschrittenere Formen (verschiedene *Bison*-Arten, *Capreolus suessenbornensis*, *Alces latifrons*, *Megaloceros savini*, *Praemegaceros* (= *Megaceroides*) *verticornis*, größerwüchsige Populationen von *Stephanorhinus etruscus*) ersetzt. Außerdem findet sich im Gegensatz zu Untermaßfeld oberhalb der M/B-Grenze mit *Cervus acoronatus* regelmäßig ein Elaphine (H.-D. Kahlke 2001a, 476).

Faunengemeinschaften mit einem (Großsäuger-)Formeninventar und -gefüge, das den genannten Vorkommen der beginnenden Brunhes-Zone prinzipiell ähnlich ist, lassen sich auch unmittelbar unterhalb der M/B-Grenze zumindest von Mitteleuropa bis nach Transkaukasien verfolgen. So liegen aus Dorn-Dürkheim 3 (mit *Mimomys savini*) *Bison schoetensacki*, *Capreolus suessenbornensis*, *Alces latifrons*, *Praemegaceros* (= *Megaceroides*) *verticornis* sowie außerdem »*Cervus*« *reichenau* und *C. acoronatus* vor (Franzen 1999a, 1999b; Franzen et al. 2000).

Mit Dorn-Dürkheim 3 zeitlich sowie durch deutliche Ausprägung einer Offenlandkomponente auch ökologisch vergleichbar ist die Fauna von Achalkalaki (südliches Georgien) (Vekua 1962, 1986). Die georgische Fundstelle repräsentiert eine offenbar etwas stärker an trockene Verhältnisse angepasste Tierwelt²⁴. Gemeinsam sind beiden Vorkommen die Charakterformen *Praemegaceros* (= *Megaceroides*) *verticornis*, *Stephanorhinus etruscus* und *Equus suessenbornensis*. In jüngerer Zeit wurde im oberen Teil des fossilführenden Horizontes von Achalkalaki eine neuerliche Grabungsfläche angelegt (M. K. Gabunia et al. 1994), die neben Skelettresten ein Andesit-Artefakt erbrachte. In diesem Anschnitt wurde 1998 reverse Magnetisierung festgestellt [mdl. Mitt. von D. Lordkipanidze (Tbilisi), Juli 1998]. Damit dürften auch die oben genannten, von Vekua (1962, 1986) beschriebenen Faunenfunde einem späten Abschnitt der Matuyama-Polaritätszone entstammen.

Europäische Kleinsäugerfaunen aus Horizonten mit nachgewiesener M/B-Grenze (Únětice, Mahlis) sind problemlos jünger als Untermaßfeld einzustufen (Maul, in diesem Band a, 874).

Einen merklichen Zeitabstand der Untermaßfelder Fauna zur M/B-Grenze lassen auch erste Untersuchungsergebnisse der Säugetierfunde von Atapuerca (Trinchera Dolina-Abfolge, TD) erkennen. Die M/B-Grenze wurde hier innerhalb von TD 7 schlüssig nachgewiesen (Parés u. Pérez-González 1998, 58, 1999). Die Bisonreste von ? TD 3 und TD 6 gestalten sich evoluiertes als der Untermaßfelder *Bison menneri* (s.o.). Maul (in diesem Band a, 872) stellt nach Kleinsäufern für Atapuerca TD 5 ein gegenüber Untermaßfeld geringeres Alter fest.

Europäische Kleinsäugerfaunen aus der Zeitspanne zwischen Jaramillo-Polaritätssubzone und M/B-Grenze (Samin, Karaj Dubina) widersprechen einer Einstufung des Fossilagers von Untermaßfeld unterhalb der M/B-Grenze ebenfalls nicht, vorerst offen bleiben müssen die Verhältnisse der russischen Fundstelle Korotoâk/Ostragoz suite (Maul, in diesem Band a, 876).

Ein weiteres Indiz für eine stratigraphische Stellung der Untermaßfelder Fauna deutlich unterhalb der M/B-Grenze könnten die Reste von *Hippopotamus amphibius antiquus* liefern. Das Evolutionsniveau des *Hippopotamus*-Schädels von S. Oreste, der nach Mazza (1991, 168) zwischen Jaramillo und der M/B-Grenze einzustufen ist, erweist sich gegenüber dem Untermaßfelder Schädel Fund (R.-D. Kahlke 2001c) als morphologisch fortgeschrittener.

²⁴ Mit *Hippopotamus* ist auch ein afrikanischer Immigrant vertreten, der über den Levantinischen Korridor eingewandert sein dürfte (Vekua 1959; R.-D. Kahlke 1985). Er

war in starkem Maße an Flußläufe mit benachbarten Weidflächen gebunden (R.-D. Kahlke 1997b, 365 ff.).

In Ermangelung umfangreicherer (insbesondere mitteleuropäischer) Fundkomplexe aus der invers polarisierten Zeitspanne zwischen Jaramillo und M/B-Grenze sind die Aussagemöglichkeiten der Untermaßfelder Großsäugerfauna zum Mindestalter der Fundstelle noch begrenzt. Perspektiven könnten sich vor allem aus einem Vergleich mit neuen Funden der Trinchera Dolina-Abfolge von Atapuerca (Gran Dolina), möglicherweise auch mit den tieferen Horizonten des Schuttkegelprofils der Stánská skála (zur Polarität s. Valoch 1995, 73), ferner mit Achalkalaki in Ostgeorgien (Vekua 1962, 1986; R.-D. Kahlke 1985b) sowie mit der südtadschikischen Fauna von Lahuti 2 [Nikiforova u. Vangengejm (Hrsg.) 1988; Sotnikova 1989; Sotnikova et al. 1997, 253-254] ergeben (vgl. Abschn. 7.4.).

Für das Alter der M/B-Grenze werden 775 ka ± 10 ka B. P. (Bassinot et al. 1994) bzw. 780 ka B. P. (Berggren et al. 1995, Tab. 7; Shackleton 1995, Tab. 17. 1.) angegeben. Darauf basierend erbrachten kombinierte U-Serien/ESR-Datierungen für Atapuerca TD 6 (unterhalb M/B-Grenze) absolute Alterswerte zwischen 780 und 886 ka B. P. (Falguères et al. 1999, Fig. 1). Unter Berücksichtigung der Altersdifferenz von Atapuerca TD 6 zu TD 5 und dem aus paläontologischem Befund zusätzlich gefolgerten Zeitabstand zu Untermaßfeld (s.o.) läßt sich für unsere Fundstelle in grober Näherung eine minimale Altersstellung von ca. 0,9 Ma schätzen.

7.3. Einstufung und Korrelation

Die aus dem bisherigen Faunenvergleich (vgl. Abschn. 7.2.1., 7.2.2.) für die Ablagerungszeit der fossilführenden Sande von Untermaßfeld ermittelte Spanne von < 1,2-0,9 Ma B. P. erlaubt es, die vorgenommene litho-magnetostratigraphische Einstufung (vgl. Abschn. 7.1.) zu präzisieren. Wenig wahrscheinlich erscheint eine Parallelisierung des in den Unteren Fluviatilen Sanden von Untermaßfeld festgestellten Umschlages von reverser zu normaler Polarität mit der M/B-Grenze. Vielmehr dürfte die unmittelbar unterhalb der Knochenfunde gelegene magnetische Grenze nach heutiger Kenntnis der Basis der unterpleistozänen Jaramillo-Polaritätssubzone entsprechen. Nach Berggren (1995, Tab. 7) bzw. Shackleton (1995, 243) setzt das Jaramillo bei 1,07 Ma B. P. ein. Den Untermaßfelder Faunenresten kommt somit ein absolutes Alter von etwas mehr als einer Million Jahren zu.

Innerhalb des Jaramillo plaziert Shackleton (1995, Fig. 17.1.) die Wärmeschwankungen der marinen Sauerstoffisotopenstadien (OIS) 27-31. Unter Berücksichtigung lithologischer und magnetischer Merkmale der knochenführenden Unteren Fluviatilen Sande von Untermaßfeld wäre für die Bildungszeit der Fossilagerstätte eine Korrelation mit OIS 31 – einem die Basis des Jaramillo überschneidenden, deutlich ausgeprägten Wärmeintervall – am wahrscheinlichsten. Gibbard et al. (1998, 246) korrelieren OIS 31 mit dem tieferen Bavelium.

Bei Zugrundelegung der von Zagwijn u. Jong 1984 (166-167, Fig. 9) erarbeiteten Feingliederung des Baveliums hätte sich die Bildung der Untermaßfelder Fossilagerstätte während des normal magnetisierten Abschnitts des Bavel(s. str.)-Interglazials (Bv 2-4 mit sukzessiver Einwanderung wärmeliebender Baumvegetation in den niederländischen Raum) vollzogen. Diese Zeitspanne ist mit dem frühen Galerium (early Galerian) der italienischen Säugereinheiten (Mammal Ages) (Abbazzi et al. 1995, Fig. 3; Sardella et al. 1998, Fig. 2) bzw. einem späten »Protogalerian« sensu Caloi u. Palombo (1995, Fig. 1) zu korrelieren. In der Biozonen-Gliederung nach Guérin (1990) ist Untermaßfeld in einen frühen Abschnitt von MNQ 20 einzustufen, nach Agustí et al. (1987) entspricht die Fauna der Zone M_mQ-3a . Die Definitionen beider Biozonen werden allerdings dem Entwicklungsniveau des Untermaßfelder Faunengefüges nicht vollständig gerecht. In der russischen Gliederung (Vangengejm et al. 1991) wäre die Untermaßfelder Fauna dem tieferen Taman (= mittleres Apscheron des Ponto-Kaspi-Gebietes) zuzuordnen. Nach der Kleinsäugerfauna gehört Untermaßfeld dem späten Altbiharium sensu Fejfar u. Heinrich (1981) an (Maul, in diesem Band a).

7.4. Überregionaler Vergleich

Zur Illustration der stratigraphischen Stellung der Untermaßfelder Fauna werden im folgenden wesentliche Großsäugerassoziationen des europäischen bis mittelasiatischen bzw. nahöstlichen Raumes, die

sich aufgrund ihres Formeninventars für einen Vergleich eignen, in ihrer Altersbeziehung zu Untermaßfeld aufgeführt²⁵. Um für die berücksichtigten Länder bzw. Regionen jeweils eine zeitliche Flankierung der Bildungszeit des Untermaßfelder Fossilvorkommens zu erreichen, findet in den meisten Fällen die Zeitspanne Obervillafranchium bis frühes Mittelpleistozän Berücksichtigung.

In Spanien liegen pleistozäne Faunenfundorte unterhalb der Jaramillo-Polaritätssubzone aus der **Cueva Victoria** vor [Agustí 1991; Agustí u. Moyà-Solà 1991; Campillo et al. (Hrsg.) 1992; Cerdeño 1993]. Unter den Großsäugern weisen hier u.a. *Equus stenorhinus stenorhinus*, *Mammuthus meridionalis* sowie *Canis etruscus* auf ein gegenüber Untermaßfeld höheres Alter hin. Das reiche Fossilager von **Venta Micena** [Moyà-Solà et al. (Hrsg.) 1987; Agustí u. Moyà-Solà 1991, 1992; Campillo et al. (Hrsg.) 1992; Cerdeño 1993; Martínez Navarro u. Palmqvist 1995; Palmqvist et al. 1996, 1999; Palmqvist 1997; Torres et al. 1997; Arribas u. Palmqvist 1998; Martínez Navarro et al. 1998; Crégut-Bonnoure 1999; Eisenmann 1999] lieferte u.a. mit *Mammuthus meridionalis*, *Ursus etruscus* sowie *Canis etruscus* Faunenelemente, die eine im Vergleich zu Untermaßfeld ältere stratigraphische Position anzeigen. Auch die Fundstelle **Fuente Nueva 3** u.a. mit *Mammuthus meridionalis* ist unterhalb des Jaramillo einzustufen (Martínez Navarro et al. 1997; Crégut-Bonnoure 1999).

Die gesamte bisher erschlossene TD(Trinchera Dolina)-Schichtenfolge von **Atapuerca-Gran Dolina** [Carbonell et al. 1995; Bermúdez de Castro et al. 1997; Aguirre (Hrsg.) 1998; Made 1998, 1999; Falguères et al. 1999; García u. Arsuaga 1999; zu Hominiden-Resten auch J. Human Evol. 37, 3/4] ist jünger, als die Fundschicht von Untermaßfeld (Diskussion faunistischer Hinweise in Abschn. 7.2.2.). Die innerhalb von TD 1 einmalig festgestellte Normalpolarisierung (Parés u. Pérez-González 1999, 332) wird mit Vorbehalt auf das Jaramillo bezogen. Ebenfalls jünger als Untermaßfeld dürfte die Fauna von **Huescar 1** (Cerdeño 1993; Mazo et al. 1985) sein, die gemeinsam mit Atapuerca TD 4-6 der Zone M_mQ-3b zugewiesen wird (Made 1999, Tab. 1). Die Fauna von **Cúllar de Baza 1** u.a. mit *Cervus elaphus*, *Megaloceros savini*, *Equus suessenbornensis*, *E. altidens* und *Crocota crocuta* ist bereits oberhalb der M/B-Grenze einzustufen (Cerdeño 1993; Agustí u. Oms 1998; Alberdi u. Sánchez-Chillón 1998; Agustí et al. 1999).

Auch aus Frankreich sind mehrere Fundstellen bekannt, die einen zeitlichen Rahmen für die stratigraphische Einstufung von Untermaßfeld bieten. Das ausgehende Obervillafranchium wird durch die Fauna von **Sainzelles** u.a. mit *Equus stenorhinus* und *Mammuthus meridionalis* (M.-F. Bonifay 1971, 349, 1988, 184, 1990, 477, 1992, 58; Geraads 1990, 170) charakterisiert. Für die absolute Altersstellung werden ca. 1,4 Ma B. P. angegeben (M.-F. Bonifay u. Brugal 1999, 558). Auch **Ceyssaguet**, das u.a. *Equus stenorhinus*, *Ursus etruscus* und *Canis etruscus* führt (M.-F. Bonifay et al. 1984; M.-F. Bonifay 1986, 274ff., 1988, 184, 1993, 113; Geraads 1990, 169-170; Aouadi u. M.-F. Bonifay 1997-1998), ist älter als die Untermaßfelder Funde. Absolute Altersangaben liegen hier inzwischen um 1,2 Ma B. P. (M.-F. Bonifay u. Brugal 1999, 558). In eine ähnliche Altersspanne dürften sich auch die Großsäugerreste der bislang vorsichtig mit dem Waal korrelierten Fundstelle **Courterolles** (Brochet et al. 1983) einordnen.

Die Großsäugerreste aus der Höhle von **Vallonnet** (Lumley et al. 1988; Moullé 1990, 1997-1998, 1999) entstammen normal polarisierten Horizonten, die dem Jaramillo zugeordnet werden. Zusammensetzung und Entwicklungsniveau der dortigen Fauna entsprechen mehr oder weniger den Untermaßfelder Verhältnissen (Moullé et al. 2000). Hemmer (in diesem Band, 732, 762, 772, Tab. 12) weist in diesem Zusammenhang auf die geringe Wahrscheinlichkeit des Leopardennachweises von Vallonnet (sowie weiterer europäischer Unterpleistozän-Fundstellen) hin. Offenbar handelt es sich jeweils um Reste von *Puma pardoides*.

Die Faunen von **Soleilhac** (M.-F. Bonifay 1986, 270ff., 1988, 184, 1993, 114; E. Bonifay u. Mergoïl 1988; Geraads 1990, 170-171) wurden lange Zeit ebenfalls dem Jaramillo zugewiesen. Insbesondere die Gra-

²⁵ Entsprechende Vergleiche mit relevanten Kleinsäugerfaunen nimmt Maul (in diesem Band a, 866ff.) vor.

bungsfläche Soleilhac-Centre lieferte aber eine Fauna, die sich u.a. mit *Bison schoetensacki* und *Capreolus suessenbornensis* gegenüber Untermaßfeld als fortgeschrittener erweist. Neuere Datierungen der Fundstelle liegen bei 500-600 ka B. P. (Raynal et al. 1995, 141). Nach dem Evolutionsniveau eines *Bison schoetensacki* nahestehenden großen Boviden zu urteilen, sind auch die Faunenfunde von **Durfort** jünger als Untermaßfeld. Brugal (1995) ordnet sie mit Vorbehalt zeitlich zwischen Le Vallonnet und Isernia la Pineta (s.u.) ein.

Oberhalb der M/B-Grenze sind aus dem französischen Raum mehrere umfangreichere Faunen des Frühmittelpleistozäns bekannt, so beispielsweise von **Vergranne** u.a. mit *Capreolus cf. suessenbornensis*, *Equus mosbachensis*, *Ursus deningeri* und *Canis mosbachensis* (Campy 1983), von **l'Escale** (Saint-Estève-Janson) ebenfalls mit *C. suessenbornensis*, *E. mosbachensis* und *C. mosbachensis* (M.-F. Bonifay 1971, 1981; Crégut-Bonnoure 1987; Alberdi et al. 1997, 127) sowie von **Lunel Viel** (Grotte du Mas des Caves) (M.-F. Bonifay 1971; Brugal 1985; Eisenmann et al. 1985; Fosse 1996; Alberdi et al. 1997, 127) mit einem ähnlichen, auf die gegenüber Untermaßfeld merklich jüngere stratigraphische Stellung hindeutenden Artenspektrum. Das jüngere Alter der Abfolge von **Tautavel** (La Caune de l'Arago) belegen u.a. *Praeovibos priscus*, *Rangifer tarandus* ssp., *Cervus acoronatus* und *Equus mosbachensis* (Crégut u. Guérin 1979; Crégut 1980a, 1980b, 1981; Moigne 1984; Eisenmann et al. 1985; Alberdi et al. 1997, 127; Moigne et al. 2000). Ähnliches gilt für die untere Profilabfolge von **Artenac** (Beden et al. 1984; Tournepeiche 1984, 1985, 134-136, 1993, 35 ff., 1994, 27 ff.; Delagnes et al. 1999).

Typische Belege der unterpleistozänen Tierwelt Italiens liegen mit den obervillafrankischen Tasso- und Farneta-Fauneneinheiten (Azzaroli 1977) vor (Übersichten in Torre et al. 1993; Sardella et al. 1998). Dem Tasso-Komplex gehören die Funde von **Casa Frata** u.a. mit *Leptobos*, *Eucladoceros*, *Mammuthus meridionalis*, *Ursus etruscus* und *Canis etruscus* (Giuli u. Masini 1987) sowie im Tiberbecken die Vorkommen **Villa S. Faustino** und **Colle S. Andrea** (Ambrosetti et al. 1995; Sardella et al. 1995) an. In zeitlicher Nähe stehen auch die Faunenfunde aus der Karstspalte von **Alonte** bei Vicenza (Masini et al. 1995). Hier zeigen *Leptobos cf. etruscus* und *Ursus cf. etruscus* ebenfalls ein im Verhältnis zu Untermaßfeld deutlich höheres Alter an. Aus dem **Mugello-Becken** sind Nachweise sowohl von Tasso- als auch von Farneta-Faunen bekannt (Abbazzi et al. 1995). Die Lokalfaunen von **Pietrafitta** (Azzaroli u. Mazza 1993; Mazza et al. 1993; Ferretti 1999, 507; zusammenfassend Masini et al. 1994, 385; Gentili et al. 1996, 188) und **Selvella** (Giuli 1987) – beide mit *Leptobos*-Nachweisen – gehören der Farneta-Fauneneinheit an. Es folgt die möglicherweise mit dem Menap zu korrelierende Fauna von **Pirro Nord** (= Cava Pirro) (Giuli et al. 1987; Masini et al. 1994, 385) mit einer *Eobison*-Form und gegenüber Untermaßfeld älteren Cerviden (vgl. Abschn. 7.2.1.).

Innerhalb der Jaramillo-Polaritätssubzone wird die Lokalfauna von **Colle Curti** plziert (Masini et al. 1994, 386; Caloi u. Palombo 1995, 394 ff.; Torre et al. 1996, 565 ff., 1999, 541 f.; Ferretti 1999, 508), die im Gegensatz zu Untermaßfeld bereits *Praemegaceros* (= *Megacerooides*) *verticornis* als moderneres Faunenelement enthält.

Die Zeitspanne zwischen Jaramillo und M/B-Grenze ist durch die Fauna von **Imola** mit *Bison schoetensacki*, *Praemegaceros* (= *Megacerooides*) *verticornis* und *Mammuthus meridionalis* belegt (Masini et al. 1995; Ferretti 1999). In zeitlicher Nähe zur M/B-Grenze steht die **Slivia**-Fauneneinheit mit *Miomomys savini* (Ambrosetti et al. 1979; Sardella et al. 1998, 502; Torre et al. 1999, 542). Im tieferen Teil der Brunhes-Polaritätszone folgt die Isernia-Fauneneinheit mit den Fundstellen **Isernia la Pineta** (Cremaschi et al. 1985; Sala 1987, 1990; Mussi 1995, 29 f.; Gagnepain et al. 1996, 130; Koenigswald u. Kolfschoten 1996, 216-217), die neben *Arvicola cantianus* u.a. *Bison schoetensacki*, *Panthera leo fossilis* und *Ursus deningeri* enthält, sowie **Ponte Galeria** (Caloi u. Palombo 1980, 1986, 107) mit *Megaloceros savini*, *Praemegaceros* (= *Megacerooides*) *verticornis* und *Elephas (Palaeoloxodon) antiquus*. Die Fauna von **Venosa** u.a. mit *Equus altidens* gehört einem noch jüngeren Frühmittelpleistozän an (Alberdi et al. 1988, 34 ff.; Mussi 1995, 31; Sardella et al. 1998, 502), ebenso **Fontana Ranuccio** mit *Bos primigenius*, *Dama clactoniana*, *Equus cf. mosbachensis* und *Elephas (Palaeoloxodon) antiquus* (Caloi u. Palombo 1986, 108 f.; Mussi 1995, 33).

Aus Großbritannien konnten Großsäugerreste des tiefsten Unterpleistozäns aus dem Weybourne Crag (Pre-Pastonian, Pastonian) u.a. bei **East Runton** (Stuart 1974, 234f., 1988, 57f.; Gibbard et al. 1991, 29ff.), das in gewisser Weise mit den Tonen von Tegelen (s.u.) vergleichbar ist (Lister 1998), geborgen werden. U. a. weisen hier *Alces gallicus*, *Eucladoceros tegulensis* (= *senezensis* = *ctenoides*)²⁶, *Equus stenorhinus* und *Mammuthus meridionalis* auf den im Vergleich zu Untermaßfeld älteren Charakter der Fauna hin.

Bekannter sind die zahlreichen frühmittelpleistozänen und damit gegenüber Untermaßfeld jüngeren Faunen Englands. Nach dem Vorkommen von *Mimomys savini* ist hier zunächst eine ältere Gruppe mit den Fundstellen **West Runton** (West Runton Freshwater Bed als Teil der Cromer Forest Bed Formation, »type Cromerian stage«) (Stuart 1981, 1992, 1996, 11ff., 1997; Lister 1993, 1996b, 27ff.; Ashwin u. Stuart 1996), **Sidestrand** (Stuart 1996, 14), **Little Oakley** (Lister et al. 1990; Stuart 1996, 16ff.) und **Sugworth** (Stuart 1980, 1988, 1996, 18) zu unterscheiden. Zahlreiche Elemente der Fauna von West Runton belegen ihre im Vergleich zu Untermaßfeld merklich jüngere stratigraphische Stellung, so beispielsweise *Bison schoetensacki*, *Alces latifrons*, *Cervus elaphus*, *Megaloceros savini*, *Praemegaceros* (= *Megaceroidea*) *verticornis*, ein caballoider Equide und *Crocota crocota*. Ähnliches gilt für die weniger artenreichen Faunenspektren der übrigen genannten Vorkommen. Jüngere prä-anglianzeitliche Großsäugerfaunen mit *Arvicola cantianus* liegen von **Westbury-sub-Mendip** (Bishop 1982; Roberts et al. 1995, 173f.; Stuart 1996, 19), **Boxgrove** (Bowen u. Sykes 1994; Roberts et al. 1994, 1995, 171f.; Stuart 1996, 19) sowie von **Ostend** (Koenigswald u. Kolfschoten 1996, 217; Stuart 1996, 14ff.) vor.

Unter den recht zahlreich vom Nordsee - Boden zwischen den Britischen Inseln und den Niederlanden (z.B. Deep Water Channel) geborgenen Wirbeltierresten findet sich eine spätunter- bis frühmittelpleistozäne Komponente (**Faunenassoziation 2**), die überwiegend dem höheren Bavelium bis Cromer-Komplex zuzuordnen ist (zusammenfassend Kolfschoten u. Laban 1995, 143-146; Vos et al. 1999). Einige Funde (z.B. von *Hippopotamus amphibius antiquus* sowie eines großen Boviden) könnten dem jeweiligen Untermaßfelder Entwicklungsniveau nahestehen oder entsprechen (vgl. auch Mol 1998, 43; Drees 1999).

In den Niederlanden unterscheidet sich naturgemäß die spätmittelvillafrankische Fauna aus den Tonen von **Tegelen** u.a. mit *Leptobos*, *Eucladoceros tegulensis*, *Sus strozzii* und *Pliocrocota perrieri* (zusammenfassend Vervoort-Kerkhoff u. Kolfschoten 1987; Bibliographie in Meijer 1996) deutlich von der Untermaßfelder Assoziation.

Relevanter sind die Großsäugerassoziationen der **Maasvlakte** – einem vor Rotterdam gelegenen künstlichen Spülfeld, sowie von Dorst-Surae. Kolfschoten u. Vervoort-Kerkhoff (1999a, 1999b) unterscheiden innerhalb der älteren Komponente der auf der Maasvlakte isoliert geborgenen Säugerreste eine **Fauna 0**, die mit dem Eburon/Waal korreliert wird. Hierzu könnte ein Nachweis von *Soergelia* zu stellen sein (Kolfschoten u. Vervoort-Kerkhoff 1999b, 377ff.). Das als **Maasvlakte-Fauna 1** zusammengefaßte Material steht Untermaßfeld zeitlich am nächsten, es ist mit der Faunenassoziation 2 des Nordseebodens vergleichbar und wird von Kolfschoten u. Vervoort-Kerkhoff (1999a, 1999b) der Zeitspanne Bavel- bis früher Cromer-Komplex zugeordnet. Interessant dürfte sich ein Vergleich der von der Maasvlakte (Faunen 0-1) vorliegenden Cerviden, Hippopotamiden, Suiden, Rhinocerotiden, Equiden und Feliden²⁷ mit entsprechenden Untermaßfelder Funden gestalten. Einem höheren Abschnitt des Bavel-Komplexes (Leerdam-Interglazial) gehört die kleine Fauna von **Dorst-Surae** mit evoluiertem *Mammuthus meridionalis* und *Eucladoceros* an (Kolfschoten 1990a, 267-269; Mol et al. 1999, 126-127).

²⁶ Zur Synonymie s. Vos et al. (1995, 109ff.) und H.-D. Kahlke (1997, 226).

²⁷ U. a. liegt in der Sammlung A. Schoneveld (Sykenisse) in-

zwischen ein rechtes Mandibelfragment von *Panthera onca gombaszoegensis* vor.

Nachweise pleistozäner Großsäugerfaunen unterhalb der Jaramillo-Polaritätssubzone liegen aus Deutschland kaum vor. Nach Koenigswald u. Tobien (1987) sind die Funde von **Mosbach 1** (= Grobes Mosbach) hier einzuordnen (ausführliche Recherche zu Fundgeschichte und Literatur bei H.-D. Kahlke 1961). Einige der für das Grobe Mosbach angeführten Taxa (Koenigswald u. Tobien 1987, 230) scheinen allerdings der aus dem paläomagnetischen Befund gefolgerten Alterseinstufung zu widersprechen [z.B. *Praemegaceros* (= *Megaceroides*) *verticornis*, Elaphinen]. **Kärlich A** mit *Hippopotamus* ist nach dem stratigraphischen Kontext des Gesamtprofils sowie aus der Interpretation einer paläomagnetischen Fluktuation als Jaramillo-Subzone zeitlich wahrscheinlich mit Untermaßfeld zu korrelieren (Kolfschoten u. E. Turner 1996, 232 f., 246).

Von **Dorn-Dürkheim 3** liegt eine *Mimomys savini*-Fauna unterhalb der M/B-Grenze vor (Franzen 1999a, 1999b; Franzen et al. 2000), deren Großsäugerbestand sich frühestmittelpleistozänen Verhältnissen (Voigtstedt, Süßenborn) annähert und sie damit gegenüber Untermaßfeld als deutlich jünger kennzeichnet (vgl. Abschn. 7.2.2.). Zu **Würzburg-Schalksberg** (Schütt 1974; Mäuser 1987; R.-D. Kahlke 1989) fehlen paläomagnetische Daten und Arvicolidenfunde. Das gemeinsame Vorkommen von *verticornis*-Hirsch und einem dem Untermaßfelder *Eucladoceros giulii* nahestehenden Cerviden (Mäuser 1987, 27-31; H.-D. Kahlke 1997, 225-227) läßt hier ebenfalls eine stratigraphische Position unterhalb der M/B-Grenze vermuten (vgl. auch Atapuerca TD4, TD6, s.o.)

Sehr umfangreiche frühmittelpleistozäne Faunen der frühen Brunhes-Polaritätszone mit evolvierter *Mimomys savini* sind aus **Voigtstedt** [H.-D. Kahlke (Hrsg.) 1965] und **Süßenborn** [H.-D. Kahlke (Hrsg.) 1969; Forstén 1986] bekannt. Auch die Abfolge der *Mimomys savini*-Faunen von **Kärlich C, E und F** mit vereinzelt Großsäugerfunden ist oberhalb der M/B-Grenze einzustufen (Koenigswald u. Kolfschoten 1996, 218; Kolfschoten u. E. Turner 1996, 232 ff.; Koenigswald u. Heinrich 1999, 77-78).

Mehrere Säugetierfaunen erweisen sich durch die Anwesenheit von *Arvicola cantianus* als einem noch jüngeren Frühmittelpleistozän zugehörig. Hierzu zählen **Kärlich G** (Kolfschoten 1990b, 28; Kolfschoten u. E. Turner 1996, 231 ff.) und **Miesenheim 1** (E. Turner 1990; Kolfschoten u. E. Turner 1996, 232 ff.), deren absolutes Alter durch eine datierte Bimslage im jeweils Hangenden mit $> 453 \pm 7$ ka B. P. anzusetzen ist (Bosinski 1995, 106). Weitere z.T. mit *Arvicola cantianus* assoziierte Großsäugerfaunen des Prälster liegen von **Mauer** (zusammenfassend Koenigswald 1992, 1997), **Mosbach 2** (= Graues Mosbach mit Hauptfauna) (H.-D. Kahlke 1961; Brüning 1970, 1978; Koenigswald u. Tobien 1987; Pfeiffer 1997, 1998), **Randersacker** (Rutte 1958, 1959; Nobis 1981; Guenther 1989) und **Jockgrim** (Kuss 1955, 1957; Guenther u. Mai 1977) sowie aus den Spaltenfüllungen **Erpfingen 1 und 3** (Heller 1936, 1958; Kretzoi 1965, 627-629) vor. **Bad Frankenhausen** (H.-D. Kahlke 1963, 952, 1964; Fischer 1985, 81-83) repräsentiert erstmals eine typisch mittelpleistozäne Kaltfauna mit *Mammuthus trogontherii* und *Coelodonta antiquitatis* ssp. (R.-D. Kahlke 1994, 86), die noch vor dem Maximalvorstoß des Elster-Eises eingestuft werden darf.

In Österreich ist insbesondere das Höhlen- und Spaltensystem von **Deutsch-Altenburg** von Bedeutung. Die Fundstellen **DA 2C₁** und **DA 4B** lieferten hier artenreiche, im Vergleich zu Untermaßfeld ältere Klein- und Großsäugerinventare unterpleistozänen Alters (Rabeder 1976; Mais u. Rabeder 1984; Fladerer 1987; Frank u. Rabeder 1997a).

Jünger als Untermaßfeld sind die frühmittelpleistozänen Säugerfunde der *Arvicola cantianus*-Fauna von **Hundsheim** u.a. mit *Bison schoetensacki*, *Cervus elaphus*, *Equus mosbachensis*, *Panthera pardus* und *Crocota* sp. (Daxner 1968; Rabeder 1972; Crégut-Bonnouire 1987; Frank u. Rabeder 1997b).

In Tschechien erweist sich die altbiharische Spalten-bzw. Höhlenfüllung von **Chlum 6** bei Srbsko (Böhmen), die auch eine Reihe von Großsäugertaxa erbrachte (Fejfar 1961, 112 ff.; Fejfar u. Horáček 1983, 127-128), nach Aussage der Arvicolidenfauna als etwas älter im Vergleich zur Untermaßfelder Fauna (Maul, in diesem Band a, 870).

Eine sehr komplexe Fundstelle mit langer Forschungstradition ist der aus verkarsteten Jura-Kalken bestehende Berg der **Stránská skála** bei Brünn (Mähren). Neben älteren Aufsammlungen aus inzwischen

abgebauten Karsthohlräumen und einem Schuttkegel, die umfangreiche frühmittelpleistozäne Faunenkomponenten enthalten [Musil (Hrsg.) 1971 mit zahlreichen Einzelbearbeitungen], sind in jüngerer Zeit vor allem die horizontierten Aufsammlungen im Schuttkegelprofil der Stránska skála von Bedeutung [Musil (Hrsg.) 1995a]. Im tieferen Abschnitt dieses Profils (Schicht 4, 4a) ließ sich die Jaramillo-Polaritätssubzone nachweisen, die M/B-Grenze liegt im oberen Teil von Schicht 5 bzw. in der tieferen Schicht 6 (Valoch 1995, 73). Folgende in Untermaßfeld nicht vertretene Großsäuger aus dem **Schuttkegel der Stránska skála** oberhalb der M/B-Grenze (Musil 1995b; H.-D. Kahlke 1995b) untermauern das entsprechend jüngere Alter ihrer jeweiligen Fundposition: *Bos primigenius* (Schicht 14), *Capreolus* cf. *suessenbornensis* (Schichten 8-10), »Cervus« cf. *reichenau* (Schicht 9), *Cervus* sp. (*acoronatus/elaphus*-Gruppe) (Schichten 6-15), *Praemegaceros* sp. (Schichten 10b, 13), *Crocota crocuta* (Schicht 13), *Ursus deningeri* (Schicht 11-14a).

Die Füllung der Höhle C 718 bei Zlatý Kun (Böhmen), zumeist **Konéprusy C 718** genannt, enthielt eine artenreiche Wirbeltierfauna des Frühmittelpleistozäns mit *Mimomys savini* (Jungbitharium) (Fejfar 1961, 113 ff.; H.-D. Kahlke 1975, 333-334). Unter den Großsäugern zeigen insbesondere *Bison schoetensacki*, *Cervus acoronatus*, *Panthera pardus*, *Pliocrocota perrieri*²⁸ und *Ursus deningeri* das gegenüber Untermaßfeld deutlich jüngere Alter an. Das jüngste Bitharium mit sehr hoch entwickelten Formen von *Mimomys savini* ist aus einem fluviolimnischen Reliktkörper des Elbe-Flußsystems bei **Prezletice** nahe Prag belegt (Fejfar 1969, 1993; Koenigswald u. Kofschoten 1996, 214 f.). Den zeitliche Abstand zu Untermaßfeld dokumentieren hier u.a. *Capreolus* cf. *suessenbornensis*, *Cervus* cf. *elaphus* und *Equus mosbachensis*.

Holec (1985) gibt eine Übersicht zu Quartärfundstellen der Slowakei. Nach ihrem Kleinsäugerbestand älter als Untermaßfeld ist die Spaltenfüllung **Včeláre 3** im Südosten des Landes mit einigen Großsäugernachweisen (Horáček 1980; Fejfar u. Horáček 1983, 118-120). Das Profil erstreckt sich im Villanyium beginnend bis in das Altbitharium (Eburon) hinein (Horáček 1985, 356).

Die Höhlenruine der Fundstelle **Gombasek 1** (= Gombaszög) im Südslowakischen Karst wurde insbesondere durch ihre artenreiche Carnivorenassoziation bekannt (Kretzoi 1937/38, 1941a). Ein gegenüber Untermaßfeld geringeres Alter der jungbitharischen Fauna (Fejfar in Bartolomei et al. 1975, 411; Maul, in diesem Band a, 870), zeigen hier u.a. *Ursus deningeri*, aber auch die Ungulatenfauna mit *Bison schoetensacki*, *Capreolus suessenbornensis* und *Alces latifrons* (Fejfar 1961, 116; Kretzoi 1965, 616 f.). Eine ähnliche Zeitstellung könnte der Karstfüllung von **Žirany** beizumessen sein (zusammenfassend Holec 1985, 121 f.).

Eine Zusammenstellung der plio-/pleistozänen Faunenfunde Polens findet sich in dem von Kowalski (1989) herausgegebenes Sammelwerk. Die altbitharische Fauna aus der **Žabia-Höhle** bei Kroczyce lieferte eine Reihe von Resten kleinerer Carnivoren (Wolsan 1990), aus denen sich allerdings keine unmittelbare Vergleichsmöglichkeit zu Untermaßfeld ergibt. Nach Aussage der Kleinsäuger (Maul, in diesem Band a, 868 f.) ist die Assoziation von Žabia älter, als die unserer Fundstelle. Damit korrespondiert der Hinweis auf *Alces gallicus* aus der Žabia-Höhle bei Czyzewska (1989, 211, 213).

Die Großsäugerkomponente der jungbitharischen Fauna von **Kozi Grzbiel** bei Kielce belegt durch die Nachweise von *Capreolus suessenbornensis*, *Alces latifrons* und *Praemegaceros* (= *Megaceroides*) *verticornis* (Czyzewska 1989, 211, 214) sowie *Crocota* sp. und *Ursus deningeri* (Wolsan 1990) eine im Vergleich zu Untermaßfeld jüngere Altersstellung.

Die Quartärfundstellen Ungarns wurden von Jánossy (1986) zusammenfassend dargestellt. Die zahlreichen sehr ergiebigen und gut untersuchten Kleinsäugervorkommen des Landes erbrachten nicht in allen Fällen adäquate Großsäugerfunde.

²⁸ Zur stratigraphischen Verbreitung von *Pliocrocota perrieri* sowie zu ihrer Verdrängung aus dem europäischen Fau-

nengefüge während der Zeitspanne zwischen 1,5 und 0,7 Ma B. P. s. A. Turner (1992b, 155 ff.).

Deutlich älter als Untermaßfeld sind die artenreichen Faunen des oberen Villaniums (oberes Mittelvillafranchium) von **Villány 3** (aktualisierte Faunenliste bei Jánossy 1986, 32-34) u.a. mit *Gazellospira* cf. *torticornis*, **Ostramos 3** (Jánossy 1970, 1986, 35-36) mit einem Vertreter des *Sus strozzii*-Gruppe sowie **Villány 5** (Kretzoi 1956, 187ff.; Jánossy 1986, 37-38; Maul, in diesem Band a, 870) und **Kisláng** (Kretzoi 1954; Jánossy 1986, 43-45) u.a. mit *Leptobos etruscus* und Mastodonten. Nach den Befunden der Kleinsäugerfauna ist auch die Spaltenfüllung **Osztamos 8** mit einem großen *Eucladoceros* (Jánossy 1972, 1986, 51-52) etwas älter, als Untermaßfeld (Maul, in diesem Band a, 870f.).

Die altbuharische Kavernenfüllung **Somssich-hegy 2** (Jánossy 1983, 1986, 54-57) mit *Mimomys pusillus* entspricht nach Aussage der Nager (Maul, in diesem Band a, 871) in ihrer Altersstellung dem Fundlager von Untermaßfeld, oder aber sie ist geringfügig jünger. Für letztere Auffassung könnte das Vorkommen von *Capreolus* cf. *suessenbornensis* sprechen.

Die jungbuharische Fauna von **Nagyharsányhegy 4** (ohne *Mimomys pusillus*) (Kretzoi 1956, 55-57; Jánossy 1986, 53-54) darf als gegenüber Untermaßfeld jünger eingestuft werden (Maul, in diesem Band a, 871). Verwundern muß in diesem Zusammenhang das Vorkommen der villafrankischen Boviden *Gazellospira* aff. *torticornis* und *Procamptoceras* cf. *brivatense*. Ebenfalls jungbuharischen (frühmittelpleistozänen) Alters ist die Karstfüllung von **Kövesvárad** im Bükk-Gebirge (Jánossy 1963, 1986, 62-65). Unter den Großsäugern deuten *Capreolus suessenbornensis* und *Ursus deningeri* die im Vergleich zu Untermaßfeld jüngere Zeitstellung an. Aus dem Travertingebiet bei Budapest wurde von **Ürömhegy** eine wohl ebenfalls frühmittelpleistozäne Fauna mit *Mimomys savini* bekannt, die u.a. *Hippopotamus amphibius antiquus* enthielt (Jánossy 1962, 1986, 65-66). **Budakalász** lieferte eine ähnliche Großsäugerfauna mit *Hippopotamus* (Jánossy 1962, 1986, 66-67). Ein Elaphine (*Cervus* cf. *acoronatus*) weist hier auf die gegenüber Untermaßfeld jüngere stratigraphische Stellung hin.

Eine reiche Kleinsäuger-Faunenfolge mit *Arvicola cantianus* wurde aus der Felsnische von **Tarkö** (Bükk-Plateau) beschrieben (aktuelle Faunenlisten bei Jánossy 1986, 74-77). Die Sequenz Tarkö 15-1 belegt das ungarische Tarköian [= »Mindel II (III)«, Jánossy 1986, 173]. Im Vergleich zu Untermaßfeld modernere Großsäuger, so u.a. *Capreolus suessenbornensis*, *Cervus* cf. *acoronatus* und *Panthera pardus sickenbergi*, fanden sich vor allem in den Horizonten Tarkö 4-2. Oberhalb der M/B-Grenze sind auch die bekannten Fundstellen **Vértesszölös 1 und 2** einzugliedern (Latham u. Schwarcz 1990). Die Großsäugerfauna von Lokalität 2 repräsentiert u.a. mit *Bison priscus*, *Capreolus suessenbornensis*, *Cervus acoronatus*, *Equus mosbachensis*, *Panthera leo fossilis*, *Crocuta* sp., *Ursus deningeri* und *Vulpes* aff. *vulpes* (Jánossy 1986, 80-83, 1990) eine deutlich jüngere Assoziation als die von Untermaßfeld vorliegende. Ähnlich verhält es sich mit der möglicherweise z.T. etwas älteren Abfolge von Vértesszölös 1 (Siedlungsstelle), die meist stärker fragmentierte Reste u.a. von *Bison schoetensacki*, *B. priscus*, *Capreolus suessenbornensis*, *Rangifer tarandus stadelmanni* (oberhalb des Kulturhorizontes), *Cervus elaphus* ssp., *Equus mosbachensis* sowie *Ursus deningeri* enthielt (Kretzoi 1990).

Rakovec (1954) ordnet Gebißreste von *Alces* aff. *gallicus* aus der **Vic**-Terrasse bei Ljubljana, Slowenien, dem Obervillafranchium zu. Mittelpleistozänes Alters wird für einen Schwarzbären-Fund (*Ursus thibetanus*) aus Brekzien von **Vrhovlje** angegeben (Rakovec 1975, 262).

Mit der Fundstelle **Sandalja 1** ist aus Kroatien eine artenreiche Höhlenfüllung möglicherweise überwiegend mittel- bzw. obervillafrankischen Alters u.a. mit *Leptobos stenometopon*, *Eucladoceros tegulensis* (= *senezensis* = *ctenoides*), *Sus strozzii*, *Pliocrocuta perrieri*, *Chasmaporthetes lunensis*, *Ursus etruscus* und *Canis etruscus* bekannt (Malez 1968, 1975, 1986, 102; Malez et al. 1992, 371-374), die Untermaßfeld an Alter deutlich übertrifft. Auf der Insel **Iz** (Zadar Archipel) wurde eine Reihe von Knochenbrekzien offenbar verschiedener Altersstellung untersucht. Eine der Faunenkomponenten, die u.a. *Leptobos* cf. *stenometopon*, *Eucladoceros* und *Acinonyx* cf. *pardinensis* enthält, könnte in zeitlicher Nähe zu Sandalja 1 anzusiedeln sein (Malez 1969, 21/1, 1986, 103; Malez et al. 1992, 379-380).

Offenbar frühmittelpleistozänes Alter kommt einer Fauna von der Westküste der Halbinsel **Marjan** bei Split mit zwei Ursidenformen und *Capreolus suessenbornensis* zu (Malez 1959, 1960, 1961, 1969, 21/2).

Die Knochenbrekzie von **Dubci** in Mitteldalmatien lieferte eine ähnliche Fauna (Malez 1965, 1967, 1969, 21/2), die sich u.a. durch das Vorkommen von *Cervus elaphus* gegenüber Untermaßfeld als jünger zu erkennen gibt. Die Seekreiden von **Kninskoje Polje** werden nach Malez (1968, 1986, 103) dem Mindel zugeordnet. Sie lieferten Reste von *Mammuthus trogontherii* gemeinsam mit Funden, die als Waldelefanten angesprochen wurden. Hier bietet sich ein Vergleich mit der kleinen Serie vermeintlicher Waldelefanten-M3 von Süßenborn in Thüringen an.

Rumänien besitzt ebenfalls eine beträchtliche Anzahl relativ alter Faunenfunde. Im Olteţ-Tal des Dakischen Beckens erbrachten die Sande von **Valea Grăunceanului** (= Valea Tetoii) eine reiche spät-mittelvillafrankische und damit gegenüber Untermaßfeld deutlich ältere Säugetierfauna, die u.a. *Eucladoceros* sp., *Mammuthus meridionalis*, *Pliocrocota perrieri* und *Ursus etruscus* sowie den Giraffiden *Mitilanotherium inexpectatum* enthält (Bolomey 1965; Samson u. Radulesco 1966; Samson 1976; Radulesco u. Samson 1990, 227, 1991; Radulesco et al. 1998). Ebenfalls älter als Untermaßfeld sind die Funde von **Fintina Alortitei** mit *Eucladoceros* sp., *Equus stenonis mitilanensis*, einer typischen Form von *Mammuthus meridionalis* und *Canis etruscus* sowie die ähnliche Fauna der **Valea Mijlociei**, denen wie ebenfalls **Fintina lui Mitilan** (Irimestii) mit *Leptobos* sp., *Cervus s. l. nestii*, *Eucladoceros* sp., *Mitilanotherium inexpectatum* und *Sus strozzi* etwa eburonisches Alter zukommt (Radulesco u. Samson 1962, 1985, 1991; Samson u. Radulesco 1965, 1973, 1990, 227-228; Samson 1976).

Sehr wesentlich sind die Karstfüllungen und Höhlenruinen von **Betfia** (= Püspökfürdő = Episcopia Bihorului). Für die Brekzien von **Betfia XIII** wird ebenfalls eburonisches Alter angegeben (Terzea 1996). *Equus stenonis senezensis*, *Ursus etruscus* und *Canis cf. falconeri* (Terzea u. Jurcsák 1976) untermauern hier eine gegenüber Untermaßfeld höhere Altersstellung. Insbesondere nach Aussage der altbiharischen Kleinsäugerfauna ist auch das klassische Vorkommen von **Betfia II** (Kretzoi 1941b, 1965, 617-619) älter als Untermaßfeld (Maul, in diesem Band a, 871). Der Schichtenkomplex von **Betfia VII** deckt das Zeitintervall vom Waal bis in den Cromer-Komplex ab (Terzea 1996). Aus dem tieferen Profilabschnitt (B-VII/1b-e) liegen Großsäugerreste, darunter *Megantereon* und *Ursus etruscus*, vor (Terzea 1993, 109, 1996). Auch nach dem Gesamtkontext der Schichtenfolge erweisen sich die Funde gegenüber Untermaßfeld als älter, sie werden dem höheren Waal zugeordnet (Terzea 1995, 112). Nach Kleinsäugerbefunden (*Microtus*-Morphotypen) dürfte die reiche Fauna von **Betfia V** (Kretzoi 1941b, 1965, 619-620; Terzea u. Jurcsák 1968, 383-386, 1969, 206-209; Terzea 1996, Tab. III) ebenfalls etwas älter sein, als die von Untermaßfeld (Maul, in diesem Band a, 871). Terzea (1995, 1996) stellt sie in das höhere Menap. Mehrere aus **Betfia V** genannte Großsäugertaxa (z.B. *Bison schoetensacki*) könnten allerdings auf ein jüngeres Alter hindeuten. Entsprechende Vergleiche mit den Untermaßfelder Fundserien könnten hier Klärung schaffen.

Eine Gruppe jüngerer Fossilvorkommen des Olteţ-Tals (Dakisches Becken) lieferte post-villafrankische bis cromerische Reste (Zusammenstellung bei Radulesco u. Samson 1990, 227-228). Bemerkenswert sind hier *Bison cf. schoetensacki* und *Soergelia cf. elisabethae* von **Dealul Viilor** (Radulesco u. Samson 1965; Samson u. Radulesco 1965; Samson 1976) mit einem gegenüber Untermaßfeld jüngeren Alter.

Zwei Lößhorizonte von **Betfia VII/4** mit zwischengeschalteter Bodenbildung (Cromer I nach Terzea 1996, 538) enthielten eine im Vergleich zu Untermaßfeld ebenfalls jüngere *Mimomys savini*-Fauna u.a. mit *Bison schoetensacki*, *Alces latifrons* und *Mammuthus cf. trogontherii*.

Aus der Brasov-Depression wurde eine Reihe von Fundstellen oberhalb der M/B-Grenze bekannt, die sich durch ihre frühmittelpleistozänen Faunenelemente deutlich von Untermaßfeld abtrennen lassen. Zu nennen sind hier **Feldioara Cariera** mit *Capreolus suessenbornensis*, *Alces latifrons*, *Cervus acoronatus*, *E. cf. mosbachensis* und *Mammuthus trogontherii*, außerdem die ähnlichen Faunen von **Rotbav-Dealul Tiganilor** (»lower level« und »upper level 1«, Cromer IV nach Terzea 1996, 115) sowie die bereits kontinentaler geprägte elsterzeitliche Assoziation von **Araci-Cariera** mit *Bison cf. priscus*, *Megaloceros savini*, *Coelodonta antiquitatis* ssp. und *Equus cf. mosbachensis* (Radulesco et al. 1965; Radulescu u. Kovács 1966, 1968; Radulescu u. Samson 1985; Samson et al. 1989). Für die nach Samson u. Radulesco (1972, 321 ff.) spätelsterzeitliche Höhlenfüllung von **Gura Dobrogei 2** wurde eine Meldung von *Saiga* inzwischen revidiert (Radulesco et al. 1998, 286).

In Moldova liegen aus **Chishmiki** am Prut obervillafrankische Faunenfunde u.a. mit *Equus cf. stenonis* und *Mammuthus meridionalis* vor (Ali-Zade et al. 1972, 46ff.; Nikiforova 1982, 27ff.).

Eine kleinere Fauna mit *Equus cf. suessenbornensis* aus dem höheren Abschnitt der Matuyama-Polaritätszone ist von **Valeny** (Prut) bekannt (Ali-Zade et al. 1972, 13ff.). Umfangreiche Fauneninventare wurden vor allem aus den frühmittelpleistozänen Dneestr-Kiesen von **Tiraspol** (Kolkotova Balka), **Sukleya** und **Malaeshty** geborgen (Nikiforova et al. 1971; Beljaeva u. David 1975; Dubrovo 1975; Gromova u. Dubrovo 1975; David 1977, 1980; David u. Svistun 1981, 11ff.; Nikiforova 1982; David et al. 1990; Croitor 1997). Die Großsäugerspektren der dortigen *Mimomys savini*-Faunen zeigen u.a. mit *Praemegaceros* (= *Megacerooides*) *verticornis*, *Cervus acoronatus*, *E. cf. mosbachensis* und *Mammuthus trogontherii* ihr im Verhältnis zu Untermaßfeld eindeutig jüngeres Alter an.

Bereits seit der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts wurden aus dem Pliozän Bulgariens recht zahlreiche Mastodontenfunde sowie Reste einiger begleitender Arten beschrieben. Auch oberpleistozäne Faunenfunde sind von mehreren Lokalitäten bekannt. Allerdings wurde bislang kaum unter- bis frühmittelpleistozänes Material gemeldet. Spassov u. Crégut-Bonnoure (1999) geben von **Slivnitsa** westlich Sofia eine artenreiche Großsäugerfauna des höheren Mittelvillafranchiums u.a. mit *Gazellospira cf. torticornis*, *Procampoceras brivatense*, *Cervus s. l. nestii*-Gruppe, *Eucladoceros cf. tegulensis* (= *senezensis* = *ctenoides*), *Equus cf. stenonis* und *Canis ex. gr. etruscus* bekannt, die deutlich älter als Untermaßfeld einzustufen ist.

Übersichten zu den Quartärfaunen Griechenlands finden sich bei Tsoukala (1992) sowie Koufos u. Kostopoulos (1997). Pliozänes bis endvillafrankisches Alter kommt den Aufsammlungen Sickenbergs bei **Polylakos**, **Livakos** und **Kapetanois** (Haliakmon-Becken) im Nordwesten des Landes zu (Steensma 1988; Koufos u. Kostopoulos 1997). Das Material enthält u.a. die in Untermaßfeld nicht mehr vertretenen Taxa *Leptobos* und *Anancus arvernensis*.

Die reiche Säugerfauna von **Gerakarou 1** (Mazedonien) ist dem Obervillafranchium zuzuordnen (Koufos u. Melentis 1983; Koufos 1986, 1992; Kostopoulos u. Koufos 1994; Kostopoulos u. Athanassiou 1997; Koufos u. Kostopoulos 1997; Kostopoulos 1998). Hier belegen u.a. *Leptobos cf. etruscus*, *Eucladoceros tegulensis* (= *senezensis* = *ctenoides*), *Sus strozzii*, *Pliocrocuta perrieri* und *Canis etruscus* den zeitlichen Abstand zu Untermaßfeld. Eine Gerakarou ähnliche Aufsammlung mit *Leptobos* und *Gazellospira cf. torticornis* liegt auch von **Krimni 1** (Mazedonien) vor (Kostopoulos u. Koufos 1994; Koufos u. Kostopoulos 1997). Das Material von **Ravin of Vulgarakis** (Mazedonien) mit *Hippopotamus amphibius antiquus* wird dem Endvillafranchium zugerechnet (Koufos et al. 1989; Koufos 1992; Koufos u. Kostopoulos 1997). Die nach Kleinsäugerbefund alpbiharische Fauna von **Kaiafas** (westlicher Peloponnes), die u.a. *Alces cf. latifrons* und *Canis cf. mosbachensis* enthält, korrelieren Meulen u. Kolfshoten (1986, 209, Fig. 2-3) mit Betfia II (s.o.). Damit ist auch sie älter als die Untermaßfelder Funde.

In relativer zeitlicher Nähe zu Untermaßfeld steht die 1990 entdeckte Fauna von **Apollonia 1** (Mazedonien) (Koufos 1992, 1993; Kostopoulos u. Koufos 1994; Martinez Navarro u. Palmqvist 1996; Kostopoulos 1997; Koufos u. Kostopoulos 1997; Koufos et al. 1997). Die Artiodactylenfauna mit der neuen Form *Soergelia brigittae* sowie mit *Praeovibos* sp., *Pontoceros ambiguus mediterraneus* und *Eucladoceros giulii* (Made 1998, 275, 1999, 397) enthält einen vorläufig zu *Bison* (*Eobison*) gestellten großen Boviden (Kostopoulos 1997). Dieser sowie das Vorkommen von *Ursus etruscus* und *Canis etruscus* könnten auf ein gegenüber Untermaßfeld etwas höheres Alter hindeuten.

Die Spaltenfüllung **Tourkovounia 2** (= Tourkobounia, Athen) mit *Macaca sylvanus florentina* (Symeonidis u. Zapfe 1977) ist nach Kleinsäugerbefund (Maul, in diesem Band a, 873) den Untermaßfelder Funden zeitlich etwa gleichzusetzen. Die Spalten **Tourkovounia 3-5** erstrecken sich in ihrer stratigraphischen Reichweite dagegen über einen längeren Zeitraum eventuell bis in das frühe Mittelpleistozän hinein (Symeonidis u. Vos 1977).

Maratousa (Megalopolis, Peloponnes) ist wegen der Nachweise von *Praemegaceros* (= *Megacerooides*) *verticornis* und *Panthera leo fossilis* (Sickenberg 1976; Koufos u. Kostopoulos 1997) jünger als Unter-

maßfeld. Dem frühen Galerium ordnen Meulen u. Kolfschoten (1986, 210, Fig. 2-3) die kleine Fauna von Volos (Thessalien) zu. Die pleistozäne Höhlenfüllung von Petralona (Chalkidiki) enthält miteinander vermischte Reste zweier Faunen unterschiedlicher Altersstellung. Neben einer spätmittel- oder frühoberpleistozänen Komponente ließ sich eine frühmittelpleistozäne Fauna abtrennen, die oberhalb der M/B-Grenze eingestuft wird (Tsoukala 1989, 1991 mit Zusammenstellung älterer Literatur, 1996). Die Nachweise von *Praemegaceros* sp., *Pliocrocota perrieri* und *Ursus deningeri* belegen das gegenüber Untermaßfeld jüngere Alter.

In der Türkei ist mit **Yukari-Sögütönü** eine aus fluviatilen Ablagerungen des späten Mittel- bis frühen Obervillafranchiums stammende Offenlandfauna u. a. mit cf. *Leptobos* sp., cf. *Eucladoceros*, *Equus stenonis* ssp. und *Mammuthus meridionalis* bekannt (Sickenberg et al. 1975, 44-45, 55), die Untermaßfeld deutlich an Alter übertrifft. Die von Sickenberg u. Tobien (1971, 60f.) bzw. Sickenberg et al. (1975, 55, 77) mitgeteilten Funde von **Kamisli** (= Merzifon) dürften insbesondere wegen des gemeinsamen Vorkommens von *Canis etruscus* und *Pliocrocota perrieri* ebenfalls älter als Untermaßfeld sein. Auch hier könnte die gemeldete leopardengroße Pantherkatze auf *Puma pardoides* zu beziehen sein (s. o.).

Dursunlu (Gülec et al. 1999; Howell et al. 1999) verkörpert nach der Großsäugerfauna (u. a. mit *Equus mosbachensis*) eine gegenüber Untermaßfeld jüngere Fauna der späten Matuyama-Polaritätszone. Eine noch wenig bekannte Höhlenfüllung des Altpaläolithikums wurde bei **Yarimburgaz** ergraben. Der unter den Bärenresten dominierende *Ursus deningeri* (Tsoukala 1996) zeigt auch hier die jüngere Zeitstellung an.

Im europäischen Teil Rußlands wird das Obervillafranchium durch den Psekups-Faunenkomplex (= mittleres Aktchagyl bis unteres Apscheron) charakterisiert (Vangengejm et al. 1990, 1991; Titov 1999, 19). Der Stratotyp des (tieferen) Psekups u. a. mit *Equus stenonis* und einer typischen Form von *Mammuthus meridionalis* liegt zwischen Saratovskaja und Bakinskaja im **Psekups-Tal** bei Krasnodar (Aleksseeva 1977, 27f.). Limnische Ablagerungen von **Mal'zev** und **Georgievsk** im nördlichen Kaukasus erbrachten gleichfalls Reste von *Mammuthus meridionalis* (Aleksseeva 1977, 26), aus letztgenanntem Vorkommen liegt ein Skelettfund vor (Garutt u. Safronov 1965). Am Asowschen Meer sind *meridionalis*-Funde von **Chutor Asow** sowie aus verschiedenen anderen Vorkommen der sogenannten »Skythischen Tone« bekannt (Lebedeva 1978, 73f.).

Die Typuslokalität des spätunterpleistozänen Taman-Faunenkomplexes Rußlands (= Mittleres und tieferer Teil des Oberen Apscheron) (Vangengejm et al. 1991) ist **Sinjaja Balka** am Nordufer der Taman-Halbinsel (Dubrovo 1963). Von hier wurde *Mammuthus meridionalis tamanensis* erstmals beschrieben (Dubrovo 1964). Ein Teil der Elefantenreste von Sinjaja Balka (*tamanensis*-Molaren) wird dem Jaramillo zugeordnet. Damit würde es Untermaßfeld zeitlich nahestehen. Möglicherweise jüngere Funde von Sinjaja Balka (primitive *trogontherii*-Molaren) könnten dem spätesten Abschnitt der Matuyama-Polaritätszone zugerechnet werden (Vangengejm et al. 1991; Sher 1999).

Unterhalb der M/B-Grenze wurden bei **Margaritovka** (Taganrogskij Saliv, Asowsches Meer) (Vangengejm et al. 1991, 47) ebenfalls Reste von *M. meridionalis tamanensis* (Dubrovo 1964, 90; Dubrovo u. Alekssev 1964) sowie außerdem von *Canis (Xenocyon) sp.* [mdl. Mitt. Dr. M. V. Sotnikova (Moskau)] geborgen. Eine Fauna mit *Equus cf. suessenbornensis* liegt von **Port Katon** (Asowsches Meer) vor (Bajguševa 1968, 14). Der Kleinsäugerbefund deutet hier auf eine Altersstellung ähnlich der von Untermaßfeld hin (Maul, in diesem Band a, 869).

Nahe dem Asowschen Meer fanden sich vereinzelt Großsäugerreste auch des frühmittelpleistozänen Tiraspol-Faunenkomplexes (= spätes Oberes Apscheron bis Baku) (Vangengejm et al. 1991). So wurde von **Gerasimovka** *Mammuthus trogontherii* bekannt (Aleksseeva 1977, 37-38). Aus dem Kagal'nik Kar'er nahe der Stadt **Asow** konnte ein Skelett des Steppenelefanten geborgen werden (Bajguševa u. Garutt 1987). Die Form liegt weiterhin aus dem **Kar'er Girej** bei Kropotkin sowie einigen anderen Vorkommen des nördlichen Kaukasus-Gebietes vor (Aleksseeva 1977, 38). Der Kar'er Girej lieferte außerdem *Bison cf. schoetensacki* sowie einen Elaphinen (David 1977, 7). Die reichen Funde aus den Schichten 6-7a der

nordkaukasischen **Treugol'naja-Höhle** (Karatschaj-Tscherkessien) belegen u. a. mit cf. *Capreolus suesbornensis*, *Panthera leo*, *Crocota crocota* und *Ursus deningeri* ihre im Vergleich zu Untermaßfeld jüngere stratigraphische Position. Den gesondert ausgehaltenen kaukasischen Urup-Faunenkomplex korreliert Baryšnikov (1993) mit dem Tiraspol-Faunenkomplex.

In der Ukraine wird der Odessa-Faunenkomplex (= höherer Abschnitt des Chaprov-Komplexes bei einigen Autoren) mit dem obervillafrankischen Psekups-Faunenkomplexes Rußlands zeitlich gleichgesetzt. Die ukrainische Typuslokalität liegt am Westufer des Kujalnik-Limans bei Odessa (Alekseeva 1977, 23). Insbesondere aus dem Profil der Lestniza Trobotti von **Zevachova Gora** wurden zahlreiche – wohl nicht sämtlich gleichaltrige – Großsäugerreste, darunter solche von *Equus stenonis* und *Mammuthus meridionalis* geborgen (Zusammenstellung bei Alekseeva 1977, 23; Dubrovo u. Kapelist 1979, 88). Eine ähnliche Fauna ist von **Čebotareva** am Chadsibej-Liman sowie von **Bolschaja Kamyshevacha** bei Charkov bekannt (Alekseeva 1977, 24-26; Dubrovo u. Kapelist 1979, 85).

Dem spätunterpleistozänen Taman-Faunenkomplex werden Funde aus dem oberen Horizont von **Kryzanovka** bei Odessa mit einem Elaphinen, stenoniden Equiden und *Mammuthus meridionalis tamanensis* zugeordnet (Dubrovo u. Kapelist 1979, 92). Nahe der Stadt **Nogajsk** am Asowschen Meer wurde ein entsprechendes Skelett geborgen (Garutt 1954). Nach Aussage der Arvicoliden ist das dortige Fundmaterial älter als die Untermaßfelder Fauna (Maul, in diesem Band a, 869). Zeitlich steht das Material von **Kairy** den Funden von Nogajsk nahe (Dubrovo u. Kapelist 1979, 88-89; Rekovec 1994, 15). Schwierig einzuschätzen ist die Fundassoziation von **Dolinskoje** bei Odessa, die neben *Bison suchovi* (?= *B. tamanensis*, vgl. Sher 1997, 174), *Eucladoceros* und *Mammuthus meridionalis tamanensis* eventuell auch *Elephas (Palaeoloxodon) antiquus* enthält (Alekseeva 1967; Ali-Zade et al. 1972, 56ff.; Dubrovo u. Kapelist 1979, 87; David u. Svistun 1981, 3-4).

Verschiedendlich fanden sich in der Ukraine Vorkommen des im Vergleich zu Untermaßfeld jüngeren Tiraspol-Faunenkomplexes (s.o.). So lieferte **Nagornoje** bei Odessa eine Fauna u. a. mit *Bison schoetensacki*, *Alces latifrons*, *Praemegaceros* (= *Megaceroides*) cf. *verticornis*, *Cervus acoronatus*, *Equus* cf. *mosbachensis* und *Mammuthus trogontherii* (Alekseeva 1977, 37; David 1977, 5-6). Von **Krasnoselka** am Kujalnik-Liman wurde eine ähnliche Fauna ebenfalls mit *Bison schoetensacki*, *Equus mosbachensis* und *Mammuthus trogontherii* beschrieben (Alekseeva 1977, 37). **Tichonovka** bei Saporoshje in der Südukraine (David 1977, 5; David et al. 1990, 37) u. a. mit *Bison priscus*, *Cervus elaphus* und *Equus mosbachensis* dürfte in ein noch jüngeres Mittelpleistozän einzustufen sein.

In Georgien rahmen die jeweils reichen Faunenfund von Dmanisi und Achalkalaki das Fossilvorkommen von Untermaßfeld zeitlich ein. Die noch in Ausgrabung befindliche obervillafrankische Hominidenfundstelle **Dmanisi** (Schicht V) (L. Gabunia u. Vekua 1989, 20ff., 1990, 644f., 1993, 1995; Vekua u. L. Gabunia 1989; Vekua 1991, 1995; Bräuer u. Schultz 1996; Vekua u. Lordkipanidze 1998, 263; L. Gabunia et al. 1999a, 1999b, 1999-2000) zeigt mit mehreren Großsäugertaxa deutliche Anzeichen für ihre gegenüber Untermaßfeld höhere Altersstellung (Cervidenfauna, typischer *Mammuthus meridionalis*, ursprünglichere Form von *Megantereon cultridens*, *Pliocrocota perrieri*, *Ursus etruscus* etc.). Eingehendere Vergleiche beider Fundinventare sind wünschenswert. Unterlagert wird die fossilführende Quartärabfolge von Dmanisi durch normal polarisierten (Olduvai) Dolerit mit einem K/Ar-Alter von $1,8 \pm 0,1$ Ma B. P. (Majsuradze et al. 1989) bzw. $2,0 \pm 0,1$ Ma B. P. (fehlergewichteter Mittelwert) (Schmincke u. Bogaard 1995). Im abgegrabenen Fundstellenbereich tritt die liegende Lavoerfläche frisch und scharfkantig zutage, so daß ein nur relativ geringer zeitlicher Abstand zu den Faunenfund gegeben ist. Die jeweils überwiegend durch Gelegenheitsfund belegten Vorkommen von **Kotsakhuri** (mit **Taribana**) im Osten und **Tsalka** im Süden des Landes (Vekua et al. 1985; L. Gabunia u. Vekua 1990, 643-644; Vekua 1991, 313-316) dürften ebenfalls in zeitlicher Nähe zu Dmanisi stehen (Taribana-Faunenkomplex) und damit Untermaßfeld an Alter übertreffen.

Die ostgeorgische Fauna von **Achalkalaki** (Vekua 1962, 1986, 1991, 320ff.; R.-D. Kahlke 1985b; L. Gabunia u. Vekua 1989, 42ff., 1990, 645) ist oberhalb der Jaramillo-Polaritätssubzone zu plazieren und mit

Dorn-Dürkheim 3 vergleichbar (s.o.). Schicht 5 der Höhle **Kudaro 1** am Südrhang des Großen Kaukasus (Süd-Ossetien) enthielt eine gegenüber Untermaßfeld deutlich jüngere Warmzeitfauna des Mittelpleistozäns u.a. mit *Capreolus capreolus*, *Panthera pardus*, *Crocota crocota* und *Ursus deningeri* (Baryšnikov 1986, 34 ff., 43 ff., 1987, 5 ff., 1991; Guérin u. Baryčnikov 1987).

Von Armenien ist eine kleine (Misch-)Fauna von **Leninakan** (Avakân 1950, 1952, 1959; Alekseeva 1977, 41) bekannt, die offenbar spätestunter- bis mittelpleistozäne Elemente (stenonider Equide, *Mammuthus trogontherii*) enthält.

Im westlichen Aserbaidschan lieferten die lagunären Ablagerungen von **Palan-Tyukan** eine obervillafrankische Fauna (Sablin 1990; Kuz'mina u. Sablin 1991; Sotnikova u. Sablin 1993; Vislobokova et al. 1995, 373). U. a. zeigen hier die Formen *Sus strozzi*, *Pliocrocota perrieri* und *Ursus etruscus* ein gegenüber Untermaßfeld höheres Alter an.

Die in der autonomen Region Berg-Karabach gelegene Höhle von **Asych** erbrachte aus Schicht 6 (»frühes Acheuléen«) frühmittelpleistozäne Faunenfunde u.a. mit *Bison cf. schoetensacki*, *Cervus acoronatus* und *Ursus cf. deningeri* (Aliev 1969; Baryšnikov 1987, 7-9).

Aus dem östlichen Kasachstan liegt eine wesentliche Fauna des Obervillafranchiums vor. Für das ergiebige Vorkommen von **Kopaly** (= Aktogaj)²⁹ (Schicht 7 der Ili-Serie) (Kožamkulova 1969, 119 ff.; Kožamkulova et al. 1987; Kočenov u. Kožamkulova 1988, 1990; Tūt'kova 1988; Kožamkulova 1990; Vislobokova et al. 1995, 369, 373) veranschlagen Sotnikova et al. (1997, 252 f.) ein Maximalalter von 1,7 Ma B.P. In seiner zentralasiatisch geprägten Makrofauna weisen u.a. *Leptobos*, *Mammuthus gromovi* (=früheste Form eurasischer *meridionalis*-Elefanten) und *Canis etruscus* auf die gegenüber Untermaßfeld höhere Altersstellung hin. Eine nordkasachische Großsäugerfauna eher europäisch-westsibirischen Charakters mit *Mammuthus meridionalis*, die offenbar unterhalb der Jaramillo-Polaritätssubzone anzusiedeln ist, wurde bei **Pyatoryzsk** geborgen (Kožamkulova 1969, 121, 1977, 90; Zylkibaev 1975, 32; Vislobokova et al. 1995, 369, 373).

Frühmittelpleistozänen und damit jüngeren Alters als Untermaßfeld ist die Fauna von **Koshkurgan** nahe Turkestan u.a. mit *Cervus elaphus* und *Equus cf. mosbachensis* (Kožamkulova 1969, 125 ff., 1977, 92 ff.; David 1977, 10-11), die mit dem Tiraspol-Faunenkomplex korreliert wird.

Einige Fundmaterialien geringeren Umfangs liegen auch aus Turkmenistan vor. Mehrere Fundstücke von **Monzukly** im Paläotal der Amudarja belegen *Mammuthus meridionalis* an der Basis des höheren Apscheron (Dubrovo u. Nigarov 1990, 37). Im gleichen Raum wurden bei **Hudaj Dag** der Schädel sowie postcraniale Elemente eines frühmittelpleistozänen Waldelefanten gefunden, den Dubrovo (1955) als neue Art *Hesperoloxodon turkmenicus* beschrieb (Dubrovo 1960, 68 ff.; Dubrovo u. Nigarov 1990, 37-38). Auch die Funde von **Tcheleken** nahe Krasnovodsk (Dubrovo u. Nigarov 1990, 38) beinhalten offenbar eine frühmittelpleistozäne Komponente.

Im südlichen Tadschikistan fand sich in revers magnetisierten Schichten von **Lahuti 2** wenige Meter unterhalb der M/B-Grenze eine spätunterpleistozäne Fauna [Nikiforova u. Vangengejm (Hrsg.) 1988; Sotnikova 1989; Sotnikova u. Vislobokova 1990; Sotnikova et al. 1997, 253-254] mit caballoidem Equiden sowie zahlreichen bedeutsamen Carnivoren-Resten, darunter *Panthera onca gombaszoegensis*, *Pachycrocota brevirostris*, *Canis (Xenocyon) lycaonoides* und *Canis cf. mosbachensis*. Vergleiche zu den Untermaßfelder Caniden finden sich bei Sotnikova (2001).

²⁹ In der älteren Literatur findet sich für die genannte, am linken Ufer des Charyn gelegene Fundstelle Kopaly als Synonym die Ortsbezeichnung Aktogaj. Ein zweites, ebenfalls als Aktogaj bezeichnetes Profil ist am rechten

Ufer des Charyn 14 km nördlich Kopaly aufgeschlossen [mdl. Mitt. M. V. Sotnikova, A. E. Dodonov in lit. (beide Moskau)]. Auch dieses lieferte einige wenige Großsäugerreste, wird in vorliegender Übersicht aber nicht behandelt.

Eine Lahuti 2 ähnliche stratigraphische Stellung wird dem Material von **Tepke 1** im nordöstlichen Kirgistan zugeschrieben (Sotnikova et al. 1997, 254). Ebenfalls unterhalb der M/B-Grenze geborgen liegt hier eine Fauna u. a. mit *Bison* sp., caballoidem Equiden, *Pachycrocuta* cf. *brevirostris* und *Canis* ex gr. *etruscus/mosbachensis* vor. Die frühmittelpleistozäne Fauna von **Tepke 2** mit normaler Polarisierung (Brunhes) enthielt Nachweise des Elaphinen *Cervus* cf. *acoronatus* sowie von *Mammuthus trogontherii trogontherii* (Sotnikova 1997, 255). Damit sind beide Faunen jünger als Untermaßfeld. Ein noch geringeres frühmittelpleistozänes Alter kommt den Funden aus den Schichten 3-5 der Höhle **Sel'-Ungur** im Westen des Landes zu. U. a. sind hier *Panthera* cf. *pardus*, *Hyaena prisca*, *Ursus deningeri* und *Cuon priscus* enthalten (Baryšnikov u. Batyrov 1994, 4ff.).

In Syrien ist die Fauna von **Latamne** (Hooijer 1961, 1966; Guérin et al. 1993; Tchernov et al. 1994, 329, 332) bemerkenswert. Gegenüber Untermaßfeld erweist sie sich vor allem durch die Anwesenheit von *Bison* cf. *priscus*, *Dama dama mesopotamica* und *Stephanorhinus* cf. *hemitoechus* als jünger.

Den zeitlichen Rahmen zu den Untermaßfelder Funden bilden in Israel die Fundstellen Ubeidiya, Evron und Gesher Benot Ya'aqov. Die Faunenreste von **Ubeidiya** (Tchernerov u. Guérin 1986; Guérin et al. 1996, 711-712) werden nach Tchernov (1987, 1988, 191 ff., 1999, 93) sowie Tchernov et al. (1994) um 1,4 Ma B. P. datiert. Wenngleich die geographische Nähe zum afrikanischen Kontinent (*Hippopotamus gorgops*, frühes Auftreten von *Crocuta crocuta* etc.) sowie eine deutlich endemische Faunenkomponente hier den unmittelbaren Vergleich zu Untermaßfeld erschweren, deuten doch einige Großsäugertaxa eurasischer Herkunft (*Leptobos*, *Gazellospira torticornis*, *Sus strozzii*, *Ursus etruscus*) auf ein höheres Alter von Ubeidiya hin. In diesem Zusammenhang überraschte allerdings der Nachweis von *Praemegaceros* (= *Megacerooides*) *verticornis* (Geraads 1986, 145-150; Guérin et al. 1996, 711). Die Form tritt in Mitteleuropa nach bisheriger Kenntnis erst oberhalb der Jaramillo-Polaritätssubzone auf und fehlt somit auch in Untermaßfeld. Tchernov (1987, 23) postuliert ein ostmediterranes Entstehungszentrum der *verticornis*-Hirsche.

Die bislang lediglich 12 Taxa umfassende Fauna von **Evron** plazieren Tchernov et al. (1994) in einem Zeitabschnitt deutlich älter als 0,8 Ma B. P. Unmittelbare faunistische Vergleichsmöglichkeiten zu Untermaßfeld ergeben sich nicht. Die Funde von **Gesher Benot Ya'aqov** (Hooijer 1959, 1960; Tchernov et al. 1994) erweisen sich u. a. durch das Vorkommen von *Dama dama* cf. *mesopotamica* und *Stephanorhinus hemitoechus* (vgl. Latamne) gegenüber Untermaßfeld als jünger. Tchernov et al. (1994, 338) akzeptieren ein absolutes Alter von < 0,8 Ma B. P. Innerhalb der Benot Ya'aqov-Formation ließ sich die M/B-Grenze nachweisen (Verosub et al. 1998).

Vereinzelte Faunenfundstücke wahrscheinlich unterpleistozänen Alters sind auch aus Saudi-Arabien bekannt. Im Sandgebiet von **An Nafud** wurden drei Vorkommen mit Resten einer deutlich afrikanisch geprägten Tierwelt gefunden, die u. a. *Panthera* cf. *onca gombaszoegensis* und *Crocuta crocuta* enthält (Thomas et al. 1998).

8. Faunengeschichtliche Bedeutung

Wie bereits festgestellt, illustrieren die Untermaßfelder Funde ein im eurasischen Raum noch wenig bekanntes faunistisches Entwicklungsniveau, das sich sowohl von obervillafrankischen als auch von spätestunter- bis frühmittelpleistozänen Assoziationen unterscheidet. Bisherige, auf jeweils relativ geringen Fundmengen (vgl. Abschn. 7.4.) basierende Betrachtungen ließen paläarktische Faunengemeinschaften mit Altersstellungen zwischen 1,2 und 0,9 Ma B. P. zumeist als simple Mischung »typisch villafrankischer« und ebenso »typisch frühmittelpleistozäner« (»galerischer«) Elemente erscheinen (vgl. z. B. Azzaroli 1995, 312). Die eingehendere Beurteilung eines ersten umfangreicheren Fundkomplexes der genannten Zeitspanne, wie ihn Untermaßfeld nunmehr liefert, zeigt dagegen, daß innerhalb zahlreicher Säugergruppen Entwicklungsstadien vorliegen, die der Gesamtfauuna einen durchaus eigenständigen Charakter verleihen (vgl. auch R.-D. Kahlke 2000a):

Die Ersetzung der *Eobison*-Gruppe durch *Bison* s. str. ist in Untermaßfeld vollzogen, ohne daß bereits *Bison schoetensacki* oder *B. priscus* auftreten. *Capreolus cusanoides* liegt nach bisheriger Kenntnis weder aus villafrankischen noch aus frühmittelpleistozänen Horizonten vor. Sowohl *Cervus* s. l. *nestii vallonnetensis* als auch *Eucladoceros giulii* repräsentieren eigenständige Formen innerhalb von Entwicklungslinien, die dem Obervillafranchium entstammen. Beide Cerviden werden oberhalb der M/B-Grenze durch frühmittelpleistozäne Arten verdrängt.

Das Untermaßfelder Entwicklungsniveau von *Hippopotamus amphibius antiquus* läßt sich (vor allem nach seiner Schädelmorphologie) sowohl von Formen obervillafrankischen als auch sicher frühmittelpleistozänen Alters abgrenzen. Der villafrankische *Sus strozzii* war bereits durch eine frühe Form von *Sus scrofa* ersetzt.

Die Untermaßfelder Individuen von *Stephanorhinus etruscus* unterscheiden sich in ihren Körpermaßen tendenziell von obervillafrankischem Material der Typusregion sowie ebenfalls von frühmittelpleistozänen Fundkomplexen Mitteleuropas.

Mit dem Auftreten von *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus* in Untermaßfeld wird ein aus dem Osten herrührender transpaläarktischer Genfluß oder aber eine Zuwanderung asiatischer Geparden nach Europa signalisiert (Hemmer 2000). *Megantereon cultridens adroveri* stellt das spezialisierteste Stadium entsprechender Dolchzahnkatzen dar. Jüngere Funde als die Untermaßfelder liegen in Europa nicht vor. *Pachycrocuta brevirostris* ist im Untermaßfelder Faunengefüge als einzige Hyäne vertreten, Hinweise auf *Chasmaporthetes lunensis*, *Pliocrocuta perrieri* und/oder *Crocuta crocuta* ssp. fehlen. Den arctoiden Bären von Untermaßfeld heben insbesondere seine bedeutenderen Körper- und Gebißdimensionen von älteren *Ursus etruscus*-Populationen ab.

Auch innerhalb der Canidenfauna ist eine von älteren Verhältnissen abweichende Situation belegt. *Canis (Xenocyon) ex gr. falconeri*, *C. etruscus* und *C. arvensis* treten nicht mehr auf. Die dafür gefundenen Arten *C. (Xenocyon) lycaonoides* und *C. mosbachensis* zeigen Entwicklungsstadien, die von frühmittelpleistozänen Populationen morphologisch weitgehend abtrennbar sind.

1988 stellten Azzaroli et al. (S. 89) den Übergang von villafrankischen zu galerischen Faunen – das sog. »end-Villafranchian« dispersal event – in zeitliche Nähe zur Jaramillo-Polaritätssubzone. Später wurde der Gedanke einer etwas längeren Zeitspanne für diesen Faunenwandel formuliert (Azzaroli 1995, 311 ff.). Kolfshoten (1994, 27) sowie Kolfshoten u. Roebroeks (1995, 303) widersprachen dem Konzept einer nur kurz andauernden, quasi abrupten Umwandlung villafrankischer zu galerischen Faunen und setzen für diesen Prozeß mehr als 500 ka an. Agustí u. Moyà-Solà (1998) lehnen die Vorstellung eines »End-Villafranchian« events generell ab, indem sie erkennen, daß die unterpleistozäne Faunenerneuerung mit der frühesten Ausbreitung asiatischer bzw. beringischer Faunenelemente (u.a. *Allophaiomys pliocaenicus*, *Lemmus*, Ovibovini) nach Europa bereits in zeitlicher Nähe zur oberpliozänen Olduvai-Polaritätssubzone einsetzt.

Vor dem Hintergrund dieser Diskussion ergibt sich die Notwendigkeit einer Redefinition der biostratigraphischen Einheiten Villafranchium (Azzaroli et al. 1988) und Galerium (Sala et al. 1992) und damit einer exakteren Gliederung des Unter- bis Frühmittelpleistozäns. Entsprechende Möglichkeiten der nur durch Konvention herbeizuführenden Problemlösung listen Caloi u. Palombo (1995, 394 ff.) auf: Verlegung der Obergrenze des Villafranchiums an die M/B-Grenze oder Verlegung der Untergrenze des Galeriums in das späte Unterpleistozän (Jaramillo) oder aber Einführung eines »Protogalerium« (mit verschiedenen denkbaren stratigraphischen Reichweiten) zwischen beide Einheiten.

Der oben zusammenfassend skizzierte, weitgehend eigenständige Charakter der Untermaßfelder Großsäugerfauna als bislang vollständigstem Fundkomplex Eurasiens aus der Zeitspanne etwa zwischen 1,2 und 0,9 Ma B.P. unterstützt den Gedanken der Etablierung einer gesonderten biostratigraphischen Einheit [biochron = Biochrono-Zone sensu Steininger u. Piller (Hrsg., 1999) oder assemblage zone = Vergesellschaftungs-Zone sensu Steininger u. Piller (Hrsg., 1999)] zwischen Villafranchium und Galerium. Als Begriff fand bereits in zurückliegenden Arbeiten der von Bourdier (1961, 245-249) ein-

geführte Name Epivillafranchium Verwendung (z.B. R.-D. Kahlke 1992, 1993a, 13f., 1993b, 1994, 11f., 1995b, 7-10, 1996, 1997c, 415, 1999, 10, 2000c; Unger u. R.-D. Kahlke 1995, 215f.; Hemmer 2000).

Bei Kennzeichnung des Epivillafranchiums als Biochrono-Zone könnte der große Cervide *Eucladoceros giulii* aufgrund seiner individuellen Häufigkeit zum definierenden Taxon erhoben werden. Für eine wohl günstigere Auffassung der genannten Zeitspanne als Vergesellschaftungs-Zone wäre vorläufig die Assoziation *Bison menneri/Capreolus cusanoides/Cervus s. l. nestii vallonnetensis/Eucladoceros giulii/Stephanorhinus etruscus* (evoluiertes als Typusmaterial) als Definitionsgrundlage geeignet. Typische Begleitelemente dieser Vergesellschaftung, allerdings mit geringerer stratigraphischer Aussagekraft, sind in Europa sowie möglicherweise in weiten Teilen Asiens *Alces carnutorum*, *Panthera onca gombaszoegensis*, *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus*, *Puma pardoides*, *Pachycrocuta brevirostris*, frühe arctoide Bären, *Canis (Xenocyon) lycaonoides* und *Canis mosbachensis*.

Ob sich die Handhabung einer solcherart in gemäßigten Breiten Europas definierten Zone des Epivillafranchiums als praktikabel, d.h. als überregional nutz- und korrelierbar erweist, werden zukünftige Forschungen erweisen. Erforderlich sind neben Vergleichen mit weiteren stratigraphischen Schemen die Einbeziehung von Fundkomplexen der genannten Zeitspanne aus anderen biogeographischen Regionen.

Der sich nunmehr deutlicher abzeichnende Prozeß einer epivillafrankischen Faunenerneuerung ist selbstredend in globalem Kontext zu sehen. Azzaroli (1995, 312ff.) zeigte, daß im gesamten eurasischen Raum zwischen 1, 2 und 0,9 Ma B. P. ungeachtet mehrerer ausgeprägter Wärmeperioden Indikationen tendenzieller Abkühlung sowie eine Zunahme kontinentalerer Verhältnisse feststellbar sind. Insbesondere Analysen von Lösssedimentation und Pollensequenzen weisen auf gravierendere Abwandlungen der jeweiligen regionalen ökologischen Situationen hin. Das subtropische Afrika kennzeichnen zu dieser Zeit ebenfalls signifikante Veränderungen der klimatischen Variabilität (deMenocal u. Bloemendal 1995). Eine Erhöhung der Amplituden ist bei den $\delta^{18}\text{O}$ -Werten von Ocean Drilling Program (ODP) site 677 (OIS 36-22) zu beobachten, obgleich sich die Bohrung nahe des Äquators im östlichen Pazifik befindet (Shackleton 1995, Fig. 17. 1.). Ähnliches gilt für ODP site 659 vor NW-Afrika und site 607 im zentralen N-Atlantik (Tiedemann et al. 1994, Fig. 3).

Das Epivillafranchium war also durch eine gesteigerte klimatische Variabilität gekennzeichnet, die letztendlich auch die ökologischen Rahmenbedingungen der Ausbreitung früher Hominiden in Europa prägte.

Zusammenfassung

Zwischen 1978 und 1995 konnten bei Untermaßfeld (Südthüringen, Mitteldeutschland) aus einer bis 4,5m unter Flur abgegrabenen Fläche von 584m² 9400 bestimmbare Groß- sowie ca. 3000 Kleinvertebraten-Reste geborgen und in eine interdisziplinäre Untersuchung einbezogen werden. Insgesamt wurden aus der Fundstelle bislang 99 Taxa nachgewiesen (Gastropoda: 36, Osteichthyes: 3, Amphibia: 7, Reptilia: 3, Aves: 7, Mammalia: 43).

Sämtliche während der Plangrabungen angetroffenen auswertbaren Reste von Großsäugern sind in beigefügten Grabungsplänen erfaßt. Erhaltungszustände, groß- und kleinräumliche Anordnungen des Fundgutes sowie Knochenmodifikationen und -spektren werden beschrieben. Rekonstruktionen von Knochen- und Individualverbänden sowie die Ermittlung von Mindestindividuenzahlen und individueller Altersstruktur belegter Großsäugertaxa vervollständigen das Bild.

Lithologische Merkmale der fossilführenden Horizonte von Untermaßfeld weisen auf wiederholte und weitgehend gleichartige Hochflutereignisse hin. Mehrere dieser Ereignisse trugen Kadaver bzw. Teile solcher in den Raum der heutigen Fundstelle ein. Die Akkumulation sämtlicher Skelettreste erfolgte in mehr oder weniger identischer Position leeseitig eines von Osten in das Profil eingeschobenen Hangschuttfächers. Als Herkunftsgebiet der in der Konzentratlagerstätte angereicherten Funde wurde ein potentieller Überflutungsraum von ca. 94km² Ausdehnung ermittelt. Besonderen Einfluß auf den für die Tierwelt katastrophalen Verlauf der Überflutungen hatte eine schleifenförmige Taleinengung flußaufwärts der heutigen Fundstelle, die entsprechende Rückstauereffekte sowie beträchtliche Turbulenzen im fließenden Wasser verursachte.

Etwa 50% der aus der Grabungsstelle nachgewiesenen Individuen größerer Säugetiere (MNI = 311) sind auf frisch tote Flutopfer zu beziehen. Spektrum, Individuenzahl und Altersstruktur der überlieferten Wirbeltierreste sind in entscheidendem Maße durch die Populationsdichte der jeweiligen Arten im unterpleistozänen Biotop, ihre spezifischen Verhaltensmuster und lokomotorischen Fähigkeiten, außerdem wohl durch Art und Weise der Anlage von Ruheorten sowie durch das Gewicht bzw. die Transportfähigkeit der angefallenen Kadaver bestimmt.

Die taphonomische Situation in den fossilführenden Lagen der Unteren Fluvialen Sande (Überflutungsflächen) weist auf überwiegend ruhigen Absatz der Nekromasse hin. Die Einlagerung beträchtlicher Mengen weitgehend disartikulierter und z.T. fragmentierter Skelettelemente in die Oberen Fluvialen Sande (Rinnenfüllung) belegt dagegen ein Akkumulationsgeschehen, das im unmittelbaren Anschluß an den Höhepunkt einer besonders ausgeprägten Hochflut einsetzte. Gefördert und modifiziert wurde die Dekomposition des Untermaßfelder Skelettmaterials durch Aktivitäten der artenreichen Raubtiergesellschaft, darunter insbesondere durch *Pachycrocuta brevirostris*. Koproolithennester und das Verteilungsmuster von Kleinsäuger-Nagespuren deuten auf ein gelegentliches Trockenfallen von Sedimentoberflächen vor ihrer endgültigen Abdeckung hin.

Für die saisonale Einlagerungszeit der Kadaverreste ergeben sich aus den zahlreichen schädelechten Geweihfunden Zeitspannen des Winterhalbjahres. Die bei Untermaßfeld geborgenen Lebensreste dokumentieren die Entwicklungsgeschichte einer Fossilagerstätte, die sich über eine geologisch kurze, d.h. biostratigraphisch nicht relevante Zeitspanne hatte ausformen können.

Aus der Gesamtheit der vorliegenden geologischen, taphonomischen und paläozoologisch-ökologischen Daten läßt sich für die Entstehungszeit des Untermaßfelder Vorkommens ein detailliertes Landschaftsbild entwerfen. Das flache Sohlental der unterpleistozänen Werra war von einem dynamischen Flußlauf durchzogen. In geschützten Abschnitten lagen strömungsarme, offene und klare Wasserflächen. Innerhalb der Flußauwe existierten tote Flußarme mit stagnierenden Wässern und Verlandungszonen, außerdem feuchte Auwiesen, immerfeuchte Standorte mit Dickichten sowie in hochwassergefährdeten Flächen niedrigwüchsige Waldbestände. Innerhalb der Talsohle dürften sich zudem lichte Mischwälder ausgedehnt haben. Fundstellennahe Muschelkalkabhänge trugen neben Biotopen mit artenarmer Baum- bis Strauchvegetation auch offene Flächen. Auf den flankierenden Hochflächen dehnten sich parkartige Landschaften sowie über weite Strecken gehölzarme bis offene Biotope aus.

Die Komposition der Untermaßfelder Fauna und das abgeleitete Landschaftsbild zeigen ohne Zweifel warmklimatische Verhältnisse an. Die Fossilbelege umfassen hauptsächlich gemäßigte und thermophile Elemente unterschiedlicher und unterschiedlich starker Biotopbindung. Höhere Sommertemperaturen als sie in heutiger Zeit vor Ort gemessen werden, sowie milde Winter mit minimalen Lufttemperaturen von einigen wenigen Minusgraden dürfen gefolgert werden. Regional herrschte ein durch atlantisch-mediterrane Einflüsse ausgeglichenes warmhumides Klima ohne extreme tages- oder jahreszeitliche Temperaturschwankungen.

Eine deutliche zeitliche Abtrennung der Untermaßfelder Säugerassoziation von älteren Faunen des europäischen Villafranchiums wird bei *Bison menneri*, *Alces carnutorum*, *Cervus* s. l. *nestii vallonnetensis*, *Eucladoceros giulii*, *Hippopotamus amphibius antiquus*, *Stephanorhinus etruscus*, *Panthera onca gombaszoegensis*, *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus*, *Megantereon cultridens adroveri*, *Ursus rodei*, *Canis (Xenocyon) lycaonoides*, *Canis mosbachensis* sowie in der Kleinsäugerfauna deutlich. Aus faunistischer Sicht ergibt sich für Untermaßfeld eine maximale Altersstellung von < 1,2 Ma B. P.

Zur Fixierung des entsprechenden Mindestalters eignen sich vor allem *Bison menneri*, *Capreolus cusanoides*, *Cervus* s. l. *nestii vallonnetensis*, *Hippopotamus amphibius antiquus*, *Stephanorhinus etruscus*, *Megantereon cultridens adroveri*, *Homotherium crenatidens*, *Canis (Xenocyon) lycaonoides*, *Canis mosbachensis* sowie ebenfalls die Kleinsäuger. Unter Berücksichtigung der Altersdifferenz zu datierten jüngeren Fundhorizonten Europas ist für das Fundlager von Untermaßfeld eine minimale Altersstellung von ca. 0,9 Ma B. P. anzugeben. Damit entspricht die unterhalb der Knochenfunde gelegene magnetische Grenze der Basis der unterpleistozänen Jaramillo-Polaritätssubzone. Den Faunenresten kommt somit ein absolutes Alter von etwas mehr als einer Million Jahren zu.

Zur Illustration der stratigraphischen Stellung der Untermaßfelder Fauna werden wesentliche Großsäugerassoziationen aus ca. 180 Vorkommen des europäischen bis mittelasiatischen bzw. nahöstlichen Raumes, die sich aufgrund ihrer Formeninventare für einen Vergleich eignen, in ihrer Altersbeziehung zu Untermaßfeld aufgeführt. Dabei wird deutlich, daß die Fundstelle ein im eurasischen Raum nur wenig bekanntes faunistisches Entwicklungsniveau illustriert, das sich sowohl von obervillafrankischen als auch von spätestunter- bis frühmittelpleistozänen Assoziationen merklich unterscheidet.

Der weitgehend eigenständige Charakter der Untermaßfelder Großsäugerfauna als bisher vollständigstem Fundkomplex Eurasiens aus der Zeitspanne zwischen 1,2 und 0,9 Ma B. P. führt zum Vorschlag der Definition einer zwischen Villafranchium und Galerium einzuschubenden Biochron- bzw. Vergesellschaftungs-Zone (biochron bzw. assemblage zone) des Epivillafranchium. Das Epivillafranchium zeichnet sich durch eine gesteigerte klimatische Variabilität aus, die letztlich auch die ökologischen Rahmenbedingungen der Ausbreitung früher Hominiden in Europa prägte.

Summary

Between 1978 and 1995, an excavation was undertaken near Untermaßfeld (Southern Thüringen, Central Germany), covering an area of 584 m² and in places extending as much as 4.5 m below the surface. A total of 9400 determinable remains of larger vertebrates were found, together with 3000 small vertebrate specimens, all of which are included in an interdisciplinary study. Thus far, a total of 99 taxa have been identified from the site (Gastropoda: 36, Osteichthyes: 3, Amphibia: 7, Reptilia: 3, Aves: 7, Mammalia: 43).

All the larger mammal remains found during the planned excavations are included on the enclosed excavation maps. The state of preservation, the large- and smaller-scaled patterns of distribution of finds, as well as bone modifications and bone spectra, are described. Reconstructions of bone- and individual-assemblages, in addition to the determination of the minimum number of individuals and the individual age structure of detected larger mammal taxa, complete the picture.

Lithological features of the fossil bearing horizons at Untermaßfeld indicate a repeated succession of roughly similar high-flood events. Several of these events carried carcasses, both complete and fragmented, into the area where the recent excavations have taken place. The accumulation of all skeletal material occurred in a similar position on the lee-side of a clastic mud-flow fan, which interfingers the section from the east. It was calculated that the finds that enriched the Konzentratlagerstätte originated from a potentially-flooded area of approximately 94 km². A lace-like narrowing of the valley upstream of the excavation site produced a back-damming effect together with strong turbulence, which accentuated the catastrophic impact on the fauna.

Approximately 50% of the larger mammal individuals (MNI = 311) were shown to be direct victims of flood events. The spectrum, number of individuals and age structure of the preserved vertebrate remains are primarily determined by the population density of the different species within the Lower Pleistocene biotope, their specific behavioural pattern and their locomotive abilities. Furthermore, it is also possible that the positioning of sleeping localities was influential, as were the weight and transportability of the fresh carcasses.

The taphonomic situation of the fossiliferous layers of the Lower Fluvatile Sands (flooded areas) indicates that deposition of the necromass occurred in a low energy environment. In contrast, the accumulation of larger amounts of mostly disarticulated and partly fragmented skeletal elements in the Upper Fluvatile Sands (channel infill), indicates accumulation began here just after the climax of a pronounced high-flood event. Decomposition of the Untermaßfeld skeletal material was accelerated and modified by the diverse carnivore community, particularly by *Pachycrocuta brevirostris*. Coprolite nests, together with the spatial distribution pattern of small mammal gnaw marks, indicate the intermittent drying-out of sediment surfaces before they were finally covered.

The large number of antlers connected to skull fragments indicates that when accumulation of necromass occurred, it was restricted to the winter half of the year. The faunal remains recovered near Untermaßfeld, document the evolutionary history of a fossil site that formed during a geologically short period, in other words, a biostratigraphically irrelevant time-span.

All the available geological, taphonomical and palaeozoologic-ecological data, provide a detailed picture of the landscape whilst the Untermaßfeld fossil site was evolving. The broad, flat-bottomed valley of the Lower Pleistocene Werra contained a dynamic river. Protected areas of the river were characterised by open and clear, low-energy conditions. Within the floodplain were ox-bow lakes with stagnating water and increasing sedimentation, water-meadows, permanently wet biotopes with thicket-like vegetation, in addition to stunted woodland in areas susceptible to flooding. Within the valley, open mixed-woodland also developed. The Muschelkalk slopes in the vicinity of the site indicate biotopes with low-diversity vegetation comprised of trees and shrubs, adjacent to open areas. Park-like landscapes and, in many cases, biotopes that had very few, if any, trees, developed on the flanking higher ground.

The composition of the Untermaßfeld fauna and the deduced picture of the landscape indicate, without doubt, warm climatic conditions. The fossil record predominately contains moderate to thermophile elements, which are associated with a suite of biotopes by varying degrees. Higher summer temperatures than those presently experienced in this region can be concluded, as well as mild winters with minimum air temperatures a few degrees below 0°C. A regional climate developed that lacked extreme variations in daily and yearly temperatures because of moderating Atlanto-Mediterranean influences.

A clear temporal distinction between the Untermaßfeld mammal association and older faunas of the European Villafranchian is illustrated by *Bison menneri*, *Alces carnutorum*, *Cervus s. l. nestii vallonnetensis*, *Eucladoceros giulii*, *Hippopotamus amphibius antiquus*, *Stephanorhinus etruscus*, *Panthera onca gombaszoegensis*, *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus*, *Megantereon cultridens adroveri*, *Ursus rodei*, *Canis (Xenocyon) lycaonoides*, *Canis mosbachensis* and the micro-mammal fauna. From a faunistic point of view, a maximum age of < 1.2 Ma B. P. is determined for the Untermaßfeld site.

A corresponding minimum age is fixed by utilising *Bison menneri*, *Capreolus cusanoides*, *Cervus s. l. nestii vallonnetensis*, *Hippopotamus amphibius antiquus*, *Stephanorhinus etruscus*, *Megantereon cultridens adroveri*, *Homotherium crenatidens*, *Canis (Xenocyon) lycaonoides* and *Canis mosbachensis*, as well as the micro-mammals. Comparison of the Untermaßfeld fauna with those from well-dated, younger fossil horizons elsewhere in Europe, leads to the conclusion that the current site has a minimum age of approximately 0.9 Ma B. P. It is therefore clear, that the magnetic boundary identified immediately beneath the bone-layers must be the base of the Lower Pleistocene Jarmillio sub-zone. Consequently, an absolute age of slightly more than one million years can be ascribed the Untermaßfeld faunal remains.

To illustrate the stratigraphic position of the Untermaßfeld fauna, important comparable larger mammal associations from some 180 localities, ranging from Europe to Central Asia and the Near East, were grouped according to age. It becomes clear that the Untermaßfeld fauna describes a faunistic level that is relatively poorly known in Eurasia, which differs significantly from both Upper Villafranchian and latest Lower- to early Middle Pleistocene associations.

On the basis of the characteristic larger mammal fauna from Untermaßfeld, which represents the most complete Eurasian fossil record from the period between 1.2 and 0.9 Ma B. P., it is proposed that the Epivillafranchian be defined as a biochrone or assemblage zone (Biochrone- or Vergesellschaftungs-Zone) between the Villafranchian and the Galerian. The Epivillafranchian was characterised by an increased climatic variability, which ultimately provided the ecological background to the dispersal of early hominids in Europe.

Danksagung

Mein Dank gilt allen an der internationalen »Forschungsgruppe Untermaßfeld« beteiligten Kollegen, deren Ergebnisse in die zusammenfassende Gesamtdarstellung zur Fundstelle Untermaßfeld einfließen, für ihre Mitarbeit. Diskussionen und Hinweise zu speziellen Teilaspekten der behandelten Thematik verdanke ich außerdem Frau Dr. M. Böhme (München) (Ichthyofauna), Frau Dr. B. Bratlund (Stockholm) (Populationsdynamik), Herrn PD Dr. J. Ellenberg (Jena) (Sedimentologie, Geomorphologie), Herrn H. v. Essen (Dieren) (Proboscidier), Frau Dr. N. Garcia (Madrid) (Carnivoren, Taphonomie), Herrn Prof. Dr. H. Hemmer (Mainz) (Carnivoren, Ökologie, Ethologie), Frau Dr. T. Krachmalnaja (Kiew) (Literaturhinweise), Herrn Dr. J. v. d. Made (Madrid) (Faunenvergleich), Herrn D. Mol (Hofddorp) (Proboscidier), Herrn Dr. O. Oms (Barcelona) (Paläomagnetik), Herrn Dr. C. Radulesco (Bukarest) (Regionalfaunen), Frau Dr. M. V. Sotnikova (Moskau) (Faunenvergleich) sowie Herrn Prof. Dr. A. K. Vekua (Tbilisi) (Regionalfaunen). An der Erstellung der Grabungspläne waren über mehr als 15

Jahre die unter Fußn. 4 genannten Mitarbeiter des Instituts für Quartärpaläontologie Weimar/Bereich Quartärpaläontologie Weimar der Friedrich-Schiller-Universität Jena beteiligt. Ihnen ist besonders zu danken. Mein Vater, Prof. Dr. Dr. H.-D. Kahlke (Weimar), war freundlicherweise bei der Rekonstruktion der zahlreichen Knochenverbände behilflich. Die Anwendung von Computertechnik unterstützte Herr Dr. L. Maul (Weimar). Herr Dr. A. Precker (Hamburg) führte in dankenswerter Weise die computergestützten Flächenmessungen zum potentiellen Überflutungsraum durch. Zu danken ist weiterhin Herrn Fotomeister T. Korn (Weimar) für die Anfertigung der überwiegenden Menge der verwendeten Fotos sowie Herrn N. Fiebig (Weimar) für die Ausführung der Reinzeichnungen zu den Abb. 15-22 und 24-25. Bei der Übersetzung der Zusammenfassung war freundlicherweise Herr Dr. R. Meyrick (Weimar) behilflich. Für abschließende kritische Manuskriptdurchsichten danke ich den Herren Prof. Dr. H. Hemmer und Dr. L. Maul.

Literatur

- Abbazzi, L., Benvenuti, M., Rook, L. u. Masini, F. 1995: Biochronology of the Mugello intermontane basin (Northern Apennines, Italy). *Il Quaternario* 8, 1, 5-10, Verona.
- Aguirre, E. (Hrsg.) 1998: *Arapuerca y la evolución humana*. 453 S., Fundación Ramón Areces; Madrid.
- Aguirre, E. u. Morales, J. 1990: Villafranchian Faunal Record of Spain. *Quartärpaläontologie* 8, 7-11, Berlin.
- Agustí, J. 1991: The *Allophaiomys* Complex in Southern Europe. *Géobios* 25, 1, 133-144, Villeurbanne.
- Agustí, J. u. Moyà-Solà, S. 1991: Les faunes de mammifères du Pléistocène inférieur et moyen de l'Espagne: implications biostratigraphiques. *L'Anthropologie* 95, 4, 753-764, Paris.
- 1992: Mammalian dispersal events in the Spanish Pleistocene. In: Koenigswald, W. v. u. Werdelin, L. (Hrsg.): *Mammalian Migration and Dispersal Events in the European Quaternary*, Courier Forsch.-Inst. Senckenberg 153, 69-77, Frankfurt a. M.
- 1998: The Early Pleistocene mammal turnover in Spain: evidence against an »End-Villafranchian« event. In: Kolfschoten, T. v. u. Gibbard, P. L. (Hrsg.): *The Dawn of the Quaternary*, Proceedings of the SEQS-EuroMam symposium 1996, Meded. Nederl. Inst. Toegepaste Geowetenschappen TNO 60, 239-262, Haarlem.
- Agustí, J., Moyà-Solà, S. u. Pons-Moyà, J. 1987: La sucesión de Mamíferos en el Pleistoceno inferior de Europa: proposición de una nueva escala biostratigráfica. *Paleont. i Evol., Mem. Esp.* 1, 287-295, Sabadell.
- Agustí, J. u. Oms, O. 1998: The Middle Pleistocene Cullar area sites. In: Agustí, J., Oms, O. u. Martín-Suárez, E. (Hrsg.): *The Plio-Pleistocene Vertebrate Succession of the Guadix-Baza Basin (SE Spain)*, Field Guide, 31-32, European Quaternary Mammal Research Association (INQUA-SEQS); Granada.
- Agustí, J., Oms, O. u. Pares, J. M. 1999: Calibration of the Early-Middle Pleistocene transition in the continental beds of the Guadix-Baza Basin (SE Spain). *Quaternary Sci. Rev.* 18, 1409-1417, Oxford.
- Alberdi, M. T., Azanza, B., Cerdeño, E. u. Prado, J. L. 1997: Similarity relationship between Mammal faunas and biochronology from Latest Miocene to Pleistocene in the Western Mediterranean area. *Eclogae geol. Helv.* 90, 115-132, Basel.
- Alberdi, M.-T., Caloi, L. u. Palombo, M.-R. 1988: The Quaternary fauna of Venosa: Equids. *Bull. Mus. Anthrop. préhist. Monaco* 31, 5-39, Monaco.
- Alberdi, M. T. u. Sánchez-Chillón, B. 1998: The Cullar-Baza 1 site. In: Agustí, J., Oms, O. u. Martín-Suárez, E. (Hrsg.): *The Plio-Pleistocene Vertebrate Succession of the Guadix-Baza Basin (SE Spain)*, Field Guide, 33-35, European Quaternary Mammal Research Association (INQUA-SEQS); Granada.
- Alekseeva, L. I. 1967: K istorii podsemejstva Bovinae v eoplejstocene Evropejskoj časti SSSR. In: Burgelâ, N. K., Negadaev-Nikonov, K. N., Polev, P. V., Safarov, E. I. u. Edel'stejn, A. A. (Red.): *Paleontologîa, geologîa i poleznye iskopaemye Moldavii. Paleontologîa i stratigrafîa*, 125-142, Akad. Nauk Moldavskoy SSR; Kišinev (russisch).

- 1977: Teriofauna rannego antropogena vostočnoj Evropy. 214 S., Nauka; Moskva (russisch).
- Aliiev, S. D. 1969: Fauna Azyzhskoj paleolitičeskoj stoânki. Avtoreferat dissertazii, 29 S., Akad. Nauk Azerbajdzanskoj SSR, Sekt. Paleobiol., Baku (russisch).
- Ali-Zade, A. A., Alizade, K. A., Aleskerov, D. A., Buleishvili, D. A., Vekua, A. K., Konstantinova, N. A., Lebedeva, N. A., Negadaev-Nikonov, K. N., Nikiforova, K. V., Pevzner, M. A., Khubka, A. N., Chepalyga, A. L. u. Chernyakhovsky, A. G. 1972: Guidebook. Excursions in Moldavia, Georgia, Azerbaijan. May-June, 1972. 104 S., INQUA Subcommission on the Pliocene-Quaternary Boundary, IUGS Subcommission on Neogene Stratigraphy; Moscow.
- Ambrosetti, P., Bartolomei, G., Giuli, C. de, Ficarelli, G. u. Torre, D. 1979: La breccia ossifera di Slivia (Aurisina-Sistiana) nel Carso di Trieste. Boll. Soc. Paleont. Ital. 18, 2, 207-220, Modena.
- Ambrosetti, P., Basilici, G., Capasso Barbato, L., Carboni, M. G., Stefano, G. di, Esu, D., Gliozzi, E., Petronio, C., Sardella, R. u. Squazzini, E. 1995: Il Pleistocene Inferiore nel ramo sud-occidentale del Bacino Tiberino (Umbria): Aspetti litostratigrafici e biostratigrafici. Il Quaternario 8, 1, 19-36, Verona.
- Aouadi, N. u. Bonifay, M.-F. 1997-1998: Études paléontologique et taphonomique de restes de proboscidiens (Ceyssaguet, Haute-Loire). Bull. Mus. Anthropol. préhist. Monaco 39, 17-27, Monaco.
- Arribas, A. u. Palmqvist, P. 1998: Taphonomy and palaeoecology of an assemblage of large mammals: Hyaenid activity in the Lower Pleistocene site at Venta Micena (Orce, Guadix-Baza Basin, Granada, Spain). Géobios 31, 3, suppl., 3-47, Villeurbanne.
- Ashwin, T. u. Stuart, T. 1996: The West Runton Elephant. Current Archaeol. 149, 164-168, London.
- Avakân, L. A. 1950: Ostatki *Elephas trogontherii* POHL. Naučn. trudy Erevanskogo Gos. univ. im. V. M. Molotova [ohne Jg.], 149-161, Erevan (russisch, georgische Zusammenfassung).
- 1952: Ostatki *Equus stenomis* iz četvertičnyh otloženij Armenii. Naučn. trudy Erevanskogo Gos. univ. im. V. M. Molotova 37, ser. geol. nauk, 109-117, Erevan (russisch, georgische Zusammenfassung).
- 1959: Četvertičnoe iskopaemye mlekopitaušie Armenii. 72 S. + XII Taf., Izd. AN Armânskoj SSR; Erevan (russisch).
- Azzaroli, A. 1977: The Villafranchian Stage in Italy and the Plio-Pleistocene Boundary. Giorn. Geol. 41, 1-2, 61-79, Roma.
- 1992: The cervid genus *Pseudodama* n. g. in the Villafranchian of Tuscany. Palaeontograph. Ital. 79, 1-14, Pisa.
- 1995: The »Elephant-*Equus*« and the »End-Villafranchian« Events in Eurasia. In: Vrba, E. S., Denton, G. H., Partridge, T. C. u. Burckle, L. H. (Hrsg.): Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins, 311-318, Yale Univ. Press; New Haven, London.
- Azzaroli, A., Giuli, C. de, Ficarelli, G. u. Torre, D. 1988: Late Pliocene to early mid-Pleistocene mammals in Eurasia: faunal succession and dispersal events. Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol. 66, 77-100, Amsterdam.
- Azzaroli, A. u. Mazza, P. 1993: Large early Pleistocene deer from Pietrafitta lignite mine, Central Italy. Palaeontograph. Ital. 80, 1-24, Pisa.
- Bajguševa, V. S. 1968: Paleontologičeskaâ charakteristika po faune mlekopitauših osnovnyh verhnepliocenovyh razrezov severo-vostočnogo Priazov'â (Livenzovka, Port-Katon). Avtoreferat dissertazii, Rostovskij gosudarstvennyj univ., Rostov-na-Donu (russisch).
- Bajguševa, V. S. u. Garutt, V. E. 1987: Skeler stepnogo slona *Archidiskodon trogontherii* (POHLIG, 1885) iz severo-vostočnogo Priazov'â. In: Kuz'mina, I. E. u. Baryšnikov, G. F. (Hrsg.): Plejstocenovyje mlekopitaušie severnoj Evrazii, Akad. Nauk SSSR, Trudy Zool. Inst. 168, 21-37, Leningrad (russisch, engl. Zusammenfassung).
- Bartolomei, G., Chaline, J., Fejfar, O., Jánossy, D., Jeannet, M., Koenigswald, W. v. u. Kowalski, K. 1975: *Pliomys lenki* (HELLER 1930) (Rodentia, Mammalia) en Europe. Acta Zool. Carcov. 20, 10, 393-467, Kraków.
- Baryšnikov, G. F. 1986: Plejstocenovyje volki (rod *Canis*) Bol'sogo Kavkaza. In: Verešagin, N. K. u. Kuz'mina, I. E. (Hrsg.): Mlekopitaušie četvertičnoj fauny SSSR, Akad. Nauk SSSR, Trudy Zool. Inst. 149, 33-52, Leningrad (russisch, engl. Zusammenfassung).
- 1987: Mlekopitaušie Kavkaza v epohu rannego paleolita. In: Kuz'mina, I. E. u. Baryšnikov, G. F. (Hrsg.): Plejstocenovyje mlekopitaušie severnoj Evrazii, Akad. Nauk SSSR, Trudy Zool. Inst. 168, 3-20, Leningrad (russisch, engl. Zusammenfassung).
- 1991: *Ursus mediterraneus* v plejstocene Kvkaza i zamečaniâ po istorii melkih medvedej Evrazii. In: Baryšnikov, G. F. u. Kuz'mina, I. E. (Hrsg.): Paleoteriologičeskie issledovaniâ fauny SSSR, Akad. Nauk SSSR, Trudy Zool. Inst. 238, 3-60, Sankt-Peterburg (russisch, engl. Zusammenfassung).
- 1993: Krupnye mlekopitaušie ašels'koj stoânki v pešere Treugol'naâ na Severnom Kavkaze. In: Baryšnikov, G. F. u. Kuz'mina, I. E. (Hrsg.): Materialy no mezozojskoj i kajnozojskoj istorii nazemnyh pozvonočnyh, Ross. Akad. Nauk, Trudy Zool. Inst. 249, 3-47, Sankt-Peterburg (russisch, engl. Zusammenfassung).
- Baryšnikov, G. F. u. Batyrov, B. H. 1994: Sredneplejstocenovyje hisnye mlekopitaušie (Carnivora, Mammalia) Srednej Azii. In: Kuz'mina, I. E. u. Baryšnikov, G. F. (Hrsg.): Čet-

- vertičná fauna severnoj Evrazii, Ross. Akad. Nauk, Trudy Zool. Inst. 256, 3-43, Sankt-Peterburg (russisch, engl. Zusammenfassung).
- Bassinot, F. C., Labeyrie, L. D., Vincent, E., Quidelleur, X., Shackleton, N. J. u. Lancelot, Y. 1994: The astronomical theory of climate and the age of the Brunhes-Matuyama magnetic reversal. *Earth and Planetary Science Letters* 126, 91-108, New York etc.
- Beden, M., Bonis, L. de, Brunet, M. u. Tournepiche, J.-F. 1984: Première découverte d'un félin machairodonte dans le Pléistocène moyen des Charentes. *C. R. Acad. Sci. Paris* 298, Sér. II, 6, 241-244, Paris.
- Behrensmeyer, A. K. 1988: Vertebrate preservation in fluvial channels. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.* 63, 183-199, Amsterdam.
- Beljaeva, E. I. u. David, A. I. 1975: Die Nashörner (Rhinocerotidae) aus dem Faunenkomplex von Tiraspol. *Quartärpaläontologie* 1, 157-175, Berlin.
- Berggren, W. A., Kent, D. V., Swisher, C. C. u. Aubry, M.-P. 1995: A Revised Cenozoic Geochronology and Chronostratigraphy. In: Berggren, W. A., Kent, D. V., Aubry, M.-P. u. Hardenbol, J. (Hrsg.): *Geochronology, Time Scales and Global Stratigraphic Correlation*, Soc. Sediment. Geol., Spec. Publ. 54, 131-212, Tulsa.
- Bergh, G. D. v. d., Sondaar, P. Y., Vos, J. de u. Aziz, F. 1996: The proboscideans of the South-East Asian islands. In: Shoshani, J. u. Tassy, P. (Hrsg.): *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and Their Relatives*, 240-248, Oxford Univ. Press; Oxford etc.
- Berkeley, L. 1959: Early Pleistocene Fish fossils from the Üröm quarry. *Ann. Hist.-Nat. Mus. nation. Hungar.* 51, 105-112, Budapest.
- Bermúdez de Castro, J. M., Arsuaga, J. L., Carbonell, E., Rosas, A., Martínez, I. u. Mosquera, M. 1997: A Hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: Possible Ancestor to Neandertals and Modern Humans. *Science* 276, 1392-1395, Washington.
- Binford, L. R. 1981: *Bones. Ancient Man and Modern Myths*. 320 S., Acad. Press; Orlando etc.
- Bishop, M. J. 1982: The mammal fauna of the early Middle Pleistocene cavern infill site of Westbury-sub-Mendip, Somerset. *Spec. Pap. Palaeont.* 28, 1-108, London.
- Böhme, G. 1996: Fischreste aus dem Eem-Interglazial von Schönfeld bei Calau, Niederlausitz. In: Striegler, R. u. Striegler, U. (Red.): *Eem von Schönfeld II, Naturlandschaft in der Niederlausitz, Sonderh.*, 9-48, Cottbus.
- 1997a: Die Amphibienreste aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen)*. Teil 1. *Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr.* 40, 1, 81-87, Mainz.
- 1997b: Fossile Fischfaunen aus dem jüngeren Känozoikum Deutschlands. *Quartär* 47/48, 113-138, Saarbrücken.
- Bolomey, A. 1965: Die Fauna zweier villafrankischer Fundstellen in Rumänien. *Ber. geol. Ges. DDR* 10, 1, 77-88, Berlin.
- Bonifay, E. u. Mergoil, J. 1988: Les maars de Soileilhac (Blanzac, Haute-Loire) et leurs séries volcano-sédimentaires. *C. R. Acad. Sci. Paris* 307, Sér. II, 1561-1566, Paris.
- Bonifay, M.-F. 1971: Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., N. S., Sér. C*, 21, 2, 43-377, Paris.
- 1981: Les *Praemegaceros* du Pléistocène moyen de la Grotte de l'Escale à Saint-Estève-Janson (Bouches-du-Rhône): leur intérêt dans le contexte biostratigraphique européen. *Bull. Assoc. Franc. Ét. Quatern.* 7-8, 3/4, 109-120, Paris.
- 1986: Intérêt des études taphonomiques au Pléistocène ancien: Soleilhac et Ceysseguet (Blanzac, Haute Loire). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., 4e sér.*, 8, C, 2, 269-281, Paris.
- 1988: L'autre préhistoire. . . Remarques sur les faunes contemporaines du très vieux Paléolithique français. *Archaeozoologia* 2, 1, 2, 181-188, Grenoble.
- 1990: Relations between paleoclimatology and plio-pleistocene biostratigraphic data in West European countries. In: Lindsay, E. H., Fahlbusch, V. u. Mein, P. (Hrsg.): *European Neogene Mammal Chronology*, NATO ASI Ser., A: Life Sci. 180, 475-485, Plenum; New York, London.
- 1992: Apport des grandes faunes villafranchiennes du Massif central français dans le cadre général du Plio-Pléistocène. In: 117^e Congr. nat. soc. sav., 55-64; Clermont-Ferrand.
- 1993: Paleoclimatic correlations between Western european continental and marine areas. Contribution of big villafranchian fauna. *Ciências da Terra (UNL)* 12, 111-115, Lisboa.
- Bonifay, M.-F., Bonifay, E. u. Malaterre, J.-F. 1984: Le site Pléistocène inférieur de Ceysseguet (Haute-Loire). Résultats préliminaires. In: 10^e Reunion Annuelle des Sciences de la Terre, 73, Soc. Géol. Franc.; Bordeaux.
- Bonifay, M.-F. u. Brugal, J.-P. 1999: Biogéographie et Biostratigraphie des grandes faunes quaternaires en Europe du sud: apport des gisements français. In: Gibert, J., Sánchez, F., Gibert, L. u. Ribot, F. (Hrsg.): *Los Hominidos y su entorno en el Pleistoceno inferior y medio de Eurasia*, Actas del Congreso Internacional de Paleontología Humana, Orce 1995, 557-566, Museo Prehistoria y Paleontología »J. Gibert«; Orce.
- Bosinski, G. 1995: The earliest occupation of Europe: Western Central Europe. In: Roebroeks, W. u. Kolschoten, T. v. (Hrsg.): *The Earliest Occupation of Europe*, Proceedings of the European Science Foundation Workshop at Tautavel (France), 1993, 103-128, Univ. Leiden; Leiden.

- Bourdier, F. 1961: Le Bassin du Rhone au Quaternaire. Géologie et Préhistoire. Tome I. Texte. C. N. R. S.; Paris.
- Bowen, D. Q. u. Sykes, G. A. 1994: How old is 'Boxgrove man'?, Roberts replies. *Nature* 371, 751, London.
- Bräuer, G. u. Schultz, M. 1996: The morphological affinities of the Plio-Pleistocene mandible from Dmanisi, Georgia. *J. Human Evol.* 30, 445-481, London etc.
- Brochet, G., Chaline, J. u. Poplin, F. 1983: Courterolles (Yonne), une faune interglaciaire a hippopotame (Waalien?) et une microfaune steppique a *Allophaiomys* (Ménapien?) du Pléistocène inférieur. *Mém. Soc. Prehist. France* 16, 15-18, Paris.
- Brugal, J.-P. 1985: Le *Bos primigenius* Boj., 1827 du Pléistocène moyen des grottes de Lunel-Viel (Hérault). *Bull. Mus. Anthropol. préhist. Monaco* 28, 7-62, Monaco.
- 1995: Le bison (Bovidae, Artiodactyla) du Pléistocène moyen ancien de Durfort (Gard, France). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 4e sér., 16, C, 2-4, 349-381, Paris.
- Brüning, H. 1970: Zur Klima-Stratigraphie der pleistozänen Mosbacher Sande bei Wiesbaden (Hessen). *Mainzer Naturw. Arch.* 9, 204-246, Mainz.
- 1978: Zur Untergliederung der Mosbacher Terrassenabfolge und zum klimatischen Stellenwert der Mosbacher Tierwelt im Rahmen des Cromer-Komplexes. *Mainzer Naturw. Arch.* 16, 143-190, Mainz.
- Caloi, L., Kotsakis, T., Palombo, M. R. u. Petronio, C. 1996: The Pleistocene dwarf elephants of Mediterranean islands. In: Shoshani, J. u. Tassy, P. (Hrsg.): *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and Their Relatives*, 234-239, Oxford Univ. Press; Oxford etc.
- Caloi, L. u. Palombo, M. R. 1980: *Megaceros savini* e *Megaceros cf. verticomis* (Cervidae) del Pleistocene medio-inferiore di Ponte Galeria (Roma). *Geol. Rom.* 19, 121-130, Roma.
- 1986: Le mammalofaune plio-pleistoceniche dell'area laziale: problemi biostratigrafici ed implicazioni paleoclimatiche. *Mem. Soc. Geol. Ital.* 35, 99-126, Roma.
- 1995: Late Early Pleistocene Mammal Faunas of Italy: Biochronological Problems. *Il Quaternario* 8, 2, 391-402, Verona.
- Campillo, D., Garcia Olivares, E., Malgosa, A., Martinez, F. u. Martinez, B. (Hrsg.) 1992: Proyecto Orce-Cueva Victoria (1988-1992). Presencia humana en el Pleistoceno inferior de Granada y Murcia. 503 S., Museo de Prehistoria José Gibert; Orce.
- Campy, M. (Dir.) 1983: L'Aven de Vergranne (Doubs). Un site du pléistocène moyen à Hominidé. *Ann. Sci. Univ. Besançon*, 4 Ser., 5, 1-137, Besançon.
- Cande, S. C. u. Kent, D. V. 1995: Revised calibration of the geomagnetic polarity timescale for the late Cretaceous and Cenozoic. *Journ. Geophys. Res.*, 100, B 4, 6093-1095, Los Angeles.
- Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J. M., Arsuaga, J. L., Diez, J. C., Rosas, A., Cuenca-Bescós, G., Sala, R., Mosquera, M. u. Rodrigues, X. P. 1995: Lower Pleistocene Hominids and Artifacts from Atapuerca-TD6 (Spain). *Science* 269, 826-830, Washington.
- Cerdeño, E. 1993: Remarks on the Spanish Plio-Pleistocene *Stephanorhinus etruscus* (Rhinocerotidae). *C. R. Acad. Sci. Paris* 317, Sér. II, 1363-1367, Paris.
- Chadwick, D. H. 1991: Elephants. Out of time, out of space. *National Geographic* 179, 5, 3-49, Washington.
- Child, G. 1968: Behavior of large mammals during the formation of Lake Kariba. 123 S., Trustees of the National Museum of Rhodesia; Salisbury, Bulawayo.
- Crégut, E. 1980a: *Equus mosbachensis tautavelensis* nov. subsp., un nouvel Equide (Mammalia, Perissodactyla) du gisement pléistocène moyen anté-rissien de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées Orientales, France). *Géobios* 13, 1, 121-127, Lyon.
- 1980b: La faune de Mammifères du gisement pléistocène moyen anté-rissien de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales, France). *C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. D*, 290, 751-754, Paris.
- Crégut-Bonnoure, E. 1981: Données de la faune de grands Mammifères pour la biostratigraphie et l'environnement du gisement Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel. In: Lumley, H. de u. Labeyrie, J. (dir.): *Colloque International du C. N. R. S., Tautavel, Lundi 22 - Dimanche 28 Juin 1981, Datations absolues et analyses isotopiques en préhistoire. Methodes et limites. Datation du remplissage de la Caune de l'Arago à Tautavel*, 223-242, Tautavel.
- 1987: Caractères distinctifs du carpe et du tarse d'*Hemitragus* et de *Capra* (Mammalia, Bovidae, Caprinae). *Bull. Mus. Anthropol. préhist. Monaco* 30, 43-94, Monaco.
- 1999: Les petits Bovidae de Venta Micena (Andalousie) et de Cueva Victoria (Murcia). In: Gibert, J., Sánchez, F., Gibert, L. u. Ribot, F. (Hrsg.): *Los Hominidos y su entorno en el Pleistoceno inferior y medio de Eurasia, Actas del Congreso Internacional de Paleontología Humana, Orce 1995*, 191-228, Museo Prehistoria y Paleontología »J. Gibert«; Orce.
- Crégut, E. u. Guérin, C. 1979: Première découverte en Europe sudoccidentale de *Praeovibos priscus* (Mammalia, Artiodactyla, Ovipovinae) dans le gisement pléistocène moyen anté-rissien de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-orientales, France). *Géobios* 12, 3, 459-465, Lyon.
- Cremaschi, M., d'Henry, G., Peretto, C. u. Sala, B. 1985: Isernia La Pineta. In: *Homö. Journey to the Origins of Man's History. Four Million Years of Evidence*, 90-94, Cataloghi Marsilio; Venezia.

- Croitor, R. 1997: Plio-Pleistocene deer from the Republic of Moldova. Their paleogeographic and stratigraphic significance. Author's abstract of Ph. D. thesis, 22 S., Inst. Zool. Acad. Sci. Moldova; Kishinau.
- Czyżewska, T. 1989: Parzystokopytne – Artiodactyla. In: Kowalski, K. (Red.): Historia i ewolucja lądowej fauny Polski. History and Evolution of the terrestrial fauna of Poland. *Folia Quaternaria* 59-60, 209-217, Kraków.
- David, A. I. 1977: Sopotavlenie teriofauny antropogena Moldavii s sootvetsvušimi faunami Evrazii. In: David, A. I., Negadaev-Nikonov, K. N., Hubka, A. N. u. Azko, I. A. (Hrsg.): Faunističeskie komplekxy i flora kajnozoã Pričernomor'ã, 3-23, Stiinza; Kišinev (russisch).
- 1980: Malačeskie mestonahoždenie ranneantropogeno-voj fauny. *Izv. Akad. Nauk Moldavskoj SSR, Ser. biol. chim. nauk*, 3, 55-60, Kišinev (russisch).
- David, A. I. u. Svistun, V. I. 1981: Ostatki bisonov iz verhnepliocenovyh i nižnepleistocenovyh otloženií Moldavii i ũga Ukrainy. In: Negadaev-Nikonov, K. N., David, A. I., Roska, V. H., Hubka, A. N. u. Volosina, M. I. 1981: Biostatigrafiã antropogena i neogena ũgo-zapada SSSR, 3-15, Stiinza; Kišinev (russisch).
- David, A. I., Tatarinov, K. A. u. Svistun, V. I. 1990: Hišnye, hobotnye i kopytnye rannego plejstocena ũgo-zapada SSSR. 130 S., Stiinza; Kišinev (russisch).
- Daxner, G. 1968: Die Wildziegen (Bovidae, Mammalia) aus der altpleistozãnen Karstspalte von Hundsheim in Niederösterreich. *Ber. deutsch. Ges. geol. Wiss., A, Geol. Paläont.*, 13, 3, 305-334, Berlin.
- Debenath, A. u. Tournepeche, J.-F. 1993: Préhistoire de la Charente. Les temps anté-historiques en Angoumois à travers les collections du Musée. 79 S., Germa; Angoulême.
- Deckert, K. u. Karrer, C. 1965: Die Fischreste des Frühpleistozãns von Voigtstedt in Thüringen. *Paläont. Abh., A, Paläozool.*, II, 2/3, 299-333 + Taf. III-V, Berlin.
- Delagnes, A., Tournepeche, J.-F., Armand, D., Desclaux, E., Diot, M.-F., Ferrier, C., Le Fillâtre, V. u. Vandermeersch, B. 1999: Le gisement Pléistocène moyen et supérieur d'Artenac (Saint-Mary, Charente): premier bilan interdisciplinaire. *Bull. Soc. Préhist. Franc.*, 96, 4, 469-496, Paris.
- Delson, E. 1980: Fossil Macaques, Phyletic Relationships and a Scenario of Deployment. In: Lindburg, D. G. (Hrsg.): *The Macaques: Studies in Ecology, Behavior and Evolution*, 10-30, Van Nostrand Reinhold Comp.; New York etc.
- deMenocal, P. B. u. Bloemendal, J. 1995: Plio-Pleistocene Climatic Variability in Subtropical Africa and the Paleoenvironment of Hominid Evolution: A Combined Data-Model Approach. In: Vrba, E. S., Denton, G. H., Partridge, T. C. u. Burckle, L. H. (Hrsg.): *Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins*, 262-288, Yale Univ. Press; New Haven, London.
- Dietrich, W. O. 1965: Fossile Elefantenzähne von Voigtstedt in Thüringen. *Paläont. Abh., A, Paläozool.*, II, 2/3, 521-536 + Taf. XXXII-XXXV, Berlin.
- Drees, M. 1999: *Bison menneri* from the North Sea? *Cranium* 16, 2, 69-70, Leiden.
- Dubrovo, I. A. 1955: Novye dannye o stroenii i rasprostranenií drevnego slona (*Hesperoloxodon*). *Dokl. AN SSSR* 101, 4, 759-762, Moskva (russisch).
- 1960: Drevnie slony SSSR. Vypusk 1. *Trudy Paleont. Inst.* 85, 1-78 + 3 Taf., Moskva (russisch).
- 1963: Novye dannye o tamanskom faunističeskom komplexe pozvonočnyh. *Bül. Moskovsk. Obs. ispyt. priir., otd. geol.*, 6, 94-99, Moskva (russisch).
- 1964: Slony roda *Archidiskodon* na territorii SSSR. *Paleont. Žurn.* 3, 82-94, Moskva (russisch).
- 1975: *Mammuthus trogontherii trogontherii* (POHLIG) aus dem Pleistozãn von Tiraspol. *Quartãrpaläontologie* 1, 125-155, Berlin.
- 2001: Remains of Elephantidae from the Lower Pleistocene site of Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): *Das Pleistozãn von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen)*. Teil 2. *Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr.* 40, 2, 589-605 + Taf. 95-101, Mainz.
- Dubrovo, I. A. u. Alekseev, M. N. 1964: K stratigrafii četvertičnyh otloženií Priazov'ã. *Bül. Kom. Izuč. Četv. Per.* 29, 35-43, Moskva (russisch).
- Dubrovo, I. A. u. Kapelist, K. V. 1977: Katalog mestonahoždenij tretičnyh pozvonočnyh USSR. 159 S., Nauka; Moskva (russisch).
- Dubrovo, I. A. u. Nigarov, A. N. 1990: Plio-Pleistocene Fossil Vertebrate Localities of South-Western Turkmenia, U. S. S. R. *Quartãrpaläontologie* 8, 35-45, Berlin.
- Eisenmann, V. 1999: *Equus granatensis* of Venta Micena and evidence for primitive non-stenonid horses in the Lower Pleistocene. In: Gibert, J., Sánchez, F., Gibert, L. u. Ribot, F. (Hrsg.): *Los Homínidos y su entorno en el Pleistoceno inferior y medio de Eurasia*, *Actas del Congreso Internacional de Paleontología Humana, Orce 1995*, 171-189, Museo Prehistoria y Paleontología »J. Gibert«; Orce.
- Eisenmann, V., Crégut-Bonnoure, E. u. Moigne, A.-M. 1985: *Equus mosbachensis* et les grands Chevaux de la Caune de l'Arago et de Lunel-Viel: crãniologie comparée. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 4^e sér., 7, C, 2, 157-173, Paris.
- Ellenberg, J. 1968: Die geologisch-geomorphologische Entwicklung des südwest-thüringischen Werragebietes im Pliozãn und Quartãr. *Dissertation Friedrich-Schiller- Univ. Jena*, 188 S., Jena.
- 1975: Schwermineralverteilung, Sedimentation und Stratigraphie im Quartãr der mittleren Werra. *Z. geol. Wiss.* 3, 11, 1389-1404, Berlin.

- 1995: Neotektonik. In: Seidel, G. (Hrsg.): Geologie von Thüringen, 418-422, Schweizerbart; Stuttgart.
- Ellenberg, J. u. Kahlke, R.-D. 1997: Die quartärgeologische Entwicklung des mittleren Werratal und der Bau der unterpleistozänen Komplexfundstelle Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 1. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 1, 29-62 + Taf. 1-18, Mainz.
- Ellenberg, J., Kahlke, R.-D. u. Maul, L. 1997: Litho- und Biostratigraphie der thüringischen Quartär-Abfolge. In: Lütznert, H. u. Seidel, G. (Hrsg.): Regionale Geologie von Mitteleuropa, Exkursionsführer, 149. Hauptversammlung der Deutschen Geologischen Gesellschaft, Schriftenr. Deutsch. Geol. Ges. 3, 35-57, Hannover.
- Eltringham, S. K. 1999: The Hippos. Natural History and Conservation. 184 S., T. & A. D. Poyser Nat. Hist.; London.
- Falguères, C., Bahain, J.-J., Yokoyama, Y., Arsuaga, J. L., Bermúdez de Castro, J. M., Carbonell, E., Bischoff, J. L. u. Dolo, J.-M. 1999: Earliest humans in Europe: the age of TD6 Gran Dolina, Atapuerca, Spain. *J. Human Evol.* 37, 3/4, 343-352, London etc.
- Faure, M. u. Guérin, C. 1984: *Sus strozii* et *Sus scrofa*, deux mammifères artiodactyles, marqueurs des paléoenvironnements. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* 48, 215-228, Amsterdam.
- Fejfar, O. 1961: Review of Quaternary vertebrata in Czechoslovakia. *Inst. Geol. 34, INQUA Warszawa 1961*, 109-118 + Taf. I-V, Warszawa.
- 1969: Human remains from the Early Pleistocene in Czechoslovakia. *Current Anthropology* 10, 170-173, Chicago.
- 1993 (mit einem Beitrag von Wighart v. Koenigswald): Die Fauna aus dem limnischen Ablagerungen von Prezletice bei Prag und ihre biochronologische Aussage. *Röm.-Germ. Zentralmus., Jb.* 40, 103-113 + Taf. 4-8, Mainz.
- Fejfar, O. u. Heinrich, W.-D. 1981: Zur biostratigraphischen Untergliederung des kontinentalen Quartärs anhand von Arvicoliden (Rodentia, Mammalia). *Eclogae geol. Helv.* 74, 3, 997-1006, Basel.
- 1989: Muroid Rodent Biochronology of the Neogene and Quaternary in Europe. In: Lindsay, E. H., Fahlbusch, V. u. Mein, P. (Hrsg.): *European Neogene Mammal Chronology*, NATO ASI Series, A: Life Sci. 180, 91-117, Plenum; New York, London.
- Fejfar, O. u. Horáček, I. 1983: Zur Entwicklung der Kleinsäugerfaunen im Villányium und Alt-Biharium auf dem Gebiet der ČSSR. In: Heinrich, W.-D. (Hrsg.): *Wirbeltier-Evolution und Faunenwandel im Känozoikum*, Schriftenr. geol. Wiss. 19/20, 111-207, Berlin.
- Ferretti, M. 1999: *Mammuthus meridionalis* (Mammalia, Proboscidea, Elephantidae) from the »Sabbie Gialle« of Oriolo (Cava La Salita, Faenza, Northern Italy) and other European late populations of southern mammoth. *Eclogae geol. Helv.* 92, 503-515, Basel.
- Fischer, K. 1985: Säugetierfunde aus dem Quartär des Kreises Artern. Beiträge zur Kyffhäuserlandschaft, Veröff. Kreisheimatmus. Bad Frankenhausen 9, 69-96, Bad Frankenhausen.
- Fladerer, F. 1987: *Macaca* (Cercopithecidae, Primates) im Altpleistozän von Deutsch-Altenburg, Niederösterreich. *Beitr. Paläont. Österr.* 13, 1-24, Wien.
- 1991: Der erste Fund von *Macaca* (Cercopithecidae, Primates) im Jungpleistozän von Mitteleuropa. *Z. Säugetierkd.* 56, 272-283, Hamburg, Berlin.
- Flerov, K. K. 1979: Систематика и эволюция. In: Sokolov, V. E. (Hrsg.): *Zubr. Morfoložija, sistematika, evoluzija, ekologija*, 9-127, Nauka; Moskva (russisch).
- Forstén, A. 1986: A Review of the Süssenborn Horses and the Origin of *Equus hydruntinus* REGALIA. *Quartärpaläontologie* 6, 43-52, Berlin.
- 1988: Middle Pleistocene Replacement of Stenonid Horses by Caballoid Horses – Ecological Implications. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.* 65, 23-33, Amsterdam.
- 1990: Old World »Asses«. *Quartärpaläontologie* 8, 71-78, Berlin.
- 1998: Equus species as stratigraphic markers. Reality or wishful thinking? *Quaternary Sci. Rev.* 17, 1097-1100, Oxford.
- 1999: A review of *Equus stenonis* Cocchi (Perissodactyla, Equidae) and related forms. *Quaternary Sci. Rev.* 18, 1373-1408, Oxford.
- Fortelius, M., Mazza, P. u. Sala, B. 1993: *Stephanorhinus* (Mammalia: Rhinocerotidae) of the western European Pleistocene, with a revision of *S. etruscus* (Falconer, 1868). *Palaeontograph. Ital.* 80, 63-155, Pisa.
- Fosse, P. 1996: La grotte no 1 de Lunel-Viel (Hérault, France): Repaire d'hyènes du Pleistocene moyen. *Etude taphonomique du matériel osseux. Paléo* 8, 47-81, s. 1.
- Frank, C. u. Rabeder, G. 1997a: Deutsch-Altenburg 2-4-16-30. In: Döppes, D. u. Rabeder, G. (Hrsg.): *Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs. Ein Katalog der wichtigsten Fossilfundstellen und ihrer Faunen*, Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. 10, 241-250, Wien.
- 1997b: Hundsheim. In: Döppes, D. u. Rabeder, G. (Hrsg.): *Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs. Ein Katalog der wichtigsten Fossilfundstellen und ihrer Faunen*, Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. 10, 270-274, Wien.
- Franzen, J. L. 1973: Ein Primate aus den altpleistozänen Schneckenmergeln von Hohensülzen (Rheinessen). *Senckenbergiana lethaea* 54, 2/4, 345-358, Frankfurt a. M.

- 1999a: Die große Flut – der Rheinhesensee. *Natur u. Museum* 129, 7, 201-212, Frankfurt a. M.
- 1999b: The late Early Pleistocene teeth and bone accumulation of Dorn-Dürkheim 3 (Germany, Rheinhessen): Natural or man-made? In: The role of early humans in the accumulation of European Lower and Middle Palaeolithic bone assemblages. *Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr.* 42, 41-56, Mainz.
- Franzen, J. L., Gliozzi, E., Jellinek, T., Scholger, R. u. Weidenfeller, M. 2000: Die spätaltpleistozäne Fossilagerstätte Dorn-Dürkheim 3 und ihre Bedeutung für die Rekonstruktion der Entwicklung des rheinischen Flußsystems. *Senckenbergiana lethaea* 80, 1, 305-353, Frankfurt a. M.
- Gabounia, L. u. Vekua, A. K. 1995: La mandibule de l'homme fossile du Villafranchien supérieur de Dmanissi (Géorgie orientale). *L'Anthropologie* 99, 1, 29-41, Paris.
- Gabunia, L. K., Jöris, O., Justus, A., Lordkipanidze, D., Nioradze, M. u. Vekua, A. 1999-2000: *Homo erectus* aux portes de l'Europe. Découvertes d'hominidés de 1,75 million d'années à Dmanisi (Géorgie, Caucase). *L'Archéologue* 45, 46-50, Paris.
- Gabunia, L., Jöris, O., Justus, A., Lordkipanidze, D., Mischelivili, A., Nioradze, M., Swisher III, C. C. u. Vekua, A. K., unter Mitarbeit von Bosinski, G., Ferring, R. C., Majsuradze, G. M. u. Tvalcrelidze, M. 1999a: Neue Hominidenfunde des altpaläolithischen Fundplatzes Dmanisi (Georgien, Kaukasus) im Kontext aktueller Grabungsergebnisse. *Archäol. Korrespondenzbl.* 29, 4, 451-488, Mainz.
- Gabunia, L., Justus, A., Vekua, A. u. Lordkipanidze, D. 1999b: Ein neu entdeckter Hominiden-Rest vom Fundplatz Dmanisi (Ostgeorgien). *Archäol. Korrespondenzbl.* 29, 3, 299-305, Mainz.
- Gabunia, L. u. Vekua, A. 1989: Антропогеновые лошади Грузии. 140 S., Mezniereba; Tbilisi (russisch).
- 1990: L'évolution du paléoenvironnement au cours de l'anthropogène en Géorgie (Transcaucasie). *L'Anthropologie* 94, 4, 643-650, Paris.
- 1993: Dmanisskij iskopaemyj čelovek i soputstvuisaä emu fauna pozvonočnyh. 72 S., Mezniereba; Tbilisi (russisch).
- Gabunia, M. K., Vekua, A. K. u. Tvalcrelidze, M. 1994: Der altpaläolithische Fundplatz Achalkalaki am Amiranis-Berg im Dzavacheti-Gebiet (Süd-Georgien). *Archäol. Korrespondenzbl.* 24, 237-240, Mainz.
- Gagnepain, J., Hedley, I., Bahain, J.-J., Falguères, C., Laurent, M., Peretto, C., Wagner, J.-J. u. Yokoyama, Y. 1996: Synthèse des données radiochronologiques et paléomagnétiques du site de Ca'Belvedere di Monte Poggiolo (Romagna, Italie) et de son environnement géologique. In: XIII Int. Congr. Prehist. Protohist. Sci. Forli, Italia, 8/14 Sept. 1996, Abstracts 2, The workshops and the posters of the XIII International Congress of Prehistoric and Protohistoric Sciences, 129-130, Abaco s. r. l.; Forli.
- Garcia, N. u. Arsuaga, J. L. 1999: Carnivores from the Early Pleistocene hominid-bearing Trinchera Dolina 6 (Sierra de Atapuerca, Spain). *J. Human Evol.* 37, 3/4, 415-430, London etc.
- Garutt, V. E. 1954: Ūznyj slon *Archidiskodon meridionalis* (NESTI) iz pliozена severnogo poberež'а Azovskogo Morā. *Büll. Kom. Izuč. Četv. Per.* 10, 2, 1-76, Moskva, Leningrad (russisch).
- Garutt, V. E. u. Bajguševa, V. S. 1981: *Archidiskodon gromovi* GARUTT et ALEXEEVA – der älteste Elefant der Mammutlinie in Eurasien. *Quartärpaläontologie* 4, 19-25, Berlin.
- Garutt, V. E. u. Safronov, I. N. 1965: Nahodka skeleta ūznogo slona *Archidiskodon meridionalis* (NESTI) bliz g. Georgievskā (Severnyj Kavkaz). *Büll. Kom. Izuč. Četv. Per.* 30, 79-88, Moskva (russisch).
- Gaudant, J. 1979: L'ichthyofaune tiglienne de Tegelen (Pays-Bas): signification paléocéologique et paléoclimatique. *Scripta Geologica* 50, 1-16, Leiden.
- Gentili, S., Abbazzi, L., Masini, F., Ambrosetti, P., Argenti, P. u. Torre, D. 1996: Voles from the Early Pleistocene of Pietrafitta (central Italy, Perugia). In: Nadachowski, A. u. Werdelin, L. (Hrsg.): Neogene and Quaternary Mammals of the Palaearctic, Papers in Mammal Palaeontology honoring Kazimierz Kowalski, *Acta zool. cracov.* 39, 1, 185-199, Kraków.
- Geraads, D. 1983: Artiodactyles (Mammalia) du Pléistocène de Vergranne (Doubs). In: Campy, M. (dir.): L'Aven de Vergranne (Doubs). Un site du pléistocène moyen à Hominidé. *Ann. Sci. Univ. Besançon*, 4 Ser., 5, 69-81, Besançon.
- 1986: Les ruminants du Pléistocène d'Oubeidiyeh (Israel). In: Tchernov, E. u. Guérin, C. (Hrsg.): Les mammifères du Pléistocène inférieur de la vallée du Jourdain à Oubeidiyeh, *Mém. trav. Centre Rech. franc. Jérusalem* 5, 143-181, Paris.
- 1990: Contribution des cervidés à la chronologie des débuts de l'occupation humaine en Europe occidentale. *Quaternaire* 1, 3-4, 167-174, Paris.
- Gibbard, P. L., West, R. G., Zagwijn, W. H., Balson, P. S., Burger, A. W., Funnell, B. M., Jeffery, D. H., Jong, J. de, Kolfschoten, T. v., Lister, A. M., Meijer, T., Norton, P. E. P., Preece, R. C., Rose, J., Stuart, A. J., Whiteman, C. A. u. Zalasiewicz, J. A. 1991: Early and early Middle Pleistocene correlations in the Southern North Sea Basin. *Quaternary Sci. Rev.* 10, 23-52, Oxford.
- Gibbard, P. L., Zalasiewicz, J. A. u. Mathers, S. J. 1998: Stratigraphy of the marine Plio-Pleistocene crag deposits of East Anglia. In: Kolfschoten, T. v. u. Gibbard, P. L. (Hrsg.): The Dawn of the Quaternary, Proceedings of the SEQS-EuroMam symposium 1996, *Meded. Nederl. Inst. Toegepaste Geowetenschappen TNO* 60, 239-262, Haarlem.

- Giuli, C. de 1987: Late Villafranchian faunas of Italy: the Selvella Local Fauna in the southern Chiana Valley – Umbria. *Palaeontograph. Ital.* 74, 11-50, Pisa.
- Giuli, C. de u. Masini, F. 1987: Late Villafranchian faunas in Italy: the Casa Frata Local Fauna (Upper Valdarno, Tuscany). *Palaeontograph. Ital.* 74, 1-9, Pisa.
- Giuli, C. de, Masini, F. u. Torre, D. 1987: The Latest Villafranchian Faunas in Italy: the Pirro Nord Fauna (Apricena, Gargano). *Palaeontograph. Ital.* 74, 51-62, Pisa.
- Goddard, J. 1970: Age criteria and vital statistics of a Black Rhinoceros population. *E. Afr. Wildl. J.* 8, 105-121, Nairobi.
- Grasselt, T. 1994: Siedlungs- und Grabfunde von der »Strick« bei Henfstädt, Lkr. Hildburghausen. In: Dušek, S. (Hrsg.): Führer zu archäologischen Denkmälern in Deutschland, Band 28: Südliches Thüringen, 170-173, Theiss; Stuttgart.
- Gromova, V. I. u. Dubrovo, I. A. 1975: Fossile Pferde aus dem Faunenkomplex von Tiraspol. *Quartärpaläontologie* 1, 107-124, Berlin.
- Guenther, E. W. 1989: Die Bestimmung der Art und der zeitlichen Eingliederung pleistozäner Elefanten nach ihren Gebissen. Zur Untersuchung einer eiszeitlichen Elefantenfauna von Randersacker bei Würzburg. *Quartär* 39/40, 7-65, Bonn.
- Guenther, E. W. u. Mai, H. 1977: Die pleistozänen Schichten von Jockgrim in der Rheinpfalz. *Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst.* 47, 5-24, Kiel.
- Guérin, C. 1990: Biozones or mammal units? Methods and limits in Biochronology. In: Lindsay, E. H., Fahlbusch, V. u. Mein, P. (Hrsg.): *European Neogene Mammal Chronology*, NATO ASI Ser., A: Life Sci. 180, 119-130, Plenum; New York, London.
- Guérin, C. u. Barychnikov, G. F. 1987: Le rhinocéros acheuléen de la grotte de Kouदारо I (Géorgie, URSS) et le problème des espèces relictues du Pléistocène du Caucase. *Géobios* 20, 3, 389-396, Lyon.
- Guérin, C., Bar-Yosef, O., Debar, E., Faure, M., Shea, J. u. Tchernov, E. 1996: Mission archéologique et paléontologique dans le Pléistocène ancien d'Oubéidiyeh (Israël): résultats 1992-1994. *C. R. Acad. Sci. Paris* 322, Sér. II a, 709-712, Paris.
- Guérin, C., Eisenmann, V. u. Faure, M. 1993: Les grands mammifères du gisement pléistocène moyen de Latamné (vallée de l'Oronte, Syrie). In: Sanlaville, P., Besançon J., Copeland, L. u. Muhsen, S. (dir.): *Le Paléolithique de la vallée moyenne de l'Oronte (Syrie), Peuplement et environnement*, BAR Internat. Ser. 587, 169-178, Oxford.
- Guérin, C. u. Faure, M. 1997: The Wild Boar (*Sus scrofa prisca*) from the Post-Villafranchian Lower Pleistocene of Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen)*. Teil 1. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 1, 375-383 + Taf. 63-67, Mainz.
- Gülec, E., Howell, F. C. u. White, T. D. 1999: Dursunlu – A new Lower Pleistocene Faunal and Artifact-bearing Locality in Southern Anatolia. In: Ullrich, H. (Hrsg.): *Hominid Evolution. Lifestyles and Survival Strategies*, 349-364, Edition Archaea; Gelsenkirchen/Schwelm.
- Haltenorth, T. u. Diller, H. 1977: *Säugetiere Afrikas und Madagaskars*. 403 S., BLV Verlagsges.; München, Bern.
- Heller, F. 1936: Eine Forest Bed-Fauna aus der Schwäbischen Alb. *Sitzungsber. Heidelberger Akad. Wiss., Math.-nat. Kl.*, 2, 1-29, Heidelberg.
- 1958: Eine neue altquartäre Wirbeltierfauna von Erpfingen (Schwäbische Alb). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 107, 1, 1-102, Stuttgart.
- Hemmer, H. 1971: Zur Charakterisierung und stratigraphischen Bedeutung von *Panthera gombaszoegensis* (KRETZOI, 1938). *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 12, 701-711, Stuttgart.
- 1972: Zur systematischen Stellung von »*Jansöfelis wauferrei*« BONIFAY, 1971, und »*Felis lunellensis*« BONIFAY, 1971, aus dem Pleistozän Südfrankreichs (Carnivora, Felidae). *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 4, 215-223, Stuttgart.
- 1993a: *Felis silvestris* Schreber, 1777 – Wildkatze. In: Stubbe, M. u. Krapp, F. (Hrsg.): *Handbuch der Säugetiere Europas*. Band 5: Raubsäuger-Carnivora (Fissipedia), Teil II: Mustelidae 2, Viverridae, Herpestidae, Felidae, 1076-1118, Aula-Verl.; Wiesbaden.
- 1993b: *Felis (Lynx) lynx* Linnaeus, 1758 – Luchs, Nordluchs. In: Stubbe, M. u. Krapp, F. (Hrsg.): *Handbuch der Säugetiere Europas*. Band 5: Raubsäuger – Carnivora (Fissipedia), Teil II: Mustelidae 2, Viverridae, Herpestidae, Felidae, 1119-1167, Aula-Verl.; Wiesbaden.
- 2000: Out of Asia: A paleoecological scenario of man and his carnivorous competitors in the European Lower Pleistocene. In: Lordkipanidze, D., Bar-Yosef, O. u. Otte, M. (Hrsg.): *Early Humans at the Gates of Europe, Proceedings of the first international symposium. Dmanisi, Tbilisi (Georgia) Septembre 1998*. Et. Rech. Archéol. Univ. Liège 92, 99-106, Liège.
- in diesem Band: Die Feliden aus dem Epivillafranchium von Untermaßfeld.
- Hemmer, H. u. Schütt, G. 1969: Ein Unterkiefer von *Panthera gombaszoegensis* (KRETZOI, 1938) aus den Mosbacher Sanden. *Mainzer Naturw. Arch.* 8, 90-101, Mainz.
- 1970: Körpergröße und Extremitätenmaße ältest- und altpleistozäner europäischer Pantherkatzen (Genus *Panthera*). *Mainzer Naturw. Arch.* 9, 132-146, Mainz.
- Heptner, V. G., Naumov, N. P., Jürgenson, P. B., Sludski, A. A., Cirkova, A. F. u. Bannikov, A. G. 1974: Die Säugetier-

- re der Sowjetunion. Band II: Seekühe und Raubtiere, 1006 S., Fischer; Jena.
- Holec, P. 1985: Vertebratenfauna des Quartärs in der Slowakei. Acta Geol. Geogr. Univ. Comenianae, Geologica 39, 115-128, Bratislava.
- Hooijer, D. A. 1959: Fossil mammals from Jisr Banat Yaqub, south of lake Huleh, Israel. Bull. Res. Council. Israel, 8, G: Geo-Sci., 4, 177-199, s. I.
- 1960: A *Stegodon* from Israel. Bull. Res. Council. Israel, 9, G: Geo-Sci., 104-108, s. I.
- 1961: Middle Pleistocene mammals from Latamne, Orontes valley, Syria. Ann. Archéol. Syrie 11, 117-132, Damaskus.
- 1966: Additional notes on the Pleistocene Mammalian fauna of the Orontes valley. Ann. Archéol. Syrie 15, 101-104, Damaskus.
- Horáček, I. 1980: Vceláre 3 – nové naleziště staropleistocenní fauny Slovenského krasu. Slov. kras 18, 183-192, Brno.
- 1985: Survey of the fossil vertebrate localities Vceláre 1-7. Čas. min. geol. 30, 4, 353-366, Praha.
- Horwitz, L. K. 1998: The influence of prey body size on patterns of bone distribution and representation in a striped hyaena den. In: Économie préhistorique: Les comportements de subsistance au Paléolithique, XVIIIe Recontres Internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes, 31-42, Éd. APDCA; Sophia Antipolis.
- Howell, F. C., White, T. D., Gülec, E., Sarac, G. u. Curtis, G. H. 1999: Dursunlu, Lower Pleistocene faunal and archaeological locality, Konya basin, Anatolia (Turkey). In: Gilbert, J., Sánchez, E., Gibert, L. u. Ribot, F. (Hrsg.): Los Hominidos y su entorno en el Pleistoceno inferior y medio de Eurasia, Actas del Congreso Internacional de Paleontología Humana, Orce 1995, 459-468, Museo Prehistoria y Paleontología »J. Gibert«; Orce.
- Jánossy, D. 1962: Az első fosszilis viziloleletek hazánk Pleisztocénjéből. Der erste Nachweis von *Hippopotamus antiquus* Desmarest, 1822 im ungarischen Altpleistozän (Budapest). Különlény. Állatt. Közlém. 49, 1, 63-74 + Taf. I-II, Budapest.
- 1963: Die altpleistozäne Wirbeltierfauna von Kövesvárad bei Répáshuta (Bükk-Gebirge). Ann. Hist.-Nat. Mus. Natn. Hungarici 55, Pars Min. Palaeont., 109-141, Budapest.
- 1970: Ein neuer Eomyide (Rodentia, Mammalia) aus dem Ältestpleistozän (»Oberes Villafrankium«, Villányium) des Osztramos (Nordostungarn). Ann. Hist.-Nat. Mus. Natn. Hungarici 62, Pars Min. Palaeont., 99-113, Budapest.
- 1972: Ein kleiner *Hystrix* aus dem Altpleistozän der Fundstelle Osztramos 8. (Nordungarn). Vertebr. Hung. 13, 163-182, Budapest.
- 1983: Lemming-remain from the Older Pleistocene of Southern Hungary (Villány, Somssich-hegy 2). Fragm. Min. Palaeont. 11, 55-60, Budapest.
- 1986: Pleistocene vertebrate faunas of Hungary. 208 S., Akad. Kiadó; Budapest.
- 1990: Vertebrate fauna of site II. In: Kretzoi, M. u. Dobosi, V. T. (Hrsg.): Vértesszölös. Site, Man and Culture, 187-229, Akad. Kiadó; Budapest.
- 1997: Die Vogelreste aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 1. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 1, 95-100 + Taf. 21, Mainz.
- Kahlke, H.-D. 1961: Revision der Säugetierfaunen der klassischen deutschen Pleistozän-Fundstellen von Süßenborn, Mosbach und Taubach. Geologie 10, 4/5, 493-532, Berlin.
- 1963: *Ovibos* aus den Kiesen von Süßenborn. Ein Beitrag zur Systematik und Phylogenie der Ovibovini und zur Stratigraphie des Pleistozäns. Geologie, 12, 8, 942-972, Berlin.
- 1964: Early middle pleistocene (Mindel/Elster) *Praeovibos* and *Ovibos*. Soc. Sci. Fenn. Comm. Biol. 24, 5, 3-17, Helsinki.
- (Hrsg.) 1965: Das Pleistozän von Voigtstedt. Paläont. Abh., A, II, 2/3, 221-692 + Taf. I-XL, Berlin.
- (Hrsg.) 1969: Das Pleistozän von Süßenborn. Paläont. Abh., A, III, 3/4, 367-788 + Taf. I-LXVI, Berlin.
- 1975: The Macro-faunas of Continental Europe During the Middle Pleistocene: Stratigraphic Sequence and Problems of Intercorrelation. In: Butzer, K. W. u. Isaac, G. L. (Hrsg.): After the Australopithecines, 309-374, Mouton; The Hague.
- (Hrsg.) 1990a: Quartärpaläontologie 8, 1-281, Berlin.
- 1990b: On the Evolution, Distribution and Taxonomy of Fossil Elk/Moose. Quartärpaläontologie 8, 83-106, Berlin.
- 1995a: Ein fossiler Elch-Fund aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld in Thüringen (Mitteldeutschland). Quartär 45/46, 227-235, Bonn.
- 1995b: Neue Cerviden-Reste der Stránská Skála bei Brno. In: Musil, R. (Hrsg.): Stránská Skála Hill. Excavation of open-air sediments 1864-1972, Anthropos 26 (N. S. 18), 85-91, Brno.
- 1997: Die Cerviden-Reste aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 1. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 1, 181-275 + Taf. 34-44, Mainz.
- 2001a: Neufunde von Cerviden-Resten aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 2. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 2, 461-482 + Taf. 72-76, Mainz.

- 2001b: Die Rhinocerotiden-Reste aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 2. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 2, 501-555 + Taf. 79-91, Mainz.
- Kahlke, R.-D. 1985a: Untersuchungen zur Incisivenreduktion an altpleistozänen *Hippopotamus*-Mandibeln von Untermaßfeld bei Meiningen (Bezirk Suhl, DDR). Biol. Rdsch. 23, 315-321, Jena.
- 1985b: On the Occurrence of *Hippopotamus* (Mammalia, Artiodactyla) in the Pleistocene of Achalkalaki (Gruzini-an SSR, Soviet Union) and on the Distribution of the Genus in South-East Europe. Z. geol. Wiss. 15, 3, 407-414, Berlin.
- 1987: Die unterpleistozänen *Hippopotamus*-Reste von Untermaßfeld bei Meiningen (Bezirk Suhl, DDR) – Ein Beitrag zur Forschungs-, Entwicklungs- und Verbreitungsgeschichte fossiler Hippopotamiden in Europa. Dissertation Ernst-Moritz-Arndt-Univ. Greifswald, 167 S. + 21 Anl. + 102 Tab. + 27 Abb. + 18 Taf., Greifswald.
- 1989: Die unterpleistozänen *Hippopotamus*-Reste von Würzburg-Schalksberg. Quartär 39/40, 67-94, Bonn.
- 1990: Zum Stand der Erforschung fossiler Hippopotamiden (Mammalia, Artiodactyla) – Eine Übersicht. Quartärpaläontologie 8, 107-118, Berlin.
- 1992: Eine komplexe Großsäugerfauna aus der Forschungsgrabung Untermaßfeld (Südthüringen). In: DEU-QUA '92, Tagungsprogramm und Kurzfassungen, 59-61, Kiel.
- 1993a: Die Entstehungs-, Entwicklungs- und Verbreitungsgeschichte des oberpleistozänen *Mammuthus-Coelodonta*-Faunenkomplexes in Eurasien (Großsäuger). Habilitationsschr., Christian-Albrechts-Univ. Kiel, 285 S. + 23 Karten, Kiel.
- 1993b: Untermaßfeld – A Complex Epivillafranchian Vertebrate Fauna from a Neogene Volcanic Area in Central Germany. In: Follieri, M., Girotti, O., Kotsakis, T., Taddeucci, A. u. Turner, C. (Hrsg.): Symposium Quaternary Stratigraphy in Volcanic Areas, Abstracts, INQUA SEQS; 39, Rome.
- 1994: Die Entstehungs-, Entwicklungs- und Verbreitungsgeschichte des oberpleistozänen *Mammuthus-Coelodonta*-Faunenkomplexes in Eurasien (Großsäuger). Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges. 546, 1-164, Frankfurt a. M. (= 1999: The History of the Origin, Evolution and Dispersal of the Late Pleistocene *Mammuthus-Coelodonta* Faunal Complex in Eurasia (Large Mammals). 219 S., Fenske; Rapid City.)
- 1995a: Untermaßfeld near Meiningen – Early Pleistocene fauna. In: Schirmer, W. (Hrsg.): Quaternary field trips in Central Europe. Volume 2. Field trips on special topics, 730-732, Pfeil; München.
- 1995b: Die Abfolge plio-/pleistozäner Säugetierfaunen in Thüringen (Mitteldeutschland). Cranium 12, 1, 5-18, Leiden.
- 1996: Geology, taphonomy and larger mammal fauna from the Lower Pleistocene Untermaßfeld site (Central Germany). In: Kolfschoten, T. v. u. Gibbard, P. (Hrsg.): The Dawn of the Quaternary, Abstracts INQUA-SEQS, 16-21 June 1996, 49, Kerkrade.
- Kahlke, R.-D., mit Beiträgen von G. Böhme, J. Ellenberg, M. Faure, C. Guérin, D. Jánossy, H.-D. Kahlke, L. Maul, E. Krolopp, E. Rutte, A. V. Sher u. Wiegank, F. 1997: Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 1. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 1, I-VIII + 1-418 + Taf. 1-67, Mainz.
- Kahlke, R.-D. 1997a: Zur Entdeckungs- und Erforschungsgeschichte der unterpleistozänen Komplexfundstelle Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 1. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 1, 1-28, Mainz.
- 1997b: Die *Hippopotamus*-Reste aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 1. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 1, 277-374 + Taf. 45-62, Mainz.
- 1997c: 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.
- 1999: Overview and first quantitative data on the taphonomy of the Lower Pleistocene fossil site of Untermaßfeld (Thüringen, Germany). In: The role of early humans in the accumulation of European Lower and Middle Palaeolithic bone assemblages. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 42, 7-19, Mainz.
- 2000a: Untermaßfeld – a reference fauna of the Eurasian Post-Villafranchian Lower Pleistocene. In: Les premiers habitants de l'Europe, Resumes des Communications, 52, Tautavel.
- 2000b: Beuterest: Vorderbein-Skelett eines »Etruskischen Nashorns« aus Südthüringen. Natur u. Museum 130, 6, 197-199, Frankfurt a. M.
- 2000c: The Early Pleistocene (Epivillafranchian) Faunal Site of Untermaßfeld (Thuringia, Central Germany) – Synthesis of new results. In: Lordkipanidze, D., Bar-Yosef, O. u. Otte, M. (Hrsg.): Early Humans at the Gates of Europe. Proceedings of the first international symposium, Dmanisi, Tbilisi (Georgia) Septembre 1998. Et. Rech. Archéol. Univ. Liège 92, 123-138, Liège.
- 2001a: Die Fortführung der Forschungsarbeiten zur unterpleistozänen Komplexfundstelle Untermaßfeld in den Jahren 1989-1996. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 2. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 2, 419-432, Mainz.

- 2001b: Verbesserte geologische Standardprofile zur unterpleistozänen Komplexfundstelle Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 2. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 2, 433-445 + Anl. I, Mainz.
- 2001c: Schädelreste von *Hippopotamus* aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 2. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 2, 483-500 + Taf. 77-78, Mainz.
- in diesem Band: Ein Hinweis auf Herbivoren-Osteophagie im Unterpleistozän von Untermaßfeld sowie Bemerkungen zur Gabelbildung an Knochenenden.
- Kahlke, R.-D. u. Kierdorf, U. 1997: Diffuse idiopathische skelettale Hyperostose bei einem Bären (*Ursus* sp.) aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Südthüringen, Deutschland). Quartär 47/48, 159-175, Bonn.
- Kästner, H., Seidel, G. u. Wiefel, H. 1995: Regionalgeologische Stellung und Gliederung. In: Seidel, G. (Hrsg.): Geologie von Thüringen, 13-21, Schweizerbart; Stuttgart.
- Keiler, J.-A. 1995: Bergung und Präparation pleistozäner Wirbeltierreste unter Berücksichtigung des Fossilmaterials der Komplexfundstelle Untermaßfeld/Südthüringen. Restaurierung und Museumstechnik 12, 31 S. + Taf. 1-24, Weimar.
- 2001a: Die Präparation und Konservierung des Fossilmaterials aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 2. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 2, 447-459 + Taf. 68-71, Mainz.
- 2001b: Die Kopolithen aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 2. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 2, 691-698 + Taf. 128-131, Mainz.
- Kleinschmidt, A. 1965: Die Mechanik der Sedimentbewegung in kleinen Flußrinnen. Ein Beitrag zur analytischen Sediment-Gefügekunde (Stratonomie). Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg 120, 126-184, Stuttgart.
- Kočenov, V. G. u. Kožamkulova, B. S. 1988: Novaâ pozdnepliocenovaâ lošad' iz Aktogaâ (Ilijskaâ vpadina, r. Čaryn). In: Mezregional'noe sopostavlenie mezozoj-kajnozojskich faun i flor Kazahstana, Materialy ist. fauny flory Kazahstana 10, 99-120, Nauka; Alma-Ata (russisch).
- 1990: Slon Gromova ūgo-vostočnoj časti Kazahstana i ego stratigrafičeskaâ priuročennost'. In: Fauna pozvonočnyh i flora mezozoâ i kajnozoâ Kazahstana 11, 75-80, Nauka; Alma-Ata (russisch).
- Koenigswald, W. v. 1991: Exoten in der Großsäuger-Fauna des letzten Interglazials von Mitteleuropa. Eiszeitalter u. Gegenwart 41, 70-84, Hannover.
- 1992: Zur Ökologie und Biostratigraphie der beiden pleistozänen Faunen von Mauer bei Heidelberg. In: Beinhauer, K. W. u. Wagner, G. A. (Hrsg.): Schichten von Mauer – 85 Jahre *Homo erectus heidelbergensis*, 101-110, Reiß-Museum, Edition Braus; Mannheim.
- 1997: Die fossilen Säugetiere aus den Sanden von Mauer. In: Wagner, G. A. u. Beinhauer, K. W. (Hrsg.): *Homo heidelbergensis* von Mauer – Das Auftreten des Menschen in Europa, 215-240, Heidelberger Verlagsanst.; Heidelberg.
- Koenigswald, W. v. u. Heinrich, W.-D. 1999: Mittelpleistozäne Säugetierfaunen aus Mitteleuropa – der Versuch einer biostratigraphischen Zuordnung. In: Schrenk, F. u. Gruber, G. (Hrsg.): Current Research 2 (Plio-Pleistocene Mammalian Evolution), Kaupia, Darmstädter Beitr. Naturgesch. 9, 53-112, Darmstadt.
- Koenigswald, W. v. u. Kolfshoten, T. v. 1996: The *Miomys-Arvicola* boundary and the enamel thickness quotient (SDQ) of *Arvicola* as stratigraphic markers in the Middle Pleistocene. In: Turner, C. (Hrsg.): The early Middle Pleistocene in Europe, Proceedings of the SEQS Cromer Symposium Norwich/United Kingdom, 3-7 September 1990, 211-226, Balkema; Rotterdam, Brookfield.
- Koenigswald, W. v. u. Tobien, H. 1987: Bemerkungen zur Altersstellung der pleistozänen Mosbach-Sande bei Wiesbaden. Geol. Jb. Hessen 115, 227-237, Wiesbaden.
- Kolfshoten, T. v. 1990a: The Early Biharian Mammal Fauna from Bavel and Dorst-Surae. Quartärpaläontologie 8, 265-272, Berlin.
- 1990b: The evolution of the mammal fauna in the Netherlands and the Middle Rhine area (Western Germany) during the late Middle Pleistocene. Meded. Rijks Geol. Dienst 43, 3, 1-69, Haarlem.
- 1994: Mammalian remains in a palaeolithic context. In: Milliken, S. u. Peretto, C. (Hrsg.): Archaeology, Methodology and the Organization of the Research, Acts of the Round Table, Isernia 27 May 1994, 19-35, A. B. A. C. O.; Forli.
- Kolfshoten, T. v. u. Laban, C. 1995: Pleistocene terrestrial mammal faunas from the North Sea. Meded. Rijks Geol. Dienst 52, 135-151, Haarlem.
- Kolfshoten, T. v. u. Roebroeks, W. 1995: The earliest occupation of Europe: a reappraisal of artefactual and chronological evidence. In: Roebroeks, W. u. Kolfshoten, T. v. (Hrsg.): The Earliest Occupation of Europe, Proceedings of the European Science Foundation Workshop at Tautavel (France), 1993, 297-315, Univ. Leiden; Leiden.
- Kolfshoten, T. v. u. Turner, E. 1996: Early Middle Pleistocene mammalian faunas from Kärlich and Miesenheim I and their biostratigraphical implications. In: Turner, C. (Hrsg.): The early Middle Pleistocene in Europe, Proceedings of the SEQS Cromer Symposium Norwich/United Kingdom, 3-7 September 1990, 227-253, Balkema; Rotterdam, Brookfield.

- Kolfschoten, T. v. u. Vervoort-Kerkhoff, Y. 1999a: The Pleistocene and Holocene mammalian assemblages from the Maasvlakte near Rotterdam (The Netherlands), with special reference to the Proboscidea. In: Reumer, J. W. F. u. Vos, J. de (Hrsg.): Official Conference Papers, Volume of Abstracts, Excursion Guide, 2nd International Mammoth Conference, 200 Years of Mammoth Research, May 16-20, 1999, Natuurmuseum Rotterdam, The Netherlands, 89-99, Natuurmuseum Rotterdam; Rotterdam (als Manuscript gedruckt).
- 1999b: The Pleistocene and Holocene Mammalian assemblages from the Maasvlakte near Rotterdam (the Netherlands), with special reference to the *Ovibovini Soergelia minor* and *Praeovibos cf. priscus*. In: Reumer, J. W. F. u. Vos, J. de (Hrsg.): Elephants have a snorkel! Papers in honour of Paul Y. Sondaar, *Deinsea* 7, 369-381, Rotterdam.
- Kostopoulos, D. S. 1997: The Plio-Pleistocene artiodactyls (Vertebrata, Mammalia) of Macedonia. 1. The fossiliferous site »Apollonia-1«, Mygdonia basin of Greece. *Geodiversitas* 19, 4, 845-874, Paris.
- 1998: *Parastrepsicerus koufosi* n. sp. (Mammalia: Bovidae); note on the possible presence of a *Prostrepsicerus* descendant in the latest Pliocene of northern Greece. *Acta zool. cracov.* 41, 1, 101-109, Kraków.
- Kostopoulos, D. S. u. Athanassiou, A. S. 1997: Les Gazelles du Pliocène moyen-terminal de la Grèce continentale (Macédoine, Thessalie). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 205, 3, 413-430, Stuttgart.
- Kostopoulos, D. S. u. Koufos, G. D. 1994: The Plio-Pleistocene artiodactyls of Macedonia (Northern Greece) and their biostratigraphic significance; preliminary report. *C. R. Acad. Sci. Paris* 318, Sér. II, 1267-1272, Paris.
- Koufos, G. D. 1986: The presence of *Sus strozzii* in the Villafranchian (Villanyian) of Macedonia (Greece). *Paläont. Z.* 60, 3/4, 341-351, Stuttgart.
- 1992: The Pleistocene carnivores of the Mygdonia basin (Macedonia, Greece). *Ann. Paléont.* 78, 4, 205-257, Paris.
- 1993: Late Pliocene carnivores from western Macedonia (Greece). *Paläont. Z.* 67, 3/4, 357-376, Stuttgart.
- Koufos, G. D. u. Kostopoulos, D. S. 1997: Biochronology and succession of the Plio-Pleistocene macromammalian localities of Greece. In: Aguilar, J.-P., Legendre, S. u. Michaux, J. (Hrsg.): Actes du Congrès Biochron'97, *Mém. Trav. E. P. H. E., Inst. Montpellier* 21, 619-634, Montpellier.
- Koufos, G. D., Kostopoulos, D. S. u. Sylvestrou, I. A. 1997: *Equus apolloniensis* n. sp. (Mammalia, Equidae) from the latest Villafranchian locality of Apollonia, Macedonia, Greece. *Paleont. i Evol.* 30-31, 49-76, Sabadell.
- Koufos, G. D. u. Melentis, J. K. 1983: New data from the Villafranchian mammal locality of Gerakarou (Macedonia-Greece). *Proc. Acad. Athens* 58, 185-191, Athens.
- Koufos, G., Syrides, G. u. Koliadimou, K. 1989: A new Pleistocene mammal locality from Macedonia (Greece). Contribution to the study of Villafranchian (Villangian) [sic!] in Central Macedonia. *Bull. Geol. Soc. Greece* 23, 2, 113-124, Athens.
- Kowalski, K. (Red.) 1989: Historia i ewolucja lądowej fauny Polski. History and Evolution of the terrestrial fauna of Poland. *Folia Quaternaria* 59-60, 1-278, Kraków.
- Kožamkulova, B. S. 1969: Antropogena i iskopaema teriofauna Kazachstana. 149 S. + 34 Taf., Nauka; Alma-Ata (russisch).
- 1977: Zoogeografičeskij analiz sostava i raspredelenia antropogenovoj fauny Kazachstana v prostranstve i vremeni. In: Kožamkulova, B. S., Tleuberdina, P. A., Savinov, P. F. u. Orlovskaja, E. R.: Mezokajnozojskaja fauna i flora severozapadnogo Kazachstana, *Materialy ist. fauny flory Kazachstana* 7, 89-104, Nauka; Alma-Ata (russisch).
- 1990: Teriokompleksy pozdnego pliocena i rannego plejstocena Kazachstana i ih analogi v vostočnoj Evrope i asiatskoj časti SSSR. In: Fauna pozvonočnyh i flora mezozoä i kajnozoä Kazachstana 11, 5-17, Nauka; Alma-Ata (russisch).
- Kožamkulova, B. S., Savinov, P. F., Tüt'kova, L. A. u. Pak, T. K. 1987: Pliocennovye mlekopitaúšie uročiša Aktogaj. In: Mezozojskaja i kajnozojskaja fauna i flora zentral'nogo Kazachstana, úznogo Altaä i severnogo Tân'-Šanä, *Materialy ist. fauny flory Kazachstana* 9, 82-120, Nauka; Alma-Ata (russisch).
- Kretzoi, M. 1937/38: Die Raubtiere von Gombaszög nebst einer Übersicht der Gesamtf fauna. (Ein Beitrag zur Stratigraphie des Altquartärs). *Ann. Mus. Nat. Hung.* 31, Pars Min. Geol. Palaeont., 88-157 + Taf. 1-3, Budapest.
- 1941a: Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Gombaszög. *Ann. Mus. Nat. Hung.* 34, Pars Min. Geol. Palaeont., 105-139 + Taf. 5, Budapest.
- 1941b: Die unterpleistozäne Säugetierfauna von Betfia bei Nagyvárad. *Földt. Közl.* 71, 7-12, 308-355, Budapest.
- 1954: Jelentés a kislángi kalabriai (villafrankai) fauna feltárásáról. (Bericht über die Calabrische (Villafranchische) Fauna von Kisláng). *Kom. Fejér. Földt. Int. Évi. Jel.* 1, 213-264, Budapest.
- 1956: Die altpleistozänen Wirbeltier-Faunen des Villányer Gebirges. *Geol. Hung., Ser. Palaeont.* 27, 1-264, Budapest.
- 1965: Die Nager und Lagomorphen von Voigtstedt in Thüringen und ihre chronologische Aussage. *Paläont. Abh. A, Paläozool.* II, 2/3, 585-660 + Taf. XXVIII-XXIX, Berlin.
- 1990: Vertebrate fauna of the archaeological site. In: Kretzoi, M. u. Dobosi, V. T. (Hrsg.): *Vértesszölös. Site, Man and Culture*, 231-247, Akad. Kiadó; Budapest.
- Krolopp, E. 1997: Die Molluskenreste aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das

- Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 1. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 1, 71-75 + Taf. 19, Mainz.
- Kruuk, H. 1972: The Spotted Hyena. A Study of Predation and Social Behavior. xvi + 335 S., Univ. Chicago Press; Chicago, London.
- Kurtén, B. 1968: Pleistocene Mammals of Europe. 317 S., Weidenfeld & Nicolson; London.
- Kuss, S. E. 1955: Die stratigraphische Verteilung der altpleistocänen Fauna aus dem Tonlager von Jockgrim in der Pfalz. Beitr. naturkd. Forsch. Südwestdeutschland 14, 2, 93-100, Freiburg i. Br.
- 1957: Altpleistozäne Reste des *Hippopotamus antiquus* DESMAREST vom Oberrhein. Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg 2, 299-331, Freiburg i. Br.
- Kuz'mina, I. E. u. Sablin, M. V. 1991: O novoj nahodke isko-paemyh ostatkov *Equus stenonis* Cocchi v Zakavkaz'e. In: Baryšnikov, G. F. u. Kuz'mina, I. E. (Hrsg.): Paleoteriologičeskie issledovaniâ fauny SSSR, Akad. Nauk SSSR, Trudy Zool. Inst. 238, 61-67, Sankt-Peterburg (russisch, englische Zusammenfassung).
- Latham, A. G. u. Schwarcz, H. P. 1990: Magnetic polarity of travertine samples from Vértesszölös. In: Kretzoi, M. u. Dobosi, V. T. (Hrsg.): Vértesszölös. Site, Man and Culture, 553-555, Akad. Kiadó; Budapest.
- Laws, R. M. 1968: Dentition and ageing of the Hippopotamus. E.-Afr. Wildl. J. 6, 19-52, Nairobi.
- Lebedeva, N. A. 1978: Korrelâziâ antropogenovyh tolš Ponto-Kaspiâ. 135 S., Nauka; Moskva (russisch).
- Lister, A. M. 1993: The stratigraphical significance of deer species in the Cromer Forest-bed Formation. J. Quatern. Sci. 8, 2, 95-108, New York etc.
- 1996a: Evolution and taxonomy of Eurasian mammoths. In: Shoshani, J. u. Tassy, P. (Hrsg.): The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and Their Relatives, 203-213, Oxford Univ. Press. Oxford etc.
- 1996b: The stratigraphical interpretation of large mammal remains from the Cromer Forest-bed Formation. In: Turner, C. (Hrsg.): The early Middle Pleistocene in Europe, Proceedings of the SEQS Cromer Symposium, Norwich/United Kingdom, 3-7 september 1990, 25-44, Balkema; Rotterdam, Brookfield.
- 1998: The age of Early Pleistocene mammal faunas from the 'Weybourne Crag' and Cromer Forest-bed Formation (Norfolk, England). In: Kolfshoten, T. v. u. Gibbard, P. L. (Hrsg.): The Dawn of the Quaternary. Proceedings of the SEQS-EuroMam symposium 1996, Meded. Nederl. Inst. Toegepaste Geowetenschappen TNO 60, 271-280, Haarlem.
- Lister, A. M., McGlade, J. M. u. Stuart, A. J. 1990: The Early Middle Pleistocene vertebrate fauna from Little Oakley, Essex. Phil. Trans. R. Soc. Lond., B, 328, 359-385, London.
- Lumley, H. de, Kahlke, H.-D., Moigne, A.-M. u. Moullé, P.-E. 1988: Les faunes de grands Mammifères de La Grotte du Vallonet Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes. L'Anthropologie 92, 2, 465-496, Paris.
- Lüps, P. u. Wandeler, A. I. 1993: *Meles meles* (Linnaeus, 1758) – Dachs. In: Stubbe, M. u. Krapp, F. (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas, Band 5: Raubsäuger – Carnivora (Fissipedia), Teil II: Mustelidae 2, Viverridae, Herpestidae, Felidae, 856-906, Aula-Verl.; Wiesbaden.
- Made, J. v. d. 1998: Ungulates from Gran Dolina (Atapuerca, Burgos, Spain). Quaternaire 9, 4, 267-281, Paris.
- 1999: Ungulates from Atapuerca TD6. J. Human Evol. 37, 3/4, 389-413, London etc.
- Mais, K. u. Rabeder, G. 1984: Das große Höhlensystem im Pfaffenberg bei Bad Deutsch-Altenburg (Niederösterreich) und seine fossilen Faunen. Die Höhle 35, 3/4, 213-230, Wien.
- Majsuradze, G., Pavlenisvili, E., Schmincke, H.-U. u. Sologasvili, D. 1989: Paläomagnetik und Datierung der Basaltlava. In: Dzaparidze, V., Bosinski, G., Bugianisvili, T., Gabunia, L., Justus, A., Klopotovskaja, N., Kvavadse E., Lordkipanidze, D., Majsuradze, G., Mgeladze, N., Nioradze, M., Pavenisvili, E., Schmincke, H.-U., Sologasvili, D., Tusabramisvili, D., Tvalcrelidze, M. u. Vekua, A.: Der altpaläolithische Fundplatz Dmanisi in Georgien (Kaukasus), Röm.-Germ. Zentralmus., Jb. 36, 74-76, Mainz.
- Malez, M. 1959: A new Old-Pleistocene fauna in Dalmatia. Bulletin scientifique, Conseil des Academies des Sciences et des Arts de la RSF de Yougoslavie 5, 1, 13-14, Zagreb.
- 1960: Etruskisches Nashorn – *Dicerorhinus etruscus* (FALCONER) – aus altpleistozänen Brekzien der Halbinsel Marjan bei Split (Dalmatien). Anthropos, suppl. 1960, Mammalia pleistocaenica I, 115-125, Brno.
- 1961: Staropleistocenska fauna kostane brece poluotoka Marjana kod Splita. Die altpleistozäne Brekzienfauna der Halbinsel Marjan bei Split. Palaeontologia Jugoslavica 4, 1- 43, Zagreb.
- 1965: Der altpleistozäne Fundort Dubci in Mitteldalmatien. Bulletin scientifique, Conseil des Academies des Sciences et des Arts de la RSF de Yougoslavie 10, 12, 418-420, Zagreb.
- 1967: Donjopleistocenska fauna kostane brece kod sela Dubci u Dalmaciji. Die altpleistozäne Knochenbrekzienfauna beim Dorfe Dubci in Dalmatien. Jugoslav. Akad. Znanosti Umjetnosti, otd. priro. nauke, 345, 53-101, Zagreb.
- 1968: Die altpleistozänische Vertebratenfauna in dem Gebiete des Dinarischen Karstes. Bulletin scientifique, Conseil des Academies des Sciences et des Arts de la RSF de Yougoslavie, A, 13, 5-6, 152, Zagreb.

- 1969: Die altpleistozänen Wirbeltierfaunen aus den Höhlen von Kroatien. V. Int. Kongr. Speläologie Stuttgart 1969, Abh. 4, Biospeläologie, B 21/1-6, München.
- 1975: O znacjenju otkrica ostatka roda *Homo* u naslagama Vilafranka Sandalje I kod Pule. On the significance of the genus *Homo* discovery in the Villafranchian sediments of Sandalja I near Pula. RAD Jugoslav. akad. znanosti umjetnosti 371, 181-201, Zagreb.
- 1986: Die quartären Vertebraten-Faunen in der SFR Jugoslawien. Quartärpaläontologie 6, 101-117, Berlin.
- Malez, M., Forstén, A. u. Lenardic, J. 1992: Fossil horses (Mammalia, Equidae) from the bone breccias of Croatia, northern Balcan. Paläont. Z. 66, 3/4, 369-385, Stuttgart.
- 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 Apollonia-1 (Mygdonia Basin, Macedonia, Greece). J. Archaeol. Sci. 23, 869-872, London, New York.
- 1999: Venta Micena (Orce, Granada, Spain): Human activity in a hyena den during the Lower Pleistocene. In: The role of early humans in the accumulation of European Lower and Middle Palaeolithic bone assemblages, Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 42, 57-71, Mainz.
- Martinez Navarro, B., Palmqvist, P. u. Arribas, A. 1998: The paleontological site at Venta Micena (Orce, Guadix-Baza Basin, Province of Granada, Spain). In: Agustí, J., Oms, O. u. Martín-Suárez, E. (Hrsg.): The Plio-Pleistocene Vertebrate Succession of the Guadix-Baza Basin (SE Spain), Field Guide, 23-24, European Quaternary Mammal Research Association (INQUA-SEQS); Granada.
- Martinez Navarro, B., Turq, A., Agustí Ballester, J. u. Oms, O. 1997: Fuente Nueva-3 (Orce, Granada, Spain) and the first human occupation of Europe. J. Human Evol. 33, 611-620, London etc.
- Masini, F., Abbazzi, L., Ferretti, M. u. Mazza, P. 1995: Fauna a mammiferi terrestri dalle »Sabbie Gialle« quaternarie di Imola. In: Pacciarelli, M. u. Var, G. B. (Hrsg.): Catalogo delle collezioni, La Collezione Scarabelli, I. Geologia, 314-318, Musei Civici di Imola; Imola.
- Masini, F., Ficarelli, G. u. Torre, D. 1994: Late Villafranchian and the Earliest Galerian mammal faunas from some intermontane basins of north-central Italy. Mem. Soc. Geol. Ital. 48, 381-389, Pisa.
- Masini, F., Sala, B. u. Vorlicek, P. A. 1995: Late Villafranchian mammals from a karst fissure at Alonte (Berici Hills, Vicenza, Northern Italy). Il Quaternario 8, 2, 443-448, Verona.
- Maul, L. 1997: Nachweis eines Zungenbeinfragmentes einer Schildkröte (Emydini, Emydidae, Testudinata) aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 1. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 1, 89-94, Mainz.
- in diesem Band a: Die Kleinsäugerreste (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld.
- in diesem Band b: Nagespuren von Kleinsäufern an Knochenmaterial aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld.
- Maul, L., Masini, F., Abbazzi, L. u. Turner, A. 1998: The use of different morphometric data for absolute age calibration of some South- and Middle European arvicolid populations. Palaeontograph. Ital. 85, 111-151, Pisa.
- Mäuser, M. 1987: Geologische und paläontologische Untersuchungen an der altpleistozänen Säugetier-Fundstelle Würzburg-Schalksberg. Münchner Geowiss. Abh., A, 11, 1-78, München.
- Mayhew, D. F. 1978: Reinterpretation of the extinct beaver *Trogotherium* (Mammalia, Rodentia). Phil. Trans. R. Soc. London 281, B 983, 407-438, London.
- Mazo, A. V., Sesé, C., Ruiz Bustos, A. u. Peña, J. A. 1985: Geología y paleontología de los yacimientos plio-pleistocenos de Huescar (Depresion de Guadix-Baza, Granada). Estud. geol. 41, 467-493, Madrid.
- Mazza, P. 1991: Interrelations between Pleistocene hippopotami of Europe and Africa. Boll. Soc. Paleont. Ital. 30, 2, 153-186, Modena.
- 1995: New evidence on the Pleistocene hippopotamuses of Western Europe. Geol. Rom. 31, 61-241, Roma.
- Mazza, P., Sala, B. u. Fortelius, M. 1993: A small latest Villafranchian (late Early Pleistocene) rhinoceros from Pietrafitta (Perugia, Umbria, Central Italy), with notes on the Pirro and Westerhoven rhinoceroses. Palaeontograph. Ital. 80, 25-50, Pisa.
- Meijer, T. 1996: References of relevant publications about Pliocene and Lower-Pleistocene deposits in The Netherlands. 18 S., INQUA-SEQS '96, The Dawn of the Quaternary, 16-21 June 1996, Kerkrade - The Netherlands, Geol. Survey of The Netherlands; Kerkrade (als Manuskript gedruckt).
- Meulen, A. J. v. d. u. Kolfshoten, T. v. 1986: Review of the Late Turolian to Early Biharian mammal faunas from Greece and Turkey. Mem. Soc. Geol. It. 31, 201-211, Firenze.
- Mohr, E. 1965: Altweltliche Stachelschweine. 164 S., Ziemsen; Wittenberg.
- Moigne, A.-M. 1984: The giant muskox of the Arago Cave, Tautavel, France. Biol. Pap. Univ. Alaska Spec. Rep. 4, 145-147, Fairbanks.

- Moigne, A.-M., Belda, V., Briki, D., Kacimi, S., Lacomat, F., Moutoussamy, J., Quiles, J., Rivals, F. u. Testu, A. 2000: Les faunes de grands mammifères du Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago (complex stratigraphique moyen), à Tautavel. Leur place dans le cadre biostratigraphique et paléoclimatique du Quaternaire. Les horizons biostratigraphiques Arago CM I, CM II et CM III. In: Les premiers habitants de l'Europe, Resumes des Communications, 57-58, Tautavel.
- Mol, D. 1998: Uit de literatuur. Kahlke, R. D. (ed), 1997. Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil I. Römisch-Germanisches Zentralmuseum Mainz, Monographien, Band 40, viii + 418 pp., 67 platen, 166 tekeningen en foto's in tekst. Verlag Römisch-Germanisches Zentralmuseum Mainz. *Cranium* 15, 1, 41-43, Utrecht.
- Mol, D., Bergh, G. D. v. d. u. Vos, J. de 1999: Fossil proboscideans from The Netherlands, the North Sea and the Oosterschelde Estuary. In: Haynes, G., Klimowicz, J. u. Reumer, J. W. F. (Hrsg.): Mammoths and the Mammoth Fauna: Studies of an Extinct Ecosystem. Proceedings of the First International Mammoth Conference, St. Petersburg, Russia, October 16-21, 1996, *Deinsea* 6, 119-145, Rotterdam.
- Moullé, P.-É. 1990: Les cervidés de La Grotte du Vallonnet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes). *Quaternaire* 1, 3-4, 193-196, Paris.
- 1997-1998: Les grands mammifères de La Grotte du Vallonnet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes). Synthèse des études antérieures et nouvelles déterminations. *Bull. Mus. Anthropol. préhist. Monaco* 39, 29-36, Monaco.
- 1999: Paléontologie des grands mammifères de la grotte du Vallonnet (Roquebrune Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France). In: Gibert, J., Sánchez, F., Gibert, L. u. Ribot, F. (Hrsg.): Los Hominidos y su entorno en el Pleistoceno inferior y medio de Eurasia, Actas del Congreso Internacional de Paleontología Humana, Orce 1995, 571-582, Museo Prehistoria y Paleontología »J. Gibert«; Orce.
- Moullé, P.-É., Echassoux, A., Moigne, A.-M., Palombo, M.-R., Caloi, L., Kahlke, R.-D., Vekua, A. u. Lordkipandize, D. 2000: Les faunes de la fin du Pléistocène inférieur de la grotte du Vallonnet (Alpes-Maritimes, France), de Redicoli (Latium, Italie), de Untermassfeld (Allemagne) et de Akhalkalaki (Géorgie): L'horizon biostratigraphique du Vallonnet. In: Les premiers habitants de l'Europe, Resumes des Communications, 50-51, Tautavel.
- Moyà-Solà, S. 1987: Los bóvidos (Artiodactyla, Mammalia) del yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena (Orce, Granada, España). *Paleont. i Evol., Mem. Esp.* 1, 181-236, Sabadell.
- Moyà-Solà, S., Agustí, J., Gibert, J. u. Vera, J. A. (Hrsg.) 1987: Geología y Paleontología del Pleistoceno inferior de Venta Micena. *Paleont. i Evol., Mem. Esp.* 1, 1-295, Sabadell.
- Musil, R. (Hrsg.) 1971: Stránská skála I. 1910-1945. *Studia Musei Moraviae, Anthropos* 20 (N. S. 12), 1-204, Brno.
- (Hrsg.) 1995a: Stránská skála Hill. Excavation of open-air sediments 1864-1972. *Anthropos* 26 (N. S. 18), 1-213, Brno.
- 1995b: Large fauna of talus cones at the Stránská Skála Hill. In: Musil, R. (Hrsg.) 1995: Stránská skála Hill. Excavation of open-air sediments 1864-1972, *Anthropos* 26 (N. S. 18), 65-83, Brno.
- 2001a: Die Equiden-Reste aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 2. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 2, 557-587 + Taf. 92-94, Mainz.
- 2001b: Die Ursiden-Reste aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 2. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 2, 633-658 + Taf. 114-120, Mainz.
- Mussi, M. 1995: The earliest occupation of Europe: Italy. In: Roebrocks, W. u. Kolfschoten, T. v. (Hrsg.): The Earliest Occupation of Europe, Proceedings of the European Science Foundation Workshop at Tautavel (France), 1993, 27-49, Univ. Leiden; Leiden.
- Nikiforova, K. V. (Hrsg.) 1982: Guidebook for excursions A-7, C-7. Moldavia and the Odessa Region. 45 S., INQUA, XI Congress, Moscow.
- Nikiforova, K. V., Belâeva, E. I., Vangengejm, E. A., Konstantinova, N. A. u. Negadaev-Nikonov, K. N. (Hrsg.) 1971: Plejstocen Tiraspolâ. 187 S., Stiinza; Kišinev (russisch).
- Nikiforova, K. V. u. Vangengejm, E. A. (Hrsg.) 1988: Biostratigrafiâ pozdnego pliocena-rannego plejstocena Tadzjikistana (po faune mlekopitaúših). 126 S., Nauka; Moskva (russisch).
- Nobis, G. 1981: *Equus mosbachensis* v. REICHENAU aus Ablagerungen des cromerzeitlichen Mains von Randersacker bei Würzburg. *Quartärpaläontologie* 4, 93-104, Berlin.
- Palmqvist, P. 1997: A critical re-evaluation of the evidence for the presence of hominids in Lower Pleistocene times at Venta Micena, Southern Spain. *J. Human Evol.* 33, 1, 83-89, London etc.
- Palmqvist, P., Arribas, A. u. Martínez-Navarro, B. 1999: Ecomorphological study of large canids from the lower Pleistocene of southeastern Spain. *Lethaia* 32, 75-88, Oslo.
- Palmqvist, P., Martínez-Navarro, B. u. Arribas, A. 1996: Prey selection by terrestrial carnivores in a lower Pleistocene palaeocommunity. *Paleobiology* 22, 4, 514-534, Chicago.
- Parés, J. M. u. Pérez-González, A. 1998: Contexto estratigráfico y cronológico de Gran Dolina (Yacimiento de Atapuerca). In: Aguirre, E. (Hrsg.): Atapuerca y la Evolución Humana, 51-60, Fundación Ramón Areces; Madrid.
- 1999: Magnetochronology and stratigraphy at Gran Dolina section, Atapuerca (Burgos, Spain). *J. Human Evol.* 37, 3/4, 325-342, London etc.

- Pei, W.-C. 1934: On the Carnivora from Locality 1 of Choukoutien. *Palaeont. Sin.*, Ser. C, 8, 1, 1-224, Peiping.
- Peters, G. 1993: *Canis lupus* Linnaeus, 1758 – Wolf. In: Stubbe, M. u. Krapp, F. (Hrsg.): *Handbuch der Säugetiere Europas*, Band 5: Raubsäuger – Carnivora (Fissipedia), Teil II: Mustelidae 2, Viverridae, Herpestidae, Felidae, 47-106, Aula-Verl.; Wiesbaden.
- Pfeiffer, T. 1997: *Dama (Pseudodama) reichenani* (KAHLKE 1996) (Artiodactyla: Cervidae, Cervini) aus den Mosbach-Sanden (Wiesbaden-Biebrich). *Mainzer Naturw. Arch.* 35, 31-59, Mainz.
- 1998: *Capreolus suessenbornensis* KAHLKE 1956 (Cervidae, Mammalia) aus den Mosbach-Sanden (Wiesbaden-Biebrich) mit einem Beitrag zur Stellung der Rehe im System pleistozäner und holozäner Cerviden. *Mainzer Naturw. Arch.* 36, 47-76, Mainz.
- 1999: Die Stellung von *Dama* (Cervidae, Mammalia) im System plesiometa-carpaler Hirsche des Pleistozäns. *Phylogenetische Rekonstruktion – Metrische Analyse*. *Courier Forschungsinst. Senckenberg* 211, 1-218, Frankfurt a. M.
- Rabeder, G. 1972: Die Insectivoren und Chiropteren (Mammalia) aus dem Altpleistozän von Hundsheim (Niederösterreich). *Ann. Naturhistor. Mus. Wien* 76, 375-474, Wien.
- 1976: Die Carnivoren (Mammalia) aus dem Altpleistozän von Deutsch-Altenburg 2. Mit Beiträgen zur Systematik einiger Musteliden und Caniden. *Beitr. Paläont. Österr.* 1, 5-119, Wien.
- Radulescu, C. u. Kovács, A. 1966: Contribuții la cunoașterea faunei de mamifere fosile din Bazinul Baraolt (depresiunea Brasov). *Lucr. Inst. speol. »Emil Racovița«* 5, 233-250, București.
- 1968: Noi contribuții la cunoașterea faunei de mamifere fosile din Bazinul Baraolt (Depresiunea Barsov). *Lucr. Inst. speol. »Emil Racovița«* 7, 231-253, București.
- Radulescu, C. u. Samson, P. 1962: Sur la Presence de *Megalovis latifrons* dans de Villafranchien d'Olténie (Roumanie). *Vertebrata Palasiatica* 6, 3, 262-269, Beijing (chinesisch, französisch).
- 1965: *Soergelia elisabethae* Schaub dans le Pléistocène moyen de l'Olténie (Roumanie). *Eclogae geol. Helv.* 58, 2, 1107-1110, Bâle.
- 1985: Pliocene and Pleistocene mammalian biostratigraphy in southeastern Transylvania (Romania). *Trav. Inst. Spéol »Emil Racovița«* 24, 85-95, Bucarest.
- 1990: The Plio-Pleistocene Mammalian Succession of the Oltet Valley, Dacic Basin, Romania. *Quartärpaläontologie* 8, 225-232, Berlin.
- 1991: Traces d'activité humaine a la limite Pliocène/Pléistocène dans le Bassin Dacique (Roumanie). In: Bonifay, E. u. Vandermeersch, B. (Dir.): *Les Premiers Européens*. 114^e Congr. nat. Soc. sav. (Paris, 3-9 avril 1989), 203-207, Paris.
- Radulescu, C., Samson, P., Mihaila, N. u. Kovács, A. 1965: Contributions à la connaissance des faunes de Mammifères pléistocènes de la Dépression de Brasov (Roumanie). *Eiszeitalter u. Gegenwart* 16, 132-188, Öhringen.
- Radulescu, C., Samson, P.-M. u. Stiuca, E. 1998: Cadre biostratigraphique de Paléolithique inférieur en Roumanie. *Quaternaire* 9, 4, 283-290, Paris.
- Rai, U. 1998: Major Indian Reserve Devastated by Monsoon Floods. *CAT News* 29, 22-23, Bougy.
- Rakovec, I. 1954: *Libralces* aff. *gallicus* Azzaroli z viskega Brda pri Ljubljani. *Libralces* aff. *gallicus* Azzaroli from the Vic terrace near Ljubljana. *Razprave Slov. Akad. Znanosti Umetnosti*, cl. 4, 2, 297-317, Ljubljana.
- 1975: Razvoj kvartarne sesalske favne Slovenije. Über quartäre Säugetierfaunen Sloweniens (NW Jugoslawien). *Arheol. Vestnik* 24, 225-270, Ljubljana.
- Raynal, J.-P., Magoga, L. u. Bindon, P. 1995: Tephrofacts and the first human occupation of the French Massif Central. In: Roebroeks, W. u. Kolfschoten, T. v. (Hrsg.): *The Earliest Occupation of Europe*, Proceedings of the European Science Foundation Workshop at Tautavel (France), 1993, 129-146, Univ. Leiden; Leiden.
- Rekovec, L. I. 1994: Melkie mlekopitaúšie antropogena úga vostočnoj Evropy. 370 S., Naukova dumka; Kiev (russisch).
- Richmond, G. M. 1996: The INQUA-approved provisional Lower-Middle Pleistocene boundary. In: Turner, C. (Hrsg.): *The early Middle Pleistocene in Europe*, 319-327, Balkema; Rotterdam.
- Roberts, M. B., Gamble, C. S. u. Bridgland, D. R. 1995: The earliest occupation of Europe: the British Isles. In: Roebroeks, W. u. Kolfschoten, T. v. (Hrsg.): *The Earliest Occupation of Europe*, Proceedings of the European Science Foundation Workshop at Tautavel (France), 1993, 165-191, Univ. Leiden; Leiden.
- Roberts, M. B., Stringer, C. B. u. Parfitt, S. A. 1994: A hominid tibia from Middle Pleistocene sediments at Boxgrove, UK. *Nature* 369, 311-313, London.
- Rook, L. u. Torre, D. 1996: The latest Villafranchian – early Galerian small dogs of the Mediterranean area. In: Nadachowski, A. u. Werdelin, L. (Hrsg.): *Neogene and Quaternary mammals of the Palaearctic*. Papers in mammal palaeontology honoring Kazimierz Kowalski, *Acta zool. cracov.* 99, 1, 427-434, Kraków.
- Roth, H. H. 1969: Über das Schwimmen afrikanischer Landsäugetiere im Kariba-Stauseegebiet und ihr Verhalten gegenüber Flutwasser. *Zool. Garten* 37, 1/3, 12-29, Leipzig.

- Roth, H. H. u. Child, G. 1968: Distribution and Population Structure of Black Rhinoceros (*Diceros bicornis* L.) in the Lake Kariba basin. Z. Säugetierkd. 33, 214-226, Hamburg, Berlin.
- Rutte, E. 1958: Die Fundstelle altpleistozäner Säugetiere von Randersacker bei Würzburg. Geol. Jb. 73, 737-754, Hannover.
- 1959: Neue Beobachtungen in der Fundstelle altpleistozäner Säugetiere von Randersacker bei Würzburg. Fränkische Natur u. Landschaft 2, 30-35, Würzburg.
- 1997: Die Fischreste aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 1. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 1, 77-80 + Taf. 20, Mainz.
- Sablín, M. V. 1990: Ostatki hišnyh i kopytnyh iz nizneapšeronskih otlozenij Azerbajdzana. Akad. Nauk SSSR, Trudy Zool. Inst. 213, 138-142, Leningrad (russisch, englische Zusammenfassung).
- Sala, B. 1987: *Bison schoetensacki* Freud. from Isernia la Pineta (early Mid-Pleistocene - Italy) and revision of the European species of bison. Palaeontograph. Ital. 74, 113-170, Pisa.
- 1990: *Panthera leo fossilis* (v. REICH., 1906) (Felidae) de Isernia la Pineta (Pléistocène moyen inférieur d'Italie). Géobios 23, 2, 189-194, Lyon.
- Sala, B., Masini, F., Ficarelli, G., Rook, L. u. Torre, D. 1992: Mammal dispersal events in the Middle and Late Pleistocene of Italy and Western Europe. In: Koenigswald, W. v. u. Werdelin, L. (Hrsg.): Mammalian Migration and Dispersal Events in the European Quaternary, Courier Forschungsinst. Senckenberg 153, 59-68, Frankfurt a. M.
- Samson, P. 1976: Les Equides fossiles de Roumanie (Pliocène moyen - Pléistocène supérieur). Geol. Rom. 14, 165-352, Roma.
- Samson, P. u. Radulesco, C. 1965: Die Säugetierfaunen und die Grenzen Pliozän/Pleistozän und Unterpleistozän/Mittelpleistozän in Rumänien. Ber. Geol. Ges. DDR 10, 1, 67-76, Berlin.
- 1966: Sur la présence des Girafidés dans le Villafranchien supérieur de Roumanie. N. Jb. Geol. Paläont. Mh. 10, 588-594, Stuttgart.
- 1973: Les feauns [*sic!*] de Mammifères et la limite Pliocène-Pléistocène en Roumanie. Trav. Inst. Spéol »Emile Racovitza« 12, 191-228, Bucarest.
- Samson, P., Radulescu, C. u. Kovács 1969: Faunele de mamifere si stratigrafia cuaternarului in Depresiunea Brasov. Aluta 1, 193-209, Sf. Gheorghe.
- Sardella, R. 1998: The Plio-Pleistocene Old World dirk-toothed cat *Megantereon* ex gr. *cultridens* (Mammalia, Felidae, Machairodontinae), with comments on taxonomy, origin and evolution. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 207, 1, 1-36, Stuttgart.
- Sardella, R., Caloi, L., Stefano, G. di, Palombo, M. R., Petronio, C., Abbazzi, L., Azzaroli, A., Ficarelli, G., Mazza, P., Mezzabotta, C., Rook, L., Torre, D., Argenti, P., Caspasso Barbato, L., Kotsakis, T., Gliozzi, E., Masini, F., u. Sala, B. 1998: Mammal Faunal Turnover in Italy from the Middle Pliocene to the Holocene. In: Kolfschoten, T. v. u. Gibbard, P. L. (Hrsg.): The Dawn of the Quaternary. Proceedings of the SEQS-EuroMam symposium 1996, Meded. Nederl. Inst. Toegepaste Geowetenschappen TNO 60, 499-511, Haarlem.
- Sardella, R., Stefano, G. di u. Petronio, C. 1995: The Villafranchian mammal faunas from the Tiber river basin (Umbria, Central Italy). Il Quaternario 8, 2, 509-514, Verona.
- Saunders, J. J. u. Dawson, B. K. 1998: Bone damage patterns produced by extinct Hyena, *Pachycrocuta brevirostris* (Mammalia: Carnivora), at the Haro River Quarry, Northwestern Pakistan. In: Tomida, Y., Flynn, L. J. u. Jacobs, L. L. (Hrsg.): Advances in Vertebrate Paleontology and Geochronology, Nat. Sci. Mus. Monogr. 14, 215-242, Tokyo.
- Schäfer, W. 1976: Aktuopalaöntologische Beobachtungen. 10. Zur Fossilisation von Vögeln. Natur u. Museum 106, 9, 276-279, Frankfurt a. M.
- Schmincke, H.-U. u. Bogaard, P. v. d. 1995: Die Datierung des Masavera-Basaltlavastroms. Röm.-Germ. Zentralmus., Jb. 42, 51-52, Mainz.
- Schreuder, A. 1929: *Conodontes (Trogontherium)* and *Castor* from the Teglian Clay compared with the Castoridae from other localities. Arch. Mus. Teyler 3, 6, 99-318 + 16 Taf., Haarlem.
- Schütt, G. 1974: Die Carnivoren von Würzburg-Schalksberg. Mit einem Beitrag zur biostratigraphischen und zoogeographischen Stellung der altpleistozänen Wirbeltierfaunen vom Mittelmain (Unterfranken). N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 147, 1, 61-90, Stuttgart.
- Seidel, G., Kästner, H. u. Wiefel, H. 1998: Geologische Übersichtskarte 1: 200. 000. CC 5526 Erfurt. Bundesanst. f. Geowiss. u. Rohstoffe; Hannover.
- Shackleton, N. J. 1995: New Data on the Evolution of Pliocene Climatic Variability. In: Vrba, E. S., Denton, G. H., Partridge, T. C. u. Burckle, L. H. (Hrsg.): Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins, 242-248, Yale Univ. Press; New Haven, London.
- Sher, A. V. 1986: Pátyj paleontologičeskij kollokvium v Vejmare (GDR). Paleont. Žurn. 3, 139-141, Moskva (russisch).
- 1997: An Early Quaternary Bison population from Untermaßfeld: *Bison menneri* sp. nov. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 1. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 1, 101-180 + Taf. 22-33, Mainz.

- 1999: The identity of the 'Tamanian elephant'. In: Reumer, J. W. F. u. Vos, J. de (Hrsg.): Official Conference Papers, Volume of Abstracts, Excursion Guide, 2nd International Mammoth Conference, 200 Years of Mammoth Research, May 16-20, 1999, Natuurmuseum Rotterdam, The Netherlands, 56-58, Natuurmuseum Rotterdam; Rotterdam (als Manuskript gedruckt).
- Sickenberg, O. 1976: Eine Säugetierfauna des tieferen Bihariums aus dem Becken von Megalopolis (Peloponnes, Griechenland). *Ann. Géol. Pays Hellén.* 27, 25-73, Athènes.
- Sickenberg, O., unter Mitarbeit von Becker-Platen, J. D., Benda, L., Berg, D., Engesser, B., Gaziry, W., Heissig, K., Hünermann, K. A., Sondaar, P. Y., Schmidt-Kittler, N., Staesche, K., Staesche, U., Steffens, P. u. Tobien, H. 1975: Die Gliederung des höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Türkei nach Vertebraten und ihre Bedeutung für die internationale Neogen-Stratigraphie (Känozoikum und Braunkohlen der Türkei. 17.). *Geol. Jb.*, B, 15, 1-167, Hannover.
- Sickenberg, O. u. Tobien, H. 1971: New Neogene and Lower Quaternary vertebrate faunas in Turkey. *Newsl. Stratigr.* 1, 3, 51-61, Leiden.
- Smirnov, V. S. u. Korytin, N. S. 1985: Vozrastnaâ struktura i sootnošenie polov. In: Bibikov, D. I. (Hrsg.): Volk. Prois- hoždenie, sistematika, morfologiâ, ekologiâ, 389-408, Nauka; Moskva (russisch).
- Sondaar, P. Y. 1986: The Island Sweepstakes. *Nat. Hist.* 95, 9, 50-57, New York.
- Sotnikova, M. V. 1976: Verhnepliocenovye Carnivora Central'noj Azii. *Izv. Akad. nauk SSSR, ser. geol.* 11, 133-137, Moskva (russisch).
- 1978: Nove dannye o hišnyh mlekopitaûših verhnego pliocena i nižnego plejstocena na territorii severo-vostoka SSSR. *Büll. Kom. Izuč. Četv. Per.* 48, 22-30, Moskva (russisch).
- 1988: Asociaciâ melkij volk-ksenocion v pozdnem èoplejstocene – rannem plejstocene Zentral'noj Azii. *Büll. Kom. Izuč. Četv. Per.* 57, 78-89, Moskva (russisch).
- 1989: Hišnye mlekopitaûšie pliocena-rannego plejstocena. *Stratigrafičeskoe značenie.* 123 S., Nauka; Moskva (russisch).
- 2001: Remains of Canidae from the Lower Pleistocene site of Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 2. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 2, 607-632 + Taf. 102-113, Mainz.
- Sotnikova, M. V., Dodonov, A. E. u. Pen'kov, A. V. 1997: Upper Cenozoic bio-magnetic stratigraphy of Central Asian mammalian localities. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.* 133, 243-258, Amsterdam.
- Sotnikova, M. V. u. Sablin, M. V. 1993: Pozdnevillafrankskââ asociaciâ hišnyh mlekopitaûših iz mestonahoždeniâ Palan- Tûkan (Vostočnoj Zakavkaz'e, Respublika Azerbajdžan). In: Baryšnikov, G. F. u. Kuz'mina, I. E. (Hrsg.): Materialy no mezozojskoj i kajnozojskoj istorii nazemnyh pozvonočnyh, *Ross. Akad. Nauk, Trudy Zool. Inst.* 249, 134-145, Sankt-Peterburg (russisch, engl. Zusammenfassung).
- Sotnikova, M. V. u. Vislobokova, I. A. 1990: Pleistocene Mammals from Lakhuti, Southern Tajikistan, U.S.S.R. *Quartärpaläontologie* 8, 237-244, Berlin.
- Soto, E. 1987: Grandes herbívoros del Pleistoceno medio de la Trinchera de Ferrocarril de Atapuerca (Burgos, España). In: Aguirre, E., Carbonell, E. u. Bermudez de Casto, J. M. (Hrsg.): El hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca, 92-116, Junta de Castilla y León; Valladolid.
- Spassov, N. u. Crégut-Bonnoure, É. 1999: Premières données sur les Bovidae Villafranchiens de Bulgarie. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sci. de la terre et des planètes*, 328, 493-498, Paris.
- Steenma, K. J. 1988: Plio-/Pleistozäne Großsäugetiere (Mammalia) aus dem Becken von Kastoria/Grevena, südlich von Neapolis – NW-Griechenland. *Dissertation Techn. Univ. Clausthal*, 315 S., Clausthal.
- Steininger, F. F. u. Piller, W. E. (Hrsg.), unter Mitarbeit der Stratigraphischen Kommission in Deutschland, unter Mitarbeit der Stratigraphischen Kommission in Österreich 1999: Empfehlungen (Richtlinien) zur Handhabung der stratigraphischen Nomenklatur. *Courier Forschungsinst. Senckenberg* 209, 1-19, Frankfurt a. M.
- Stephan, E., Uerpmann, H.-P. u. Cramer, B. in diesem Band: Paläotemperaturbestimmungen nach $\delta^{18}\text{O}$ -Werten von Equiden-Resten aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld.
- Stuart, A. J. 1974: Pleistocene history of the British vertebrate fauna. *Biol. Rev.* 49, 225-266, London.
- 1980: The vertebrate fauna from the interglacial deposits at Sugworth, near Oxford. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B 289, 87-97, London.
- 1981: A Comparison of the Middle Pleistocene Mammal Faunas of Voigtstedt (Thuringia, GDR) and West Runton (Norfolk, England). *Quartärpaläontologie* 4, 155-163, Berlin.
- 1988: Preglacial Pleistocene vertebrate faunas of East Anglia. In: Gibbard, P. L. u. Zalasiewicz, J. A. (Hrsg.): Pliocene-Middle Pleistocene of East Anglia, Field Guide, 57-64, Quaternary Research Association; Cambridge.
- 1992: The Pleistocene Vertebrate Faunas of West Runton, Norfolk, England. *Cranium* 9, 2, 77-84, Utrecht.
- 1996: Vertebrate faunas from the early Middle Pleistocene of East Anglia. In: Turner, C. (Hrsg.): The early Middle Pleistocene in Europe, Proceedings of the SEQS Cromer Symposium, Norwich/United Kingdom, 3-7 september 1990, 9-24, Balkema; Rotterdam, Brookfield.

- 1997: The West Runton elephant discovery and excavation. 12 S., Norfolk Museums Service; Norwich.
- Symeonidis, N. u. Vos, J. de 1977: Grosssäuger-Funde aus den pliozänen Spaltenfüllungen von Turkovunia in Athen. *Ann. Géol. Pays Hellén.* 28, 135-144, Athènes.
- Symeonidis, N. u. Zapfe, H. 1977: Primatenzähne (*Cercopithecidae*) aus einer pliozänen Spaltenfüllung im Steinbruch Tourkobounja, Athen. *Ann. Géol. Pays Hellén.* 28, 207-214, Athènes.
- Tchernov, E. 1987: The Age of the 'Ubeidiya Formation, an Early Pleistocene Hominid Site in the Jordan Valley, Israel. *Isr. J. Earth Sci.* 36, 3-30, Jerusalem.
- 1988: The biogeographical history of the southern Levant. In: Yom-Tov, Y. u. Tchernov, E. (Hrsg.): *The zoogeography of Israel*, 159-250, Junk; Dordrecht.
- 1999: The Earliest Hominids in the Southern Levant. In: Gibert, J., Sánchez, F., Gibert, L. u. Ribot, F. (Hrsg.): *Los Hominidos y su entorno en el Pleistoceno inferior y medio de Eurasia*, Actas del Congreso Internacional de Paleontología Humana, Orce 1995, 389-406, Museo Prehistoria y Paleontología »J. Gibert«; Orce.
- Tchernov, E. u. Guérin, C. (Hrsg.) 1986: Les mammifères du Pléistocène inférieur de la vallée du Jourdain à Oubéidiyeh. *Mém. trav. Centre Rech. franc. Jérusalem* 5, 1-405, Paris.
- Tchernov, E., Horwitz, L. K., Ronen, A. u. Lister, A. 1994: The Faunal Remains from Evron Quarry in Relation to Other Lower Paleolithic Hominid Sites in the Southern Levant. *Quaternary Research* 42, 3, 328-339, Washington.
- Terzea, E. 1993: Événements évolutifs et de dispersion chez les Rongeurs au Quaternaire de Roumanie. *Trav. Inst. Spéol.* »Emile Racovitza« 32, 107-118, Bucarest.
- 1995: Mammalian events in the Quaternary of Romania and correlations with the climatic chronology of Western Europe. *Acta zool. cracov.* 38, 1, 109-120, Kraków.
- 1996: Biochronology of the Pleistocene deposits at Betfia (Bihor, Romania). In: Nadachowski, A. u. Werdelin, L. (Hrsg.): *Neogene and Quaternary Mammals of the Palaearctic*, Papers in Mammal Palaeontology honoring Kazimierz Kowalski, *Acta zool. cracov.* 39, 1, 531-540, Kraków.
- Terzea E. u. Jurcsák, T. 1968: Bemerkungen über die mittelpleistozänen Faunen von Betfia. *Ber. deutsch. Ges. geol. Wiss., A, Geol. Paläont.*, 13, 3, 381-390, Berlin.
- 1969: Contribuții la cunoașterea faunei pleistocene medii de la Betfia (România). *Trav. Inst. Spéol.* »Emile Racovitza« 8, 201-213, Bucarest.
- 1976: Faune de Mammifères de Betfia-XIII (Bihor, Roumanie) et son âge géologique. *Trav. Inst. Spéol.* »Emile Racovitza« 15, 195-205, Bucarest.
- Thenius, E. 1954: Gepardreste aus dem Altquartär von Hundsheim in Niederösterreich. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 225-238, Stuttgart.
- Thomas, H., Geraads, D., Janjou, D., Vaslet, D., Memesh, A., Billiou, D., Bocherens, H., Dobigny, G., Eisenmann, V., Gayet, M., Lapparent de Broin, F. de, Pétter, G. u. Halawani, M. 1998: First Pleistocene faunas from the Arabian Peninsula: An Nafud desert, Saudi Arabia. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sci. de la terre et des planètes*, 326, 145-152, Paris.
- Tiedemann, R., Sarnthein, M. u. Shakleton, N. J. 1994: Astronomic timescale for the Pliocene Atlantic $\delta^{18}O$ and dust flux records of Ocean Drilling Program site 659. *Paleoceanography* 9, 4, 619-638, Washington.
- Titov, V. V. 1999: Fauna krupnyh mlekopitaúshih pozdnego pliocena severo-vostochnogo Priazov'ã. *Avtoreferat dissertazii*, 24 S., Paleont. inst. Ross. Akad. nauk, Moskva (russisch).
- Torre, D., Albanelli, A., Azzaroli, A., Ficarelli, G., Magi, M., Napoleone, G. u. Sagri, M. 1993: Palaeomagnetic calibration of Late Villafranchian mammalian faunas from the Upper Valdarno, Central Italy. *Mem. Soc. Geol. Ital.* 49, 335-344, Pisa.
- Torre, D., Albanelli, A., Bertini, A., Ficarelli, G., Masini, F. u. Napoleone, G. 1996: Paleomagnetic calibration of Plio-Pleistocene mammal localities in central Italy. In: Nadachowski, A. u. Werdelin, L. (Hrsg.): *Neogene and Quaternary Mammals of the Palaearctic*, Papers in Mammal Palaeontology honoring Kazimierz Kowalski, *Acta zool. cracov.* 39, 1, 559-570, Kraków.
- Torre, D., Rook, L. u. Ficarelli, G. 1999: The mammal faunal turnover in Italy at the Early to Middle Pleistocene transition. In: Gibert, J., Sánchez, F., Gibert, L. u. Ribot, F. (Hrsg.): *Los Hominidos y su entorno en el Pleistoceno inferior y medio de Eurasia*, Actas del Congreso Internacional de Paleontología Humana, Orce 1995, 541-548, Museo Prehistoria y Paleontología »J. Gibert«; Orce.
- Torres, T., Llamas, J. F., Canoira, L., García-Alonso, P., García-Cortés, A. u. Mansilla, H. 1997: Amino acid chronology of the Lower Pleistocene deposits of Venta Micena (Orce, Granada, Andalusia, Spain). *Org. Geochem.* 26, 1/2, 85-97, Oxford.
- Tournepeiche, J. F. 1984: Faunes et industries antérisiennes de la grotte d'Artenac (Charente). *C. R. Acad. Sci. Paris* 298, Sér. II, 9, 423-428, Paris.
- 1985: Biochronologie des faunes antewürmiennes de Charente. *Bull. Soc. Anthropol. S. O.* 20, 2-3, 131-143, s. l.
- 1993: Rapport sur les fouilles effectuées à Artenac (Charente). Campagne 1993. unpubl., 126 S., Musée d'Angoulême; Angoulême.
- 1994: Rapport sur les fouilles effectuées à Artenac (Charente). Campagne 1994. unpubl., 64 S., Musée d'Angoulême; Angoulême.

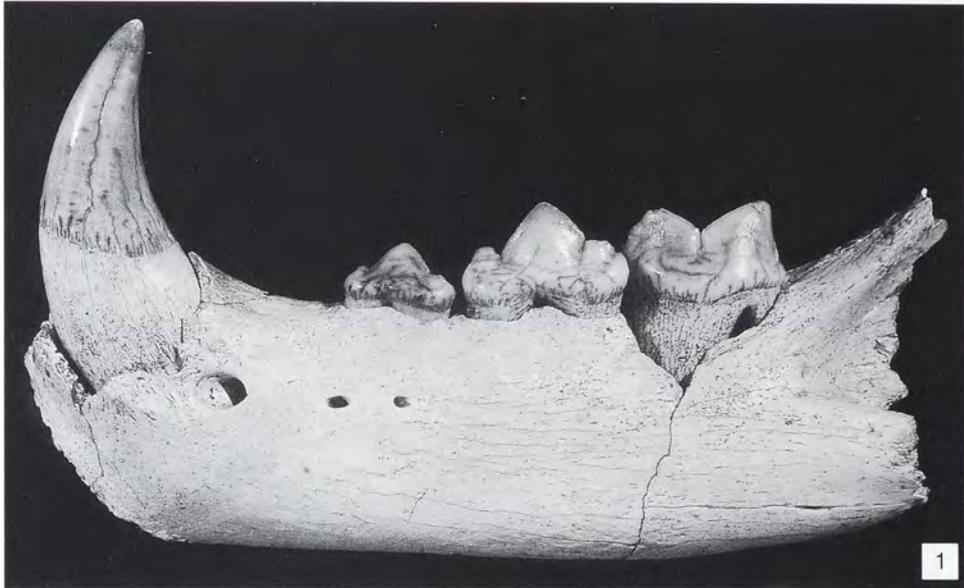
- Tsoukala, E. 1989: Contribution to the study of the Pleistocene fauna of large mammals (Carnivora, Perissodactyla, Artiodactyla) from Petralona Cave. Chalkidiki (N. Greece). Thesis, Aristotle Univ. Thessaloniki, School of Geology, Sci. Annals 1, 8, 1-360 + Taf. 1-LXII, Thessaloniki (griechisch, englische Zusammenfassung).
- 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. II, 331-336, Paris.
- 1992: Quaternary faunas of Greece. In: Koenigswald, W. v. u. Werdelin, L. (Hrsg.): Mammalian Migration and Dispersal Events in the European Quaternary, Courier Forschungsinst. Senckenberg 153, 79-92, Frankfurt a. M.
- 1996: Comparative study of ursid remains from the Quaternary of Greece, Turkey and Israel. In: Nadachowski, A. u. Werdelin, L. (Hrsg.): Neogene and Quaternary Mammals of the Palaeartic, Papers in Mammal Palaeontology honoring Kazimierz Kowalski, Acta zool. cracov. 39, 1, 571-576, Kraków.
- Turner, A. 1992a: Large carnivores and earliest European hominids: changing determinants of resource availability during the Lower and Middle Pleistocene. J. Human Evolution 22, 109-126, London etc.
- 1992b: Villafranchian-Galerian larger carnivores of Europe: dispersions and extinctions. In: Koenigswald, W. v. u. Werdelin, L. (Hrsg.): Mammalian Migration and Dispersal Events in the European Quaternary, Courier Forschungsinst. Senckenberg 153, 153-160, Frankfurt a. M.
- 1994: Evolution and Dispersion of Larger Mammals in Europe During the Time Span of *Homo erectus*. In: Franzen, J. L. (Hrsg.): 100 Years of Pithecanthropus, The *Homo erectus* Problem, Courier Forschungsinst. Senckenberg 171, 241-247, Frankfurt a. M.
- 1995: The Villafranchian large carnivore guild: geographic distribution and structural evolution. Il Quaternario 8, 2, 349-356, Verona.
- 1997: The Big Cats and Their Fossil Relatives. An Illustrated Guide to Their Evolution and Natural History. 234 S., Columbia Univ. Press; New York.
- 2001: Remains of *Pachycrocuta brevirostris* Carnivora, Hyaenidae) from the Lower Pleistocene site of Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 2. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 2, 673-690 + Taf. 121-127, Mainz.
- Turner, A. u. Antón, M. 1996: The Giant Hyaena, *Pachycrocuta brevirostris* (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae). Géobios 29, 4, 455-468, Villeurbanne.
- Turner, C. 1975: Der Einfluß großer Mammalier auf die interglaziale Vegetation. Quartärpaläontologie 1, 13-19, Berlin.
- Turner, E. 1990: Middle and Late Pleistocene Macrofaunas of the Neuwied Basin Region (Rhineland-Palatinate) of West Germany. Röm.-Germ. Zentralmus., Jb. 37, 135-403 + Taf. 15-32, Mainz.
- Tu'tkova, L. A. 1988: Novye dannye po pozdnepliocenovoj faune melkih mlekopitauših uročišia Aktogaj. In: Mezregional'noe sopostavlenie mezozoj-kajnozoijskih faun i flor Kazahstana, Materialy ist. fauny flory Kazahstana 10, 82-93, Nauka; Alma-Ata (russisch).
- Unger, K. P. u. Kahlke, R.-D. 1995: Thüringen. In: Benda, L. (Hrsg.): Das Quartär Deutschlands, 199-219, Borntraeger; Berlin, Stuttgart.
- Valoch, K. 1995: The earliest occupation of Europe: Eastern Central and Southeastern Europe. In: Roebroeks, W. u. Kolfschoten, T. v. (Hrsg.): The Earliest Occupation of Europe. Proceedings of the European Science Foundation Workshop at Tautavel (France), 1993, 67-80, Univ. Leiden; Leiden.
- Vangengejm, E. A., Pevzner, M. A. u. Tesakov, A. S. 1990: Magnito- i biostratigrafičeskie issledovaniâ v stratoregione psekupskogo faunističeskogo kompleksa mlekopitauših. Büll. Kom. Izuč. Četv. Per. 59, 81-93, Moskva (russisch).
- Vangengejm, E. A., Vekua, M. L., Zegallo, V. I., Pevzner, M. A., Taktakisvili, I. G. u. Tesakov, A. S. 1991: Položenie tamanskogo faunističeskogo kompleksa v stratigrafičeskoj i magnitohronologičeskoj skalah. Büll. Kom. Izuč. Četv. Per. 60, 41-52, Moskva (russisch).
- Vekua, A. K. 1959: O gippopotame iz nizneplejstocenovyh otlozenij Gruzij. Soob. Akad. Nauk Gruzinskoj SSR 13, 5, 561-566, Tbilisi (russisch).
- 1962: Ahalkalakskaâ nižneplejstocenovâ fauna mlekopitauših. 207 S. + XIX Taf., Izd. Akad. Nauk Gruzinskoj SSR; Tbilisi (georgisch, russische und englische Zusammenfassung).
- 1986: The Lower Pleistocene Mammalian Fauna of Akhalkalaki (Southern Georgia, USSR). Palaeontograph. Ital. 74, 63-96, Pisa.
- 1991: Istoriâ životnogo mira – pozvonočnyje. In: Auto-renkolektiv: Gruzijâ v antropogene, 308-381, Sakartvelo; Tbilisi (russisch).
- 1995: Die Wirbeltierfauna des Villafranchium von Dmanisi und ihre biostratigraphische Bedeutung. Röm.-Germ. Zentralmus. Jb. 42, 77-180 + Taf. 7-54, Mainz.
- Vekua, A. K., Dzigauri, D. G. u. Torozov, R. I. 1985: Novye paleontologičeskie nahodki v okrestnostah Zalki. Bull. Acad. Sci. Georgian SSR 118, 2, 373-376, Tbilisi (russisch, englische Zusammenfassung).
- Vekua, A. u. Gabunia, L. 1989: Die Wirbeltiere von Dmanisi und ihre stratigraphische Stellung. In: Dzaparidze, V., Bosinski, G., Bugianisvili, T., Gabunia, L., Justus, A., Klopotovskaja, N., Kvavadse E., Lordkipanidze, D., Majsuradze, G., Mgeladze, N., Nioradze, M., Pavenisvili, E.,

- Schmincke, H.-U., Sologasvili, D., Tusabramisvili, D., Tvalcrelidze, M. u. Vekua, A.: Der altpaläolithische Fundplatz Dmanisi in Georgien (Kaukasus). Röm.-Germ. Zentralmus., Jb. 36, 83-91 + Taf. 3-5, Mainz.
- Vekua, A. u. Lordkipanidze, D. 1998: The Pleistocene paleoenvironment of the Transcaucasus. *Quaternaire* 9, 4, 261-266, Paris.
- Verosub, K. L., Goren-Inbar, N., Feibel, C. S. u. Saragustí, I. 1998: Location of the Matuyama/Brunhes boundary in the Gesher Benot Ya'akov archaeological site. *Israel. J. Human Evol.* 34, A22, London etc.
- Vervoort-Kerkhoff, Y. u. Kolfshoten T. v. 1987: Tegelen. *Cranium* 4, 1, 20-23, Dieren.
- Vislobokova, I. A., Sotnikova, M. V. u. Erbaeva, M. A. 1995: The Villafranchian mammalian faunas of the asiatic part of former USSR. *Il Quaternario* 8, 2, 367-376, Verona.
- Vos, J. de, Mol, D. u. Reumer, J. W. F. 1995: Early Pleistocene Cervidae (Mammalia, Artiodactyla) from the Oosterschelde (the Netherlands), with a revision of the cervid genus *Eucladoceros* Falconer, 1868. *Deinsea* 2, 95-121, Rotterdam.
- 1999: Fossils from the North Sea and dredging pits in the Netherlands. In: Reumer, J. W. F. u. Vos, J. de (Hrsg.): Official Conference Papers, Volume of Abstracts, Excursion Guide, 2nd International Mammoth Conference, 200 Years of Mammoth Research, May 16-20, 1999, Natuurmuseum Rotterdam, The Netherlands, 100-104, Natuurmuseum Rotterdam; Rotterdam (als Manuskript gedruckt).
- Walter, H. u. Breckle, S.-W. 1986: Ökologie der Erde. Band 3: Spezielle Ökologie der Gemäßigten und Arktischen Zonen Euro-Nordasiens. *Zonobiom VI-LX*. IX + 587 S., Fischer; Stuttgart.
- Weigelt, J. 1927: Rezente Wirbeltierleichen und ihre paläobiologische Bedeutung. 227 S., Weg; Leipzig.
- Wiegank, F. 1997: Paläomagnetische Charakteristik des Unterpleistozäns von Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 1. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 1, 63-69, Mainz.
- Wolsan, M. 1990: Lower Pleistocene Carnivores of Poland. *Quartärpaläontologie* 8, 277-280, Berlin.
- 1993: Évolution des Carnivores quaternaires en Europe centrale dans leur contexte stratigraphique et paléoclimatique. *L'Anthropologie* 97, 2/3, 203-222, Paris.
- 2001: Remains of *Meles hollitzeri* (Carnivora, Mustelidae) from the Lower Pleistocene site of Untermaßfeld. In: Kahlke, R.-D. (Hrsg.): Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 2. Röm.-Germ. Zentralmus., Monogr. 40, 2, 659-671, Mainz.
- Zagwijn, W. H. u. Jong, J. de 1984: Die Interglaziale von Bavel und Leerdam und ihre stratigraphische Stellung im niederländischen Früh-Pleistozän. *Meded. Rijks Geol. Dienst* 37, 3, S. J. Dijkstra Memorial Vol., 155-169, Haarlem.
- Zapfe, H. in diesem Band: Zähne von *Macaca* aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld.
- Zeissler, H. 1981: Schnecken und Muscheln in und um Weimar. Eine Molluskenfauna des Gebietes Weimar. *Weimarer Schr. Heimatgesch. Naturkd.* 44, 1-111, Weimar.
- Zylkibaev, K. Z. 1975: *Drevnie slony Kazahstana*. 130 S., Nauka; Alma-Ata (russisch).

TAFELN 132-151



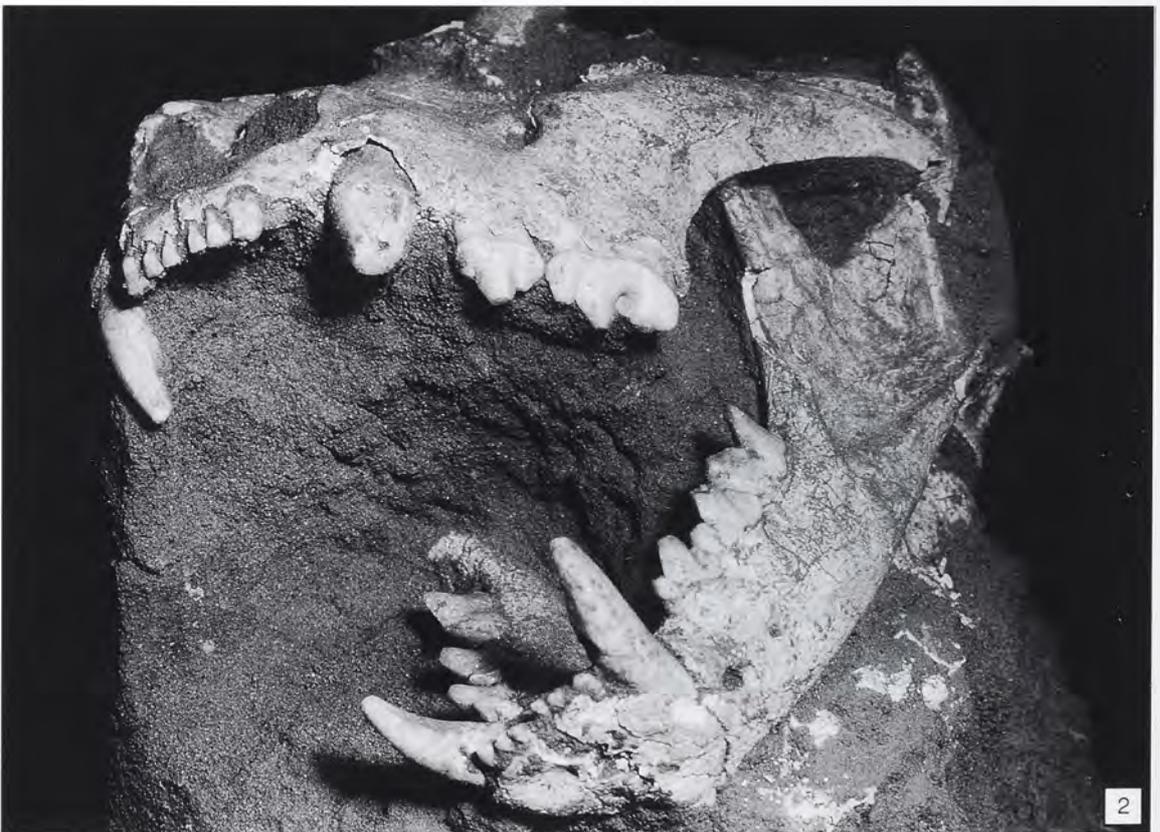
Panthera onca gombaszoegensis (Kretzoi, 1938), Untermaßfeld. Oberkieferfragment IQW 1984/20268 (Mei. 19788). – 1 Norma basilaris. – 2 Norma lateralis. – M = ca. 1:1.



Panthera onca gombaszoegensis (Kretzoi, 1938), Untermaßfeld. Mandibelfragment sin. IQW 1983/19169 (Mei. 18689). – 1 buccal.
2 lingual. – 3 occlusal. – M = ca. 1:1.



Panthera onca gombaszoegensis (Kretzoi, 1938), Untermaßfeld. – 1 Mandibelfragment sin. IQW 1992/24137 (Mei. 23666).
2, 3 Mandibelfragment dex. IQW 1995/25343 (Mei. 24872); 2 buccal, 3 lingual. – M = ca. 1:1.



Acinonyx pardinensis pleistocaenicus (Zdansky, 1925), Untermaßfeld. – 1 Calvarium IQW 1980/16350 (Mei. 15861), Norma basilaris. – 2 Cranium IQW 1980/16350 (Mei. 15861), IQW 1980/15503 (Mei. 15015), IQW 1980/15504 (Mei. 15016), im Bergungszustand. – 1 M = ca. 2:3.



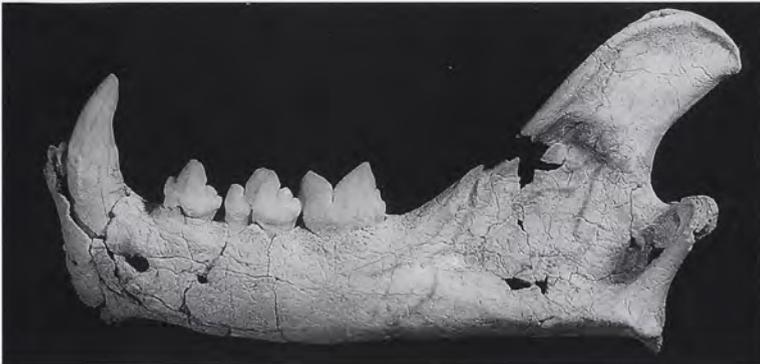
1



2



3



4



5



6

Acinonyx pardinensis pleistocaenicus (Zdansky, 1925), Untermaßfeld. – 1-3 Mandibelast dex. IQW 1980/15503 (Mei. 15015); 1 buccal, 2 lingual, 3 occlusal. – 4-6 Mandibelast sin. IQW 1980/15504 (Mei. 15016); 4 buccal, 5 lingual, 6 occlusal. M = ca. 1:2.



Acinonyx pardinensis pleistocaenicus (Zdansky, 1925), Untermaßfeld. – 1-2 Femur dex. IQW 1980/15643 (Mei. 15160); 1 posterior, 2 anterior. – 3-4 Tibia dex. IQW 1980/15874 (Mei. 15385) + IQW 1980/15875 (Mei. 15386); 3 anterior, 4 intern.
M = ca. 1:2.



1



2



3



4

Acinonyx pardinensis pleistocaenicus (Zdansky, 1925), Untermaßfeld. – 1 Phalanx 1 + 2 + 3 (Fragment), Dig. III der rechten Hinterpfote IQW 1980/15670 (Mei. 15182) + IQW 1980/15671 (Mei. 15183) + IQW 1980/15678 (Mei. 15190).
Lynx issiodorensis (Croizet et Jobert, 1828) ssp. ex aff. *spelaeus* (Boule, 1906), Untermaßfeld. – 2-4 Humerus dex. IQW 1996/25714 (Mei. 25243); 2 anterior, 3 intern, 4 posterior. – M = ca. 1:1.



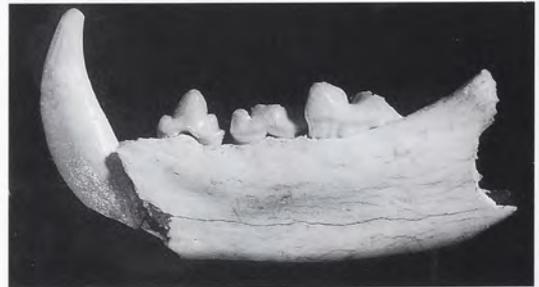
1



2



3



4



5

Lynx issiodorensis (Croizet et Jobert, 1828) ssp. ex aff. *spelaeus* (Boule, 1906), Untermaßfeld. – 1-2 Mandibel IQW 1994/24691 (Mei. 24220); 1 occlusal, 2 Mandibelast sin. buccal. – 3-5 Mandibelfragment dex. IQW 1980/16573 (Mei. 16094); 3 buccal, 4 lingual, 5 occlusal. – M = ca. 1:1.



Puma pardoides (Owen, 1846), Untermaßfeld. – 1-2 Humerusfragment dex. IQW 1996/25719 (Mei. 25248); 1 anterior, 2 posterior. – 3-5 Ulna dex. IQW 1995/25335 (Mei. 24864); 3 extern, 4 anterior, 5 intern. – 6-7 Femur sin. IQW 1996/25711 (Mei. 25240); 6 anterior, 7 posterior. – 8-9 Tibia sin. IQW 1996/25713 (Mei. 25242); 8 anterior, 9 posterior. – M = ca. 1:2.



1



2



3



4



5



6

Puma pardoides (Owen, 1846), Untermaßfeld. – 1-3 Mandibelfragment dex. IQW 1983/18556 (Mei. 18376); 1 buccal, 2 lingual, 3 occlusal.

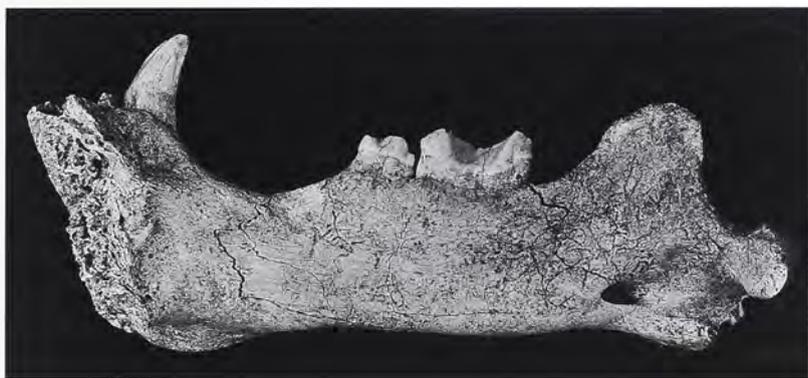
Megantereon cultridens adroveri Pons-Moyá, 1987, Untermaßfeld. – 4-6 Oberkieferfragment sin. IQW 1992/24037 (Mei. 23560); 4 lingual, 5 buccal/Norma lateralis, 6 occlusal/Norma basilaris. – M = ca. 1:1.



3



1



2



6



4



5

Homotherium crenatidens (Weithofer, 1889), Untermaßfeld. – 1-3 Mandibel dex. IQW 1993/24372 (Mei. 23901); 1 buccal, 2 lingual, 3 occlusal. – 4-6 Mandibel sin. IQW 1997/25986 (Mei. 25514); 4 buccal, 5 lingual, 6 occlusal. – M = ca. 1:2.



Homotherium crenatidens (Weithofer, 1889), Untermaßfeld. – 1-2 C^{max} . dex. IQW 1984/19977 (Mei. 19497); 1 lingual, 2 buccal. – 3-5 I^3 sin. IQW 1993/24370 (Mei. 23899); 3 lateral, 4 lingual, 5 medial. – 6-7 M_1 dex. IQW 1988/22597 (Mei. 22116); 6 buccal, 7 lingual. – 8 M_1 sin. IQW 1988/22595 (Mei. 22114), buccal. – M = ca. 1:1.



Castor fiber Linnaeus, 1758, Untermaßfeld. – 1-3 Mandibula-Fragment dex. mit I_{inf} - M_3 , IQW 1980/16190 (Mei. 15701), von dorsal, buccal, lingual. – M = ca. 1:1. I_{inf} - M_3 , IQW 1980/16190 (Mei. 15701), von dorsal, buccal, lingual. – M = ca. 1:1. – 4-6 Mandibula-Fragment sin. mit



Castor fiber Linnaeus, 1758, Untermaßfeld. - 1, 8, 9 P⁴ sin. IQW 1988/22462 (Mei. 21981), von occlusal, buccal, lingual. - 2, 10, 11 M^{1/2} sin. IQW 1999/26580 (Mei. 26109), von occlusal, buccal, lingual. - 3, 12, 13 M³ dex. IQW 1980/16192 (Mei. 15703), von occlusal, buccal, lingual. - 4, 14, 15 P₄ sin. IQW 1988/22463 (Mei. 21982), von occlusal, buccal, lingual. - 5, 16, 17 M³ dex. IQW 1999/26581 (Mei. 26110), von occlusal, buccal, lingual.

Trogontherium cuvieri Fischer von Waldheim, 1809, Untermaßfeld. - 6, 20, 21 P₄ sin. IQW 1982/18014 (Mei. 17534), von occlusal, buccal, lingual. - 7, 22, 23 M³ dex. IQW 1985/20359 (Mei. 19879), von occlusal, buccal, lingual.

Hystrix sp., Untermaßfeld. - 18, 19 I_{inf} dex. IQW 1984/20221 (Mei 19741), von buccal, lingual. - 1-7 M = ca. 2:1; 8-23 M=1:1.



1



2



3



4



5



6



10



7



8



9



11



12



13



14

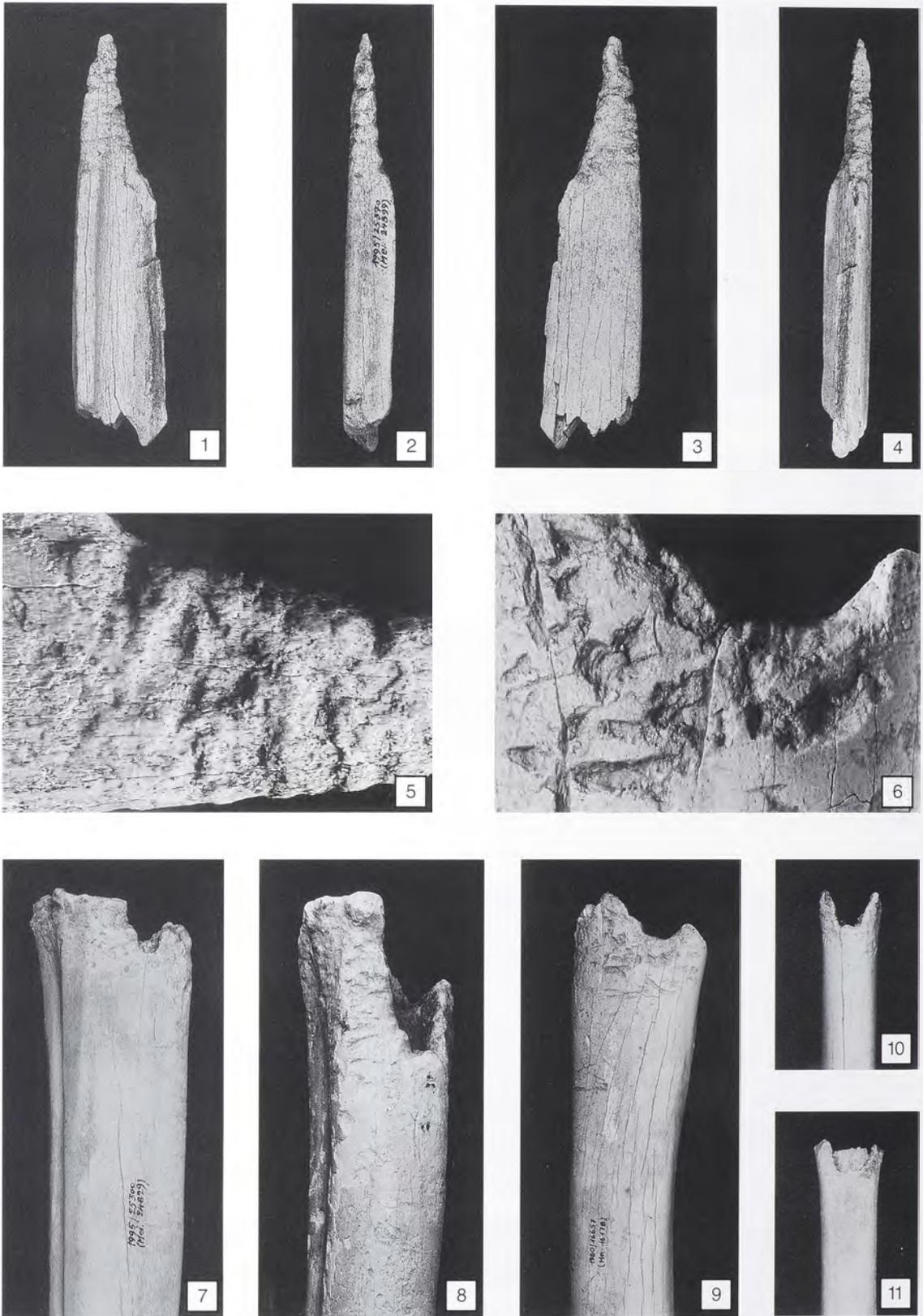


15



16

Macaca sylvanus Linnaeus ssp. indet., Untermaßfeld. – 1-2 C inf. dex. ♂ IQW 1980/16566 (Mei. 16087)b, von labial, lingual. – 3-4 I₁ dex. ♂ ? IQW 1980/16566 (Mei. 16087)a, von labial, distal. – 5-7 P₄ dex. ♀ IQW 1980/16566 (Mei. 16087)c, von lingual, buccal, occlusal. – 8-10 M₁ dex. ♀ IQW 1980/16566 (Mei. 16087)d, von lingual, buccal, occlusal. – 11-13 M₃ dex. ♀ IQW 1980/16566 (Mei. 16087)e, von lingual, buccal, occlusal. – 14-16 M₃ dex. ♂ IQW 1984/20021 (Mei. 16541), von lingual, buccal, occlusal. – M = ca. 2:1.



1-4 *Eucladoceros giulii*, Untermaßfeld. Metatarsus dex. (Diaphysenrest) IQW 1995/25 370 (Mei. 24 899) mit Spitze einer durch Osteophagie geformten Gabel, von medial, caudal, lateral, cranial. – 5 *Eucladoceros giulii*, Untermaßfeld. Metatarsus dex. (Diaphysenrest) IQW 1995/25 370 (Mei. 24 899) mit Spitze einer durch Osteophagie geformten Gabel, Detailaufnahme, von lateral. – 6 *Eucladoceros giulii*, Untermaßfeld. Radius sin. IQW 1980/16 657 (Mei. 16 178) mit Fraßspuren von Carnivoren (proximal), Detailaufnahme von cranial. – 7 *Eucladoceros giulii*, Untermaßfeld. Metatarsus sin. IQW 1995/25 300 (Mei. 24 829) mit Fraßspuren von Carnivoren (proximal), von lateral. – 8 *Bison menneri*, Untermaßfeld. Metatarsus sin. IQW 1995/25 379 (Mei. 24 908) mit Fraßspuren von Carnivoren (proximal), von lateral. – 9 *Eucladoceros giulii*, Untermaßfeld. Radius sin. IQW 1980/16 657 (Mei. 16 178) mit Fraßspuren von Carnivoren (proximal), von cranial. – 10 *Cervus* s. l. *nestii vallonnetensis*, Untermaßfeld. Metacarpus dex. IQW 1995/25 058 (Mei. 24 587) mit Fraßspuren von Carnivoren (distal), von cranial. – 11 *Cervus* s. l. *nestii vallonnetensis*, Untermaßfeld. Metacarpus sin. IQW 1995/25 303 (Mei. 24 832) mit Fraßspuren von Carnivoren (distal), von caudal. – 1-4, 7-11 M = ca. 1:2; 5-6 M = ca. 2:1.



1



2



3



4

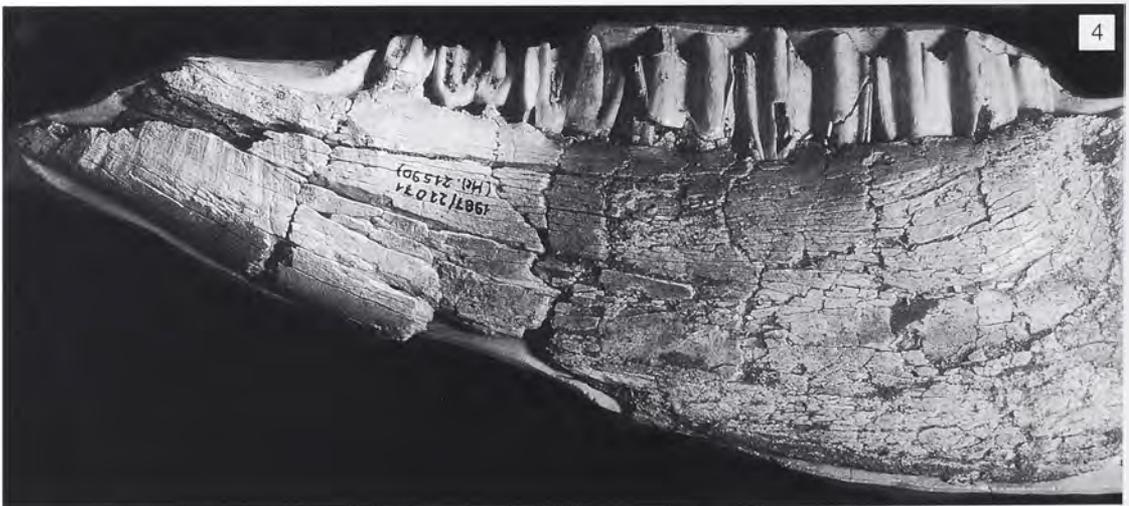


5

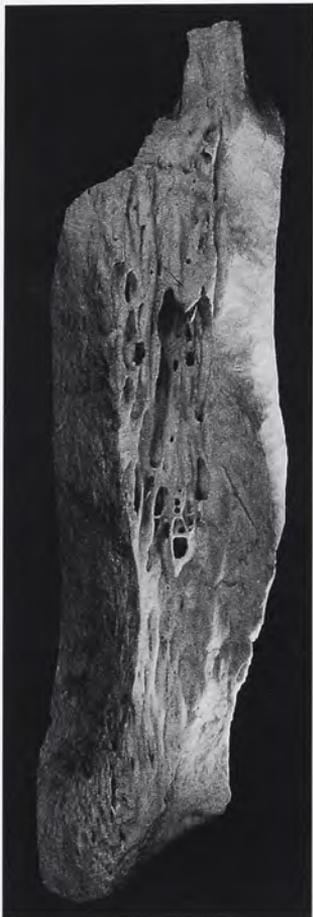


6

Benagte Geweihfragmente von *Cervus s. l. nestii vallonnetensis* de Lumley, Kahlke, Moigne et Moulle, 1988, Untermaßfeld. – 1-2 Distales Fragment IQW 1985/20843 (Mei. 20362). – 3-4 Fragment IQW 1986/21306 (Mei. 20825). – 5 Fragment IQW 1992/24063 (Mei. 23592). – 6 Fragment IQW 1986/21416 (Mei. 20935). – 1, 2, 5, 6 M = ca. 1:1; 3-4 M = ca. 1:2.



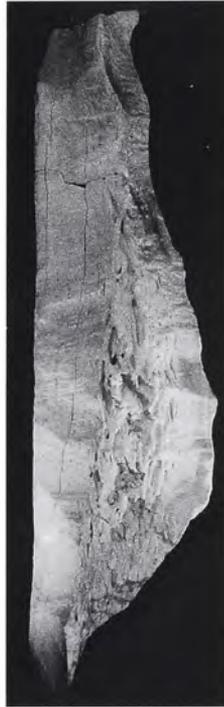
Benagte Knochenfragmente, Untermaßfeld. – 1 *Bison menneri* Sher, 1997, distales Humerusfragment dex. IQW 1984/20217 (Mei. 19737), von dorsal. – 2 *Stephanorhinus etruscus* (Falconer, 1859), distales Humerusfragment sin. IQW 1987/22118 (Mei. 21637), von dorsal. – 3 *Stephanorhinus etruscus* (Falconer, 1859), Pelvisfragment sin. IQW 1987/21961 (Mei. 21480), von medial. – 4 *Bison menneri* Sher, 1997, Mandibelfragment sin. IQW 1987/22071 (Mei. 21590), von buccal. – M = ca. 1:2.



1



2



3



4



5



6



7

Benagte Knochenfragmente von *Bison menneri* Sher, 1997, Untermaßfeld. – 1-2 Tibiafragment IQW 1994/24714 (Mei. 24243), von dorsal. – 3-4 Tibiafragment IQW 1994/24715 (Mei. 24244), von palmar. – 5 Tibiafragment sin. IQW 1985/20356 (Mei. 19876), von dorsal. – 6-7 Tibiafragment dex. IQW 1984/20086 (Mei. 19606), von dorsal. – 1-4 M = ca. 1:1; 5-7 M = ca. 1:2.



1



2



3



4

Benagte Knochenfragmente von *Bison menneri* Sher, 1997, Untermaßfeld. – 1-2 Proximales Metacarpusfragment sin. IQW 1984/20071 (Mei. 19591), von dorsal, palmar. – 3 Proximales Metacarpusfragment dex. IQW 1984/20084 (Mei. 19604), von palmar. – 4 Distales Metacarpusfragment dex. IQW 1984/20084 (Mei. 19604), von palmar. – M = ca. 1:2.

ANSCHRIFTEN DER AUTOREN

Dipl.-Biol. B. Cramer
Abteilung Ältere Urgeschichte
und Quartärökologie/Archäozoologie
Institut für Ur- und Frühgeschichte und
Archäologie des Mittelalters
Eberhard-Karls-Universität Tübingen
Eugenstraße 40
72072 Tübingen

Prof. Dr. H. Hemmer
Institut für Zoologie
Johannes-Gutenberg-Universität Mainz
Saarstraße 21
55099 Mainz

Dr. habil. R.-D. Kahlke
Forschungsstation für Quartärpaläontologie
der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft
Steubenstraße 19a
99423 Weimar

Dr. L. Maul
Forschungsstation für Quartärpaläontologie
der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft
Steubenstraße 19a
99423 Weimar

Dr. E. Stephan
Archäologische Denkmalpflege
Osteologie
Landesdenkmalamt Baden-Württemberg
Arbeitsstelle Konstanz
Stromeyersdorfstraße 3
78467 Konstanz

Prof. Dr. Dr. H.-P. Uerpmann
Abteilung Ältere Urgeschichte und
Quartärökologie/Archäozoologie
Institut für Ur- und Frühgeschichte
und Archäologie des Mittelalters
Eberhard-Karls-Universität Tübingen
Eugenstraße 40
72072 Tübingen

Prof. Dr. H. Zapfe (†)
ehem. Wien

LEGENDE ZU DEN ANLAGEN I-XV

zu R.-D. Kahlke, Die unterpleistozäne Komplexfundstelle Untermaßfeld – Zusammenfassung des Kenntnisstandes . . .
In: R.-D. Kahlke, Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 3.
Röm.-Germ. Zentralmus. Mainz, Monogr. 40,3 (2001), S. 931 ff.

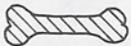


Funde mit unvollständiger Dokumentation (vgl. Abschn. 4. 1. u. Fußn. 6, S. 947 ff.)

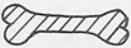


Tiefenlage der Funde bezogen auf 0-Niveau der Fundstelle (= 1,0m über Hauptplanum):

< 1,5-1,0m über 0



< 1,0-0,5m über 0



< 0,5-0,0m über 0



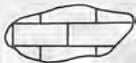
> 0,0-0,5m unter 0



> 0,5-1,0m unter 0



> 1,0m unter 0



Großgeröll (aus Leitbank des Unteren Muschelkalks)

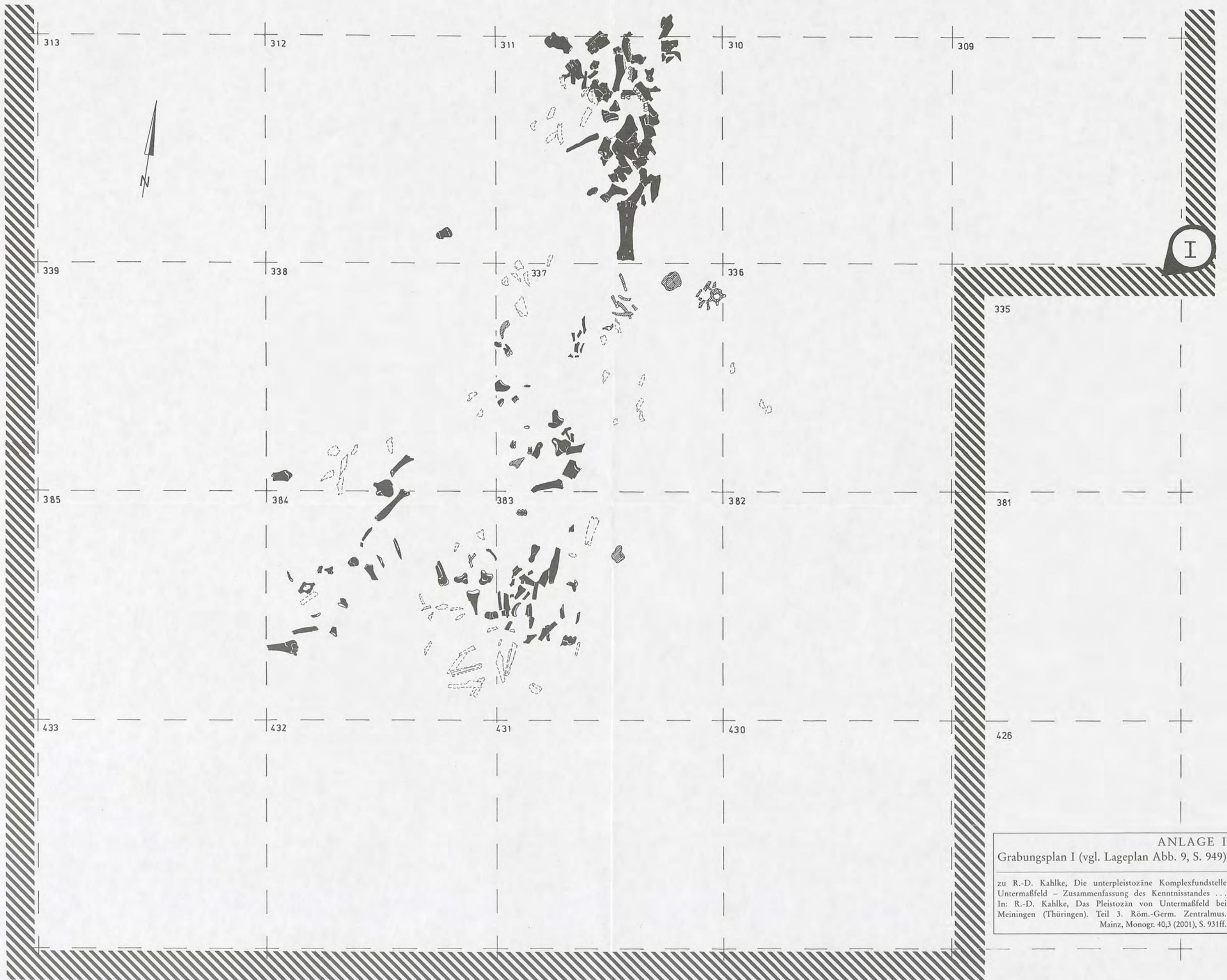


325

Nummer des Planquadrats (je 1 m²)

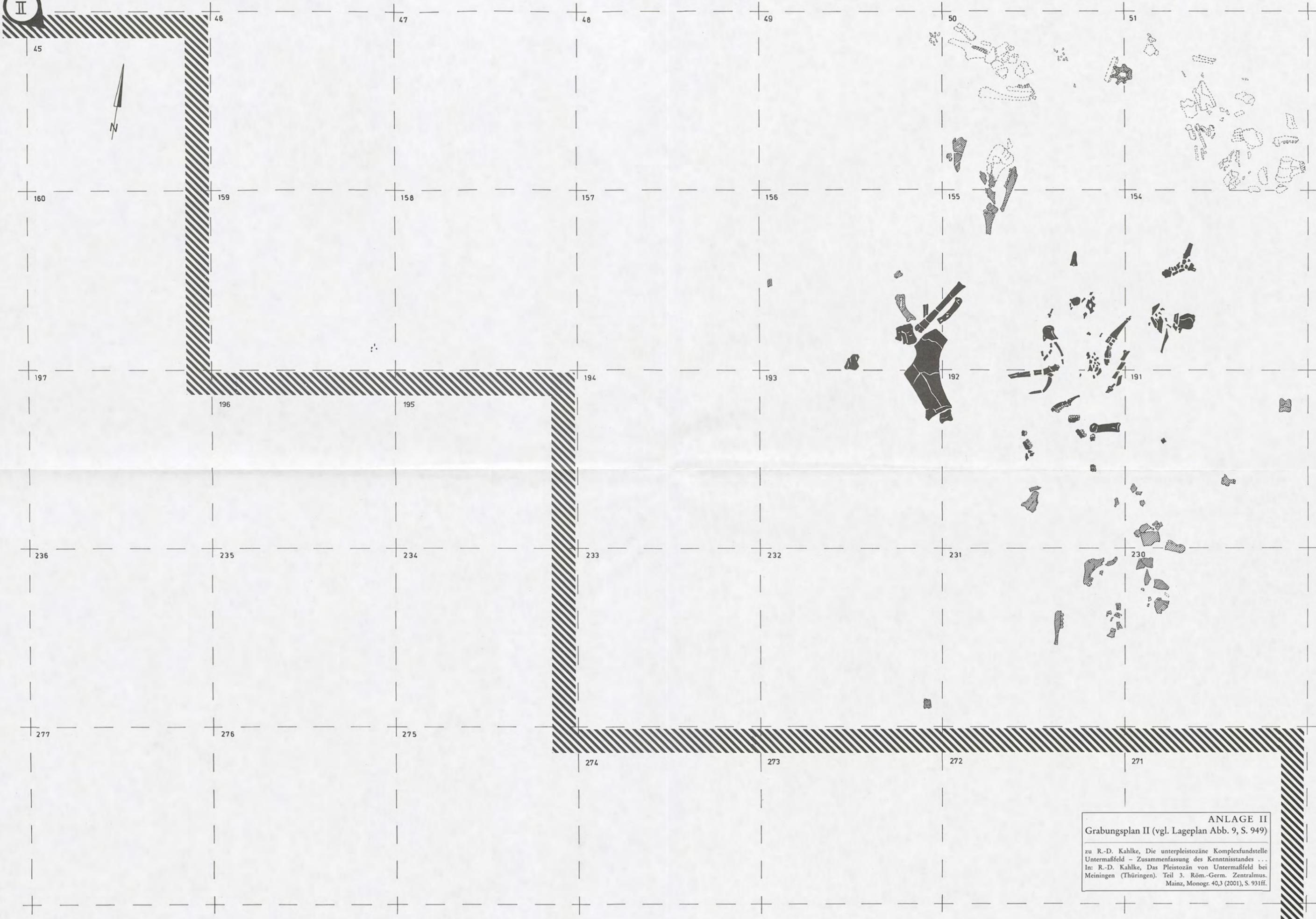


äußere Begrenzung der abgegrabenen Fläche (Stand Dezember 1995)



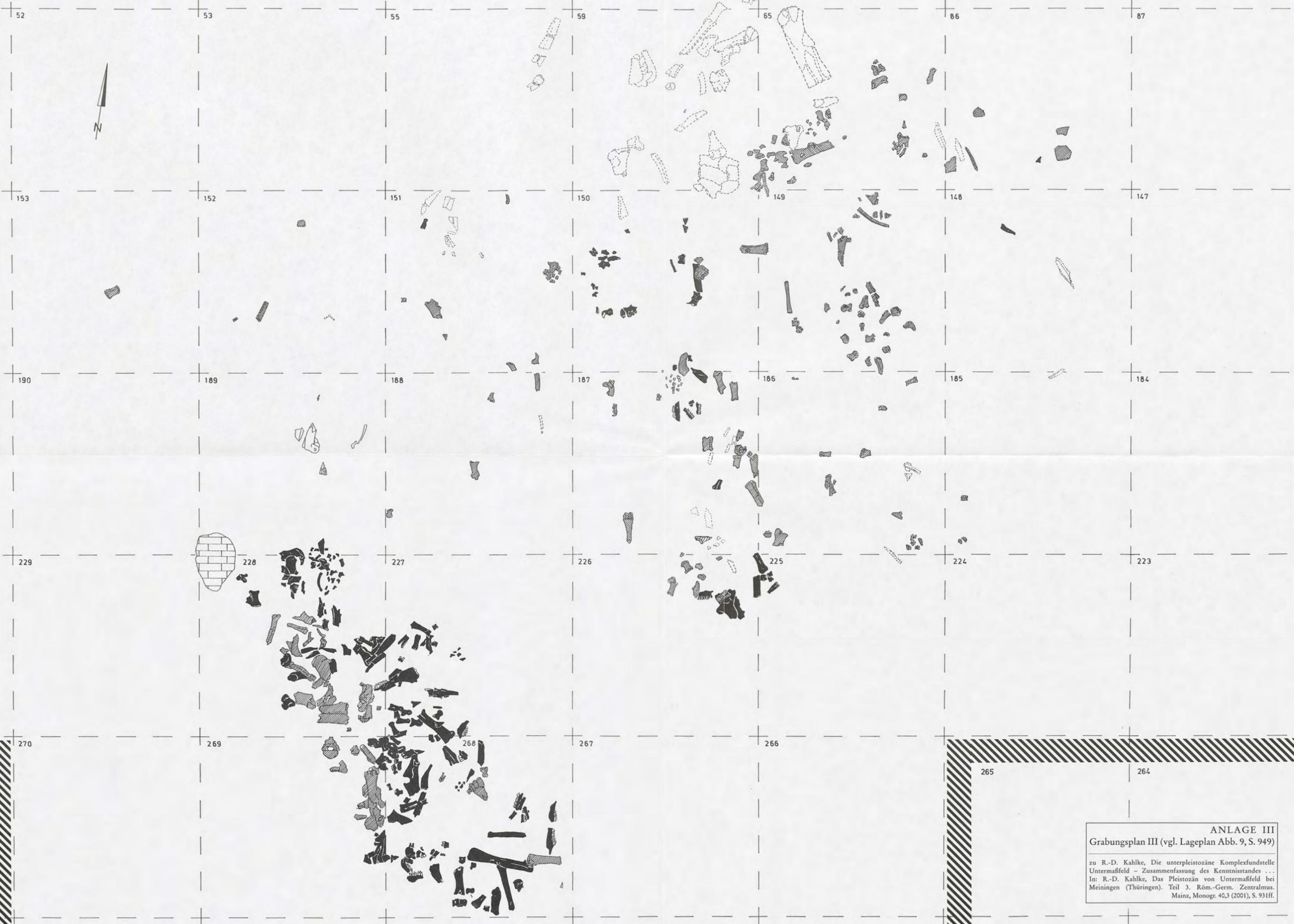
ANLAGE I
 Grabungsplan I (vgl. Lageplan Abb. 9, S. 949)

zu R.-D. Kahlke, Die unterpleistozäne Komplexfundstelle
 Untermaßfeld – Zusammenfassung des Kenntnisstandes ...
 In: R.-D. Kahlke, Das Pleistozän von Untermaßfeld bei
 Meiningen (Thüringen). Teil 3. Röm.-Germ. Zentralmus.
 Mainz, Monogr. 40,3 (2001), S. 931ff.



ANLAGE II
 Grabungsplan II (vgl. Lageplan Abb. 9, S. 949)

zu R.-D. Kahlke, Die unterpleistozäne Komplexfundstelle
 Untermaßfeld – Zusammenfassung des Kenntnisstandes ...
 In: R.-D. Kahlke, Das Pleistozän von Untermaßfeld bei
 Meiningen (Thüringen). Teil 3. Röm.-Germ. Zentralmus.
 Mainz, Monogr. 40,3 (2001), S. 931ff.



ANLAGE III
 Grabungsplan III (vgl. Lageplan Abb. 9, S. 949)

zu R.-D. Kahlke, Die unterpleistozäne Komplexfundstelle Untermaßfeld – Zusammenfassung des Kenntnisstandes ...
 In: R.-D. Kahlke, Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 3. Röm.-Germ. Zentralmus. Mainz, Monogr. 40,3 (2001), S. 931ff.



608 607

606

605

604

620

638

626

625

624

623

622

621

639

30

27

26

646

644

642

640

31

28

25

647

645

643

641

32

29

24

23

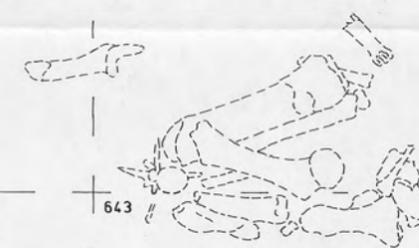
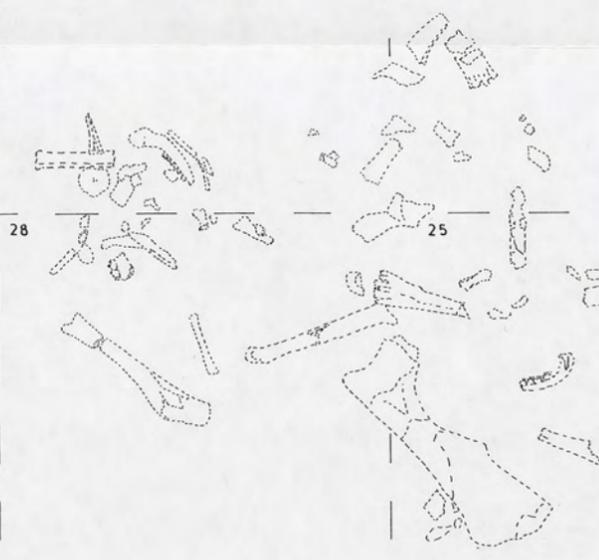
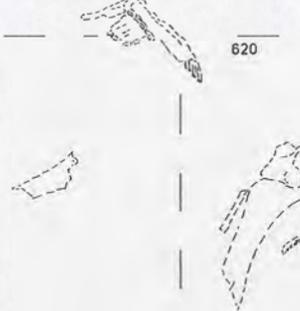
22

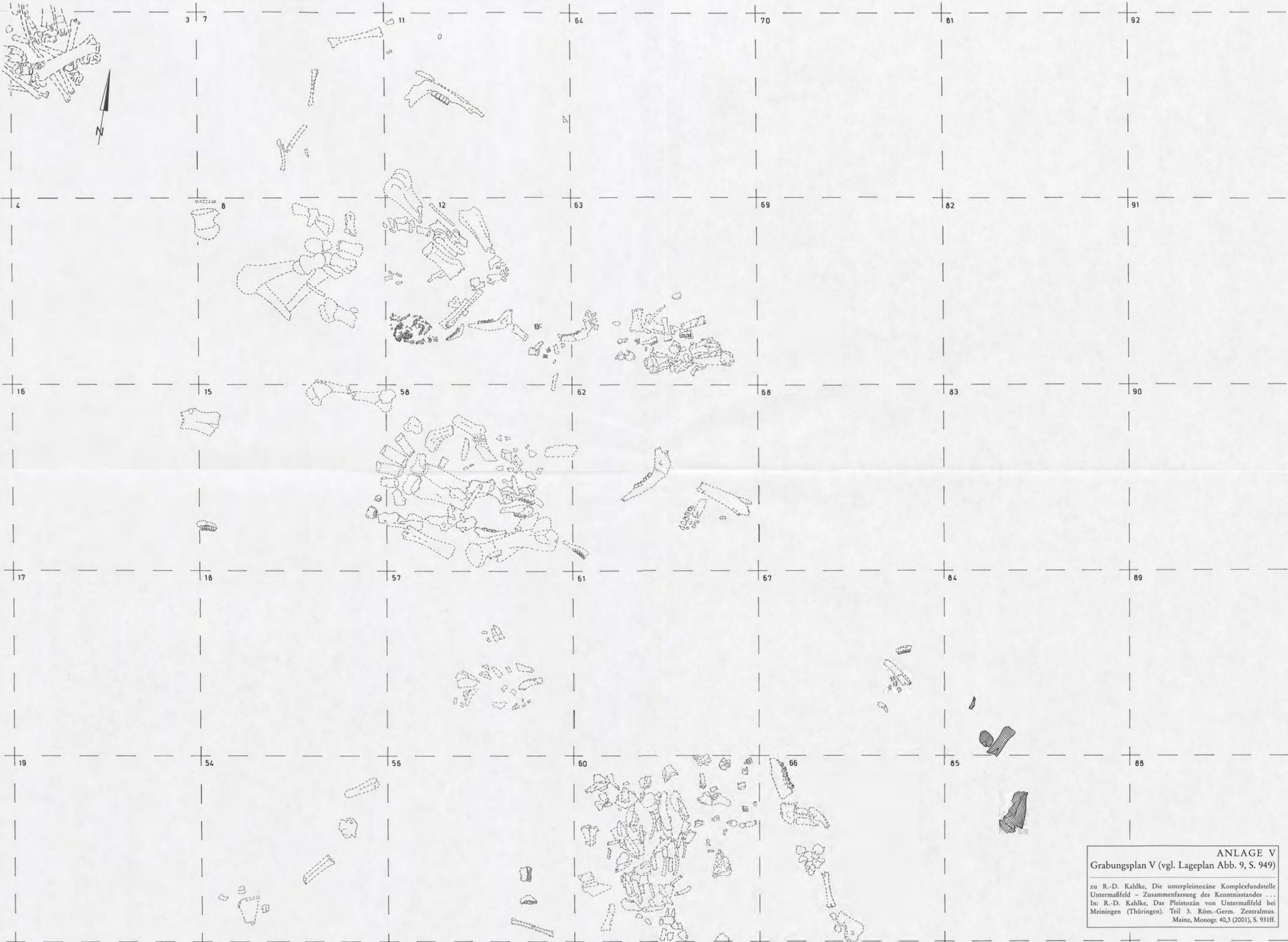
21

20

ANLAGE IV
 Grabungsplan IV (vgl. Lageplan Abb. 9, S. 949)

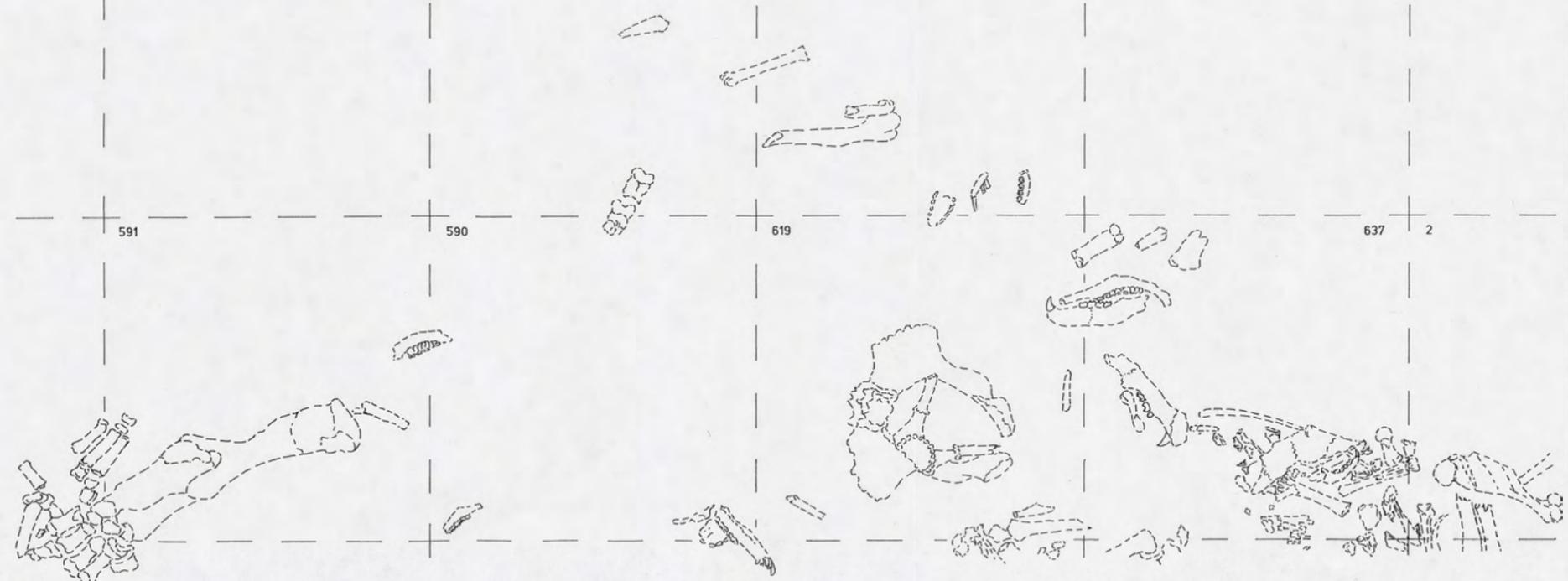
zu R.-D. Kahlke, Die unterpleistozäne Komplexfundstelle
 Untermaßfeld - Zusammenfassung des Kenntnisstandes ...
 In: R.-D. Kahlke, Das Pleistozän von Untermaßfeld bei
 Meiningen (Thüringen). Teil 3. Röm.-Germ. Zentralmus.
 Mainz, Monogr. 40,3 (2001), S. 931ff.





ANLAGE V
 Grabungsplan V (vgl. Lageplan Abb. 9, S. 949)

zu R.-D. Kahlke, Die unterpleistozäne Komplexfundstelle Untermaßfeld – Zusammenfassung des Kenntnisstandes ...
 In: R.-D. Kahlke, Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 3. Röm.-Germ. Zentralmus. Mainz, Monogr. 40,3 (2001), S. 931ff.



ANLAGE VI
 Grabungsplan VI (vgl. Lageplan Abb. 9, S. 949)

zu R.-D. Kahlke, Die unterpleistozäne Komplexfundstelle
 Untermaßfeld - Zusammenfassung des Kenntnisstandes ...
 In: R.-D. Kahlke, Das Pleistozän von Untermaßfeld bei
 Meiningen (Thüringen). Teil 3. Röm.-Germ. Zentralmus.
 Mainz, Monogr. 40,3 (2001), S. 931ff.



116 | 115

127

129

130

117

114

126

128

98

118

113

75

76

97

119

112

74

77

96

120

111

73

78

95

9

13

72

79

94

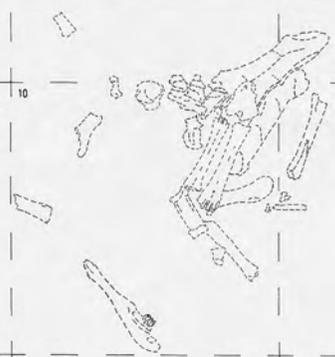
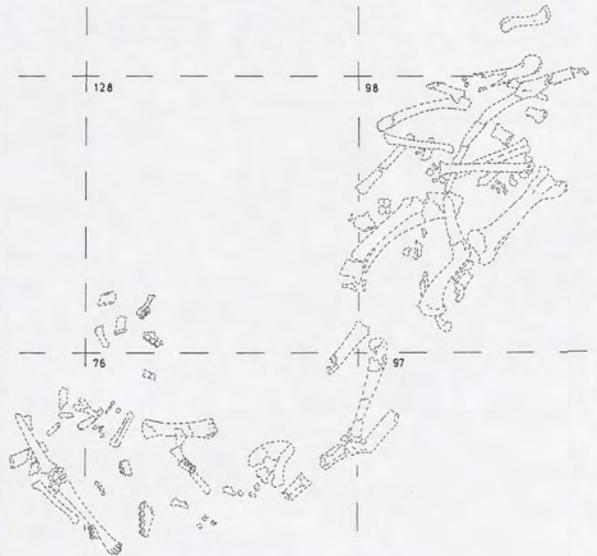
10

14

71

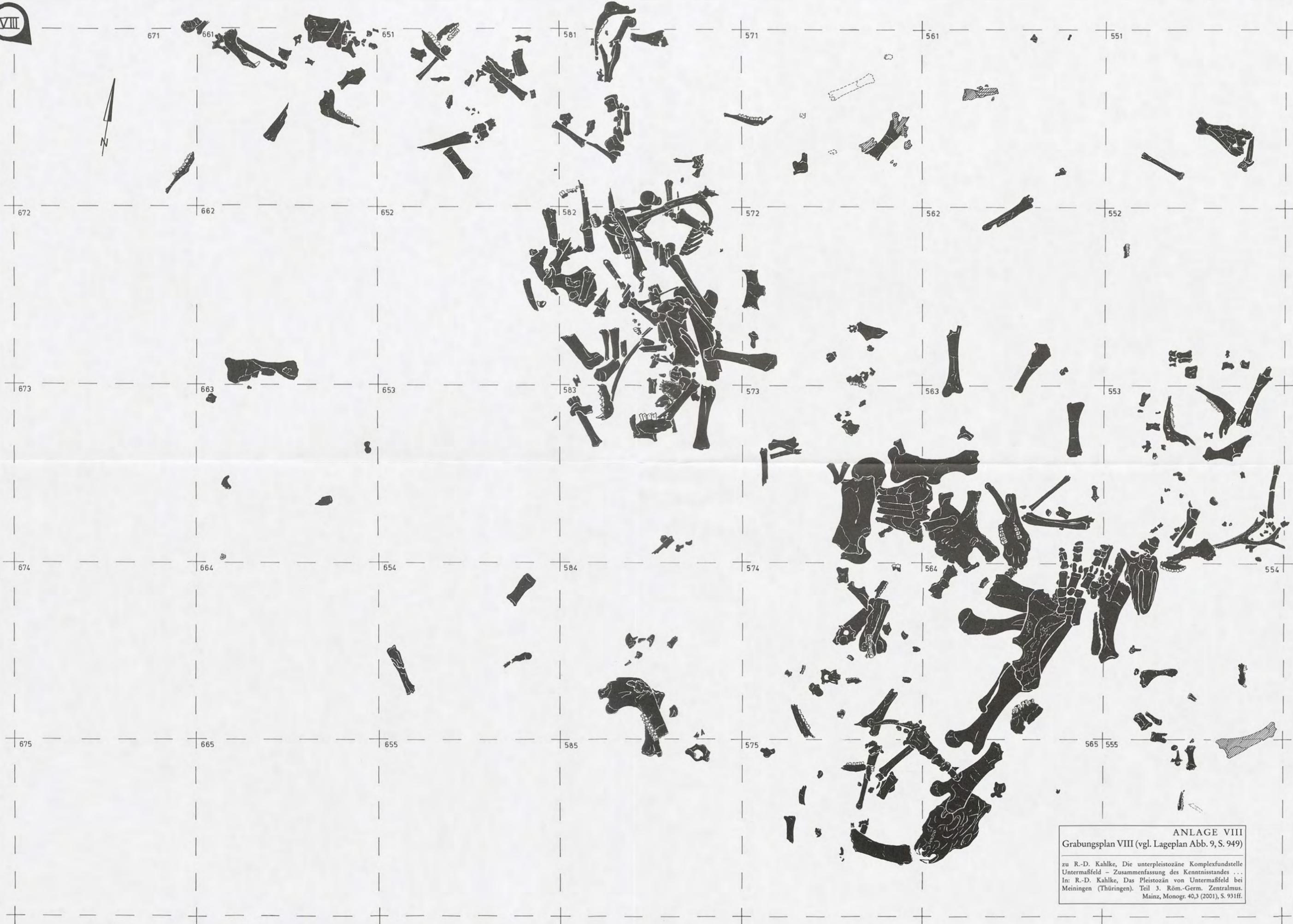
80

93



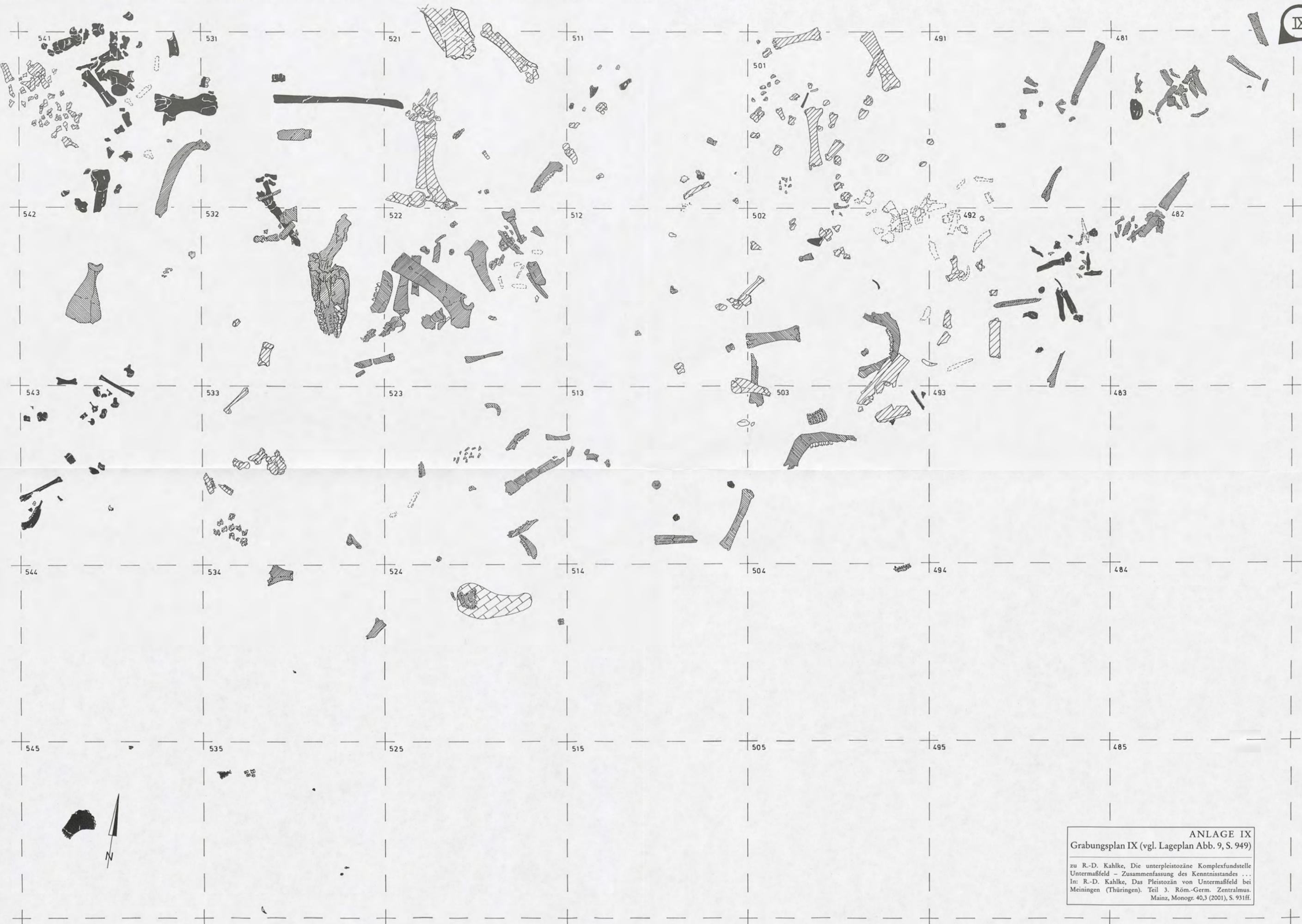
ANLAGE VII
Grabungsplan VII (vgl. Lageplan Abb. 9, S. 949)

zu R.-D. Kahle, Die unterpleistozäne Komplexfundstelle
Untermäßfeld - Zusammenfassung des Kenntnisstandes ...
In: R.-D. Kahle, Das Pleistozän von Untermäßfeld bei
Meiningen (Thüringen). Teil 3. Röm.-Germ. Zentralmus.
Mainz, Monogr. 40,3 (2001), S. 931ff.



ANLAGE VIII
 Grabungsplan VIII (vgl. Lageplan Abb. 9, S. 949)

zu R.-D. Kahlke, Die unterpleistozäne Komplexfundstelle
 Untermaßfeld - Zusammenfassung des Kenntnisstandes ...
 In: R.-D. Kahlke, Das Pleistozän von Untermaßfeld bei
 Meiningen (Thüringen). Teil 3. Röm.-Germ. Zentralmus.
 Mainz, Monogr. 40,3 (2001), S. 931ff.



ANLAGE IX
 Grabungsplan IX (vgl. Lageplan Abb. 9, S. 949)
 zu R.-D. Kahlke, Die unterpleistozäne Komplexfundstelle
 Untermaßfeld – Zusammenfassung des Kenntnisstandes ...
 In: R.-D. Kahlke, Das Pleistozän von Untermaßfeld bei
 Meiningen (Thüringen). Teil 3. Röm.-Germ. Zentralmus.
 Mainz, Monogr. 40,3 (2001), S. 931ff.

892 853 816 761 748

893 854 817 782 749

894 855 818 783 750

895 856 819 784 751

896 857 820 785 752

897 858 821 786 753

898 859 822 787 754

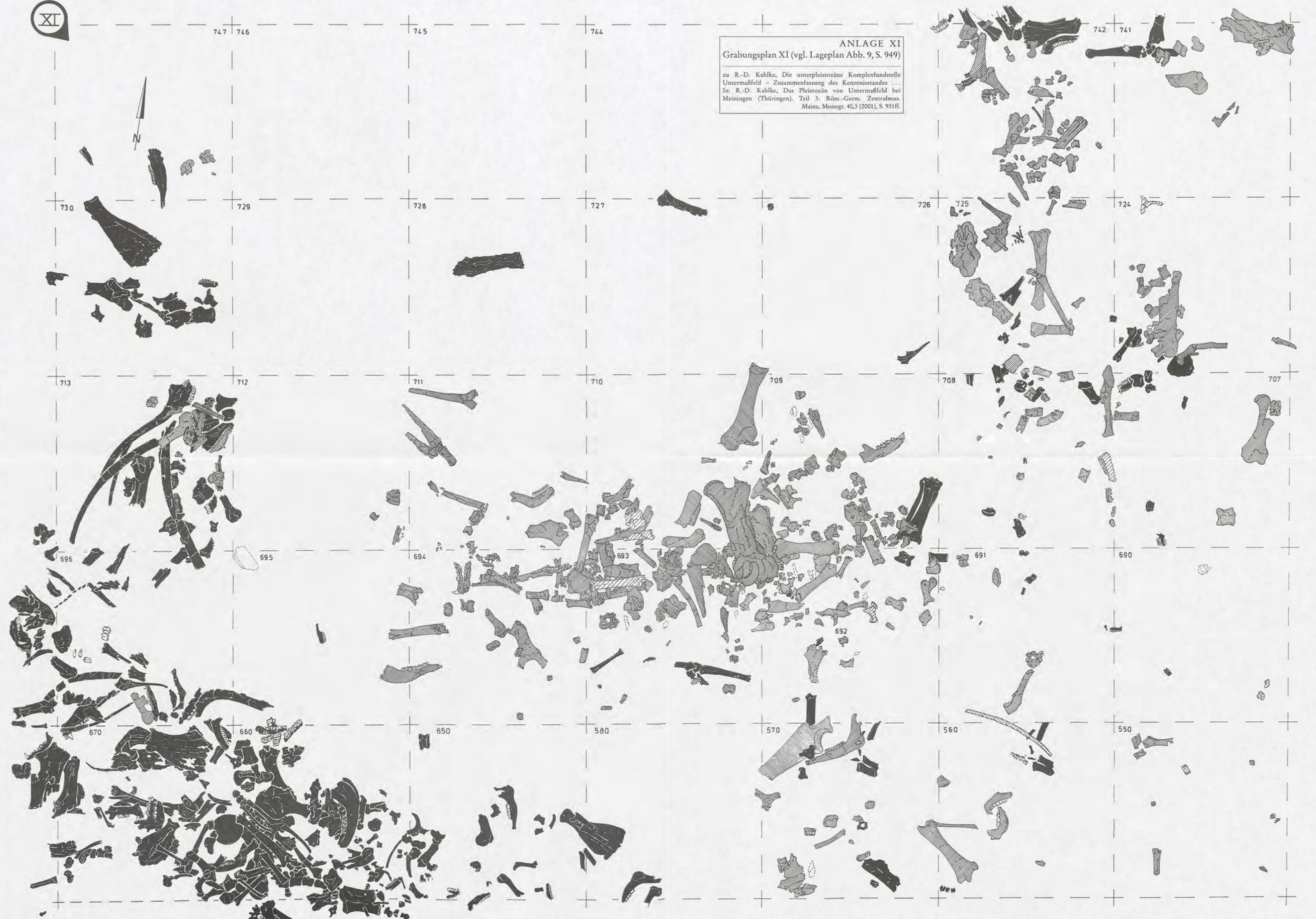


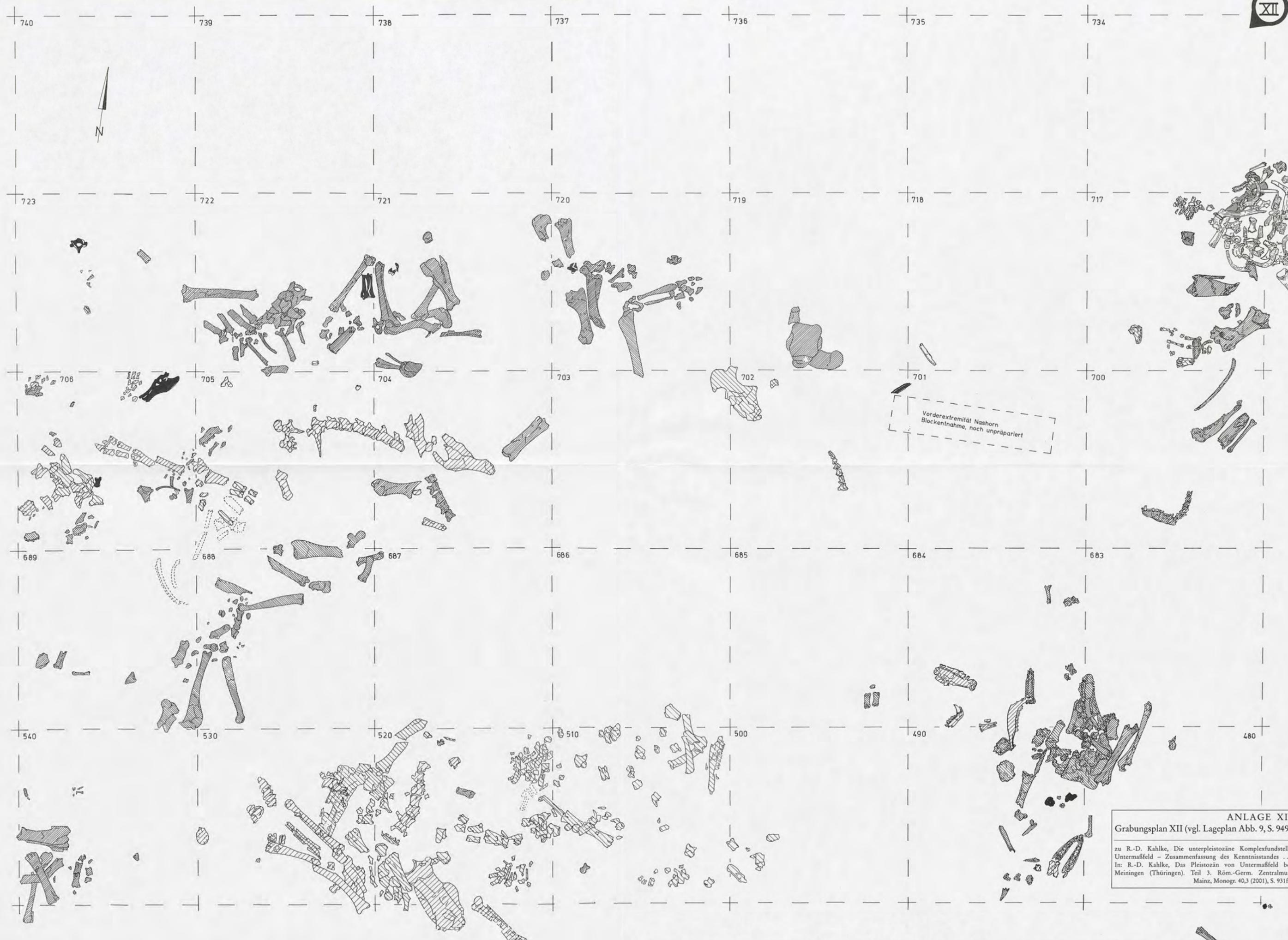
ANLAGE X
 Grabungsplan X (vgl. Lageplan Abb. 9, S. 949)

zu R.-D. Kahle, Die unterpleistozäne Komplexfundstelle
 Untermaßfeld - Zusammenfassung des Kenntnisstandes ...
 In: R.-D. Kahle, Das Pleistozän von Untermaßfeld bei
 Meiningen (Thüringen). Teil 3. Röm.-Germ. Zentralmus.
 Mainz, Monogr. 40,3 (2001), S. 931ff.

ANLAGE XI
Grabungsplan XI (vgl. Lageplan Abb. 9, S. 949)

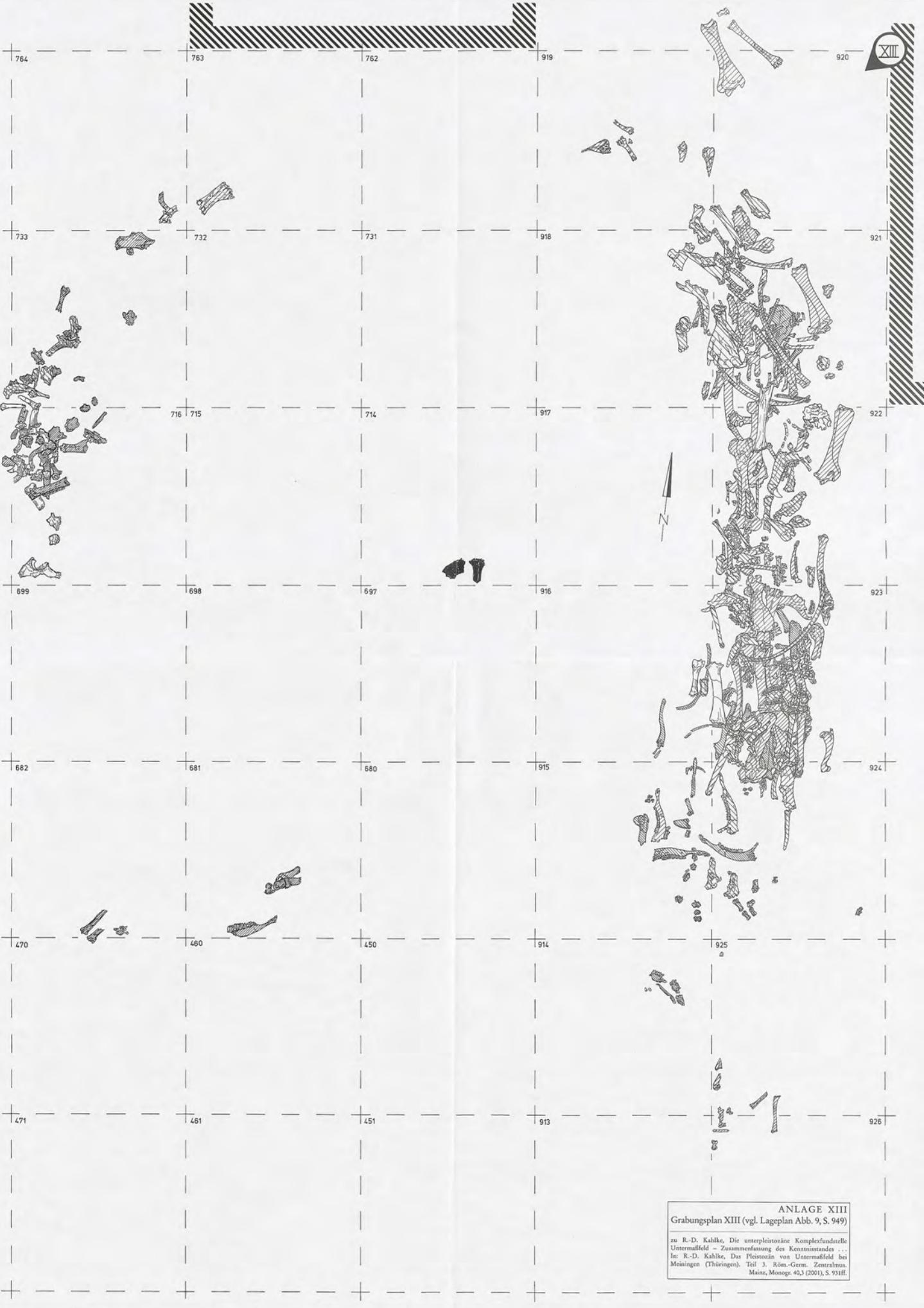
zu R.-D. Kahlke, Die unterpleistozäne Komplexfundstelle
Untermaßfeld - Zusammenfassung des Kenntnisstandes ...
In: R.-D. Kahlke, Das Pleistozän von Untermaßfeld bei
Meiningen (Thüringen). Teil 3. Röm.-Germ. Zentralmus.
Mainz, Monogr. 40,3 (2001), S. 931ff.





ANLAGE XII
 Grabungsplan XII (vgl. Lageplan Abb. 9, S. 949)

zu R.-D. Kahlke, Die unterpleistozäne Komplexfundstelle Untermaßfeld – Zusammenfassung des Kenntnisstandes ...
 In: R.-D. Kahlke, Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). Teil 3. Röm.-Germ. Zentralmus. Mainz, Monogr. 40,3 (2001), S. 931ff.



ANLAGE XIII
 Grabungsplan XIII (vgl. Lageplan Abb. 9, S. 949)

zu R.-D. Kahle, Die unterpleistozäne Komplexfundstelle
 Untermähdorf – Zusammenfassung des Kenntnisstandes ...
 In: R.-D. Kahle, Das Pleistozän von Untermähdorf bei
 Meiningen (Thüringen). Teil 3. Röm.-Germ. Zentralmus.
 Mainz, Monogr. 40,3 (2001), S. 93ff.



846

845

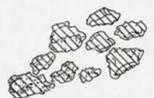
844

843

842

841

840



811

810

809

808

807

806

805

778

777

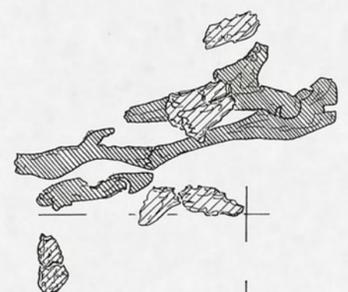
776

775

774

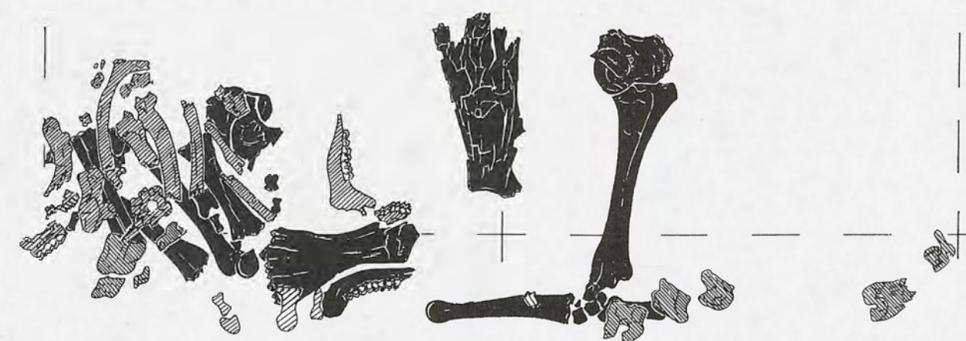
773

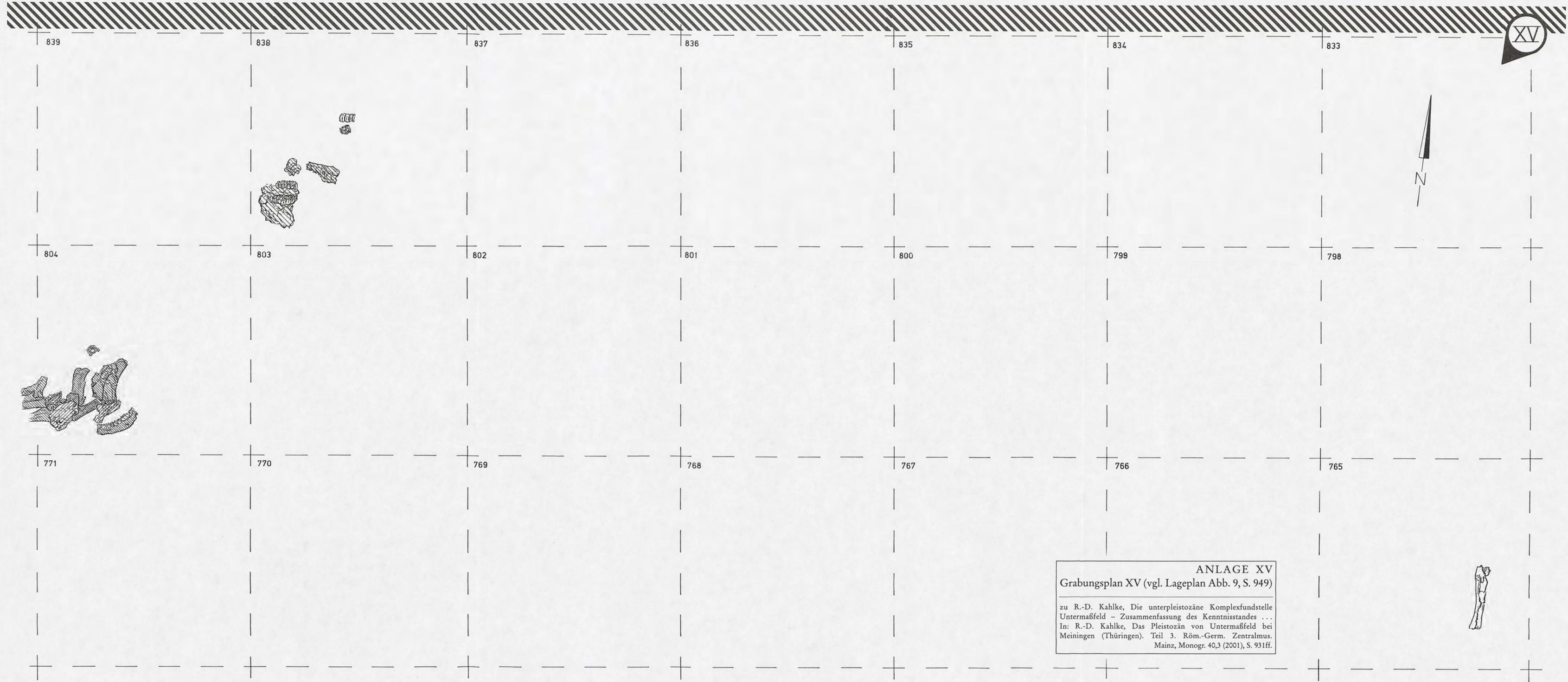
772



ANLAGE XIV
 Grabungsplan XIV (vgl. Lageplan Abb. 9, S. 949)

zu R.-D. Kahlke, Die unterpleistozäne Komplexfundstelle
 Untermaßfeld – Zusammenfassung des Kenntnisstandes ...
 In: R.-D. Kahlke, Das Pleistozän von Untermaßfeld bei
 Meiningen (Thüringen). Teil 3. Röm.-Germ. Zentralmus.
 Mainz, Monogr. 40,3 (2001), S. 931ff.





ANLAGE XV
 Grabungsplan XV (vgl. Lageplan Abb. 9, S. 949)

zu R.-D. Kahlke, Die unterpleistozäne Komplexfundstelle
 Untermaßfeld – Zusammenfassung des Kenntnisstandes ...
 In: R.-D. Kahlke, Das Pleistozän von Untermaßfeld bei
 Meiningen (Thüringen). Teil 3. Röm.-Germ. Zentralmus.
 Mainz, Monogr. 40,3 (2001), S. 931ff.



