



universität  
wien

# DIPLOMARBEIT / DIPLOMA THESIS

Titel der Diplomarbeit / Title of the Diploma Thesis

## Jungpleistozäne Pferde in Österreich am Beispiel der Teufelslucke (NÖ): Postcraniale Elemente

verfasst von / submitted by

**Jakob Czettel**

angestrebter akademischer Grad / in partial fulfilment of the requirements for the degree of

**Magister der Naturwissenschaften (Mag.rer.nat.)**

Wien / Vienna, 2020

Studienkennzahl lt. Studienblatt /  
degree programme code as it appears on  
the student record sheet:

UA 190 313 445

Studienrichtung lt. Studienblatt /  
degree programme as it appears on  
the student record sheet:

Lehramtsstudium (UniStG)  
UF Geschichte, Sozialkunde, Polit.Bildg (UniStG)  
UF Biologie und Umweltkunde (UniStG)

Betreut von / Supervisor:

ao. Univ.-Prof. Mag. Dr. Doris Nagel



# Inhalt

<b>Zusammenfassung</b>	<b>1</b>
<b>Abstract</b>	<b>2</b>
<b>1   Einleitung</b>	<b>3</b>
<b>1.1   Das Klima im Pleistozän</b>	<b>5</b>
1.1.1   Ozeanzirkulation und Milankovic Zyklen	5
1.1.2   Klimarekonstruktion	8
1.1.3   Glaziale und Interglaziale	11
1.1.3   Dansgaard-Oeschger-Ereignisse im Jungpleistozän	13
1.1.4   Jungpleistozänes Klima in Österreich	14
<b>1.2   Flora und Fauna des Pleistozäns</b>	<b>17</b>
1.2.1   Wälder und Steppen	17
1.2.2   Mammut-Fauna und Waldelefanten-Fauna	18
1.2.3   Fossilien	23
1.2.4   Pleistozäne Flora und Fauna Österreichs	26
<b>1.3   Die pleistozäne Hyäne</b>	<b>30</b>
1.3.1   Lebensweise und Verbreitung	30
1.3.2   Bedeutung für die Paläontologie	32
1.3.3   Die Teufelslucke: ein pleistozäner Hyänenhorst	34
<b>1.4   Das pleistozäne Pferd</b>	<b>38</b>
1.4.1   Stammesgeschichte	38
1.4.2   Lebensweise	47
1.4.3   Bedeutende Fundstellen	51
1.4.4   Systematik der stenorhinen Pferde	54
1.4.5   Systematik der caballinen Pferde	55
1.4.6   Körpergröße	60
<b>2   Material und Methoden</b>	<b>65</b>
<b>2.1   Material</b>	<b>65</b>
<b>2.2   Methoden</b>	<b>67</b>
2.2.1   Osteometrie	67
2.2.2   Widerristhöhe	68
2.2.3   Verhältnisdiagramme	68
2.2.4   Variability Size Index	70
2.2.5   Skelettproportionen	71

<b>3   Ergebnisse</b>	<b>73</b>
3.1   <b>Widerristhöhe</b>	<b>73</b>
3.2   <b>Metapodien und Phalangen I</b>	<b>75</b>
3.2.1   Metacarpalia III	78
3.2.2   Metatarsalia III	78
3.2.3   Phalanges I anterior	81
3.2.4   Phalanges I posterior	81
3.3   <b>Variability Size Index</b>	<b>82</b>
3.4   <b>Robustheit</b>	<b>85</b>
3.4.1   Robustheitsindex	87
3.5   <b>Größenverhältnis der Metapodien</b>	<b>88</b>
3.6   <b>Mögliche <i>E. h. hydruntinus</i> Elemente</b>	<b>89</b>
3.6.1   Fraglicher Metatarsus	91
3.6.2   Fraglicher Phalanx basalis posterior	93
<b>4   Diskussion</b>	<b>94</b>
4.1   <b>Körpergröße</b>	<b>94</b>
4.2   <b>Proportionen und Klimaindizien</b>	<b>98</b>
<b>5   Conclusio</b>	<b>102</b>
<b>Literatur</b>	<b>105</b>
<b>Abbildungen</b>	<b>110</b>
<b>Anhang</b>	<b>115</b>

## Zusammenfassung

Die Teufelslucke, eine Höhle bei Eggenburg in Niederösterreich, ist eine der bekanntesten fossilen Lagerstätten aus dem Jungpleistozän Österreichs. Diese Höhle diente im Pleistozän vor allem Hyänen (*Crocota crocuta spelaea*) als Unterschlupf und die Überreste ihrer Beute sind die Hauptursache der Knochenansammlungen. Verglichen mit anderen jungpleistozänen Fundstellen ist hier ein besonders reiches Material an Pferdeknöcheln vorhanden (Ehrenberg 1966). Im Rahmen dieser Arbeit wurden die postcranialen Skelettelemente der Pferde (*Equus* sp.) vermessen um eine möglichst präzise systematische Einordnung zu ermöglichen. Parallel dazu wurden von Planker (2020) die Zahnfunde bearbeitet und die beiden Forschungsprozesse standen in einem intensiven Austausch.

Das stenonide Pferd *E. h. hydruntinus* konnte in den postcranialen Elementen nicht nachgewiesen werden, doch ist es durch Zahnreste im fossilen Material der Teufelslucke belegt (Planker 2020). Messwerte und Analyse der Skelettelemente, sowie der Vergleich mit anderen Fundstellen, lassen die systematische Zuordnung der caballinen Pferde (Vorfahren unserer heutigen Hauspferde) aus der Teufelslucke als *Equus* cf. *ferus* bzw. *Equus* cf. *ferus germanicus* zu. Die Ergebnisse sprechen für sehr große und robuste Wildpferde, die vor rund 40.000 Jahren im heutigen Niederösterreich gelebt haben. Das steht im Einklang zu den Erkenntnissen aktueller Forschung zum Klima des Mittelwürms vor der letzten großen Vereisung (Nagel et al. 2018). Sie zeichnen das Bild einer mosaikhaften Savannenlandschaft, in der ein kontinentales Klima, mit heißeren Sommern als heute und harten Wintern herrscht.

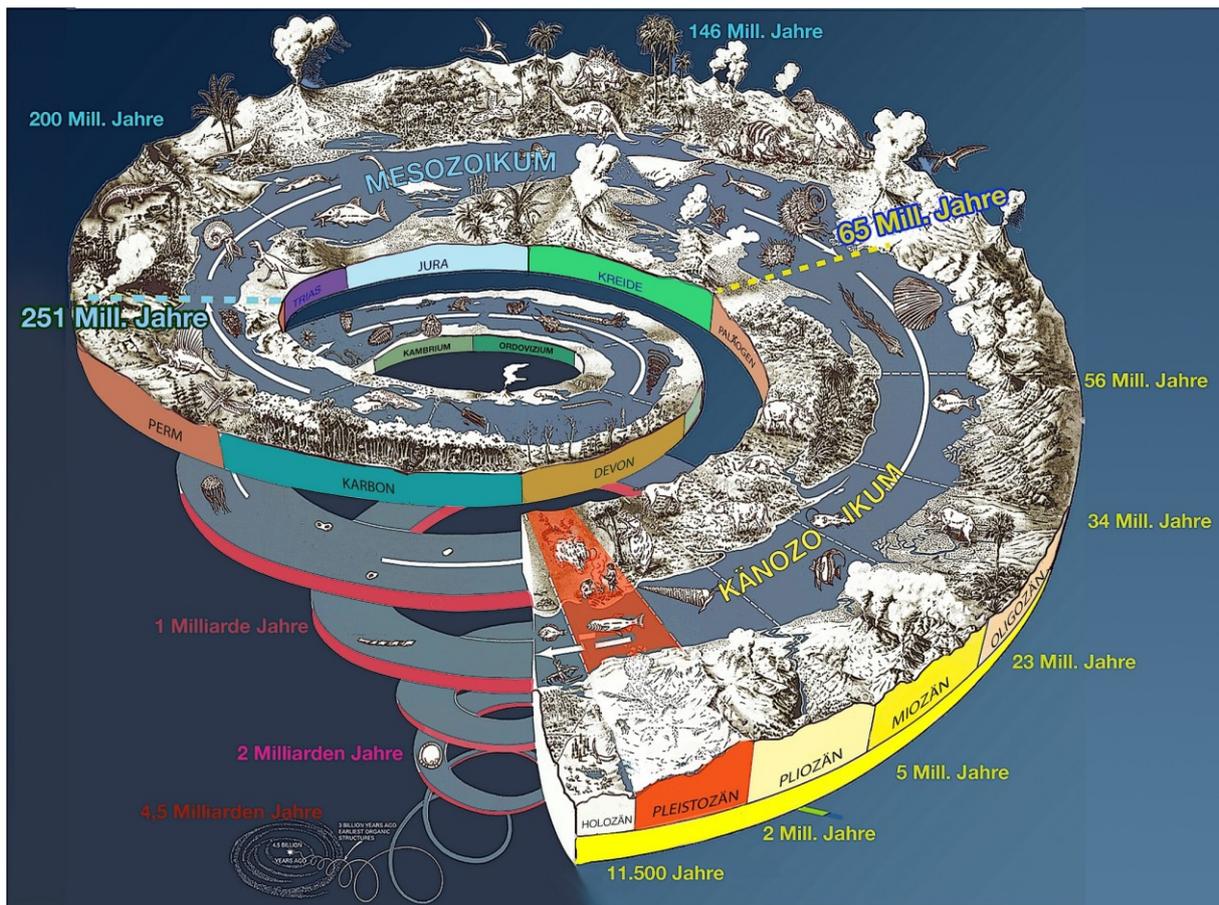
## Abstract

The Teufelslucke, a cave near Eggenburg in Lower Austria, is one of the best-known fossil deposits of Austria's Upper Pleistocene. During the Pleistocene the cave served mainly as a shelter for hyenas (*Crocuta crocuta spelaea*) and the remains of their prey are the primary cause for the accumulation of bones. Compared to other Upper Pleistocene sites, exceptionally many horse (*Equus* sp.) bones are preserved (Ehrenberg 1966). In the context of this work, their postcranial skeletal elements were measured to enable a precise systematic classification. At the same time, Planker (2020) studied the teeth remains and the two researches were in constant exchange.

The presence of the stenorhinid horse *E. h. hydruntinus* could not be confirmed by examining the postcranial elements, but some of its teeth were recognized in the fossil findings of the Teufelslucke (Planker 2020). The bone-measurements of the caballoid horses (ancestors of today's domestic horses) of the Teufelslucke and the comparison to other sites, allow the systematic classification as *Equus* cf. *ferus* or *Equus* cf. *ferus germanicus*. The results show that these wild horses, living in today's Lower Austria around 40,000 years ago, have been very large and robust animals. This is in accordance to the latest researches considering the environment during the Würm stage before the last glacial maximum (Nagel et al. 2018). A savannah landscape with continental climate conditions comes into picture, with summers hotter than today and harsh winters.

# 1 | Einleitung

Das Zeitalter des Jungpleistozäns, aus dem die untersuchten Pferdereste dieser Arbeit stammen, umfasst in etwa den Bereich von 130.000 bis 11.500 Jahre vor heute und ist ein Bestandteil der erdgeschichtlichen Periode des Quartär (2,6 Millionen Jahre bis heute). Das Quartär besteht aus zwei geologischen Epochen, dem Pleistozän (2,6 Mio. – 11.500 Jahre vor heute) und dem gegenwärtigen Holozän (ab den letzten 11.500 Jahren vor heute). Damit steht das Pleistozän ganz am Ende der rund 4,5 Milliarden Jahre andauernden Geschichte unseres Planeten (siehe Abb. 1). Es ist eine Phase gravierender ökologischer Veränderungen und klimatischer Gegensätze, die das Leben bis in die Gegenwart hinein prägen (Koenigswald 2002, S.32).



**Abb. 1 | Erdgeschichtliche Spirale**

Das Pleistozän (rot markiert) ist die letzte Epoche in der 4,5 Milliarden Jahre dauernden Erdgeschichte. Es erstreckt sich von 2,6 Millionen Jahre vor heute bis 11.500 Jahre vor heute. Vor 11.500 Jahren beginnt die geologische Epoche der Gegenwart, das Holozän.

(Verändert nach Graham et al. 2008)

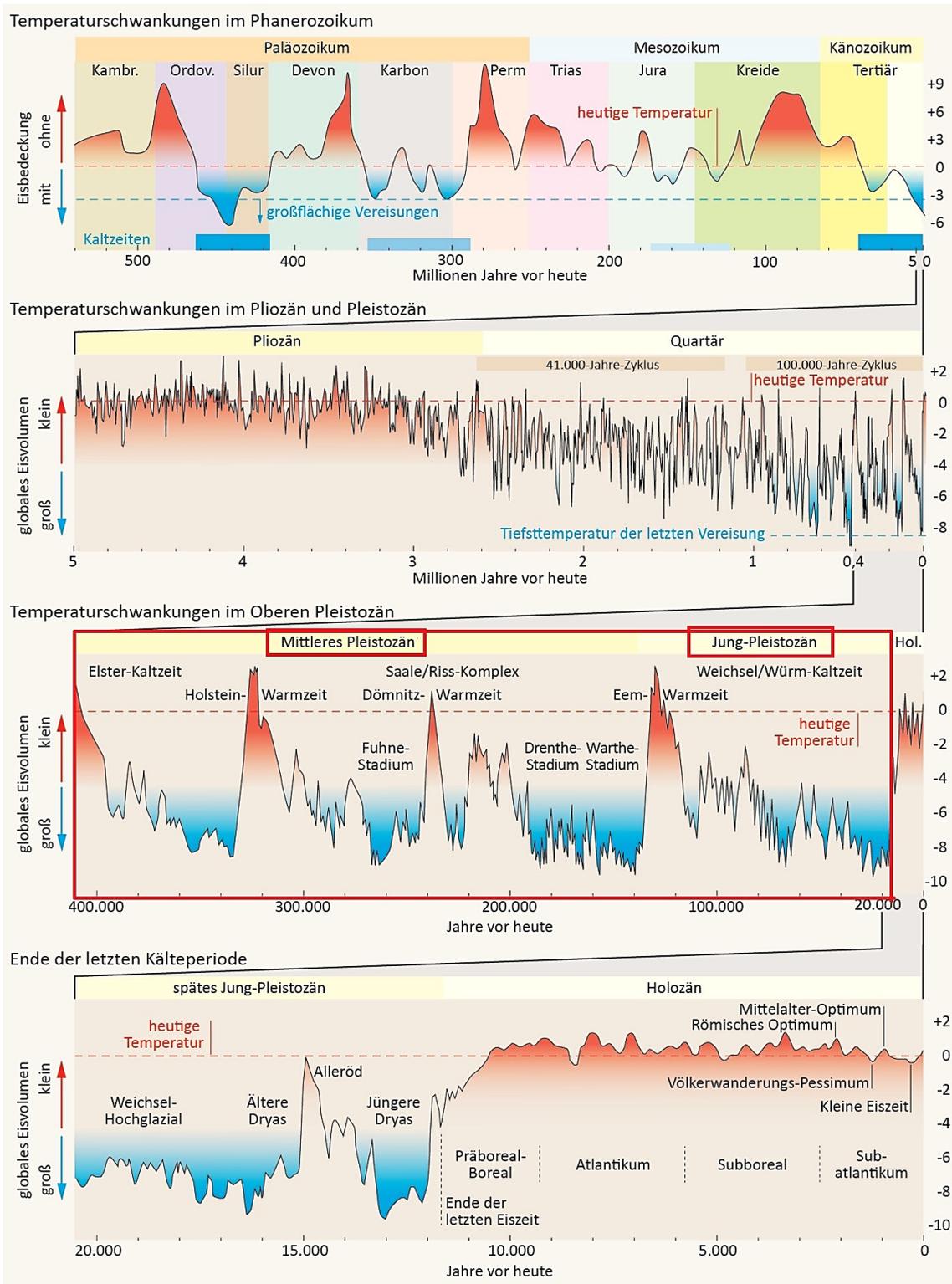


Abb. 2 | Vereisungsphasen im Laufe der Erdgeschichte, ab dem Phanerozoikum

Obwohl die lebenswichtigen Grenzwerte nie über- bzw. unterschritten wurden, sind neben langen relativ warmen Phasen der Erdgeschichte, wie z.B. im Mesozoikum, auch sehr kalte Abschnitte anzufinden, sogenannte Eiszeitalter. Diese Eiszeitalter sind geprägt von Temperaturschwankungen, es wechseln sich Warm- und Kaltzeiten (Interglaziale und Glaziale) ab. Innerhalb der Glaziale lassen sich ebenfalls kältere Phasen, die Stadiale (Eisvorstöße), von wärmere Phasen, den Interstadialen unterscheiden. Diese Klimawechsel sind prägend für das Pleistozän (Koenigswald 2002, S. 32f).

Rot markiert: Mittleres Pleistozän und Jung-Pleistozän

(mit freundlicher Genehmigung und zur Verfügung gestellt von Prof. Martin Meschede; Markierungen hinzugefügt)

## 1.1 | Das Klima im Pleistozän

Im Pleistozän stehen großflächige Eisbedeckungen auf der Nordhalbkugel im Wechsel zu Klimaverhältnissen ähnlich den heutigen. Doch Klimawandel sind nicht nur im Quartär bzw. Pleistozän ein Phänomen, sondern treten in der gesamten Erdgeschichte immer wieder in unterschiedlichster Intensität und Dauer auf (siehe Abb. 2). Damit man sie in den erdgeschichtlichen Dimensionen richtig einschätzen kann, muss man zwischen verschiedenen Größenordnungen dieser Klimaschwankungen unterscheiden. Sogenannte Eiszeitalter sind in der Erdgeschichte selten und dauern mehrere Millionen Jahre an, sie sind geprägt von einem Wechsel zwischen Kalt- und Warmzeiten (Glaziale und Interglaziale). Diese Glaziale und Interglaziale liegen in der Größenordnung von etwa 10.000 bis 200.000 Jahren. Auch diese unterliegen Klimaschwankungen von wenigen Jahrtausenden, innerhalb eines Glazials beispielsweise lassen sich Stadiale (Eisvorstöße) und Interstadiale (kurzzeitige Warmperioden) beobachten. Auch im Holozän sind kältere und wärmere Klimaphasen feststellbar, wie z.B. die „Kleine Eiszeit“ von 1600 bis 1850. Immer noch befindet sich die Erde in einem Eiszeitalter, wobei die gegenwärtige Epoche des Holozäns eine Warmzeit innerhalb dieses Eiszeitalters darstellt (Koenigswald 2002, S. 32-34, S. 151; Meschede 2015, S. 31; Oschmann 2018, S. 333f).

### 1.1.1 | Ozeanzirkulation und Milankovic Zyklen

Paläogeographisch betrachtet entsprechen bereits am Ende des Känozoikums die Kontinente in etwa ihrer heutigen Anordnung. Ab dem Neogen wird die ozeanische Verknüpfung zwischen Grönland und Spitzbergen (Fram-Straße) immer größer und dadurch der Wasseraustausch von Nordatlantik und Arktischem Ozean gefördert. Im Oligozän öffnen sich auf der südlichen Hemisphäre die Tasman-Straße, sowie die Drake-Passage und es entsteht in Folge der Antarktische Ringstrom. Im Verlauf von Kreide und Tertiär schließen sich die Alpine Tethys und die Neotethys nach und nach und das heutige Mittelmeer, ein Nebenmeer des Atlantiks, entsteht aus ihren Resten. Als ein Bestandteil des afrikanischen Grabenbruchs dehnt sich das Rote Meer im Quartär stetig weiter aus. Das bedeutendste geotektonische Ereignis für die Klimageschichte des Quartärs ist die Entstehung der Panama-Landbrücke am Übergang vom Neogen zum Quartär (Abb. 3). Durch das Abtrennen von Karibik und Ostpazifik wird der Golfstrom abgelenkt und es kommt in Folge zur Vereisung der Nordhemisphäre (Oschmann 2018, S. 333f).

Vor allem die Entstehung der modernen Ozeanzirkulation (Abb. 4) am Beginn des Quartärs, aber auch die Hebung der alpidischen Gebirge von den Alpen bis zum Himalaya bewirkt eine globale Abkühlung. Ab diesem Zeitpunkt befindet sich das Klimasystem der Erde in einem Bereich in dem bereits die kleinsten Verschiebungen innerhalb der Rahmenbedingungen zu großen Klimaschwankungen führen (Oschmann 2018, S. 335f)

Abb. 3 |

### Bildung der Panamalandbrücke

Vor etwa 3-2,5 Millionen Jahren entsteht die Panamalandenge (Panama-Isthmus). Ab diesem Zeitpunkt an kann der Nordäquatorialstrom nicht mehr in den Pazifik münden, sondern er wird nach Norden abgelenkt und als Golfstrom und Nordatlantikstrom weitergeführt (Oschmann 2018, S. 335).

Durch den Transport von warmem Wasser wird viel Feuchtigkeit nach Nordamerika, Grönland und Nordeuropa gebracht. In diesen generell kalten Gebieten wird so die Entstehung von kontinentalen Eispansern gefördert (Oschmann 2018, S. 335).

Das obere Bild zeigt die Ozeanströmungen vor der Ausbildung der Panamalandbrücke. Unten ist die gegenwärtige Strömungssituation zu sehen.

(Grafik erstellt nach Oschmann 2018)

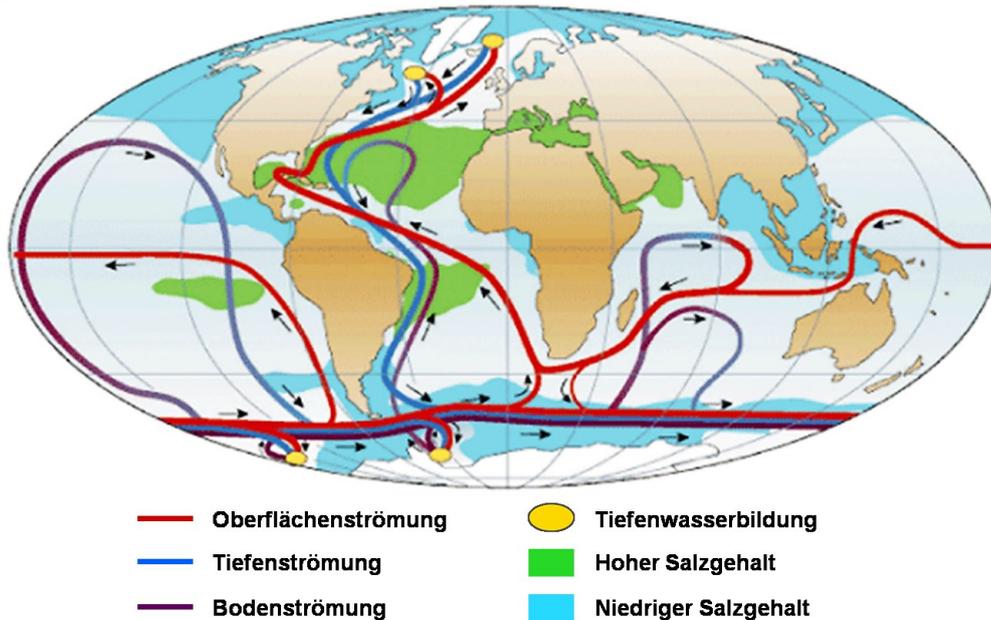
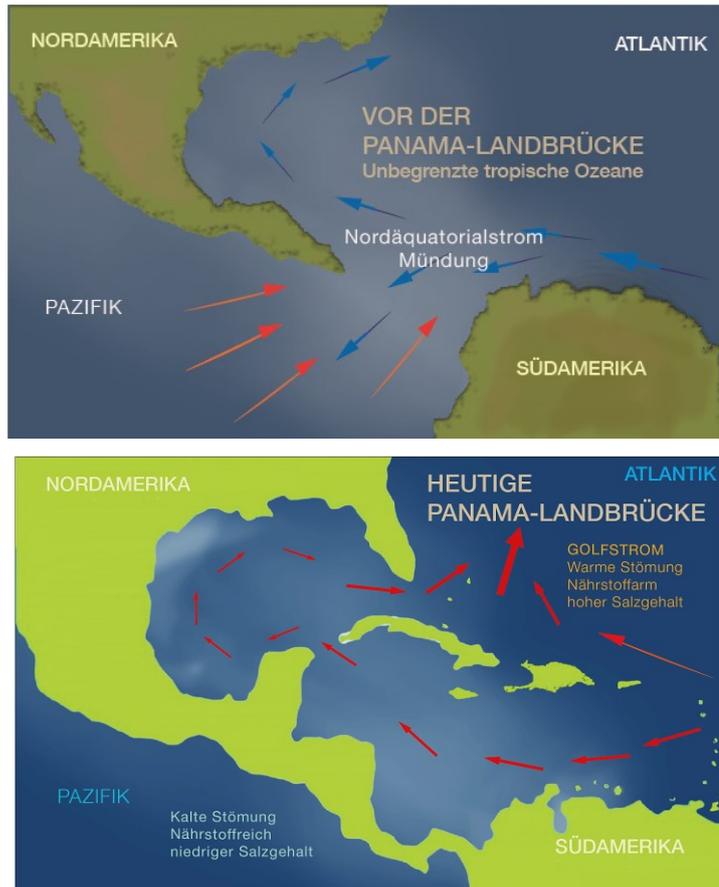


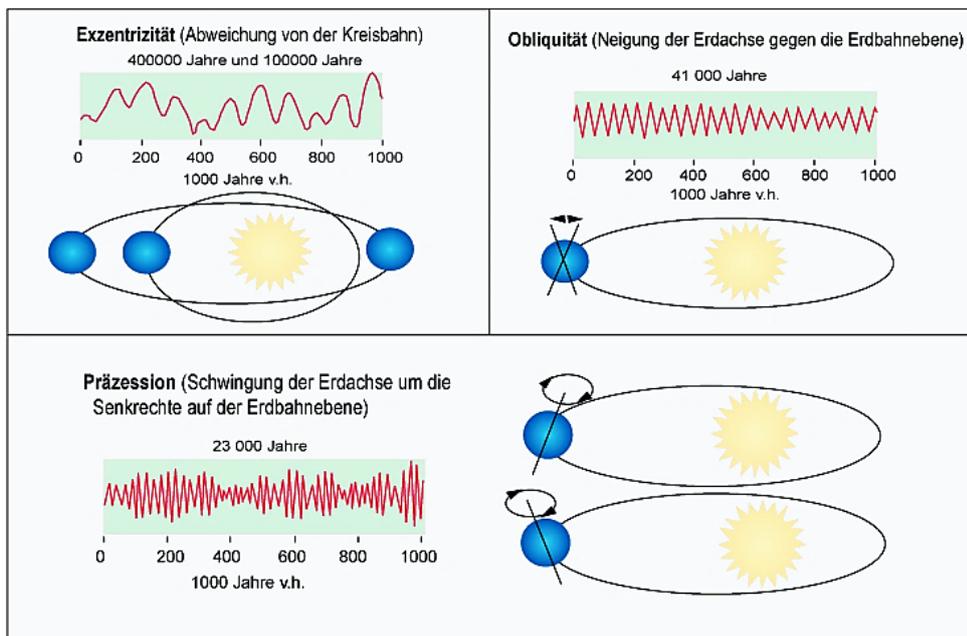
Abb. 4 | Darstellung der heutigen globalen Ozeanzirkulation

Durch Abkühlung und Eisbildung bildet sich in den mit gelben Punkten markierten Bereichen sehr kaltes, salzreiches Wasser, das zum Meeresboden absinkt und somit den Motor des thermohalinen Strömungssystems antreibt. Innerhalb des antarktischen Ringstroms ist die Tiefenwasserbildung besonders stark. Diese Form der Ozeanzirkulation, auch ocean conveyor belt genannt, bildet sich an der Neogen/Quartär-Grenze aus (Oschmann 2018, S. 335).

(mit der freundlichen Genehmigung der Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik)

Solche Veränderungen der Rahmenbedingungen sind vor allem durch die zyklischen Variationen der Bahnparameter der Erde, den sogenannten Milankovic-Zyklen, benannt nach dem serbischen Astronom Milutin Milankovic, bedingt (siehe Abb. 5). Variationen der Erdbahnparameter gibt es seit der Entstehung unseres Planetensystems, aber nicht zu jeder Zeit in der Erdgeschichte war das Klimasystem gleich sensibel für diese Schwankungen. In Perioden mit ausgeprägtem Treibhausklima beispielsweise wirken sich die Milankovic-Zyklen weitaus weniger stark aus (Oschmann 2018, S. 336).

Die Erdbahnparameter setzen sich im Wesentlichen aus drei periodischen Variationen zusammen. Die Erde umkreist die Sonne auf einer elliptischen Bahn, aber in einem Zeitraum von rund 100.000 Jahren ist diese Bahn mehr oder weniger stark elliptisch geformt (Exzentrizität genannt). Außerdem steht auch die Neigung der Erdachse mit einer Periode von etwa 40.000 Jahren in einem Wechsel von  $21,8^\circ$  und  $24,4^\circ$  (die sogenannte Obliquität). Der dritte Erdbahnparameter (die Präzession) verändert ca. alle 20.000 Jahre den sonnennächsten Durchgang der Erde mit den Jahreszeiten. So liegt zum Beispiel heute der kürzeste Abstand zur Sonne im Nordwinter (Winter auf der Nordhemisphäre) und der größte im Nordsommer, das bewirkt geringe Jahreszeitenschwankungen mit milden Wintern und kühlen Sommern. In der umgekehrten Situation, also der kürzeste Abstand zur Sonne im Nordsommer und der größte im Nordwinter, entstehen deutlich extremere Jahreszeiten mit kalten Wintern und heißen Sommern. Zwar ändert sich mit der Präzession die gelieferte Strahlungsmenge der Sonne kaum, jedoch die Verteilung der Bestrahlung auf der Erdoberfläche variiert deutlich, insbesondere zwischen dem  $50^\circ$  und  $70^\circ$  Breitengrad. Davon ist vor allem die Nordhalbkugel betroffen, da der Anteil an Landoberfläche doppelt so groß ist wie auf der Südhemisphäre (Oschmann 2018, S. 336f).



**Abb. 5 | Milankovic-Zyklen**

Die Erdbewegung um die Sonne wird vor allem durch drei sich überlagernde zyklische Parameter bestimmt. Die Exzentrizität mit einer Periode von ca. 100.000 Jahren, die Obliquität mit rund 41.000 Jahren und die Präzession mit etwa 21.000 Jahren (Oschmann 2018, S. 336).

(Verändert nach Zachos et al. 2001)

## 1.1.2 | Klimarekonstruktion

Das Wetter ist ein äußerst augenblickliches und flüchtiges Phänomen. Nur außergewöhnliche Ereignisse wie extrem starke Niederschläge haben überhaupt eine Chance im geologischen Bericht erhalten zu bleiben. Doch gänzlich anders verhält es sich mit den langfristigen Klimaverhältnissen, denn sie wirken in vielfältiger Weise auf die anorganische und organische Welt aus und sind deshalb geologisch wie paläontologisch zu erfassen. Klimadaten aus den verschiedensten Quellen erzeugen ein Gesamtbild der Klimageschichte, das aber mit Sicherheit mit neuen Forschungsmethoden noch deutlich verfeinert werden kann und wird (Koenigswald 2002, S. 28).

Deutliche Klimazeugnisse sind beispielsweise jene Abdrücke in der Landschaft, die von den riesigen Inlandsgletschern hinterlassen wurden. Charakteristische Sedimente der Kaltzeiten sind Geschiebe, schlecht sortierte Sedimente mit vielen großen Gesteinsblöcken, die vor dem Gletschereis als Endmoräne oder unter dem Eis als Grundmoräne transportiert wurden. Dort wo die Gletscher abtauten lagerten sie ihre Materialfracht ab. Große Blöcke werden als Findlinge bezeichnet. Auf felsigem Untergrund hinterließen die Gletscher durch ihre Geröllfracht typische Schrammen, sogenannte Gletscherschliffe. Der Nachweis der Gletscherschliffe in Rüdersdorf bei Berlin war eine der Schlüsselentdeckungen, die der Vorstellung von Inlandsvereisungen zum Durchbruch verholfen hat. Durch die Erosion des fließenden Gletschereises verwandelten sich teilweise sogar ganze Täler. Die ursprünglich V-förmigen Alpentäler formten sich zu U-förmigen Trogtälern mit übersteilen Talflanken aus (siehe Abb. 6). Beim Abschmelzen des Eises entstanden dann fluviatile Sandsteine, die ebenso Gerölle enthalten. Anhand der Findlinge und Gerölle kann das Liefergebiet und die Ausbreitung der kaltzeitlichen Eispanzer rekonstruiert werden (Faupl 2000, S. 240-243; Koenigswald 2002, S. 28f; Oschmann 2018, S. 340-343).

Vor den Gletschern breitet sich in den Kaltzeiten das Permafrostgebiet aus, das sogenannte Periglazial. Die Frostbewegungen verursachten gut erkennbare Veränderungen im Boden. Diese Eiskeilnetze sind in Mitteleuropa natürlich längst abgeschmolzen, doch lassen sie sich heute immer noch durch ihre Füllungen und Verfärbungen erkennen. Im vegetationslosen Bereich des Periglazials kommt es zur Ausblasung von Staub, der sich in Form von Löss in einer morphologischen Depression ablagert. Wärmere Perioden rufen eine chemische Verwitterung an Gesteinen hervor und erlauben die Entstehung von Böden. In Lössprofilen lassen sich auf daher Warmzeiten in Form von rot-braunen Bodenhorizonten erkennen. Auch wurden in der vegetationslosen Landschaft die Sande mit einer solchen Kraft verblasen, dass sie in die umherliegenden Gesteinsbrocken typische Facetten geschliffen haben. Diese sogenannten Windkanter zeigen also das Fehlen einer Vegetation an (Koenigswald 2002, S. 29).

Für die Tiere und Pflanzen sind Temperatur und Feuchtigkeit die entschiedensten Klimakomponenten. Die Biosphäre reagiert zum Teil sehr empfindlich auf Klimaschwankungen. Werden bestimmte Grenzwerte unter- oder überschritten, sterben die Pflanzen bzw. Tiere aus oder reduzieren zumindest ihre

Fortpflanzung. Da diese Grenzwerte für jede Art anders sind, kann man aus der Zusammensetzung der Arten auch Rückschlüsse auf das jeweilige Klima ziehen. Ein besonders gutes Mittel zur Klimarekonstruktion ist die Pollenanalyse. Die Zusammensetzung der Flora lässt sich aus dem Niederschlag des Blütenstaubs rekonstruieren, der besonders gut in Mooren oder in fein geschichteten Seeablagerungen erhalten bleibt. Häufig kann dort eine feine Jahresschichtung untersucht werden. Das Spektrum und die quantitative Analyse der Arten erlaubt eine längerfristige Klimaentwicklung detailliert wiederzugeben. So zeigen Tanne, Fichte, Wacholder, Ulme, Eiche, Esche, Linde, Ahorn, Hasel, Eibe und Hainbuche ein warmes Klima an, typische Kälteanzeiger hingegen sind z.B. Kiefer, Birke und krautige Pflanzen (Koenigswald 2002, S.29-30; Oschmann, S. 349-351).

Für die Gesamtgliederung des Quartärs sind vor allem die Ergebnisse aus Tiefseebohrungen von Bedeutung, denn dort entdeckte man eine Art fossiles Thermometer. Im Meerwasser ist das Verhältnis der beiden natürlich vorkommenden Sauerstoffisotope  $^{16}\text{O}$  und  $^{18}\text{O}$  von der Wassertemperatur abhängig. Bestimmte einzellige Organismen des Ozeans wie Foraminiferen bilden Kalkschalen aus. Das Verhältnis der beiden Sauerstoffisotopen in diesen Schalen entspricht dem der Wassertemperatur zu Lebzeiten der Foraminiferen. Die absinkenden Gehäuse dieser bringen damit einen messbaren Wert für die jeweiligen Temperaturen in den Fossilbericht. Die Ablagerungen in der Tiefsee konnten sich lange Zeit über ungestört aufschichten und können so in Form von Bohrproben das Erstellen von Temperaturkurven ermöglichen. Aus dem Vergleich vieler solcher Proben kann eine klimatische Gliederung des Pleistozäns erstellt werden (Abb. 7). Die einzelnen Klimaabschnitte werden als Sauerstoffisotopen-Stufen (OIS bzw. MIS) bezeichnet. Nicht nur die Wassertemperaturen, sondern auch die Ausdehnung des Meereises kann so rekonstruiert werden (Koenigswald 2002, S. 31).

Klima- und Temperaturschwankungen hinterlassen ihre Spuren auch in den Eisschilden der Antarktis und Grönlands. Bis über 3500m tiefe Bohrungen liefern Einblicke in eine Klimavergangenheit von etwa 450.000 Jahren vor heute. Die Analyse von Eisbohrkernen hat den Vorteil, dass Klimaschwankungen viel sensibler abgezeichnet sind als in Tiefseebohrkernen. Die wichtigsten Klimaindikatoren sind dabei der  $\delta^{18}\text{O}$ -Gehalt und der Deuterium ( $\delta\text{D}$ )-Gehalt, aber auch Beryllium-10, Acidität, Staubgehalt, Methan und Kohlendioxid liefern Hinweise. Das Sauerstoffisotop  $\delta^{18}\text{O}$  kommt in der gesamten Biosphäre vor. Durch Verdunstung kommt es zu einer Aufteilung der Sauerstoffisotope. Je höher die Temperaturen, umso mehr  $^{18}\text{O}$  befindet sich in der Dampfphase, in Folge lagert sich in warmen Jahren mehr  $^{18}\text{O}$  im Eis an. In Kaltzeiten hingegen ist der Anteil an  $^{16}\text{O}$  höher. Ähnlich verhält es sich mit dem schweren Deuterium das langsamer verdunstet als ein normales Wasserstoffatom. In Tiefseebohrkernen lässt sich die umgekehrte Verknüpfung beobachten. Während Kaltzeiten wird dem Wasser  $^{16}\text{O}$  entzogen.  $^{18}\text{O}$  ist im Wasser daher relativ häufiger vorhanden. Kaltzeiten zeichnen sich in Tiefseebohrkernen durch einen Überschuss an  $^{18}\text{O}$  ab. Die Daten aus Eisbohrkernen und Tiefseebohrkernen korrelieren

daher sehr gut miteinander. Der durchschnittliche  $\delta^{18}\text{O}$ -Wert ist infolge der Verdunstung im Eis um 30% niedriger als im Meerwasser. Prinzipiell spiegelt der  $\delta^{18}\text{O}$ -Wert also die Schwankungen der Lufttemperatur wieder, unterschiedliche Einflüsse können jedoch die Ergebnisse verfälschen und müssen berücksichtigt werden. So findet sich beispielsweise umso mehr  $^{16}\text{O}$  im Eis je weiter landeinwärts die Probe gewonnen wurde, das schwerer  $^{18}\text{O}$ -Isotop ist bereits in Küstennähe mit dem Niederschlag auf die Eisoberfläche gelangt. Auch gilt je höher ein Eiskörper mit der Zeit wird, umso kälter wird die Luft und dadurch auch der  $^{18}\text{O}$ -Anteil im Eis, es handelt sich dabei aber nicht um eine globale Abkühlung der Lufttemperatur (Klostermann 2009, S. 209f).

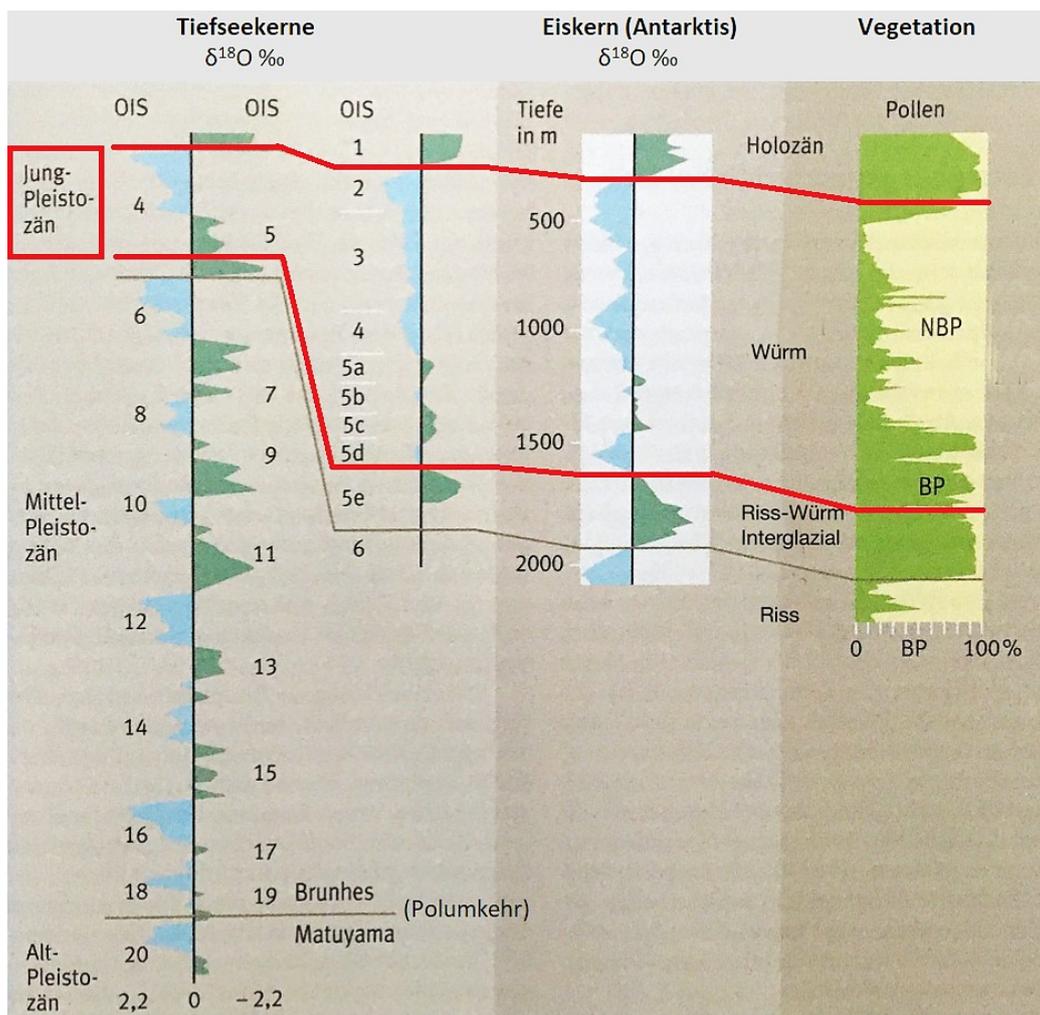


Abb. 6 | Klimarekonstruktion des Pleistozäns

Anhand der Artzusammensetzung in Pollenanalysen können Rückschlüsse auf die Vegetation und die klimatischen Bedingungen gezogen werden. Tiefsee- und Eisbohrkerne liefern ebenso wichtige Informationen zu den Klimabedingungen des Pleistozäns, da aus dem Verhältnis der Sauerstoffisotope  $^{16}\text{O}$  und  $^{18}\text{O}$  in den Bohrkernproben, die damalige Wasser- bzw. Lufttemperatur rekonstruiert werden kann. Die Daten aus Bohrkern- und Pollenanalysen ergänzen einander, wodurch fein aufgelöste Klimakurven entstehen (Koenigswald 2002, S.29-31; Oschmann, S. 349-351).

Jungpleistozän rot markiert. OIS = Sauerstoff-Isotopenstufe, häufig auch Marine Isotope Stage (MIS).

NBP = Nichtbaumpollen. BP = Baumpollen

(Verändert nach Koenigswald 2002)

### 1.1.3 | Glaziale und Interglaziale

Auch wenn bereits im Laufe des Miozäns vor rund 20 Millionen Jahren die Vereisung des antarktischen Kontinents beginnt, so setzt erst mit der Schließung der Panamabrücke und dem Beginn des Golfstroms vor ca. 2,6 Millionen Jahren die Entstehung der Inlandeiskappen auf der Nordhalbkugel ein. Ab dem Mittelpleistozän kommt es zu besonders auffälligen Klimaschwankungen, vor allem in der Nordhemisphäre. Ein Wechsel zwischen Kaltzeiten (Glazialen) und Warmzeiten (Interglazialen) stellt sich ein. In Perioden von etwa 40.000 Jahren (Dominanz der Obliquität) in der Zeit von 2,5 bis 1 Million Jahren vor heute, sowie in Perioden von 100.000 Jahren (Dominanz der Exzentrizität) in den letzten 1 Million Jahren vor heute. Die globale Durchschnittstemperatur schwankte um etwa 5-6° C zwischen Warm- und Kaltzeiten (Oschmann 2018, S. 337).

Während der Glaziale des Mittel- und Jungpleistozäns kommt es zum Auf- und Abbau riesiger kontinentaler Eispanzer. Gegenwärtig (Stand 2018) ist ca. 10% des Festlands auf der Erde mit Eis bedeckt, das entspricht in etwa 15 Millionen km<sup>2</sup>. Während der Maxima der pleistozänen Kaltzeiten hingegen vergrößern sich die eisbedeckten Flächen, die sogenannte Kryosphäre, um das Dreifache. Während der glazialen Kaltzeiten sind die Sommer kühl und die Winter relativ mild. In den milden Wintern transportiert der Golfstrom feuchte Luftmassen nach Norden, hohe Niederschläge in Form von Schnee sind die Folge, die das Gletscherwachstum bzw. die Eisvorstöße verursachen. In den interglazialen Warmzeiten ist es hingegen sogar wärmer als heute. In den heißen Sommern schmelzen die Gletscher und die Kryosphäre nimmt wieder ab, kalte niederschlagsarme Winter verstärken diesen Effekt (Faupl 2000, S. 232; Klostermann 2009, S. 42f; Oschmann 2018, S. 337f).

In Europa lassen sich im Pleistozän zwei Hauptvereisungszentren definieren. Zum einen das norddeutsche Inlandeis, das sich von Skandinavien und dem Baltikum bis Norddeutschland, nach Westen bis zu den britischen Inseln und nach Osten bis weit nach Russland erstreckt und zum anderen die Vergletscherung des Alpenraumes, deren Gletscher weit bis in das Alpenvorland reichen (Abb. 7). Die großen Gletschervorstöße während der Glaziale werden in Norddeutschland klassischer Weise mit drei Kaltzeiten, bzw. älter oft auch noch mit drei Eiszeiten beschrieben. Diese sind mit steigendem Alter die Weichsel-, Saale-, und Elsterkaltzeit, benannt nach den jeweiligen Flüssen. Unterbrochen werden diese von vergleichsweise kurzen Warmzeiten, beispielsweise dem Eem- und Holstein-Interglazial (Faupl 2000, S. 237, 240; Oschmann 2018 S. 339f, Pfiffner 2015 S. 349-351).

Im alpinen Raum werden traditionell vier Vereisungsperioden definiert, benannt sind diese nach Alpenvorlandflüssen. Als älteste alpine „Eiszeit“ wird die Günzeiszeit genannt, danach folgen Mindel- und Risseiszeit, die letzte Kaltzeit ist die Würmeiszeit. Die klassische Gliederung der Vereisungsphasen im alpinen Raum in Günz, Mindel, Riss und Würm, wurde von Albrecht Penck und Eduard Brückner (1909) entwickelt und gründet sich auf das von den Gletschern transportierte Material (Moränen)

und deren Beziehungen zu den eiszeitlichen Flussterrassen im Bayrischen Alpenvorland. Diese klassischen drei bzw. vier „Eis“- bzw. präziser Kaltzeiten werden auch heute noch gerne als Ausgangsbasis zur Beschreibung der pleistozänen Glaziale verwendet. Sie stellen aber lediglich die jüngsten Kaltzeiten dar (Faupl 2000, S. 237, 240; Oschmann 2018 S. 339f, Pfiffner 2015 S. 349-351).

Eine genaue Erfassung und Datierung der zahlreichen Kaltzeiten ist deshalb schwierig, weil die jüngeren Eisvorstöße die Sedimente der älteren Ablagerungen (vor allem Geschiebe) wieder überprägen und teilweise unkenntlich machen. Außerdem verlaufen die Gletschervorstöße der Glaziale nicht kontinuierlich, sondern bestehen ebenfalls aus wärmeren und kälteren Phasen, den Interstadialen und Stadialen. Durch eine sorgfältige Analyse der Sedimente ist es trotzdem möglich von über 15 Kaltzeiten auszugehen (Faupl 2000, S. 237, 240; Oschmann 2018 S. 339f, Pfiffner 2015 S. 349-351).

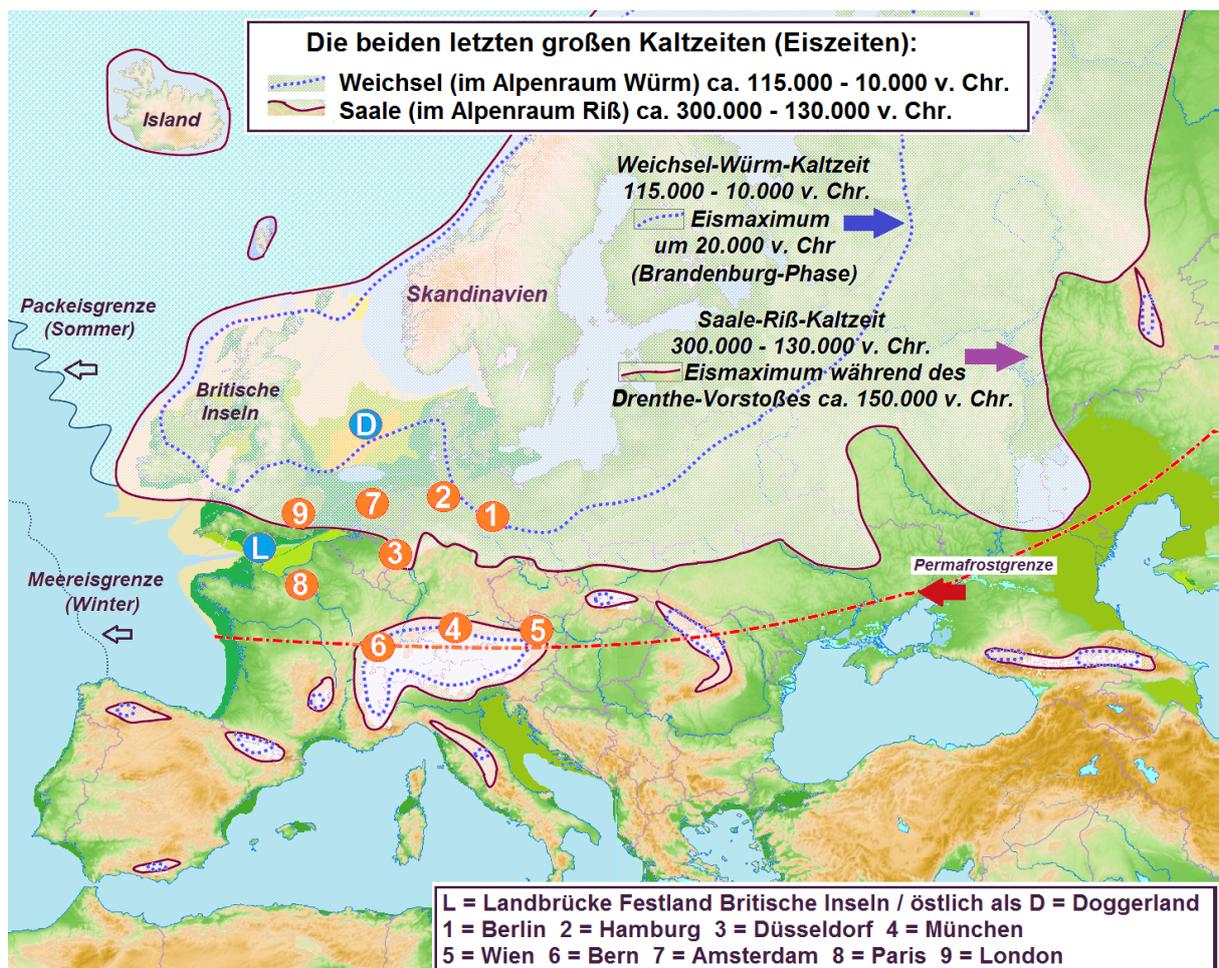


Abb. 7 | Die letzten beiden Höhepunkte pleistozäner Eispanzer in Europa

Vergleich der letzten beiden Kaltzeiten des Pleistozäns: Das Eismaximum der Riss- (bzw. Saale) Kaltzeit ist bei ca. 150.000 Jahren vor heute, das der Würm- (bzw. Weichsel) Kaltzeit bei etwa 20.000 Jahren vor heute auszumachen. Im Norden ist der riesige Skandinavische Vereisungsfront, im Maximum bis auf die Höhe von Düsseldorf-Dresden, daran schließt das Periglazial bis zu den Alpenen Gletschern an. Auch einige Mittelgebirge waren vergletschert (Oschmann 2018, S. 340).

(© Creative-Commons)

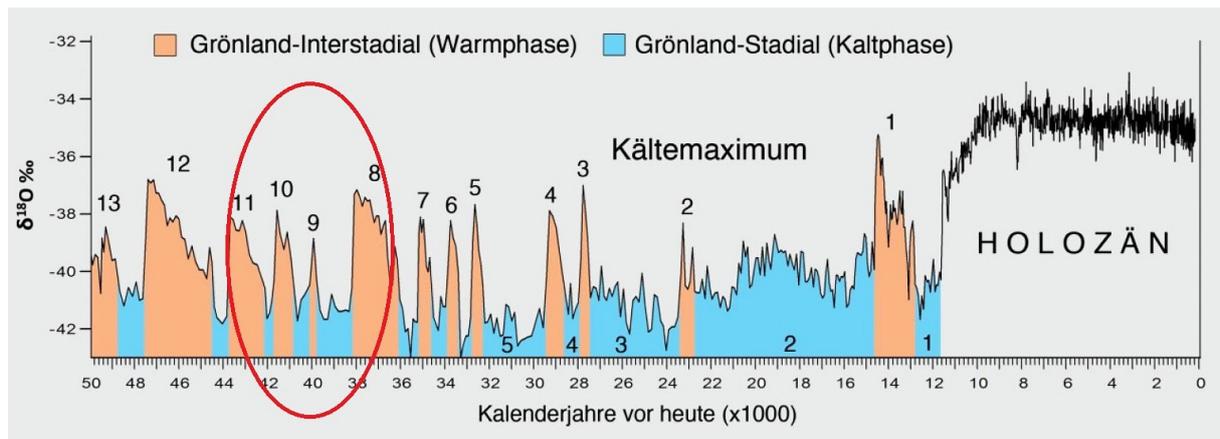
### 1.1.3 | Dansgaard-Oeschger-Ereignisse im Jungpleistozän

Das Jungpleistozän, also in etwa die jüngsten 125.000 Jahre der Erdgeschichte, ist geprägt vom Wechsel der Eem-Warmzeit in die Würm-Kaltzeit und zurück in die gegenwärtige Holozän-Warmzeit. In dieser Zeit herrscht vor allem in der Arktis, im Nordatlantik und in Europa ein sehr fluktuierendes Klima mit häufigen abrupten Umkehrungen von warmen in kalte Phasen und umgekehrt. Die vorläufig letzte Kaltzeit des aktuellen Eiszeitalters, die Würm-Kaltzeit dauert von ca. 110.000 bis 12.000 Jahre vor heute. Sie ist in wesentlich besserer zeitlicher Strukturierung und räumlichen Ausmaß erforscht als die älteren Kaltzeiten (Sommer, 2015, S. 186f).

Die Untersuchungen des grönländischen Inlandeises ergänzen die Daten aus den arktischen Eisbohrkernen und gemeinsam erzielen sie so eine zeitliche Auflösung von bis zu rund 50 Jahren. Allerdings lassen sich die errechneten Eiskurven nicht direkt auf den Alpenraum übertragen, da anzunehmen ist, dass sich die alpinen Gletscher entscheidend anderes Verhalten haben als die Eismassen an den Polkappen. Am Beispiel der Mittelwürm-Warmzeit zeigt sich, dass vor 65.000 bis 34.000 Jahren die weltweit gespeicherten Eismengen wesentlich größer sind als heute, aber andererseits die Sommertemperaturen deutlich über den heutigen liegen. Aus den fossilen Befunden der Hochgebirgshöhlen ist zu schließen, dass vor allem die Polkappen von den Vereisungen betroffen sind, während die Gletscher der Alpen eher zurückgezogene Eispanzer bilden (Frank, Nagel & Rabeder 1997, S. 364).

Die Klimaoszillationen innerhalb des Würm-Glazials, die raschen Wechsel von warmen Interstadialen und kalten Stadialen, werden als Dansgaard-Oeschger-Ereignisse oder kurz DO-Events bezeichnet. Benannt sind diese nach den zwei Paläoklimatologen aus Kopenhagen und Bern. Auffällig bei diesen Ereignissen ist die Asymmetrie dieser Oszillationen. Der Erwärmung erfolgt sehr rasch, typischerweise nur ungefähr hundert Jahre oder weniger. Die Abkühlung zu einer Kaltphase dauerte hingegen deutlich länger. Die Wechsel treten im Schnitt in Abständen von 500 bis 2000 Jahre auf (Abb. 8). Die Kalt und Warmphasen im Verlauf dieser Zyklen immer kälter um schließlich in einer plötzlichen Änderung in ein Interstadial überzugehen, dessen Dauer meist auf 55 bis 2000 Jahre begrenzt ist (Klostermann 2009, S. 214-219).

Als Ursache dieser Events wird eine Änderung der nordatlantischen Tiefenwasserströme vermutet. Auslöser dieser Änderungen sind möglicherweise interne eisdynamische Effekte des laurentidischen Eisschildes Nordamerikas. Diesem Modell nach vermindern enorme Kalbungen, sogenannte Heinrich-Ereignisse und Süßwasserinjektionen in den westlichen Nordatlantik den Wassertransport nach Norden. Das letzte dieser Ereignisse liegt in etwa 12.000 Jahre zurück. Gegenwärtig wird in der Wissenschaft rege diskutiert, worin sich eine abrupte Erwärmung die lediglich zu einem DO-Event führt und eine Erwärmung die die Inlandeismassen Nordamerikas und Eurasiens endgültig zum Schmelzen bringt und zu einer Warmzeit führt, unterscheiden (Klostermann 2009, S. 214-219).



**Abb. 8 | Klimaentwicklung der letzten 50.000 Jahre vor heute**

Chronologie der Klimaentwicklung anhand des Sauerstoffisotops  $\delta^{18}\text{O}$  in grönländischen Eisbohrkernen.

Die Klimaoszillationen innerhalb des Würm-Glazials, die raschen Wechsel von warmen Interstadialen und kalten Stadien, werden als Dansgaard-Oeschger-Ereignisse oder kurz DO-Events bezeichnet. Die Auf dieser Grafik sind dreizehn Interstadiale und fünf besonders intensive Stadiale Grönlands verzeichnet. Die Nummerierung folgt dabei einer internationalen Nomenklatur (Sommer 2015, S. 186f).

Rot markiert: Zeitraum in die Teufelslucke vermutlich von Hyänen bewohnt war.

(Verändert nach Sommer 2015)

### 1.1.4 | Jungpleistozänes Klima in Österreich

Das Pleistozän und auch das vorangegangene Pliozän sind in Österreich rein terrestrisch entwickelt. Marine oder marin beeinflusste Gewässer wie die Paratethys sind durch die obermiozäne Regression verschwunden und damit endet die lange Periode mariner Sedimentation im Wiener Becken und in Österreich allgemein. Danach wird die chronostratigraphische Gliederung schwierig, da im terrestrischen Raum fossilführende Profile nur selten vorliegen (Frank, Nagel & Rabeder 1997, S. 359).

Trotzdem wurde aus relativ datierten Faunen, vor allem anhand von charakteristischen Säugern von Miklós Kretzoi ein Stufensystem entwickelt, dass durch Dénes Jánossy und Gernot Rabeder verfeinert wurde. Heute werden dieses Stufensystem kaum mehr verwendet, sondern eine überregionale Skala die auf paläomagnetischen und radiometrischen Daten basiert und durch Leitfossilien ergänzt wird (Frank, Nagel & Rabeder 1997, S. 359).

Aufgrund der vergleichsweise großen Zahl von Faunen und der großen Fülle an vorliegenden Daten kann das Jungpleistozän Österreichs in sechs Zeitabschnitte unterteilt werden, allerdings sind diese sehr unterschiedlich in ihrer Dauer. Radiometrisch erfasste klimatologische Umschwünge markieren hierbei die Grenzen. Das Jungpleistozän beginnt mit einer intensiven Warmzeit, dem Riss-Würm-Inter-

glazial (130.000-120.000 Jahre v.h.). Die Gletscher der Rissvereisung beginnen sich rasch zurückzuziehen. Diese erste Warmzeit des Würm-Zyklus, deren Ausmaß früher weit überschätzt wurde, lässt sich in Österreich fossil nur schwer belegen. Lediglich radiometrische Daten von Höhlenbärenfunden zeigen, dass hochalpine Höhlen zu dieser Zeit eisfrei und für die Tiere bewohnbar sind (Frank, Nagel & Rabeder 1997, S. 361f).

Der erste Abschnitt der Würm-Zeit, dem Frühwürm (120.000-65.000 Jahre v.h.) ist durch eine rasche Abfolge von Stadialen und Interstadialen bestimmt. Jede dieser drei kalten und zwei warmen Phasen dauert nicht länger als 10.000 Jahre (siehe Abb. 9). In Summe können sich die globalen Eispanzer erneut aufbauen. Über die frühwürmzeitlichen Gletscherbewegungen in den Alpen sind jedoch praktisch noch keine Details bekannt (Frank, Nagel & Rabeder 1997, S. 362).

Bezüglich des darauffolgenden Mittelwürms (65.000-34.000 Jahre v.h.) nahm man lange Zeit an, dass sein Klima interstadialen Charakter hatte. Doch neuere Erkenntnisse der Klimatologie zeigen, dass es im Mittelwürm teilweise ähnlich warm ist wie heute, also fast schon interglaziale Bedingungen herrschen. Zuerst wurde dies durch die Datierung der Höhlenbärenreste aus der Ramesch-Höhle erkannt. Anhand des Eintrags an Krüppelpollen durch die Tiere, muss angenommen werden, dass die Baumgrenze ca. 200 bis 300 Meter höher lag als heute und das Klima dementsprechend wärmer war. Dies fand auch in späterer ökologischer Auswertung anderer Fundstellen seine Bestätigung (Frank & Rabeder 1997, S. 378f).

Das Spätwürm (34.000-10.000 Jahre v.h.) beginnt in Österreich mit einer drastischen Klimaabkühlung vor etwa 34.000 Jahren und endet mit der holozänen Erwärmung und Wiederbewaldung, ohne dazwischen stärkere Warmphasen aufzuweisen. Das Maximum dieser Kaltzeit wird mit ca. 20.000 Jahren vor heute erreicht (Frank & Rabeder 1997, S. 379).

Die Zweiteilung des österreichischen Spätwürms in die Mammutsteppenzeit (34.000-13.000 Jahre v.h.) und dem Spätglazial (13.000-10.000 Jahre v.h.) basiert vor allem auf Unterschiede in der Faunengesellschaft und weniger auf klimatischen Daten. Die Mammutsteppenzeit ist eine kühle bis kalte und um das Kältemaximum sogar ziemlich kalte Phase mit überwiegend mittelfeuchtem Klima. Erst mit dem Spätglazial vor etwa 13.000 oder 14.000 Jahren beginnt die Abschmelzphase der großen Würmgletscher und eine langsame Trendwende in die Richtung des warmen holozänen Klimas setzt schrittweise ein (Frank & Rabeder 1997, S. 379).

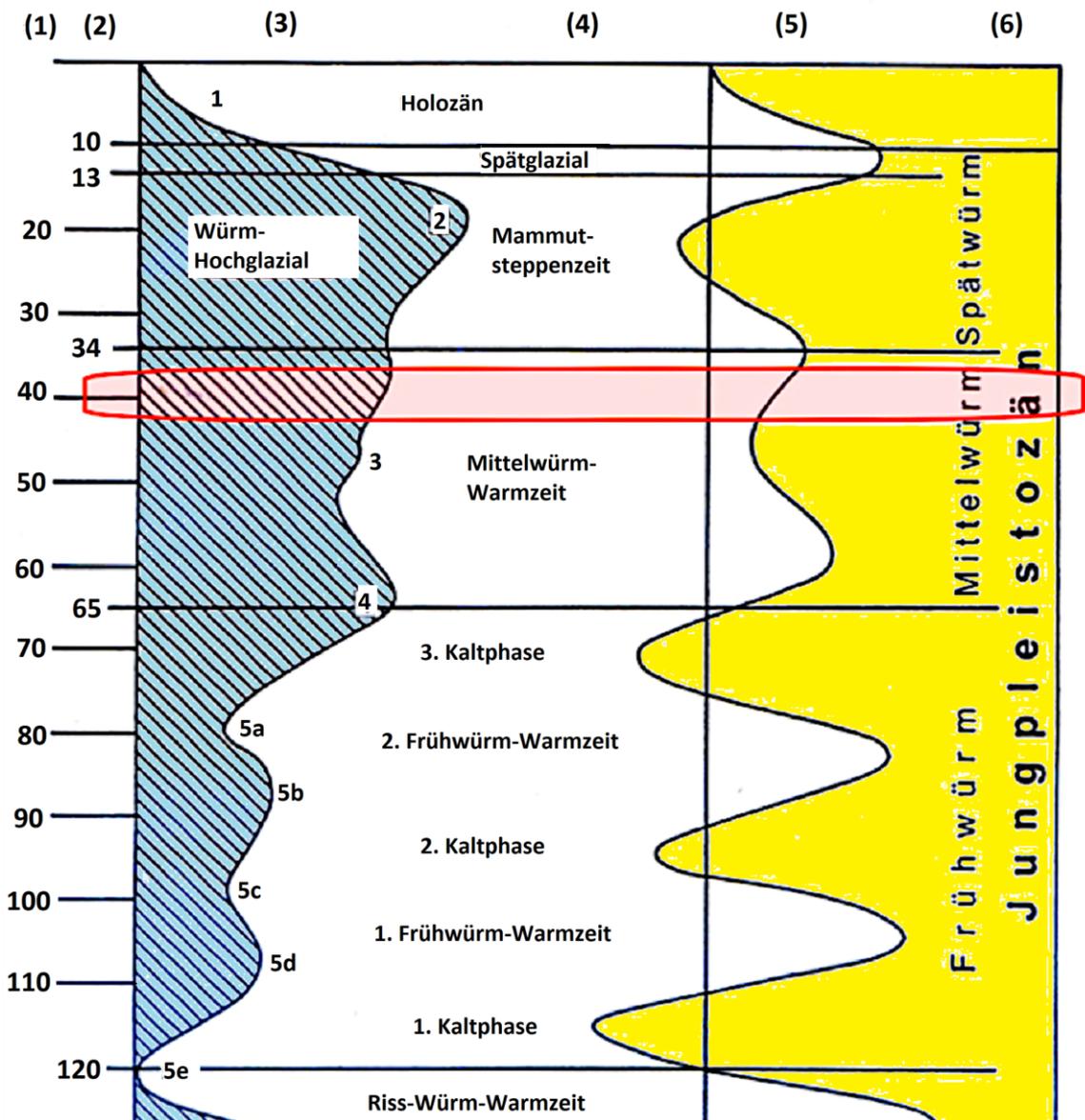


Abb. 9 | Klima im jungpleistozänen Österreich

Das Frühwürm (120.000-65.000 Jahre v.h.) ist durch eine rasche Abfolge von Stadien und Interstadien bestimmt. Jede dieser drei kalten und zwei warmen Phasen dauert nicht länger als 10.000 Jahre. Das Mittelwürm (65.000-34.000 Jahre v.h.) war eine klimatisch recht warme Phase, mit interstadialem bis teilweise sogar interglazialen Charakter. Das Spätwürm (34.000-10.000 Jahre v.h.) beginnt in Österreich mit einer drastischen Klimaabkühlung vor etwa 34.000 Jahren und endet mit der holozänen Erwärmung (Rabeder et al. 1997).

Spalten:

- (1) Jahreszahlen in tausend Jahren vor heute
- (2) Jahreszahlen der Grenzen in ka
- (3) Globale Eiskurve mit nummerierten Isotopenstufen, die senkrechte Linie ganz links markiert den heutigen Eisstand
- (4) Untergliederung
- (5) Sonneneinstrahlkurve, senkrechte Linie markiert den heutigen Mittelwert
- (6) Gliederung des Pleistozäns

Rot markiert: Zeitraum in die Teufelslucke vermutlich von Hyänen bewohnt war.

(Verändert nach Rabeder et al. 1997)

## 1.2 | Flora und Fauna des Pleistozäns

Da im Altpleistozän die Klimaschwankungen in Europa noch deutlich weniger ausgeprägt sind, ist von einer relativ einheitlichen Flora und Fauna auszugehen. Es dominieren Wälder mit Hasel, Linde, Ahorn, Buche, Eiche, Ulme und Tanne. Die Fauna besteht überwiegend aus Säugetieren wie Elefantenartigen (*Mastodon*) und Südelefant (*Mammuthus meridionalis*), Rindern, Pferdeartigen (*Hipparion*, *Allohippus*), Tapieren, Raubkatzen und Affen (*Dolichopithecus*). Ab dem Mittelpleistozän stellt sich besonders in Europa eine deutliche Differenzierung der Flora und Fauna zwischen Warm- und Kaltzeiten ein (Oschmann 2018, S. 347-351).

### 1.2.1 | Wälder und Steppen

Die Verbreitung der unterschiedlichen Pflanzengesellschaften in den wechselnden klimatischen Bedingungen werden vor allem anhand von Pollenanalysen rekonstruiert, die unter den richtigen Bedingungen extrem lange erhalten bleiben können (siehe Abb. 10). Die Warmzeiten Mitteleuropas sind geprägt von Wäldern mit Hasel (*Corylus*), Linde (*Tilia*), Ahorn (*Acer*), Buche (*Fagus*), Eiche (*Quercus*), Ulme (*Ulmus*), Fichte (*Picea*) und Tanne (*Abies*). Da auch unsere geologische Gegenwart eine Warmzeit ist, die seit etwa 11.500 Jahren andauert, fällt es leichter sich die Lebensverhältnisse vorzustellen als jene der Kaltzeiten. In den Übergangszeiten geht der Waldbestand stark zurück, Kiefer (*Pinus*) und Birke (*Betula*) treten vermehrt auf. In den Kaltzeiten gibt es nur in geschützten Regionen Wald, es dominieren Zwergbirken (*Betula nana*) und krautige Pflanzen, z.B. Silberwurz (*Dryas octopetala*) (Koenigswald 2004, S. 153, Oschmann 2018, S. 349-351).

Während der Kaltzeiten nehmen die vergletscherten Gebiete zwar erheblich zu, doch die maximalen Eisvorstöße die bis nach Mitteleuropa gelangen, machen jeweils nur eine kurze Phase der Kaltzeiten aus. Im letzten Glazial, dem Würm- bzw. Weichsel- Glazial, rücken die Gletscher nur für wenige Jahrtausende, ca. zwischen 25.000 und 18.000 Jahren vor heute, nach Deutschland vor. Die restliche Kaltzeit über herrscht in Mitteleuropa ein Dauerfrostboden vor, der Baumwuchs behindert und zur Ausbildung einer Steppenlandschaft führt. Diese sehr kontinental geprägte Steppe wird als Mammutsteppe bezeichnet. Aufgrund des Permafrostes weist sie Parallelen zur arktischen Tundra auf, mit der sie viele Floren- und Faunenelemente teilt, aber ein entscheidender Unterschied besteht in der Höhe des Sonnenstandes, der in der mitteleuropäischen Mammutsteppe so hoch war wie heute und damit den Pflanzen eine viel höhere Produktion ermöglicht. Daher kommt sie möglicherweise der Mattenzone in den heutigen Hochgebirgen näher, aber ein echtes Äquivalent zur Mammutsteppe gibt es heute nicht mehr und viele der charakteristischen Arten sind daher verschwunden (Koenigswald 2004, S. 153, Oschmann 2018, S. 349-351).

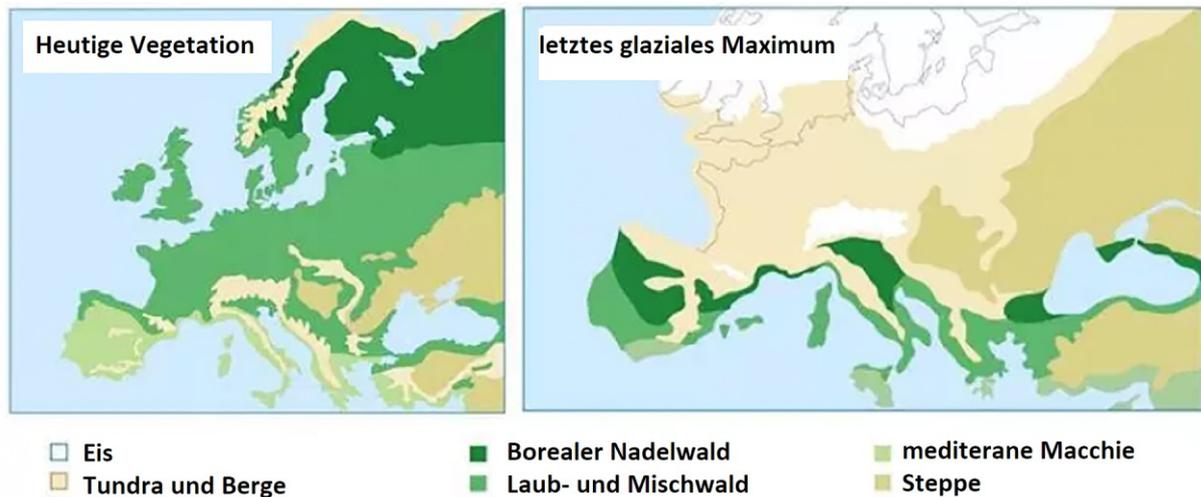


Abb. 10| Vegetationsunterschiede zwischen Glazialen und Interglazialen

Die Vegetation der Warmzeiten ist einfacher nachzuempfinden da auch die geologische Gegenwart, das Holozän, eine Warmzeit darstellt. Sie ist in Mitteleuropa geprägt von großflächigen Laub- und Nadelwäldern. In den Kaltzeiten herrscht in Mitteleuropa ein Dauerfrostboden vor, der Baumwuchs behindert und zur Ausbildung einer Steppenlandschaft führt.

(Verändert nach Sonoma State University Website)

## 1.2.2 | Mammut-Fauna und Waldelefanten-Fauna

Die ökologische Differenzierung zwischen Warm- und Kaltzeiten ist auch deutlich in der Zusammensetzung der Faunengesellschaften abzulesen (Abb.11). Ähnlich wie bei der Flora gibt es ein typisches Artenspektrum, dass von den jeweiligen klimatischen Bedingungen abhängt. In der Mammutsteppe der Glaziale lebten Tiere die auch heute noch existieren wie Rentier (*Rangifer tarandus*), Moschusochse (*Ovibos moschatus*), Rothirsch (*Cervus elaphus*), Vielfraß (*Gulo gulo*), Eisfuchs (*Alopex lagopus*), Schneehase (*Lepus timidus*) und Lemminge (zB. *Lemmus lemmus*), sie leben gegenwärtig in montanen oder arktischen Gebieten. Ausgestorbene Arten der Mammut-Fauna sind neben dem namensgebenden Mammut (*Mammuthus primigenius*) noch Wollnashorn (*Coelodonta antiquitatis*), Steppenbison (*Bison priscus*) und Riesenhirsch (*Megaloceros giganteus*). Die kalten und trockenen Klimabedingungen der Glaziale erfordern entsprechende Anpassungen der Tiere wie beispielsweise ein dichtes Fell oder kleine Ohren, die auch durch Funde im sibirischen Dauerfrostboden belegt sind. Neben den großen Pflanzenfressern zählen natürlich auch noch zahlreiche Fleischfresser zur Artengemeinschaft, die aber in weit geringerem Maße an kalte Klimazonen gebunden sind. Wolf (*Canis lupus*), Vielfraß (*Gulo gulo*) und Bären (*Ursus arctos* und *U. spelaeus*), aber auch Hyäne (*Crocota crocuta spelaea*) und Löwe (*Panthera leo spelaea*) sind Vertreter der Mammut-Fauna (Koenigswald 2004, S.153f; Oschmann 2018, S.347f).

Die Knochenfunde, aus vielen Höhlen und auch aus Ablagerungen der Flüsse, ermöglichen nur sehr schwer die Dichte der Wildpopulationen zu erahnen. Die Zahl der Pflanzenfresser ist zwar durch die Pflanzenproduktion limitiert, aber diese lässt zumindest eine hohe Biodiversität zu. Dennoch ist von riesigen eiszeitlichen Herden eher nicht auszugehen. Trotzdem ist auch der Mensch als eiszeitlicher Jäger ein Teil der kaltzeitlichen Landschaft Europas. Seit dem Riss-Glazial ist *Homo neanderthalensis* nachgewiesen, der vor etwa 35.000 Jahren durch den modernen Menschen (*Homo sapiens*) abgelöst wird (Koenigswald 2004, S. 153f).

Auch wenn das gegenwärtige Holozän eine Warmzeit darstellt, ist die rezente Fauna im Vergleich zu älteren Interglazialen erheblich reduziert, besonders im Hinblick auf die großen Säugetiere. Das liegt vor allem zum einen daran, dass viele der Arten der letzten Warmzeit im Holozän nicht wiedergekommen sind und zum anderen hat der Mensch durch seine Siedlungs- und Ackerflächen den Lebensraum vieler Arten zerstört. Ein Blick auf die Großsäuger des Eem, des letzten Interglazials vor rund 120.000 Jahren, kann daher die Zusammensetzung einer typischen mittel- bis jungpleistozänen Warmzeitfauna Mitteleuropas besser repräsentieren (Koenigswald 2004, S. 154f).

Die namensgebende Arte hier ist der Waldelefant (*Elephans antiquus*), andere große Pflanzenfresser sind Nashörner (*Stephanorhinus kirchbergensis* und *Stephanorhinus hemitoechus*), Pferde (*Equus sp.*), Auerochsen (*Bos primigenius*), Bison (*Bison priscus*), Riesenhirsch (*Megaloceros giganteus*), Elch (*Alces latifrons*) sowie Rot- und Damhirsch (*Cervus elaphu* und *Dama dama*). Wasserbüffel (*Bubalus murrensis*) und Flusspferd (*Hippopotamus antiquus*) sind ebenfalls Vertreter der Waldelefanten-Fauna, auch wenn diese wie Exoten wirken, da ihre nächsten Verwandten heute nur mehr im subtropischen Bereich vorkommen. Sie sind aber beide für das letzte Interglazial im Rheintal bis in die Niederlande nachgewiesen und auch aus England stammen zahlreiche Flusspferdefunde aus dieser Zeit. Diese Tiere suchen im Wasser nicht nur Schutz vor Hitze, sondern auch vor kalten Winden. Die Wasserflächen dürfen also nicht zufrieren (Koenigswald 2004, S. 154f).

Bei nahezu gleichen Jahresdurchschnittstemperaturen wie heute, ist das nur möglich wenn die Sommer kühler und die Winter milder sind. So ein Klima entsteht dann, wenn der atlantische Einfluss erheblich größer ist. Das Klima Mitteleuropas der letzten Interglaziale ist also stark maritim geprägt, das der Glaziale hingegen stark kontinental. Die Raubtiere der Warmzeiten sind nahezu in derselben Zusammensetzung wie in der Mammut-Fauna vorhanden, eine Veränderung in der Vegetation beeinflusst ihr Vorkommen also kaum, sie müssen lediglich teilweise andere Beutetiere bejagen (Koenigswald 2004, S. 154f).

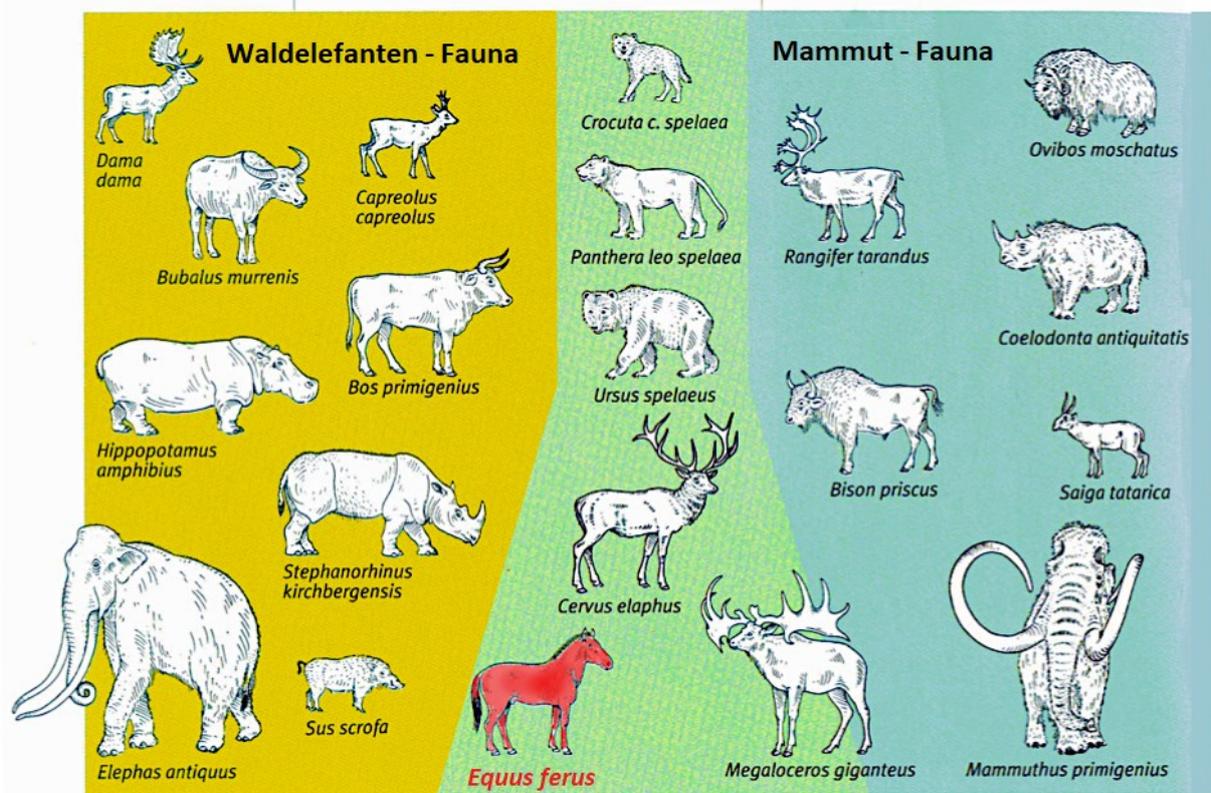


Abb. 11 | Faunen der Warm- und Kaltzeiten

Während des Mittel- und Jungpleistozäns wechseln sich zeitlich in Mitteleuropa eine warmzeitliche Waldelefanten-Fauna und eine kaltzeitliche Mammut-Fauna ab. Die meisten der großen Pflanzenfresser sind an ein bestimmtes Klima angepasst. Die meisten Räuber hingegen sind klimatisch weniger streng gebunden, so z.B. die Hyäne. Nur wenige Pflanzenfresser können, sowohl mit dem Klima der Glaziale wie auch dem der Interglaziale umgehen. Das Pferd (rot markiert) stellt hierbei eine der wenigen Ausnahmen dar (Koenigswald 2004, S 152).

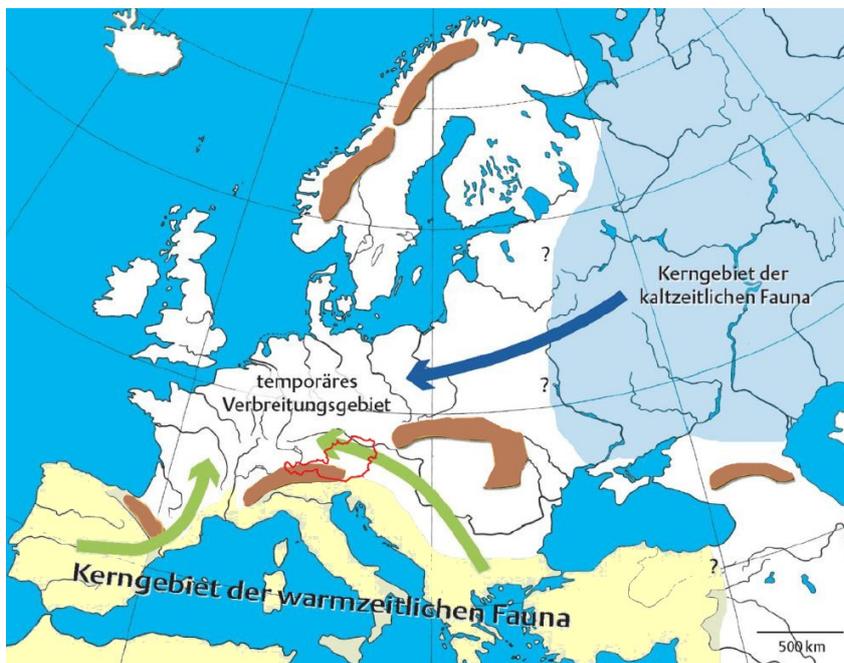
(Verändert nach Koenigswald 2002)

### 1.2.2.1 | Faunenaustausch in Mitteleuropa

In Mitteleuropa unterscheiden sich die Tier- und Pflanzenwelten der Glaziale und Interglaziale weit mehr als in anderen Erdteilen. Dieser Unterschied liegt nicht nur im Temperaturunterschied, sondern vor allem auch im Wechsel von trockenem zu feuchtem Klima. Diese maßgeblichen Klimaveränderungen wirken sich gravierend auf die Fauna aus. Die Verschiebung im Artenspektrum wird häufig mit den Begriffen „Zuwandern“ und „Abwandern“ beschrieben, was ein falsches Bild ähnlich den großen Tierwanderungen in Afrika vermittelt. Denn jede Art, oder genauer jede Population, produziert in ihrem Areal einen Geburtenüberschuss, der einen gewissen Druck nach außen ausübt, so dass Tiere aus randlichen Populationen in neue benachbarte Gebiete abwandern können, sofern es die ökologischen Bedingungen erlauben. Vom neuen Gebiet aus betrachtet ist dieser Vorgang mit dem Begriff „Ein- bzw. Zuwandern“ richtig beschrieben, stellt aber keine jährlichen Tierwanderungen dar (Koenigswald 2004, S.155f).

Werden die ökologischen Bedingungen in einem Areal für eine bestimmte Art schlechter, dann geraten die dort lebenden Populationen unter Stress, die Anzahl der Nachkommen verringert sich. Hält dieser Zustand länger an oder die ökologischen Bedingungen werden noch unpassender für die Art führt dies zum lokalen Aussterben. Ein Ausweichen in andere besser geeignete Gebiete ist normalerweise nicht möglich da diese bereits von anderen Populationen besetzt sind. Insofern stellt lokales Aussterben die Norm dar, unabhängig davon ob sich das Areal einer Art an einer ganz anderen Stelle zur selben Zeit ausweitert oder nicht. In Mitteleuropa führt also jeder mittel- bis jungpleistozäne Klimawechsel zu einem lokalen Aussterben der einen Fauna und zum Einwandern der anderen Fauna. Da aber warmzeitliche Arten wiederholt nach Mitteleuropa einwandern, müssen sie während der Kaltzeiten irgendwo anders überdauern. Umgekehrt brauchen auch die kaltzeitlichen Arten während der Warmzeiten einen passenden Lebensraum in anderen Gebieten (Koenigswald 2004, S. 155f).

Jene Gebiete außerhalb Mitteleuropas, in denen die jeweiligen Faunen überdauern, werden oft als Kerngebiete bezeichnet. Mitteleuropa stellt also immer nur ein temporäres Verbreitungsgebiet dar und ist weder für die Mammut- noch für die Waldelefantenfauna ein Kerngebiet (Abb. 12). Das Kerngebiet der Glazial-Fauna befindet sich im durchwegs kontinental geprägtem Osteuropa und Sibirien. Jenes der Interglazial-Fauna liegt im Mittelmeergebiet, das durch die West-Ost-verlaufenden Gebirge der Pyrenäen, Alpen und Karpaten gegen die Kälte aus dem Norden geschützt wird (Koenigswald 2004, S. 155f).



**Abb. 12 | Herkunft der pleistozänen Faunen Mitteleuropas**

Mitteleuropa ist im Pleistozän weder für die kalt- noch für die warmzeitlichen Arten ein Kerngebiet, sondern immer nur ein temporäres Verbreitungsgebiet. Ein wiederholtes Einwandern und ein mehrfaches Aussterben bestimmen die Zusammensetzung der Säugetierfauna in Mitteleuropa (Koenigswald 2004, S. 156f.)

Blauer Pfeil: Ausbreitungsrichtung der kaltzeitlichen Fauna

Grüne Pfeile: Ausbreitungsrichtung der warmzeitlichen Fauna.

Braun: Gebirgszüge

?: Grenze unscharf bzw. unklar

Rot: Lage Österreichs

(Verändert nach Koenigswald 2004)

### 1.2.2.2 | Aussterben der pleistozänen Großsäuger

Lange Zeit galt der Mensch als eiszeitlicher Großwildjäger, als Auslöser für das Verschwinden der pleistozänen Großsäuger. Aus heutiger Sicht der Forschung ist dies jedoch unwahrscheinlich. Die Jagd auf Elefanten und Nashörner mag für den mesolithischen Menschen nicht unmöglich sein, aber sie ist mit Sicherheit extrem aufwendig und gefährlich. Eine intensive Bejagung ist also äußerst unwahrscheinlich. Pferd und Rentier hingegen sind eine viel geeignetere Beute und diese sind nicht durch die eiszeitlichen Jäger ausgerottet worden. Außerdem ist die Besiedlungsdichte während der letzten Eiszeit schon in Mitteleuropa sehr gering und nimmt Richtung Osteuropa und Sibirien, dem Kerngebiet der Kaltfauna, noch weiter ab (Koenigswald 2004, S.156-158).

Das lokale Aussterben der Arten während der Klimawechsel in den temporären Verbreitungsgebieten von Mittel- und Westeuropa und auch der Mensch gefährden die Bestände der Arten in den Kerngebieten nicht. Die Gründe für das Aussterben müssen also auf Veränderungen in den Kerngebieten zurückzuführen sein. Die Datenlage ist für Sibirien und auch für das Mittelmeergebiet zwar deutlich schlechter als für Mittel- und Westeuropa, dennoch lässt sich ein grundsätzliches Bild erkennen. So kommen Flusspferde zu Beginn des letzten Glazials noch an der Riviera vor, aber während des letzten Kältemaximums dringt das Mammut auf der Iberischen Halbinsel bis nach Granada vor. Auch in Italien kennt man Wollnashornfunde aus der Gegend von Neapel. Das Klima dürfte also in diesem bestimmten und letzten Glazial auch im Kerngebiet der Waldelefanten-Fauna derart kühl sein, dass es von der Mammut-Fauna besetzt wird. Der Zusammenbruch des Kerngebiets führt zum Aussterben der warmzeitlichen Großsäuger (Koenigswald 2004, S.156-158).

Auch im Kerngebiet der Mammut-Fauna, in Osteuropa und Sibirien, zeichnet sich im Verlauf des Holozäns eine ähnliche Veränderung ab. Vegetations- und Insektenfunde zeigen, dass es im Holozän deutlich feuchter wird. Eine Vermoorung setzt ein, die Flora wird gleichförmiger. Die Mammutsteppe scheint ein vielfältiger Mosaiklebensraum gewesen zu sein. Mit der Vereinheitlichung des Lebensraums verschwinden all die Nischen, auf die die großen pleistozänen Pflanzenfresser der Kaltzeitfauna angewiesen sind. Es überleben nur jene Arten, denen die Bedingungen des südlichen Steppengürtels oder der arktischen Tundra genügt haben. Jene Arten, die auf die spezielle Mischform der Mammutsteppe angewiesen sind, sterben nun auch in ihrem Kerngebiet aus, das ihnen in allen vorangegangenen Warmzeiten passende Lebensbedingungen geboten hat. Dennoch haben Mammute noch bis vor 3.700 Jahren auf der Wrangel-Insel in Nordosten vor der Küste Sibiriens gelebt, allerdings in Zwergform (Koenigswald 2004, S.156-158).

### 1.2.3 | Fossilien

Die Fossilien sind die wichtigsten Zeugnisse der Evolution. Sie offenbaren die große Formenfülle des Lebens, das während vieler Jahrmillionen entstanden ist. Die heutigen Lebensformen bilden dabei nur einen Teil der gesamten Vielfalt, da die Evolution nicht geradlinig verläuft und viele interessante Seitenlinien, die über Millionen von Jahren höchst erfolgreich waren, mittlerweile ausgestorben sind. Der Strom des Lebens ist unvorstellbar vielfältig und daher wurden Ordnungssysteme geschaffen, um den Überblick zu behalten. Zuerst steht fast immer die biologische Einordnung eines Fossils in die zoologische bzw. botanische Systematik. Die Bestimmung von Säugetierüberresten nimmt fast immer denselben Weg. Zuerst wird die Position des Fundes im Skelett bzw. Gebiss ergründet. Dies ist möglich da alle Säugetiere nach dem gleichen Grundbauplan gebaut sind. Ein Knochen kann deshalb meistens schnell als Oberarmknochen, Wirbel oder Becken bestimmt werden. Bei der weiteren Zuordnung hilft zunächst die Größe, die viele Arten sofort ausschließen lässt. Dann kann an Besonderheiten die einzelne Gruppe wie etwa Paarhufer oder Raubtier festgestellt werden und Einzelmerkmale machen dann eine Gattungs- oder sogar Artbestimmung möglich (Koenigswald 2002, S. 17f).

#### 1.2.3.1 | Datierungsmethoden

Nach der biologischen Einordnung und der Fundortanalyse eines Fossils, wird dessen zeitliche Einstufung notwendig, da sonst weiterführende Betrachtungen meist nicht besonders zielführend sind. Für die Altersbestimmung kommen in geologischen Zeiträumen zwei ganz unterschiedliche Alterszuordnungen zum Einsatz. Die eine liefert relative Altersangaben, die andere absolute Zahlenwerte die den vergangenen Jahren entsprechen sollen (Koenigswald 2002, S. 17-25).

Eine relative Alterszuordnung, also die Bestimmung welche der verglichenen Schichten oder Gesteinskomplexe eine Fundstelle älter bzw. jünger ist, scheint zuerst vielleicht nicht sehr aussagekräftig. Allerdings ist es bereits im 19. und 20. Jahrhundert damit gelungen, den Gesamtverlauf der Erdgeschichte mit einer erstaunlichen Genauigkeit zu rekonstruieren und die einzelnen Abfolgen richtig anzuordnen. Diese relative Altersbestimmung basiert auf der klassischen Stratigraphie und der Biostratigraphie (Koenigswald 2002, S. 25).

Grundlage der Stratigraphie ist die Beobachtung, dass jüngere Gesteinsschichten auf älteren lagern. Das erlaubt die Schichtpakete mit einem relativen Alter zu versehen, sofern man eventuelle tektonische Verlagerungen berücksichtigt. Unterschiedliche Entstehungsprozesse der einzelnen Schichten führen zu einer variierenden Mächtigkeit, weshalb aus der Schichtdicke nicht unmittelbar auf die Zeitdauer geschlossen werden kann. Bei fossiltragenden Schichten kann die Biostratigraphie zum Einsatz kommen. Der Leitgedanke hierbei ist, dass aufgrund der fortschreitenden Evolution des Lebens bestimmte Tier- und Pflanzenarten nur in gewissen Zeiträumen existiert haben. So lassen sich Schichten des gleichen Alters wiedererkennen, auch wenn sie nicht in unmittelbarer Verbindung stehen. Auch

können z.B. höher evolvierte Formen auf eine jüngere Ablagerung schließen lassen. Die zeitlichen Phasen im Pleistozän sind meist zu kurz und evolutive Veränderungen sind daher besonders schwierig zu beobachten. Doch einige Gruppen wie beispielsweise Hirsche und Wühlmäuse eignen sich besser dafür. Weitere Rückschlüsse liefert die Artzusammensetzung. An der ökologischen Bindung der Arten kann man in den Faunen Mitteleuropas erkennen, ob sie aus einer Warm- oder einer Kaltzeit stammen (Koenigswald 2002, S. 25).

Mit Hilfe der relativen Altersbestimmung lässt sich also ein sehr zuverlässiges Grundgerüst erstellen, dass mittels Methoden der absoluten Altersbestimmung eine noch deutlich feinere Abstufung bekommen kann. Eine besonders einfache und genaue Methode ist die direkte Zählung von Sonnenjahren, wie sie z.B. in der Dendrochronologie und der Warvenzählung zum Einsatz kommt. Der Zyklus der Jahreszeiten der sich bei Bäumen in der charakteristischen Abfolge von dickeren und dünneren Jahresringen ablesen lässt, bildet die Zeitmarken für die Dendrochronologie. Wenn sich gefundene Baumstämme in ihrem Alter überlappen, können so für bestimmte Landschaften Jahresringkurven entwickelt werden, die bis zu 10.000 Jahre zurückreichen. Eine jahreszeitliche Schichtung findet sich auch in einigen Seesedimenten, so genannte Warven, die eine ähnliche Zählung ermöglichen. Solche Schichtungen entstehen beispielsweise bei Eisstauseen, wo sich eine mineralreiche Sommerschicht und eine dünne Winterschicht ausbildet, oder in abgeschlossenen Seen in denen sich der Gehalt an Kieselalgen im Sediment jahreszeitlich bedingt abwechselt (Koenigswald 2002, S. 25f).

In den letzten Jahrzehnten kommen vor allem die physikalisch-chemischen Methoden vermehrt zum Einsatz. Für eine Messung der Zeit in Jahrtausenden bis Jahrmillionen, kann der Zerfall radioaktiver Isotope genutzt werden. Jedes radioaktive Isotop hat eine charakteristische Halbwertszeit, nach deren Ablauf die Hälfte der vorhandenen Atome zerfallen ist. In vielen Kristallen vulkanischen Gesteins sind radioaktive Isotope vorhanden, die in einem bestimmten Mengenverhältnis zu ihren stabilen Endprodukten stehen. An geeigneten Proben kann dann das noch vorhandene Menge des strahlenden Materials und deren Zerfallsprodukte gemessen werden. Aus dem Verhältnis ergibt sich, wie viele Halbwertszeiten bereits durchlaufen worden sind. So kann dann ein absolutes Alter errechnet werden. Bekannte Beispiele solcher Methoden sind die Kalium/Argon- Methode, die Uran/Thorium-Methode und in ihren vielen Varianten die Radiocarbon-Methode (Koenigswald 2002, S. 26).

Die Radiocarbon-Methode ist eine besonders ausgereifte Form der Altersdatierung, deren Ungenauigkeiten man auch gut kennt. In der Atmosphäre gibt es drei Isotope des Kohlenstoffs, das stabile  $^{12}\text{C}$  und  $^{13}\text{C}$ , sowie in einem sehr kleinen Prozentsatz auch das radioaktive  $^{14}\text{C}$ . Alle werden in ihrem natürlichen Verhältnis von Pflanzen assimiliert und in ihre Strukturen eingebaut. Über die Nahrungskette gelangt das  $^{14}\text{C}$  auch in den tierischen Körper und wird im Gewebe festgelegt. Da nach dem Tod eines

Organismus keine neuen Kohlenstoffatome mehr eingebaut werden und damit auch kein neues radioaktives  $^{14}\text{C}$  hinzukommt, beginnt die Uhr zu ticken (Abb. 13). Da die (revidierte) Halbwertszeit des 5568 Jahre  $^{14}\text{C}$  beträgt, können so Altersbestimmungen bis etwa 50.000 Jahre durchgeführt werden. Kohlenstoff wird in alle organischen Strukturen eingebaut, weswegen die Methode sehr breite Anwendung findet. Eine gewisse Ungenauigkeit ergibt sich vor allem daraus, dass der  $^{14}\text{C}$ -Gehalt in der Atmosphäre nicht immer gleich ist, in Phasen erhöhter Sonneneinstrahlung steigt dieser nämlich an. Deshalb können die errechneten  $^{14}\text{C}$ -Jahre von den tatsächlichen Sonnenjahren abweichen, ein Umstand der beachtet werden muss (Koenigswald 2002, S. 26).

Es gibt auch Methoden die nicht den Zerfall, sondern umgekehrt die Aufnahme von radioaktiven Isotopen, beispielsweise aus dem Grundwasser oder aus der kosmischen Neutronen-Strahlung, messen. Liegen kristalline Gesteine an der Oberfläche entstehen kosmogene Isotope von Beryllium, Aluminium oder Chlor, deren Konzentration nach aufwendiger Präparation gemessen werden kann. So kann z.B. bestimmt werden, ab wann ein Findling oder ein Gletscherschliff an der Oberfläche liegt. Alle Methoden haben ihren spezifischen Anwendungsbereich und ihre eigenen Unsicherheiten. Keine Methode ist grundsätzlich der anderen überlegen und ein verlässliches Bild der tatsächlichen Altersverhältnisse erhält man durch Kombination und Vergleich der jeweiligen Ergebnisse (Koenigswald 2002, S. 27).

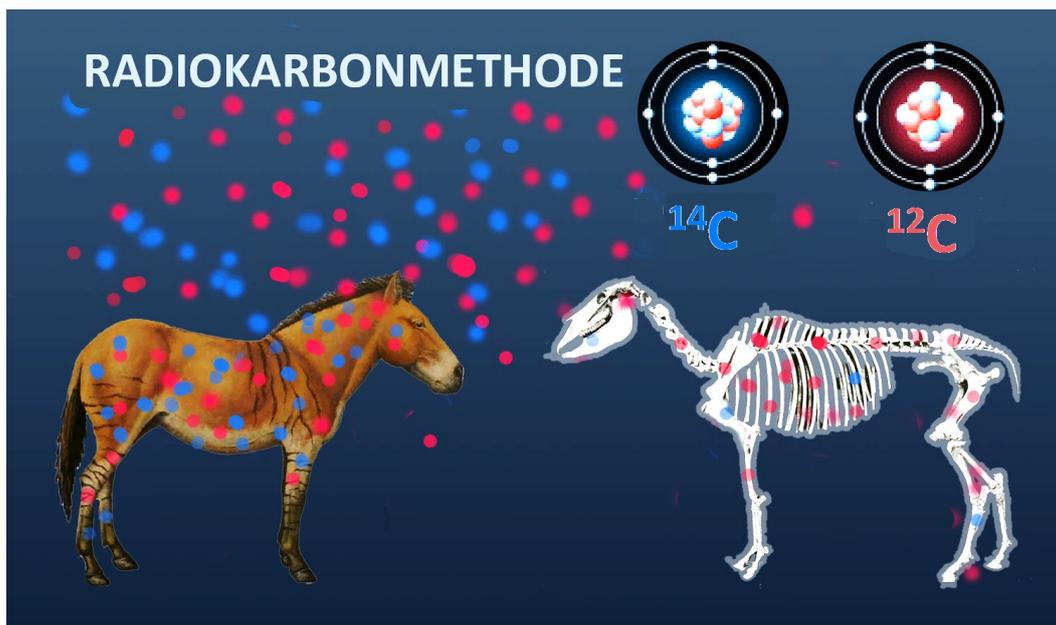


Abb. 13 | Radiokarbon Datierung

Lebende Organismen nehmen kontinuierlich  $^{14}\text{C}$  aus der Atmosphäre auf. Nach ihrem Tod gelangt kein neues  $^{14}\text{C}$  mehr in die Überreste. Das  $^{14}\text{C}$  das in den fossilen Resten enthalten ist zerfällt entsprechend seiner Halbwertszeit, wodurch am noch vorhandenen  $^{14}\text{C}$ -Gehalt der ungefähre Todeszeitpunkt des Organismus bestimmt werden kann (Koenigswald 2002, S. 26).

(Eigene Grafik erstellt nach Koenigswald 2002)

## 1.2.4 | Pleistozäne Flora und Fauna Österreichs

Die überlieferte pleistozäne Flora und Fauna Österreichs ist natürlich nur ein bescheidener Ausschnitt der einstigen tatsächlichen Artengesellschaft. Nur ein Teil der Lebewesen besitzt fossil erhaltungsfähige Hartteile. Hinzu kommt noch das Fehlen von eiszeitlichen Meeresablagerungen oder gar Asphalt Sümpfen, wie sie etwa aus Nord- und Südamerika bekannt sind. In Österreich sind Paläontologen auf andere Fossilfundstellen angewiesen (Abb.14). Dazu zählen vor allem Sande und Schotter (z.B. im Donaubereich), Lößablagerungen (vorrangig in Niederösterreich), sowie Höhlen und Karstspalten (Thenius 1975, S. 16f).

Die Faunen des österreichischen Altpleistozäns (ca. 1,3-0,78 MJ) sind die eines Klimas, das wärmer als das heutige ist und zwischen mäßig feucht und sehr feucht schwankte. Zumindest im Osten war die Vegetation stark differenziert, es gab ausgedehnte Wälder und daneben auch eine offene Karstlandschaft mit Gebüschgürteln. Wichtige Leitfossilien aus der Zeit stammen vor allem aus den Deutsch-Altenburger und Hundsheimer Höhlen und Spalten Niederösterreichs, besonders die Kleinsäugetierfauna (z.B. Kleinwühlmäuse der Gattung *Microtus* und Schermäuse der Gattung *Arvicola*) und die Molluskenfauna sind hier zu nennen (Frank, Nagel & Rabeder 1997, S. 360f).

Im älteren Abschnitt des Mittelpleistozäns (780.000-130.000 Jahre v.h.) setzt sich das warme Klima noch fort. Das lässt sich besonders gut an der thermophilen Chiropterenfauna, also der Fledertierfauna einer Deutsch-Altenburger Fundstelle erkennen und auch die reiche Molluskenfauna aus der Spaltenfüllung von Hundsheim dokumentiert ein hochwarmzeitliches feuchtes Klima. Sie zeigen einen feuchten, von Laubhölzern geprägten Mischwald, reichlich Sträuchern und dazwischen offene bis halboffene trockene Rasenbiotope an. Der weitere Verlauf des Mittelpleistozäns ist von mehrfachen Klimawechseln geprägt, der Kontrast zwischen den Warm- und Kaltzeiten ist sehr stark und gut dokumentiert. Die Fauna der Hundsheimer Spalte zählt zu den wichtigsten mittelpleistozänen Fundstellen Österreichs und auch Europas. Sie enthält neben den Arvicoliden zahlreiche weitere biostratigraphisch aussagekräftige Arten unter den Insectivoren (z.B. Igel), Carnivoren (z.B. Bären, Wölfe, Füchse, Säbelzahnkatzen und Geparden), Artiodactyla (z.B. der Thar, ein ziegenartiger Paarhufer) und Perissodactyla (z.B. Pferd und Nashorn). Versucht man aufgrund dieser Funde den Lebensraum der Hundsheimer Fauna zu rekonstruieren, so entsteht das Bild einer Hügellandschaft mit Wäldern und Buschformationen, sowie felsigen Bereichen, umgeben einerseits von den Auwäldern der Donau und andererseits von weiten Waldsteppen und Savannen. Dem jüngeren Mittelpleistozän werden die warmzeitlichen Fundstellen Repolusthöhle (Steiermark) und Spaltenfüllung St. Margarethen (Burgenland), sowie die kaltzeitlichen Funde aus Wien-Heiligenstadt-Nussdorf zugeordnet (Frank, Nagel & Rabeder 1997, S. 360f; Frank & Rabeder 1997, S. 377f; Thenius 1975, S. 18-24).

### 1.2.4.1 | Jungpleistozäne Flora und Fauna Österreichs

Das Jungpleistozän (130.000-10.000 Jahre v.h.) beginnt mit der intensiven Warmphase des Riss-Würminterglazials (130.000-120.000 Jahre v.h.), das sich in Österreich faunistisch nur wenig nachweisen lässt. Die für das deutsche Eem typischen Großsäuger mit wärmeliebenden Elementen wie *Palaeoloxodon* (ein Elefant), *Dicerorhinus* (Waldnashorn), *Bubalus* (Büffel) und Hippopotamus (Flusspferd) fehlen in Österreich. Nur die Fossilien der alpinen und hochalpinen Höhlenbärenhöhlen belegen das warme Klima (Frank, Nagel & Rabeder 1997, S. 361f).

Das Frühwürm (120.000-65.000 Jahre v.h.) ist geprägt durch den raschen Wechsel von drei kalten und zwei warmen Phasen, die im Profil der Schwabenreithöhle (Lunz, Niederösterreich) sowie in der Schusterlucke (Kremstal, Waldviertel) abgezeichnet sind. Die Funde der Schwabenreithöhle dienen als Standard für eine frühwürmzeitliche Bärenfauna. Die Wirbeltierfauna der Schusterlucke ist die älteste Fauna Österreichs aus dem Jungpleistozän die mehrere boreoalpine Elemente wie *Rangifer* (Rentier), *Capra ibex* (Alpensteinbock), *Alopex* (Polarfuchs), *Ochotona* (Pfeifhasen), *Microtus nivalis* (Schneemaus), *Dicrostonyx* (Halsbandlemming) und *Lemmus* (Echte Lemminge) aufweist und somit zumindest größtenteils aus einer Kaltphase stammen muss (Frank, Nagel & Rabeder 1997, S. 362).

Im Mittelwürm (65.000-34.000 Jahre v.h.) herrschen interglaziale Klimabedingungen und nicht wie lange Zeit vermutet ein interstadiales Klima. Es ist also mindestens so warm wie heute. Zahlreiche Uran-Serien und Radiocarbon-Datierungen der Bärenfossilien aus der Ramesch-Knochenhöhle (Totes Gebirge, Oberösterreich) zeigen, dass der Höhlenbär im Mittelwürm das Hochgebirge bewohnt. Auch aufgrund der Höhlenbärenfaunen werden zahlreiche weitere Höhlen der Nördlichen Kalkalpen und des steirischen Hügellands dem Mittelwürm zugeschrieben. Aus den Lößprofilen Niederösterreichs bei Willendorf und Stratzing ist eine reiche warmzeitliche Mittelwürm-Molluskenfauna bekannt. Sie dokumentieren eine klimatisch günstige, wärme- und feuchtigkeitsbetonte Klimaperiode. Das Artenspektrum zeichnen ein vielfältiges Landschaftsbild mit einem Ahorn- und Eschendominierten Laubwald, einer gut entwickelten Kraut- und Strauchschicht. Saum und Mantelformationen leiten zu offenem bis halboffenem Grasland über. Letzteres wird durch einige Kleinarten und Steppenrelikte belegbar. Die etwas weiter flussabwärts gelegene Fundstelle Schwallenbach zeigt einen mittelfeucht-gemäßigten, über feucht bis sehr feucht und milden Klimacharakter. Eine Weichauenlandschaft mit reichlich Weiden- und Pioniergebüschen, einer feuchten Krautschicht und daran anschließend ein offenes Grasland, Nasswiesen und kleinräumige Steppenrelikte sind anzunehmen. Als sichere Faunenelemente des österreichischen Mittelwürms gelten die Großsäugerarten *Ursus spelaeus* (Höhlenbär), *Ursus arctos* (Braunbär), *Panthera spelaea* (Höhlenlöwe), *Panthera pardus* (Leopard), *Lynx lynx* (Luchs), *Canis lupus* (Wolf), *Alopex lagopus* (Polarfuchs), *Vulpes vulpes* (Fuchs), *Gulo gulo* (Viefraß), *Martes martes* (Braunmarder), *Martes foina* (Steinmarder), *Mustela putorius* (Iltis), *Mustela erminea* (Hermelin), *Crocuta c.*

*spelaea* (Höhlenhyäne), *Cervus elaphus* (Rothirsch), *Capreolus capreolus* (Reh), *Capra ibex* (Steinbock) und *Rupicapra rupicapra* (Gams). Auch die Funde aus der Teufelslucke und anderen Fundstellen wie der Mehlwurmhöhle und der Windenhöhle die früher eher dem Spätwürm zugeschrieben wurden, können aufgrund neuer C14-Datierungen mit einem Alter von rund 40.000 Jahren dem auslaufenden Mittelwürm zugeordnet werden. Daher muss die Mittelwürmfauna auch durch Arten der Mammutfauna wie Mammut, Wollnashorn, Riesenhirsch, Bison und Pferd ergänzt werden. Sie zeigen den Übergang zum immer kälter werdenden Spätwürm an (Frank, Nagel & Rabeder 1997, S. 362; Frank & Rabeder 1997, S. 378f; Nagel et al. 2018).

Eine dramatische Klimaverschlechterung setzt mit dem Spätwürm (34.000-10.000 Jahre v.h.) ein, die ohne dazwischen stärkere Wärmeschwankungen aufzuweisen, erst mit dem Beginn der holozänen Erwärmung und Wiederbewaldung endet. Die Zweiteilung in Mammutsteppenzeit (34.000-13.000 Jahre v.h.) und Spätglazial (13.000-10.000 Jahre v.h.) basiert auf den Unterschieden in der Fauna und weniger auf klimatischen Verschiedenheiten (Frank & Rabeder 1997, S. 379).

Die Mammutsteppenzeit wird durch zahlreiche paläolithische Jagdstationen im Löß Niederösterreichs und durch hochglaziale Funde mehrerer Bärenhöhlen in der Steiermark und Oberösterreich wie Gamssulzenhöhle, Nixloch, Kugelsteinhöhle 2, Liegloch und Drachenhöhle bei Mixnitz repräsentiert. Die Hyänenhöhlenfaunen aus Niederösterreich, der Steiermark, Tschechien und Ungarn, wie beispielsweise Teufelslucke, Mehlwurmhöhle, Tropfsteinhöhle von Griffen und Klein-St. Paul, werden nach neuesten Erkenntnissen mit einem Alter von rund 36.000 bis sogar 50.000 Jahren nicht mehr zur Mammutsteppenzeit, sondern in das auslaufende bis mittlere Mittelwürm gestellt. Die kühlen bis kalten, bis hin zu sehr kalten und überwiegend mittelfeuchten Klimaverhältnisse der Mammutsteppenzeit zeichnet sich auch in der Molluskenfauna der Lößprofile bei Willendorf ab. Die Landschaft dürfte vorwiegend offen, mit Gebüsch und Buschgruppen, wechselnd mit Kraut- und Hochstaudenfluren und vereinzelt Bäumen gewesen sein. Anspruchslose Gebüsch sowie einzelne Gehölze wie Coniferen (Nadelhölzer) schränkten das Offenland stellenweise etwas ein. Die Faunenreste in den Lößstationen sind zum größten Teil als die Jagd- und Speisereste des paläolithischen Menschen auszulegen. Sie enthalten die typischen Elemente der Mammutfauna wie Mammut, Wollnashorn, Pferd, Rentier, Riesenhirsch, Rothirsch, Steinbock, Bison, Wolf, Braunbär, Vielfraß und Polarfuchs (Frank, Nagel & Rabeder 1997, S. 362f; Frank & Rabeder 1997).

Das Spätglazial wird durch das Abschmelzen der großen Würmgletscher geprägt. Im Artenspektrum stellt sich gegenüber den hochglazialen Formen der Mammutsteppenzeit ein markanter Wechsel ein. Die Molluskenfauna aus dem Nixloch beispielsweise zeigen zwar teilweise noch ein eher kühles Klima und eine geringe Waldentwicklung mit felsigen Gebieten und anspruchslosen Holzarten wie Coniferen an. Doch die Funde aus der Gamssulzenhöhle im toten Gebirge hingegen verdeutlichen schon Früh-

Holozäne Verhältnisse, also Initialstadien von Zönosen skelettreicher Wälder mit lichtoffenen Stellen. Im Artenspektrum der Wirbeltierfauna ist ebenso ein deutlicher Wechsel zu sehen. Die großen Pflanzenfresser der Mammutsteppe sind verschwunden und das Ren wird zum wichtigsten Jagdtier des spätpaläolithischen Menschen (Frank, Nagel & Rabeder 1997, S. 362f; Frank & Rabeder 1997).

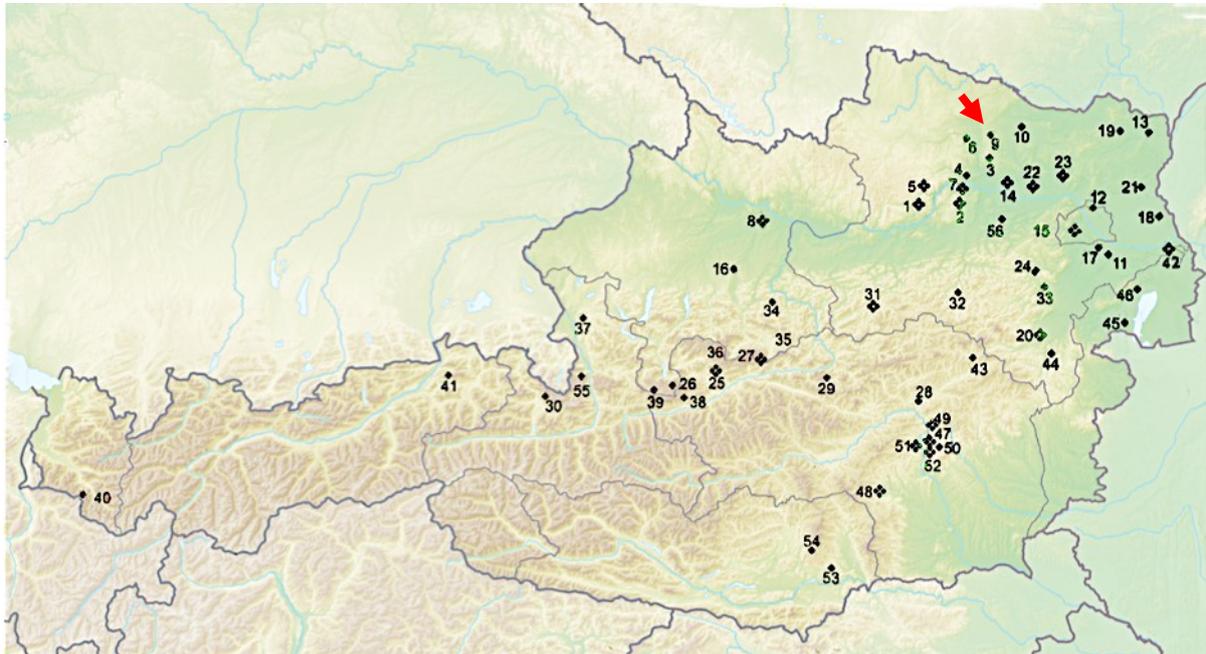


Abb. 14 | Übersichtskarte der plio-/pleistozänen Fundstellen Österreichs

- 1 Aggsbach, Schwallenbach, Willendorf 2 Aigen-Hohlweg, Furth-Hohlweg, Paudorf 3 Gänsgraben bei Limberg
- 4 Grubgraben bei Kammern 5 Gudenushöhle, Schusterlucke, Teufelsrast- Knochenfuge 6 Kamegg
- 7 Krems-Schießstätte, Krems-Wachtberg, Senftenberg, Stratzing, Gedersdorf bei Krems
- 8 Linz-Plesching, Linz-Grabnerstraße, Weingartshof bei Linz 9 Teufelslucke bei Eggenburg
- 10 Alberndorf 11 Fischamend 12 Gerasdorf 13 Grosse Thorstätten bei Altlichtenwarth
- 14 Großweikersdorf, Neudegg, Ottenthal, Radlbrunn, Ruppersthal 15 Wien 16 Lettenmayerhöhle 17 Mannswörth
- 18 Marchegg 19 Poysdorf 20 Rohrbach am Steinfeld, Flatzer Tropfsteinhöhle 21 Stillfried
- 22 Stranzendorf, Unterparschenbrunn 23 Weinsteig, Wetzleinsdorf 24 Allander Tropfsteinhöhle
- 25 Brettsteinbärenhöhle, Brieglersberghöhle, Liegloch 26 Dachstein-Rieseneishöhle
- 27 Gamssulzenhöhle, Ramesch-Knochenhöhle 28 Große Ofenberghöhle 29 Hartelsgrabenhöhle 30 Hennenkopf-Höhle
- 31 Herdengelhöhle, Schwabenreith-Höhle 32 Köhlerwandhöhle 33 Merkensteinhöhle 34 Nixloch 35 Rabenmauerhöhle
- 36 Salzofenhöhle 37 Schlenkendurchgangshöhle 38 Schottloch 39 Schreiberwandhöhle 40 Sulzfluh-Höhlen
- 41 Tischoferhöhle 42 Deutsch-Altenburg, Hundsheim 43 Knochenhöhle bei Kapellen 44 Mehlwurmhöhle
- 45 St. Margarethen 46 Windener Bärenhöhle 47 Große Badlhöhle, Repolusthöhle, Holzingerhöhle
- 48 Dachsloch bei Köflach, Luegloch 49 Drachenhöhle bei Mixnitz, Burgstallwandhöhle I
- 50 Frauenhöhle bei Semriach 51 Fünffenstergrötte, Tropfsteinhöhle am Kugelstein, Tunnelhöhle
- 52 Lurgrotte, Große Peggauerwandhöhle, Kleine Peggauerwandhöhle, Rittersaal, Steinbockhöhle
- 53 Griffener Tropfsteinhöhle 54 Klein St. Paul 55 Torrener Bärenhöhle 56 Langmannersdorf

(Erstellt nach Rabeder et al. 1997)

## 1.3 | Die pleistozäne Hyäne

Die pleistozäne Hyäne Europas die früher in der Forschung häufig als eigene Art mit *Crocota spelaea* geführt wurde, ist mit heutigem Erkenntnisstand trotz einiger morphologischer Unterschiede zur selben Art wie die rezente Tüpfelhyäne *Crocota crocuta* zu zählen und maximal mit dem Unterartstatus *Crocota crocuta spelaea* zu versehen. Mitochondriale-DNA-Untersuchungen bestätigen diese Ansicht und lassen darüber hinaus drei Migrationsereignisse von Afrika nach Asien und Europa erkennen. Das zweite vor etwa 1,5 Millionen Jahren im Altpleistozän führte zum Einwandern der ersten Tüpfelhyänen in Europa und zur Aufspaltung der afrikanischen Tüpfelhyänen in eine Nördliche und Südliche Population (Rohland et al., S. 2439-2441).

### 1.3.1 | Lebensweise und Verbreitung

In jedem Fall war die Tüpfelhyäne spätestens ab dem Mittelpleistozän, bis ca. 20.000 Jahre vor heute in Europa verbreitet (Abb. 15). Da man ihre Überreste vor allem in Höhlen gefunden hat, ist ihr der Name Höhlenhyäne verliehen worden. Auch wenn es zahlreiche Funde mit überschaubarem Material gibt, so sind Funde mit vielen Überresten eher die Ausnahme. Zu nennen sind hier vor allem die Tornewton cave in England und die Teufelslucke bei Eggenburg in Niederösterreich. Die größten Unterscheidungsmerkmale von der rezenten *Crocota crocuta crocuta* und der fossilen *Crocota crocuta spelaea* sind die allgemeine Körpergröße und das Längenverhältnis von Vorder- und Hinterextremitäten. Die Tüpfelhyäne hat eine Kopf-Rumpf-Länge zwischen 1,2 und 1,8 m wobei die Weibchen bis zu 20% größer sein können als die Männchen, was bei Säugetieren die Ausnahme ist. Die Höhlenhyäne war deutlich größer als die rezente Form. Diese Größenzunahme könnte der „Bergmann’sche Regel“ folgen, nach der Tiere aus kälteren Regionen größer sind als jene aus wärmeren Gebieten. Größere und kompaktere Tiere haben im Verhältnis zu ihrem Volumen geringere relative Körperoberfläche und daher weniger Wärmeverlust. Daraus ergibt sich eine Zunahme der Größe vom südlichen Afrika zum nördlichen Europa und ebenso sind die glazialen Höhlenhyänen größer als die der Interglaziale. Jedoch wird die Bergmann’sche Regel allgemein heute in der Forschung immer mehr in Frage gestellt. Bei *Crocota crocuta spelaea* ist eine Längenabnahme bei den distalen Mittelhand- und Mittelfußknochen (Metapodien) und eine gleichzeitige Längenzunahme der proximalen Extremitätenanteile (Humerus und Femur) zu sehen. Die mittleren Extremitätenknochen (Radius und Ulna, sowie Tibia und Fibula) sind unverändert in ihrer Größe (Koenigswald 2002, S. 117-119; Dockner 2006, S. 22).

Über die tatsächliche Lebensweise der pleistozänen Hyänen kann selbstverständlich nur spekuliert werden, aber viele Parallelen zu den noch lebenden Tüpfelhyänen in Afrika sind dennoch anzunehmen. Aufgrund der Veränderung in den Extremitätenproportionen ist eine etwas andere Lebensweise als die der viel laufenden modernen Tüpfelhyäne in Afrika anzunehmen. Auch ist die Höhle als Lebensraum in weiten Teilen der Forschung akzeptiert, wenn nicht als Dauerheim, so zumindest zur Aufzucht

der Jungtiere. Auch ist es sehr schwierig auf die Clangröße oder gar eine solitäre Lebensweise zu schließen, allerdings sind in ihren pleistozänen Habitaten besonders große Clans eher unwahrscheinlich (Koenigswald 2002, S. 117-119; Dockner 2006, S. 22).

Als Raubtiere sind Hyänen, ähnlich wie Löwen, nicht auf besonders warme Klimaphasen angewiesen. An der Südküste Englands sind Hyänenhöhlen aus dem letzten Interglazial bekannt, aber die meisten Funde vom Festland stammen aus dem letzten Glazial. Als kraftvolle Räuber treten sie regelmäßig in der Faunengesellschaft der Mammutsteppe auf. Viele Mammut- und Wollnashornknochen zeigen die unübersehbar tiefen Bissspuren, wie sie nur Hyänen hinterlassen haben können. Aufgrund ihrer klimatischen Flexibilität ist ihr eine Verbreitung über große Teile Europas möglich gewesen (Koenigswald 2002, S. 117-119).



**Abb. 15 | Verbreitungsgebiet von *Crocuta crocuta* im pleistozänen Europa**

Die Funde pleistozäner Hyänenhöhlen zeichnen das Bild eines klimatisch kaum gebundenen Räubers. Lediglich die Hochgebirge Mitteleuropas und der hohe Norden Europas sind bisher frei von Hyänenfunden geblieben.

1 Castillo; 2 Otero; 3 Lezetxiki; 4 Aizkirri-Ko-Koba; 5 Coseobilo; 6 Los Casares; 7 Abri Romani; 8 Toll; 9 Mollet; 10 Isturitz; 11 Beaudéance, d'Aurensan, Gerde, La Bouhadère, L'oeil, Montmaurin; 12 Fontéchevade, Rois; 13 Ariègeoise, Gargas; 14 Bernous, Jaurens, La Ferrassie; 15 Paris; 16 Pair-non-Pair; 17 Aldene, Crouzade, Tournal; 18 Roquette II; 19 Balauzière, Baume Fladin, Baume Longue, Calmette, Campefiel, Mialet; 20 Neron à Soyons; 21 Renne, Tasières; 22 Fournier, Goule, Vallescure; 23 Rigabe; 24 Echenoz; 25 Cavillon, Enfants, Grimaldi, Observatoire, Prince; 26 Hyène, Surean, Érable, Margite; 27 Grand abri Ben-Ahin, Dubois, Mont Falise, du Renard; 28 Hastière, La Naulette, Ramioul; 29 Liesbergmühle; 30 Schalberg; 31 Madona dell'arma; 32 Fate; 33 Tasso; 34 Lena; 35 Cucigliana; 36 Gavardo; 37 Golino a Talamo; 38 Ponte di Veia; 39 Cassino; 40 Oida; 41 Taddeo; 42 Torre di Talao; 43 Tischoferhöhle; 44 Badelhöhle; 45 Gudenus-Höhle; 46 Teufelslucke; 47 Merkensteinerhöhle; 48 Windener Höhle; 49 Kartstein; 50 Herne i. W.; 51 Feldhofhöhle; 52 Göpfelsteinhöhle, Haldenstein, Sirgenstein-Höhle, Urspring; 53 Buchberg; 54 Bockstein, Brillenhöhle, Irpfelhöhle, Vogelherd, Kleine Ofnet, Große Ofnet; 55 Osterode; 56 Velburger Schloßberg, Räuberhöhle, Schulerloch, Altendorf; 57 Gaillenreutherhöhle; 58 Hohler Fels; 59 Zwergloch; 60 Höhle bei Brumberg; 61 Dürrloch, Weinberghöhlen; 62 Hermannshöhle; 63 Ehringsdorf, Taubach; 64 Ilsenhöhle, Bad Köstritz, Lindenthaler Hyänenhöhle, Kalksteinbrüche; 65 Wschodnia (=Hellmich-cave); 66 Radochowska (=Reversdorfer cave); 67 Nad Kačákem, Sankt-Prokop-Höhle, Turská maštal, Zlatý kůň; 68 Český Krumlov, 69 Barová, cave no. 4, Eliščina, Kůlna, Nicová, Sklep, Vranův mlýn; 70 Pod hradem, Slouper, Žižka-cave (Žižkova díra, Na Končinách), Švédův stůl, V Hložku (Pod Vintokami), Výпустek; 71 Čertova díra, Hranice, Předmostí, Šipka; 72 Dzeravá skála (Pálffy cave); 73 Silická Brezová; 74 Betalov spodmol, Črnikal, Kanegra, Parska golobina, Postojnska jama, Romualdo, Sečovlje, Vela Spilja; 75 Krapina, Veternica, Vindija; 76 Brini, Pisana stina; 77 Srednji Lipovac; 78 Durkovina; 79 Risovača; 80 Makarovec; 81 Tokod-Nagyberek; 82 Csákvárer-Höhle, Érd, Estérházy, Jankovich, Kiskevélyer, Szelim, Dorog, rock shelter no. 1 of Pilisszántó, rock shelter of Remetehegy, Süttő, Tarkó rock shelter, Tata; 83 Balla, Búdospast, Diósgyőrer cave, Hermans-cave (Herman-Ottó-cave, Istállóskő, Kálmán-Lambrecht, Lökvölgyer, Mexicovölgyer, Peskő, Subalyuk, Szeleta, Hórvölgy cave, Varbó; 84 Igric; 85 Magura; 86 Bordul-Mare, Spurcata; 87 Adam, Bordeiu de Pietra, Bursucilor, Izvor; 88 Devetaškata; 89 Morovica, Pešč, Vasil Lewski; 90 Petralona; 91 Sinjakowe; 92 Butešty; 93 Vychvatincy; 94 Nerubaj, Staroselje; 95 Adži Koba, Sjuren I; 96 Koš-Koba, Kiik-Koba, Ilskaja, Asych, Taglarskaja; 97 Ust-Katawska; 98 Tornewton cave; 99 Sandford Hill; 100 Pin Hole; 101 North sea findings; 102 Koziarna; 103 Raj; 104 Prima I, Lviv VII (Erstellt nach Dockner 2006)

Gegen Ende des Pleistozäns starb die Hyäne in Europa aus. Die genauen Ursachen sind bisher noch nicht geklärt worden. Das Kältemaximum des Würm-Glazials vor etwa 20.000 Jahren vor heute, hat mit hoher Wahrscheinlichkeit das Verbreitungsgebiet von *C. crocuta spelaea* in Europa deutlich verkleinert. In Südeuropa ist die Hyäne noch etwas länger nachweisbar. Auch gibt es aus dem französischen Magdalénien aus der Station von La Madeleine eine Knochenschnitzerei, die als Höhlenhyäne interpretiert wird. Doch letztlich verschwindet sie auch aus den wärmeren Teilen Europas. Hierfür ist eine Klimaursache unwahrscheinlich, möglich sind unzureichend viele Beutetiere und ein stärkerer Konkurrenzdruck durch den Menschen um Nahrung und Unterschlupf. In Israel ist die Tüpfelhyäne auch bis in das Aurignacien belegt. Ab wann *C. crocuta* auch aus dem Mittelmeerraum endgültig verschwindet und auf ihr heutiges Gebiet südlich der Sahara beschränkt wird, kann noch nicht genau geschätzt werden (Koenigswald 2002, S.119; Varela et al 2010, S. 2027).

### 1.3.2 | Bedeutung für die Paläontologie

Für die Paläontologie haben Hyänen eine besondere Bedeutung. Ihre Fähigkeit Knochen zu zerbeißen, zerstört zwar viele Skelette, aber da sie Knochen in großen Mengen in ihre Höhlen transportieren, bringen sie die Überreste ihrer Beutetiere dorthin wo sie besonders gut fossil werden können. Ein fossiler Hyänenhorst ist daher besonders gut geeignet um einen Querschnitt der zur gleichen Zeit im Umland lebenden Großsäuger zu erhalten, da nicht nur die eigenen Beutetiere, sondern auch andere herumliegende Knochen in den Bau eingetragen worden sind. Sogar benagte abgeworfene Geweihe von Hirschen, die kaum Nährwert besitzen, sind gefunden worden. In diesen Ansammlungen finden sich sehr häufig auch die Knochen von Hyänen selbst, da auch Artgenossen die beim Kampf um die Beute, aufgrund von Krankheiten oder ähnlichem umgekommen sind, nicht verschmäht worden sind. Die Teufelslucke bei Eggenburg ist ein besonders gut untersuchter Hyänenhorst aus dem Würmglazial. Hier wurden tausende Knochen ausgegraben, sowohl von der Hyäne selbst, als auch von Tieren die zur selben Zeit im selben Lebensraum gelebt haben, wie Mammut, Wollnashorn, Pferd, Rothirsch, Rentier, Riesenhirsch und Bison. Unter den Hyänenknochen sind auch Jungtiere besonders gut belegt (Koenigswald 2002, S. 117-119).

#### 1.3.2.1 | Beutetier Pferd

Ähnlich wie die rezente Tüpfelhyäne in Afrika heute gerne Zebras und Esel als Beutetiere reißt, so dürften Pferde auch für die pleistozänen Hyänen Mitteleuropas eine äußerst beliebte Beute gewesen sein (Abb. 16). Sie sind als klimaflexible Herbivoren vermutlich in kalten wie auch warmen Phasen als Beutetiere in ausreichender Individuenanzahl zur Verfügung gestanden. Durch die verhältnismäßig kleine Körpergröße der Pferde ist es *C. crocuta spelaea* möglich gewesen auch adulte Tiere erfolgreich zu jagen und nicht nur Jagd auf juvenile oder kränkliche Tiere zu machen wie bei den Großherbivoren. Besonders in hügeligen und bergigen Regionen wo Mammut und Wollnashorn nur selten oder gar nicht

anzutreffen sind, ist das Pferd eine besonders wichtige Nahrungsquelle für *C. crocuta spelaea* gewesen. Zumindest vermittelt die Analyse der Knochenfunde unterschiedlicher mitteleuropäischer pleistozäner Hyänenhöhlen dieses Bild. So sind beispielsweise 51% der Knochen aus der Srbsko Chlum-Komín Höhle in Tschechien Pferdeknochen. Auch in einigen anderen ehemaligen Hyänenhöhlen des Jungpleistozäns Mitteleuropas sind ähnlich hohe Anteile an Pferdeüberresten gefunden worden, wie beispielsweise in der Rochelothöhle in Frankreich (Cajus G. Diedrich 2010, S. 174).

Die Teufelslucke bei Eggenburg weist ebenfalls einen besonders hohen Anteil an Pferdefunden auf, doch ist auch das Wollnashorn mit etlichen Funden belegt. Ebenso ist das Mammut in der Fundsituation vertreten, jedoch in einem deutlich geringeren Ausmaß. Darüber hinaus scheinen noch Rothirsch, Riesenhirsch und Bison eher häufiger im Knochenbefund auf, das Rentier hingegen ist nur gering nachgewiesen (Sickenberg 1933, S. 33-34).

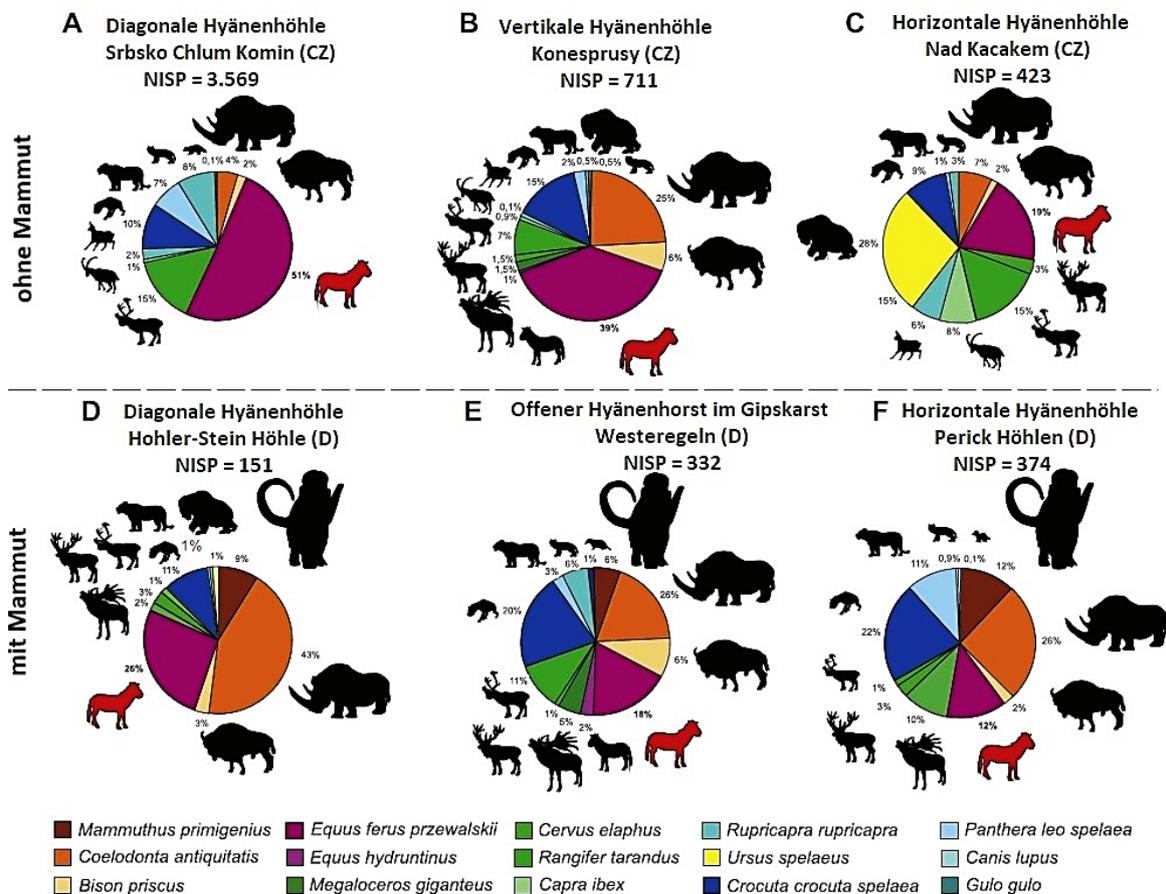


Abb. 16 | Beutetieranteile aus ehemaligen Hyänenhorsten

Der Vergleich aus Fundstellen des Böhmisches Karsts in Tschechien und des Sauerland Karsts in Deutschland zeigen, dass in Regionen ohne Mammut die Jagd auf Pferde bei Hyänen besonders hoch war. Einzigartig ist der extrem hohe Pferdeknöchelanteil von 51% der Srbsko Chlum Komín Höhle.

(Verändert nach Diedrich 2010)

### 1.3.3 | Die Teufelslucke: ein pleistozäner Hyänenhorst

Bei der Teufelslucke handelt es sich um eine typische jungpleistozäne Hyänenhöhle (Abb. 17). Im Spätglazial und Holozän wurde sie von Eulen und Füchsen bewohnt. Synonyme sind Fuchsenlucke oder Fuchsloch. Sie befindet sich in der Gemeinde Röschitz, Bezirk Horn, nordöstlich von Eggenburg im Nordhang des Königsberges bei Roggendorf (Döppes & Rabeder 1997, S. 61).

Johann Krahuletz führte 1874 bis 1889 die ersten wissenschaftlichen Aufsammlungen und Grabungen durch. Die nächsten wissenschaftlichen Aufsammlungen machte Josef Höbarth 1926, gefolgt von einer kurzen Grabung durch Eugen Frischauf. Eine große Grabungskampagne fand unter der Leitung von Angela Stifft-Gottlieb in den Jahren 1929-1931 statt. Nach dem 2. Weltkrieg kam es zu kürzeren Grabungen durch Friedrich Brandtner und Franz Zabusch 1950, durch Brandtner 1953, durch die urgeschichtliche Arbeitsgemeinschaft der Anthropologischen Gesellschaft 1952, durch Kurt Ehrenberg, Friedrich Bachmayer, F. Berg und Fritz Steininger 1958. Mitte der 70er wurden von Gernot Rabeder und Fritz Steininger aus dem Vorplatz der Höhle Sediment entnommen und im Maigenbach geschlämmt. Mit dem daraus gewonnenen Mikrovertebraten-Material wurde die Faunenliste wesentlich erweitert. Neben den prähistorischen Funden gewidmeten Mitteilungen durch Bayer 1927, sowie durch Brandtner und Zabusch 1950, liegt noch ein Vorbericht über die Säugetierfauna von Sickenberg 1933 vor. Eine umfangreiche Monographie, aus Kriegsgründen in zwei Teilen erschienen, wurde von Ehrenberg (1938-40 und 1966) verfasst (Döppes & Rabeder 1997, S. 62).

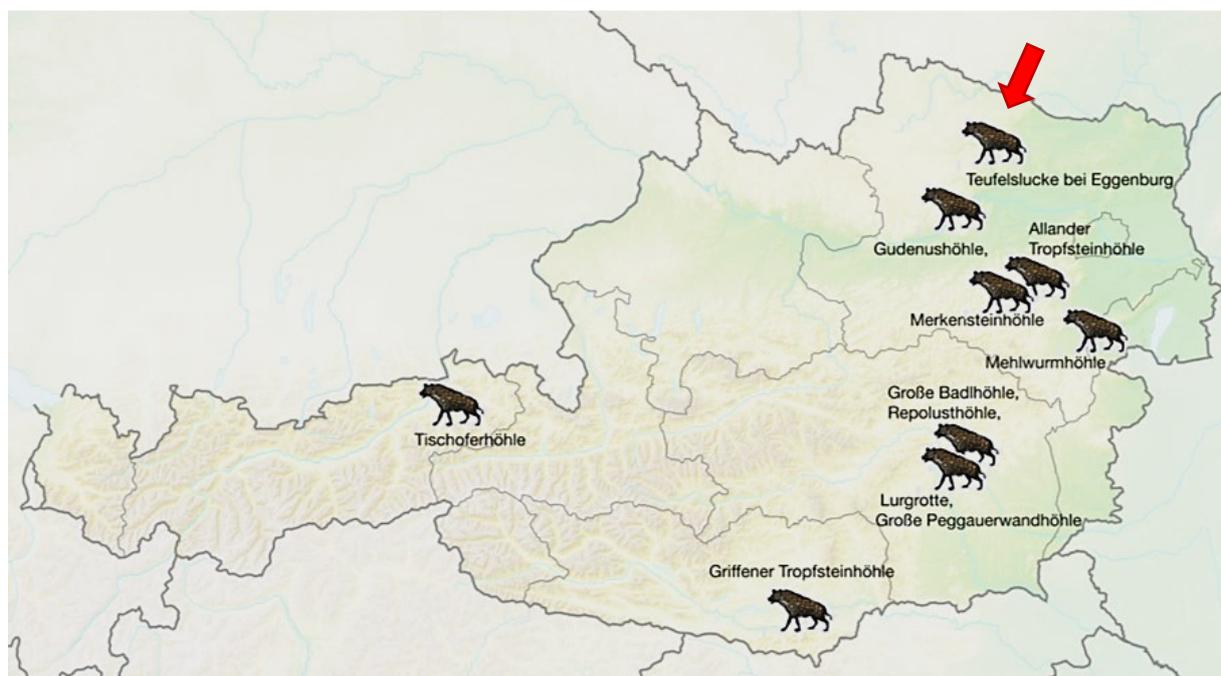


Abb. 17 | Pleistozäne Hyänenhöhlen in Österreich

In Österreich sind einige pleistozäne Hyänenhöhlen bekannt. Die Teufelslucke zählt dabei zu jenen mit dem reichsten Equidenmaterial. In den Hochgebirgen sind bisher keine Hyänenfunde bekannt. (Erstellt nach Rabeder et al. 1997)

### 1.3.3.1 | Geologie und Sedimente

Der Sockel des Königsberges besteht aus Altkristallin, vorwiegend aus den Gneisen und Graniten der Böhmisches Masse. Darüber überlagern transgressiv im Liegenden feine lockere marine, basal in gröbere Transgressionskonglomerate übergehende Gauderndorfer-Sande, und im Hängenden harte gebankte Sandsteine, die Eggenburger Schichten. Die Höhlenräume entstanden durch die erosive Ausräumung der basalen, weicheren Gaudendorfer-Sande, während die Höhlendecke von den zu Sandstein verhärteten Eggenburger Schichten gebildet wird (Ehrenberg 1966, S.7-9).

Die Teufelslucke entstand also als eine Schichtgrenzhöhle, durch teilweise Wegführung der Lockersedimente zwischen Kristallin und Eggenburger Schichten. In ihrer heutigen Form stellt die Höhle ein System verschiedener unregelmäßiger Gänge dar, die sich örtlich zu größeren Ausweitungen vereinigen, teilweise sind diese Gänge jedoch kaum oder gar nicht befahrbar (Abb.18). Die Raumhöhe ist durchgehend gering und die Gestaltung von Boden und Decke ist unregelmäßig und teilweise weitgehend unabhängig von der verschiedenen Gesteinsbeschaffenheit (Ehrenberg 1966, S.7-9).

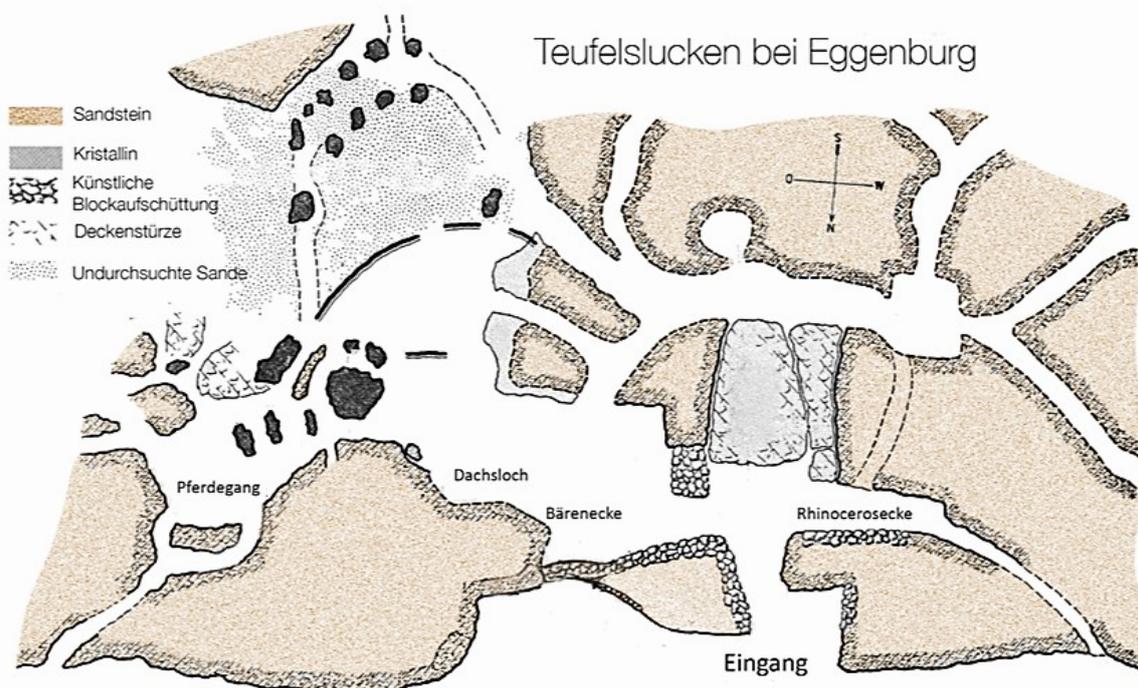


Abb. 18 | Grundriss der Teufelslucke

Die Teufelslucke entstand als eine Schichtgrenzhöhle, durch teilweise Wegführung der Lockersedimente zwischen Kristallin und Eggenburger Schichten. Heute stellt die Höhle ein System verschiedener unregelmäßiger Gänge dar, die sich örtlich zu größeren Ausweitungen vereinigen.

(Erstellt nach Ehrenberg 1966)

Die Sedimente der Teufelslucke sind durch zahlreiche Raubgrabungen, durch die Grabungstätigkeit von Säugetieren, vor allem von Füchsen, immer wieder gestört worden, daher ist es zu vielfachen Vermischungen der Fossilien gekommen. Nur an wenigen Stellen konnte ein wahrscheinlich ungestörtes Profil analysiert werden. So wurde im westlichen Teil des Haupteingangs 1958 unter 30-40cm alten Abraam ein ungestörtes Profil in 3m Länge und 0,6-1,1m Breite ergraben, dass wohl im Wesentlichen dem Normalprofil der Höhle entsprechen dürfte:

- Oberste Schicht aus Eggenburger Sandstein (Verbruchsmaterial vom Höhlendach)
- Dünnes schwärzliches, erdig-humoses Band
- Gelbbrauner, weißlicher, grünlicher oder grauer Quarzsand mit graubraunen Tonlagen, mit 1 bis 2 schwarzen Bändern (Fe- und Mn-Ausfällungen)
- Bodensole aus hellem Quarzsand mit Blöcken vom Kristallin

Fossilführend sind die oberen Quarzsande, die unteren Sande sind fossilieer (Döppes & Rabeder 1997, S. 62; Ehrenberg 1966, S.7-9).

### 1.3.3.2 | Fauna und Klima

Die Faunenliste der Teufelslucke ist äußerst artenreich und enthält eindeutig fossile Arten wie Höhlenhyäne, Höhlenbär, Mammut und weitere, aber auch wahrscheinlich rezente Formen wie Kaninchen, Hausmaus und Haushuhn. Die Anhäufung so vieler Arten lässt sich auf drei Hauptverursacher zurückführen. Die erste Fundgruppe bilden die Reste der großen Säugetiere, die als Nahrung der eiszeitlichen Hyänen in die Höhle gelangten. Sie stammen von großen Pflanzenfressern wie Mammut, Nashorn, Bison, Riesenhirsch, Rentier, Rothirsch und Pferden, aber auch von Raubtieren wie Wolf und Höhlenhyäne. Nur beim Höhlenbären kann davon ausgegangen werden, dass er in der Höhle beim Winterschlaf verendet ist. Die zweite Gruppe ist die Masse an Mikrovertebratenreste, die aus Eulengewöllen stammt. Die Nahrung der in der Höhle nistenden Eulen bestand hauptsächlich aus Nagetieren wie Ziesel, Hamstern und Wühlmäusen, ergänzt durch Amphibien wie z.B. Fröschen. Die letzte Faunengruppe besteht aus einer großen Zahl an Wasservögel, darunter auch Haustierformen, aber auch mittelgroße Säugetiere wie Hasen und Kaninchen. Für sie ist anzunehmen, dass sie als Beutetiere von Füchsen eingetragen wurden. Die letzten beiden Faunengruppen, eingebracht vor allem durch Eulen und Füchse, entstammen vermutlich dem Spätglazial und beginnenden Holozän und sind damit deutlich jünger, als die Hyänenreste (Döppes & Rabeder 1997, S. 62-65).

Da das Spektrum der von den Hyänen in die Höhle eingeschleppten Großsäuger viele typische Bewohnern einer Kaltsteppe enthält, nahm man lange Zeit an, dass sie von den Hyänen im Hochglazial des Würms besiedelt war. Doch schon Otto Sickenberg weist 1933 auf das Fehlen, bzw. die zumindest absolute Seltenheit der sogenannten arкто-alpinen Faunenelemente im Fossilbefund hin. Daher kann

zwar seiner Meinung nach nicht mit Sicherheit auf einen Eis-Hoch, oder Niederstand geschlossen werden, aber zumindest von keinem ausgesprochen kalten Klima ausgegangen werden, sei dies ein regionales Klimaphänomen oder ein allgemeiner Klimatrend. Sickenberg vermutet eine Landschaft in der Wald- und Steppenformen auf eng benachbartem Gebiet, gleichzeitig nebeneinander gelebt haben, eine Grassteppenlandschaft mit durchsetzt mit Waldinseln beispielsweise. Ein Landschaftsbild das dem heutigen gar nicht unähnlich wäre, da das Gebiet noch jetzt zwischen pontischer Gras- und Kultursteppe und baltischen Waldgebiet liegt und die gegenwärtige Tierfauna eine ähnliche Mischfauna darstellt (Döppes & Rabeder 1997, S. 64f; Sickenberg 1933, S. 37f).

Kurt Ehrenberg ist sogar noch vorsichtiger bei der Rekonstruktion der klimatischen und ökologischen Verhältnisse: „Alles in allem gestattet demnach die vertikale Verteilung der Fauna, soweit sie überhaupt beurteilbar ist, vielleicht die Annahme geringer und allmählicher, nicht aber deutlicher oder gar plötzlicher Veränderungen. Sie erlaubt daher keine sichere Aussage oder gar Entscheidung darüber, ob Lebensraum bzw. Lebensverhältnisse sich in erheblichem Maße wandelten bzw. ob und inwieweit das ökologische Gepräge annähernd konstant, mithin einheitlich blieb“ (Ehrenberg 1966, S. 151).

Aktuelle Radiokarbon-Datierungen der Teufelslucke-Hyänenreste haben ein Alter von etwa 38.000-40.000 Jahren ergeben, ein Großkatzenknochen aus der Höhle wurde sogar auf rund 46.000 Jahre datiert. Diese Daten zeigen also, dass die Höhle schon während des Mittelwürm und nicht erst ab dem Hochglazial von den Hyänen bewohnt war. Untersuchungen an alpinen pleistozänen Hyänenhöhlen haben in den letzten Jahren zu neuen Erkenntnissen der ökologischen Bedingungen während des Mittelwürm geführt. Doris Nagel et al. (2018) weisen darauf hin, dass die paläökologischen Faunenanalysen dieses Zeitabschnitts zwar eher das Bild einer kalten oder mittelkalten Steppenlandschaft zeichnen, die Klimakurven der Milankovitch-Zyklen diese Zeit aber als deutlich wärmer darstellen, als das darauffolgende Hochglazial vor rund 20.000 Jahren. Die Dansgaard-Oeschger Ereignisse des Mittelwürm zeichnen sich in den Ergebnissen der Grönland-Eisbohrkernen in Form mehrerer Temperaturfluktuationen ab. Vor 47.000 bis 35.000 Jahren vor heute folgen einander Phasen mit interstadialem Charakter sehr rasch, bevor sich die warmen Klimaereignisse bis zum glazialen Maximum des Würms kontinuierlich verkürzen. Neben den typischen kaltzeitlichen Taxa finden sich in den Hyänenhöhlen des Mittelwürm auch eher seltene Faunenelemente wie Stachelschwein, Onager und Westblindmaus (*Spalax*), die alle für trockene aber warme Umgebungen bekannt sind, so genannte subtropische Steppen, für die es sehr unwahrscheinlich ist, dass sie in der Mammutsteppe zurechtgekommen wären. Von den heutigen Lebensbedingungen dieser Tiere ausgehend, waren die Sommer zwischen 40.000 und 50.000 Jahren vor heute wärmer und mit weniger Niederschlag. Nagel et al. (2018) vermuten daher, dass Grassteppen und Savannen bis zu den Alpenausläufern reichten und kontinentales trockenes Klima Einwanderungswellen von subtropischen Faunenelemente begünstigten, die dann gemeinsam mit den großen Steppenherbivoren lebten (Nagel et al. 2018, S. 23f).

## 1.4 | Das pleistozäne Pferd

Die Urpferde des Paläogens sind mit etwa 35cm Schulterhöhe nur so groß wie ein Hund gewesen und ihre Bewegung hat noch auf vier vorderen und drei hinteren Laufzehen stattgefunden. Den Großteil ihrer Entwicklung haben die frühen Pferde in Nordamerika durchgemacht (Abb. 19). In Europa hat letztlich nur der jüngste Einwanderer das einzeilige Pferd der Gattung *Equus* überlebt. Vor etwa zwei Millionen Jahren, kurz vor der Wende vom Tertiär zum Pleistozän ist er über die Beringstraße nach Asien und Europa und Afrika gelangt. Dabei lassen sich zwei Gruppen unterscheiden, zum einen die „stenoninen“ oder „stenoniden“ Zebras und Esel und zum anderen die echten Pferde, die sogenannten „caballinen“ Formen, die direkten Vorfahren unserer heutigen Hauspferde (Koenigswald 2002, S. 62).

### 1.4.1 | Stammesgeschichte

Im Eozän vor etwa 55 bis 52 Millionen Jahren leben in Nordamerika und Europa die sogenannten „hyracotheren“ Pferde, in der Forschung zuvor meist als *Eohippus* oder *Hyracotherium* bezeichnet, eine kleine Gruppe früher Equidae von etwa einem halben Dutzend sich differenzierender Formen. Ihre Größe entspricht in etwa der von Füchsen, Hunden bis zu kleinen Rehen. Die fossilisierten Skelette Nordamerikas zeigen vier Zehen an den Vorderbeinen und drei an den Hinterbeinen, also Gliedmaßen angepasst an weiche Waldböden. Auch die Zähne lassen eine Kost aus Blättern und Früchten erkennen. Ab ca. 50 Millionen Jahren kommt es mit *Orohippus* zu den ersten evolutionären Veränderungen. Auch wenn die Gliedmaßen und Zehen im Wesentlichen noch den hyracotheren Pferden entsprechen, so wird der generelle Körperbau schon schlanker, aber besonders die Zähne zeigen deutliche Änderungen. Die Kronen werden etwas ausgeprägter, die vorderen Prämolaren kleiner und die hinteren Prämolaren entwickeln sich zu echten Molaren, die nun bessere Mahlbewegungen ermöglichen (Busby & Rutland 2019, S. 14; MacFadden 2005, S. 1729).

Dieser evolutionäre Trend in Richtung Anpassungen an eine Nahrung die mehr zermahlt werden muss wird mit *Epihippus* fortgesetzt. Auch wenn die Zähne bereits weiterentwickelt sind, ist *Epihippus* immer noch recht klein mit etwa 60 cm Höhe. Doch die Landschaft Nordamerikas beginnt sich zu verändern, Wälder werden mehr und mehr von Graslandschaften abgelöst und das führt auch zu Veränderungen bei den Pferdeverwandten. Vor rund 40 Millionen Jahren ist *Mesohippus* bereits größer und mit jeweils drei Zehen an Vorder- und Hinterbeinen, die besser an eine laufende Lebensweise angepasst sind, ausgestattet. Das Gebiss zeigt nur mehr einen Prämolare und sechs Backenzähne (Busby & Rutland 2019, S. 16).

Doch neben *Mesohippus* coexistiert ab rund 36 Millionen eine weitere Equidenart, *Miohippus*. *Miohippus* scheint aus einem evolutionärem Seitenast *Mesohippus'* entstanden zu sein. Rund vier Millionen Jahre existieren beide Arten, doch *Miohippus* überdauert schließlich *Mesohippus*, es war größer

und hatte weiter entwickelte Zähne. *Miohippus* gilt als Vorfahre zahlreicher weiterer Pferdeformen, die sich vor ca. 25 Millionen Jahren beginnen schnell in zwei Gruppen von Arten zu differenzieren. Die eine Gruppe verbleibt auf den Grasebenen, die andere passt sich wieder mehr einem Leben im Wald an. Aus dem eher im Wald lebenden *Miohippus* entsteht *Kalobatippus*, vermutlich der Vorfahre von *Anchitherium*, das sich auf Asien und Europa ausbreitet. Dieses wiederum entwickelt sich in Eurasien zu *Sinohippus* und in Nordamerika zu *Hypohippus* und *Megahippus* (Busby & Rutland 2019, S. 16-17).

Im Grasland wird aus *Miohippus* das über einem Meter große *Parahippus*. Es weist bereits verschmolzene Mittelhand und Fußkonchen auf und läuft nur mehr auf einem mittleren Zeh. Es dürfte im Habitus den heutigen Pferden schon recht ähnlich gewesen sein. Ungefähr ab dem mittleren Miozän wird *Merychippus* häufig aus dem vermutlich rund fünfzehn verschiedene Pferdeformen hervorgehen, die sich weiter in drei Hauptgruppen ausdifferenzieren *Hipparion*, *Protohippus* und *Pliohippus*. Viele dieser Pferde breiten sich nach Asien und Europa aus. Lange dachte man *Pliohippus* sei der Vorläufer der modernen Pferde gewesen, doch dürfte sich aus ihm *Astrohippus* gebildet haben. Aus heutiger Perspektive scheint *Dinohippus* als Vorfahre der rezenten Gattung *Equus* wahrscheinlich. Diese Gattung bleibt letztlich als einzige übrig und breitet sich von Nordamerika ausgehend nach Eurasien und Afrika aus (Busby & Rutland 2019, S. 16-17).

Am Ende des Tertiärs bleibt also nur noch eine Pferdelinie übrig, die eigentlichen Pferde der Gattung *Equus*. Deren überlebende Mitglieder haben alle zu unterschiedlichen Zeiten, in mehreren Wanderungswellen Nordamerika verlassen. Möglich wird ihnen das während der Kaltzeiten in denen ein Absinken des Meeresspiegels die Bering-Landbrücke zwischen Alaska und Sibirien begehbar macht. In ihrem Evolutionszentrum Nord- und Südamerika hingegen sterben im frühen Holozän mit dem Ende der letzten Kaltzeit aus bisher unbekanntem Gründen alle Pferde aus. Mit der Einwanderungswelle im frühen Mittelpleistozän kommen die sogenannten caballinen Equiden, die Vorfahren des Hauspferdes, nach Europa. Davor sind ausschließlich stenoride Formen, also Zebra und Eselverwandte, in Europa bekannt. Ob die caballinen oder „echten“ Pferde in der morphologischen Ausprägung ihrer frühesten europäischen Funde so bereits aus Amerika gekommen sind, oder sich unter den neuen Bedingungen in Eurasien durch evolutive Radiation dorthin entwickelt haben, lässt sich bisher nicht genau nachweisen (Cramer 2002, S. 9; Nagel 2018, S.18f; Orlando et al. 2009).

In jedem Fall tauchen sie am Anfang des Mittelpleistozäns erstmalig auf und leben im Günz-Mindel Interglazial bzw. in der Cromerzeit vor rund 500.000 Jahren noch neben stenoriden Pferden. Danach verschwinden die großen stenoriden Arten, wie beispielsweise *Equus suessenbornensis* nach und nach, es überdauert nur *Equus hydruntinus* bis in das frühe Holozän, als eine kleine sehr schlanke stenoride Equidenart. In der Literatur sehr häufig als ein eiszeitlicher Eselverwandter bzw. europäischer Wildesel beschrieben, deutet aus heutiger Sicht einiges darauf hin, dass es sich um eine Unterart des

rezenten *Equus hemionus*, sehr nahe verwandt mit *E. h. kulan* handelt und daher in der neuesten Literatur als *Equus hemionus hydruntinus* bezeichnet wird (Cramer 2002, S. 9; Nagel 2018, S.18f; Orlando et al. 2009).

Die großen stenoriden Formen hingegen scheinen schrittweise von den caballinen Pferden verdrängt bzw. abgelöst zu werden. Aus dem Mittel- und Jungpleistozän sind aus Europa zahlreiche caballine Pferdefunde bekannt. Da die caballinen Pferde stark zur Rassenbildung neigen, unterscheiden sich die Funde aus verschiedenen Fundorten oft sehr deutlich in der Größe und den Proportionen der Skelettelemente, weshalb sie häufig mit eigenen Artnamen versehen worden sind. Doch Körpergröße allein ist ein schlechtes Kriterium um eine neue Art zu definieren, am ehesten kann sie ein Hinweis auf eine mögliche Unterart sein. Im Fossilbefund ist es sehr schwierig abzuschätzen ob sich darin getrennte Arten oder lediglich Unterarten bzw. Rassen abzeichnen. Nur wenn zwei nah verwandte Formen zur selben Zeit im selben Lebensraum vorkommen ohne sich zu vermischen, handelt es sich mit Sicherheit um getrennte Arten. Diese als Sympatrie bezeichnete Evolutionsstrategie ist erst nach dem Einbau reproduktiver Isolationsmechanismen, die eine Kreuzung verhindern, möglich. Ihr geht evolutiv die Allopatrie, also die geographische bzw. räumliche Auftrennung von benachbarten Biotopen voraus, die nah verwandte Rassen entstehen lässt (Cramer 2002, S. 135-141; Koenigswald 2002, S. 62f).

Bisher konnte in allen Fundorten bei denen kleinere und größere caballine Pferde gemeinsam auftreten isotopenchemisch nachgewiesen werden, dass diese nicht zur gleichen Zeit eingebettet worden sind. Die Systematik der pleistozänen Pferde ist immer noch in reger Diskussion. Einiges spricht dafür, dass die pleistozänen caballinen Wildpferde Europas ein Artkontinuum darstellen und daher sprechen sich heute immer mehr Autoren (Cramer 2002) dafür aus diese unter dem Artnamen *Equus ferus* zu subsummieren. Ebenfalls eine recht pragmatischer Ansatz der heute häufig verfolgt wird (Koenigswald 2002), ist eine Einteilung in die großen Pferde des letzten Interglazials als *Equus taubachensis*, die etwas kleineren Pferde des frühen und mittleren Würmglazials als *Equus germanicus* und die kleinen Pferde des Spätglazials als *Equus ferus* bezeichnet werden. Auf die Artproblematik bei den caballinen Pferden allgemein und die verwirrend vielen Artbezeichnungen wird weiter unten noch genauer eingegangen (Cramer 2002, S. 135-141; Koenigswald 2002, S. 62f).

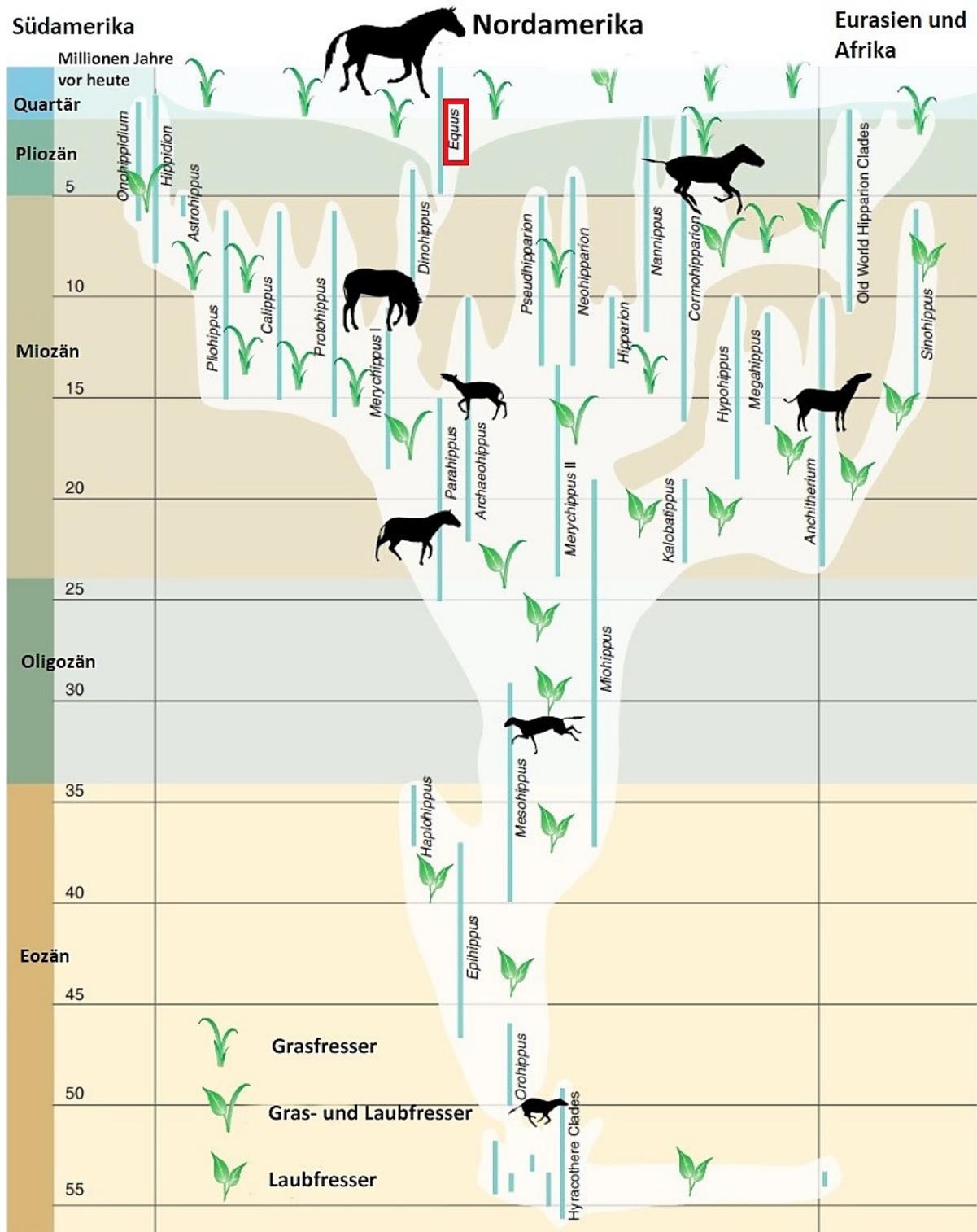


Abb. 19 | Stammesgeschichte, Verbreitung, Ernährungsweise und Körpergröße der Equidae

Die Abbildung zeigt die Familie der Equidae in den letzten 55 Millionen Jahren vor heute. Vertikale Linien repräsentieren den Zeitraum im dem die jeweilige Gattung existierte. Ungefähr die ersten 35 Millionen Jahre sind charakterisiert durch relativ kleine Arten die sich vor allem von Blättern ernähren. Die letzten 20 Millionen Jahre überwiegen Formen die entweder auf eine grasende oder eine blätterfressende Lebensweise spezialisiert haben. Doch daneben gibt es noch einige Arten mit gemischter Ernährungsweise. Die Körpergröße variiert in diesem Zeitraum stark. Auch wenn die Pferde den Großteil ihrer Entwicklung in Nordamerika durchgemacht haben, sind sie dort vor etwa 10.000 Jahren ausgestorben. Jedoch hat die Familie durch Migration über Landbrücken nach Asien und Europa überlebt (MacFadden 2005, S. 1729).

Gattung *Equus* rot markiert. (Verändert nach MacFadden 2005)

### 1.4.1.1 | Zeugnisse der Stammesgeschichte: Zähne und Knochen

Die Evolution des Pferdes von einem kleinen Waldbewohner hin zu einem großen Tier der offenen Graslandschaften lässt sich am besten anhand der Anpassungen im Gebiss und dem veränderten Aufbau von Gliedmaßen und Füßen nachverfolgen. Vor allem Zähne werden aufgrund ihres extrem harten Materials häufig gut fossilisiert und ermöglichen so durch zahlreiche Funde jene Ursachen besser zu verstehen, die die Evolution der Pferde vorangetrieben haben. Vom Eozän bis zum frühen Miozän (ca. 58-20 Millionen Jahre vor heute) besitzen die Pferde noch Zähne mit kurzen Kronen, passend zur größtenteils waldigen Vegetation Nordamerikas dieser Zeit, da sie vor allem geeignet sind um Blätter zu fressen. Mit den darauffolgenden Klimaveränderungen jedoch werden Graslandschaften immer häufiger, bis sie sogar zum vorherrschenden Landschaftsbild werden. Parallel zu diesen Veränderungen in Klima und Landschaft zeigen auch die Funde der Paläontologen, besonders ab dem späten Miozän, eine fortschreitende Reduktion der Zähne mit kurzen Kronen im Gebiss der Equidae. Die jüngeren Fossilienberichte weisen zunehmend Zähne mit immer höher werdenden Kronen (Abb. 20), angepasst an eine grasende Lebensweise, auf (Bailey & Brooks 2013, S. 1).

Neben den Zähnen liefern auch zahlreiche Knochenfunde Einblicke in die Stammesgeschichte der Pferde. Insbesondere die der Gliedmaßen und Füße, die eine beeindruckende Evolution von einem Säugetier mit fünf Zehen, zu einem mit nur einem Huf durchgemacht haben (Abb. 20). Die frühen Equidae des Eozäns gehen mit ausgespreizten Zehen auf einem weichen Waldboden. Ihre Fossilien zeigen vier Zehen an den Vorderbeinen und drei an den Hinterbeinen. Als die Pferde später auch offenere Landschaften erschließen, mussten sie in der Lage sein schneller zu laufen um Räubern zu entgehen. Mit der Zeit werden alle Zehen vom Boden abgehoben, mit der Ausnahme der mittleren dritten und einem gewissen Maß an zusätzlicher Gewichtsentslastung durch die zweiten und vierten seitlichen Zehen. So haben beispielsweise *Parahippus* und *Merychippus* noch drei Zehen, doch sind die seitlichen bereits um vieles kleiner. *Pliohippus* weist dann eine große Hauptzehe und zwei kleine Überreste der anderen Zehen auf. Auch bei heutigen Pferden lassen sich noch die Rudimente der zweiten und vierten Zehe erkennen, die als Griffelbeine bezeichnet werden. Eine gängige Ansicht in der Forschung besagt, dass es den Pferden mit dem Besitz von nur einer Zehe möglich geworden ist ein größeres Körpergewicht zu erreichen und gleichzeitig mit leichteren unteren Gliedmaßen schneller zu laufen (Busby & Rutland 2019, S. 64).

Die Zahn- und Knochenfossilien sind nicht nur zur Artbestimmung äußerst wichtig, sondern sie vermitteln auch ein gewisses Bild über die Lebensweise der jeweiligen Pferde. Anhand der Zähne lassen sich Rückschlüsse auf die Ernährungsweise ziehen. Die Skelettknochen können Größe und Gewicht der Pferde erahnen lassen und aufgrund der Hufe und Gliedmaßen können Vermutungen angestellt wer-

den, auf welcher Art von Untergrund die Tiere gelaufen sind und wie schnell. Durch diese Details wiederum können indirekt auch Einblicke auf die Landschafts- und Klimasituation zu Lebzeiten der Pferde ermöglicht werden. Diese Arbeit basiert auf Untersuchungen zu den postcranialen Pferdeknochen aus der Teufelslucke. Parallel dazu werden von Planker (2020) die Zähne aus derselben Fundstelle analysiert. Deshalb ist ein intensiver Vergleich der Forschungsergebnisse notwendig.

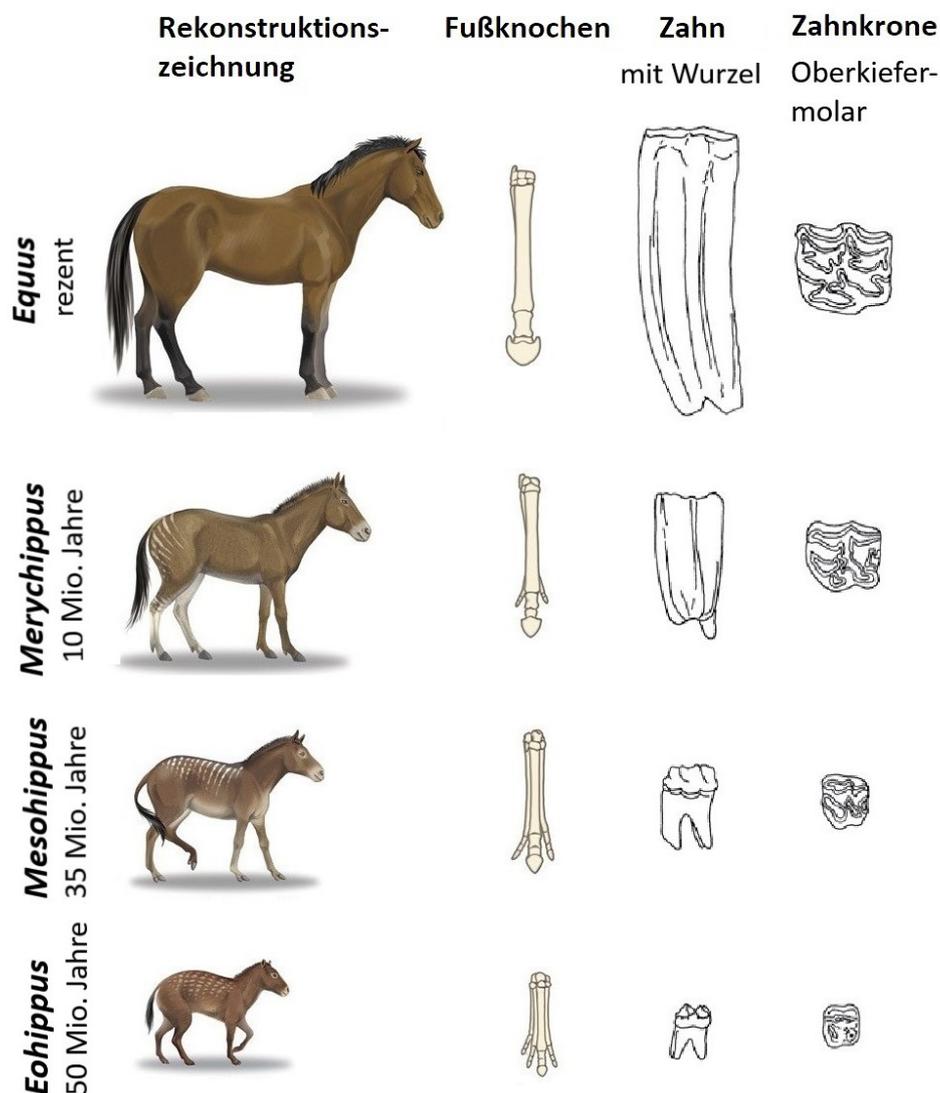


Abb. 20 | Mehrere Equidae und ihre Fußkochen sowie Zähne im Vergleich

Die ersten hyacotheren Pferde (in dieser Abbildung noch als *Eohippus* bezeichnet) besitzen noch vier Zehen, *Mesohippus* nur mehr drei. Bei *Merychippus* sind die beiden seitlichen Zehen nur mehr sehr klein. *Pliohippus* und die rezenten Equidae weisen mit den Griffelbeinen nur mehr rudimentäre Ansätze der lateralen Zehen auf. Im Laufe der Evolution wird immer mehr Gewicht auf den mittleren Zeh verlagert, die dritten Metapodien (Metacarpalia und Metatarsalia) werden immer länger und kräftiger. Auch in ihrer Gesamtgröße nehmen die Tiere kontinuierlich zu (Busby & Rutland 2019, S. 64).

Zähne geeignet zum Blätterfressen (*Eohippus* und *Mesohippus*) haben geschlossene, sehr schmale Wurzeln mit kleinen Löchern für die Blut- und Nervenzufuhr. Solche Zähne nutzen sich mit dem Alter immer weiter ab. Die Zähne der grasenden Pferde (*Merychippus* und *Equus*) hingegen haben offene Wurzeln mit vielen Blutgefäßen um sie mit reichlich Nährstoffen zu versorgen. Sie können ein Leben lang weiterwachsen. Dieser Wechsel von einer bunodonten Bezahnung (niedrige Zahnkronen mit gerundeten Höckern), zu einer hypsodonten (hohe Kronen) ist einer der anschaulichsten Aspekte der Pferdevolution (Mihlbachler et al 2011, S. 1178-1181).

(Verändert nach [lucvertebrates.wordpress.com](http://lucvertebrates.wordpress.com) und [hastyreader.com](http://hastyreader.com))

#### 1.4.1.2 | Rezente Pferde

Fünfundzwanzig Millionen Jahre an Evolution haben mindestens dutzende Pferdearten hervorgebracht. Die Pferde der Gattungen *Hippidion*, *Dinohippus*, *Pliohippus*, *Neohippus*, um nur einige zu nennen, sind aber heute alle ausgestorben. Nur etwa sieben Equidae der Gattung *Equus* (Pferde) haben überdauert. Die Gattung *Equus* ist in ständiger Bearbeitung durch die Forschung, Artstatus und Unterartstatus, sowie Verwandtschaftsbeziehungen sind häufig strittig und werden häufig neu eingeordnet. Die verbliebenen rezenten Arten setzten sich aber in jedem Fall aus den Zebras, den Afrikanischen Eseln, den Asiatischen Eseln und den Pferden (genauer den Hauspferden, denn echte Wildpferde gibt es nach neuesten Untersuchungen mit hoher Wahrscheinlichkeit keine mehr) zusammen (Bailey & Brooks 2013, S. 4; Busby & Rutland 2019, S. 18; Gaunitz et al. 2018, S. 111-114).

Von den gegenwärtigen drei Zebraarten ist *Equus grevyi* (Grevyzebra) mit bis zu 450 kg nicht nur das größte Zebra, sondern auch allgemein das größte wildlebende Pferd. Es hat charakteristische schmale Streifen und ähnelt in der Gestalt einem Maultier mit einem großen Kopf, gerundeten Ohren und einem kurzen kräftigen Nacken. Sein Verbreitungsgebiet liegt vor allem in Äthiopien und Kenia. Mit nur etwa 2.600 Individuen (Stand 2019) ist es eine gefährdete Art. Das am weitesten verbreitete Zebra ist *Equus quagga* (Steppenzebra) mit ca. 500.000 Individuen (Stand 2019). Es wird in sechs rezente Unterarten und eine ausgestorbene eingeteilt, wobei die Unterarten nur schwer zu unterscheiden sind, da wie allgemein für Zebras üblich die individuelle Fellzeichnung stark variieren kann. Die dritte Zebraart ist *Equus zebra* (Bergzebra), das zwei Unterarten, *E. z. zebra* und *E. z. hartmannae*, aufweist. Es ist das kleinste Zebra und lebt in Südafrika (Busby & Rutland 2019, S. 18-23).

Der in Afrika lebende Esel *Equus africanus* (Afrikanischer Wildesel) hat vier Unterarten. Die Unterart *Equus africanus africanus*, der das letzte Mal 1970 gesichtet worden ist und mittlerweile ausgestorben sein könnte, gilt zusammen mit einer bisher noch unbekanntes Eselart als Vorfahre des heutigen Hausesels *Equus africanus asinus*. Die dritte Unterart *E. a. somaliensis* mit seinen typischen zebraähnlichen Streifen an den Beinen ist vom Aussterben bedroht. *E. a. atlanticus*, der Algerische Esel ist durch intensive Bejagung im Römischen Reich bereits ca. 300 v. Chr. ausgestorben (Busby & Rutland 2019, S. 18-23).

In Asien sind zwei weitere Eselarten beheimatet. *Equus hemionus* (Asiatischer Esel) ist eine sehr alte Pferdeart, die schon seit mehr als 4 Millionen Jahre existiert. Trotz seiner im Vergleich zu Pferden eher kürzeren Beine ist er ein schneller Läufer und kann bis zu 70 km/h erreichen. Er hat einen dunklen Streifen entlang des Rückens und wechselt seine Fellfarbe mit den Jahreszeiten. Vier rezente Subspezies sind bekannt. *E. h. hemionus* (Mongolischer Wildesel), *E. h. kulan* (Turkmenischer Wildesel), *E. h. onager* (Persischer Onager), und *E. h. khur* (Indischer Wildesel). Die fünfte Unterart *E. h. hmippus* (Syrischer Wildesel) ist 1927 ausgestorben. Die übrigen sind gefährdete oder bedrohte Arten. Neben *Equus*

*hemionus* existiert noch *Equus kiang* (Kiang) als weitere Pferdeart in Asien. Es dürfte sich aus *Equus hemionus* entwickelt haben. Es lebt nicht nur im Tiefland, sondern auch in gebirgigen Gebieten Chinas, Nepals, Indiens und Pakistans. Durch sein dichtes Fell und größerer Flexibilität bei der Nahrungsauswahl, kann es auch unter rauen Bedingungen zurechtkommen. Es sind zwei Subspezies bekannt *E. k. kiang* und *E. k. holdereri*. Aufgrund der eher abgelegenen Verbreitungsgebiete sind sie im Gegensatz zum nah verwandten *E. hemionus* nicht gefährdet (Busby & Rutland 2019, S. 18-23).

Das moderne Pferd im engen Sinne wird in der aktuellen Forschung zur Spezies *Equus ferus* gezählt, die drei Unterarten enthält, das domestizierte Hauspferd (*Equus ferus caballus*), den ausgestorbenen Tarpan (*Equus ferus ferus*) und das gefährdete Przewalskipferd (*Equus ferus przewalskii*). Der letzte Tarpan *E. f. ferus* oder auch europäisches Wildpferd genannt, starb 1909 in Gefangenschaft. Wie bei so vielen Pferden und deren Vorfahren ist die genaue Klassifikation und daher auch der wissenschaftliche Name des Tarpan immer noch in reger Diskussion. Erstmals wissenschaftlich beschrieben wurde er erst ca. 1770 und bis heute sind nur sehr wenige Studien von gut erhaltenen Exemplaren vorhanden. Diverse Vorschläge einer Steppen- und einer Waldbewohnenden Tarpanart konnten bisher nicht belegt werden, auch wenn das nicht ausschließt, dass die Pferde durchaus zu beiden Lebensformen in der Lage gewesen sind. DNA-Untersuchungen zeigen, dass der Tarpan sich zumindest teilweise mit dem frühen domestizierten Hauspferd kreuzte und so bis heute zum Erbgut der Hauspferde beiträgt. Noch wahrscheinlich ist aber, dass es sich beim Tarpan sogar gänzlich um verwilderte Abkömmlinge von Hauspferden gehandelt hat. (Busby & Rutland 2019, S. 20-25).

Bis vor kurzem galt das Przewalskipferd *E. f. przewalskii* noch als das letzte echte Wildpferd. Doch neueste Forschungsergebnisse veröffentlicht in einem Scienceartikel (Gaunitz et al. 2018) zeigen, dass es sich wohl doch eher um die Nachfahren verwilderter domestizierter Pferde handelt. In Kasachstan sind vor rund 5.500 Jahren Pferde gezähmt und gezüchtet worden, die sogenannten Botaipferde. Ähnlich wie beim amerikanischen Mustang dürften einige dieser Pferde entkommen sein und wilde Populationen gebildet haben, deren Nachfahren die heutigen Przewalskipferde darstellen. Allerdings haben die Analysen auch ergeben, dass es sich bei den früh gezähmten Botaipferden nicht um die ersten modernen Hauspferde *E. f. caballus* handelt. Im Erbgut moderner Hauspferde findet sich keine DNA dieser domestizierten Pferde, ihr Ursprung ist daher bis heute noch nicht genau geklärt (Gaunitz et al. 2018, S. 111-114).

### **1.4.1.3 | Aussterben und Domestikation**

Mit dem Übergang vom Pleistozän zum Holozän verschwinden die Pferde in Mitteleuropa. Leider ermöglichen nur wenige Fundstellen, wie beispielsweise die präborealen Ablagerungen von Bedburg Königshoven aus dem ältesten Holozän, eine hinreichend genaue zeitliche Datierung dieses Vorgangs. Das Pferd, das während des gesamten Pleistozäns in Mitteleuropa vorgekommen war, kann sich also

noch geringfügig länger halten als die anderen großen Pflanzenfresser der kaltzeitlichen Faunengesellschaft. Trotz seiner Klimaflexibilität scheint das Pferd nach dem frühen Präboreal aus Mitteleuropa zu verschwinden, oder zumindest auf sehr kleine Populationen reduziert zu werden (Koenigswald 2002, S.64f; Sommer 2011, S. 810).

Ab dem Zeitraum von etwa 7.100- 5.500 Jahren vor heute fehlt das Pferd weitgehend im Fossilbefund Mitteleuropas. Die Ursache ist noch nicht gänzlich geklärt. Möglicherweise führte der Wechsel von einem Steppenökosystem der letzten Kaltzeit, zu einem Waldökosystem der Warmzeit zuerst zur Isolation einzelner Pferdepopulationen und in weiterer Konsequenz zum Aussterben dieser Populationen. Ab dem warmen Holozän verschwinden nicht nur die meisten Vertreter der kaltzeitlichen Fauna wie Mammuts und Riesenhirsche, sondern auch viele der typischen Großherbivoren vorangegangener Warmzeiten wie Waldelefanten und Nashörner, sind wie schon oben erwähnt nicht mehr Teil der holozänen Fauna Mitteleuropas. Der Einfluss der restlichen großen Säugetiere, seien es Laubfresser wie Elch und Reh, oder grasende Arten wie Auerochse und europäischer Bison, dürfte nicht groß genug auf die holozänen Wälder gewesen sein um eine ausreichende Landschaftsöffnung zu erschaffen, die wiederum das Pferd für seine Lebensweise vermutlich benötigt hätte (Koenigswald 2002, S.64f; Sommer 2011, S. 810).

Erst zwischen 5.500 und 3.750 vor heute wird es dem Wildpferd wieder möglich aus den östlichen Steppengebieten nach Mittel- und Westeuropa einzuwandern. Denn der zunehmende anthropogene Einfluss auf die Vegetation durch Ackerbau, Waldrodung und domestiziertem Weidevieh lässt eine Mosaiklandschaft mit weit mehr offenen Anteilen entstehen. In welchem Ausmaß diese wiedereingewanderten Wildpferde bereits Kontakt mit domestizierten Pferden hatten, die ab 6.000 bis 5.000 Jahren vor heute ebenfalls in den archäologischen Fundgütern Mitteleuropas auftauchen, ist noch ungewiss. Ab dem Mittelalter und vor allem in der Neuzeit gibt es viele Hinweise auf wildlebende Pferde in den Wäldern und Sumpfbereichen Mitteleuropas. Doch wie weiter oben bereits beschrieben handelt es sich bei diesem auch Tarpan genannten Pferd mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit um verwilderte oder absichtlich ausgewilderte Haustiere. Wann und wo genau die letzte wirklich „echte“ caballine Wildpferdpopulation verschwunden ist, kann möglicherweise nie genau geklärt werden (Koenigswald 2002, S.64f; Sommer et al. 2011, S. 810).

Auch die Rekonstruktion des Domestikationsprozesses der Hauspferde ist noch intensiver Forschungsgegenstand und muss fortwährend neuen Erkenntnissen angepasst und aktualisiert werden. Grundsätzlich gibt es zwei Modelle der Domestikation von Tieren. Das eine Modell geht davon aus, dass Tiere an einem bestimmten Ort domestiziert wurden und alle Haustiere dieser Art Nachkommen von diesem einem ursprünglichen Ereignis sind. Das zweite Modell geht davon aus das Menschen die Tiere über den Großteil ihres natürlichen Gebiets hinweg öfters und an unterschiedlichen Orten gefangen und

gezähmt haben. Beim ersten Modell wäre eine geringe genetische Variation die Folge, beim zweiten eine viel Breitere. Genetische Untersuchungen an Hauspferden offenbaren eine breite Variation im Erbgut, es muss also eine große Anzahl unterschiedlicher Pferde am Domestikationsprozess beteiligt gewesen sein. Ob dies eher auf mehrere unterschiedliche Domestikationsereignisse, oder auf das kontinuierliche Hinzufügen von Wildpferden in die Population der Hauspferde hindeutet bleibt noch offen. Ebenso ist noch ungewiss wo und wann genau die Domestikation begonnen hat (Bailey & Brooks 2013, S. 3f).

Erkenntnisse aus der Archäologie deuten nach aktuellem Stand auf eine enge Verbindung zwischen Völkern der heutigen Ukraine und Kasachstan und dem frühen Domestizieren von Pferden vor etwa 4.000 bis 6.000 Jahren hin. Waren Pferde mit Sicherheit schon bei frühen Jägern und Sammlern eine der wichtigsten Jagdbeute, deuten Untersuchungen der Zähne aus kasachischen Fundstellen darauf hin, dass diese Pferde bereits beritten wurden, eine Aktivität die ohne Domestikation äußerst unwahrscheinlich ist. Überreste von Stutenmilch in Tonwaren lassen vermuten, dass Pferde auch zur Milchgewinnung gehalten wurden. Anzeichen zur Zucht lassen noch nicht bei diesen Völkern erkennen, eher scheinen wilde Pferde gefangen und gezähmt worden zu sein. Echte Zucht kam vermutlich erst später hinzu. Die Jagd auf Pferde wird immer schwieriger je mehr die Menschen eine sesshafte Lebensweise basierend auf Ackerbau entwickeln. Wildbret in der unmittelbaren Umgebung von Siedlungen wurde vermutlich bis zu kompletten verschwinden der Populationen bejagt oder vertrieben. Die Nachzucht von gefangenen und gezähmten Pferden um den Bedarf zu decken war wahrscheinlich der nächste Schritt. Auch wenn der genaue Zeitpunkt und Ort weiter unbekannt bleibt, so hat dieser Prozess die caballinen Pferde vor ihrem Aussterben bewahrt und das Pferd aus evolutionärer Sicht zu einem der erfolgreichsten großen Säugetiere auf dem Planeten gemacht. Weniger für den Fleischgewinn genutzt, sondern vor allem für Last-, Reise- und Kriegszwecke eingesetzt, sind zahlreiche Zuchtformen entstanden. Heute gibt es mit über 300 Rassen, ca. 60 Millionen domestizierte Pferde auf der Welt (Bailey & Brooks 2013, S. 3f; Busby & Rutland 2019, S. 27).

#### 1.4.2 | Lebensweise

Wie schon bei den Hyänen erwähnt sind bezüglich der Biologie und der Lebensweise ausgestorbener Tierarten immer nur bedingt Aussagen möglich. Am ehesten lassen sich noch Rückschlüsse anhand nah verwandter noch lebender Arten ziehen. Im Falle pleistozäner Wildpferde also das Hauspferd, der Wildesel, der Halbesel und das Zebra. Doch trotz ihrer genetisch nahen Verwandtschaft, die sich auch darin zeigt, dass alle Arten theoretisch miteinander kreuzbar sind, verhalten sich die Pferdeartigen in ihrem jeweiligen Sozialgefüge sehr unterschiedlich. Für das stenoride *Equus hydruntinus* oder das noch ältere *Equus suessenbornensis* lassen sich kaum Vergleiche mit noch lebenden Verwandten anstellen. Eine Beschreibung ihrer Lebensweise kann nur rückwirkend aus Daten archäologischer Funde teilweise

rekonstruiert werden. Bei den caballinen Pferden des Pleistozäns kann jedoch mit recht hoher Wahrscheinlichkeit davon ausgegangen werden, dass sie in ihrer Biologie und Lebensweise sehr ähnlich den rezenten Przewalski Pferden gewesen sind. Auch wenn Przewalskipferde ursprünglich von gezähmten Pferden abstammen, so haben sie dennoch über viele Jahrhunderte hinweg unter natürlichen Bedingungen in der mongolischen Steppe wild gelebt. Obwohl die Art in ihrem ursprünglichen Habitat seit 1960 ausgestorben ist, sind dennoch reichlich wissenschaftliche Studien zu ihrer Lebensweise vorhanden und außerdem werden Przewalskipferde, mit dem Ziel einer arterhaltenden Wiederauswilderung, in vielen Zoos genau erforscht (Cramer 2002, S. 10f).

Das ökologische Bild, das uns die Przewalskipferde vermitteln, ist jenes eines typischen Steppenbewohners und der Bezahnung nach könnte man Pferde für reine Grasfresser halten, weshalb Pferde häufig als eindeutige Steppenindikatoren gelten. Doch kommen sie während des gesamten Pleistozäns, sowohl während der Kalt- als auch in den Warmzeiten vor und demnach auch in den bewaldeten Biotopen der Interglaziale. Daher ist das Vorkommen von Pferden an sich noch kein eindeutiger Hinweis für Steppen, obwohl sie während der Kaltzeiten ein sehr häufiges Faunenelement der Mammutsteppe darstellen. Sie gehören zu den wenigen Pflanzenfressern die sich in beiden Klimaräumen wohlfühlt haben und kontinuierlich im Fossilbericht vorkommen. Trotzdem ist natürlich keinesfalls auszuschließen, dass nicht auch die Pferde den Faunenwechsel und die Arealverschiebungen durchgemacht haben und sich verschiedene Arten bzw. eher Unterarten oder Rassen je nach Klimagegebenheiten in Mitteleuropa abwechselten bzw. ablösten (Koenigswald 2002, S. 62f).

Pferde sind also Bewohner offener aber auch halboffener Landschaften in fast allen klimatischen Zonen vom Flachland bis in große Höhen. Sie sind unter günstigen Bedingungen relativ standorttreu, doch leben Pferde häufig in Gebieten, in denen sie durch Nahrungs- und Wassermangel zu mehr oder weniger ausgedehnten Wanderungen gezwungen sind und ihre Aktionsräume können dabei beträchtlich sein. Studien an den verwilderten Hauspferden Amerikas haben gezeigt, dass die Territorien mit der Jahreszeit variieren und dass Mustangs im Schnitt in Gebieten von ca. 10 bis 50 Quadratkilometern umherziehen. Mehr als die Hälfte ihrer Zeit investieren Pferde in ihre Nahrungsaufnahme. Dabei fressen sie hauptsächlich Gras, in Notzeiten aber auch Blätter und Rinde. Ihren Wasserbedarf müssen sie besonders in Trockenzeiten durch Trinken decken, wobei sie keine hohen Ansprüche an die Wasserqualität stellen. Ein erwachsenes Tier von ca. 350 kg Gewicht benötigt unter Normalbedingungen ungefähr 15 bis 18 Liter Wasser am Tag (Cramer 2002, S. 12).

Pferde sind als soziale Tiere innerhalb einer Herde organisiert. Die Rangordnung ist eindeutig festgelegt und jedes Mitglied kennt alle Individuen des Sozialverbands genau. Ein einziger Hengst bewacht seinen Stutenharem, aber die ranghöchste Stute, die Leitstute, führt die Gruppe an. Ein Stutenharem ist eine stabile Gruppe ohne ständigen Wechsel der Mitglieder, deren Anzahl stark variiert, wobei ungefähr

zehn Tiere die Durchschnittsmenge sind. Sind die Junghengste halbwüchsig werden sie aus dem Familienverband ausgestoßen und schließen sich daraufhin zu Junggesellengruppen zusammen, bis sie vielleicht mit der Zeit stark genug sind einen eigenen Harem zu erobern. Diese sogenannten bachelor bands sind dynamische Gruppen mit häufig wechselnden und selten mehr als acht Mitgliedern. Auch sie besitzen eine Rangordnung die durch Dominanz bzw. Subdominanz der einzelnen Individuen festgelegt ist (Cramer 2002, S. 12).

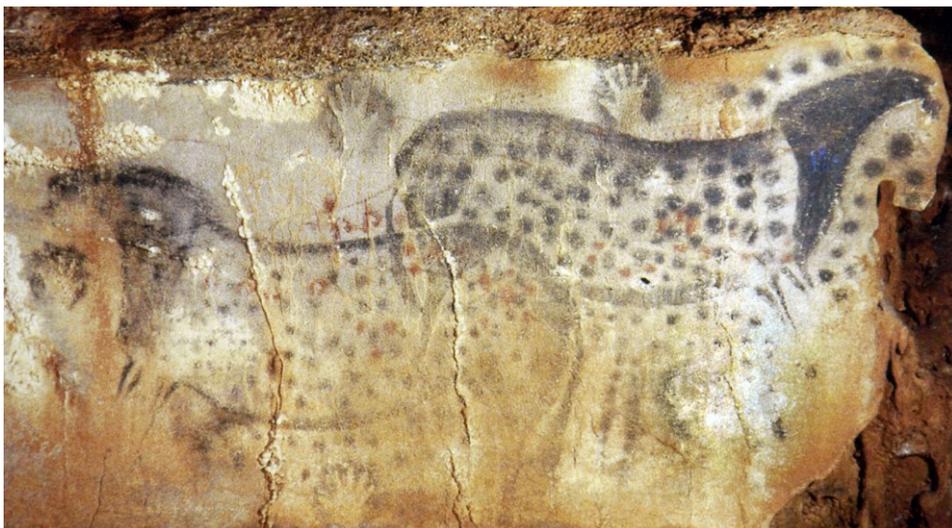
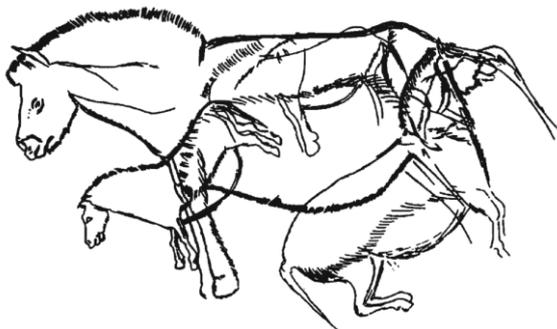
Männliche Tiere sind mit etwa zwei Jahren fortpflanzungsfähig, weibliche können ab ihrem zweiten Lebensjahr gedeckt werden. Auch wenn die Stuten das ganze Jahr über fortpflanzungsfähig sind, wird die Mehrzahl der Fohlen nach elf Monaten Tragzeit zwischen März und Juni geboren. Zwillingsgeburten sind äußerst selten. Nach kürzester Zeit können die Fohlen stehen und laufen und so früh nach der Geburt schon der Herde bzw. der Mutterstute folgen. In der ersten Lebenswoche wird das Fohlen auf seine Mutter geprägt und wird von ihr bis zu 10 Monate gesäugt, länger noch sofern die Stute keinen neuen Nachwuchs bekommt (Cramer 2002, S. 12).

#### 1.4.2.1 | **Aussehen**

Über das Aussehen lassen sich zumindest bezüglich der jüngeren pleistozänen Wildpferde gewisse Vermutungen anstellen, da es von diesen Pferden in der Malerei und Plastik paläolithischer Menschen zahlreiche Darstellungen gibt. In diesen Darstellungen ähneln die Tiere häufig dem Typus des Przewalskipferds. Auffallend ist der große Kopf, häufig mit einer Ramsnase (nach außen gewölbte Kopf und Nasenpartie), die hochstehende Mähne und der Aalstrich über dem Rücken (Abb. 21). Die Tiere werden meist braunfalb in allen Schattierungen dargestellt, wobei die Schnauze durch das sogenannte Mehlmaul und auch die Bauchunterseite einen sehr viel helleren Farbton trägt (Abb. 22). In den Magdalénien-zeitlichen Gravierungen auf Schieferplatten von Gönnersdorf bei Neuwied am Rhein zeigen die Pferde einen deutlichen Backenbart, der aber die Gamaschen (die Winkel der Unterkiefer) freilässt. Auch hier wird eine hochstehende, bürstenartige Mähne dargestellt, insgesamt wirkten die Pferde eher struppig. Ab und an sind Streifen an den Beinen festzustellen, möglicherweise ein Hinweis darauf, dass alle Equiden und ihre Vorfahren einmal gestreift waren (Cramer 2002, S. 10f; Koenigswald 2002, S. 64).

Natürlich wird in der Forschung häufig diskutiert in wieweit die steinzeitlichen Darstellungen als realitätsnahe Abbildungen der Tiere gewertet werden können, beziehungsweise welche Elemente darin hingegen eher als Symbolik, Spiritualität oder künstlerische Freiheit ausgelegt werden sollten. Ebenso kommt bei selteneren Bildformen, wie beispielsweise den gescheckten Pferdemaalereien der Pech Merle Höhle in Südfrankreich (Abb. 23) die Frage auf ob hier ein häufiger Phänotyp pleistozäner Pferde dargestellt wird, oder ob diese gerade deshalb künstlerisch festgehalten worden sind, weil es sich um

besondere Tiere handelt. Die Fellzeichnung in diesen Malereien ist überraschend ähnlich dem sogenannten „Leopard“- Fellmuster bestimmter moderner Hauspferde. Eine genetische Studie aus 2011 untersuchte neun Gen-Loci der Fellfarbe von 31 pleistozäner bzw. frühholozäner Pferden aus Sibirien, Osteuropa, Westeuropa und der Iberischen Halbinsel. Achtzehn dieser untersuchten Pferde hatten mit Sicherheit eine braune Fellfarbe, sieben eine schwarze und sechs trugen ein Allel, dass mit dem komplexen Leopard-Fleckenmuster in Verbindung gebracht wird. Vier dieser Allele wurden in pleistozänen Pferden gefunden und zwei in kupferzeitlichen Proben, alle West- bzw. Osteuropa stammend. Bei den Proben aus Sibirien wurde dieser Phänotyp jedoch nicht nachgewiesen. Die gescheckten Pferde in steinzeitlichen Höhlenmalereien könnten also durchaus einem tatsächlichen pleistozänen Phänotyp entsprechen (Pruvost et al. 2011, S. 1-5).



#### Abb. 21 + 22 + 23 | Darstellungen caballiner Wildpferde in Höhlenmalereien

Caballine Wildpferde sind häufige Darstellungen in paläolithischen Höhlenmalereien. Vorwiegend ähneln sie darin dem Przewalskipferd mit einem großen Kopf, Ramsnase, hochstehender Mähne und einem Aalstrich über dem Rücken. Die Tiere werden meist braunfals in allen Schattierungen dargestellt, doch auch gescheckte Pferde werden abgebildet (Cramer 2002, S. 10f; Pruvost et al. 2011, S. 1-5).

Oben links: Höhlenmalerei aus Les Trois-Frères, ca. 14.000 Jahre alt (Zeichnung entnommen aus Ruspoli 1998)

Oben rechts: Höhlenmalerei aus Lascaux, ca. 17.000 - 15.000 Jahre alt (© Creative-Commons)

Unten: Darstellung gescheckter Pferde, Höhle von Pech Merle rund 25.000 Jahre alt (Replik aus dem Museum in Brno, © Creative-Commons)

### 1.4.3 | Bedeutende Fundstellen

Pleistozäne Pferdefunde sind aufgrund der Klimaflexibilität der Tiere aus nahezu ganz Europa und für den gesamten pleistozänen Zeitraum hinweg bekannt. Alle Fundstellen aufzulisten ist wenig sinnvoll, doch um die Pferdefossilien der Teufelslucke in den Kontext anderer pleistozäner Equidenfunde stellen zu können, wird hier eine Auswahl an wichtigen europäischen, besonders an mitteleuropäischen und österreichischen Fundstellen und deren zeitliche Einordnung im Pleistozän vorgestellt. Da ein Fundort über mehrere Schichten mit unterschiedlicher Datierung verfügen kann, erscheint eine Fundstelle manchmal für mehrere Zeitabschnitte des Pleistozäns.

Für das frühe Altpleistozän sind vor allem die Fundstellen aus dem oberen Valdarno Becken in der Toskana Italiens, sowie St. Vallier und Senèze in Frankreich wichtig, da sie Pferdefossilien aus dem Zeitbereich von rund 2,5 Millionen Jahren vor heute liefern. Diese zählen somit zu den ältesten Equidenfunden Europas. Manche Formen dieser ausschließlich stenoniden Pferde werden von einigen Autoren wie Eisenmann (2004) noch der Gattung *Allohippus* zugeteilt. Das mittlere Altpleistozän ist beispielsweise gut belegt in der italienischen Fundstätte Pirro Nord, dem französischen Ceyssaguet, in Apollonia 1 Griechenlands und Venta Micena in Spanien. Die Altersdatierung der Pferdereste sind hier ungefähr aus dem Zeitbereich von rund 1,5 Millionen Jahren und zeigen einige verschiedene stenonide Arten. Für das späte Altpleistozän sind eher mitteleuropäische Stellen bekannt, besonders Stránská Skála in Tschechien, oder Voigtstedt in Deutschland (Boulbes & van Asperen 2019; Cramer 2002).

Mit dem Beginn des Mittelpleistozän erscheinen die ersten caballinen Pferde, die im weiteren Verlauf des Mittelpleistozän fast alle stenoniden Arten nach und nach ersetzen. Speziell einige der deutschen bzw. französischen Fundstellen stehen in einer sehr langen Forschungstradition und daher wurden einige ältere Artbezeichnungen caballiner Pferde und auch ein paar der stenoniden Formen, nach diesen benannt. So beispielsweise die Pferdefunde aus Mosbach und Süssenborn mit einem Alter von etwa 700.000-600.000 Jahren vor heute, Steinheim und Achenheim mit rund 420.000-150.000 Jahren vor heute, sowie Taubach das mit etwa 130.000-100.000 Jahren vor heute dem Interglazial am Übergang zum Jungpleistozän entspricht. Besonders gut erforscht sind auch die Höhlen Sünglands und Whales, wie z.B. Clacton, Brunton und Balderton die einen Zeitbereich von 370.000-190.000 Jahren vor heute abdecken (Boulbes & van Asperen 2019; Cramer 2002; Döppes & Rabeder 1997; Nagel et al. 2018; Nobis 1971; van Asperen 2010).

In Österreich stammen die ältesten Pferdefunde vermutlich aus der Fauna der Hundsheimer Spalte in Niederösterreich die lange Zeit sogar dem Altpleistozän zugeschrieben wurde, jedoch heute vor allem aufgrund des Evolutionsniveaus von *Microtus*-Arten (Wühlmäuse) in das frühe Mittelpleistozän eingeordnet wird. Aus einem sehr ähnlichen Zeitraum, wenn auch vermutlich etwas jünger, stammen die nicht weit entfernten Funde aus Deutsch-Altenburg 1. Die Hauptschichten der Repolusthöhle in der

Steiermark dürften aus dem jüngeren Mittelpleistozän stammen, höher liegende Schichten könnten schon aus dem Würm stammen (Boulbes & van Asperen 2019; Cramer 2002; Döppes & Rabeder 1997; Nobis 1971; van Asperen 2010).

Sind die Pferdefunde aus dem Mittelpleistozän schon recht zahlreich, so steht für das Jungpleistozän nochmal mehr fossiles Material aus nahezu ganz Europa zur Verfügung. Der Erhaltungsgrad ist häufig besser aufgrund des vergleichsweise jungen Materials und ab einem Alter von ca. 50.000 Jahre werden auch die Datierungen präziser da hier die Radiocarbonmethode zum Einsatz kommen kann. Villa Seckendorff bei Bad Cannstadt in Deutschland ist für das frühe Jungpleistozän eine besonders wichtige Fundstelle mit einem Alter von ca. 110.000-75.000 Jahren vor heute (Boulbes & van Asperen 2019; Cramer 2002; Döppes & Rabeder 1997; Nagel et al. 2018; Nobis 1971; van Asperen 2010).

Etwas jünger sind die ebenfalls deutschen Stätten Wannen und Tönchsberg, mit etwa 90.000-60.000 Jahren, gefolgt von der Sesselfelsgrotte mit ca. 45.000-35.000 Jahren. Ein Formenkreis an Pferden der von einigen Autoren Solutrépferde genannt wird ist nach der gleichnamigen Fundstelle Solutré in Frankreich benannt, sie werden auf ca. 32.000-19.000 Jahre alt geschätzt. Ähnlich datiert sind die Funde aus Milovice in Tschechien (Boulbes & van Asperen 2019; Cramer 2002; Döppes & Rabeder 1997; Nagel et al. 2018; Nobis 1971; van Asperen 2010).

Bedeutende Fundstellen des jüngsten Pleistozän sind beispielsweise im Pariser Becken (z.B. Le Grand Canton und Tureau-des-Gardes, ca. 16.000-12.000 Jahre alt) im schweizer Hauterive-Champréveyres (16.000-12.000 Jahre alt), im spanischen Abreda (21.000-17.000 Jahre alt) und Bora Gran dèn Carreras (11.500 Jahre alt) und den deutschen Adernach und Kesslerloch (beide rund 13.000 Jahre alt) (Boulbes & van Asperen 2019; Cramer 2002; Döppes & Rabeder 1997; Nagel et al. 2018; Nobis 1971; van Asperen 2010).

Die Teufelslucke bei Eggenburg in Niederösterreich liefert quantitativ wie qualitativ ein besonders gutes Equidenmaterial. Sie wurde zeitlich sehr lange dem Spätwürm zugeordnet, doch haben aktuelle Radiocarbonaten der dort gefundenen Hyänenknochen ein Alter von ca. 42.000-38.000 Jahren ergeben, womit sie in späte Mittelwürm fällt. Auf diese Fundstelle wird weiter unten noch genauer eingegangen. Die Mehlwurmhöhle ist ein weiteres Beispiel für eine ehemalige Hyänenhöhle des Mittelwürm in Österreich, wohingegen die Gudenushöhle vor allem als jungpleistozäne Jagdstation bekannt ist (Tab. 1) (Boulbes & van Asperen 2019; Cramer 2002; Döppes & Rabeder 1997; Nagel et al. 2018; Nobis 1971; van Asperen 2010).

Tab. 1 | Auswahl an europäischen Fundstellen mit pleistozänen Equidenresten

	Österreich	Mitteleuropa	Übriges Europa
<b>Jungpleistozän</b> (126.000-11.700 J. v. h.)	<p><b>Niederösterreich:</b></p> <p><b>Gudenushöhle</b> (Früh oder Mittelwürm bis Spätglazial)</p> <p><b>Mehlwurmhöhle</b> (Mittelwürm bis letztes Hochglazial und Spätglazial)</p> <p><b>Teufelslucke</b> (Mittelwürm; 37.000-42.000)</p>	<p><b>Deutschland:</b></p> <p><b>Kesslerloch</b> (11.000-13.000) <b>Oelknitz</b> (12.500) <b>Andernach</b> (13.000) <b>Gönnersdorf</b> (13.000) <b>Bockstein</b> (32.000-20.000) <b>Sesselfelsgrötte</b> (45.000-35.000) <b>Mauer</b> (50.000), <b>Tönchsberg 1B</b> (70.000-60.000) <b>Wannen II/III</b> (95.000) <b>Villa Seckendorff</b> (110.000-75.000) <b>Wallertheim</b> (125.000-110.000)</p> <p><b>Schweiz:</b></p> <p><b>Hauterive-Champréveyres</b> (16.000-12.000)</p> <p><b>Tschechien:</b></p> <p><b>Milovice</b> (30.000-25.000)</p>	<p><b>Frankreich:</b></p> <p><b>Pariser Becken</b> (ca. 16.000-12.000) <b>Solutré</b> (33.000-19.000) <b>Jaurens</b> (ca. 30.000)</p> <p><b>Spanien:</b></p> <p><b>Bora Gran dèn Carreras</b> (11.500) <b>Abreda</b> (21.000-17.000)</p>
<b>Mittelpleistozän</b> (780.000-126.000 J. v. h.)	<p><b>Steiermark:</b></p> <p><b>Repolsthöhle</b> (Jüngeres Mittelpleistozän)</p> <p><b>Niederösterreich:</b></p> <p><b>Deutsch Altenburg 1</b> (Mittelpleistozän)</p> <p><b>Hundsheimer Spalte</b> (Frühes Mittelpleistozän)</p>	<p><b>Deutschland:</b></p> <p><b>Taubach</b> (ca. 130.000-110.000) <b>Salzgitter-Lebenstedt</b> (165.000) <b>Schweinskopf</b> (200.000-165.000) <b>Wannen IV/V/VI</b> (200.000) <b>Ariendorf</b> (200.000) <b>Tönchsberg 1A</b> (210.000) <b>Bitzingsleben</b> (350.000-300.000) <b>Steinheim</b> (420.000-370.000) <b>Süssenborn</b> (640.000-620.000) <b>Mosbach</b> (ca. 700.000) <b>Mauer</b> (ca. 750.000-600.000)</p> <p><b>Belgien:</b></p> <p><b>Mesvin</b> (340.000)</p> <p><b>Polen:</b></p> <p><b>Bisnik Höhle</b> (250.000)</p> <p><b>Frankreich:</b></p> <p><b>Achenheim</b> (420.000-130.000)</p>	<p><b>Großbritannien:</b></p> <p><b>Balderton</b> (190.000) <b>Crayford</b> (240.000) <b>Brundon</b> (240.000) <b>Barling</b> (300.000) <b>Pershore</b> (340.000) <b>Clacton</b> (370.000)</p>
<b>Altpleistozän</b> (2,6-0,78 Mio. J. v. h.)		<p><b>Deutschland:</b></p> <p><b>Voigtstedt</b> (0,8-0,3 Mio.) <b>Untermassfeld</b> (1 Mio.)</p> <p><b>Tschechien:</b></p> <p><b>Stránská Skála</b> (0,8-0,3 Mio.)</p>	<p><b>Spanien:</b></p> <p><b>Cueva Victoria</b> (0,9-0,8 Mio.) <b>Venta Micena</b> (1,5 Mio.) <b>Fonelas P-1</b> (2 Mio.)</p> <p><b>Griechenland:</b></p> <p><b>Apollonia 1</b> (1,2-0,9 Mio.) <b>Gerakarou</b> (1,8 Mio. J.)</p> <p><b>Italien:</b></p> <p><b>Pirro Nord</b> (1,5-1 Mio.) <b>Casa Frata</b> (1,7 Mio.) <b>Coste San Giacomo</b> (2,2 Mio.) <b>Valdarno</b> (2,5-1,1)</p> <p><b>Frankreich:</b></p> <p><b>Ceyssaguet</b> (ca. 1,2 Mio.) <b>Senèze</b> (ca. 2,2-2,1 Mio.) <b>St. Vallier</b> und <b>Chilhac</b> (2,5 Mio.)</p>
<p>(Tab. 1) Diese Tabelle listet lediglich eine Auswahl an bekannten Fundstellen auf, die für diese Arbeit von Bedeutung sind. Sie stellt bei weitem keine vollständige Liste an Fundstellen dar. Die Altersangaben in Klammer sind in Jahren vor heute und in den allermeisten Fällen nur ungefähre Richtwerte, bzw. sind lediglich als Zeitraum angegeben. Die Fundstellen nehmen grob in ihrem Alter von oben nach unten zu.</p> <p>Erstellt nach: Boulbes &amp; van Asperen 2019; Cramer 2002; Döppes &amp; Rabeder 1997; van Asperen 2010; van Asperen 2012</p>			

#### 1.4.4 | Systematik der stenoniden Pferde

Im frühen Pleistozän, bzw. Altpleistozän sind vorerst nur stenonide Equidenarten in Europa heimisch. Die Bearbeitung ihrer Systematik und Taxonomie ist eindeutig noch nicht abgeschlossen und erfährt in der Forschung eine ständige Neubearbeitung. Dennoch soll versucht werden den aktuellen Forschungsstand zur Systematik der stenoniden Pferde im Überblick darzustellen. Allgemein wird zurzeit angenommen, dass die Gattung *Equus*, die wahrscheinlich vor ca. 4,5-4 Millionen Jahren entstanden ist, alle monodactylen Pferde Europas inkludiert und die stenonide Gruppe die erste war die an der Pilo-Pleistozänen Grenze beginnt sich aufzuspalten. *Equus (A.) levenzovenzis*, datiert für das mittlere Villaffanchian (ca. 3-2 Mio. J.v.h.) stellt für manche Autoren die phylogenetische Basis der europäischen stenoniden Arten dar. Einige Forscher stellen die frühen stenoniden Formen bereits in die Gattung *Equus*, andere wie Eisenmann (2004) ordnen sie noch der Gattung *Allohippus* zu. Einigkeit besteht aber in der nahen Verwandtschaft dieser Arten, die in eine monophyletische Gruppe gestellt werden, sei es auf Artniveau oder als Unterarten. *Equus (A.) stenonis* ist hier die namensgebende Art an der Basis dieser Gruppe, *Equus (A.) senezensis* und *Equus (A.) mygdoniensis* werden meistens auch als weitere nah verwandte Arten geführt. Gemeinsam decken sie nach heutigem Stand ungefähr den Zeitraum von 2,5 bis 1,2 Millionen Jahre vor heute ab (Boulbes & van Asperen 2019).

Jene stenoniden Pferdearten die ab rund 1,5 Millionen Jahren auftreten und sich deutlich von *Equus (A.) stenonis* unterscheiden, werden im Konsens zur Gattung *Equus* gezählt. Die ersten dieser Arten wurden anhand der Funde der Früh-Mittelpleistozänen des thüringischen Fundplatz Süssenborn beschrieben, dem kleineren *Equus altidens* und dem größeren *Equus suessenbornensis*. Funde der letzten Jahrzehnte aus Griechenland und Spanien, veranlasste einige Autoren zur Einführung zwei neuer nahverwandter Species, *Equus apolloniensis* und *Equus granatensis*. Der Existenzzeitraum dieser Formen-Gruppe wird auf ca. 1,5 bis 0,6 Millionen Jahre geschätzt (Boulbes & van Asperen 2019).

Das Pferd beweist nach bisherigen Erkenntnissen eine ausgeprägte Klimaflexibilität. Pferde existieren in Mitteleuropa sowohl unter den extremen Klimabedingungen der Glaziale als auch in den gemäßigten Phasen des Pleistozäns. Das Klima hat nachhaltigen Einfluss auf jedes Individuum dieser Spezies und gleichzeitig zeigt sich auch eine deutliche Wirkung auf die Art als Gesamtheit. Unter dem Einfluss des Klimas sterben bestimmte Equidenarten aus und andere entstehen. Ab dem Mittelpleistozän sind dann neben den stenoniden Pferden auch die ersten caballinen Pferde in Europa anzutreffen, die vermutlich aus Amerika über die Behringlandbrücke eingewandert sind. Die Einwanderungswelle dürfte mit einem Radiationseignis im Evolutionszentrum Nordamerika in Zusammenhang stehen. Eine der bekanntesten Fundstellen aus dem frühen Mittelpleistozän, die den klimatisch bedingten Artaustausch der Pferde aufzeigt, ist ebenfalls Süssenborn bei Weimar. In Süssenborn sind drei Equidenarten vertreten, die aufgrund ihrer postcranialen Elemente und ihren Zahneigenschaften als zwei stenonide und

eine caballine Art identifiziert wurden. Der Großteil der Funde stammen von dem großen *Equus suessenbornensis* und dem deutlich kleineren *Equus altidens*. Deutlich geringer vertreten ist dann noch ein caballines Pferd. Eine Sauerstoffisotopen-Analyse hat ergeben, dass das kleine *E. altidens* unter warmzeitlichen Bedingungen lebte, deutlich kälter war es zur Zeit von *E. suessenbornensis* und noch kühlere Klimaverhältnisse fanden die caballinen Pferde aus Süßenborn vor. Das Klima hat also bewirkt, dass sich in Süßenborn morphologisch verschiedene Pferdearten gegenseitig ablösten (Cramer 2002, S. 135f; Nobis 1971, S. 15).

Die artliche Verschiedenheit der drei Equidenformen Süßenborns wird nicht bestritten. Weitestgehend Einklang in der Forschung besteht auch darin, dass die caballinen Formen die großen stenoriden Formen nach und nach ersetzten und nur ein kleines schlankes stenorides Pferd übrigblieb, das bis ins Holozän neben den caballinen Arten existierte. Dieses wurde lange Zeit als eiszeitlicher europäischer Esel mit *Equus hydruntinus* bezeichnet. Nach neuesten Erkenntnissen dürfte es sich aber um eine Unterart von *Equus hemionus*, dem Kulan, handeln und müsste daher als *Equus hemionus hydruntinus* geführt werden. Im Fundbericht unterscheidet es sich von den caballinen Pferden zunächst einmal durch seine viel geringere Körpergröße und vor allem an einem Detail der Schmelzschlingen der unteren Molaren und Prämolaren (Backenzähnen), das bei den caballinen Pferden eher einem gerundeten U entspricht und bei den stenoriden Pferden einem gewinkelten V. Das schlanke und hochbeinige Tier ist deutlich seltener im fossilen Material zu finden, das spricht für besondere ökologische Ansprüche. Gerade auch in Betracht der nahen Verwandtschaft zu *Equus hemionus*, wird es von vielen Paläontologen als ein Anzeiger für Steppenlandschaften gesehen (Cramer 2002, S. 136f; Koenigswald 2002, S. 66; Nagel 2018, S. 18f; Orlando 2009).

#### 1.4.5 | Systematik der caballinen Pferde

In der Forschung herrscht allgemeiner Konsens, dass die Linie der caballiden Pferde zu Beginn des Mittelpleistozän in Europa aufkommt und kontinuierlich die meisten der verschiedenen stenoriden Pferde ablösen. Ihre beträchtliche Wandelbarkeit im Skelett ermöglichte ihnen unter den unterschiedlichsten klimatischen Bedingungen und Ökosystemen zu überleben, von den interglazialen Wäldern, bis hin zu den Grassteppen der Kaltzeiten. Ihre allgegenwärtige und häufig sehr ausgiebige Präsenz in Mittel- und Jungpleistozänen Fundstellen, haben im Verlauf des 20. Jahrhunderts zu einer intensiven Bearbeitung und zu zahlreichen Veröffentlichungen durch Paläontologen wie beispielsweise von Reichenau (1915), Gromova (1949), Prat (1968), Nobis (1971), Musil (1977, 1990), Eisenmann (1984, 1988, 1991), Forsten (1973, 1999) und Kuzmina (1997) geführt. Sind sich Autoren noch größtenteils einig, dass es bei *E. h. hydruntinus* um nur um eine einzige stenoride Art handelt, möglicherweise mit ein paar Unterarten, werden hingegen bei den caballinen pleistozänen Pferden im Laufe der Forschungsgeschichte zahlreiche Artnamen angegeben (Boulbes & van Asperen 2019; Cramer 2002).

Als Karl v. Linné (1758) seinen großen Katalog der ihm bekannten Tiere in der 10. Auflage veröffentlichte, die für die wissenschaftliche Namensgebung verbindlich ist, gab er dem Pferd den Namen *Equus caballus* und bezog sich dabei auf das Hauspferd. Ein Wildpferd war ihm unbekannt und der Artbegriff wurde daher später auch auf die wilden (rezenten und fossilen) Verwandten des Hauspferdes ausgedehnt. In Abgrenzung dazu prägte Peter Simon Pallas in Erweiterung zur Systematik Linnés 1775 den Artbegriff *Equus ferus* für das Wildpferd, der sich allerdings unter den zeitgenössischen Zoologen nicht durchsetzen konnte. Da die caballinen Pferde sehr zur Rassenbildung tendieren, unterscheiden sich die Funde der einzelnen Fundorte oft sehr deutlich in Größe und den Proportionen einzelner Skelettelemente. Aus diesem Grund wurden sie im weiteren Verlauf der Forschungsgeschichte sehr häufig mit eigenen Artnamen belegt. Doch in einem Fossilbefund ist es sehr schwierig abzuschätzen, ob sich darin getrennte Arten oder lediglich Rassen bzw. Unterarten abzeichnen. Nur wenn zwei Formen nebeneinander im gleichen Lebensraum leben, also sympatrisch vorkommen, handelt es sich um sicher getrennte Arten. Eine solche Sympatrie konnte bei pleistozänen caballinen Formen noch nicht eindeutig nachgewiesen werden und die taxonomische Diskussion ist unter den Pferdespezialisten noch in vollem Gange (Cramer 2002, S. 136-138, Koenigswald 2002, S. 62f).

Schon länger bemühen sich zahlreiche Autoren einen Überblick über die zahlreichen Artnamen zu geben und Synonyme soweit wie möglich zu subsummieren. So erstellt Nobis (1971) anlässlich seiner Studien zur Phylogenie pleistozäner Equiden Eurasiens einige Nomenklaturlisten und Tabellen (Tab. 2), um caballine pleistozäne Arten bzw. auch Unterarten und deren Fundorte in eine Übersicht zu bringen. Zur Gattung *Equus* zählt er sechs Arten *E. mosbachensis*, *E. steinheimensis*, *E. chosaricus*, *E. achenheimensis*, *E. remagensis* und *E. ferus*, wobei er für *E. remagensis* zwei Unterarten (*E. r. remagensis* und *E. r. latipes*) und für *E. ferus* vier Unterarten (*E. f. ferus* n. ssp., *E. f. solutreensis* n. ssp., *E. f. gmelini* und *E. f. przewalski*) auflistet. Chronologisch reiht er *E. mosbachensis* als das älteste eindeutig caballine Pferd in das mittlere Mittelpleistozän ein und im ausgehenden Mittelpleistozän dann *E. steinheimensis*. Im jüngeren Pleistozän folgen zuerst *E. taubachensis* und etwas später *E. achenheimensis* und *E. remagensis*. Die jüngsten pleistozänen caballinen Pferde stellt er gemeinsam in den „Formenkreis“ *E. ferus* (Nobis 1971, S. 14, 42).

Einen sehr pragmatischen Ansatz verfolgt Koenigswald (2002) mit einer Dreiteilung. Er unterscheidet in die Pferde des letzten Interglazials mit *Equus taubachensis*, in die des letzten kaltzeitlichen Früh- und Mittelweichsel (bzw. Früh- und Mittelwürm) mit *Equus germanicus* und in die kleinen Pferde des Spätglazials mit *Equus ferus*. Da *E. germanicus* als ein Synonym zu *E. remagensis* anzusehen ist, entspricht diese Einteilung weitestgehend der Chronologie von Nobis, beginnt jedoch etwas später und reduziert bzw. subsummiert die Arten auf nur mehr drei. Sehr ähnliche Ansätze finden sich auch bei

vielen weiteren Autoren neuerer Publikationen. Einige sprechen sich auch für ein einziges Artkontinuum der caballinen pleistozänen Pferde aus und schlagen für alle Formen den Artnamen *Equus ferus* und weiter Unterscheidungen auf Unterartniveau vor. Argumente die dafür sprechen werden im Kapitel zur Körpergröße vorgestellt (Boulbes & van Asperen 2019; Cramer 2002, S. 140; Koenigswald 2002, S. 62f).

**Tab. 2 | Systematikvorschlag der pleistozänen Pferde nach Nobis (1971)**

Viele der Artbezeichnungen sind mittlerweile nicht mehr im Gebrauch, sind aber häufig notwendig um die Fundbeschreibungen aus der älteren Literatur richtig zuordnen zu können

Zeit	West- und Zentraleuropa	Ost- und Südosteuropa	Asien
<b>Mesolithikum</b>	<i>Equus ferus solutreensis</i> (Zwerformen in Andernach und Lausnitz/Orla)	<i>Equus ferus gmelini</i> (=Tarpan) Sungir	<i>Equus ferus przewalskii</i> (=Przewalskipferd)
<b>Jung-Quartär</b>	<i>Equus ferus solutreensis</i> (Solutré, Achenheim) <i>Equus remagensis ramagensis</i> (Remagen, Aachen) <i>Equus achenheimensis</i> (Achenheim) <i>Equus taubachensis</i> (Taubach) (Zeitstellung ?)	<i>Equus ferus ferus</i> (Mezin) <i>Equus remagensis latipes</i> (u. a. Kostjenki IV und Mezin) (ungarische Funde) „ <i>Equus caballus missi</i> “ (Zeitstellung ?)	
<b>Mittel-Quartär</b>	<i>Equus steinheimensis</i> (Steinheim) Chatillonpferde <i>Equus mosbachensis</i> <i>E. (Allohippus) suessenbornensis</i> <i>E. (Allohippus) marxi</i> <i>E. (Allohippus) altidens</i> (u.a.Süßenborn)	„ <i>Equus caballus chosaricus</i> “ (Zeitstellung ?) <i>Equus mosbachensis</i> <i>Equus mosbachensis</i> <i>E. (Allohippus) stenonis</i> (Gombasek) <i>E. (Allohippus) stenonis</i> (Villány)	<i>Equus mosbachensis</i> <i>E. (Allohippus) valeriani</i>
<b>Alt-Quartär</b>	<i>E. (Allohippus) stenonis stehlini</i> (?) (Valderno – obere Fazies) <i>E. (Allohippus) stenonis senezensis</i> (Senèze) <i>E. (Allohippus) vireti</i> (St. Vallier) <i>E. (Allohippus) sylvarum</i>	<i>E. (Allohippus) stenonis</i> (Kisláng, Villány – B)	<i>E. (Allohippus) stenonis sanmeniensis</i> (Zeitstreckung ?)

#### 1.4.5.1 | **Wichtige taxonomische Bezeichnungen**

Ungeachtet der regen taxonomischen Diskussion um den tatsächlichen Art- bzw. Unterartstatus bestimmter fossiler Pferde, ist eine Auflistung der häufig verwendeten Artbezeichnungen, einschließlich jener aus der etwas älteren Literatur notwendig. Denn nur so können Erkenntnisse und Datenmaterial aktueller und vergangener Forschungen sinnvoll miteinander verglichen und ausgewertet werden. Kurze Eckdaten sollen die jeweiligen Artbezeichnungen ergänzen.

##### ***Equus caballus*, Linné 1758**

Wie bereits oben erwähnt wurde, benannte der Erfinder der binären Nomenklatur Karl v. Linné das Hauspferd als *Equus caballus*. Wildpferde waren ihm nicht bekannt. Heute wird das Hauspferd vom Großteil der Zoologen als *Equus ferus caballus* bezeichnet, um seine Abstammung und Verwandtschaft zum Wildpferd zu verdeutlichen (Cramer 2002, S. 138).

##### ***Equus ferus*, Pallas 1775**

Linnés Nachfolger Peter Simon Pallas (1775) lieferte wertvolle Ergänzungen zur Säugetiersystematik und schuf den Artbegriff *Equus ferus* um damit die Wildpferde von den Hauspferden zu unterscheiden. Heute wird *Equus ferus* vor allem für die jüngsten pleistozänen caballinen und die holozänen Wildpferde verwendet. Einige Paläontologen sprechen sich dafür aus diesen Artbegriff auf alle caballinen pleistozänen Pferde auszudehnen (Cramer 2002, S. 138).

##### ***Equus przewalskii*, Poljakow 1881**

Synonym: *Equus latifrons*, Nehringi Dürst (von Reichenau 1925). Die Expedition von Nikolaj Michajlowitsch Przewalski erjagte in der Umgebung des Lob-Nor-Sees in der Mongolei Wildpferde, die als Häute und Schädel in die Sammlung des Petersburger Museums gelangten und von Iwan Semjonowitsch Poljakow 1881 als neue Art beschrieben wurden. Die heute als *Equus ferus przewalski* bezeichneten wildlebenden Pferde dürften nach aktuellen Erkenntnissen die Nachkommen einst gezähmter Pferde sein (Cramer 2002, S. 138; Gaunitz et al. 2018, S. 111-114).

##### ***Equus germanicus*, Nehring 1884**

Synonym: *Equus remagensis*. Die Artbeschreibung des als mittelgroß angesprochenen Tieres basiert vor allem auf Zahnmerkmalen, die sich teilweise mit jenen von *Equus mosbachensis* decken, ebenso wie der dolichoprosope (schmalstirnige) Schädeltyp. Niedrige und breite Hufbeine (Phalanx III) lassen es als einen ehemaligen Bewohner weicherer Böden, nämlich der Moossteppe vermuten (Cramer 2002, S. 140).

### ***Equus taubachensis*, Freudenberg 1911**

Wilhelm von Reichenau (1925) definiert diese Spezies aufgrund der Zähne als etwas schwerer als das Mosbachpferd. Ein Astragalus, ein Calcaneusfragment und ein distaler Metatarsus werden mitberücksichtigt (Cramer 2002, S. 140).

### ***Equus abeli*, Antonius 1913**

Die Species *Equus abeli* wird aufgrund von Körpergröße, Proportionen und Gebiss (Schädel sind zu wenig erhalten) im Vergleich zu derzeit bekannten Quartärpferden detailliert beschrieben. Die Untersuchung der geographischen Verbreitung, des geologischen Alters und der Lebensweise führt zu keinem befriedigenden Ergebnis. Die Funde stammen aus der Sumpfschicht in Heiligenstadt bei Wien, deren Alter ungewiss ist und in der auch Haustierfragmente vorkommen. Die Heterogenität des Materials geben Nobis (1954) und Duerst (1923) Anlass zur Kritik (Cramer 2002, S. 140).

### ***Equus steinheimensis*, von Reichenau 1925**

Das Pferd aus Steinheim an der Murr wird ausschließlich aufgrund von Zahnmerkmalen definiert und zeichnet sich durch Breitstirnigkeit. Postcraniale Maße bleiben unerwähnt (Cramer 2002, S. 140).

### ***Equus achenheimensis*, Nobis 1971**

Der Holotypus dieser Art ist eine rechte Oberkieferreihe aus Einzelzähnen eines jüngeren Tieres aus dem Loess ancien inférieur 20c/d-20a, aus dem geologischen Institut der Universität Strassburg. Der Paratypus sind zwei Oberkieferzahnreihen. Die Schmelzfaltenmuster und -maße stehen im Vergleich zum Moosbachpferd, die Widerristhöhe variiert zwischen 1,55m und 1,65m (Cramer 2002, S. 140).

### ***Equus ferus salutreensis*, Nobis 1971**

*Equus ferus salutreensis* n. ssp. Ist ein kleines, robustes Pferd mit einer durchschnittlichen Widerristhöhe von 1,36m bis 1,38m. Es hat im Hinblick auf seine Höhe relativ große Zähne. Im Schmelzfaltenbild seiner Oberkieferzähne überwiegt ein gerader Talschluss (Cramer 2002, S. 140).

#### **1.4.5.2 | *Equus* cfr. *chosaricus***

Die caballinen Equidenfossilien aus der Teufelslucke wurden mit der Artbezeichnung *Equus* cfr. *chosaricus* versehen und sind häufig auch direkt am Material mit diesem Namen beschriftet. Deshalb ist es notwendig auf diesen speziellen Artnamen näher einzugehen. Das Kürzel cfr. (lateinisch confer = vergleichen) steht für eine Unsicherheit bei der Artbestimmung. *Equus chosaricus* ist in der Literatur nur selten zu finden und geht auf Vera Issakovna Gromova (1949) zurück die das Khozarpferd aus dem mittleren Wolgagebiet letztlich mit *Equus caballus chosaricus* bezeichnete (kurz davor wählte sie noch den Namen *Equus caballus latipes*). Sie stufte es zeitlich in das Mindel-Riss-Interglazial ein, was in etwa

dem zentraleuropäischen Riss-Würm-Interglazial entsprechen würde. Aktuelle C14-Datierungen dieser ukrainischen Equiden ergeben jedoch deutliche jüngere Werte von rund 42.000 Jahren vor heute und fallen damit ins Mittelwürm. Günter Nobis weist auf die nomenklatorische Unzulässigkeit von hin, da *Equus caballus* auf Hauspferden begründet wurde. Das Khozarpferd wurde später noch öfter umbenannt, z.B. in *E. remagensis* (Nobis 1971) oder *E. germanicus* (Forstén 1995), in der aktuellen Literatur wird der Artname *Equus ferus latipes* verwendet (van Asperen et al. 2012; Nobis 1971, S. 35)

Ähnlich häufig wurden auch die Pferde aus der Teufelslucke neu benannt. Sickenberg wählte (1933) noch die vorsichtige Bezeichnung *Equus sp.* und Antonius (1935, 1936) spricht überhaupt nur von einem „eiszeitlichen Wildpferd“, bzw. vom „Eggenburger Wildpferd“. Gromova (1949) weist vor allem aufgrund von Schädelmaßen auf eine Übereinstimmung mit dem Khozarpferd hin und so werden auch die Teufelsluckenpferde von ihr *Equus caballus chosaricus* zugeschrieben. Wahrscheinlich aufgrund der Unzulässigkeit des Artnamens *caballus* wird es dann durch Erich Thenius (1966) in *Equus cfr. chosaricus* umgewandelt, wodurch die Pferde aus der Teufelslucke in den Rang einer selbstständigen Art erhoben wurde. Nach Einschätzung von Nobis (1971) etwas, dass Gromova mit ihrer Benennung so wohl nicht beabsichtigte. In jedem Fall ist die Artbezeichnung *Equus cfr. chosaricus* aus heutiger Perspektive für die Equidenfunde aus der Teufelslucke unpassend. Für diese Arbeit soll daher auch aufgrund von fehlender Expertise wieder auf die allererste Namensvariante *Equus sp.* zurückgegriffen werden (Nobis 1971, S.35, Thenius 1966, S.65f).

#### 1.4.6 | Körpergröße

In den allermeisten Fällen basiert die Definition einer Equidenspezies des Pleistozäns auf Unterschiede des Zahnprofils und der Schmelzfaltenmuster, sowie auf postcranialen Merkmalen, dabei insbesondere auf der Widerristhöhe. Die größte Länge der Metapodien, bzw. die daraus berechnete Widerristhöhe ist in Kombination mit dem Schmelzmuster der Zähne sehr häufig artspezifisch für pleistozäne und rezente Pferde (Cramer 2002, S. 140).

##### 1.4.6.1 | Biologie der Körpergröße

Selbstverständlich ist die Größe eines Organismus oder einer Spezies von entscheidender Bedeutung für die Art und Weise wie es das individuelle Überleben, bzw. das Fortbestehen der gesamten Art sichert. Körpergröße in diesem Sinne ist nicht nur allein Höhe oder Länge, sondern vor allem auch Körpermasse. Die Körpergröße als das wichtigste phänotypische Charakteristikum, hängt von einer Vielzahl an Faktoren ab. Weinstock (2000) gliedert diese in ontogenetische und ökologische Faktoren, die er am Beispiel des Rentiers (*Rangifer tarandus*) darstellt. Bis auf einige artspezifische Unterschiede sind seine Überlegungen gut auf alle herbivoren Arten zu übertragen, die in ähnlichen Habitaten leben, also auch auf Pferde. Die ökologischen Faktoren wie Temperatur, Saisonalität oder Populationsdichte sind variabel und für die Equidenfunde oft nur schwierig abzuschätzen, da unser Wissen über das Klima im

Pleistozän nicht detailliert genug ist, beziehungsweise die genau zeitliche Einordnung der Fundplätze oft problematisch ist. Die ontogenetischen Faktoren der Körpergröße sind bei Pferden leichter einzuschätzen und setzen sich vor allem aus dem Geschlecht und dem Alter eines Tieres zusammen (Cramer 2002, S. 13; Weinstock 2000, S. 7-14)

Im Gegensatz zu Säugetieren mit ausgeprägtem Geschlechtsdimorphismus ist der Unterschied in der Körpergröße zwischen männlichen und weiblichen Tieren bei caballinen Pferden gering. Trotz einiger auffälliger phänotypischer Unterschiede, wie beispielsweise der sogenannte Hengstkamm (ein wesentlich stärkerer Oberhals) und der kompaktere kräftigere Körperbau beim Männchen, variieren Widerristhöhe und Gewicht nur innerhalb der biologischen Varianz. Bei stenoniden Formen wie den Eseln ist diese Varianz deutlich größer. Bis zum subadultem Stadium hat das Alter eines Tieres sehr starken Einfluss auf seine Körpergröße. Die Proportionen eines Fohlens sind im Vergleich zum ausgewachsenen Pferd von verhältnismäßig langen Beinen geprägt. Beim Fohlen nimmt die Körpergröße, also auch die Widerristhöhe in den ersten drei Lebensmonaten um genauso viel zu, wie in den folgenden neuen Lebensmonaten. Mit einem Jahr haben sie ca. 80% ihrer endgültigen Größe erreicht, mit etwa drei bis dreieinhalb Jahren ist das Höhenwachstum abgeschlossen. Die Jungpferde nehmen danach noch mit der Ausformung ihrer Muskelmasse weiter an Gewicht zu, mit ca. fünf Jahren sind sie vollkommen ausgewachsen. Das bedeutet für osteometrische Untersuchungen, dass nur die subadulten und adulten Tiere einer Population fehlerfrei mit anderen ausgewachsenen Individuen verglichen werden können (Cramer 2002, S. 14f).

Variability-Size-Index-Werte der Standardpopulation des pleistozänen Mosbach-Pferdes zeigen eine sehr homogene Verteilung. Das Ergebnis kann als repräsentativ für die caballinen Equiden allgemein angesehen werden. Caballine Pferdepopulationen zeigen also bezüglich ihrer Körpergröße, trotz Unterschiede zwischen Hengsten und Stuten, subadulten, adulten und senilen Tieren, nur eine sehr kleine Variation (Cramer 2002, S. 15).



#### 1.4.6.2 | Zeitliche und geographische Variation der Körpergröße

Für die caballinen Pferde des Jungpleistozäns lässt sich zwar grundsätzlich ein allgemeiner Trend zur Verringerung der Körpergröße feststellen. Dennoch zeigt ein Vergleich der Widerristhöhen bzw. der Variability-Size-Index-Werte (VSI-Werte) aus zeitlich unterschiedlichen Fundstellen, dass die Pferde in warmen klimatischen Phasen fast immer deutlich größer waren, als jene Pferde die mit kalten Klimabedingungen zurechtkommen mussten. Anhand der Glazialzyklen des Mittel- und Jungpleistozäns lässt sich ein direktes Verhältnis von Temperatur zu Körpergröße der Tiere feststellen. Zeigen niedrige  $\delta^{18}\text{O}$ -Werte kalte Klimaphasen an, sind die Pferde in der Regel kleiner, liegen hohe Sauerstoffisotopenwerte und damit warme Klimabedingungen vor, waren die Tiere allgemein größer. Eine parallele morphologische Anpassung konnte Weinstock (2000) auch für das Rentier nachweisen (Cramer 2002, S. 119-121; Weinstock 2000).

Natürlich steckt in dem Begriff „Klima“ viel mehr als nur die durchschnittliche Jahrestemperatur, doch Parameter wie Niederschlag, Wind und Saisonalität sind deutlich schwieriger zu rekonstruieren. Welche Klimafaktoren daher tatsächlich entscheidend für die morphologischen Anpassungen der Pferde waren, lässt sich nicht genau klären. Anzunehmen ist dennoch, dass die Regulation der mittleren Körpergröße nicht direkt durch klimatische Faktoren beeinflusst wird, sondern über den Umweg der Nahrungsverfügbarkeit. Das Vorhandensein bzw. das Fehlen von qualitativ hochwertigen und ausreichendem Futter hat großen Einfluss auf die Sterberate und damit auf die Populationsdichte von Equiden. Besonders die Zeiten der Futterknappheit, in Mitteleuropa also im Winterhalbjahr, wenn das Vegetationswachstum stagniert, sind entscheidende Phasen für die Populationsdichte. Hinzukommen weitere Stressfaktoren wie z.B. die Bejagung durch Raubtiere oder durch den Menschen. Ist unabhängig von der Jahreszeit genügend Gras für die Tiere vorhanden, wie es in den Warmphasen der Glaziale bzw. in den Interglazialen auch für den Winter angenommen werden kann, können sich Herbivoren große Individuen „leisten“. Morphometrischen Untersuchungen zeigen, dass das Optimum an Körpergröße im Pleistozän in warmen Phasen vor bzw. nach den Wärmemaxima der Interglaziale erreicht wurde. Klimaphasen also mit etwas kühleren Bedingungen in offenerer Landschaft mit viel Gras und Steppenvegetation (Cramer 2002, S. 119-121).

Es lässt sich also vereinfacht sagen, dass die zeitliche Variation der Pferde vor allem klimabedingt ist und große Tiere aus warmen Habitaten und kleine Pferde aus kälteren Umgebungen stammen. Darüber hinaus kann auch noch eine geographische Veränderung der Körpergröße entlang eines West-Ost-Gradienten in Eurasien festgestellt werden. Dieses Phänomen zeigt sich nicht nur bei Wildpferden, sondern auch bei den Rentieren des letzten Glazials, sowie bei rezenten Rothirschen, Wildschweinen und Braunbären. Diese Tiere nehmen alle von West nach Ost an Körpergröße zu. Erklärt wird dies von

einigen Forschern durch den zunehmenden Grad der sogenannten Kontinentalität, also Klimaverhältnissen die geprägt sind von einer großen Differenz von sehr kalten harten Wintern, zu warmen Sommern. Weinstock (2000) diskutiert hier die Theorie, dass in kontinentalen Regionen die Sterblichkeitsrate von Herbivoren aufgrund der strengen Winter mit geringer Futterverfügbarkeit in der kalten Jahreszeit viel höher ist, als in Gebieten mit weniger großen Unterschieden zwischen den Jahreszeiten. Die Winter erhöhen den Druck auf die Populationen kontinentaler Gebiete deutlich über viele Faktoren wie beispielsweise Temperaturextreme, Futterverfügbarkeit und Jagddruck. Bildlich betrachtet wird also die Halsweite des Winterflaschenhalses (winter bottleneck) nach Osten hin immer enger und weniger Tiere einer Population überleben den Winter als in den westlichen Gebieten. Es findet also eine Selektion in Richtung größerer und kräftigerer Tiere statt (Cramer 2002, S. 131).

Zusammenfassend und stark simplifiziert kann demnach festgehalten werden, dass die Körpergröße der Pferde aus zeitlich unterschiedlichen Fundstellen parallel zu den Glazialzyklen verläuft und große Tiere tendenziell aus warmen Klimaphasen stammen und kleine aus kalten. Vergleicht man die Pferde aus Fundstellen mit sehr ähnlicher Datierung, werden mit hoher Wahrscheinlichkeit Tiere aus den östlicheren kontinentalen Gebieten größer sein, als jene aus westlichen Bereichen Eurasiens.

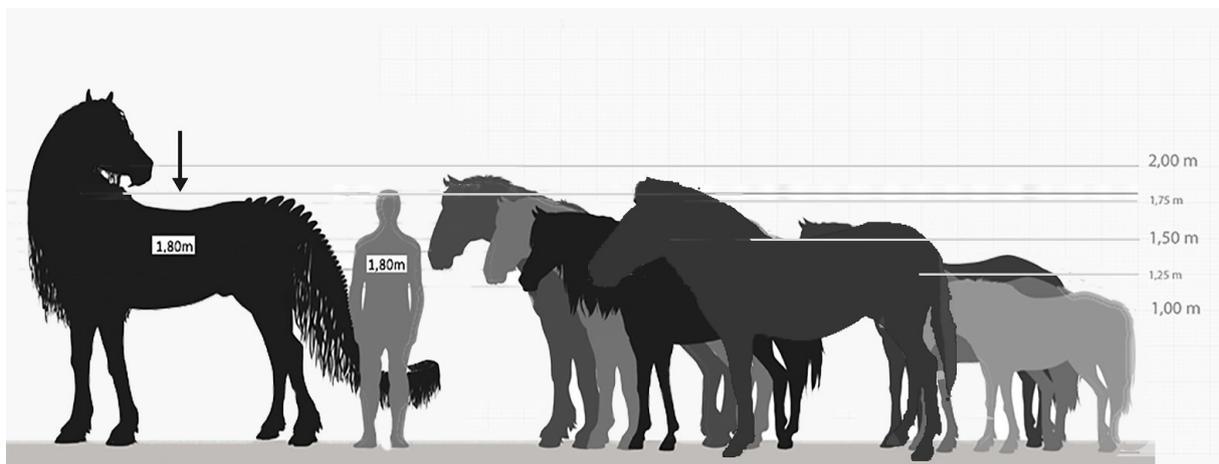
#### 1.4.6.3 | Körpergröße und Artstatus

Da der Größenunterschied bei Pferden, bedingt durch Sexualdimorphismus und Alter überlappend ist und daher bei adulten Skeletten kaum von Bedeutung ist, kann die durchschnittliche Körpergröße einer caballinen Equidenpopulation, bei ausreichend vielen Fundstücken, auch bei fossilen Formen relativ genau ermittelt werden. Ob jedoch die Körpergröße ein wirklich geeignetes Merkmal bildet um einzelne Populationen mit eigenen Artnamen zu versehen bleibt bei Equidenforschern weiter umstritten. Wie bereits oben erwähnt müssten hierfür zwei eindeutig sympatrisch existierende Pferdeformen nachgewiesen werden. Außerdem ist die Linie der caballinen Pferde des Mittel- und Jungpleistozän als Gesamtheit betrachtet nicht variabler in der Körpergröße, als beispielsweise die modernen Ponys, oder sogar die sehr homogenen Gruppen der Araberpfede und Przewalskipfede. Des Weiteren ist kein linearer evolutionärer Trend der Körpergröße, sondern eine Fluktuation der Größe im Verlauf der Zeit, zu beobachten. Genetische Studien erweitern die Skelettuntersuchungen und zeigen hier ein großes Maß an Überschneidung (Boulbes & van Asperen 2019; Cramer 2002, S. 138).

Speziell für die caballinen Equiden scheint sich unter ihren Entdeckern die Praxis eingebürgert zu haben Arten bzw. Unterarten entsprechend ihren Fundorten zu benennen. Außerdem wird kaum einer anderen Tierart, aufgrund klimatisch bedingter Größenunterschiede der Status einer neuen Art zugewiesen. Zum Beispiel konnte Weinstock (2000) nachweisen, dass die Körpergröße beim Rentier, wie bei den caballinen Pferden, entlang einer zeitlichen Achse, als auch einer geographischen variiert. Jedoch wurde das Rentier in keinem der untersuchten Fundplätze anders benannt als *Rangifer tarandus*.

Ebenso beschreibt Jakubiec (1993) Größenunterschiede bei dem Braunbär, der ungeachtet seiner Körpermasse als *Ursus arctos* bezeichnet wird (Cramer 2002, S. 138).

Diese Umstände in Summe bewegen daher heute zunehmend Paläontologen wie Cramer (2002) dazu, die pleistozänen caballinen Pferde als ein Artkontinuum anzusehen. Eine sehr variable Art, die hochanpassungsfähig an ihre jeweiligen Umweltbedingungen ist und dementsprechende morphologische Anpassungen aufweist. Sie schlägt die Bezeichnung *Equus ferus* für alle pleistozänen Formen der caballinen Pferde vor und denkt eine Differenzierung dieser Formen auf Unterartniveau an. Doch wird es sicher noch länger dauern bis sich die Forschung auf eine einheitliche Taxonomie einigen kann (Cramer 2002, S. 141, Boulbes & van Asperen 2019).



**Abb. 25 | Größenunterschiede moderner Hauspferdrassen**

Die heutige Bandbreite an Stockmaßen verschiedener Hauspferdrassen zeigt eine hohe Variation, erzeugt durch die züchterischen Maßnahmen des Menschen. Sie reicht von Falabella-Pony mit weniger als 0,5 m, bis zu den riesigen Kaltblutrasse mit rund 1,8 m Wiederristhöhe. Im Verhältnis zur Variation der Körpergröße ergibt sich auch ein entsprechendes Spektrum an Zahnmerkmalen, welches jenes der fossilen Pferde bei weitem übertrifft (Cramer 2002, S. 141).

Selbstverständlich wäre diese Größendifferenz unter natürlichen Bedingungen nie aufgetreten, sie ist aber dennoch Ausdruck der großen Plastizität dieser Tierart. Dennoch besteht im Gegensatz zu den fossilen Pferden bei den Haustierrassen kein taxonomisches Problem. Trotz gewaltiger Unterschiede zieht niemand die Zugehörigkeit eines Shetlandponies oder eines Kaltblütlers zur Art *Equus caballus* in Frage (Cramer 2002, S. 141).

(Erstellt nach Cramer 2002)

## 2 | Material und Methoden

### 2.1 | Material

Aus der Teufelslucke in Niederösterreich ist ein reiches Material an caballinen Pferdefunden vorhanden, mit einer außerordentlich hohen Anzahl an Zahnresten und Metapodien. Eine Besonderheit im Material stellt der bemerkenswert gut erhaltene Schädel dar, ein solcher Erhaltungszustand ist eine Seltenheit bei pleistozänen Equidenfunden. Der Pferdeschädel und einige weitere Fundstücke sind im Krahuletzmuseum in Eggenburg ausgestellt, das Allermeiste des restlichen Equidenmaterials aus der Teufelslucke liegt in dessen Archiv auf und ist mit dem Artnamen *Equus* cfr. *chosaricus* versehen. Dank der freundlichen Unterstützung von Univ.-Prof Dr. Doris Nagel des Paläontologischen Instituts der Universität Wien und von Dr. Johannes Tuzar, Museumsleiter des Krahuletz Museums, war es möglich dieses Material zu untersuchen und zu vermessen (Thenius 1966, S. 65f.)

Für diese Arbeit wurden die postcranialen Elemente der Equidenfunde untersucht. Es wurden nur Skelettelemente vermessen für die das international anerkannte Maßsystem von Eisenmann et al. 1981 entsprechende Maßstrecken definiert hat (Abb. 26).

Da insbesondere die Metapodien, sprich die Metatarsale III und Metacarpale III in großen Stückzahlen vorhanden waren, wurde eine Stichprobe von je rund zwanzig Knochen für die Metatacarpalia und die Metatarsalia entnommen. Ausgewählt wurden dabei Knochen in sehr gutem Erhaltungszustand, da bei diesen alle bzw. fast alle Maßstrecken Eisemanns gemessen werden konnten. Außerdem wurde versucht rund die Hälfte der Stichprobe aus rechten Knochen und die andere aus linken Knochen zu bilden, wodurch eine ungefähre Mindestindividuenanzahl von zehn Tieren bezüglich der Metapodien anzunehmen ist. Ähnlich wurde auch bei den Tali vorgegangen, von den insgesamt 37 Tali wurde eine Stichprobe aus 23 Knochen gebildet.

Bei den anderen Skelettelementen mit weniger hohen Stückzahlen wurden alle Knochen bzw Knochenfragmente vermessen, außer sie waren in einem zu schlechten Erhaltungszustand um brauchbare Werte zu liefern. Genaue Maßstabellen aller Messwerte befinden sich im Anhang. Inventarnummern wurden soweit vorhanden übernommen, waren keine vorhanden bzw. unklar, wurde eine eigene Nummerierung für die Tabellen erstellt.

Außerdem waren ein auffällig kleiner Phalanx basalis posterior und ein Metatarsal III unter den Fundstücken, die keine sofortige Zuordnung zu den caballinen Pferden zulassen, sondern eventuell auch vom stenoniden *E. h. hydruntinus* stammen könnten.

Insgesamt wurde folgendes Material vermessen, in Klammern ist die Gesamtanzahl der vermessenen Knochen (bzw. Fragmente) pro Skelettelement angegeben:

- Phalanges terminalis (15)
- Phalanges medialis (17)
- Phalanges basalis (28): anterior (14), posterior (14)
- Metacarpalia (21)
- Metatarsalia (20)
- Tali (23)
- Calcanei (19): 4 komplett, 15 Fragmente)
- Radius + Ulna (5): 1 komplett, 4 Radii Fragmente)
- Tibiae (10 Fragmente)
- Humeri (2 Fragmente)
- Scapulae (4): 3 komplett, 1 Fragment
- Pelvis (7)
- Mandibula (1)

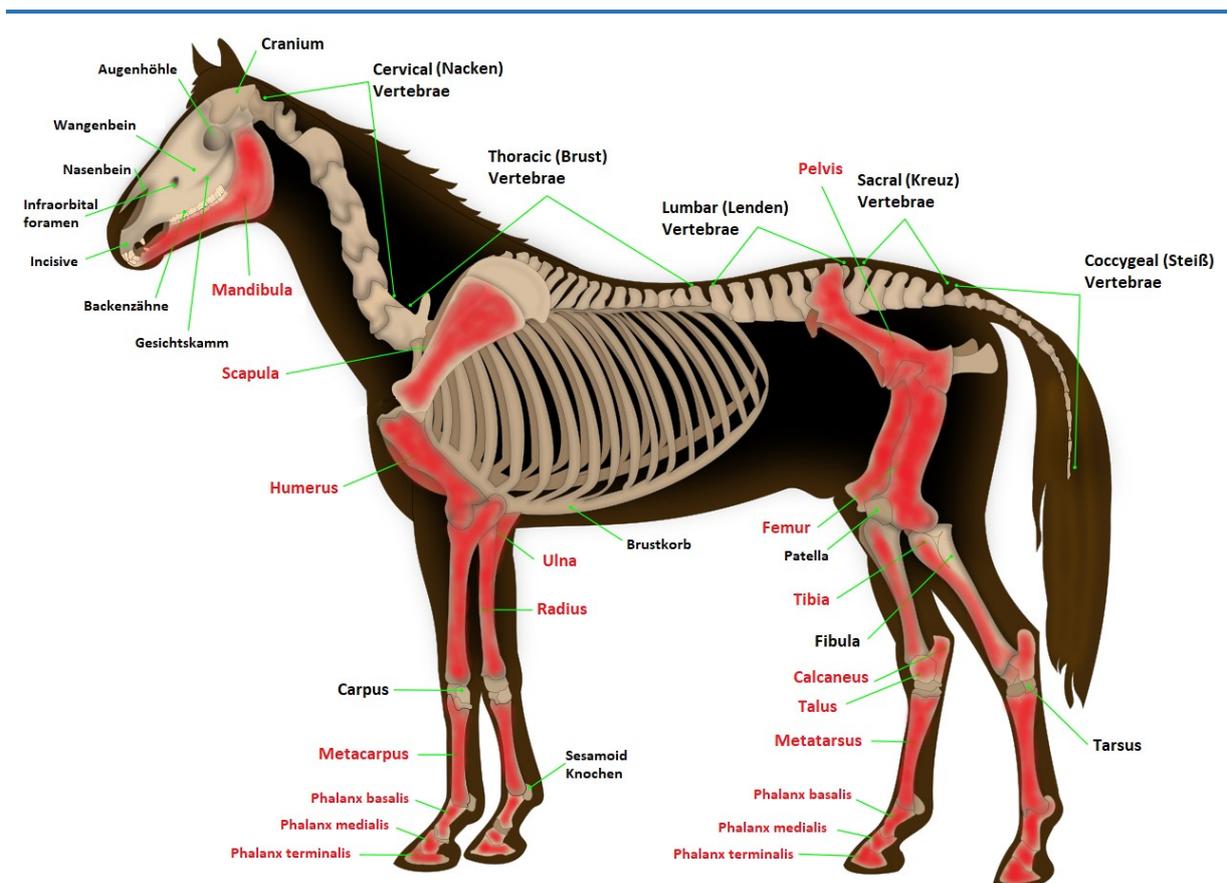


Abb. 26 | Pferdeskelett

Vermessene Skelettelemente wurden rot markiert. (Verändert nach © Creative-Commons )

## 2.2 | Methoden

### 2.2.1 | Osteometrie

Am Anfang einer osteometrischen Untersuchung steht das Messen der Knochen mit Hilfe einer Schieblehre. In diesem Fall wurde eine digitale Schieblehre der Firma Preciva (IP 54) verwendet, die Messwerte gerundet auf 0,01 mm bzw. 0,1 mm. Wichtig ist dabei das Erzeugen von reproduzierbaren Messwerten, die im Idealfall von jedem Wissenschaftler wiederholt werden können. Natürlich ist eine gewisse Bandbreite, die das individuelle Messen mit sich bringt nicht zu vermeiden, aber diese ist in den meisten Fällen äußerst gering und daher akzeptabel (Cramer 2002, S. 23).

Die Definition allgemein gültiger Messtrecken sind dafür die Voraussetzung. Solche wurden in der Arbeit von von den Driesch (1976) erstellt und von Eisenmann et al. (1988) für die Equiden erweitert. Nach diesen festgesetzten Maßen wurden auch für diese Datenaufnahme das Vermessen der postcranialen Elemente vorgenommen. Eisenmann et al. (1988) listen für jeden Knochen der in das Maßsystem aufgenommen wurde, genau die jeweiligen einzelnen Maßstecken auf und bieten präzise Skizzen dazu an. Diese sind im Anhang für jedes Knochenelement zu finden. Als Beispiel soll hier das Metacarpal III dienen (Abb. 27) (Cramer 2002, S. 23).

Nicht immer wurden alle definierten Maßstrecken vermessen und in das Datenmaterial mit aufgenommen, da sich gewisse Werte laut Eisenmann in der Praxis nicht bewährt haben. Im Falle der Metacarpalia III beispielsweise sind das die Werte 2, 8' und 9. Diese wurden in den erstellten Messwerttabellen entsprechend ausgelassen (Eisenmann 1986).

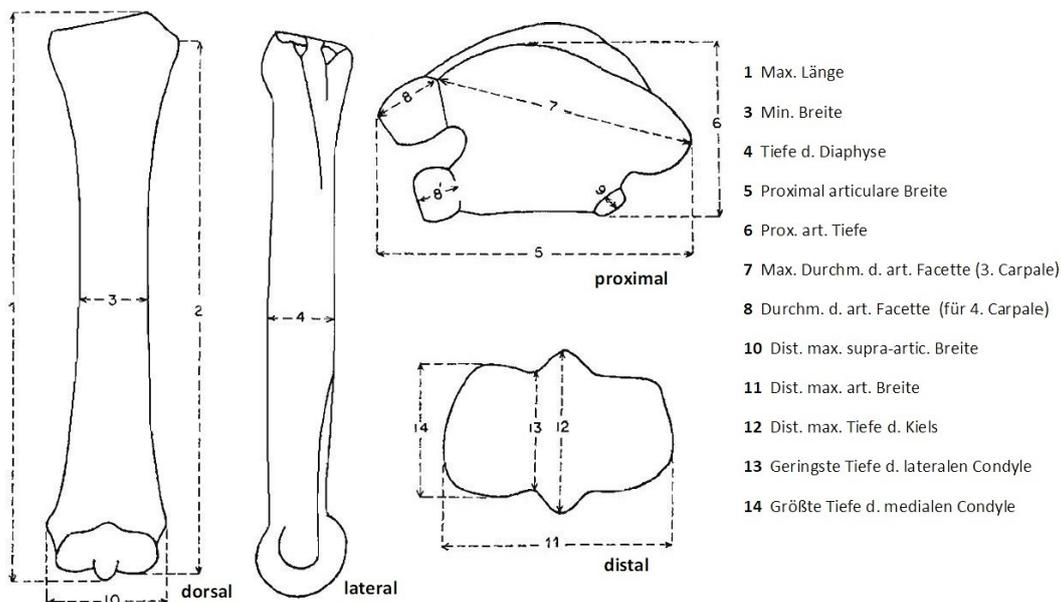


Abb. 27 | Maßsystem für das Metacarpale III

Maßsystem für das Metacarpal III nach Eisenmann et al. (1988). Jede Zahl steht für eine bestimmte Maßstrecke (siehe Legende).

## 2.2.2 | Widerristhöhe

Der Widerrist als höchster Punkt der Brustwirbelsäule zwischen Hals und Rücken des Pferdes ist eine markante Stelle. Die Angabe dieses Wertes ermöglicht eine leichtere Vorstellung von der Größe bzw. der Höhe eines Tieres, als es die Maße der Knochen tun. Bei den lebenden Hauspferden wird der höchste Punkt des Widerrists meistens mit Hilfe eines starren Meterstabes als das sogenannte Stockmaß genommen. Wenn kein lebendes Tier gemessen werden kann, wird die Widerristhöhe geschätzt indem man die Länge eines Knochens mit einer adäquaten Nummer multipliziert. Solche Multiplikationsfaktoren wurden für Pferde von Kieselwalter (1889) vorgeschlagen und wurden danach häufig von anderen Autoren angepasst und weiterentwickelt. Eine zweite gängige Methode zur Widerristhöhenberechnung bei Pferden hat Vitt (1952) entwickelt. Anhand der größten Länge der Langknochen (Humerus, Radius, Metacarpus III, Femur, Tibia, Metatarsus III) und der Basilarlänge des Schädels, hat er die Widerristhöhe abgeschätzt und in neun Größenklassen aufgeteilt (Cramer 2002, S. 29f).

Die Widerristhöhe am Skelett ist immer nur ein Näherungswert. Viele Faktoren, wie zum Beispiel die Wuchsform, die mehr oder weniger Einfluss darauf nehmen, können nicht berücksichtigt werden. Bei Tieren mit einer viel laufenden Lebensweise sind die proximalen Langknochen (Humerus, Femur, Radius und Tibia) verhältnismäßig kurz, während die distalen Langknochen, insbesondere die Metapodien dazu tendieren länger zu sein. Das trifft natürlich insbesondere auf fossile Pferde zu, bei denen es nur selten möglich ist das Proportionsverhältnis zwischen allen Langknochen zu ermitteln. Für die Fundsituation aus der Teufelslucke besteht diese Problematik, denn außer den Gesamtlängen der Metapodien, konnte sonst nur noch die Gesamtlänge eines Radius vermessen werden. Die Wiederristhöhe sollte daher immer nur als ein grober Richtwert gelten und muss mit Vorsicht betrachtet werden (Cramer 2002, S. 29f; Eisenmann Website, Withers height estimations, 1.4.2009).

## 2.2.3 | Verhältnisdiagramme

Verhältnisdiagramme bieten einen schnellen und einfachen Vergleich der Größe und Form eines einzelnen Knochens oder einer Gruppe von Knochen. Dabei dient ein Knochen, eine Gruppe von Knochen, oder der Mittelwert einer Knochenstichprobe, als Referenz. Die Messwerte werden in den dekadischen Logarithmus übertragen, wodurch sie in der grafischen Darstellung eines Diagramms an der 0-Linie platziert werden. Vera Eisenmann verwendet in den allermeisten ihrer Arbeiten das rezente *Equus hemionus onager* als Referenz, weshalb es auch für die hier erstellten Verhältnisdiagramme als Referenz gewählt wurde. Auch die Werte des zu untersuchenden Materials werden in den dekadischen Logarithmus konvertiert. Die arithmetischen Differenzen zwischen dem Referenzlogarithmus und dem Logarithmus der zu untersuchenden Knochen, liegen über der 0-Linie wenn die Werte positiv sind, sprich größere Dimensionen aufweisen, oder unter der 0-Linie wenn diese negativ sind, also kleiner Dimensionen haben. Der Vorteil in dieser Darstellung ist, dass die Proportionen unverändert bleiben,

unabhängig von den absoluten Messwerten. In einem solchen Diagramm werden Knochen unterschiedlicher Größe aber mit identischen Proportionen als parallele Linien abgebildet. Wenn Daten bestimmter Messwerte häufiger fehlen, aufgrund schlechter Erhaltungszustände beispielsweise, empfiehlt Eisenmann diese an den Anfang bzw. das Ende eines Verhältnisdiagramms zu platzieren. Dieser Empfehlung wurde in der Darstellung der Metapodien und der ersten Phalangen im Ergebnisteil nachgekommen. Als Beispiel hier dient das Verhältnisdiagramm von Langknochenproportionen (Abb. 28). Verglichen werden hier das rezente *E. przewalskii*, der ausgestorbene „Tarpan“ und das fossile *E. „gallicus“* aus der Fundstelle Jaurens in Frankreich, rund 30.000 Jahre alt (Eisenmann Website, Simpson' ratio diagrams, 30.3.2009).

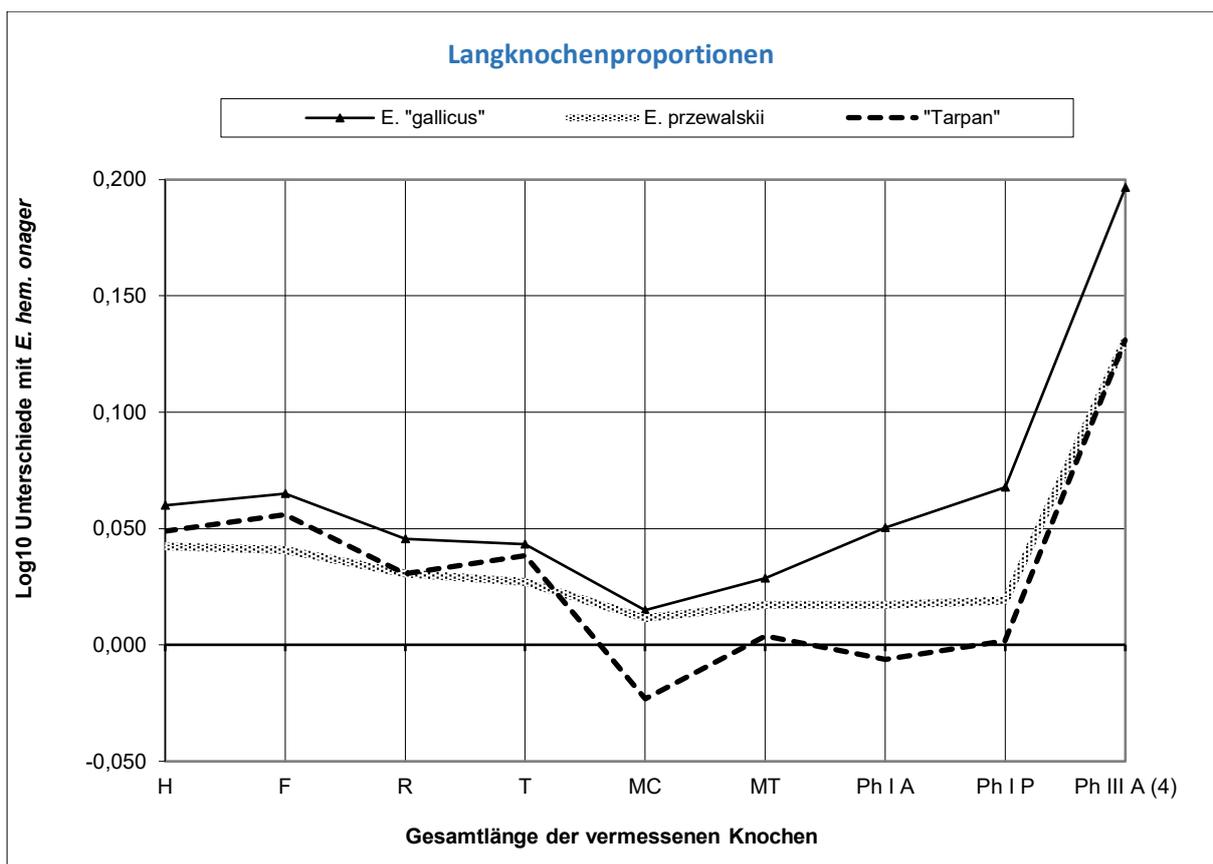


Abb. 28 | Verhältnisdiagramm von Langknochenproportionen

Vergleich der Gesamtlänge der Langknochen Humerus (H), Femur (F), Radius (R), Tibia (T), Metacarpal III (MC), Metatarsus (MT), anteriore Phalangen I (Ph I A), posteriore Phalangen I (Ph P) und der artikularen Breite der anterioren dritten Phalangen (PH III A) (4).

Verglichen werden hier das rezente *E. przewalskii*, der ausgestorbene „Tarpan“ und das fossile *E. „gallicus“* aus der Fundstelle Jaurens in Frankreich, rund 30.000 Jahre alt.

(Diagramm von Vera Eisenmann auf ihrer Website zur Verfügung gestellt, modifiziert)

## 2.2.4 | Variability Size Index

Die ursprünglichen Ansätze der Osteometrie erlauben nur den Vergleich von gleichartigen Messstrecken an gleichartigen Knochen, also beispielsweise die Breite der Humeri distal aus Fundplatz X mit der Breite der Humeri distal aus Fundplatz B. Nicht vergleichbar sind mit dieser Methodik dementsprechend Fundplätze die keinen distalen Humerus in ihrem Material aufweisen. Aus diesem Grund wurden Größenindices entwickelt. Sie ermöglichen, dass auch verschiedene Skelettelemente miteinander verglichen werden können, z.B. Humerus mit Femur oder Scapula mit Radius. Dadurch wird die Stichprobengröße stark erhöht und fossile Knochenreste unterschiedlicher Fundstellen können effektiver in Relation gesetzt werden (Cramer 2002, S.26).

Der Variability Size Index (VSI) ist einer dieser Größenindices-Skalierungstechniken die von Archäozoologen verwendet werden. Mit ihm werden Größenvergleiche möglich auch wenn die Proben nur geringe Konchenanzahlen aufweisen, oder stark fragmentiert sind. Der Mittelwert der VSI-Verteilung bildet sich auf dem Mittelwert der Maßverteilung ab. Als Standard wird meistens eine Population gewählt. Der Mittelwert eines Messwertes nach der Standardpopulation wird von dem zu untersuchenden gleichen Messwert subtrahiert. Das Ergebnis wird dividiert durch die mit zwei multiplizierte Standardabweichung des Mittelwertes nach der Standardpopulation. Die abschließende Multiplikation mit der willkürlich gewählten Zahl 50 lässt genügend große Zahlen zur weiteren Verarbeitung entstehen. Als Formel dargestellt:

$$VSI = \frac{x - m}{2 \times s_m} \times 50$$

$x$  = Messwert einer Maßstrecke aus der Probe

$m$  = Mittelwert der gleichen Maßstrecke aus der Standardpopulation

$s_m$  = Standardabweichung des Mittelwertes aus der Standardpopulation

Nach demselben Prinzip wie beim Verhältnisdiagramm ergeben sich negative und positive VSI-Werte und Mittelwerte. Die Verteilungsparameter der VSI-Werte entsprechen direkt den Größenverteilungen der fossilen Überreste, sodass die Größenzusammensetzung berechnet und grafisch dargestellt werden kann. Meist werden Kastendiagramme, sogenannte Box-and-whisker-plots, als Darstellungsart gewählt, die die Größenverteilung der Werte als Katen abbilden. Mittelwert, Median und Quartilen, sowie Mindest- und Maximalwerte können darin ebenfalls gut verzeichnet werden (Cramer 2002, S. 26).

Grundlegend für den Variability-Size-Index ist die Verfügbarkeit einer geeigneten Standardpopulation. Nur die wenigsten pleistozänen Fundstellen bieten ein so reiches Equidenmaterial um eine solche erstellen zu können. Cramer (2002) hat für ihre Arbeit die Pferde aus dem mittelpleistozänen Mosbach mit etwa 700.000 Jahren Alter, als Standardpopulation ermittelt. Auf der Website von Vera Eisenmann hingegen wird eine VSI-Standardpopulation angeboten, die sie aus Messwerten der jungpleistozänen Fundstelle Jaurens in Frankreich errechnet hat. Diese ist mit einem Alter von ca. 30.000 Jahren vor heute viel näher an den Funden aus der Teufelslucke, weshalb diese als Standardpopulation für die Berechnungen dieser Arbeit übernommen wird. In der Theorie können alle Messwerte adulter Skelettelemente verwendet werden, jedoch rät Eisenmann davon ab Längen, Breiten und Tiefen zu vermischen (Cramer 2002, S. 26; Eisenmann Website, Variability Size Index (VSI), 3.4.2009).

### 2.2.5 | Skelettproportionen

Neben dem Größenvergleich der Skelettelemente unterschiedlicher Fundstellen, kann auch der Vergleich innerhalb des Materials einer Fossilstätte wichtige Erkenntnisse liefern. Die Proportionen im Skelett der Pferde liefern Indizien zur Lebensweise und Umwelt der Tiere. So kann beispielsweise die Robustheit der Diaphyse der Metapodien im Verhältnis zur Gesamtlänge der Metapodien analysiert werden. Dividiert man die Breite in der Mitte der Diaphyse durch die Gesamtlänge des Knochens und multipliziert das Ergebnis mit 1000 erhält man den sogenannten Robustheits-Index. Die Robustheit bei Equiden steht in jedem Fall in einem engen Verhältnis mit den Umweltbedingungen in denen die Tiere gelebt haben. Doch das Zusammenspiel von unterschiedlichen Klimafaktoren wie beispielsweise Temperatur, Niederschlag, Feuchtigkeit und Saisonalität ist zu komplex, um immer ganz eindeutige Aussagen treffen zu können. Bei mittelpleistozänen Pferden sind zwar glaziale Tiere generell eher kleiner und robuster, als die interglazialen Formen. Doch während weniger extremen Glazialen konnten die Equiden in der verhältnismäßig diversen Steppenvegetation, wieder an Körpergröße zunehmen. Auch bei den interglazialen Pferdefunden lassen sich Unterschiede in der Morphologie feststellen. Die mosaikhafte Steppenvegetation in warmen Klimaphasen mit einer starken Saisonalität und einem kontinental geprägten Klima, lässt eine Umwelt entstehen an die Pferde besonders gut angepasst sind und daher waren die Tiere in der Lage an Körpergröße zuzunehmen. In Folge entstehen große Equiden mit relativ robusten Gliedmaßen. Pferdefunde die mit einem warmen ozeanisch geprägten Klima und einer dichten Vegetation in Verbindung gebracht werden, was weniger der grasenden Lebensweise von Pferden entspricht, weisen meist Tiere mit geringerer Körpergröße und schlankeren Langknochen auf. Auch bei jungpleistozänen Pferden hat man Zusammenhänge zwischen der Robustheit und Klimafaktoren wie z.B. der Feuchtigkeit feststellen können, doch sind diese bisher noch weniger gut erforscht (vgl. Boulbes & van Asperen 2019; Cramer, 2002; van Asperen 2010; Eisenmann 1994, S. 185).

Auch das Längenverhältnis von Metacarpale III zu Metatarsalia III zeigt ein gewisses Muster. In der Linie der jungpleistozänen Pferde nahm die Länge der Metacarpalia schneller ab, als die der Metatarsalia, möglicherweise als eine Anpassung an die zunehmende Öffnung der Landschaft und eine zunehmend laufende Lebensweise. Die warmzeitlichen Pferde des Eems (MIS 5e) haben charakteristische Proportionen mit sehr langen Metacarpalia im Vergleich zu den Metatarsalia. In weniger starker Form haben auch die Pferde des MIS 3 eher lange Metacarpalia und werden mit einer Mosaiklandschaft in Verbindung gebracht. Equide aus dem MIS 2 die mit einer offenen Landschaft in Verbindung gebracht werden haben längere Metatarsalia. Sind also die Metatarsalia im Verhältnis zu den Metacarpalia besonders lang, kann das für eine offenere Landschaft sprechen. Ist der Abstand nicht so groß, die Metatarsalia also in ihrer Gesamtlänge nicht um vieles größer als die Metacarpalia, lässt sich eine eher dichtere Vegetation bzw. Mosaiklandschaft vermuten (Boulbes & van Asperen 2019, S. 15).

## 3 | Ergebnisse

### 3.1 | Widerristhöhe

Die Körpergröße caballiner Pferde ist gemeinsam mit den Zahnmerkmalen eine der wichtigsten Informationen um die Tiere einer Fundstelle systematisch und chronologisch einzuordnen. Auch wenn die aus den Skelettelementen errechnete Widerristhöhe nur als ein grober Schätzwert dient, so vermittelt sie dennoch einen groben Richtwert zur möglichen Körpergröße der Tiere. Das postcraniale Skelettmaterial aus der Teufelslücke bietet zwar äußerst viele Metapodien an, aber leider nur einen einzigen anderen Langknochen, einen Radius, dessen Gesamtlänge vermessen werden konnte. Alle anderen Langknochen waren leider zu stark fragmentiert. Ergänzt werden diese durch die Messwerte des Hengstschädels aus der Teufelslücke, vermessen von Erich Thenius 1966, der aber ebenso nur einen Einzelfund darstellt. Verwendet wurden die Multiplikationsfaktoren die von Kieselwalter 1888 entwickelt wurden, entnommen von Driesch & Boessneck (1974), die für laterale Längenmaße (LL) und Gesamtlängenmaße (GL), die in der Tabelle 3 aufgelistet werden.

Tab. 3 | Multiplikationsfaktoren der postcranialen Elemente von *Equus* aus der Teufelslücke (Pleistozän, NÖ)

Element	M-Faktor (LL)	M-Faktor (GL)
Humerus	4,868	4,634
Radius	4,317	4,111
Metacarpal	6,403	6,102
Femur	3,501	3,501
Tibia	4,361	3,947
Metatarsal	5,331	5,239
Scapula	/	4,28
Cranium	/	2,7

Für das jeweilige Skelettelement aus der Teufelslücke wurden die Mindestwerte (Min), Mittelwerte ( $\bar{X}$ ) und Maximalwerte (Max) eingetragen und mit dem entsprechenden Multiplikationsfaktor (M-Faktor) nach Driesch & Boessneck (1974) multipliziert. Die so berechnete Widerristhöhe (WR) reicht von mindestens 1,33 m zu maximal 1,53 m (Tab. 4).

Tab. 4 | Messwerte und Widerristhöhenwerte mittels Multiplikationsfaktoren der postcranialen Elemente von *Equus* aus der Teufelslucke (Pleistozän, NÖ)

Element (GL in mm)	Min	$\bar{X}$	Max	M-Faktor	WR-Min	WR- $\bar{X}$	WR-Max
Metacarpale III (n=20)	222	234	249	6,102	1354,6	1427,9	1519,4
Metatarsale III (n=19)	254	278	292	5,239	1330,7	1456,4	1529,8
Radius (n=1)	370	370	370	4,111	1521,1	1521,1	1521,1
Cranium (n=1)	565	565	565	2,7	1525,5	1525,5	1525,5

Die von Vitt (1952) erstellte Tabelle gliedert die Widerristhöhe von Hauspferden in neun Größenkategorien. Je nach Knochen listet er das zu nehmende Maß auf und ordnet die Messwerte seinen Kategorien zu (Tab. 5).

Tab. 5 | Widerristhöhen nach postcranialen Elementen von *Equus*, in Größenkategorien nach Vitt (1952)

Element	Maß (mm)	Unteres Limit	Sehr klein	Klein	Kleinerer als der Durchschnitt
Cranium	Basilar Länge	400	400-425	425-450	450-475
Humerus	Größte Länge	230	230-250	250-270	270-290
Radius	Größte Länge	270	270-290	250-270	270-290
Metacarpale	Größte Länge	175	175-190	190-205	205-220
Femur	Größte Länge	330	330-350	350-370	370-390
Tibia	Größte Länge	285	285-305	305-325	325-345
Metatarsale	Größte Länge	215	215-230	230-245	245-260
<b>Widerristhöhe (mm)</b>		<b>&lt;1120</b>	<b>1120-1200</b>	<b>1200-1280</b>	<b>1280-1360</b>
Element	Durchschnitt	Größer als der Durchschnitt	Groß	Sehr Groß	Oberes Limit
Cranium	475-500	500-525	525-550	550-575	575
Humerus	290-310	310-330	330-350	350-370	370
Radius	330-350	359-370	370-390	390-410	410
Metacarpale	220-235	235-259	250-265	265-280	380
Femur	390-410	410-430	430-450	450-470	470
Tibia	345-365	365-385	385-405	405-425	425
Metatarsale	260-275	275-290	290-305	305-320	320
<b>Widerristhöhe (mm)</b>	<b>1360-1440</b>	<b>1440-1520</b>	<b>1520-1600</b>	<b>1600-1680</b>	<b>1680</b>

Für die Teufelsluckenpferde ergibt das für die Mittelwerte eine Wiederristhöhe von 1,36m bis 1,52m (Tab. 6).

**Tab. 6 | Messwerte und Wiederristhöhenwerte anhand der Größenkategorien von Vitt (1952) der postcranialen Elemente von *Equus* aus der Teufelslucke (Pleistozän, NÖ)**

Element	Min	$\bar{X}$	Max	WR-Min	WR- $\bar{X}$	WR-Max
Metacarpale III GL (n=20)	222	234	249	1360-1440	1360-1440	1440-1520
Metatarsale III GL (n=19)	254	278	292	1280-1360	1440-1520	1520-1600
Radius GL (n=1)	370	370	370	/	1440-1520	/
Cranium BL (n=1)	520	520	520	/	1440-1520	/

Beide Methoden führen also zu sehr ähnlichen Ergebnissen und einer Wiederristhöhe von rund 1,35 bis 1,55 Metern, lässt man die absoluten Mindest- und Maximalwerte außer Acht.

### 3.2 | Metapodien und Phalangen I

Die Metapodien stellen unter den postcranialen Skeletelementen der Teufelslucke eindeutig das ergiebigste Material dar. Aufgrund der besonders hohen Anzahl und dem guten Erhaltungszustand der Metacarpale III und Metatarsale III lässt sich für beide eine zuverlässige Stichprobe entnehmen. Ebenso in einem sehr guten Erhaltungszustand und in einer ausreichenden Menge sind die Phalanges basalis vorhanden, die in die anterioren Phalangen I und posterioren Phalangen I unterschieden werden.

Um die Größe und die Proportionen dieser Knochen effektiv mit anderen Pferden vergleichen zu können wurden, vier Verhältnisdiagramme erstellt (Abb. 49, 50, 51 und 52). Als Referenzart für die dekadischen Logarithmen wurde, wie von Eisenmann vorgeschlagen, das rezente *Equus hemionus onager* gewählt. Um eine Vergleichsbasis zu schaffen wurden drei rezente caballine Pferde in die Diagramme mit aufgenommen : um den unteren Größenbereich zu markieren Ponys (*E. caballus*, pony), für den mittleren Bereich *E. przewalskii* und für das Größenmaximum Zugpferde (*E. caballus*, heavy). Als weitere fossile Pferde wurden die Tiere aus Mosbach (Frühes Mittelpleistozän, ca. 700.000 J.v.h.), Jaurens (Würm-Hochglazial, ca. 30.000 J.v.h.) und Gönnersdorf (Würm-Spätglazial, ca. 13.000 J.v.h.) für die Verhältnisdiagramme ausgewählt. Bis auf Gönnersdorf, wurde das dafür notwendige Datenmaterial der Website Vera Eisenmanns entnommen, dass sie dort freundlicherweise zu Verfügung stellt. Die Messwerte aus Gönnersdorf wurden der Arbeit von Cramer (2002) entnommen.

Aus den Datenmaterialien Eisenmanns und Cramers wurden die notwendigen Mittelwerte gebildet und anschließend wie in dem oben beschriebenen Verfahren die dekadischen Logarithmen und diese mit jenen von *E. h. onager* in Relation gesetzt. Rechts neben den Verhältnisdiagramm wurden die Skizzen des Maßstreckensystems Eisenmanns für den jeweiligen Knochen abgebildet. Die in die Analyse mit aufgenommenen Maße wurden farblich markiert.

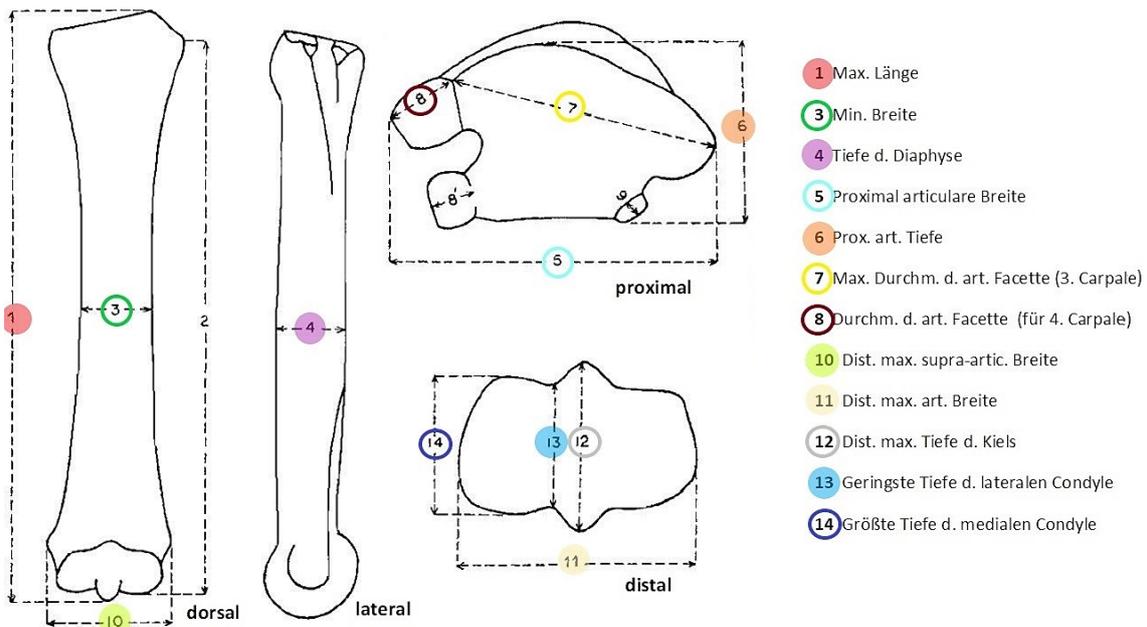
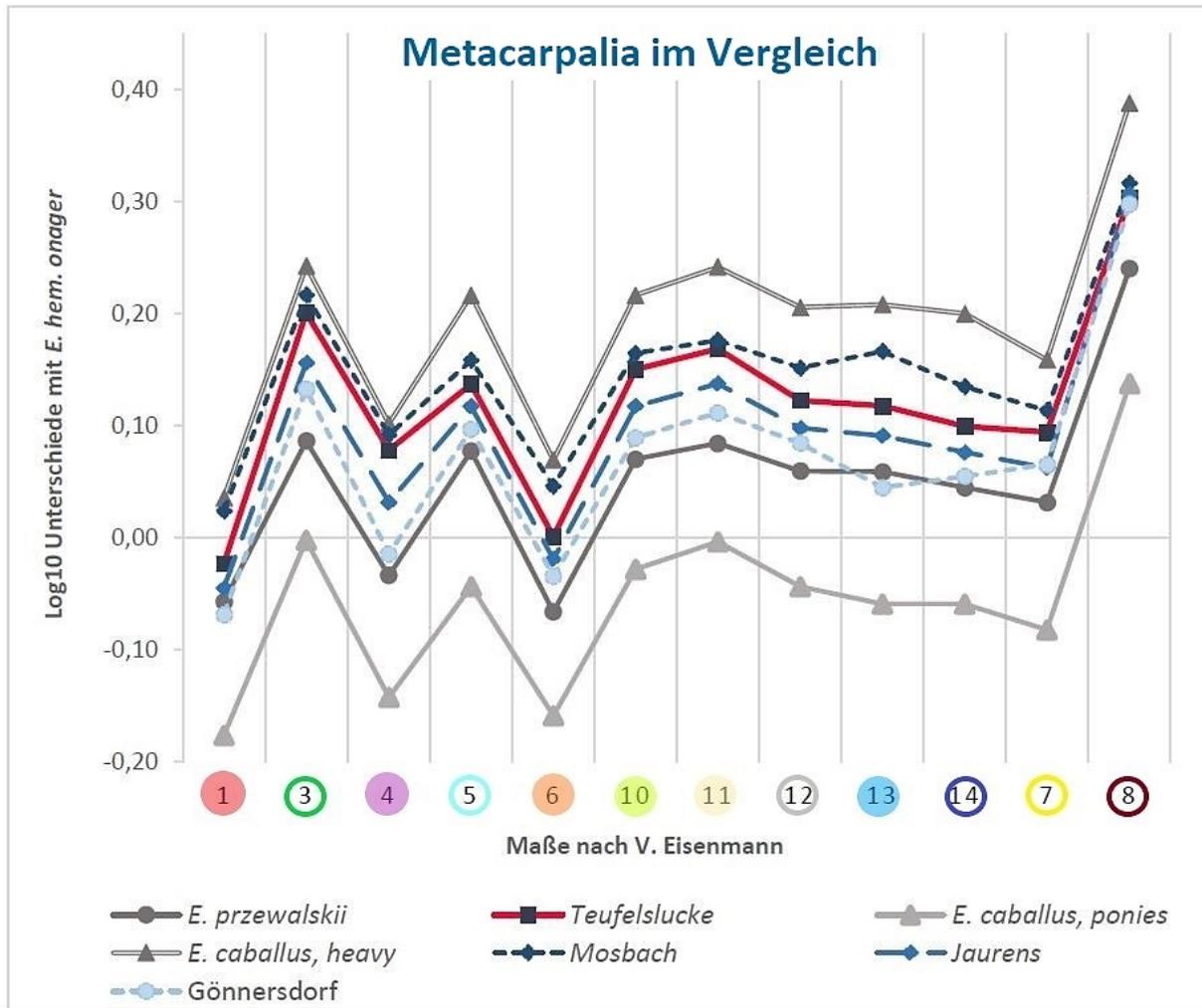


Abb. 29 + 27 | Verhältnis-Diagramm der Metacarpalia III nach dem Maßsystem von Vera Eisenmann

*E. Przewalskii* (rezent); *E. caballus, heavy* (rezent, große Zugpferde); *E. caballus, ponies* (rezent, Ponys); Teufelslucke (Mittelwürm, ca. 40.000 J.v.h.); Mosbach (Mittelpleistozän, ca. 700.000 J.v.h.); Jaurens (Würmhochglazial, ca. 30.000 J.v.h.); Gönnersdorf (Spätglazial, ca. 13.000 J.v.h.). Daten Eisenmann Website, außer Gönnersdorf (Cramer 2002) und Teufelslucke (eigene Daten)

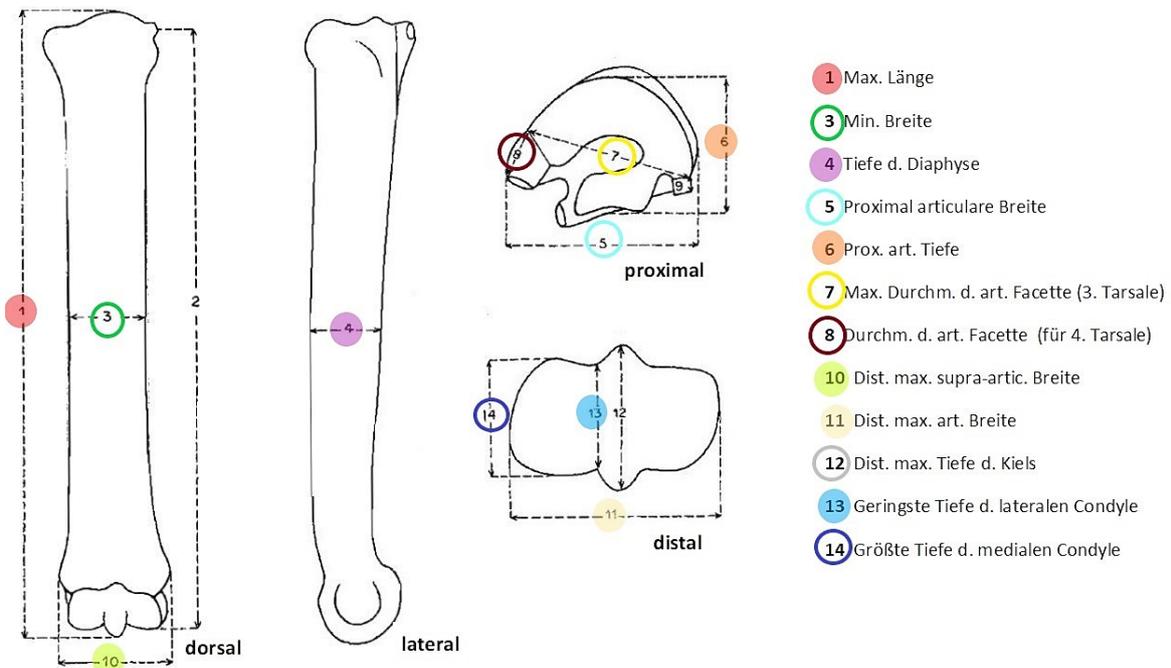
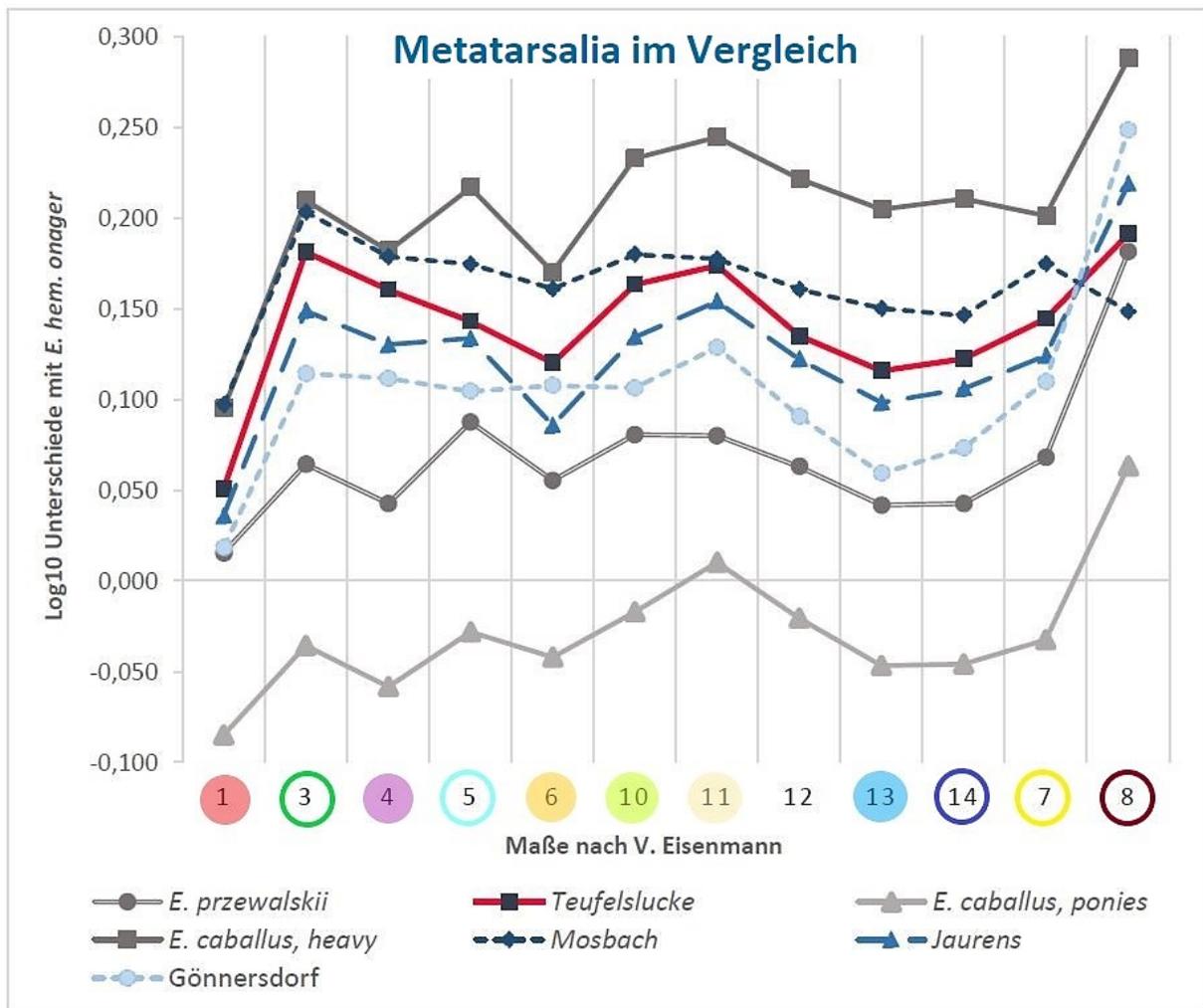


Abb. 30 + 31 | Verhältnis-Diagramm der Metatarsalia III nach dem Maßsystem von Vera Eisenmann

*E. Przewalskii* (rezent); *E. caballus, heavy* (rezent, große Zugpferde); *E. caballus, ponies* (rezent, Ponys); Teufelslucke (Mittelwürm, ca. 40.000 J.v.h.); Mosbach (Mittelpleistozän, ca. 700.000 J.v.h.); Jaurens (Würmhochglazial, ca. 30.000 J.v.h.); Gönnersdorf (Spätglazial, ca. 13.000 J.v.h.). Daten Eisenmann Website, außer Gönnersdorf (Cramer 2002) und Teufelslucke (eigene Daten)

### 3.2.1 | Metacarpalia III

Vergleicht man im Verhältnisdiagramm (Abb. 29) die Messwerte der Pferde aus der Teufelslucke mit den Messwerten der rezenten Pferde, so liegt die Linie der Equiden aus Niederösterreich um vieles höher als jene der Ponys und auch deutlich höher als die der Przewalskipferde. Die Linie der Zugpferde liegt am höchsten.

Auch alle anderen fossilen Equiden-Graphen, also Mosbach, Jaurens und Gönnersdorf, liegen über dem des Przewalskipferds und unter dem der Zugpferde. Mit Ausnahme des 1er (Maximale Länge) und 13er-Wertes (Geringste Tiefe der medialen Condyle) des Materials aus Gönnersdorf, die ein wenig kleiner sind als beim Przewalskipferd. Mosbach hat unter den pleistozänen Pferden die größten Werte, gefolgt von der Teufelslucke und darunter Jaurens. Die kleinsten Werte hat Gönnersdorf.

Die Linien der fossilen Tiere verlaufen alle relativ parallel, jedoch auffallend parallel und nahe beisammen sind die Graphen der Teufelslucke und dem französischen Jaurens.

### 3.2.2 | Metatarsalia III

Sehr ähnlich zu den Metacarpalia liegen auch in diesem Diagramm (Abb. 30) die Graphen der pleistozänen Pferde zum allergrößten Teil zwischen dem der Zugpferde, der den höchsten Graphen bildet und dem Graphen des Przewalskipferdes. Die Werte 1 (Max. Länge), 3 (Minimale Breite) und 4 (Tiefe der Diaphyse) der Mosbach-Equiden decken sich beinahe mit den entsprechenden Werten der Zugpferde und liegen nur knapp darüber. Der Wert 1 (Max. Länge) aus Gönnersdorf hingegen liegt nur mehr minimal über dem des Przewalskipferds.

Für den Großteil der Werte gilt, wie schon bei den Metacarpalia, dass Mosbach die größten Werte der quartären Equiden hat, wieder gefolgt von der Teufelslucke und anschließend Jaurens mit niedrigeren Zahlen. Die kleinsten Werte hat meistens Gönnersdorf. Doch sind bei den Metatarsalia zwei Abweichungen in dieser Größenreihenfolge zu verzeichnen. Zum einen dreht sich für den Messwert 8 (Durchmesser der articularen Facette für das 4. Carpale) die Reihenfolge um, Gönnersdorf zeigt hier den höchsten Wert, abgesehen von den Zugpferden, danach folgt Jaurens, anschließend die Teufelslucke, dazwischen das rezente Przewalskipferd und zum Schluss Mosbach mit der niedrigsten Zahl, außer den Ponys. Die zweite Abweichung stellt die 6. Maßstrecke (proximal articulare Tiefe) Gönnersdorfs dar, die über Jaurens und unter der Teufelslucke liegt.

Die Linien Jaurens und der Teufelslucke verlaufen wieder sehr nahe und parallel, abgesehen von Wert 5 (proximale articulare Breite) dessen Abstand geringer ist als bei den anderen Werten und wie oben erwähnt Wert 8 (Durchmesser der articularen Facette für das 4. Carpale) der bei Jaurens sogar höher liegt.

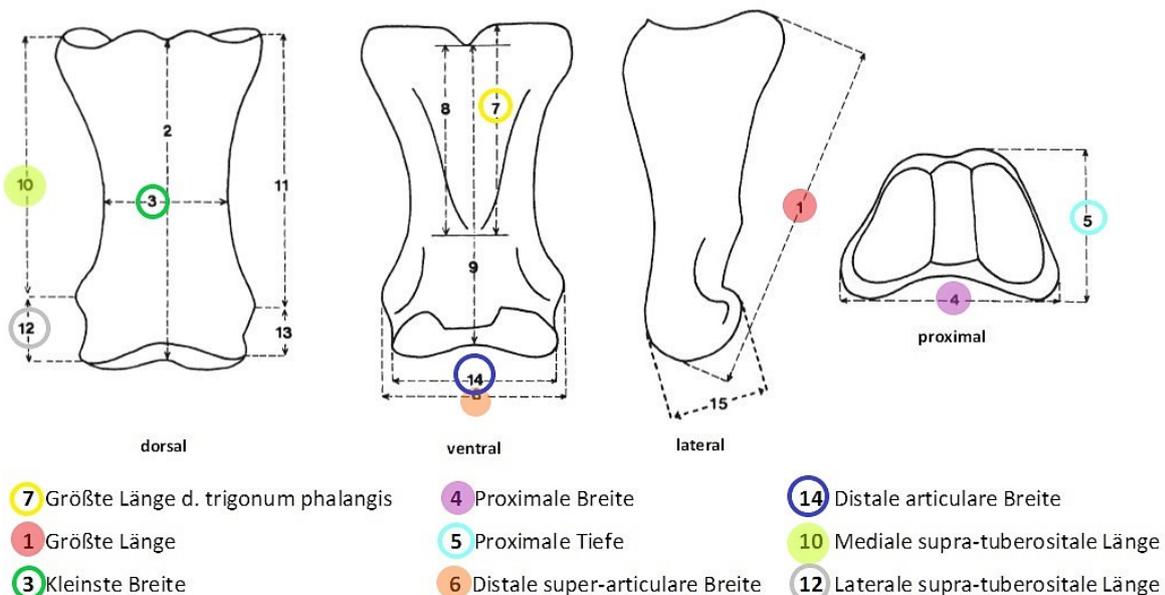
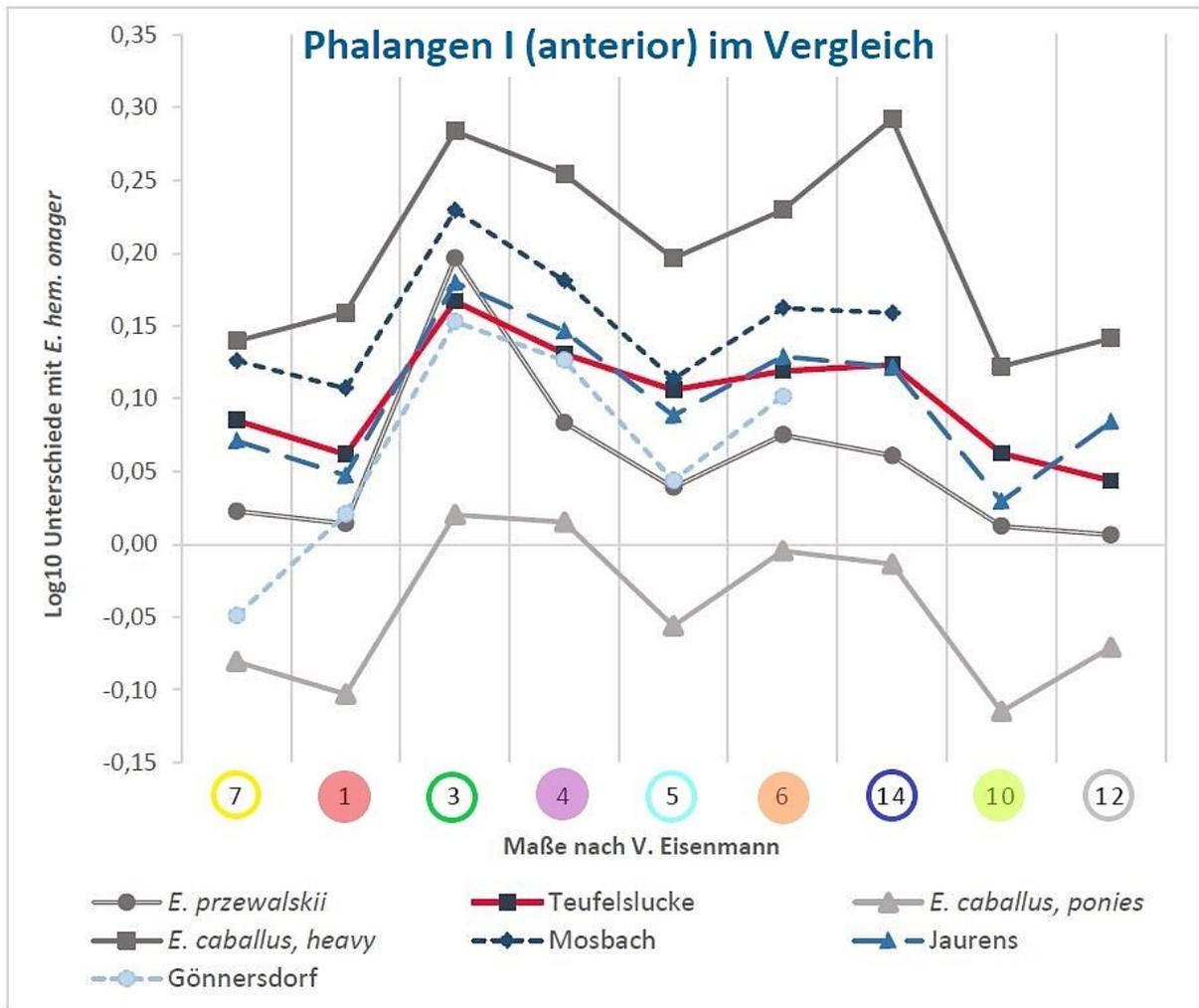


Abb. 32 + 33 | Verhältnis-Diagramm der Phalangen I (anterior) nach dem Maßsystem von Eisenmann

*E. Przewalskii* (rezent); *E. caballus, heavy* (rezent, große Zuggpferde); *E. caballus, ponies* (rezent, Ponys); Teufelslucke (Mittelwürm, ca. 40.000 J.v.h.); Mosbach (Mittelpleistozän, ca. 700.000 J.v.h.); Jaurens (Würmhochglazial, ca. 30.000 J.v.h.); Gönnersdorf (Spätglazial, ca. 13.000 J.v.h.). Daten Eisenmann Website, außer Gönnersdorf (Cramer 2002) und Teufelslucke (eigene Daten)

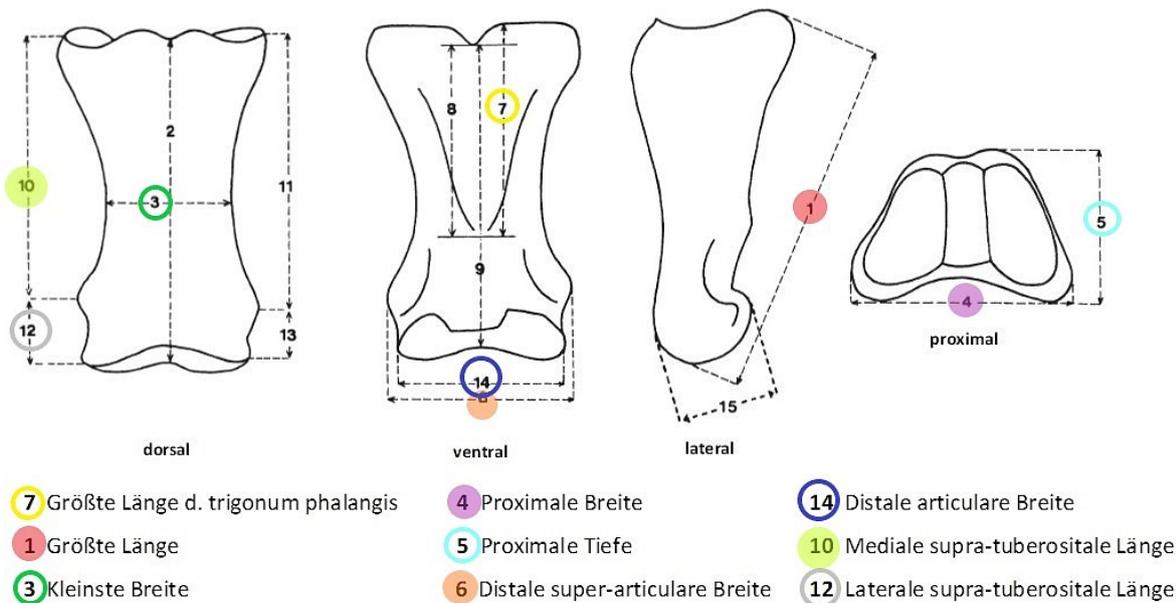
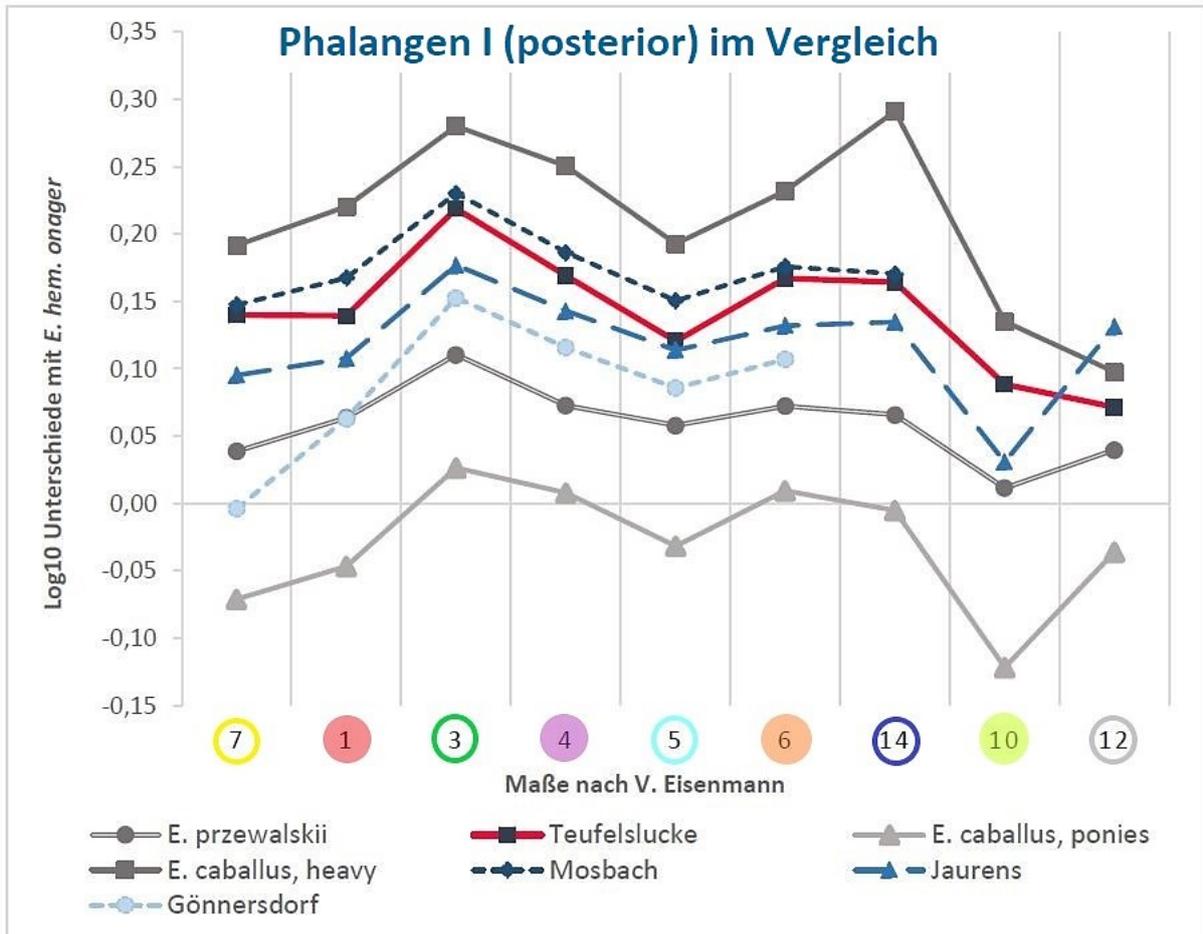


Abb. 34 + 33 | Verhältnis-Diagramm der Phalangen I (posterior) nach dem Maßsystem von Eisenmann

*E. przewalskii* (rezent); *E. caballus*, heavy (rezent, große Zugpferde); *E. caballus*, ponies (rezent, Ponys); Teufelslucke (Mittelwürm, ca. 40.000 J.v.h.); Mosbach (Mittelpleistozän, ca. 700.000 J.v.h.); Jaurens (Würmhochglazial, ca. 30.000 J.v.h.); Gönnersdorf (Spätglazial, ca. 13.000 J.v.h.). Daten Eisenmann Website, außer Gönnersdorf (Cramer 2002) und Teufelslucke (eigene Daten)

### 3.2.3 | Phalanges I anterior

Auch in diesem Verhältnisdiagramm der anterioren Phalangen I (Abb. 32) bildet der Graph der Ponys durchgehend die niedrigste Linie und der Graph der Zugpferde immer die höchste. Nach den Zugpferden bilden die Mosbachpferde bei allen Messwerten die zweithöchste Linie, allerdings gibt es zu dieser Fundstelle die Messwerte 10 (mediale supra-tuberositale Länge) und 12 (laterale supra-tuberositale Länge) nicht.

Mosbach, Jaurens und Gönnersdorf verlaufen weitestgehend parallel. Mosbach liegt dabei über Jaurens und Gönnersdorf unter Jaurens. Doch auch bei Gönnersdorf konnten keine Werte für 10, 12 und 14 (distale articulare Breite) in das Diagramm aufgenommen werden. Das Przewalskipferd hat fast immer kleinere Werte als die fossilen Pferde, außer bei der dritten Maßstrecke (kleinste Breite), deren Wert unter Mosbach, aber über Jaurens, der Teufelslucke und Gönnersdorf liegt. Auch hat es einen höheren Wert 7 (größte Länge des Trigonum Phalangis) und nur wenig kleinere Werte 1 (größte Länge) und 5 (proximale Tiefe). Der Teufelslucken-Graph ist immer sehr nahe an der Linie Jaurens, doch kreuzen sich die beiden Linien und verlaufen daher auch weniger parallel. Größere Zahlen als Jaurens weist die Teufelslucke für die Werte 7, 1, 5 und 10 auf. Die distale articulare Breite (Wert 14) ist nahezu gleich. Jedoch hat Jaurens höhere Werte 3 (kleinste Breite), 4 (proximale Breite), 6 (distale super-articulare Breite) und 12.

### 3.2.4 | Phalanges I posterior

Erneut zieht sich die Linie der Zugpferde über allen anderen Graphen durch das Diagramm (Abb. 34) und jene der Ponys verläuft ganz unten, mit der einzigen Ausnahme, dass Jaurens die höchste laterale supra-tuberositale Länge (Maß 12) aufweist und damit bei diesem Wert über den Zugpferden liegt. Der Graph der Przewalskipferdes liegt an zweitniedrigster Stelle über den Ponys. Lediglich Gönnersdorf hat einen kleinere Maßstrecke 7 (größte Länge des trigonum phalangis) und eine beinahe idente Größte Länge (Wert 1). Bis auf diese Ausnahmen von Gönnersdorf und den erwähnten höchsten Wert 12 von Jaurens, verlaufen alle fossilen Pferdlinien zwischen den Zugpferden und den Przewalskipferden. Abgesehen von denselben Ausnahmen, ist dabei Mosbach durchgehend an der höchsten Position, darunter verläuft der Graph der Teufelslucke, noch niedriger ist die Linie Jaurens und an unterster Stelle Gönnersdorf. Allerdings muss erwähnt werden, dass erneut keine Werte 10 (mediale supra-tuberositale Länge) und 12 für die großen Hauspferde, sowie 14 (distale articulare Breite), 10 und 12 der Tiere aus Gönnersdorf ins Diagramm eingetragen werden konnten. Die Graphen der fossilen Pferde sind nahe beisammen und verlaufen ähnlich, aber nur stellenweise fast parallel. Als parallel sind am ehesten noch die Mosbach- und Jaurenslinien, jedoch ist die Mosbachlinie kürzer aufgrund der fehlenden Werte. Dazwischen verläuft der Graph der Teufelslucke auch noch relativ ähnlich, aber mit einigen kleineren Abweichungen.

### 3.3 | Variability Size Index

Für die Berechnung des Variability Size Index' wurde aus dem Datenmaterial der französischen Fundstelle Jaurens die Standardpopulation gebildet. Eine Alternative mit einem ähnlich ausgiebigen Datenmaterial wäre Mosbach gewesen, die beispielsweise von Cramer (2002) für ihre VSI-Berechnungen als Standardpopulation gewählt wurde. Da aber die Funde aus Jaurens (Ende MIS 3) mit einem ungefähren Alter von 30.000 Jahren vor heute deutlich näher am rund 40.000 Jahre alten Material aus der Teufelslucke (MIS 3) sind, als die ca. 700.000 (ca. MIS 17) Jahre alten Pferdefossilien aus Mosbach, fiel die Wahl auf die französische Fundstätte.

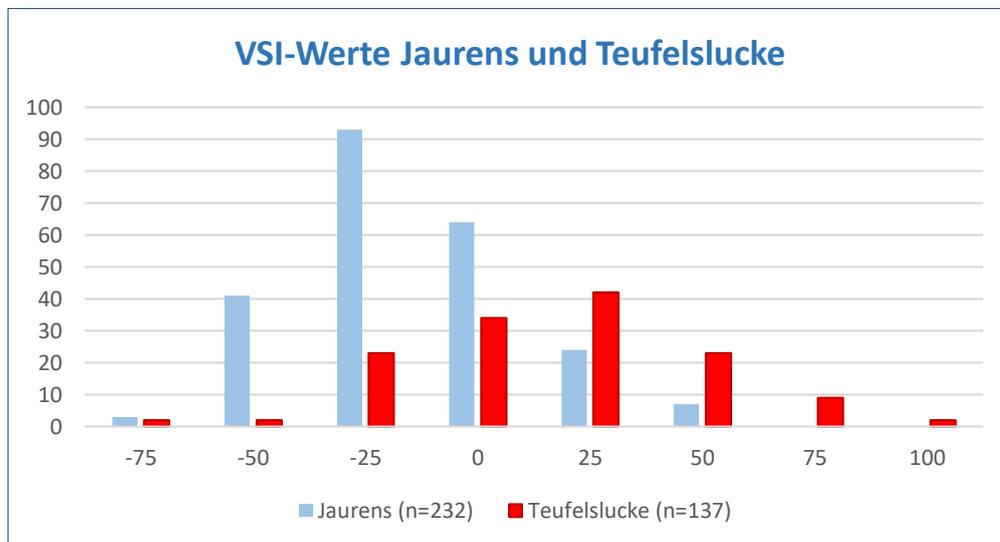
Vera Eisenmann stellt auf ihrer Website eine Excel-Datei des Jaurens-VSI zur Verfügung. Dieses Histogramm basiert auf der distalen artikularen Metapodien Breite (Maße MC 5 oder MC 11 und MT 5 oder MT 11), der distalen Breite der Tali (Maß Astr 5), der maximalen Länge der anterioren und posterioren ersten Phalangen (PhIA 1 und PhIP 1), der minimalen Breite der anterioren und posterioren zweiten Phalangen (PhIIAP 3) und der artikularen Breite der anterioren und posterioren dritten Phalangen (PhIIA 5 und PhIIIP 5). Laut Eisenmann entstand diese Auswahl aus der Zusammensetzung des Jaurens-Materials und dem Wunsch immer nur einen Messwert pro Knochen zu verwenden. Dem Jaurens Histogramm Eisenmanns können alle Mittelwerte, Standardabweichungen, Messwerte und die daraus errechneten Size Index Werte dieser Maßstrecken entnommen werden (vgl. Eisenmann-Website, Variability Size Index). Daher wurden bei allen Fundstellen, die zum Vergleich mit Jaurens ausgewählt worden sind, ebenfalls diese Maßstrecken übernommen und so viele passende Messwerte wie vorhanden waren zur Berechnung verwendet. Im Falle der zu untersuchenden Teufelslucke waren für all diese Skelettelemente ausreichend viele Messwerte vorhanden. Es wurde nur auf die Werte der dritten Phalangen verzichtet, da diese aufgrund ihres Erhaltungszustandes nicht in anterior und posterior unterschieden werden konnten.

Wie bereits in der Methodik beschrieben wird für die Berechnung der Size Index Werte der Probe für jeden Messwert der dazugehörige Mittelwert und die Standardabweichung der Standardpopulation benötigt. Diese sind dem Histogramm Eisenmanns zu entnehmen. Wieviele Messwerte der Teufelslucke den passenden Maßstrecken zugeteilt werden konnten, ist der Tabelle 7 zu entnehmen.

**Tab. 7 | Anzahl der zur Bildung der SI-Werte herangezogenen Messwerte von *Equus* aus der Teufelslucke (Pleistozän, NÖ)**

Maßstrecke	MC 5	MC 11	Astr 5	MT 5	MT 11	PhIA 1	PhIP 1	PhIIAP 3
<b>n (Jaurens)</b>	26	25	19	18	17	26	20	45
<b>x (Jaurens)</b>	52,30	51,62	55,13	54,27	53,69	85,81	83,04	49,25
<b>s (Jaurens)</b>	2,84	2,40	2,43	2,87	1,56	2,30	2,40	1,86
<b>Teufelslucke n</b>	19	17	23	19	17	13	13	16

Für die Teufelslucke konnten so insgesamt 137 SI-Werte zur Erstellung eines VSI berechnet werden. Je nachdem ob sie im Verhältnis zur Standardpopulation kleiner oder größer sind, erhalten diese Werte negative oder positive Vorzeichen und werden höher oder niedriger entsprechend wie sehr sie von der Standardpopulation abweichen (Abb. 36).



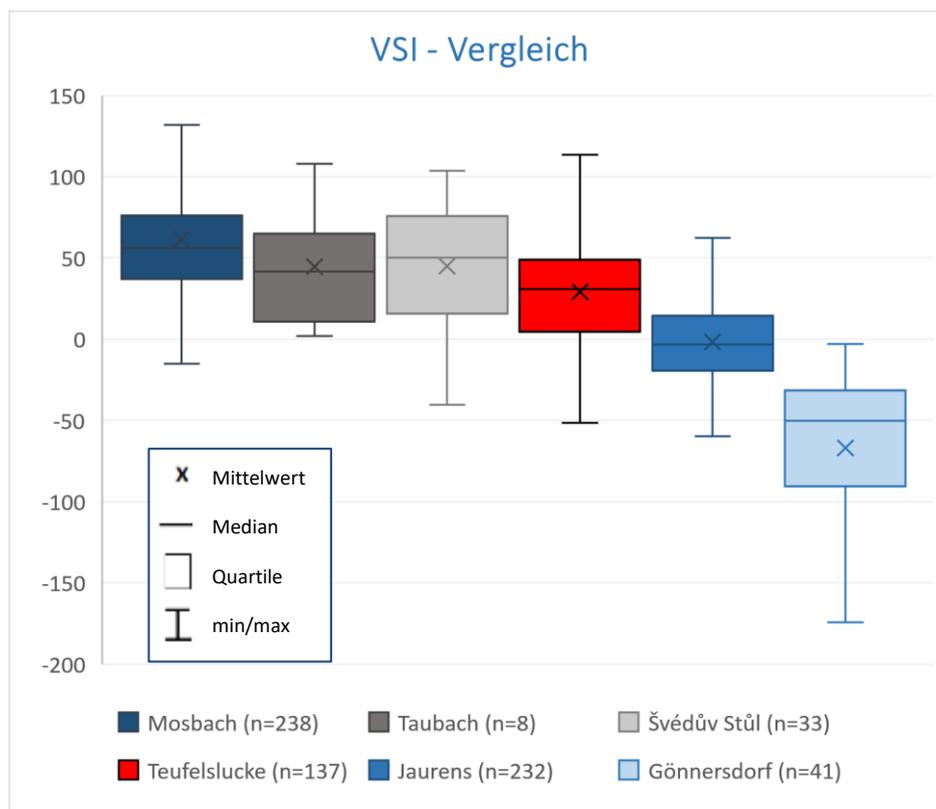
**Abb. 35** | Vergleich der SI-Werte der Standardpopulation (Jaurens) und der SI-Werte der Teufelslucke, in Größenkategorien aufgeteilt

Im selben Verfahren wurden die Size-Index-Werte für die Fundstellen Mosbach (Frühes Mittelpleistozän, ca. 700.000 J.v.h.), Taubach (Eem-Interglazial, ca. 120.000 J.v.h.), Švédův Stůl (Jungpleistozän, keine absolute Datierung vorhanden) und Gönnersdorf (Würm-Spätglazial, ca. 13.000 J.v.h.) erstellt, um sie mit der Standardpopulation Jaurens (Würm-Hochglazial, ca. 30.000 J.v.h.) und der Teufelslucke (Mittelwürm, ca. 40.000 Jahre) in einen Vergleich zu setzen. Speziell für die Fundstelle Mosbach, aber auch Gönnersdorf und Švédův Stůl standen viele Messwerte zur Verfügung, die im Falle Mosbachs der Website Eisenmanns und im Falle Gönnersdorf aus der Arbeit Cramers (2002) entnommen wurden. Die Messwerte der tschechischen Höhle Švédův Stůl sind den Tabellen Rudolf Musils (1961) entnommen worden. Die Daten zu Taubach stammen aus derselben Arbeit Cramers, jedoch waren hier nur sehr wenige Werte vorhanden, deren Anzahl deutlich unter Mosbach, Jaurens und der Teufelslucke liegt. In Summe können also Mosbach, Teufelslucke, und Jaurens als große Stichproben, Švédův Stůl und Gönnersdorf als mittelgroße Stichproben und Taubach als eine kleine Stichprobe bezeichnet werden (Cramer 2002; Eisenmann-Website; Musil 1961)

Für Švédův Stůl liegt noch keine absolute Datierung vor. Die fossilen Pferdereste deren Werte hier verwendet wurden, stammen aus einer Sedimentschicht die Musil als „Braune Erden“ bezeichnet. Nach der Faunengesellschaft dieser Schicht schließt Musil auf eine warme Klimaphase, weshalb diese

Schicht entweder dem letzten Interglazial (Eem-Warmzeit) oder dem letzten Interstadial (Mittelwärm-Interstadial) zuzuschreiben ist, wobei er eher zu letzterem tendiert (vgl. Musil 1961, S. 214-218).

Die chronologische Reihenfolge der Fundstätten wäre demnach das früh-mittelpleistozäne Mosbach, gefolgt vom früh-jungpleistozänen Taubach (Interglazial), danach das jungpleistozäne Švédův Stůl (entweder Interglazial oder Interstadial), dann die Teufelslucke (Mittelwärm-Interstadial), anschließend Jaurens (Würm-Hochglazial) und zum Schluss Gönnersdorf (Würm-Spätglazial). Die Verteilung der gesamten VSI-Werte aus allen Fundstellen wurde in Form eines Kastendiagramms (Abb. 36) dargestellt.



**Abb. 36 | Vergleich der VSI der Fundstellen Mosbach, Taubach, Švédův Stůl, Teufelslucke, Jaurens (Standardpopulation) und Gönnersdorf**

Da es als Standardpopulation gewählt wurde liegt der Box-Plot Jaurens sehr nahe an der 0-Linie (Abb. 36). Gönnersdorf liefert eindeutig die kleinsten VSI-Werte und dessen Box-Plot befindet sich daher auch an der niedrigsten Position. Es hat den kleinsten Mittelwert, Maximalwert und auch Minimalwert der auffallend weit unten eingezeichnet ist. Jaurens ist bei jedem der eben genannten Werte die zweitkleinste Fundstelle. Alle anderen Stichproben lassen Box-Plots entstehen die höher als die Standardpopulation liegen. An der höchsten Stelle befindet sich Mosbach, mit dem größten Maximalwert und dem größten Mittelwert. Geht man weiterhin von den Mittelwerten aus, folgen Taubach und Švédův Stůl mit den zweitgrößten Mittelwerten, die fast gleich hoch sind und etwas weiter unten ist dieser

Wert für die Teufelslucke verzeichnet. Beim Maximalwert liegen die Pferde aus der Teufelslucke nur hinter Mosbach. Taubach hat einen nur minimal kleineren Maximalwert als Švédův Stůl. Den größten Minimalwert hat Taubach, darunter liegt der Mosbachs, danach Švédův Stůl und zum Schluss die Teufelslucke. Die obere Quartile-Linie ist bei Mosbach und Švédův Stůl annähernd gleich hoch, jedoch ist die untere Quartile-Linie bei Švédův Stůl an deutlich niedrigerer Stelle.

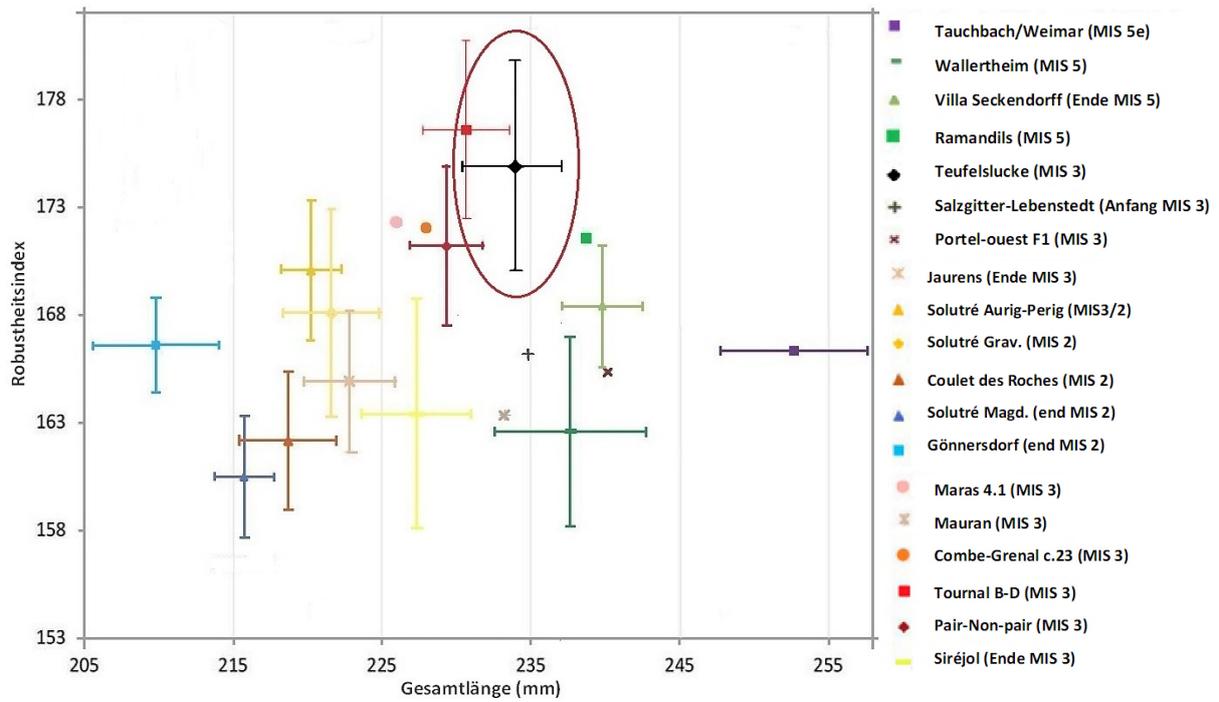
### 3.4 | Robustheit

Um den Robustheitsindex der Metacarpalia III aus der Teufelslucke zu ermitteln, wurde für jedes Metacarpale die Diaphysenbreite durch die Gesamtlänge dividiert und dieses Ergebnis dann mit 1000 multipliziert. Von diesen RI-Werten konnte anschließend der Mittelwert und die Standardabweichung gebildet werden. Für die Messwerte der Gesamtlänge wurden ebenfalls Mittelwert und Standardabweichung berechnet. Um den Standardfehler des Robustheitsindex und der Gesamtlänge abzuleiten, wurden die jeweilige Standardabweichung durch die Wurzel aus der Stichprobengröße dividiert. Für Konfidenzintervall-Grenzen mit einem Vertrauensbereich von 95% muss anschließend dieser Standardfehler mit 1,96 multipliziert werden und danach für die untere Konfidenzintervall-Grenze vom Mittelwert subtrahiert, bzw. für die obere Grenze mit dem Mittelwert addiert werden (Tab. 8).

**Tab. 8 | Statistische Werte des RI-Indexes und der Gesamtlänge der Metacarpalia III von *Equus* aus der Teufelslucke (Pleistozän, NÖ)**

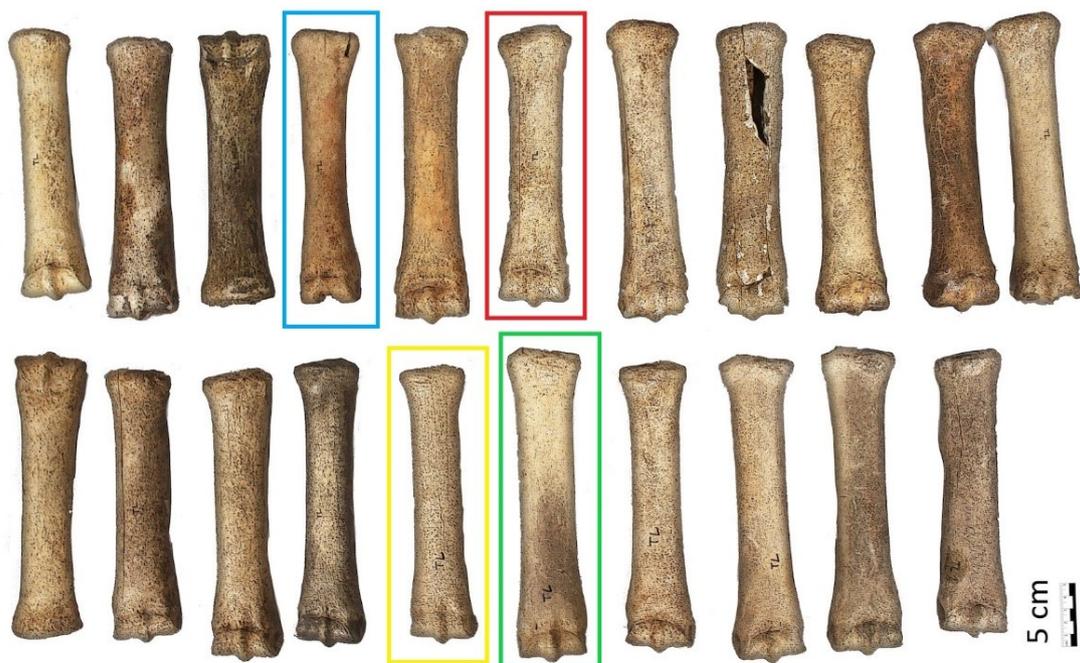
Metacarpalia III	RI-Index	Gesamtlänge
Stichprobengröße	19	19
Mittelwert	175,198	233,985
Standardabweichung	10,272	7,832
Standardfehler	2,357	1,797
Obere KF-Grenze	179,817	237,507
Untere KF-Grenze	170,579	230,464

Die Metacarpalia der Teufelslucke (Abb. 38) wurden anschließend in den bereits bestehenden Vergleich der Robustheit im Verhältnis zur Gesamtlänge der Metacarpalia III von Boulbes & van Asperen (2019) aufgenommen. In diesem Diagramm werden Fundstellen mit einem Alter von 123.000-71.000 Jahren vor heute (MIS 5), über rund 57.000-29.000 Jahre vor heute (MIS 3) bis hin zu ca. 29.000 -14.000 Jahren vor heute (MIS 2) in Relation gesetzt (Abb. 37). Zu den älteren Fundstellen aus MIS 5 zählen Taubach/Weimar, Wallerthiem, Ramandils und Villa Seckendorf. Für das MIS 3 die Teufelslucke, Salzgitter-Lebenstedt, Portel-ouest F1, Maras 4.1, Mauran, Combe-Grenal c.23, Tournal B-D, Pair-Non-pair, Siréjol, Jaurens und Solutré (Aurig-Perig.). Die jüngsten Fundstätten aus dem MIS 2 sind Solutré (Grav.), Coulet des Roches, Solutré (Magd.) und Gönnersdorf.



**Abb. 37 | RI-Index im Verhältnis zur Gesamtlänge der Metacarpalia III, mehrerer Fundstellen im Vergleich**

Das Diagramm zeigt die bivariate Analyse des Robustheitsindex im Verhältnis zur Gesamtlänge des Metacarpal III aus mehreren Fundstellen. Eingetragen sind die Konfidenzintervalle (95%) für Fundorte mit mehr als 5 Proben. (Verändert nach Boulbes & van Asperen 2019; Daten der Teufelslucke eingetragen und markiert)



**Abb. 38 | Metacarpalia III von *Equus* aus der Teufelslucke (Pleistozän, NÖ)**

Die Teufelslucken-Stichprobe der Metacarpalia. Rot: Größter RI; Blau: Kleinster RI; Grün: Größte GL; Gelb: Kleinste GL (Eigenes Foto bearbeitet)

### 3.4.1 | Robustheitsindex

Im Diagramm Robustheitsindex im Verhältnis zur Gesamtlänge der Metacarpalia III (Abb. 37) ist links außen Gönnersdorf mit der kleinsten Gesamtlänge und rechts außen Taubach mit der größten Gesamtlänge verzeichnet. Jedoch haben beiden einen fast gleich hohen Robustheitsindex der im mittleren Bereich liegt. Den niedrigsten Robustheitsindex haben die Pferde aus Solutré (Magd.) und den höchsten die Equiden aus Tournal B-D.

Große Gesamtlängen der Metacarpalia weisen außer Taubach noch die anderen MIS 5 Fundstellen Villa Seckendorf, Wallertheim und Ramandils, sowie die MIS 3 Fundstelle Portel-ouest F1 auf. Davon hat Wallertheim den kleinsten Robustheitsindex und Ramandils den höchsten. Der Robustheitsindex Wallertheims ist im Vergleich mit den restlichen Fundstellen etwas kleiner, Ramandils liegt allgemein im oberen Mittelbereich, Villa Seckendorf und Portel-ouest F1 sind noch näher der Mitte.

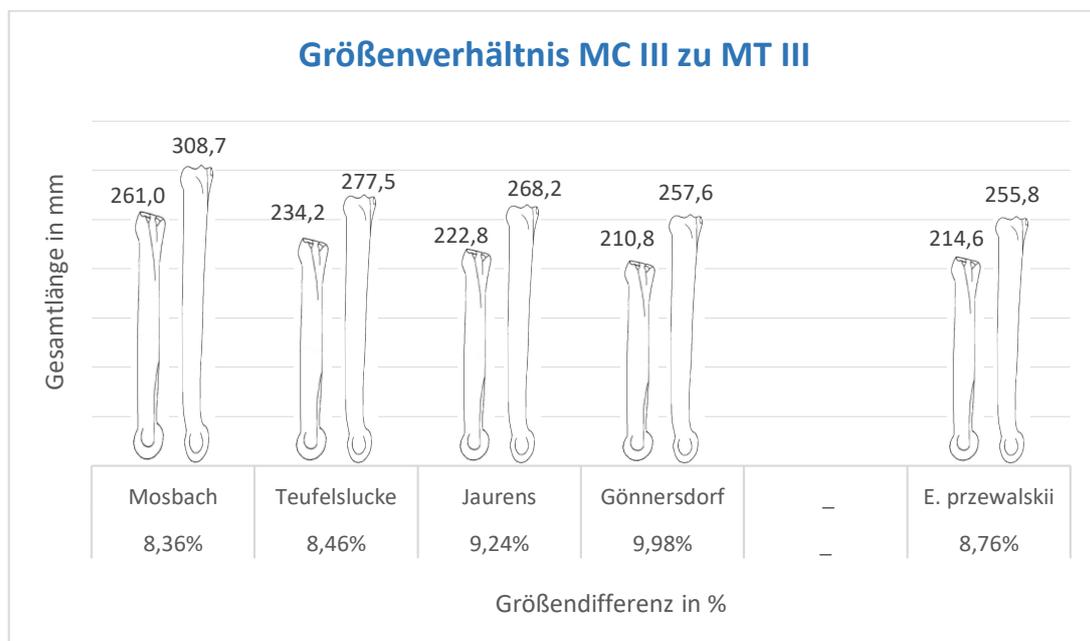
Kleine Metacarpalia-Gesamtlängen besitzen neben Gönnersdorf auch die restlichen Pferde aus MIS 2 Solutré (Grav.), Coulet des Roches, Solutré (Magd.) und Gönnersdorf, als auch Jaurens (Ende MIS 3) und Solutré (Aurig-Perig.) (MIS3/2). Nach Solutré (Magd.) hat Coulet des Roches den zweitniedrigsten Robustheitsindex. Die restlichen Pferde mit kleinen Metacarpalia haben einen mittleren Robustheitsindex.

Equidae mit mittelgroßen Werten für die Gesamtlänge der Metacarpalia stammen alle aus dem MIS 3 und sind wie folgt die Teufelslucke, Salzgitter-Lebenstedt, Maras 4.1, Mauran, Combe-Grenal c.23, Tournal B-D, Pair-Non-pair und Siréjol. Die Teufelsluckenpferde haben einen sehr hohen Robustheitsindex und sind nur knapp unter Tournal B-D. Vergleichsweise kleine Indizes sind für Siréjol und Mauran verzeichnet. Mittlere Werte liefern die Pferde aus Maras 4.1, Combe-Grenal c.23, Pair-Non-pair und Salzgitter-Lebenstedt.

Die Fundstellen gruppieren sich also grob in MIS 2 Pferde mit kleinen Metacarpalia-Gesamtlängen, MIS 3 Pferde mit mittelgroßen Metacarpalia und große Gesamtlänge für die Metacarpalia der MIS 5 Equidae. Innerhalb dieser drei Gruppen variiert der Robustheitsindex recht stark, doch lässt sich auch hier ein gewisser Trend beobachten. Die MIS 2 Pferde haben kleine bis mittlere Robustheitsindizes, die MIS 3 Fundstellen haben mittlere bis hohe Werte für den Robustheitsindex und die MIS 5 Equidae liegen alle im mittleren Bereich.

### 3.5 | Größenverhältnis der Metapodien

Um das Größenverhältnis zwischen den Metacarpalia III und den Metatarsalia III untersuchen zu können wurden, wie auch oben bei den Verhältnisdiagrammen, die Przewalskipferde als rezente Referenzart und für die weiteren fossilen Pferde neben der Teufelslucke (ca. 40.000 J.v.h.), die Tiere aus Mosbach (Frühes Mittelpleistozän, ca. 700.000 J.v.h.), Jaurens (Würm-Hochglazial, ca. 30.000 J.v.h.) und Gönnersdorf (Würm-Spätglazial, ca. 13.000 J.v.h.) gewählt. Neben dem eigenen Datenmaterial, stammen auch für diesen Vergleich die Messwerte wieder der Website Eisenmanns und der Arbeit Cramers (2002). Für alle Fundstellen wurde der Mittelwert der Gesamtlänge für die Metacarpalia und die Metatarsalia gebildet. In einem Balkendiagramm (Abb. 39) werden diese Mittelwerte miteinander verglichen.



**Abb. 39 | Größenverhältnis der Metacarpalia III zu den Metatarsalia III, pleistozäne Fundstellen im Vergleich**

Werte der Metacarpalia jeweils links, die der Metatarsalia rechts, darunter der prozentuelle Größenunterschied. *E. przewalskii* als rezentes Beispiel. (Grafik selbst erstellt)

Wie der Abbildung 39 zu entnehmen ist, haben die Pferde aus Mosbach die größten Metapodien. Die Equiden aus der Teufelslucke liegen hier an zweiter Stelle, gefolgt von den Jaurens-Pferden und an letzter Stelle kommen die Tiere aus Gönnersdorf, mit den kleinsten Metapodien. Diese Reihenfolge dreht sich um betrachtet man den prozentuellen Größenunterschied der kleineren Metacarpalia zu den größeren Metatarsalia. Dieser Abstand ist am größten bei Gönnersdorf, daran schließt Jaurens und danach die Teufelslucke an und die Metapodien Mosbachs haben den kleinsten Größenunterschied.

Die rezenten Przewalskipferde haben die kleinsten Metatarsalia und auch nur die Metacarpalia aus Gönnersdorf haben niedrigere Werte. Die Größendifferenz der Metapodien liegt zwischen dem der Teufelslucke, der etwas kleiner ist und dem Jaurens der etwas größer ist.

### 3.6 | Mögliche *E. h. hydruntinus* Elemente

Um den auffällig kleinen Phalanx basalis posterior und das Metatarsale III unter den Fundstücken aus der Teufelslucke den caballinen oder stenoriden Pferden zuordnen zu können wurde für beide Skelettelemente ein Verhältnisdiagramm erstellt (siehe Abb. 40 und 41). Prinzipiell möglich wäre eine Einordnung zu *E. h. hydruntinus* oder zu einem juvenilen bzw. subadulten caballinen Pferd.

Als Referenzart für die dekadischen Logarithmen wurde wie schon zuvor, das von Eisenmann vorgeschlagene rezente *Equus hemionus onager* gewählt. Da es sich bei *E. h. onager* und *E. h. hydruntinus* um dieselbe Art handelt (Nagel et al. 2018) und sich die beiden lediglich auf Subspezies-Niveau unterscheiden, sind Werte von *E. h. hydruntinus* sehr nahe der 0-Linie.

Als Vergleichsbasis für caballine Formen wurden das rezente *E. przewalskii* und Ponys (*E. caballus*, pony), sowie die adulten caballinen fossilen Pferde aus der Teufelslucke in die Diagramme aufgenommen. Für die stenoriden Vergleichsformen wurde der rezente *E. asinus* und das fossile *E. h. hydruntinus* eingetragen.

Zusätzlich zu den eigenen Messwerten, konnte das dafür notwendige Datenmaterial erneut den Wertetabellen Vera Eisenmanns, zu Verfügung gestellt auf ihrer Website, entnommen werden. Im Falle der Vergleichsarten wurde aus den einzelnen Messwerten wieder die Mittelwerte errechnet und die dekadischen Logarithmen mit jenen von *E. h. onager* in Relation gebracht.

Rechts neben den Verhältnisdiagrammen sind nochmals die Skizzen des Maßstreckensystems Eisenmanns mit den farblichen Markierungen für den jeweiligen Knochen abgebildet.

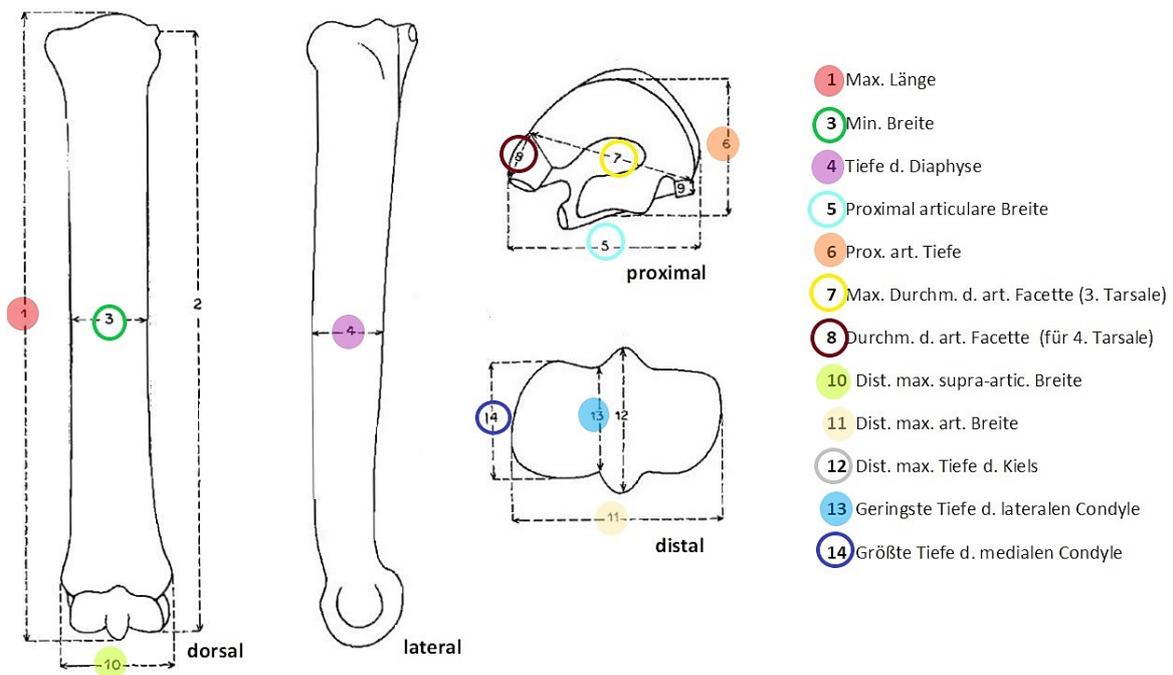
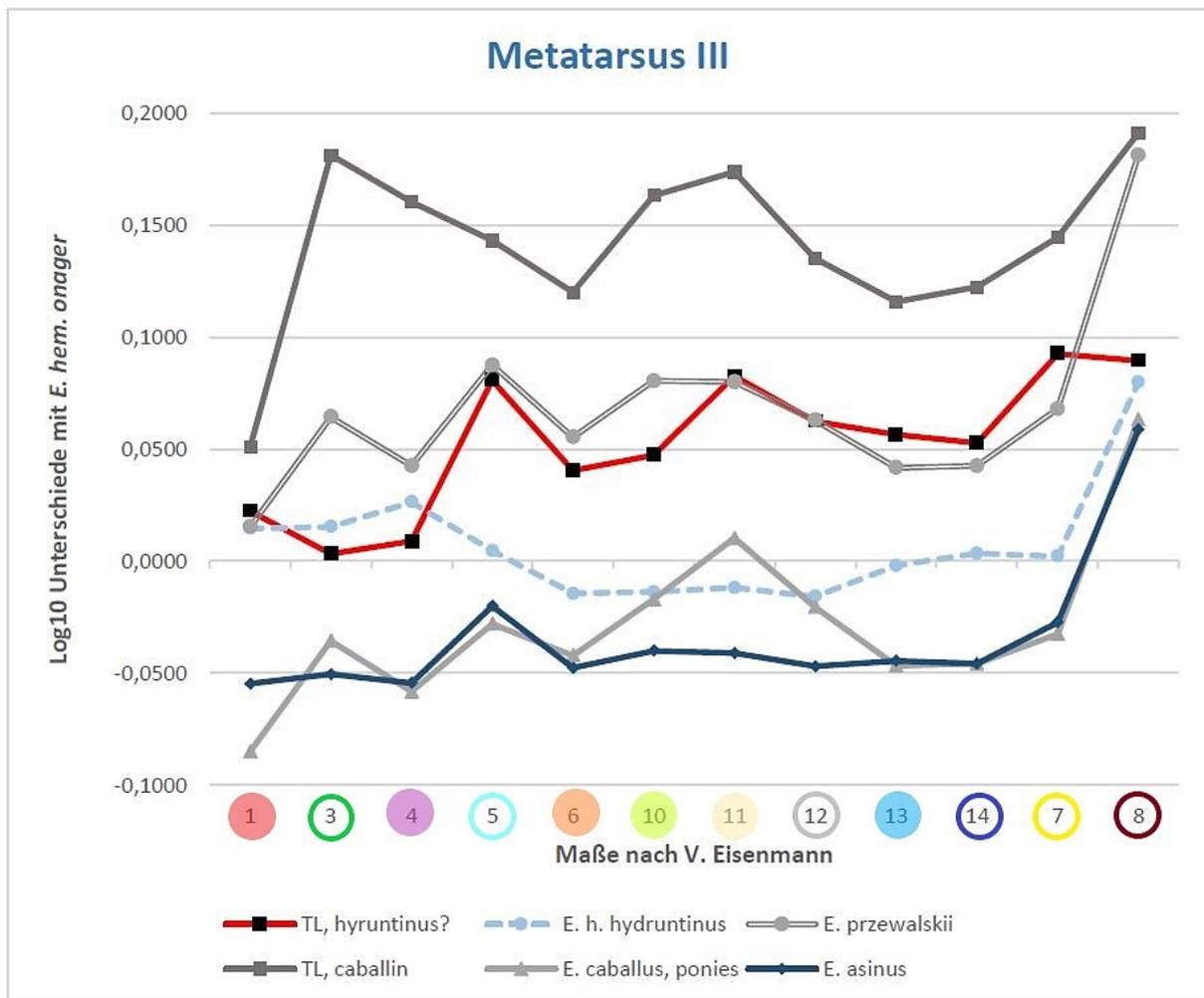


Abb. 40 + 27 | Verhältnis-Diagramm des fraglichen Metatarsals III

*E. Przewalskii* (rezent); *E. caballus, ponies* (rezent, Ponies); **Teufelslucke** (caballin); **Teufelslucke** (mögliches *E. h. hydruntinus* MT3); *E. h. hydruntinus* (ca. 100.000 Jahre alt); *E. asinus* (rezent)  
 Daten Eisenmann Website, außer Teufelslucke (eigene Daten) .

### 3.6.1 | Fraglicher Metatarsus

In diesem Verhältnisdiagramm (Abb. 40) verläuft an der höchsten Position die Linie der adulten caballinen Teufelsluckenpferde. Bei allen Maßstrecken haben sie die höchsten Werte. Die Linie der Przewalskipferde und die Linie des fraglichen Metatarsus liegen größtenteils nahe beisammen und weisen bei den meisten Maßen höhere Zahlen auf, als jene der Ponys und der stenoniden Pferde.

Die Przewalskipferde haben nach den caballinen Tieren der Teufelslucke die größten Werte 3 (minimale Breite), 4 (tiefe der Diaphyse), 5 (proximal articulare Breite), 6 (proximal articulare Tiefe), 10 (distale maximale supra-articulare Breite) und 8 (Durchmesser der artikularen Facette für das 4. Carpal). Der unbestimmte Metatarsus übertrifft die Przewalskipferde minimal bei Wert 1 (Gesamtlänge) und 11 (distale maximale articulare Breite), sowie etwas deutlicher bei Wert 13 (geringste Tiefe der medialen Condyle), 14 (größte Tiefe der medialen Condyle) und 7 (maximaler Durchmesser der artikularen Facette für das 3. Carpal).

*E. h. hydruntinus* ist mit den meisten seiner Werte nahe an der 0-Linie und hat daher auch für den größten Teil kleinere Werte als *E. przewalskii* und die Pferde aus der Teufelslucke. Nur bei der Gesamtlänge (Wert 1) ist es sehr dicht an *E. przewalski* und der Teufelslucke und es hat sogar eine größere minimale Breite (Wert 3) und Tiefe der Diaphyse (4) als die Equiden aus Niederösterreich. Ist *E. h. hydruntinus* sonst durchwegs bei allen Maßen höher als die Ponys und *E. asinus*, ist es bei den Werten 10 und 12 (Distale maximale Tiefe des Kiels) nur sehr knapp über den Ponys und bei Wert 11 sogar darunter.

Abgesehen von diesen Ausnahmen bilden die Ponys und *E. asinus* die untersten beiden Linien. Phasenweise sind sie sehr dicht beieinander, so bei den Werten 4, 5, 6 und 13, 14, 7, 8. Die Ponys haben eine kleinere Gesamtlänge (Wert 1), aber dafür größere Werte 10, 11 und 12.

Ansatzweise parallel verlaufen die Graphen der caballinen Teufelsluckenpferde, der Przewalskipferde und der Ponys. Auch zwischen *E. h. hydruntinus* und *E. asinus* sind gewissen Parallelitäten zu vermerken. Der ungewisse Metatarsus ist noch am ehesten mit dem Verlauf der Pony-Linie zu vergleichen.

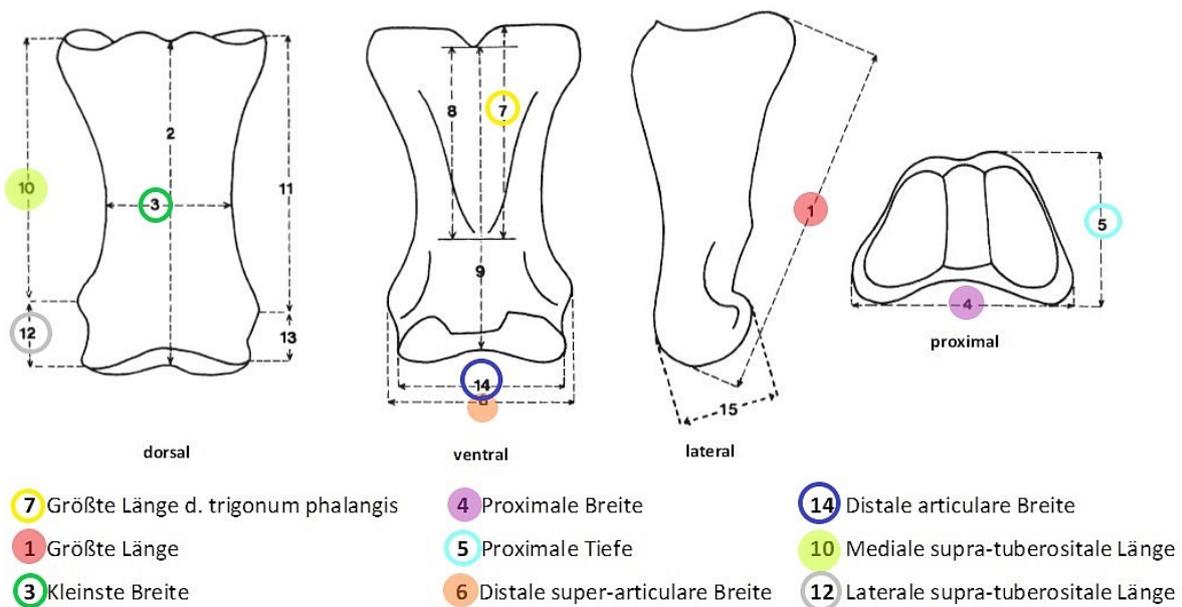
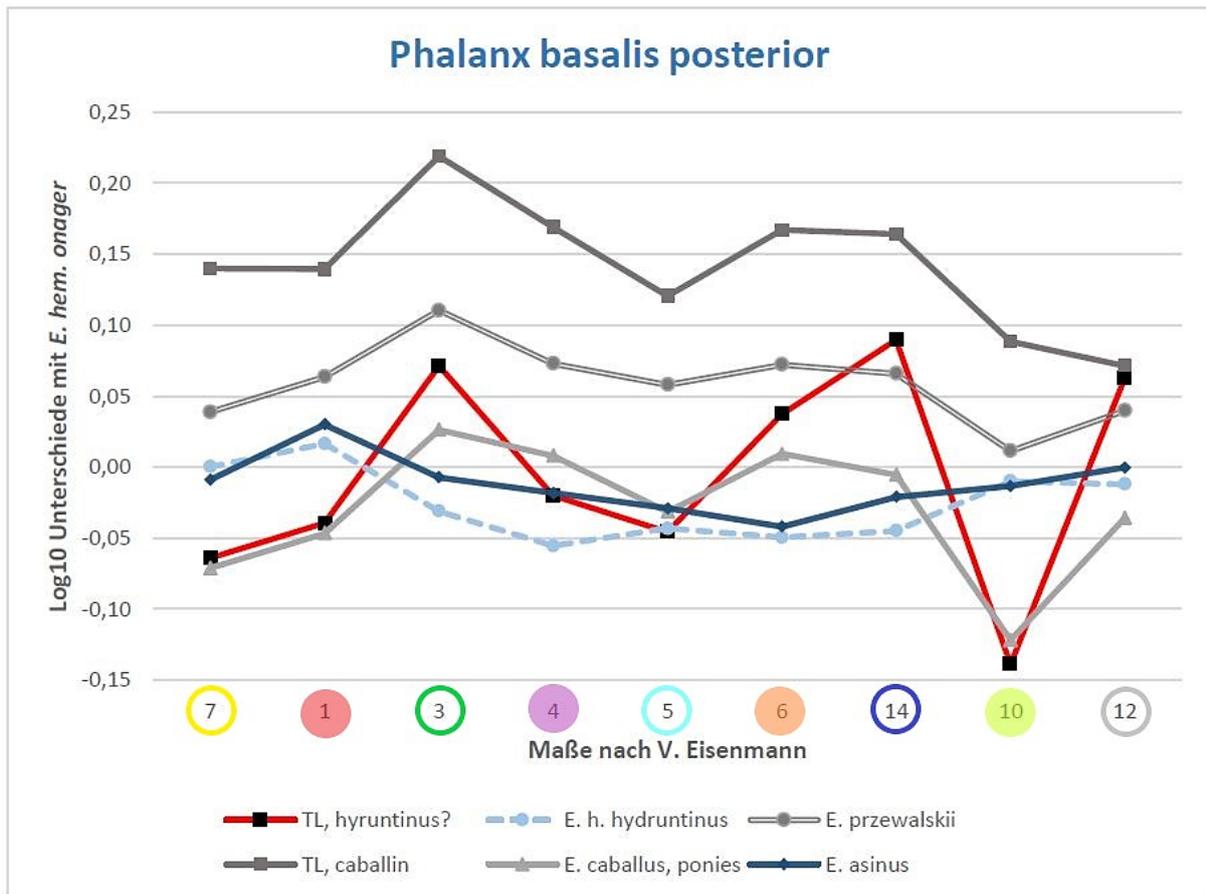


Abb. 41 + 33 | Verhältnis-Diagramm des fraglichen Phalanx basalis posterior

*E. Przewalskii* (rezent); *E. caballus, ponies* (rezent, Ponys); Teufelslucke (caballin); Teufelslucke (mögliches *E. h. hydruntinus* Phb post.); *E. h. hydruntinus* (ca. 100.000 Jahre alt); *E. asinus* (rezent)

Daten V. Eisenmann Website, außer Teufelslucke (eigene Daten) .

### 3.6.2 | Fraglicher Phalanx basalis posterior

Auch im Verhältnisdiagramm des Phalanx I posterior (Abb. 41) ist der höchste Grad, bezüglich aller Messwerte, jener der Teufelsluckenpferde. Darunter liegt die Linie der Przewalskipferde die für die meisten Werte die zweithöchsten Zahlen besitzt. Nur die Werte 14 (distale articulare Breite), und 12 (laterale supra-tuberositale Länge) sind beim fraglichen Phalanx größer.

Die vier Graphen der Ponys, des unbestimmten Phalanx und die beiden stenoriden Pferdearten liegen stellenweise sehr nahe beisammen und kreuzen sich immer wieder. Bei der proximalen Tiefe (Wert 5) in der Mitte des Diagramms fallen die vier sehr eng zusammen, um sich links und rechts davon wieder weiter voneinander zu entfernen. So liegen bei den Werten 3 (kleinste Breite), 6 (distale super-articulare Breite), 14 (distale articulare Breite) und 12 (laterale supra-tuberositale Länge) die Ponys und der fragliche Knochen über *E. asinus* und *E. hydruntinus*. Die Stenoriden liegen umgekehrt bei Wert 7 (größte Länge des Trigonum Phalangis), 1 (Gesamtlänge) und 10 (mediale supra-tuberositale Länge) an höherer Stelle.

Die Linien der caballinen Equiden aus der Teufelslucke, der Przewalskipferde und der Ponys verlaufen sehr parallel, abgesehen von dem auch im Verhältnis betrachteten deutlich kleineren Wert 10 (Mediale supra-tuberositale Länge) der Ponys und dem niedrigen Wert 12 bei den Tieren aus Niederösterreich. Auch die beiden stenoriden Graphen sind mit ihrem eher flachen Verlauf stellenweise parallel. Erneut kommt die Linie des fraglichen Phalanx in ihrer Form noch der Ponylinie am nächsten.

## 4 | Diskussion

### 4.1 | Körpergröße

Die Widerristhöhe kann nur als ein grober Schätzwert angesehen werden. Speziell dann, wenn wie im Falle der Teufelslucke die Gesamtlänge der distalen Metapodien nicht mit der Gesamtlänge von mehreren proximalen Langknochen wie Humerus, Femur, Radius und Tibia verglichen werden kann. Dennoch kann die Widerristhöhe einen ersten Eindruck der Körpergröße vermitteln (Eisenmann Website 2009). Für die Berechnung der Widerristhöhe konnte außer den Gesamtlängen der Metapodien, nur noch die Gesamtlänge eines einzelnen Radius und die Gesamt- bzw. Basilarlänge eines einzelnen Craniums herangezogen werden. Da jedoch einzelne Knochen eines Skelettelements keinen Populationsdurchschnitt abbilden können, sind diese nur als ergänzende Werte anzusehen.

Wird die Widerristhöhe anhand der Metapodiengesamtlängen und mittels der Multiplikationsfaktoren nach Driesch & Boessneck (1974) berechnet, ergibt sich ein Wert von mindestens 1,33m bis maximal 1,53m, beziehungsweise einen Mittelwert von 1,43m bis 1,47m. Auch nach dem Tabellensystem von Vitt (1952) ergibt sich aus den Metapodienmittelwerten ein Stockmaß von 1,36m bis 1,52m. Die unterschiedlich erzeugten Ergebnisse decken sich hier also ziemlich exakt.

Die Multiplikationsfaktoren von Driesch & Boessneck (1974) ergeben aus der Gesamtlänge des Radius berechnet eine Widerristhöhe von 1,52 m und 1,53m aus der Gesamtlänge des Craniums. Entnimmt man den Tabellen Vitts die Stockmaße, so erhält man sowohl für den Radius als auch für das Cranium 1,44-1,52m. Damit fallen die Widerristhöhen, die anhand des Radius und des Craniums gebildet wurden, in den oberen Bereich der Werte die durch die Metapodien ermittelt wurden. Da der Schädel von einem adulten, ungefähr 12-jährigen Hengst stammt (Thenius 1966, S. 68), sind die Werte an der Maximalgrenze sehr realistisch. Daher scheint auch der Radius vermutlich von einem eher größeren Tier zu stammen.

Ein Stockmaß von 1,36m bis 1,53m entspricht verglichen mit modernen Hauspferden in etwa dem von Kleinkaltblütlern, beziehungsweise mittelschweren Zugpferden. Als Beispiel kann die Rasse des Haflinger-Pferds mit einer Widerristhöhe von 1,38m bis 1,50m herangezogen werden. Haflinger-Pferde sind robuste Gebirgspferde die früher als Last- und Zugpferde in der Landwirtschaft eingesetzt wurden und heute vor allem beliebte Sport- und Freizeitpferde sind. Das Przewalskipferd als weiterer Vergleich, dass von den rezenten caballinen Pferden in seiner Biologie und Lebensweise echten Wildpferden noch am nächsten kommt, ist mit einer Widerristhöhe von 1,20 bis 1,46 deutlich kleiner als die Schätzwerte des Stockmaßes der Teufelslucken-Pferde (Bennett & Hoffmann 1999, S. 1-14; Schwark und Petzold 1996, S. 10, 23, 27).

Die Messwerte der Metapodien und Phalangen I (Abb. 29, 30, 32 und 34) aus der Teufelslucke decken sich mit der geschätzten Widerristhöhe sehr gut. Im Vergleich mit den rezenten caballinen Pferden haben die Equiden aus Niederösterreich immer deutlich höhere Werte als die Ponys, durchgehend größere Zahlenwerte als die Przewalskipferde (mit der einzigen Ausnahme des 3er-Wertes bei den anterioren Phalangen) und liegen bei allen Maßen unter den großen Zugpferden. Der Linienverlauf der Tiere aus der Teufelslucke bestätigt dabei eindeutig die Zugehörigkeit zu den caballinen Pferden.

Auch innerhalb der pleistozänen Pferde lässt sich eine deutliche Größenreihenfolge erkennen, die parallel zur chronologischen Altersabfolge der Fundstellen verläuft. Die größten Messwerte der Metapodien und Phalangen I weisen generell die ältesten Tiere aus dem mittelpleistozänen Mosbach auf. Dann folgen die Teufelsluckenpferde aus dem Mittelwurm und mit noch etwas kleineren Zahlen Jaurens aus dem beginnenden Hochglazial. Die niedrigsten Werte liefern konstant die Equiden aus dem spätglazialen Gönnersdorf.

Das spiegelt einen Trend wider der bereits vielfach in der Equidenforschung beschrieben wurde. Mittelpleistozäne Pferde, sind abgesehen von kleinen stenoriden Arten, allgemein größer als die jungpleistozänen Equiden. Im Verlauf des Jungpleistozäns nimmt die Körpergröße, trotz klimabedingter und geographischer Unterschiede, generell bei den caballinen Pferden kontinuierlich ab. Dieser Prozess wird von einer Vielzahl an Autoren als eine Adaption an die raschen und häufigen Klimawechsel während dieser Zeitspanne angesehen. Ein kleinerer Wuchs kann es, trotz erschwelter Umweltbedingungen ermöglichen die Populationsdichte aufrechtzuerhalten, in dem die Populationswachstumsrate erhöht wird. Eine kleinere Körpergröße bringt beispielsweise eine kürzere Tragzeit der Stuten mit sich (Boulbes & van Asperen 2019, Forsten 1966).

Diese chronologische Größenreihenfolge nach dem Alter der Fundstellen trifft zur Gänze auf die Maße der Metacarpalia III (Abb. 29) zu und auch bei den Metatarsalia III (Abb. 30) gibt es nur eine minimale Abweichung von diesem Trend. Die Umkehrung der Reihenfolge beim Wert 8 (Durchmesser der articularen Facette für das 4. Carpale) könnte sich möglicherweise dadurch erklären, dass das zu nehmende Maß ein sehr kleines ist und sich an einer exponierten Position am Knochen befindet. Mit zunehmendem Alter der Fossilien und einem schlechteren Erhaltungszustand, könnten so kleinere Werte entstehen.

Auch die Werte der posterioren Phalangen I (Abb. 34) entsprechen diesem Größentrend. Lediglich der Wert 12 (laterale supra-tuberositale Länge) von Jaurens liegt über dem von der Teufelslucke. Für Mosbach und Gönnersdorf ist dieser Wert leider nicht vorhanden. Außerdem ist diese Maßstrecke wieder eine sehr kleine und schwierig zu vermessende, wodurch Messungenauigkeiten nicht ganz auszuschließen sind. Das Verhältnisdiagramm der anterioren Phalangen I (Abb. 32) zeigt die einzigen deutlicheren

Abweichungen, insofern dass sich die Graphen der Teufelslucke und Jaurens sehr nahekomen, teilweise kreuzen und so Jaurens bei vier Werten höher, als auch bei vier Werten niedriger als die Teufelslucke liegt.

Allgemein kann bei den Verhältnisdiagrammen festgestellt werden, dass die Linien der Metapodien sichtlich paralleler verlaufen, als jene der Phalangen I. Vor allem die Graphen der drei rezenten Pferdeformen sind bei den Metacarpalia III und Metatarsalia III besonders parallel. Das gleiche gilt für die Linien der Teufelslucke und Jaurens im Falle der fossilen Pferde. Mosbach und Gönnersdorf verlaufen hingegen etwas abweichend bei den Metacarpalia und stärker abweichend bei den Metatarsalia. Die Graphen der basalen Phalangen weisen deutlich weniger an solchen Parallelen auf, sowohl bei den rezenten, als auch bei den pleistozänen Tieren, insbesondere die anterioren Phalangen I. Als Erklärung wäre zum einen denkbar, dass bei den kleineren Phalangen I morphologische Unterschiede und Veränderungen in den Populationen schneller bemerkbar werden, als bei den größeren Metapodien. Zum anderen könnten eventuell alters- und geschlechtsbedingte individuelle Unterschiede der Tiere bei den kleineren Phalangen I mehr zum Tragen kommen, als bei den Metacarpalia und Metatarsalia. Vor allem bei der Bildung fossiler Stichproben, da hier Alter und Geschlecht weitestgehend unbekannt sind. Außerdem birgt die Identifizierung eines Einzelknochens als anterior oder posterior bei den Phalangen I ein weiteres Fehlerpotenzial, das berücksichtigt werden muss.

Betrachtet man die Linien der fossilen Pferde in den Verhältnisdiagrammen der Metapodien, so stehen die auffallend parallelen Graphen der Teufelslucke und Jaurens in einem Gegensatz zu dem abweichenden Linienverlauf Mosbachs und Gönnersdorfs. Die mittelpleistozänen Mosbachpferde haben mit einem Alter von rund 700.000 Jahren vor heute einen sehr großen zeitlichen Abstand zu den drei jungpleistozänen Fundstellen. Der Großteil der Autoren sehen in den Equiden aus Mosbach die ersten caballinen Pferde und sprechen sich aufgrund einiger archaischer morphologischer Merkmale für eine eigene Art *Equus mosbachensis*, oder zumindest für die Unterart *Equus ferus mosbachensis* aus, das auch noch aus zahlreichen weiteren Fundstellen bekannt ist. Eine abweichende Linie in den Verhältnisdiagrammen ist also durchaus zu erwarten (Boulbes & van Asperen 2019, S. 10; Cramer 2002).

Die drei jüngeren fossilen Fundstätten liegen zeitlich betrachtet viel näher beisammen. Die Funde aus der Teufelslucke (ca. 40.000 Jahre vor heute) sind rund 10.000 Jahre älter als Jaurens (ca. 30.000 Jahre vor heute) und Jaurens ist in etwa 17.000 Jahre älter als Gönnersdorf (ca. 13.000 Jahre vor heute). Die parallelen Graphen der Teufelslucke und Jaurens könnten dafürsprechen, dass zumindest für den Zeitraum von 40.000 bis 30.000 Jahren, vermutlich aber deutlich länger, die Pferde Mitteleuropas eine große Population bildeten, beziehungsweise mehrere Teilpopulationen, die in einem sehr regen genetischen Austausch standen, also einen hohen Genfluss aufwiesen. Da der Graph des spätglazialen Gön-

nersdorf von den anderen beiden jungpleistozänen Linien abweicht, könnte durch das dazwischenliegende Würm-Hochglazial, das bei rund 25.000 Jahren sein Vereisungsmaximum hatte, erklärt werden. Die ausgedehnten Vergletscherungen und erschwerten Umweltbedingungen haben möglicherweise viele der caballinen Teilpopulationen voneinander getrennt, beziehungsweise den Genfluss stark eingeschränkt. Wenn also das Vereisungsmaximum bei 25.000 Jahren tatsächlich den genetischen Austausch zwischen den Pferdepopulationen Mitteleuropas unterbrochen oder erschwert haben sollte, stellt sich die Frage wie lange der Genfluss innerhalb der Teilpopulationen zuvor bestanden hat, beziehungsweise welche andere kalte Klimaphase davor einen vergleichbaren Effekt auf die Equiden gehabt haben könnte. Das Riss-Hochglazial vor etwa 140.000 Jahren, das in seinem Ausmaß der maximalen Vereisung dem Würm-Hochglazial sehr ähnlich war, würde hierfür in Frage kommen. Möglicherweise könnten auch eine oder mehrere der drei Kaltphasen des Frühwürms den Genfluss zwischen den Pferdepopulationen Mitteleuropas abgeschwächt haben. Eine vergleichende Analyse mitteleuropäischer Equidenfunde mit entsprechenden Altersdatierungen könnte hier Klarheit schaffen.

Auch der Vergleich mehrerer Skelettelemente aus unterschiedlichen Fundstellen mittels des Variability-Siz-Indexes (Abb. 36) bestätigt den Trend der kontinuierlichen Größenabnahme der caballinen Pferde vor allem während des Jungpleistozäns. Die mittelpleistozänen Equiden aus Mosbach liefern eindeutig die höchsten VSI-Werte, die anderen Fundstellen Taubach, Švédův Stůl, Teufelslucke, Jaurens und Gönnersdorf werden chronologisch immer kleiner in den Werten. Die Box-Plots von Taubach, Švédův Stůls und der Teufelslucke liegen jedoch recht nahe beisammen, der von Jaurens folgt mit einem größeren Abstand und der Gönnersdorf-Box-Plot ist auffallend niedrig.

Vor allem neuere Publikationen gliedern die caballinen Pferde des Jungpleistozäns häufig in mehrere chronologische Unterarten, in *Equus ferus taubachensis* für das Interglazial zu Beginn des Jungpleistozäns (MIS 5e, ca. 123.000 Jahre), im Früh- und Mittelwürm *Equus ferus germanicus* (ca. restliches MIS 5 bis Übergang MIS 3/2, ca. 120.000 bis 34.000 Jahre), im Spätwürm bzw. Würm-Hochglazial *Equus ferus gallicus* (MIS 3/2 bis Ende MIS2, ca. 32.000 bis 20.000 Jahre) und im Spätglazial am Ende des Pleistozäns *Equus ferus arcelini* (Ende MIS 2, jünger als 20.000 Jahre), vorausgesetzt man akzeptiert Größenunterschiede allein als ein ausreichendes Kriterium für den Status einer Subspezies (Boulbes & van Asperen 2019, Cramer 2002).

Dieser Einteilung entsprechend sind die Pferdefunde des VSI-Vergleichs aus Taubach zu *E. f. taubachensis*, die Teufelslucke zu *E. f. germanicus*, Jaurens zu *E. f. gallicus* und Gönnersdorf zu *E. f. arcelini* zuzuordnen. Da eine absolute Altersdatierung bei Švédův Stůl noch aussteht, sind deren Pferde entweder zu *E. f. taubachensis*, sollte es sich um Tiere aus dem letzten Interglazial handeln, oder zu *E. f. germanicus* zu zählen, wenn sie aus dem Interstadial des Mittelwürms stammen. Das Diagramm der VSI-Werte würde zu dieser Reihung der Unterarten sehr gut passen. Mosbach, Taubach, Jaurens und

Gönnersdorf besitzen eine deutliche Abstufung in der Körpergröße. Švédův Stůl hat einen fast gleich hohen Mittelwert wie Taubach und einen höheren wie die Teufelslucke. Auch die Quartile Švédův Stůls liegen auffallend hoch, nur die Maximalwerte liegen etwas unter Taubach. Für diese hohen VSI-Werte können mehrere Ursachen möglich sein. Entweder die Pferde aus Tschechien sind aus dem letzten Interglazial und deshalb dem größeren *E. f. taubachensis* zuzuordnen, oder sie stammen aus dem Mittelwürm-Interstadial und die geographische Lage im Osten Mitteleuropas war Ursache für ein stark kontinental geprägtes Klima, was besonders große Tiere der Subspecies *E. f. germanicus* entstehen ließ.

Außerdem muss man erwähnen, dass die Stichprobe aus Taubach mit nur acht Werten äußerst klein ist und die hohen Minimalwerte könnten ein Indiz dafür sein, dass sich bei einer größeren Stichprobe, beispielsweise gebildet mit anderen Maßstrecken anderer Skelettelemente, die VSI Werte etwas weiter nach oben verschieben könnten. Dann würde Taubach deutlicher über Švédův Stůl liegen. Auch weist die Teufelslucke höhere Maximalwerte als Švédův Stůl und sogar Taubach auf, die klimatischen Bedingungen in Niederösterreich dürften also auch sehr große Pferde erzeugt haben. Folgt man dem Vorschlag der Gliederung der jungpleistozänen caballinen Pferde in die oben genannten Unterarten, die allerdings immer noch strittig ist, dann sind die Tiere aus der Teufelslucke mit recht hoher Wahrscheinlichkeit in den Formenkreis von *E. f. germanicus* zu stellen (Boulbes & van Asperen 2019, Cramer 2002).

## 4.2 | Proportionen und Klimaindizien

Betrachtet man das Diagramm zum Robustheitsindex (Abb. 37) von links nach rechts, sprich von den kleinen Metacarpalia III Gesamtlängen hin zu den großen, wird erneut der jungpleistozäne chronologische Trend der Verringerung in der Körpergröße bestätigt. In diesem Fall sind die jüngsten Fundstellen (MIS 2) ganz links mit den kleinsten Gesamtlängen Gönnersdorf, Coulet des Roches und Solutré (Magd.) und die ältesten mit der größten Gesamtlänge ganz rechts mit Taubach (MIS 5e). Folgt man erneut der noch in Diskussion befindlichen Einteilung in Formenkreise, sind die jüngsten und kleinsten Tiere zu *E. f. arcelini* und die ältesten und größten mit Taubach zu *E. f. taubachensis* zu zählen.

Dazwischen liegen die restlichen Fundstellen (MIS 5 bis MIS 3/2) mit mittelgroßen Gesamtlängen die daher entweder *E. f. gallicus* oder *E. f. germanicus* angehören. Hier lassen sich aus dem Verhältnis der Gesamtlänge zur Robustheit zwei beziehungsweise drei Gruppen erkennen (siehe Abb. 5). Eher links unten befinden sich mit Solutré (Grav.), Solutré (Aurig-Perig.), Jaurens (Ende MIS 3) und Sirégoł Pferde mit mittelkleinen und schlanken bis mittelrobusten Metacarpalia. Diese Gruppe könnte man daher zum Formenkreis *E. f. gallicus* stellen. Demnach würden die restlichen Fundstellen zur Unterart *E. f. germanicus* zählen. Doch auch innerhalb dieses Formenkreises sind zwei Gruppierungen auszumachen.

Die eine Gruppierung innerhalb von *E. f. germanicus* hat mittelgroße und schlanke bis mittelrobuste Metacarpalia und setzt sich aus den Fundstellen Ramandils, Wallertheim, Villa Seckendorf, Mauran, Salzgitter-Lebenstedt und Pourt-ouest F1 zusammen. Die andere hat mittelgroße und sehr robuste Metacarpalia. Hierzu zählen Tournal B-D, die Teufelslucke, Pair-Non-pair, Maras 4.1 und Combe-Grenal c.23.

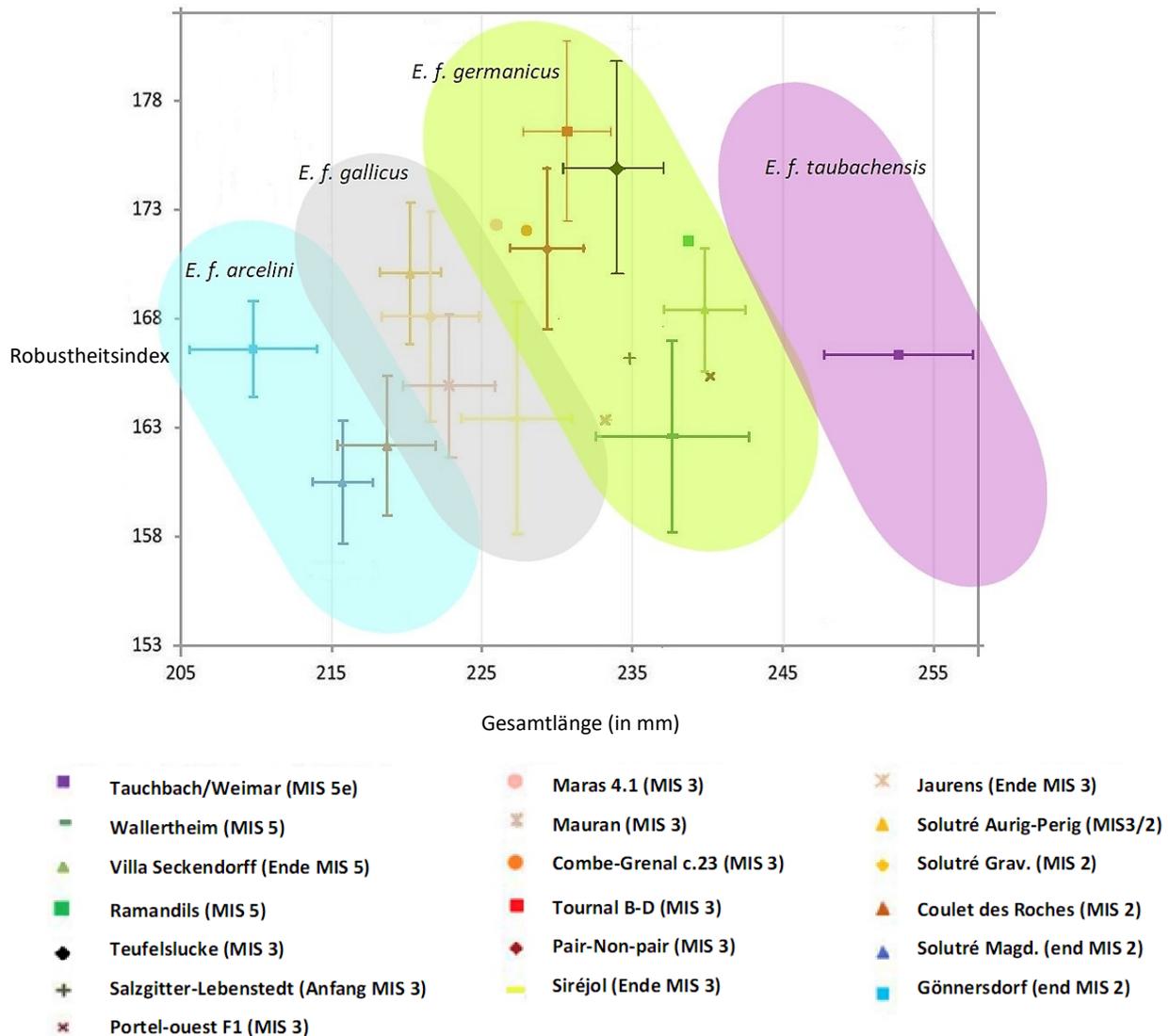


Abb. 42 | Mögliche Einteilung in Unterarten anhand der Robustheit und Länge der MC III

Lila: *E. f. taubachensis*, Gelb: *E. f. germanicus*, Grau: *E. f. gallicus*, Blau: *E. f. arcelini* (Verändert nach Boulbes & van Asperen 2019)

Die Einteilung in die vier Unterarten anhand des Verhältnisses von Robustheitsindex und Gesamtlänge der Metacarpalia ist zwar denkbar, aber eine ganz eindeutige Trennung ist nicht ersichtlich. Die Werte der Fundstellen überlappen sehr stark und die Übergänge sind fließend. Ein Artkontinuum ist eindeutig, eine Gruppierung in Unterarten anhand der Körpergröße bleibt allerdings weiterhin fraglich (Cramer 2002).

Bisherige Forschungen, vor allem der Vergleich mittelpleistozäner britischer Fundstellen mit Festlandfunden, haben gezeigt, dass in warmen Klimaphasen (vor allem Interglaziale und Interstadiale) generell zwei Morphologien bei den Equiden unterscheiden werden können. Ein kontinentales Klima mit starker Saisonalität, lässt eine mosaikhafte Steppenvegetation entstehen, an die Pferde mit ihrer grasenden Lebensweise besonders gut angepasst sind. Das lässt in Verbindung mit einer langen Wachstumsphase der Vegetation und harten Wintern, große und robuste Individuen entstehen. Warmes und ozeanisch geprägtes Klima, führt zu einer dichten Vegetation, die weniger der grasenden Lebensweise der Equiden entspricht. Die Pferde aus diesen Ökosystemen sind im Verhältnis kleiner und haben schlankere Langknochen (Boulbes & van Asperen 2019; Cramer, 2002; van Asperen 2010; Eisenmann 1994, S. 185).

Die Teufelslucke mit einer Altersdatierung von ca. 40.000 Jahren vor heute fällt in eine wärmere Klimaphase des Mittelwürm-Interstadials. Die Metacarpalia der Teufelslucke haben einen auffallend hohen Robustheitsindex (den zweithöchsten nach Tournal B-D) in Verbindung mit Gesamtlängen im oberen Mittelbereich. Nur deutlich ältere Fundstellen aus dem MIS 5 (130.000 bis 71.000 J.v.h) haben größere Gesamtlängen. In Summe handelt es sich also bei den Pferden aus der Teufelslucke um große und sehr robuste Tiere. Das spricht für eine mosaikhafte Steppenlandschaft mit einem kontinental geprägten Klima, das zur geographischen Lage der Fundstelle passt.

Ebenso fügen sich die Untersuchungen Plankers (2020) zur Zahnmorphologie der fossilen Equidenreste aus der Teufelslucke sehr gut in das Bild großer und robuster Pferde ein. Seine Vergleiche mit rezenten Zähnen der Noriker-Hauspferdrasse, einem mittelschweren kräftigen Gebirgskaltblut, zeigen kaum Größenunterschiede (Planker 2020).

Neben der Robustheit der Metapodien kann auch das Größenverhältnis der Metacarpalia III zu den Metatarsalia III Hinweise auf die Umweltbedingungen der jeweiligen Equiden liefern. Untersuchungen haben gezeigt, dass mit der kontinuierlichen Körpergrößenreduktion der jungpleistozänen Linie der caballinen Pferde die Gesamtlänge der Metacarpalia schneller abgenommen haben als jene der Metatarsalia. Das wird in Verbindung gebracht mit einer vermehrt laufenden Fortbewegung der Tiere, aufgrund der zunehmenden Öffnung der Landschaft. Nach dieser These gilt also je höher der Größenabstand der Metacarpalia zu den Metatarsalia ist, umso offener war vermutlich die Landschaft. Bei den Interglazialen MIS 5e Pferden ist der Abstand charakteristisch klein und spricht für eine dichte Vegetation. Die Pferde des MIS 3 haben auch noch eher lange Metacarpalia und werden mit einer Mosaiklandschaft in Verbindung gebracht. Die vegetationsarme Umwelt des Hochglazials verursacht den größten Abstand zwischen den Metapodiengesamtlängen bei den MIS 2 Equiden (Boulbes & van Asperen 2019, S. 15). Der Vergleich der Größenverhältnisse der Metapodien aus den Fundstellen Mosbach, der Teufelslucke, Jaurens und Gönnersdorf kann den Trend der schnelleren Längenreduktion der

Metacarpalia III im Verhältnis zu den Metatarsalia III im Verlauf des Jungpleistozäns bestätigen (Abb. 39). Die Teufelsluckenpferde entsprechen dabei den Proportionen eines typischen MIS 3 Pferdes, das ein Indiz auf eine Steppenlandschaft mit Gehölzinseln sein könnte. Allerdings bleibt zu bedenken, dass sich das Größenverhältnis der Metapodien nur minimal verändert. Inwieweit das tatsächlich mit einer zunehmend laufenden Lebensweise in Verbindung gebracht werden kann und nicht lediglich als eine Begleiterscheinung der allgemeinen Körpergrößenreduktion zu interpretieren ist, bleibt noch offen.

Ein Nachweis des stemoniden *Equus hemnionus hydruntinus* im Fossilbefund der Teufelslucke wäre ein recht eindeutiger Indikator für ein kontinental geprägtes Klima und eine Steppenlandschaft. Das kleine schlanke und hochbeinige Tier ist deutlich seltener im fossilen Equidenmaterial des Jungpleistozäns zu finden, das spricht für besondere ökologische Ansprüche. Vor allem aufgrund seiner nahen Verwandtschaft zum rezenten *Equus hemnionus* gilt es als ein subtropisches Faunenelement (Cramer 2002, S. 136f; Koenigswald 2002, S. 66; Nagel 2018, S.18f; Orlando 2009).

Die Messwerte der beiden auffällig kleinen Skelettelemente, ein Metatarsus III und ein Phalanx basalis posterior, die noch als caballin oder stemonin identifiziert werden mussten, wurden daher in Verhältnisdiagramme eingetragen (Abb. 40 und 41). Das Diagramm des fraglichen Metatarsus lässt diesen eindeutig als caballin einordnen. Die gemessenen Werte sind zu groß um für das stemonide *E. h. hydruntinus* in Frage zu kommen und auch der Verlauf des Graphen zeigt klar die caballine Zugehörigkeit. Es handelt sich also hierbei um den Metatarsus eines caballinen juvenilen bzw. subadulten Individuums. Die Zuordnung des Phalanx basalis posterior ist weitaus weniger eindeutig. So liegen zwar einige Messwerte deutlich höher als bei den Vergleichswerten von *E. h. hydruntinus*, andere sind jedoch um vieles niedriger. Auch ist der Linienvverlauf wenig parallel zu den caballinen Vergleichslinien, aber unterscheidet sich noch deutlicher von den stemoniden Graphen. Man könnte den Linienvverlauf des fraglichen Phalanx noch am ehesten als eine Mischform aus dem Graphen der Ponys und dem der adulten caballinen Teufelsluckenpferde beschreiben. Daher wird auch dieses Skelettelement, wenn auch mit einer gewissen Unsicherheit, als caballin juvenil eingestuft. Ein postcranialer Nachweis von *E. h. hydruntinus* kann also für die Funde aus der Teufelslucke nicht erbracht werden. Allerdings konnten von Kevin Planker im Verlauf seiner Forschungen zur Zahnmorphologie, einige Unterkieferzähne diesem stemoniden Pferd zugeordnet werden (Planker 2020.) *E. h. hydruntinus* tritt also durchaus im Fossilbefund der Teufelslucke auf, wenn auch in einem sehr geringen Ausmaß, besonders im Vergleich zur reichen Fülle an caballinen Material.

## 5 | Conclusio

1. Die errechnete Widerristhöhe der Equiden aus der Teufelslucke von ca. 1,36 bis 1,53 Meter steht im Einklang mit den weiteren Forschungsergebnissen zur Körpergröße und kann daher als ein grober Richtwert dienen.
2. Die vielfach in der Literatur beschriebene kontinuierliche Reduktion der Körpergröße der caballinen Pferde im Verlauf des Jungpleistozäns konnte bestätigt werden. Sowohl die Messungen der Metapodien und der Phalangen I, als auch die errechneten Variability-Size-Index-Werte weisen eine chronologische Reihenfolge von den größten Pferden bei den ältesten Fundstellen, bis zu der kleinsten Körpergröße bei den jüngsten Funden auf.
3. Die indirekte Datierung über die C14-Alterbestimmung der Hyänenreste aus der Teufelslucke mit rund 40.000 Jahren vor heute, deckt sich mit der Positionierung der Teufelsluckenpferde in dieser Größenreihenfolge und ist daher auch für die Equidenreste als korrekt anzunehmen.
4. Geht man davon aus, dass die Pferdefossilien aus dem tschechischen Hyänenhorst Švédův Stůl mit einem sehr ähnlichen Alter ebenfalls in das Mittelwurm zu stellen sind, dann sind sie ein Beispiel für geographische Unterschiede gleichalter Equidenfunde, die in diesem Fall mit zunehmend kontinental geprägtem Klima an Körpergröße zunehmen.
5. Die Analyse der Verhältnisdiagramme der Metapodien und Phalangen I lässt den Schluss nahe, dass die Pferdepopulationen Mitteleuropas während warmer Klimaphasen in einem intensiven genetischen Austausch standen, der von sehr kalten Phasen, wie dem letzten Hochglazial eingeschränkt, oder sogar unterbrochen wurde.
6. Folgt man dem Vorschlag einiger Autoren wie Boulbes & van Asperen (2019) die jungpleistozäne caballine Pferdelinie von *Equus ferus* in die vier Unterarten *E. f. taubachensis*, *E. f. germanicus*, *E. f. gallicus* und *E. f. arcelini* zu gliedern, so sprechen die Altersbestimmung, die Körpergröße und die Metapodienproportionen der Equiden aus Niederösterreich eindeutig für eine Zuordnung in den Formenkreis von *E. f. germanicus*.
7. Allerdings beruht diese Einteilung lediglich auf Unterschiede in der Körpergröße. Sowohl die Linienerläufe in den Verhältnisdiagrammen der Phalangen I, die Minimal- und Maximalwerte der VSI-Berechnungen, als auch der Vergleich des Robustheitsgrades der Metacarpalia III zeigen immer wieder Überlappungen und fließende Übergänge, anstatt klarer Abgrenzungen. Daher bleiben diese Unterarten weiterhin strittig und stellen möglicherweise eher die Ordnungsversuche der Wissenschaftler, als tatsächliche Subspezies dar. Vieles deutet daher auf ein durchgehendes

Artkontinuum einer einzigen Art hin, mit unterschiedlichen Populationen, die sich den regionalen und zeitlichen Bedingungen anpassen, wie beispielsweise auch Cramer (2002) argumentiert.

8. Die Analyse der Robustheit anhand der Metacarpalia III weist die Pferde aus der Teufelslucke als große und äußerst robuste Tiere aus, nur die Pferde aus der Fundstelle Tournal B-D sind noch ein wenig robuster. Die Untersuchungen Plankers (2020) zur Zahnmorphologie der Teufelsluckenpferde unterstreichen dieses Bild.
9. Das Größenverhältnis von Metacarpalia III zu Metatarsalia III der Equiden aus Niederösterreich, ist typisch für Pferdefunde aus dem MIS 3, das von einigen Forschern, wie beispielsweise Boulbes & van Asperen (2019), als ein Indiz für eine mosaikhafte Steppenlandschaft gewertet wird. Dennoch kann auch nicht die Möglichkeit ausgeschlossen werden, dass es sich bei der Veränderung des Metapodiengrößenverhältnisses nicht nur um eine Begleiterscheinung der allgemeinen Körpergrößenabnahme ist.
10. Das stenonide *Equus hemnionus hydruntinus* konnten an den postcranialen Elementen der Teufelslucke nicht nachgewiesen werden. Jedoch konnte Planker (2020) einige Backenzähne dieser Pferdeart zuordnen, wodurch es also zumindest in einem kleinen Maß im Fossilbefund der niederösterreichischen Hyänenhöhle belegt ist.
11. Die hohe Körpergröße und Robustheit der caballinen Equiden, zusammen mit dem Nachweis des subtropischen Faunenelements des stenoniden *Equus hemnionus hydruntinus*, lassen für die Landschaft vor rund 40.000 Jahren um das heutige Eggenburg das Bild einer recht trockenen Savannenlandschaft, durchsetzt mit Flüssen, Hügeln und Gehölzen entstehen, deren kontinental geprägtes Klima eine hohe Saisonalität erzeugt, mit wärmeren Sommern als heute und strengen Wintern (Cramer 2002; Nagel et al. 2018). Ein Bild das möglicherweise gar nicht in das Allgemeinverständnis einer Eiszeit passt, sich dafür aber umso mehr in die neuesten klimatologischen und paläobiologischen Erkenntnisse zum Mittelwurm, speziell für das östliche Mitteleuropa, einfügt (Nagel et al. 2018).



## Literatur

- Bailey, E. & Brooks, S. A. (2013). *Horse Genetics* (2<sup>nd</sup> ed.). Oxfordshire/Boston: CABI
- Boulbes, N. & van Asperen, E. N. (2019) Biostratigraphy and Palaeoecology of European *Equus*. *frontiers in Ecology and Evolution*, Vol. 7, Art. 301. doi: 10.3389/fevo.2019.00301
- Busby, D. & Rutland, C. (2019). *The Horse. A Natural History*. Princeton: Princeton University Press
- Bennett, D. & Hoffmann, R. S. (1999). *Equus caballus*. *Mammalian Species* no. 628, S. 1-14
- Cramer, B. (2002). *Morphometrische Untersuchungen an Quartären Pferden in Mitteleuropa* (Dissertation). Eberhard-Karls-Universität Tübingen
- Diedrich, C. G. (2010). Specialized horse killers in Europe. Foetal horse remains in the Late Pleistocene Srbsko Chlum-Komín Cave hyena den in the Bohemian Karst (Czech Republic) and actualistic comparisons to modern African spotted hyenas as zebra hunters. *Quaternary International* 220, S. 174–187. doi: 10.1016/j.quaint.2010.01.023
- Dive, J. & Eisenmann, V. (1991) Identification and Discrimination of first Phalanges from Pleistocene and Modern *Equus*, Wild and Domestic. In Meadow, R. H. & Uerpmann, H.-P. (Hgg.). *Equids in the Ancient World*. In Blume, H. & Frey W. (Hgg). *Beiträge zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients, Reihe A 19/2*. Wiesbaden: Dr. Ludwig Reichert Verlag
- Dockner, M. (2006). *Comparison of *Crocota crocota crocota* and *Corcuta crocota spelaea* through computer tomography* (Diplomarbeit). Universität Wien
- Döppes, D. & Rabeder, G. (1997). Pliozäne und Pleistozäne Faunen Österreichs. *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften* 10
- Ehrenberg, K. (1966). Die Teufels- oder Fuchsenlucke bei Eggenburg (NÖ). *Denkschriften Österreichischer Akademischer Wissenschaften, Kl. 112*, S. 1-158
- Eisenmann, V. (1984). Sur quelques caractères adaptatifs du squelette d'*Equus* et leurs implications paléocéologiques. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* 2, S. 185–195
- Eisenmann, V. (1988). Tentative typology and biostratigraphy of some Middle and Late Pleistocene-Western European horses. *Il Quaternario* 1, S. 103–109
- Eisenmann, V. (1991). Les chevaux quaternaires européens (Mammalia, Perissodactyla). *Taille Typologie Biostratigraphie Taxonomie Géobios* 24, S. 747–759

- Eisenmann, V. (2004). Les équidés (Mammalia, Perissodactyla) de Saint-Vallier (Drôme, France) et les équidés plio-pléistocènes d'Europe. *Géobios* 37, S. 279–305
- Eisenmann, V. (30.03.2009). Website. Simpson' ratio diagrams. Abgerufen am 25.11.10 von <https://vera-eisenmann.com/simpson-ratio-diagrams>
- Eisenmann, V. (01.04.2009). Website. Withers height estimations. Abgerufen am 25.11.10 von <https://vera-eisenmann.com/withers-height-estimations>
- Eisenmann, V. (03.04.2009). Website. Variability Size Index (VSI). Abgerufen am 25.11.10 von <https://vera-eisenmann.com/variability-size-index-vsi>
- Eisenmann, V., Alberdi, T., de Giuli C., Staesche, U. (1988). Methodology. In Woodburne M. & Paul Sondaar, P. (Hgg.). *Studying fossil Horses. Collected papers after the „New York International Hipparion Conference 1981.* Leiden/New York/Kopenhagen/Köln: E. J. Brill, S. 1-71
- Eisenmann, V. & Bekouche, S. (1986). Identification and Discrimination of Metapodials from Pleistocene and Modern Equus, Wild and Domestic. In Meadow, R. H. & Uerpman, H.-P. (Hgg.). *Equids in the Ancient World.* In Blume, H. & Frey W. (Hgg.). *Beiträge zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients, Reihe A 19/1.* Wiesbaden: Dr. Ludwig Reichert Verlag
- Faupl, P. (2000). *Historische Geologie. Eine Einführung.* Wien: Facultas
- Forsten, A. (1996). The pleistocene horses from Achenheim, near Strasbourg (Alsace, France), and a comparison with contemporaneous finds. In *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen* 201, S. 163-177
- Forsten, A. (1973). The evolution of some morphological characters of the upper cheek teeth of the fossil horses. *Evolution* 27, S. 36–43
- Frank, C., Nagel, D., Rabeder, G. (1997). Chronologie des österreichischen Plio-Pleistozäns. In Döppes, D. & Rabeder, G. (Hgg.). *Pliozäne und Pleistozäne Faunen Österreichs. Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften* 10, S. 395-363
- Frank, C. & Rabeder, G. (1997). Klimageschichte des österreichischen Plio-Pleistozäns. In Döppes, D. & Rabeder, G. (Hgg.). *Pliozäne und Pleistozäne Faunen Österreichs. Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften* 10, S. 375-380
- Gaunitz C. et al. (2018). Ancient genomes revisit the ancestry of domestic and Przewalski's horses. *IScience* 360, S. 111-114. doi: 10.1126/science.aao3297
- Gromova, V. I. (1949). *Istorija loshadej (roda Equus) v Starom Svete. Chast' 1. obzor i opisanie form.* Trudy Paleontol. Inst. Akademii Nauk SSSR 17

- Jakubiec, Z. (1993). *Ursus arctos* Linnaeus, 1758. Braunbär. In Handbuch der Säugetiere Europas. Wiesbaden: Aula-Verlag
- Kiesewalter, L. (1888). Skelettmessungen am Pferde als Beitrag zur theoretischen Grundlage der Beurteilungslehre des Pferdes (Phil. Diss.). Universität Leipzig
- Klostermann, J. (2009). Das Klima im Eiszeitalter. Mit 7 Tabellen (2. Auflage). Stuttgart: Schweizerbart
- Koenigswald, W. (2002). Lebendige Eiszeit. Klima und Tierwelt im Wandel. Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft
- Koenigswald, W. (2004). Klima und Tierwelt im Eiszeitalter Mitteleuropas. Das Quartär. *Biologie in unserer Zeit* Jg. 34 Nr. 3, S. 151-158
- Kuzmina, I. E. (1997). Horses of North Eurasia from the Pliocene till the present time, Russian academy of Sciences. In *Proceedings of the Zoological Institute* 273, ed N. K. Vereschagin St. Petersburg [auf russisch mit englischer Zusammenfassung]
- MacFadden, B. J. (2005). Fossil Horses. Evidence for Evolution. *Science*, Vol. 307, S. 1728-1730. doi: 10.1126/science.1105458
- Meschede, M. (2015). Vereiste und eisfreie Erde. Ein Überblick. In Lozán, J. L., Grassl, H., Kasang, D., Notz, D., Escher-Vetter, H. (Hgg.). *Warnsignal Klima. Das Eis der Erde*, S. 31-37. doi: 10.2312/warnsignal.klima.eis-der-erde.05
- Mihlbachler, M. C., Rivals, F., Solounias, N., Semperebon, G. M. (2011) Dietary Change and Evolution of Horses in North America. *Science*, Vol. 332, S. 1178-1181. doi: 10.1126/science.1196166
- Musil, R. (1961). Die Höhle "Švédův Stůl". Ein typischer Höhlenhyänenhorst. Brno
- Musil, R. (1977). Die Equidenreste aus den travertinen von Taubach. *Quartärpaläontologie* 2, S. 237–264
- Musil, R. (1990). Pferdefunde (*Equus taubachensis* und *Equus scythicus*) aus der Kulna- Höhle in Mähren. Weimar: Museum für Ur- und Frühgeschichte Thüringens
- Nagel, D., Lindenbauer, J., Kavcik-Graumann, N., Rabeder, G. (2018). Subtropical Steppe Inhabitants in the late Pleistocene Cave Faunas of Eastern Middle Europe. *Slovenský Kras Acta Carsologica Slovaca* 56/1, Liptovský Mikuláš, S. 15-25
- Nobis, G. (1971). Vom Wildpferd zum Hauspferd. Studien zur Phylogenie pleistozäner Equiden Eurasiens und das Domestikationsproblem unserer Hauspferde. Köln/Wien/Böhlau

- Orlando, L. et al. (2009). Revising the recent evolutionary history of equids using ancient DNA. *PNAS* 106, 51, S. 21754–21759. doi: 10.1073/pnas.0903672106
- Oschmann, W. (2018). *Evolution der Erde. Geschichte der Erde und des Lebens* (2. Auflage). Bern: Haupt
- Pfiffner, O. A. (2015). *Geologie der Alpen* (3. Auflage). Bern: Haupt
- Planker, K. (2020). *Jungpleistozäne Pferde in Österreich am Beispiel der Teufelslucke (NÖ). Zahnmorphologie* (ungedruckte Diplomarbeit). Universität Wien
- Prat, F. (1968). *Recherche sur les équides pléistocènes en France* (Thèse de doctorat). Université de Bordeaux
- Pruvost, M. et al. (2011). Genotypes of predomestic horses match phenotypes painted in Paleolithic works of cave art. *PNAS* 108, 46, S. 18626-18630. doi: 10.1073/pnas.1108982108
- Rohland, N., Pollack, J. L., Nagel, D., Beauval, C., Airvaux, J., Pääbo, S., Hofreiter, M. (2005). The Population History of Extant and Extinct Hyenas. *Molecular Biology and Evolution*, Volume 22, Issue 12, December 2005, S. 2435-2443. doi: 10.1093/molbev/msi244
- Schwark, H. J. & Petzold, P. (1996). *Das Haflinger Pferd. Mit 52 Tabellen*. Magdeburg: Westarp Wissenschaften
- Sickenberg, O. (1933). Die Säugetierfauna der Fuchs- oder Teufelslucken bei Eggenburg. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* Jg. 1933, S. 31-38
- Sommer, R. S., Benecke, N., Lõugas, L., Nelle, O., Schmölcke, U. (2011). Holocene survival of the wild horse in Europe. A matter of open landscape? *Journal of Quaternary Science* (2011) 26 (8), S. 805–812. doi: 10.1002/jqs.1509
- Sommer, R. S. (2015). Paläoklima. Knochen weisen den Weg. Tierausbreitungen am Ende der Eiszeit. *Biologie in unserer Zeit* Jg. 45 Nr. 3, S. 186-193
- Thenius, E. (1966). Die Cervidae und Perissodactyla (Equidae, Rhinocerotidae). *Denkschriften der Akademie der Wissenschaften. Die Teufels- oder Fuchsenlucken bei Eggenburg (NÖ)*, S. 61-82
- Thenius, E. (1975). *Niederösterreichs eiszeitliche Tierwelt. Wissenschaftliche Schriftenreihe Niederösterreich* 10/11. St. Pölten: Niederösterr. Pressehaus
- van Asperen, E. N. (2010). Distinguishing between the late Middle Pleistocene interglacials of the British Isles. A multivariate approach to horse biostratigraphy. *Quaternary International* 231, S. 110-115. doi: 10.1016/j.quaint.2010.06.029

- van Asperen, E. N. (2012). Late Middle Pleistocene horse fossils from northwestern Europe as biostratigraphic indicators. *Journal of Archaeological Science*, Volume 39, Issue 7, S. 1974-1983. doi: 10.1016/j.jas.2012.02.025
- van Asperen, E. N., Stefaniak, K., Proskurnyak, I., Ridush, B. (2012). Equids from Emine-Bair-Khosar Cave (Crimea, Ukraine). Co-occurrence of the stenorid *Equus hydruntinus* and the caballoid *E. ferus latipes* based on skull and postcranial remains. *Palaeontologia Electronica* Vol. 15, Issue 1; 5A, S. 1-28. doi: 10.26879/280
- Varela, S., Lobo, J. M., Rodríguez, J., Batra, P. (2010). Were the Late Pleistocene climatic changes responsible for the disappearance of the European spotted hyena populations? Hindcasting a species geographic distribution across time. *Quaternary Science Reviews* 29, S. 2027-2035. doi: 10.1016/j.quascirev.2010.04.017
- Vitt, V. O. (1952). Loshadi Pezryksich kuganov. *Sovetskaja Archeologija* 16, S. 163-205
- von den Driesch, A. & Boessneck, J. (1974). Kritische Anmerkungen zur Widerristhöhenberechnung aus Längenmassen vor und frühgeschichtlicher Tierknochen. *Säugetierkundliche Mitteilungen* 22, S. 325-348
- von Reichenau, W. (1915). Beiträge zur näheren Kenntnis fossiler Pferde aus Deutschem Pleistozän, insbesondere über die Entwicklung und die Abkaustadien des Gebisses vom Hochterrassenpferd. *Equus mosbachensis* v. R. Darmstadt
- Weinstock, J. (2000). Late Pleistocene reindeer populations in Middle and Western Europe. An osteometrical study of *Rangifer tarandus*. *BioArchaeologica*, Band 3, S. 1-307

# Abbildungen

Ich habe mich bemüht, sämtliche Inhaber der Bildrechte ausfindig zu machen und ihre Zustimmung zur Verwendung der Bilder in dieser Arbeit eingeholt. Sollte dennoch eine Urheberrechtsverletzung bekannt werden, ersuche ich um Meldung bei mir.

## Abb. | 1 **Erdgeschichtliche Spirale**

Verändert nach Graham, J., Newman, W., Stacy, J. (2008). The geologic time spiral. A path to the past (ver. 1.1). In U.S. Geological Survey General Information Product 58, poster, 1 sheet. Verfügbar unter: <http://pubs.usgs.gov/gip/2008/58/>, Public Domain, CCO, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=5597404> (abgefragt am 30.12.19)

## Abb. | 2 **Vereisungsphasen im Laufe der Erdgeschichte**

Mit freundlicher Genehmigung von Prof. Martin Meschede, aus Meschede, M. (2018). Geologie Deutschlands. In Geologie Deutschlands. Ein prozessorientierter Ansatz (2. Auflage), S. 249. Berlin-Heidelberg: Springer-Spektrum, Abb. 16.02

## Abb. | 3 **Bildung der Panamalandbrücke**

Grafik erstellt nach Oschmann (2018), S. 335 Abb. 16-2

## Abb. | 4 **Darstellung der heutigen globalen Ozeanzirkulation**

Mit freundlicher Genehmigung der Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik, aus Schematische Darstellung der ozeanischen Zirkulation (Christian-Albrechts-Universität Kiel, 2008). Verfügbar unter: [https://www.zamg.ac.at/cms/de/images/klima/bild\\_ip-klimawandel/klimasystem/umsetzungen/2-3-4\\_1\\_1\\_thermohaline\\_zirkulation](https://www.zamg.ac.at/cms/de/images/klima/bild_ip-klimawandel/klimasystem/umsetzungen/2-3-4_1_1_thermohaline_zirkulation) (abgefragt am 26.06.19)

## Abb. | 5 **Milankovic Zyklen**

Bild erstellt und verändert nach Zachos, J., M. Pagani, L. Sloan, E. Thomas and K. Billups (2001). Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present, Science 292, 686-693, S. 687, Fig 1. Verfügbar unter: <https://wiki.bildungsserver.de/klimawandel/upload/Erdbahnparameter.jpg> (abgefragt am 26.06.19)

## Abb. | 6 **Klimarekonstruktion des Pleistozäns**

Verändert nach Koenigswald (2002), S. 31, Abb. 31

## Abb. | 7 **Die letzten beiden Höhepunkte pleistozäner Eispanzer in Europa**

© Creative-Commons. Von Juschki - Eigenes Werk. Diese Datei wurde von diesem Werk abgeleitet: Europe topography map.png erstmals hochgeladen von San Jose, CC BY-SA 4.0. Verfügbar unter: <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=39506754> (abgefragt am 22.07.19)

## Abb. | 8 **Klimaentwicklung der letzten 50.000 Jahre vor heute**

Verändert nach Sommer (2015), S. 186, Abb. 1

## Abb. | 9 **Klima im jungpleistozänen Österreich**

Verändert nach Döppes & Rabeder (1997), S. 367, Tabelle 3

**Abb. | 10 Vegetationsunterschiede zwischen Glazialen und Interglazialen**

Verändert nach Sonoma State University Website. Verfügbar unter: <http://web.sonoma.edu/users/f/freidel/global/372Chapt12LastGlacialMax.htm> (abgefragt am 11.09.19)

**Abb. | 11 Faunen der Warm- und Kaltzeiten**

Verändert nach Koenigswald (2002), S. 140, Abb. 176

**Abb. | 12 Herkunft der pleistozänen Faunen Mitteleuropas**

Verändert nach Koenigswald (2004), S. 157, Abb. 10

**Abb. | 13 Radiokarbon Datierung**

Eigene Grafik erstellt nach Koenigswald (2002), S. 26f

**Abb. | 14 Übersichtskarte der plio-/pleistozänen Fundstellen Österreichs**

Erstellt nach Döppes & Rabeder (1997), S. 389, Übersichtskarte Abb. 1

**Abb. | 15 Verbreitungsgebiet von *Crocota crocuta* im pleistozänen Europa**

Erstellt nach Dockner (2006), S.9, Figure 1.1

**Abb. | 16 Beutetieranteile aus ehemaligen Hyänenhorsten**

Verändert nach Diedrich (2010), S. 182, Fig. 8

**Abb. | 17 Pleistozäne Hyänenhöhlen in Österreich**

Erstellt nach Döppes & Rabeder (1997), S. 395, Übersichtskarte Abb. 7

**Abb. | 18 Grundriss der Teufelslucke**

Erstellt nach Ehrenberg (1966), S. 141, Abb. 6

**Abb. | 19 Stammesgeschichte, Verbreitung, Ernährungsweise und Körpergröße der Equidae**

Verändert nach MacFadden (2005), S. 1729

**Abb. | 20 Mehrere Equidae und ihre Fußkochen sowie Zähne im Vergleich**

Verändert nach <https://lucvertebrates.wordpress.com/2016/12/09/the-horse-diet-plan/#jp-carousel-3767> (abgefragt am 22.10.19) und <https://hastyreader.com/anagenesis-cladogenesis/evolution-of-the-horse/> (abgefragt am 25.10.19)

**Abb. | 21 Darstellungen caballiner Wildpferde in Höhlenmalereien, Lascaux**

Ruspoli, M. (1998). Die Höhlenmalerei von Lascaux: Auf den Spuren des frühen Menschen. Augsburg: Weltbild

**Abb. | 22 Darstellungen caballiner Wildpferde in Höhlenmalereien, Les Trois Frères**

© Creative-Commons. By Own work, Public Domain. Verfügbar unter <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=1907853> (abgefragt am 25.11.19)

**Abb. | 23 Darstellungen caballiner Wildpferde in Höhlenmalereien, Pech Merle**

© Creative-Commons. Von HTO, User Kersti Nebelsiek. Eigenes Werk (photo of HTO, changes by Kersti Nebelsiek), Gemeinfrei. Verfügbar unter: <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=19817397> (abgefragt am 25.11.19)

**Abb. | 24 Einflussfaktoren auf die Körpergröße von Pferden**

Erstellt nach Cramer (2002), S. 15

**Abb. | 25 Größenunterschiede moderner Hauspferdrassen**

Erstellt nach Cramer (2002), S. 143

**Abb. | 26 Pferdeskelett**

© Creative-Commons. By Wikipedian Prolific, vectorization process by The PhotographerT- his W3C-unspecified vector image was created with Inkscape. File:Horseanatomy.png, CC BY-SA 3.0. Verfügbar unter: <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=44546089> (abgefragt am 25.11.19)

**Abb. | 27 Maßsystem für das Metacarpale III**

Aus Eisenmann & Bekouche (1986), S. 130f, Figure 1-4

**Abb. | 28 Verhältnisdiagramm von Langknochenproportionen**

Verändert nach Eisenmann, V. (30.03.2009). Website. Simpson' ratio diagrams. Abgerufen am 25.11.10 von <https://vera-eisenmann.com/simpson-ratio-diagrams>

**Abb. | 29 Verhältnisdiagramm Metacarpalia III**

Selbst erstellt. Maßsystem nach Eisenmann & Bekouche (1986), Figure 1-4

**Abb. | 30 Verhältnisdiagramm Metatarsalia III**

Selbst erstellt. Maßsystem nach Eisenmann & Bekouche (1986), Figure 1-3, und 5

**Abb. | 31 Maßsystem für das Metatarsal III**

Aus Eisenmann & Bekouche (1986), Figure 1-3 und 5, S. 130f

**Abb. | 32 Verhältnisdiagramm Phalangen I (anterior)**

Selbst erstellt. Maßsystem nach Dive & Eisenmann (1991), Fig. 1, S. 285

**Abb. | 33 Maßsystem für die Phalangen I**

Verändert nach Dive & Eisenmann (1991), Fig. 1, S. 285

**Abb. | 34 Verhältnisdiagramm Phalangen I (posterior)**

Selbst erstellt. Maßsystem nach Dive & Eisenmann (1991), Fig. 1

**Abb. | 35 VSI Werte Jaurens und Teufelslucke**

Selbst erstellt

**Abb. | 36 VSI Vergleich**

Selbst erstellt

**Abb. | 37 RI- Vergleich**

Verändert und Daten hinzugefügt nach Boulbes & van Asperen (2019), Figure 8, S.15

**Abb. | 38 Fotos Metacarpalia Vergleich**

Eigenes Foto, Markierungen hinzugefügt

**Abb. | 39 Größenverhältnis MC III zu MT III**

Selbst erstellt

**Abb. | 40 Verhältnisaigramm fragliches Metatarsal III**

Selbst erstellt. Maßsystem nach Eisenmann & Bekouche (1986), Figure 1-3, und 5

**Abb. | 41 Verhältnisaigramm fraglicher Phalanx I (posterior)**

Selbst erstellt. Maßsystem nach Dive & Eisenmann (1991), Fig. 1

**Abb. | 42 RI-Vergleich, Subspezies**

Verändert und Daten hinzugefügt nach Boulbes & van Asperen (2019), Figure 8, S.15

**Abb. | 43 Phalanx terminalis**

Eigenes Foto

**Abb. | 44 Phalanx terminalis, Maßstrecken-Skizze**

Skizze nach Eisenmann et al. (1988), S.69, Figure 29

**Abb. | 45 Phalanx medialis**

Eigenes Foto

**Abb. | 46 Phalanx medialis, Maßstrecken-Skizze**

Skizze nach Eisenmann et al. (1988), S.67, Figure 28

**Abb. | 47 Phalanx basalis**

Eigenes Foto

**Abb. | 48 Phalanx basalis, Maßstrecken-Skizze**

Skizze nach Dive & Eisenmann (1991), S 285, Figure 1

**Abb. | 49 Metacarpal III**

Eigenes Foto

**Abb. | 50 Metacarpal III, Maßstrecken-Skizze**

Skizze nach Eisenmann & Bekouche (1986), S 130f, Figure 1-5

**Abb. | 51 Metatarsal III**

Eigenes Foto

**Abb. | 52 Metatarsal III, Maßstrecken-Skizze**

Skizze nach Eisenmann & Bekouche (1986), S 130f, Figure 1-5

**Abb. | 53 Talus**

Eigenes Foto

**Abb. | 54 Talus, Maßstrecken-Skizze**

Skizze nach Eisenmann et al. (1988), S 55, Fig. 23

**Abb. | 55 Calcaneus**

Eigenes Foto

**Abb. | 56 Calcaneus, Maßstrecken-Skizze**

Skizze nach Eisenmann et al. (1988), S 56, Fig. 22

**Abb. | 57 Radius und Ulna**

Eigenes Foto

**Abb. | 58 Radius, Maßstrecken-Skizze**

Skizze nach Eisenmann et al. (1988), S 41, Fig. 13

**Abb. | 59 Ulna, Maßstrecken-Skizze**

Skizze nach Eisenmann et al. (1988), S 43, Fig. 14

**Abb. | 60 Tibia**

Eigenes Foto

**Abb. | 61 Tibia, Maßstrecken-Skizze**

Skizze nach Eisenmann et al. (1988), S 53, Fig. 20

**Abb. | 62 Humerus, Maßstrecken-Skizze**

Skizze nach Eisenmann et al. (1988), S 38, Fig. 12

**Abb. | 63 Scapula**

Eigenes Foto

**Abb. | 64 Scapula, Maßstrecken-Skizze**

Skizze nach Eisenmann et al. (1988), S 37, Fig. 11

**Abb. | 65 Pelvis**

Eigenes Foto

**Abb. | 66 Pelvis, Maßstrecken-Skizze**

Skizze nach Eisenmann et al. (1988), S 37, Fig. 11

**Abb. | 67 Manibula**

Eigenes Foto

**Abb. | 68 Mandibula, Maßstrecken-Skizze**

Skizze nach Eisenmann et al. (1988), S 13, Fig. 4A+ 4B

## Anhang

Zu jedem der vermessenen Skelettelemente wird das Maßstreckensystem Vera Eisenmanns inklusive Skizzen und Legende angegeben, sowie ein Foto eines entsprechenden Exemplars aus der Teufelslucke beigefügt (mit Ausnahme des Humerus).

Eine Tabelle fasst die wichtigsten statistischen Werte zu jeder Maßstrecke zusammen, darin werden folgende Abkürzungen verwendet:

**Mes.** = die Zahlen beziehen sich auf das Messungssystem von V. Eisenmann Et al. (Leiden, New York, Kopenhagen, Berlin 1988)

**n** = gemessene Exemplare

$\bar{x}$  = Mittelwert

**min.** = kleinster gemessener Wert

**max.** = größter gemessener Wert

**s** = Standardabweichung

**v** = Variationskoeffizient in %

Alle Maße in Millimeter (mm).

Eine zweite Tabelle gibt die Messwerte zu jedem vermessenen Exemplar an, ebenfalls in Millimeter (mm).

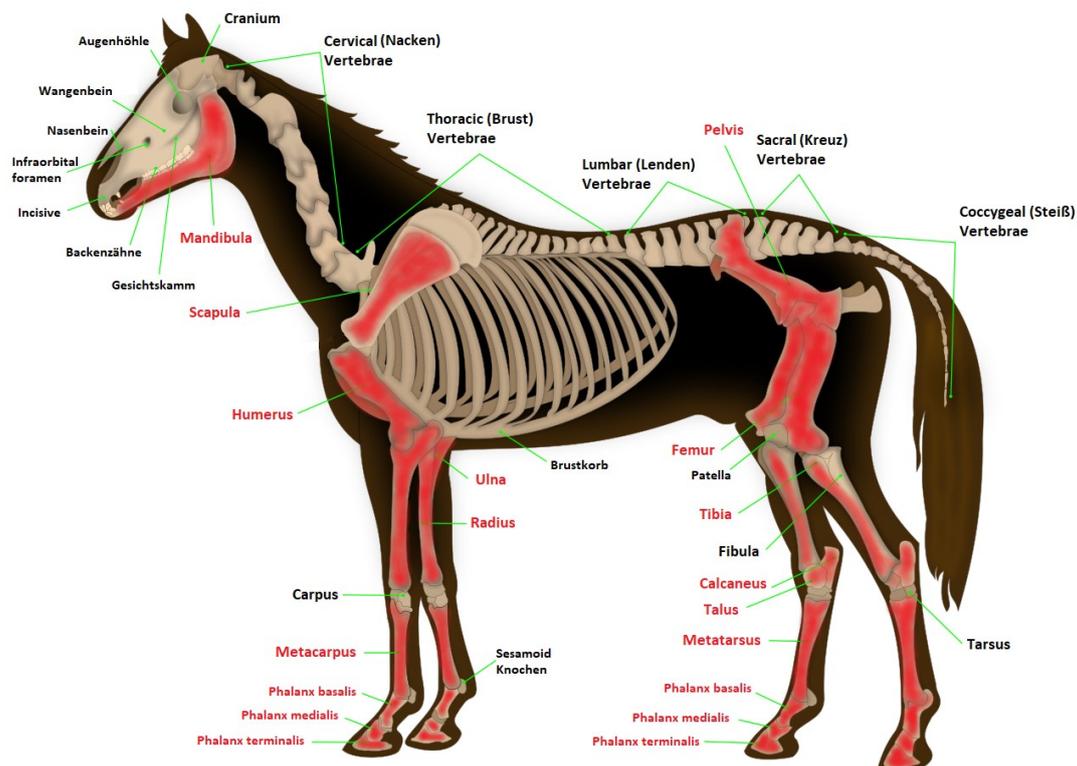
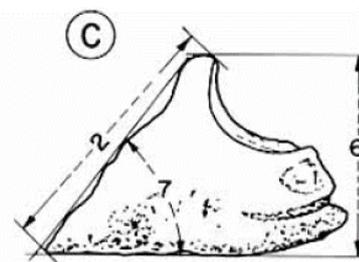
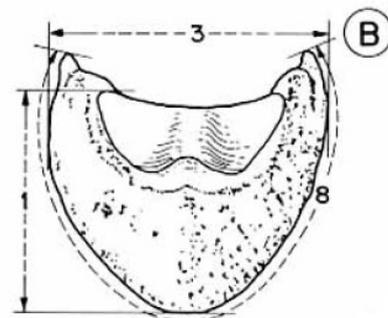
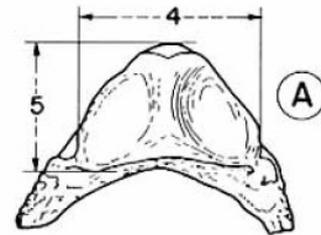


Abb. 26 | Pferdeskelett

Vermessene Skelettelemente rot markiert. (Verändert nach © Creative-Commons )

## Anh. 1 | Phalanx terminalis



- (1) Länge von der posterioren Kante der artikularen Fläche, zur Spitze des Phalanx
- (2) Anteriore Länge
- (3) Maximale Breite
- (4) Articulare Breite
- (5) Articulare Tiefe
- (6) Maximale Höhe
- (7) Winkel zwischen Sohle und dorsaler Linie
- (8) Kreislinie der Sohle

Abb. 43 + 44 | Phalanx terminalis (Foto und Maßstrecken-Skizze)

Ansicht: (A) proximal, (B) anterior, (C) lateral (Eigenes Foto und Skizze Eisenmann et al. 1988)

Tab. 9 | Phalanx terminalis (*Equus cf. ferus*, Teufelslucke), statistische Werte

Phalanx terminalis ( <i>Equus cf. ferus</i> , Teufelslucke)							
	Mes.	n	$\bar{x}$	min.	max.	s	v
PHT	1	14	57,6	49,8	61,9	3,9	6,7
	2	14	57	44,7	63,9	5	8,8
	3	8	72,6	65,9	81,5	5	6,8
	4	14	53,5	45,4	64,6	4,1	7,7
	5	15	32,5	28,2	35,7	2,3	7
	6	13	49,5	42,2	57,6	4,1	8,3
	7	14	47,5	40	55	4,1	8,7
	8	1	185	185	185,0	0	0

Tab. 10 | Phalanx terminalis (*Equus cf. ferus*, Teufelslucke), Messwerte

Phalanx terminalis ( <i>Equus cf. ferus</i> , Teufelslucke)								
Bezeichnung	Maße							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Pht 1	59	62,3	/	50,6	33,8	53,6	55	/
Pht 2	61,8	59,6	81,5	53	35,5	50,5	50	185
Pht 3	61,9	63,9	69,1	54,3	34,1	57,6	55	/
Pht 4	59,3	56,9	/	55,3	33,8	50,5	50	/
Pht 5	50,7	52,4	65,9	50,8	31,6	45,4	45	/
Pht 6	61,6	63,4	73	55,5	34,1	53,7	50	/
Pht 7	61	60,8	71	55	35,7	49,1	45	/
Pht 8	58	57,5	74,4	49,7	28,3	52,2	45	/
Pht 9	54,5	51,2	67,6	52,3	32,4	42,2	40	/
Pht 10	55,9	58,3	/	/	29,1	48,8	45	/
Pht 11	/	/	78	64,6	33,2		50	/
Pht 12	59	56,4	/	52,4	33	50,1	45	/
Pht 13	49,8	44,7	/	45,4	28,2			/
Pht 14	59,7	57,2	/	56	32	45,4	45	/
Pht 15	54	54		54,1	32,7	44,7	45	/

## Anh. 2 | Phalanx medialis

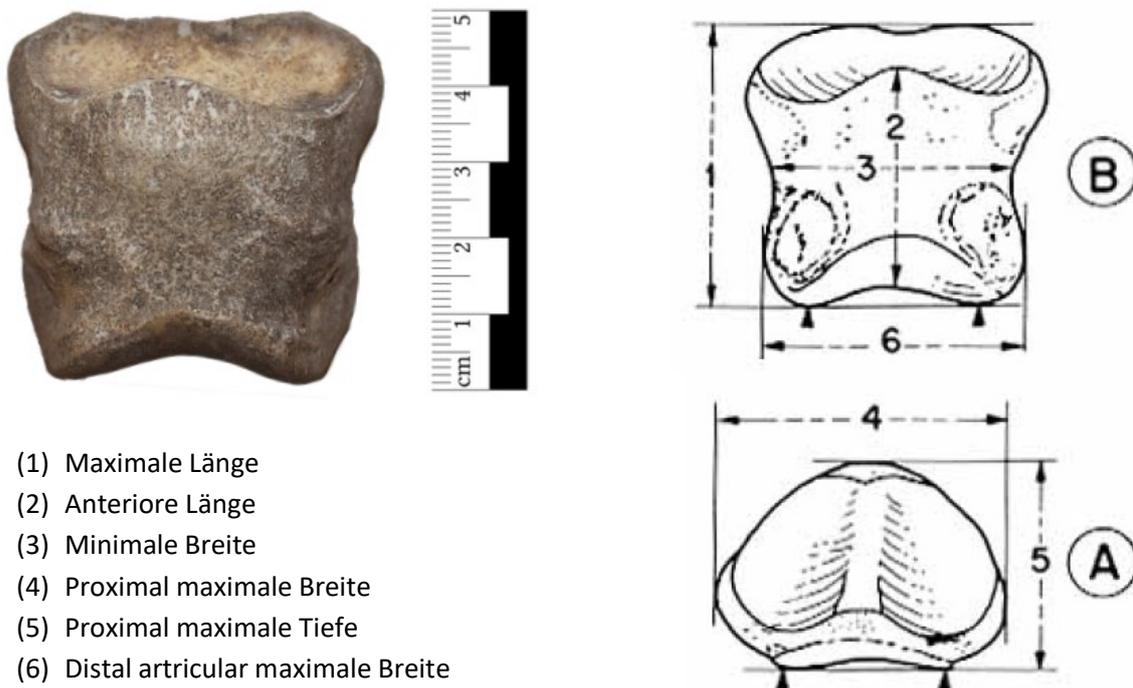


Abb. 45 + 46 | Phalanx medialis (Foto und Maßstrecken-Skizze)

Ansicht: (A) proximal, (B) anterior (Eigenes Foto und Skizze Eisenmann et al. 1988)

Tab. 11 | Phalanx mediales (*Equus cf. ferus*, Teufelslucke), statistische Werte

Phalanx mediales ( <i>Equus cf. ferus</i> , Teufelslucken)							
PHM	Mes.	n	$\bar{x}$	min.	max.	s	v
	1	17	50,6	47,5	55,4	2,5	4,9
	2	16	40,4	36,3	45,6	2,6	6,5
	3	16	49,7	46,1	53,9	2,2	4,3
	4	17	57,2	49,9	62,6	3,4	5,9
	5	16	35,2	30,9	38,1	1,8	5,2
	6	13	53,7	47,2	58,8	3,0	5,6

Tab. 12 | Phalanx mediales (*Equus cf. ferus*, Teufelslucke), Messwerte

Phalanx medialis ( <i>Equus cf. ferus</i> , Teufelslucke)						
Bezeichnung	Maße					
	1	2	3	4	5	6
Phm 1	55,4	44,2	51,6	62,5	38,1	55,6
Phm 2	49,1	41,7	51,5	58,5	35,4	54,6
Phm 3	55	45,6	51,9	60,4	37,6	56,3
Phm 4	47,9	42,2	52,2	58,9	35,4	56,2
Phm 5	51	41,6	50,5	58,8	36,5	53,8
Phm 6	50,5	41,3	49	59,5	36,2	54,4
Phm 7	48,9	42,5	53,9	62,6	37,5	58,8
Phm 8	49,8	41	50,8	58,2	33,4	54,4
Phm 9	48,7	39,9	48,2	57,6	34,5	52,5
Phm 10	48,9	36,31	49,1	57	34,9	47,2
Phm 11	47,5	/	50,4	54,9	33,2	54,5
Phm 12	47,6	36,54	46,05	49,9	30,93	/
Phm 13	51,1	37,8	47,2	54	/	/
Phm 14	52,3	39	/	58,3	35,1	/
Phm 15	52	38,8	49,1	54,9	33,4	49,7
Phm 16	54,7	41,3	47,1	56,1	36,6	/
Phm 17	49,5	36,6	47,1	51	34,7	50,2

## Anh. 3 | Phalanx basalis

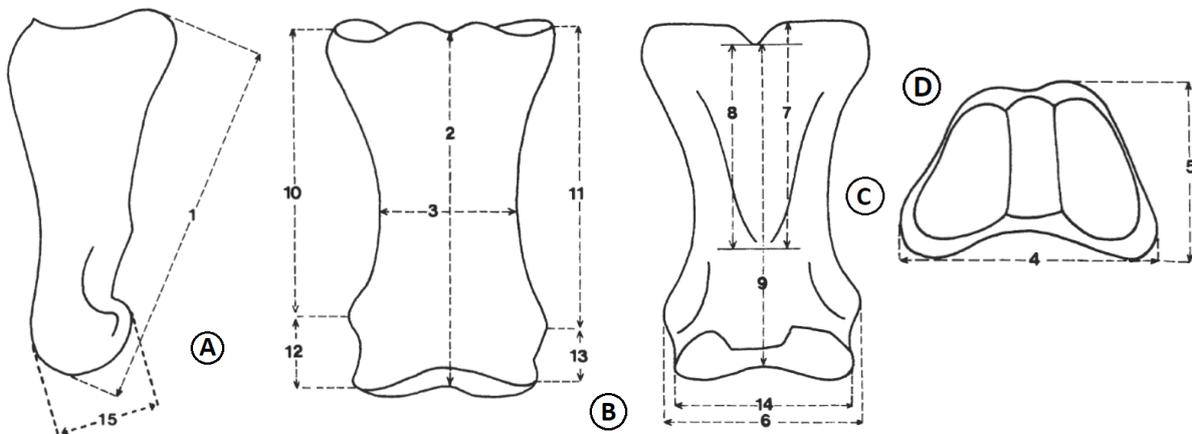
Phalanx basalis anterior



Phalanx basalis posterior



Phalanx basalis posterior  
(juvenil/subadult)



- |  |  |
|--|--|
| (1) Größte Länge                               | (8) Kleinste Länge des <i>trigonum phalangis</i> |
| (2) Anteriore Länge                            | (9) Posteriore Länge                             |
| (3) Kleinste Breite                            | (10) Medial supra-tuberositale Länge             |
| (4) Proximale Breite                           | (11) Lateral supra-tuberositale Länge            |
| (5) Proximale Tiefe                            | (12) Medial infra-tuberositale Länge             |
| (6) Distal supra-articulare Breite             | (13) Lateral infra-tuberositale Länge            |
| (7) Größte Länge des <i>trigonum phalangis</i> | (14) Distal articulare Breite                    |
|  | (15) Distal articulare Tiefe                     |

Abb. 47 + 48 | Phalanx basalis (Foto und Maßstrecken-Skizze)

Ansicht: (A) lateral, (B) anterior, (C) posterior, (D) proximal (Eigenes Foto und Skizze Eisenmann et al. 1991)

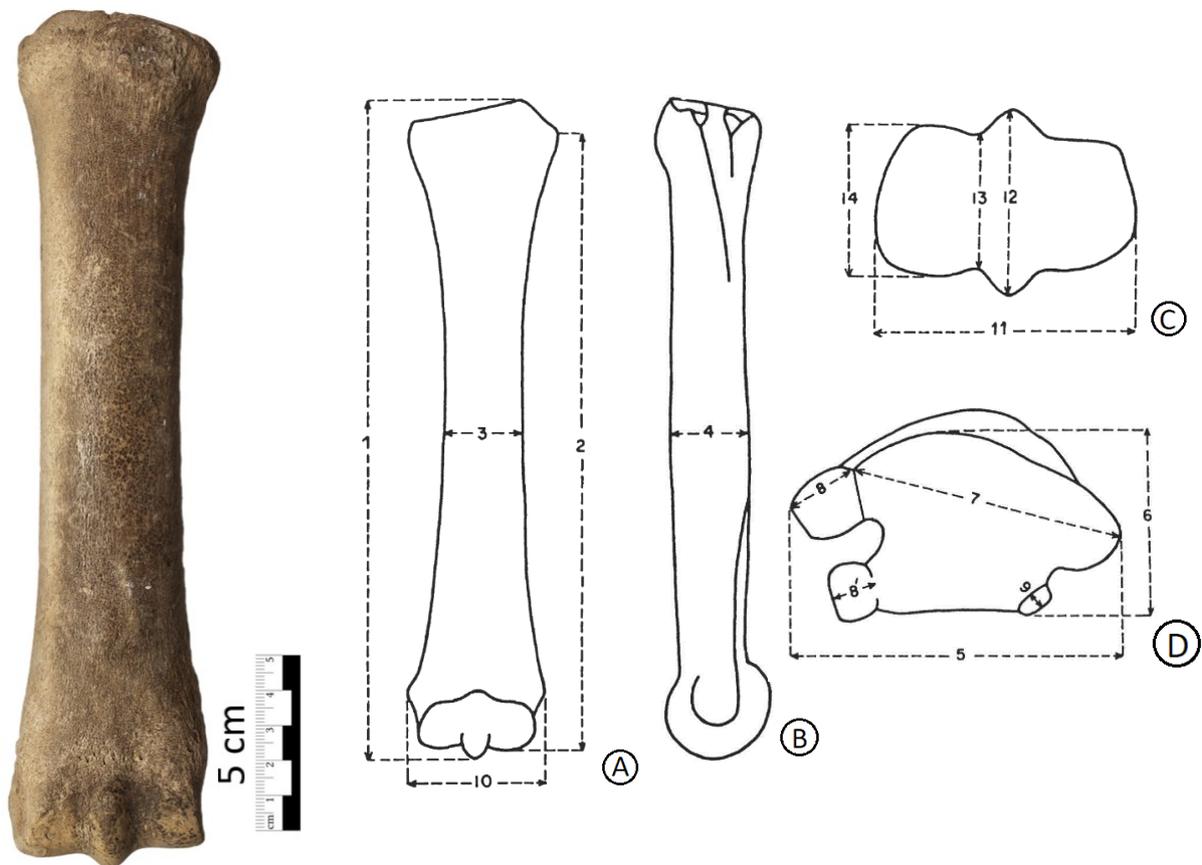
Tab. 13| Phalanx basalis (*Equus cf. ferus*, Teufelslucke), statistische Werte

Phalanx basalis anterior und posterior ( <i>Equus cf. ferus</i> , Teufelslucke)							
	Mes.	n	$\bar{x}$	min.	max.	s	v
<b>PHB ant.</b>	1	13	88,3	80	95,9	4,8	5,4
	2	14	80,6	73,2	88,1	3,8	4,7
	3	14	36,5	28,8	40,7	3,2	8,7
	4	12	55,5	49,7	62,5	3,7	6,7
	5	12	39,6	33,8	53,3	4,7	11,9
	6	13	48,2	43,2	52,7	2,6	5,4
	7	13	60	52,3	65,7	4,7	7,9
	8	13	53,5	47,8	58,0	3,3	6,1
	9	13	78,5	72	83,1	3,7	4,8
	10	13	67,1	57,9	72,3	4,4	6,5
	11	14	68,4	61,7	76	4,8	7
	12	12	12,0	9,9	15,8	1,7	14,3
	13	14	11,0	7,4	16,7	2,5	22,7
	14	13	47,1	43,0	50,0	2,3	4,9
	15	12	25,6	22,3	28,3	2,1	8,2
<b>PHB post.</b>	1	13	89,2	83,5	92,6	2,4	2,7
	2	13	79,7	74	84,3	2,7	3,4
	3	13	40,6	38,4	42,8	1,3	3,1
	4	13	62,6	60,4	66,1	1,7	2,7
	5	13	41,5	37	45,5	2,6	6,3
	6	13	51,9	49,5	56	1,9	3,6
	7	13	59,5	53,5	64,6	3	5,1
	8	13	53,3	46	77,2	7,2	13,5
	9	13	77,6	72,9	80,3	2	2,5
	10	13	63,8	59,8	68	2,6	4,1
	11	13	65,2	60,7	69,4	2,7	4,1
	12	13	14,6	11,7	18,9	2,3	15,5
	13	13	12,7	10,8	14,6	1,2	9,8
	14	13	48,9	44,7	53,6	2	4,1
	15	11	26,4	23,8	29	1,3	4,8

Tab. 14 | Phalanx basalis (*Equus cf. ferus*, Teufelslucke), Messwerte

Phalanx basalis ( <i>Equus cf. ferus</i> , Teufelslucke)															
Phalanx basalis anterior															
	Maße														
Bezeichnung	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Phb 1	94,7	84,2	40,7	62,5	41,6	52,7	65,4	58,0	81,3	68,9	69,8	13,1	14,0	49,7	27,3
Phb 2	84,7	78,7	37,4	54,9	38,2	47,0	55,7	47,8	74,0	65,8	65,8	11,2	10,1	47,7	26,3
Phb 5	91,5	80,4	38,5	60,8	38,8	50,0	64,4	57,2	80,4	67,9	69,1	14,3	13,9	49,0	27,5
Phb 9	81,1	73,2	30,7	52,9	34,7	45,1	57,7	52,3	72,0	61,8	62,5	10,2	11,0	45,2	23,3
Phb 11	80,0	75,1	34,3	49,7	53,3	43,2	52,7	48,8	72,0	62,6	62,6	10,4	10,1	43,9	22,8
Phb 12	85,0	80,7	28,8	/	/	/	54,0	49,2	78,7	57,9	61,7	/	16,7	/	/
Phb 15	89,4	88,1	37,6	52,9	33,8	46,0	62,6	56,3	80,6	72,3	76,0	9,9	7,4	43,0	22,3
Phb 18	/	83,6	39,7	/	/	47,5	/	/	/	/	64,4	/	13,2	44,3	/
Phb 19	84,0	78,1	36,0	50,4	39,8	47,3	52,3	50,6	75,4	63,5	64,3	15,8	9,9	46,5	25,3
Phb 20	90,0	79,1	37,5	54,7	36,7	49,4	61,3	54,8	79,0	69,2	70,0	11,1	9,0	48,9	27,7
Phb 22	95,9	85,1	38,3	58,5	41,5	52,6	61,4	55,9	83,1	72,2	73,9	13,1	11,2	50,0	26,7
Phb 23	88,1	79,0	38,5	57,0	38,0	48,9	61,8	54,1	79,3	67,6	69,0	11,3	10,0	47,7	28,3
Phb 24	91,7	82,0	35,5	54,8	38,6	47,8	65,7	55,8	81,2	71,7	73,2	12,1	8,9	47,3	26,8
Phb 26	91,8	81,2	37,3	57,2	40,2	49,8	64,7	55,3	83,0	71,4	75,5	11,1	8,4	49,7	22,8
Phalanx basalis posterior															
Bezeichnung	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Phb 3	90,4	84,3	39,9	65,2	44,7	52,9	58,2	50,2	80,1	63,9	67,9	13,9	13,4	44,7	25,5
Phb 4	91,2	83,1	40,8	61,2	38,0	52,2	63,7	51,2	76,0	68,0	66,9	15,2	12,3	49,8	26,4
Phb 6	87,2	78,9	38,4	60,8	37,0	52,0	58,9	51,5	77,7	65,5	65,3	11,7	13,4	48,0	/
Phb 8	83,5	78,2	40,9	66,1	45,5	50,8	58,9	52,6	75,6	60,3	60,8	16,1	14,6	47,4	23,8
Phb 10	86,1	74,0	39,0	62,2	42,6	51,8	53,5	46,0	72,9	59,8	60,7	12,8	10,8	48,0	27,6
Phb 13	89,4	77,3	39,1	63,4	42,8	49,5	58,0	52,8	76,1	61,6	62,0	18,5	14,6	47,6	26,3
Phb14	88,4	79,2	42,1	61,9	38,4	51,7	57,2	50,2	77,9	63,1	65,0	12,8	11,3	49,5	25,6
Phb 17	91,1	82,8	41,8	62,6	39,5	51,2	61,0	77,2	78,6	61,0	64,6	17,0	11,8	49,0	26,3
Phb 21	91,5	79,9	42,8	63,8	39,7	55,3	64,6	55,2	80,3	67,9	69,4	12,6	11,7	51,3	27,0
Phb 25	92,6	78,7	41,8	63,6	44,2	56,0	63,7	51,6	78,3	62,2	64,6	18,9	14,5	53,6	29,0
Phb 27	88,5	81,8	39,9	60,5	42,9	49,6	57,9	53,4	79,1	64,8	66,8	13,4	13,0	48,7	27,0
Phb 28	90,0	80,7	40,7	61,6	42,0	50,0	57,2	49,9	78,8	65,1	65,4	13,6	12,6	49,6	/
Phb 7	89,4	76,9	40,9	60,4	42,5	52,2	60,7	51,1	77,5	66,2	68,6	12,9	11,7	48,4	25,6
Phalanx basalis posterior (juvenil/subadult)															
Bezeichnung	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Phb juv.	59,1	51,7	28,9	40,5	28,3	38,5	37,2	28,7	48,5	37,8	38,5	14,3	12,5	41,2	20

## Anh. 4 | Metacarpale III



- |   |  |
|---|--|
| (1) Größte Länge  | (8) Durchmesser der artikularen Facette der Os carpale IV (Unciform) |
| (2) Laterale (äußere) Länge   | (9) Dur. d. art. Fac. d. Os car. II (Trapezoid)                      |
| (3) Diaphysenbreite   | (10) Lateral supra-tuberositale Länge                                |
| (4) Tiefe an der Mitte  | (11) Breite der distalen Articulation                                |
| (5) Breite der proximalen artikularen Fläche                        | (12) Tiefe des sagittalen Kamms                                      |
| (6) Tiefe der proximalen artikularen Fläche                         | (13) Kleinste Tiefe der medialen Condyle                             |
| (7) Durchmesser der artikularen Facette der Os carpale III (Magnum) | (14) Größte Tiefe der medialen Condyle                               |

Abb. 49 + 50 | Metacarpale III (Foto und Maßstrecken-Skizze)

Ansicht: (A) anterior, (B) lateral, (C) distal, (D) proximal (Eigenes Foto und Skizze Eisenmann et al. 1986)

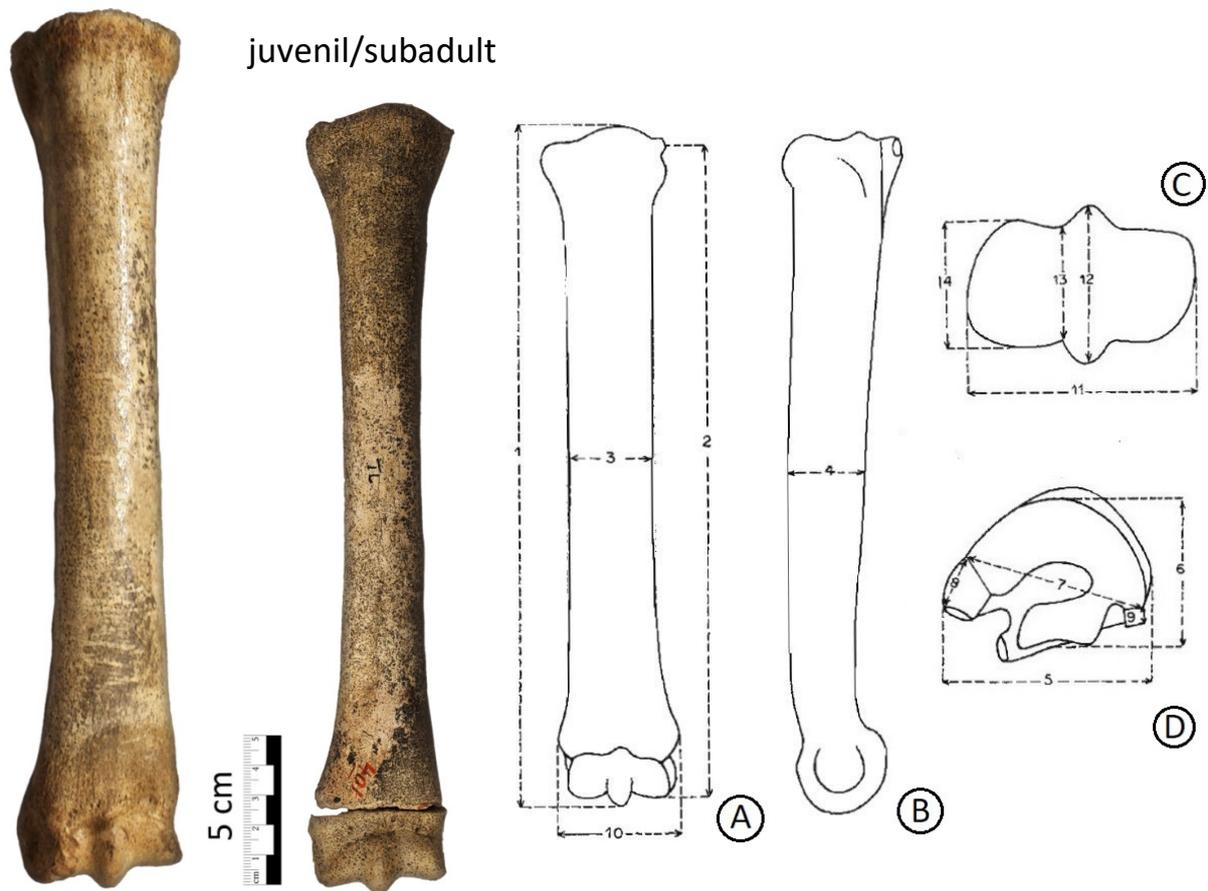
Tab. 15 | Metacarpale III (*Equus cf. ferus*, Teufelslucke), statistische Werte

Metacarpale III ( <i>Equus cf. ferus</i> , Teufelslucke)							
MC III	Mes.	n	$\bar{x}$	min.	max.	s	v
	1	20	234,2	221,5	249	7,5	3,2
	3	20	40,7	35,4	44	2,3	5,7
	4	19	30,4	26,5	37,1	2,3	7,5
	5	19	54,7	48,9	60,4	2,9	5,2
	6	19	34,7	29,8	38,9	2,1	5,9
	7	21	44,7	38,6	49,1	2,5	5,6
	8	21	16,7	12,7	20,5	2,1	12,7
	10	20	54,3	48,5	59,7	2,5	4,6
	11	17	55,4	52,9	59,8	1,8	3,2
	12	19	40,1	35,8	42,7	1,7	4,4
	13	21	31,1	27,8	32,8	1,3	4,3
	14	18	32,9	29,6	34,5	1,3	4

Tab. 16 | Metacarpale III (*Equus cf. ferus*, Teufelslucke), Messwerte

Metacarpale III ( <i>Equus cf. ferus</i> , Teufelslucke)												
Bezeichnung	Maße											
	1	3	4	5	6	7	8	10	11	12	13	14
MC3 1	229,3	40,1	29,5	52,7	33,6	43,9	16,3	51,7	53,4	39,9	31,6	32,9
MC3 2	236,0	42,5	31,0	55,0	35,5	43,1	17,9	55,1	56,1	40,1	30,7	32,8
MC3 3	230,0	42,4	37,1	60,4	36,3	46,6	20,5	58,4	57,6	41,2	32,3	34,1
MC3 4	/	35,4	26,6	48,9	/	39,9	12,7	48,5	/	/	29,7	30,1
MC3 5	242,5	43,6	32,8	57,6	38,9	46,0	17,8	59,7	59,8	41,4	31,3	32,9
MC3 6	225,9	43,3	30,0	/	33,8	49,1	15,2	55,0	55,4	40,8	32,2	33,7
MC3 7	242,1	41,3	30,4	55,2	35,2	45,2	18,1	54,3	56,5	41,9	31,8	34,3
MC3 8	237,6	/	/	/	/	45,7	17,4	/	/	/	30,1	/
MC3 9	226,3	41,5	30,3	53,4	30,2	42,1	20,0	53,9	55,0	39,5	30,4	33,5
MC3 10	231,2	39,2	30,0	55,8	33,4	45,3	14,8	54,0	55,1	40,3	32,0	33,3
MC3 11	243,1	36,2	28,6	54,0	34,8	44,9	16,0	51,4	/	35,8	28,7	/
MC3 12	236,0	40,8	30,7	58,8	35,3	47,4	14,3	56,3	55,9	42,0	32,8	33,3
MC3 13	224,3	42,1	/	55,1	36,3	44,2	17,6	54,3	54,6	38,5	27,8	31,5
MC3 14	236,5	43,2	32,4	55,7	34,2	46,7	13,3	55,2	55,7	38,2	32,7	34,1
MC3 15	231,1	39,2	28,8	52,7	33,9	43,2	17,6	53,6	53,3	40,1	31,4	33,7
MC3 16	221,5	39,0	27,4	50,6	29,8	38,9	16,8	52,1	53,2	37,7	29,0	29,6
MC3 17	249,0	44,0	32,9	56,5	36,4	44,2	19,4	57,1	54,9	42,7	32,1	32,3
MC3 18	229,4	38,0	29,4	51,7	33,8	42,3	15,0	51,9	/	39,8	31,3	/
MC3 19	243,0	39,5	28,6	57,5	36,1	48,3	18,1	55,2	55,2	41,1	31,3	32,8
MC3 20	241,7	40,2	31,4	56,6	36,4	46,0	18,3	54,9	57,9	42,1	32,5	34,5
MC3 21	226,9	42,1	29,6	51,6	35,1	46,2	13,6	52,9	52,9	38,0	31,4	32,1

## Anh. 5 | Metatarsale III



- |  |  |
|--|--|
| (1) Größte Länge   | (8) Durchmesser der artikularen Facette der Os tarsale IV (Cuboid) |
| (2) Laterale (äußere) Länge  | (9) Dur. d. art. Fac. d. Os tar. II (Cuneiform)                    |
| (3) Diaphysenbreite  | (10) Lateral supra-tuberositale Länge                              |
| (4) Tiefe an der Mitte   | (11) Breite der distalen Articulation                              |
| (5) Größte proximale Breite  | (12) Tiefe des sagittalen Kamms                                    |
| (6) Größte proximale Tiefe   | (13) Kleinste Tiefe der medialen Condyle                           |
| (7) Durchmesser der artikularen Facette der Os tarsale III (große Cuneiform) | (14) Größte Tiefe der medialen Condyle                             |

Abb. 51 + 52 | Metatarsale III (Foto und Maßstrecken-Skizze)

Ansicht: (A) anterior, (B) lateral, (C) distal, (D) proximal (Eigenes Foto und Skizze Eisenmann et al. 1986)

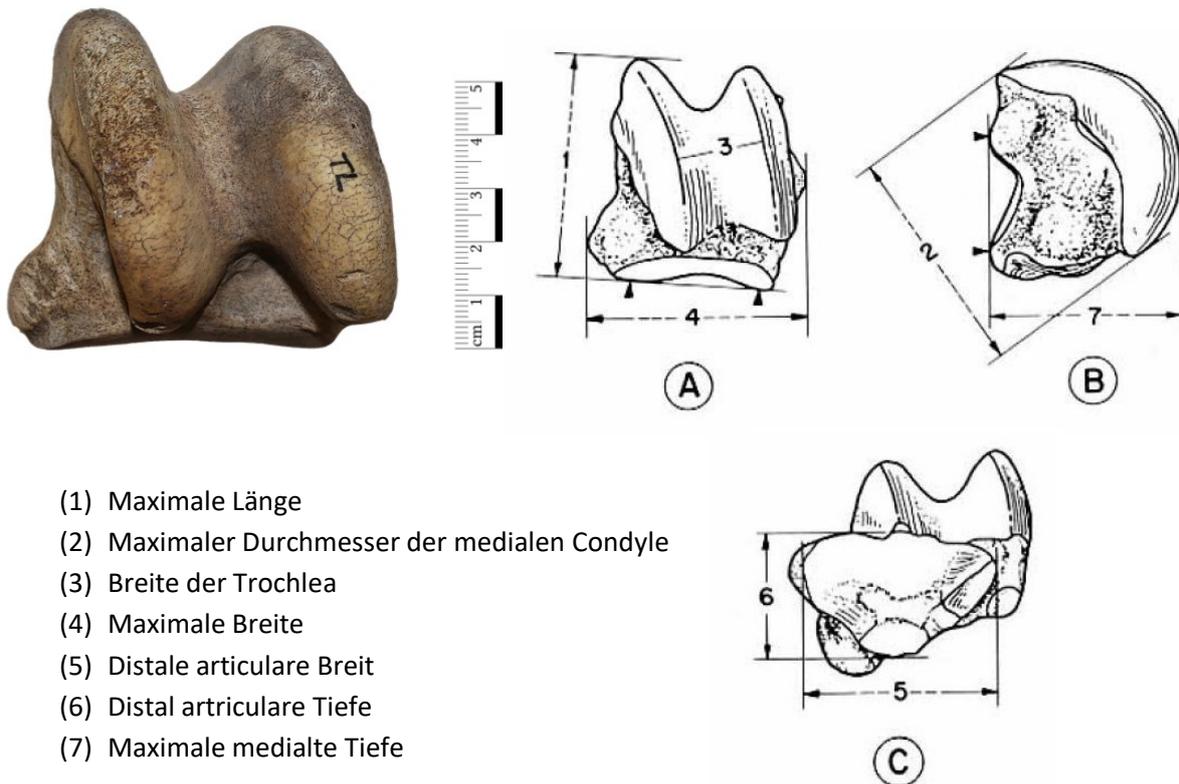
Tab. 17 | Metatarsale III (*Equus cf. ferus*, Teufelslucke), statistische Werte

Metatarsale III ( <i>Equus cf. ferus</i> , Teufelslucke)							
MT III	Mes.	n	$\bar{x}$	min.	max.	s	v
	1	19	277,5	254,1	291,6	8,9	3,2
	3	18	38,9	32,5	44,1	2,6	6,6
	4	18	36,7	32,3	40,8	2,1	5,8
	5	19	55,5	52,4	59,7	2,2	4,1
	6	18	45,6	41,7	52,1	2,9	6,4
	7	16	50,2	46,7	55,1	2,5	4,9
	8	16	12,9	10,1	16,4	2,1	15,9
	10	20	55,9	51,6	61,6	2,9	5,1
	11	18	56,1	51,1	61,3	2,6	4,6
	12	20	41,2	30,9	45,5	3	7,4
	13	19	31	22,2	34,8	2,5	8
	14	19	34,6	30,1	38	1,7	5

Tab. 18 | Metatarsale III (*Equus cf. ferus*, Teufelslucke), Messwerte

Metatarsale III ( <i>Equus cf. ferus</i> , Teufelslucke)												
Bezeichnung	Maße											
	1	3	4	5	6	7	8	10	11	12	13	14
MT3 1	279,4	38,6	37,2	54,5	52,1	48,9	11,9	56,3	57,2	43,8	32,2	35,5
MT3 2	271,1	40,9	38,9	58,9	46,4	/	16,3	57,3	58,2	41,3	31,2	35,7
MT3 3	283,2	37,4	34,7	52,8	42,3	51,2	12,0	51,6	52,1	30,9	22,2	30,1
MT3 4	271,6	38,0	37,1	55,2	49,5	48,0	16,4	53,0	51,1	39,7	30,0	33,2
MT3 5	283,7	40,3	40,0	57,9	45,5	47,8	13,8	59,2	59,9	42,9	32,3	35,5
MT3 6	269,6	39,1	35,4	53,3	42,3	46,8	11,2	57,5	55,5	41,4	32,6	33,2
MT3 7	287,0	39,9	38,6	58,7	47,9	54,1	15,5	60,5	61,3	43,0	32,8	34,7
MT3 8	270,7	32,5	32,3	54,2	43,4	48,9	10,4	52,9	55,7	39,9	30,9	33,6
MT3 9	254,1	37,8	36,4	52,5	/	48,9	10,1	54,5	54,7	40,3	29,3	33,0
MT3 10	283,9	/	/	55,1	42,3	/	/	54,2	/	36,7	/	/
MT3 11	274,2	35,4	34,3	56,6	43,7	49,4	12,2	52,4	53,7	42,4	32,0	33,6
MT3 12	267,4	39,1	38,4	54,7	46,2	49,7	12,7	56,6	56,1	42,7	31,0	35,7
MT3 13	289,6	40,1	36,9	57,8	44,0	50,3	10,8	58,8	58,4	44,1	31,9	34,9
MT3 14	275,8	39,5	36,4	54,7	47,0	52,2	13,4	55,5	58,1	42,1	30,4	34,3
MT3 15	282,3	39,3	34,6	52,4	41,8	/	/	56,1	55,2	40,4	32,2	34,4
MT3 16	291,6	35,2	35,0	56,0	47,7	52,9	11,2	52,8	56,1	43,1	32,2	35,8
MT3 17	272,1	37,5	35,7	52,8	43,4	46,7	15,8	53,2	52,8	41,0	28,3	34,6
MT3 18	280,9	41,9	38,5	/	/	/	/	54,6	56,0	39,9	30,8	34,4
MT3 19	284,7	44,1	40,8	55,9	45,7	52,5	/	59,4	57,4	43,0	31,0	37,7
MT3 20	/	/	/	59,7	50,1	55,1	12,5	61,6	/	45,5	34,8	38,0
Juveniles/Subadultes Metatarsale III												
MT3 juv.	260	25,8	25,91	48,1	38,0	44,6	10,2	42,8	45,5	34,9	27	29,5

## Anh. 6 | Talus



- (1) Maximale Länge
- (2) Maximaler Durchmesser der medialen Condyle
- (3) Breite der Trochlea
- (4) Maximale Breite
- (5) Distale articulare Breit
- (6) Distal artriculare Tiefe
- (7) Maximale medialte Tiefe

Abb. 53 + 54 | Talus (Foto und Maßstrecken-Skizze)

Ansicht: (A) anterior, (B) medial, (C) distal (Eigenes Foto und Skizze Eisenmann et al. 1988)

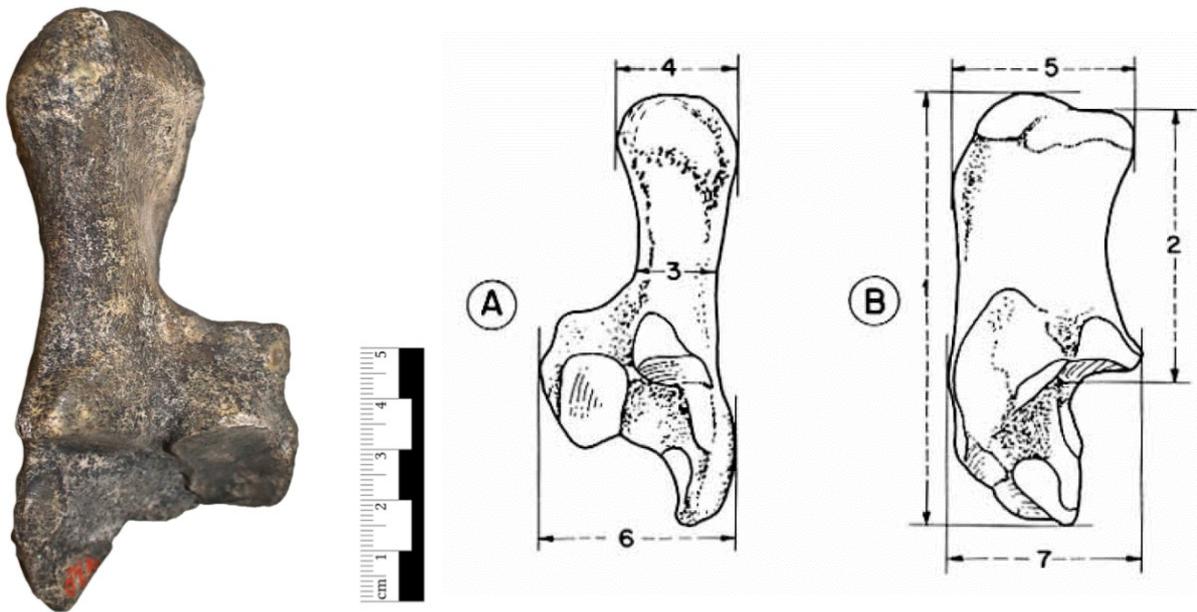
Tab. 19 | Talus (*Equus cf. ferus*, Teufelslucke), statistische Werte

Talus ( <i>Equus cf. ferus</i> , Teufelslucke)							
	Mes.	n	$\bar{x}$	min.	max.	s	v
TAL	1	23	63,9	59	68,9	2,4	3,8
	2	23	66,2	63	72,4	2,4	3,6
	3	23	33,2	30,3	36,7	1,5	4,4
	4	23	68,7	63,7	73,6	2,8	4
	5	23	58,4	54,5	63,5	2,6	4,4
	6	23	39,9	35,3	45,6	2,3	5,7
	7	23	60	52,7	66,1	3,6	6,1

Tab. 20 | Talus (*Equus cf. ferus*, Teufelslucke), Messwerte

Talus ( <i>Equus cf. ferus</i> , Teufelslucke)							
Inventar Nr.	Maße						
	1	2	3	4	5	6	7
2780	62,9	63,1	32,5	67,5	56,3	36,5	57,8
690	60	63,3	31,4	66,3	55,4	35,3	62,6
2177	68,9	71,2	33,3	71,1	60,5	41,2	66,1
20	61,9	64,3	34	69,4	57,4	41,4	59,3
1412	63,7	64,9	31,1	69,5	60,5	38,9	56,2
2744	63,3	64,9	33,2	68,1	56,6	38,4	65,7
124	65	66	33,9	66,8	59,5	38	64,1
590	65,9	67,2	34,6	70,2	60,8	41,8	59,3
2518	66,3	66,6	35,2	64,4	58,2	39,4	52,7
TL 64	65,2	65,7	32,5	69,6	57,3	41,3	56,6
TL 70	67,7	72,4	36,7	73,6	63,5	45,6	65,7
1681	59	63	31,6	68	55	38,3	58,2
2226	63,6	65,4	33,1	63,7	54,6	38,1	57,1
TL 76?	66	69,7	31,9	72,7	61	42	62,6
1680	63,2	66,2	30,3	70,5	58,3	41,1	62,5
109	66,1	67,6	35,3	71,3	62,6	41,2	64,3
2362	63,2	64,5	33,4	69,4	58,5	38	59,2
62	63	66,4	32,9	69,9	59,6	40,5	61,4
1984	63,8	66,2	35,1	70,6	61,24	42,3	58,2
2779	61,2	64,2	33,1	66	56,7	36,8	57,1
2225	66,8	68,4	33,8	72,1	60	41,6	61,7
720	60,2	64,7	32,6	63,9	54,5	38,8	56,2
TL69	63,6	66	33,1	65	55,3	41,3	55,5

## Anh. 7 | Calacaneus



- |                                   |                             |
|-----------------------------------|-----------------------------|
| (1) Maximale Länge                | (5) Proximal maximale Tiefe |
| (2) Länge des proximalen Bereichs | (6) Distal maximale Breite  |
| (3) Minimale Breite               | (7) Distal maximale Tiefe   |
| (4) Proximal maximale Breite      |                             |

Abb. 55 + 56 | **Calcaneus (Foto und Maßstrecken-Skizze)**

Ansicht: (A) anterior, (B) medial (Eigenes Foto und Skizze Eisenmann et al. 1988)

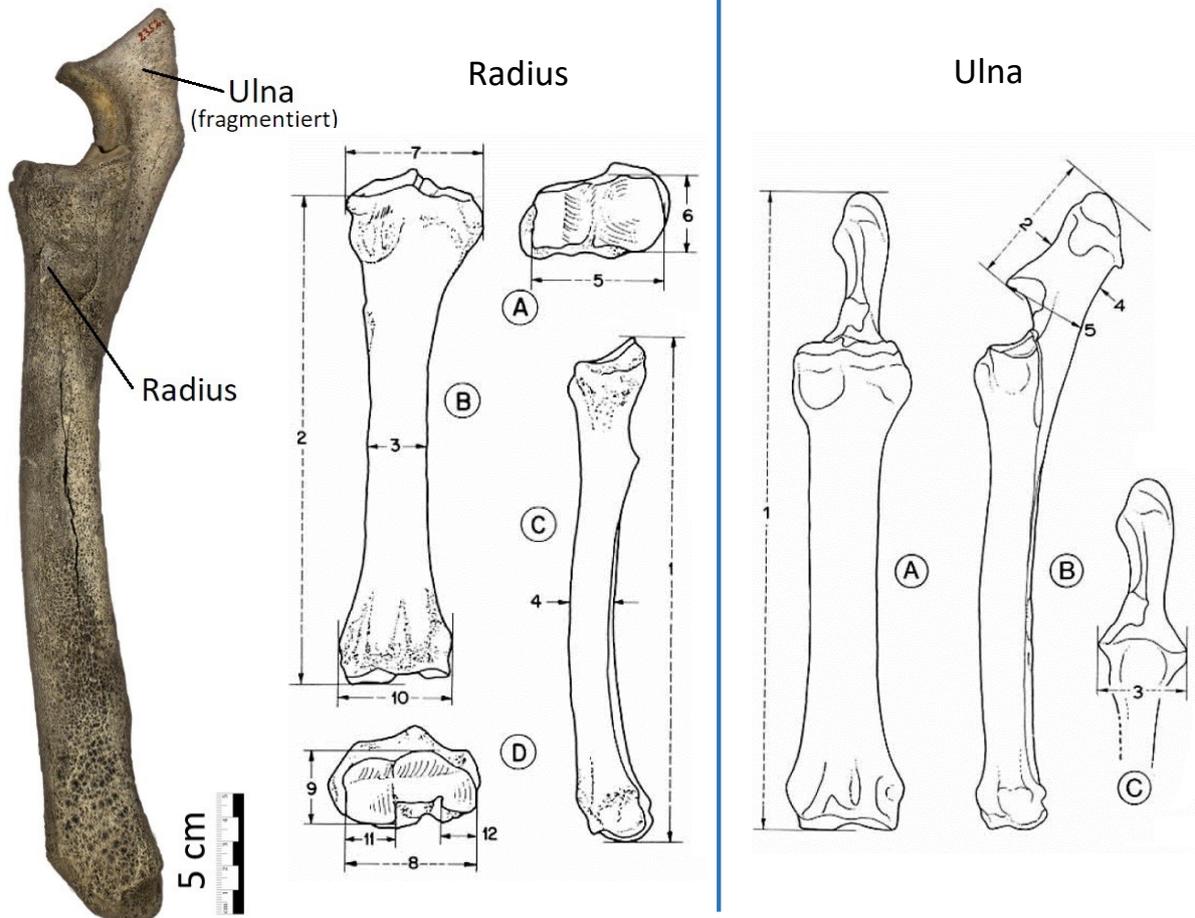
Tab. 21 | **Calcaneus (*Equus cf. ferus*, Teufelslucke), statistische Werte**

Calcaneus ( <i>Equus cf. ferus</i> , Teufelslucke)							
	Mes.	n	$\bar{x}$	min.	max.	s	v
CAL	1	5	117,7	115	122,3	2,6	2,2
	2	6	82,7	80,1	84,8	1,8	2,1
	3	6	23,1	20,2	28	2,4	10,6
	4	3	37	36,4	37,9	0,6	1,7
	5	3	57,3	54,7	60,2	2,3	3,9
	6	19	58,8	50,9	64	3,1	5,3
	7	19	58,6	53,1	68,3	3,4	5,8

Tab. 22 | Calcaneus (*Equus cf. ferus*, Teufelslucke), Messwerte

Calcaneus ( <i>Equus cf. ferus</i> , Teufelslucke)							
In. Nr./Bez.	Maß						
	1	2	3	4	5	6	7
TL12H	122,3	84,8	21,6	37,9	60,2	59,4	59,8
620	/	84,5	28	/	/	58,9	62,7
420	118,6	83,4	22,3	36,8	57	57,8	58,5
67	116,4	82,5	22,9	36,4	54,7	57,4	55,7
Cal 5	116	80,8	23,7	/	/	63,5	55,5
Cal 6	115	80,1	20,2	/	/	58,2	53,1
Cal 7	/	/	/	/	/	55,2	55
Cal 8	/	/	/	/	/	58,1	55,6
Cal 9	/	/	/	/	/	64	58,6
Cal 10	/	/	/	/	/	56,7	59,4
Cal 11	/	/	/	/	/	56,6	56,4
Cal 12	/	/	/	/	/	59,8	60,6
Cal 13	/	/	/	/	/	60	60,2
290	/	/	/	/	/	50,9	55,6
2934	/	/	/	/	/	62,2	68,3
774	/	/	/	/	/	62,3	60
2781	/	/	/	/	/	56,6	61,7
1985	/	/	/	/	/	57,5	59
548	/	/	/	/	/	62,7	57,3

## Anh. 8 | Radius und Ulna



- (1) Maximale Länge
- (2) Mediale Länge
- (3) Minimale Breite
- (4) Tiefe der Diaphyse an der Höhe von (3)
- (5) Proximal articulare Breite
- (6) Proximal articulare Tiefe
- (7) Proximal maximale Breite
- (8) Distal articulare Breite
- (9) Distal articulare Tiefe
- (10) Distal maximale Breite
- (11) Breite der Radius-Condyle
- (12) Breite der Ulna-Condyle

- (1) Maximale Länge
- (2) Länge des Olecranon
- (3) Maximale articulare Breite
- (4) Minimale Tiefe des Olecranon
- (5) Tiefe entlang des Processus anconaeus

### Abb. 57 + 58 + 59 | Radius und Ulna (Foto und Maßstrecken-Skizzen)

Ansicht Radius: (A) proximal, (B) anterior, (C) lateral, (D) distal

Ansicht Ulna: (A) anterior, (B) laterl, (C) anterior (proximales Ende)

(Eigenes Foto und Skizzen Eisenmann et al. 1988)

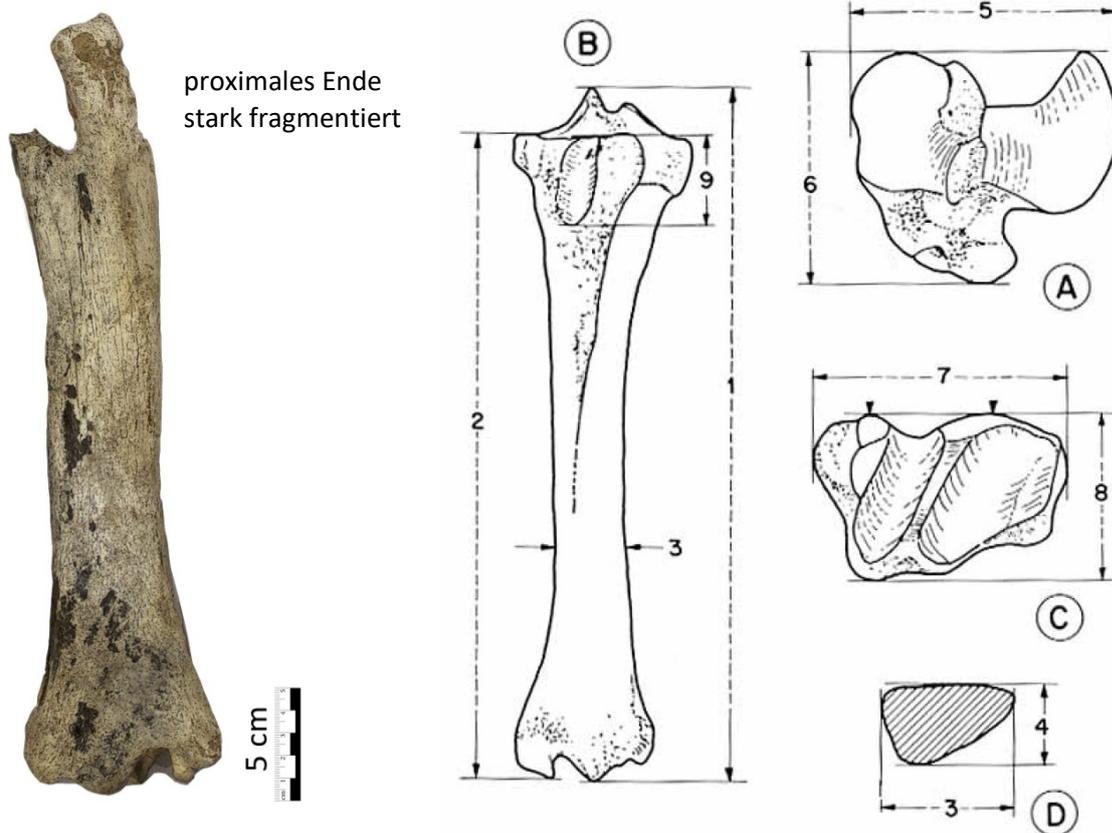
Tab. 23 | Radius und Ulna (*Equus cf. ferus*, Teufelslucke), statistische Werte

Radius und Ulna ( <i>Equus cf. ferus</i> , Teufelslucke)							
	Mes.	n	$\bar{x}$	min.	max.	s	V
RAD	1	1	37	37	37	-	-
	2	1	34,5	34,5	34,5	-	-
	3	2	46,9	46,9	46,9	-	-
	4	2	31,7	31,5	31,9	0,2	-
	5	1	86,7	86,7	86,7	-	-
	6	1	47,2	47,2	47,2	-	-
	7	1	97,1	97,1	97,1	-	-
	8	5	71,4	67,7	77,4	3,6	-
	9	5	40,4	37,2	43,5	2,3	5,1
	10	5	85,2	80,6	88,9	3,6	5,7
	11	5	30,9	29,8	34,3	1,7	4,2
	12	5	18,4	16,7	19,4	1	5,5
ULN	1	-	-	-	-	-	-
	2	-	-	-	-	-	-
	3	1	48,3	48,3	48,3	-	-
	4	-	-	-	-	-	-
	5	1	16	16	16	-	-

Tab. 24 | Radius und Ulna (*Equus cf. ferus*, Teufelslucke), Messwerte

Radius und Ulna ( <i>Equus ferus</i> , Teufelslucke)												
Radius												
	Maße											
Inventar Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
2352	370	345	46,9	31,5	86,7	47,2	97,1	73,5	42,3	87,9	30,3	19,4
TL18H	/	/	46,9	31,9	/	/	/	70,4	38,8	87,4	30	19,2
TL33H	/	/	/	/	/	/	/	77,4	43,5	88,9	34,3	18,8
TL54H	/	/	/	/	/	/	/	68,1	40	80,6	29,8	17,8
TL55H	/	/	/	/	/	/	/	67,7	37,2	81	30,1	16,7
Ulna												
	1	2	3	4	5							
2352	/	/	48,3	/	16							

## Anh. 9 | Tibia



- |                                 |                               |
|---------------------------------|-------------------------------|
| (1) Maximale Länge              | (5) Proximal maximale Breite  |
| (2) Mediale Länge               | (6) Proximal maximale Tiefe   |
| (3) Minimale Breite             | (7) Distal maximale Breite    |
| (4) Minimale Tiefe der Diaphyse | (8) Distal maximale Tiefe     |
|                                 | (9) Länge der fossa digitalis |

Abb. 60 + 61 | Tibia (Foto und Maßstrecken-Skizze)

Ansicht: (A) proximal, (B) anterior, (C) distal, (D) Querschnitt bei Pfeil 3 (Eigenes Foto und Skizze Eisenmann et al. 1988)

Tab. 25 | Tibia (*Equus cf. ferus*, Teufelslucke), statistische Werte

Tibia ( <i>Equus cf. ferus</i> , Teufelslucke)							
	Mes.	n	$\bar{x}$	min.	max.	s	v
TIB	1	-	-	-	-	-	-
	2	-	-	-	-	-	-
	3	2	49,1	46,9	51,3	2,2	4,5
	4	2	37,9	35,9	39,8	2	5,2
	5	-	-	-	-	-	-
	6	-	-	-	-	-	-
	7	10	82,9	77,4	90	3,9	4,7
	8	10	52,5	50,0	55,5	2,1	3,9
	9	-	-	-	-	-	-

Tab. 26 | Tibia (*Equus cf. ferus*, Teufelslucke), Messwerte

Tibia ( <i>Equus ferus</i> , Teufelslucke)									
Inventar Nr.	Maße								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
61	/	/	46,9	35,9	/	/	82,5	51,7	/
TL26H	/	/	51,3	39,8	/	/	90	54,1	/
TLW24	/	/	/	/	/	/	79,2	50,9	/
TL54H	/	/	/	/	/	/	79,1	55,5	/
TLW23	/	/	/	/	/	/	83,9	55,5	/
TLW26	/	/	/	/	/	/	79	50,5	/
TLW25	/	/	/	/	/	/	77,4	50,6	/
TLW27	/	/	/	/	/	/	86,8	54,6	/
2759	/	/	/	/	/	/	85,6	52	/
TL20H	/	/	/	/	/	/	85	50	/

## Anh. 10 | Humerus

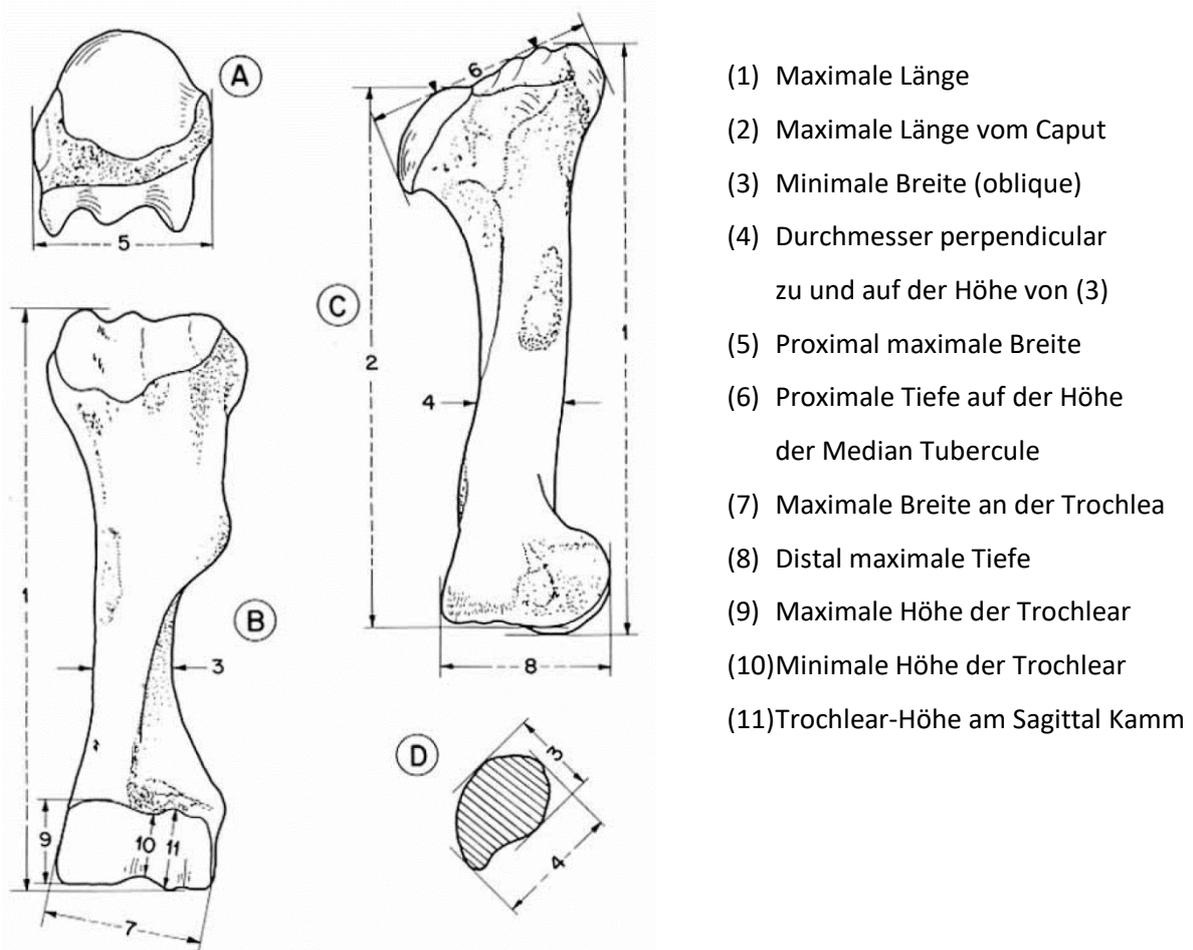


Abb. 62 | Humerus (Maßstrecken-Skizze)

Ansicht: (A) proximal, (B) anterior, (C) medial, (D) Querschnitt bei Pfeil 3 und 4 (Skizze Eisenmann et al. 1988)

Tab. 27 | Humerus (*Equus cf. ferus*, Teufelslucke), statistische Werte

Humerus ( <i>Equus cf. ferus</i> , Teufelslucke)							
HUM	Mes.	n	$\bar{x}$	min.	max.	s	v
	1	-	-	-	-	-	-
	2	-	-	-	-	-	-
	3	1	43	43	43	-	-
	4	1	52,6	52,6	52,6	-	-
	5	-	-	-	-	-	-
	6	-	-	-	-	-	-
	7	2	87,1	82,8	91,4	4,3	4,9
	8	-	-	-	-	-	-
	9	2	47,5	45,9	49,0	1,6	3,3
	10	2	35,5	35,0	36,0	0,5	1,4
	11	2	47,9	46,3	49,5	1,6	3,3

Tab. 28 | Humerus (*Equus cf. ferus*, Teufelslucke), Messwerte

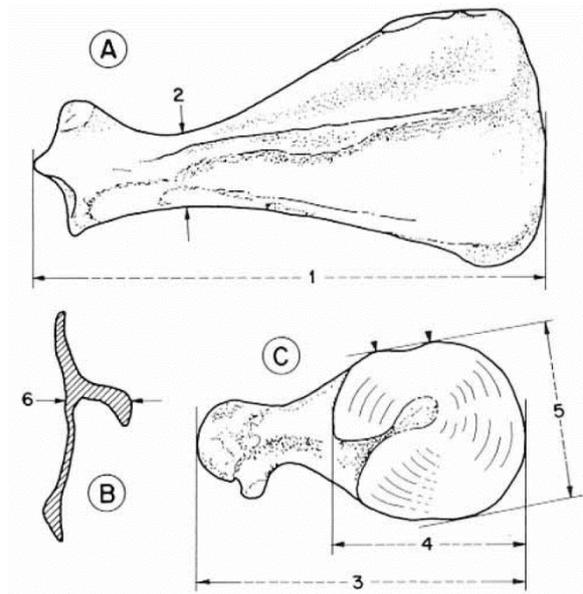
Humerus ( <i>Equus cf. ferus</i> , Teufelslucke)											
Inventar Nr.	Maße										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
TL64H	/	/	43	52,6	/	/	91,4	/	45,9	36	49,5
TL65H	/	/	/	/	/	/	82,8	/	49	35	46,3

## Anh. 11 | Scapula und Pelvis

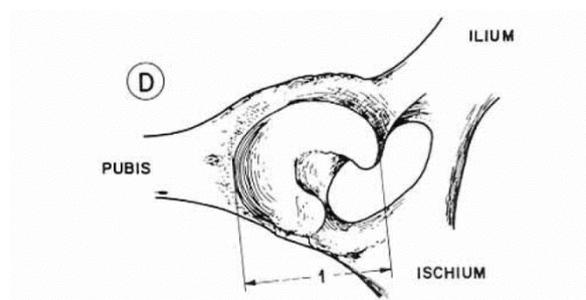
### Scapula



- (1) Maximale Länge
- (2) Minimale Breite am Hals
- (3) Maximale Breite des articularen Fortsatz
- (4) Articular maximale Breite
- (5) Articular maximale Tiefe
- (6) Maximale Tiefe der Spina



### Pelvis



- (1) Durchmesser des Acetabulum

Abb. 63 + 64 + 65 + 66 | Scapula und Pelvis (Fotos und Maßstrecken-Skizzen)

Ansicht Scapula: (A) lateral, (B) Querschnitt am höchsten Punkt der Spina, (C) distal

Ansicht Pelvis: (D) lateral (Eigenes Foto und Skizzen Eisenmann et al. 1988)

Tab. 29 | Scapula und Pelvis (*Equus cf. ferus*, Teufelslucke), statistische Werte

Scapula und Pelvis ( <i>Equus cf. ferus</i> , Teufelslucke)							
	Mes.	n	$\bar{x}$	min.	max.	s	v
SCA	1	1	345	345	345	-	-
	2	3	70,9	66	75	3,7	5,2
	3	3	102,2	99	106,4	3,1	3
	4	4	62	60	66,7	2,7	4,4
	5	4	55,1	52,1	59	2,5	4,5
	6	3	35,9	32,8	39,4	2,7	7,6
PEL	1	7	71,6	66,6	76,5	3,1	4,4

Tab. 30 | Scapula und Pelvis (*Equus cf. ferus*, Teufelslucke), Messwerte

Scapula und Pelvis ( <i>Equus cf. ferus</i> , Teufelslucke)						
Scapula						
	Maße					
Inventar Nr./Bezeichnung	1	2	3	4	5	6
TL 399	345	66	99	60,4	54,9	35,4
TL 1982	/	75	106,4	66,7	59	32,8
TL1981	/	71,7	101,3	60,9	54,4	39,4
TL761	/	/	/	60	52,1	/
Pelvis						
	1					
2155	72,8					
TL56	76,5					
TL259	70,9					
Teufelslucken im Jahre 1952	72,7					
TL2510	73,6					
TL510	68					
Equus Beckenfragment	66,6					

Anh. 12 | Mandibula

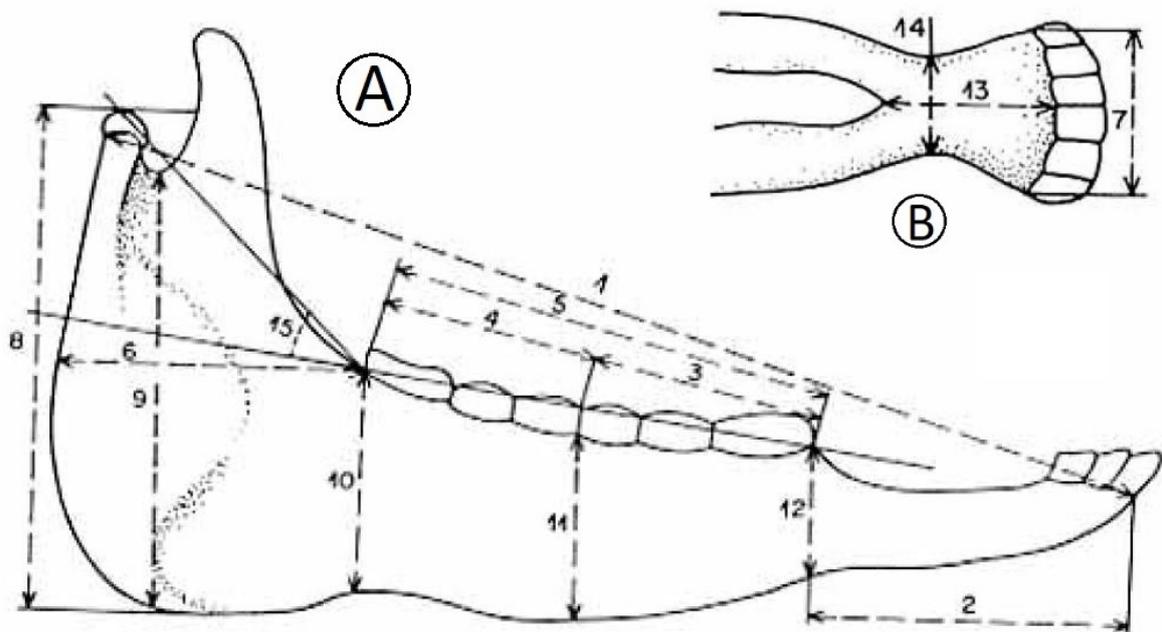


Abb. 67 + 68 | Mandibula (Foto und Maßstrecken-Skizze)

(A) Profil (B) Ventrale Ansicht der Symphysis (Eigenes Foto und Skizze Eisenmann et al. 1988)

## Maßstreckenbeschreibung

- (1) Gesamtlänge: Vom Punkt zwischen den Alveolen der I<sub>1</sub> zum Rücken der Condyle
- (2) Maullänge: Vom gleichen Punkt zwischen den Alveolen der I<sub>1</sub>, zu der Mitte einer Linie die die anterioren Grenzen der P2 verbindet
- (3) Premolarenlänge: Alveolar an der vestibularen Seite
- (4) Molarenlänge: Alveolar an der vestibularen Seite
- (5) Länge der unteren Backenzähne: alveolar
- (6) Entfernung zwischen dem Rücken der Alveole der M<sub>3</sub> und der posterioren Kante des aufsteigenden Ramus: in derselben alveolaren Ebene wie 3, 4 und 5
- (7) Maulbreite: Zwischen der posterioren Alveolar Grenzen der I<sub>3</sub>
- (8) Höhe der Mandibula an der Condyle: perpendicular zur Alveolar Ebene (wie alle anderen Höhen), von der Spitze der Condyle zur Ebene tangential zum horizontalen Ramus der Mandibula
- (9) Höhe des aufsteigenden Ramus: vom Grund der Depression zwischen Condyle und Coronoidfortsatz in derselben Ebene
- (10) Höhe des Kiefers posterior zu M<sub>3</sub> (immer senkrecht zur Alveolar Ebene)
- (11) Höhe des Kiefers zwischen P<sub>4</sub> und M<sub>1</sub>
- (12) Höhe des Kiefers vor den P<sub>2</sub>
- (13) Länge der Symphysis: von Punkt zwischen den Alveolen der I<sub>1</sub> und dem Rücken der Symphysis
- (14) Minimale Breite der Symphysis
- (15) Winkel zwischen der Alveolarlinie und der Linie die den Rücken der M3 mit der Spitze der Condyle verbindet (nach der Übertragung auf ein Blatt Papier)

Tab. 31 | Mandibula (*Equus cf. ferus*, Teufelslucke), Messwerte

Mandibula ( <i>Equus cf. ferus</i> , Teufelslucke)															
	Maße														
Inventar Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
TLW28	450	125	93	93	186	144	73	235	218	104	85	65	89	46	30,4°