



universität  
wien

# MASTERARBEIT / MASTER'S THESIS

Titel der Masterarbeit / Title of the Master's Thesis

„Die distalen Extremitätenknochen von *Bison schoetensacki*  
aus dem Mittelpleistozän von Hundsheim (Niederösterreich)“

verfasst von / submitted by

Michael Seisl, BEd

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

Master of Education (MEd)

Wien, 2021 / Vienna 2021

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

UA 199 502 511 02

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

Masterstudium Lehramt Sek (AB) Lehrverbund  
UF Biologie und Umweltkunde  
UF Geschichte, Sozialkunde und Politische Bildung

Betreut von / Supervisor:

emer. o. Univ.- Prof. Mag. Dr. Gernot Rabeder

## Inhaltsverzeichnis

Danksagung .....	3
Zusammenfassung .....	4
Abstract .....	4
Abkürzungsverzeichnis .....	5
1. Einleitung .....	6
1.1 Forschungsinteresse .....	6
1.2 Fragestellung .....	6
2. Allgemeiner Teil .....	7
2.1 Hundsheimer Spalte .....	7
2.2 Forschungsgeschichte .....	8
2.3 Taxonomie des Bisons .....	10
2.3.1 Frühe Vertreter .....	10
2.3.2 <i>Bison menneri</i> .....	11
2.3.3 <i>Bison schoetensacki</i> .....	11
2.3.4 <i>Bison priscus</i> .....	13
2.3.5 Rezente Vertreter .....	14
2.3.6 Problematik .....	14
3. Material .....	15
3.1 Hundsheim .....	15
3.2 Vergleichsmaterial .....	16
3.3 Limitationen .....	17
3.4 Metapodien .....	18
3.5 Phalangen .....	19
3.6 Sexualdimorphismus .....	20
4. Methoden .....	20
5. Ergebnisse .....	25
5.1 Metacarpalia .....	25
5.1.1 Hundsheim .....	25
5.1.2 Vergleichsmaterial .....	26
5.2 Metatarsalia .....	31
5.2.1 Hundsheim .....	31
5.2.2 Vergleichsmaterial .....	32
5.3 Phalanx basalis (phb) .....	35
5.3.1 Hundsheim .....	35

5.3.2 Vergleichsmaterial .....	38
5.4 Phalanx media (phm).....	40
5.4.1 Hundsheim .....	40
5.4.2 Vergleichsmaterial .....	41
5.5 Phalanx distalis (phd) .....	43
5.5.1 Hundsheim .....	43
5.5.2 Vergleichsmaterial .....	45
6. Diskussion .....	48
6.1 Fazit .....	49
6.2 Limitationen.....	49
6.3 Ausblick.....	50
Literaturverzeichnis.....	51
Abbildungsverzeichnis .....	56
Tabellenverzeichnis.....	58
Anhang .....	59

## **Danksagung**

Bedanken möchte ich mich an dieser Stelle bei meinem Masterarbeitsbetreuer emer. o. Univ.-Prof. Mag. Dr. Gernot Rabeder. Durch ihm bin ich auf die Bisonknochen des Instituts aufmerksam geworden und wurde zu der Bearbeitung dieses äußerst interessanten Themas geleitet.

In mehreren stundenlangen Gesprächen wurden mir sämtliche Schritte und Themenkomplexe ohne große Aufregung erklärt. Darüber hinaus war er immer erreichbar und hatte ein offenes Ohr für meine Anliegen und Probleme.

Darüber hinaus möchte ich mich bei sämtlichen Kolleginnen und Kollegen des Instituts bedanken, welche mir mit Material und Werkzeug bei der Bearbeitung der Knochen geholfen haben.

Außerdem möchte ich mich auch bei meiner Familie, insbesondere bei meinen Eltern bedanken, welche mich durch jede Phase meines Studiums und dieser Arbeit unterstützt haben.

Des Weiteren möchte ich mich auch bei meinen FreundInnen und StudienkollegInnen bedanken, welche mich ebenso unterstützt haben und mir stets die nötige Ablenkung und Ehrgeiz geboten haben.

Am Schluss möchte ich mich ganz besonders bei meiner Partnerin Petra bedanken. Ohne sie wäre diese Arbeit wohl nie fertig geworden. Sie half mir während des Schreibprozesses und auch danach immer wieder durch ihre hilfreichen Ratschläge und ihrem Wissen.

## **Zusammenfassung**

Primäres Ziel dieser Masterarbeit ist die Beschreibung und Vermessung der, im Paläontologischen Institut der Universität Wien gelagerten, Metapodien (Mittelhand- und Mittelfußknochen) und Phalangen (Fingerknochen) des *Bison schoetensacki* (Freudentberg 1914) aus der mittelpleistozänen Fundstelle Hundsheim (Niederösterreich). Darüber hinaus werden die erhobenen Daten mit bereits publizierten Datensätzen verglichen, um eine zeitliche und räumliche Einordnung in die fossile und rezente Bisonsystematik Eurasiens zu ermöglichen. Dank der zeitlich durchmischten Vergleichsdatensätze ist es in weitere Folge möglich einen kurzen Überblick über den evolutionären Trend innerhalb der Gattung *Bison*, vom späten Frühpleistozän bis zur Gegenwart zu geben. Mittels der durchgeführten Untersuchung, bestätigt die vorliegende Arbeit die Präsenz von *B. schoetensacki* in Hundsheim und dessen sichere taxonomischen Einordnung in die natürliche Variation dieser Art. Darüber hinaus geht aus dem Abgleich mit den vorliegenden Vergleichsdatensätzen ein eindeutiger evolutionärer Trend hervor. So werden die Metapodien im Laufe der Evolution immer kürzer und plumper. Bei den Phalangen ist dieser Trend nicht erkennbar. Hier divergieren die Werte nur wenig, sodass keine klare Aussage über die Zuordnung der Phalangen getroffen werden kann.

## **Abstract**

This thesis consists of the description and the measurement of metapodials, as well as phalanges, of the middle Pleistocene *Bison schoetensacki* (Freudentberg 1914) from Hundsheim (Lower Austria). The generated data is compared with other published Material of metapodials (metacarpal and metatarsal) and phalanges (finger bones) of several *Bison* species, from the Early Pleistocene to the present day. This is done to classify the *Bison* of Hundsheim in the temporal and spatial evolutionary context of the genus *Bison* in Eurasia. With this data it was possible to create a short overview of the changes to metapodials and phalanges in Eurasia. The thesis concludes, that the middle Pleistocene site of Hundsheim, was the habitat of *B. schoetensacki*, as its measurements are clearly in the reference of variation of the species. Furthermore, an evolutionary trend emerges from the accompanying examination of the comparative data sets. The metapodials become shorter and stouter in the course of the evolution. This trend is not recognizable in the phalanges, where the values diverge only slightly, so that no clear statement can be made about the allocation of the phalanges.

## Abkürzungsverzeichnis

Mc	Metacarpalia (Mittelhandknochen)
Mt	Metatarsalia (Mittelfußknochen)
Phb	Phalanx basalis (erster Fingerknochen)
Phm	Phalanx media (zweiter Fingerknochen)
Phd	Phalanx distalis (dritter Fingerknochen)
L	Länge
pB	proximale Breite
pT	proximale Tiefe
dB	distale Breite
dT	distale Tiefe
dL	dorsale Länge
PI	Plumpheitsindex
h	Höhe
B.	Bison
HH	Hundsheim

# **1. Einleitung**

## **1.1 Forschungsinteresse**

Das mittelpleistozäne Hundsheim im östlichen Niederösterreich beherbergte, neben dem berühmten Hundsheimer Nashorn (*Stephanorhinus hundsheimensis*), zahlreiche andere Großsäuger, sowie ein aus etlichen europäischen Fundstellen beschriebenes Bison. Es handelt sich dabei höchstwahrscheinlich um die Art *Bison schoetensacki* (Freudenberg 1914). Bislang fanden diese Knochen, welche hauptsächlich aus Grabungen von Erich Thenius aus den Jahren 1947-1951 stammen, kaum Einzug in die wissenschaftliche Literatur. Diesen Umstand soll diese Arbeit entgegenwirken und die vorhandenen Metapodien und Phalangen des Bisons aus Hundsheim vermessen und damit einen Beitrag in der Erforschung der pleistozänen Bisonten Eurasiens zu leisten.

## **1.2 Fragestellung**

Des Weiteren soll im Zuge dieser Arbeit der Frage nachgegangen werden, wie sich die Metapodien und Phalangen der Bison-Population des mittelpleistozänen Hundsheim im Vergleich zu anderen pleistozänen und holozänen Knochen eurasischer Vertreter derselben Gattung verhalten. Im Zuge der Erhebung der Daten und dem Abgleich mit dem Vergleichsmaterial soll diese Arbeit einen Beitrag zur Erforschung der Evolution der Gattung *Bison* im Verlauf des frühen Pleistozäns bis zur Gegenwart liefern.

## 2. Allgemeiner Teil

### 2.1 Hundsheimer Spalte

Die Hundsheimer Spalte (Niederösterreich) liegt an der Südseite des Hexenberges und ist nur eine kurze Wegstrecke von der gleichnamigen Ortschaft entfernt. Die Gemeinde Hundsheim gehört zum politischen Bezirk Bruck an der Leitha.

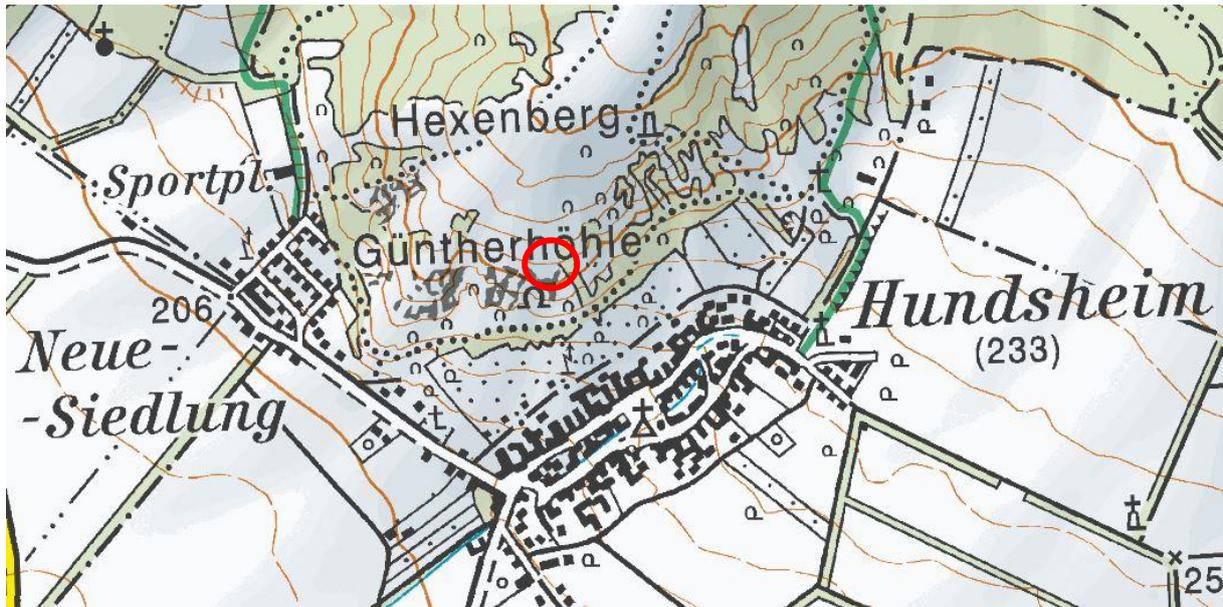


Abbildung 1: Ausschnitt Österreichkarte Maßstab 1:10000 (<http://www.austrianmap.at/amap>) (letzter Zugriff: 20.05.2021)

Sie liegt, geographisch gesehen, im östlichsten Niederösterreich südöstlich von Bad Deutsch-Altenburg, welches ebenfalls über eine reiche pleistozäne Fauna verfügt (vgl. Döppes & Rabeder 1997), sowie südlich von Hainburg. Vom Ortszentrum ausgehend führt ein schmaler Weg über den Südhang des Hexenberges (Hundsheimer Berg) zur Knochenspalte. Unmittelbar daneben befindet sich der Eingang zur sogenannten Güntherhöhle, welche allerdings keine fossilen Funde aufweist. Die Spalte liegt auf einer Seehöhe von 270 Meter, ist etwa 45 Meter lang und weist einen Höhenunterschied von 16 Metern auf (vgl. Döppes & Rabeder 1997).

Die Hundsheimer Spalte beherbergt eine reiche fossile Fauna des europäischen Mittelpleistozäns und wird in der Literatur allgemein als „Hundsheim (HH)“ bezeichnet. Die Spalte gilt heute aufgrund von legalen und illegalen Grabungstätigkeiten als sedimentbefreit und ist von Pflanzen überwachsen, sodass sich der frühere Anblick, den Forschungsgrabende zu Beginn des 20. Jahrhunderts bis weit in die Mitte des Jahrhunderts gehabt hatten, stark verändert haben dürfte.



Abbildung 2: Hundsheimer Spalte im Juni 2020 (Foto: Autor)

Freudenberg (1908, S. 198) beschreibt den fossilführenden Teil der Spalte als „(...) steil abfallender, kesselartiger Schlund von etwa 12 m Höhe und 5 m Durchmesser, der in den mesozoischen Kalkstein des Hundsheimer Berges eingesenkt ist.“

Dieser Raum war zu seiner Zeit noch mit diversem Material wie Löß, Steinen und Knochen ausgefüllt. Eine stratigraphische Schichtung der unterschiedlichen Sedimentationen war nicht möglich, so wurden beispielsweise fossile Pferdeknochen von einem einzigen Individuum in verschiedensten Schichten entdeckt. Zur Fossilisation diverser Megafauna dürfte es wegen eines eingestürzten Daches einer Höhle gekommen sein. Großsäuger wie Bison oder Nashorn stürzten wahrscheinlich in die ehemalige Höhle und wurden gefangen (vgl. Döppes & Rabeder 1997).

## 2.2 Forschungsgeschichte

Die Forschungsgeschichte der Hundsheimer Spalte begann mit deren Freilegung durch Steinbrucharbeiten im Jahre 1900. Nur zwei Jahre später, 1902, führte der Wiener Geologe Franz Toula eine erste wissenschaftliche Grabung durch (vgl. Döppes & Rabeder 1997). Dabei wurden neben diversen bemerkenswerten Fossilien auch das sogenannte „Nashorn von Hundsheim“ *Stephanorhinus hundsheimensis* aus dem Sediment gehoben (vgl. Toula 1902). Viele weitere Fossilien wurden von Freudenberg, welcher ebenfalls die Erstbeschreibung vom *B. schoetensacki* verfasst hatte und sich mit der Fauna Hundsheims in einer Publikation bereits 1908 auseinandergesetzt hatte, im Jahre 1914 neuerdings untersucht. Unter dem Titel „Die

Säugetiere des älteren Quartärs von Mitteleuropa“ beschreibt er neben dem eindrucksvollen Hundsheimer Nashorn auch eingehend die restlichen Fundstücke (vgl. Freudenberg 1914).

In den 30er und 40er Jahren fanden zahlreiche weitere Grabungen statt. Eine ergiebige Periode fand unter der Leitung von Erich Thenius von 1947 bis 1951 statt. Die Funde dieser Grabungen fanden daraufhin Einzug in zahlreichen Publikationen (vgl. Thenius 1948; Thenius 1954; Rabeder 1972).

Eine letzte ausführliche Revision der fossilen Fauna von Hundsheim wurde von Döppes und Rabeder 1997 publiziert. Die darin enthaltene Faunenliste spiegelt den wertvollen Beitrag der Hundsheimer Spalte zum Verständnis der Fauna während des mitteleuropäischen Mittelpleistozäns wider.

Die große Anzahl an verschiedensten Großsäugern, hier vor allem das Hundsheimer Nashorn, sowie verschiedenste Carnivoren, welche in Hundsheim geborgen wurden, ließen früh den Schluss zu, dass es sich um eine altpleistozäne Fauna handeln müsste (vgl. Döppes und Rabeder 1997). Genauer eingegrenzt wurde der Zeitraum durch eine relevante Menge an fossilisierten Kleinsäugetern. Hier waren es vor allem die Überreste von *Soriciden* und *Arvicoliden*, welche den endgültigen Anstoß zur genaueren zeitlichen Revision der ursprünglich als Altpleistozän eingestuften Fundstelle gaben. Die warmzeitliche *Arvicola cantianus*-Fauna der Hundsheimer Spalte ist typisch für das frühe Mittelpleistozän und wird – in absoluten Jahreszahlen – in die Zeit von 700.000 bis 600.000 Jahren vor heute eingeschätzt (vgl. Rabeder 1972; Königswald & Heinrich 1999). Neben dem Nashorn wurden weitere Arten nach eingehender Untersuchung anhand des Hundsheimer-Materials erstmals beschrieben (Döppes & Rabeder 1997).

Vermeintlich neue Vögel aus Hundsheim, darunter ein Haselhuhn (*Tetrastes praebonasia*), ein Wiedehopf (*Upupa phoeniculides*), ein Specht (*Dendrocopos praemedius*), beschrieben von Jánossy (1974), konnten nach jüngeren Untersuchungen nicht bestätigt werden (vgl. Mlíkovský 2009). Dennoch beherbergt Hundsheim eine diverse Vogelfauna, von denen die meisten, wie auch diverse Kleinsäugeter, wahrscheinlich durch die Tätigkeiten von Eulen in die Höhle gebracht wurden. Die breite Palette an fossilen Vögeln lassen deutliche Rückschlüsse auf die ökologischen Bedingungen Hundsheims während des frühen Mittelpleistozäns zu: Bei einem Großteil der Arten handelt es sich um Bewohner von Mischwäldern, ein kleinerer Anteil bewohnt eher offene und trockene Landschaften (vgl. Mlíkovský 2009).

Darüber hinaus wurden drei neue Insectivoren-Arten aus den Fundstücken neu erfasst. Zum einem *Desmana thermalis hundsheimensis*, eine fossile Art aus der Familie der Maulwürfe (*Talpidae*). Die Gattung *Desmana* existiert rezent nur noch in Russland, Ukraine und

Kasachstan. Bei den zwei weiteren handelt es sich um *Drepanosorex austriacus* und *Sorex hundsheimensis* (vgl. Rabeder 1972). Darüber hinaus wurden auch größere Säugetiere, darunter drei Carnivoren, erstmals anhand des Hundsheimer Materials beschrieben. Darunter ein Wildhund, *Cuon priscus* Thenius 1948, ein Fuchs, *Vulpes angustidens* Thenius 1948, sowie ein ausgestorbener Gepard, *Acinonyx intermedius* Thenius 1948, dessen Anwesenheit auf eine weitläufige Savannenlandschaft schließen lässt (vgl. Kormos 1937; Thenius 1948, 1954; Rabeder 1972).

Weitere Besonderheiten der Fauna von Hundsheim beinhalten: *Hemitragus jemlahicus bonali*, eine der Gattung *Capra* (Ziegen) nahestehende Art, welche rezent nur noch im Himalaya-Gebiet zu finden ist (vgl. Daxner 1966), Überreste eines Leoparden, *Panthera pardus*, einer Säbelzahnkatze, *Homotherium* sp., einer Streifen-Hyäne, *Hyaena hyaena*, sowie eines frühen Höhlenbären, *Ursus deningeri* (vgl. Döppes & Rabeder 1997).

## 2.3 Taxonomie des Bisons

Ordnung Artiodactyla (Owen 1841)

Familie Bovidae (Gray 1821)

Unterfamilie Bovinae (Gray 1821)

Gattung *Bison* Hamilton (Smith 1827)

Untergattung *Bison* Hamilton (Smith 1827)

Art *Bison schoetensacki* Freudenberg, 1914

### 2.3.1 Frühe Vertreter

Erstmalig nachgewiesen ist die Gattung *Bison*, welche sich wahrscheinlich von mittelgroßen Vertretern der Gattung *Leptobos* entwickelte, während des frühen Pleistozäns in Indien und China (vgl. Sorbelli et al. 2021). Für archaische Vertreter dieser Abstammungslinie, wie *B. palaeosinesis*, *B. sivalensis*, und *B. tmanesis*, wurde von Flerov (1972) die Gattung *Eobison* geschaffen. Aufgrund von neuen Untersuchungen muss die Gattung *Eobison* mittlerweile als obsolet angesehen werden. Viel mehr repräsentieren diese frühen Arten den Beginn der Gattung *Bison* (vgl. Sorbelli et al. 2021).

Ausgehend von Zentralasien breitete sich die Gattung im frühen Pleistozän nach Europa und Amerika aus (vgl. Marsolier-Kergoat & Elalouf 2017). Im Zuge dieser Ausbreitungswelle wurden frühe Boviden, der Gattung *Leptobos*, verdrängt. Möglich wurde dies durch die zeitgleiche Ausbreitung von offenen Landschaften in Europa (vgl. van der Made 2013). Die Fossilien, die von diesen frühesten Bisons Europas stammen, können entweder *B. georgicus*

(Dmanisi, Georgien), *B. degiuli* (Pirro Nord und Capena, Italien) oder, ohne Artzuschreibung, als *B. sp.* (Venta Micena, Spanien und Le Riège, Frankreich), zugeordnet werden. Darüber hinaus gibt es noch einige weitere Arten (*B. suchovi* etc.), deren taxonomischer Status allerdings umstritten ist (vgl. Sorbelli et al. 2021).

### **2.3.2 *Bison menneri***

Die klimatischen Veränderungen am Ende des frühen Pleistozäns bis hin zum Beginn des frühen Mittelpleistozäns (1,2 – 0.7 Mio. J.), in Form von längeren und strengeren glazialen Zyklen, begünstigten die landschaftlichen Erneuerungen, welche die Evolution der Gattung *Bison* weiter vorantrieb (vgl. Maniakas & Kostopoulos 2017). Während dieser Periode, vom Ende des Faunenzusammenhangs Villafranchium hin zum Galerium, näherte sich somit die Gattung morphologisch sichtlich den rezenten Vertretern an. Es entstehen Arten, welche wesentlich langbeiniger sind. Die schmale und langbeinige Art *B. menneri*, bekannt aus der wichtigen frühpleistozänen Fundstelle Untermassfeld (Deutschland), markiert den Beginn dieser Entwicklungslinie (vgl. Sher 1997).

### **2.3.3 *Bison schoetensacki***

Im Mittelpleistozän folgte *B. schoetensacki*, welcher aufgrund der Fundzusammenhänge auch häufig als „Waldbison“ bezeichnet wird und plumpere Knochen als *B. menneri* aufweist. *B. schoetensacki* ist bis zum mittleren Mittelpleistozän nachweisbar (vgl. Maniakas & Kostopoulos 2017; Sorbelli et al. 2021;).

Die Art *B. schoetensacki* wurde vom deutschen Paläontologen Wilhelm Freudenberg im Zuge eines Beitrags im Neuen Jahrbuch für Mineralogie 1910 erstmalig beschrieben. Dort bezieht sich Freudenberg auf einen Aufsatz von Hilzheimer (1909) mit dem Titel: „Wisent und Ur im K. Naturalienkabinett zu Stuttgart“. Hier liefert Freudenberg die Typusindikation für *B. schoetensacki*, indem er den Bison von Mauer, beschrieben von Otto Schoetensack in „Der Unterkiefer des *Homo heidelbergensis*“ (1908), als Typusexemplar heranzieht. Freudenberg schreibt:

*„Leider wird auf Schötensack’s Bemerkungen über den Bison von Mauer (..) kaum eingegangen. Verf. bezeichnet diese interessante Form einfach als Bison bonasus trotz der Verschiedenheit der Schmelzschlingen in den oberen Molaren. Diese sind so stark geschwungen wie bei Bos primigenius (und dem sogen. „Leptobos“ E. Wüst von Süßenborn), während der Kontur bei jungdiluvialen und rezenten Bisonten (inkl. Bison bonasus) viel einfacher gestaltet ist. Die Hörner sind bei den Bisonten von Mauer-Mosbach nie sehr groß,*

was jedoch auch sonst vorkommt. Die durchschnittlichen Maße der Glieder sind schwächer als bei den jungdiluvialen Formen. Namentlich die Metapodien fallen durch ihre an *Bos primigenius* erinnernde Schlankheit auf. Ich schlage darum die Bezeichnung *Bison Schötensacki* [sic!] vor.“ (Freudenberg 1910, Mineralogie, S. 132).

Das entscheidende Kriterium ist in den Augen Freudenbergs die deutliche Schlankheit der Metapodien von *B. schoetensacki*, im Gegensatz zu den plumpen Metapodien der spätpleistozänen Vertreter (*B. priscus*, *Bos bonasus*).

Abgesehen von den schlanken Beinen und der anders geformten Hörner erreichte *B. schoetensacki* eine ähnliche Größe wie frühe Vertreter von *B. priscus*. Das Verbreitungsgebiet von *B. schoetensacki* reichte von Westeuropa bis in das südliche Sibirien, wobei in Deutschland und Frankreich bisher die meisten Fundstücke geborgen werden konnten. Wichtige Fundorte sind unter anderem die frühmittelpleistozänen deutschen Stätten Mosbach, Mauer und Süssenborn (vgl. Kahlke et al. 2011). In England wurden Überreste im Cromer Forest Bed geborgen (vgl. Kahlke et al. 2011). Französische Knochen stammen von Durfort (vgl. Brugal 1995), Saint Prest (vgl. Guérin et al. 2002) und Le Vallonnet (vgl. Moullé et al. 2006) und italienische von Isernia la Pineta, Ponte Galeria (vgl. Sala 1986) und Slivia (vgl. Maniakas & Kostopoulos 2017). Die östlichsten Vorkommen von *B. schoetensacki* wurden in Sinaja Balka (Russland) entdeckt (vgl. Palacio et al. 2017).

Bei einigen Fundstellen gibt es indes weiterhin Uneinigkeit zur taxonomischen Zuordnung von *B. schoetensacki*. Der Bison von Voigtstedt (Deutschland) wurde beispielsweise zuerst als Unterart von *B. schoetensacki* (vgl. Fischer 1965) und später als alleinstehende Art erneut beschrieben (vgl. Flerov 1975). Ebenso standen die Knochen aus Tiraspol (Moldau) immer wieder zur Diskussion. Sher (1997) behauptet, dass der Bison aus Tiraspol, aufgrund der enormen Robustheit, eher einem priscoiden (s.u.) Typ angehören muss. Allerdings sind auch einige eher schlanke Knochen vorhanden. Croitor (2010) vermutet hinter den verschiedenen Morphotypen die Aufspaltung von Bisons in zwei ökomorphologische Gruppen zu Beginn des frühen Mittelpleistozäns. Eine leichte Form mit relativ kleinem Schädel und langen Extremitäten (e.g. *B. menneri* und *B. schoetensacki*) und eine größere und robustere Form mit großem Schädel und verkürzten Extremitäten (e.g. *B. priscus*).

Palacio et al. (2017) stellten die Vermutung an, dass *B. schoetensacki* bis zum späten Mittelpleistozän überdauert haben könnte, was allerdings nicht ausreichend belegt ist. Ebenso wurde eine genetische Korrelation zwischen *B. schoetensacki* und dem spätpleistozänen *Bos bonasus* (s.u.) in Frage gestellt (vgl. Grange et al. 2018). Genuntersuchungen eines mindestens

30.000 Jahre alten Koprolithen einer Höhlenhyäne (*Crocota crocuta*) aus der französischen Grotte-aux-Ours und eines Sprungbeins aus dem französischen Sirejol, weisen indes eine nahe Verwandtschaft mit dem europäischen Bison (*Bos bonasus*) auf (vgl. Palacio et al. 2017). Die Autoren bezeichnen den gefundenen Boviden, dessen Genom sie in „Clade 1“ einordneten, als *B. schoetensacki*. Somit hätte diese Art bis zum Spätpleistozän überlebt und würde eine Schwesterngruppe des „Clade 2“ (*Bos bonasus*) darstellen. Die taxonomische Zuordnung dieser geologisch jungen Funde aus Frankreich zum mittelpleistozänen *B. schoetensacki* ist allerdings rein spekulativ, weil sie durch DNA-Daten bisher nicht beweisbar ist.

Um mehr von der Lebensweise von *B. schoetensacki* zu erfahren, wurden Molaren aus Hundsheim anhand ihres Mesowear und Microwear-Scores (Makro- und mikroskopische Untersuchungen zur Abnutzung der Molaren) ausgewertet (vgl. Rivals 2012). Rivals kam zu der Schlussfolgerung, dass sowohl eine grasende als auch blätterfressende Ernährungsweise von *B. schoetensacki* wahrscheinlich ist ähnlich wie beim rezenten *Bos bonasus*. Zu diesem Schluss kommen auch Kahlke und van Asperen (2017), welche ebenfalls Mesowear-Scores von *B. schoetensacki*, im Vergleich zu *B. menneri* ausgewertet haben. Demnach gab es sowohl im Pleistozän als auch rezent keine Arten, die ausschließlich im Wald leben.

#### **2.3.4 *Bison priscus***

Wahrscheinlich schon im mittleren Mittelpleistozän bis hin zum Ende des Spätpleistozäns ist die Art *B. priscus* in Fundzusammenhängen festzustellen (vgl. Marsolier-Kergoat & Elalouf 2017). Diese Art wird aufgrund seiner vergleichsweisen kurzen und plumpen Beine, sowie der Habitat-Eigenschaften der Fundorte, als „Steppenbison“ bezeichnet (vgl. Maniakas & Kostopoulos 2017).

*B. priscus* ist durch zahlreiche Funde in Europa, Asien und Nordamerika bekannt. Dies lässt einerseits auf ein häufiges Vorkommen und andererseits auf eine beeindruckende geographische Verbreitung der Art schließen. Individuen von *B. priscus* konnten bis zu zwei Meter hoch und etwa drei Meter lang werden. Diese Art hatte verhältnismäßig lange Hörner, sowie robuste Beine. Wie der Trivialname schon vermuten lässt, wurden offene und kalte Steppenlandschaften als Lebensraum bevorzugt (vgl. Marsolier-Kergoat & Elalouf 2017). Im Laufe des Pleistozäns kann eine Verkleinerung der priscoiden Formen beobachtet werden. Während frühe Vertreter wie etwa der Bison aus Taubach enorme Ausmaße erreichten, sind spätpleistozäne Individuen deutlich kleiner (vgl. Sher 1997). Aufgrund dieser zeitlichen Größendifferenz hat Brugal (1999) drei Chrono – Unterarten aufgestellt. *B. priscus priscus*, *B. priscus mediator* und *B. priscus minor*. Wie auch Uzunidis (2017) anmerkt, ist diese Einteilung

aufgrund von Höhe, Klima und insbesondere durch die vielen Migrationsbewegungen, die von Hybridisierungen und wahrscheinlich auch von Flaschenhalsevents begleitet wurden, äußerst komplex. *B. priscus* stirbt Ende des Spätpleistozäns, etwa vor 12-10.000 Jahren in Europa aus, kann aber mindestens bis zum mittleren Holozän in Sibirien nachgewiesen werden (vgl. Massilani et al. 2016).

### **2.3.5 Rezente Vertreter**

Rezent vertreten sind nur noch zwei Arten der sogenannten „Bisonten“: Der amerikanische Bison (*B. bison*), welcher aus, von Eurasien über die Beringstraße eingewanderten *B. priscus*-Populationen hervorging, und das Europäische Bison oder Wisent (*Bos bonasus*), zu dessen unklaren Ursprung es mehrere Theorien gibt. Einerseits wird von einer Speziation von spätpleistozänen *B. priscus*-Formen (vgl. Soubrier et al. 2016) ausgegangen, andererseits spricht einiges für eine Introgression von *B. priscus* durch den rezent ausgestorben Auerochsen (*Bos primigenius*) (vgl. Palacio et al. 2017).

Morphologisch gesehen sind spätpleistozäne *Bos bonasus* und *B. priscus*-Funde nur schwer auseinander zu halten, da sich die Proportionen innerhalb der beiden Arten nicht sonderlich unterscheiden und einige Zwischenformen hinzukommen (vgl. Markova et al. 2015). Zwei Unterarten von *Bos bonasus* sind heute anerkannt. Der Flachland-Wisent (*Bos bonasus bonasus*) aus Litauen und Polen, sowie die Wisentform des kaukasischen Hochlands (*Bos bonasus caucasius*).

In Europa gibt es heute nur noch einige wenige kleine Populationen von *Bos bonasus*. Sämtliche heute lebende Tiere sind Nachkommen von ausgewilderten Individuen von wenigen, in Gefangenschaft gehaltenen Wisenten. Nachdem 1927 der letzte wilde Wisent geschossen wurde, begann die Wiederansiedlung von in Gefangenschaft gehaltenen Tieren in der Grenzregion zwischen Polen und Weißrussland erst in den 1950er Jahren. Durch die extreme Verarmung der Vielfalt des genetischen Erbguts in Folge dieses Flaschenhalsevents, ist eine evolutionäre sowie paläogeographische Untersuchung der heute lebenden Populationen problematisch (vgl. Van Loenen 2018).

### **2.3.6 Problematik**

Wie bereits aus diesem Überblick hervorgeht, ist die exakte taxonomische Zuordnung einzelner Funde durch die große morphologische und biometrische Nähe der nah verwandten Arten nicht immer eindeutig. Der deutliche Sexualdimorphismus der bei Rindern, insbesondere beim Bison, ausgeprägt ist, erschwert die Bestimmung zusätzlich. Männliche Boviden sind in der

Regel größer und massiver als weibliche Tiere. Dies setzt voraus, dass auch fossile Bison-Arten einen ähnlichen Sexualdimorphismus aufweisen. Dadurch ist die genaue Trennung von eindeutig zuordenbaren Geschlechtern in einzelnen Fundstätten wichtig, vor allem wenn eine große Funddichte vorherrscht.

Ob und wie lange die beschriebenen pleistozänen *Bison*-Arten in Europa koexistierten oder sich voneinander entwickelten, ist umstritten. Moulle et al. (2006) postulieren beispielsweise eine Koexistenz von *B. menneri* und *B. schoetensacki* von über einer Millionen Jahren. Ebenso wird eine zeitliche und räumliche Überlappung von späten *B. schoetensacki*-Formen und frühen priscoiden Formen nicht ausgeschlossen. Sher (1997) berichtet beispielsweise von einer Auflistung beider Arten in wichtigen mittelpleistozänen deutschen Fundstellen wie Mauer und Mosbach. Zumindest in Mosbach wurde die Artzuordnung, durch das Vorhandensein von mehreren zeitlichen Schichten, erschwert (vgl. Sorbelli et al. 2021).

### **3. Material**

#### **3.1 Hundsheim**

Das vorliegende Material, bestehend aus Metapodien und Phalangen aus der Hundsheimer Spalte, stammt von Grabungen, welche von 1947 bis 1951 unter der Leitung von Erich Thenius durchgeführt wurden. Dieser brachte die Fossilien in das Paläontologische Institut der Universität Wien, wo sie bis heute aufbewahrt werden. Die Knochen erhielten fortan die Kennzeichnung HH (**H**unds**H**eim) 1889.

Die Knochen wurden bei einer Revision der Hundsheimer Fauna im Jahre 1997 von Döppes und Rabeder der Art *B. schoetensacki* zugeordnet. Im Jahr 1999 befasste sich eine Diplomarbeit an der Universität Wien erneut mit dem Bison von Hundsheim. Dabei wurden neben den Metapodien, auch die großen Röhrenknochen, Sprungbeine, Fersenbeine und Kieferfragmente untersucht und mit vorhandenem Knochenmaterial von *B. priscus*, welches dem Paläontologischen Institut der Universität Wien, sowie dem Naturhistorischen Museum Wien entnommen wurde, verglichen (vgl. Bauer 1999).

Ein zerbrochener Mittelhandknochen wurde geklebt und konnte in die Untersuchung miteinbezogen werden. Großteils sind die Knochen in einem guten bis bescheidenen Erhaltungszustand. Nur in seltenen Fällen sind die Knochen mit Fremdmaterial überzogen oder derart fragmentiert, dass sie nicht mehr in die Untersuchung mit einfließen konnten. Geringfügigere Unreinheiten oder Fragmentationen sind dagegen häufiger.

### 3.2 Vergleichsmaterial

Das Vergleichsmaterial für die Metapodien stammt von verschiedensten fossilen und rezenten Arten, sowie von diversen Fundstellen. Rezente Daten der Metapodien von *Bos bonasus* lieferte eine Veröffentlichung von Empel und Roskosz (1963), in der sie die Extremitätenknochen von insgesamt 42 Wisenten untersuchten. Des Weiteren wurden die Metapodien eines beinahe vollständig erhaltenen Skeletts, eines holozänen Wisents, aus dem Wisentschacht des Kasbergs bei Grünau im Almtal (Österreich), im Zuge dieser Arbeit, vermessen und so in die Untersuchung miteinbezogen.

Material von *B. priscus* stammt aus einer Publikation von Kirillova et al. (2019), welche Metapodien von spätpleistozänen und frühholozänen Tieren aus Nordost-Russland untersuchten. Darüber hinaus wurde auch auf Datensätze aus einer Publikation von Maniakas & Kostopoulos (2017) zurückgegriffen. Diese haben in ihrer Arbeit verschiedenste pleistozäne Bisonpopulationen der Westpaläarktis miteinander verglichen, um morphometrische und paläoökologische Rückschlüsse der Populationen zu erhalten. Aus dieser Veröffentlichung entnommen ist: spätpleistozänes *B. priscus*-Material von Barrington (Großbritannien) und Taubach (Deutschland), sowie Daten von *B. schoetensacki* aus dem mittelpleistozänen Süssenborn (Deutschland). Weiteres Material von *B. priscus* stammt aus der Fundstelle Roter Berg bei Saalfeld (Deutschland) und wurde aus einer Publikation von Schertz (1936b) entnommen. Zusätzlich wurde die bekannte frühpleistozäne Fundstätte Untermassfeld, welche die Datensätze von *B. menneri* lieferte, miteinbezogen (vgl. Sher 1997).

Ergänzende Daten von *B. schoetensacki* lieferte das mittelpleistozäne Durfort (Frankreich) (vgl. Brugal 1995). Darüber hinaus wurden publizierte Daten der klassischen deutschen Fundstellen für *B. schoetensacki*, Mosbach und Mauer, in die Untersuchung miteinbezogen (vgl. Schertz 1936b). Bei diesen beiden Fundstellen gibt es weiterhin keine endgültige Klarheit, um die taxonomische Zuordnung der Knochen. Die beachtliche Heterogenität der Knochen aus Mauer und Mosbach lassen indes den Schluss zu, dass es sowohl plumpe priscoide Typen, als auch schlankere Typen, welche eher auf *B. schoetensacki* verweisen, in beiden Lokalitäten gegeben haben muss (vgl. Sher 1997). Nach der Ansicht von Sher ist die Artzuschreibung von Schertz durch die Verwechslung von männlichen und weiblichen Individuen, sowie eines falschen Bildes des Taxons *B. schoetensacki*, höchst problematisch. Aufgrund dessen werden in der weiteren Arbeit Knochen aus Mauer durchgehend als *B. schoetensacki* angesehen. Die Knochen aus Mosbach weisen eine größere Divergenz auf und sind, laut Sher, auch wesentlich durchmischer als die Knochen aus Mauer. Allerdings könnte dies auch durch eine verschobene

Schichtung erklärt werden. Zumindest in Mosbach gibt es zwei verschiedene Grabungsschichten und beide Schichten wurden bis 500.000 Jahre vor heute datiert. Nur kurze Zeit später, um etwa 400.000 Jahre vor heute, tauchen erste *B. priscus*-Fossilien in Europa auf (vgl. Sorbelli et al. 2021). Daher werden die Knochen aus Mosbach in dieser Arbeit konservativ mit dem Taxon *B. sp.* betitelt, um auf die beachtliche Heterogenität hinzuweisen. Schertz (1936b) selbst hat die Knochen fast durchgehend *B. priscus* zugewiesen. Sorbelli et al. (2021) bestätigen in ihrer Untersuchung die Zuordnung der Knochen aus Mauer sowie der überwiegenden Mehrheit aus Mosbach zu *B. schoetensacki*.

Das in dieser Arbeit verwendete Vergleichsmaterial für die Phalangen stammt teilweise aus dem Paläontologischen Institut Wien. Dabei handelt es sich um acht basale Phalangen von vier rezenten *B. bison*-Individuen des Schönbrunner Zoos in Wien. Darüber hinaus wurden Maße von fünf basalen Phalangen von *B. priscus* aus der spätpleistozänen Fundstelle Windy Knoll (England) genommen. Bisonknochen aus dieser Fundstelle wurden auf etwa  $37.300 \pm 1100$  Jahre datiert (vgl. Hedges et al. 1996). Zusätzlich wurden die verfügbaren Phalangen des holozänen *Bos bonasus*-Skeletts aus dem Kasberg bei Grünau (Österreich) vermessen. Für die zusätzlichen Vergleichsdaten von den ersten, zweiten und dritten Fingerknochen, wurde zusätzlich auf publizierte Datensätze von Untermassfeld für *B. menneri* (vgl. Sher 1997), Durfort für *B. schoetensacki* (vgl. Brugal 1995), sowie auf die Daten aus dem rezenten Polen für *Bos bonasus* (vgl. Empel & Roskos 1963) zurückgegriffen.

### 3.3 Limitationen

Die breite zeitliche und geographische Aufteilung der einzelnen Datensätze beruht in erster Linie darauf, einen evolutionären Trend innerhalb der Gattung *Bison* zu erkennen. Innerhalb dieses Trends können die Knochen aus Hundsheim besser eingeordnet werden. Gleichzeitig soll dabei die Problematik des evolutionären Status von *B. schoetensacki*, welcher in der Literatur oftmals unklar ist, beleuchtet werden. Naturgemäß wäre eine Ausweitung der Daten auf andere wichtige Fundstellen hilfreich in der Einordnung gewesen, allerdings würde eine Einbettung sämtlicher verfügbarer Daten die Ausmaße dieser Arbeit sprengen und nur bedingt der Bearbeitung der Fragestellung dienen. Spätpliozäne, beziehungsweise frühpleistozäne Knochen, wie die der Gattung *Leptobos* aus Venta Micena (Spanien) und Pirro Nord (Italien), wurden nicht in die Untersuchung mit einbezogen, da es nicht klar ist, wie diese Populationen mit der später erscheinenden Gattung *Bison* in Verbindung stehen (vgl. Maniakas & Kostopoulos 2017). Des Weiteren wurde die Auswahl des Vergleichsmaterials auf der Grundlage der Verfügbarkeit getroffen.

Art	Element	Fundstelle	Quelle	Geologische Zeit
<i>B. menneri</i>	Mc, Mt, Phb/m/d	Untermassfeld (DE)	Sher 1997	Altpleistozän
<i>B. schoetensacki</i>	Mc, Mt, Phb/m/d	Hundsheim (AUT)	Messung Autor	Frühes Mittelpleistozän
<i>B. schoetensacki</i>	Mc, Mt	Süssenborn (DE)	Maniakas 2017	Frühes Mittelpleistozän
<i>B. schoetensacki</i>	Mc, Mt, Phb/m/d	Durfort (FR)	Brugal 1995	Frühes Mittelpleistozän
<i>B. schoetensacki</i>	Mc, Mt	Mauer (DE)	Schertz 1936b	Frühes Mittelpleistozän
<i>B. sp.</i>	Mc, Mt	Mosbach (DE)	Schertz 1936b	Mittelpleistozän.
<i>B. priscus</i>	Mc	Taubach (DE)	Maniakas 2017	Jungpleistozän
<i>B. priscus</i>	Mc, Mt	Barrington (UK)	Maniakas 2017	Jungpleistozän
<i>B. priscus</i>	Mc, Mt	Roter Berg (DE)	Schertz 1936b	Jungpleistozän
<i>B. priscus</i>	Phb	Windy Knoll (UK)	Messung Autor	Jungpleistozän
<i>B. priscus</i>	Mc, Mt	NO-Russland	Kirillova 2019	Jungpleistozän -Holozän
<i>Bos bonasus</i>	Mc, Mt, Phb/m/d	Kasberg (AUT)	Messung Autor	Holozän
<i>Bos bonasus</i>	Mc, Mt, Phb/m/d	Białowieża (PL)	Empel 1963	Rezent
<i>B. bison</i>	Phb	Schönbrunn (AUT)	Messung Autor	Rezent

Tabelle 1: Liste des untersuchten Materials

(Mc = Metacarpalia; Mt = Metatarsalia; Phb = Phalanx basalis; Phm = Phalanx media; Phd = Phalanx distalis)

### 3.4 Metapodien

Metacarpale 3+4 (Mittelhandknochen) und Metatarsale 3+4 (Mittelfußknochen) von Boviden befinden sich wegen ihrer robusten Morphologie und ihrer hohen Knochendichte oft unter den häufigsten Skelettelementen in fossilen Ablagerungen. Aufgrund ihres relativ geringen Fleischanteils werden Metapodien seltener von Carnivoren verschleppt oder verzehrt (vgl. Lewis et al. 2005). Dieser Umstand macht diese Knochen besonders wichtig für paläontologische Untersuchungen, vor allem durch die daraus resultierende statistische Relevanz, welche bei den langen Röhrenknochen oder fragileren Skelettteilen oft nicht gegeben ist (vgl. Maniakas & Kostopoulos 2017). Anhand der Metapodien lässt sich ein direkter Zusammenhang zwischen Größe und Plumpheit der Tiere ableiten. Diese Faktoren ermöglichen es, von den Metapodien auf das bewohnte Habitat zu schließen (vgl. Klein et al. 2010; Scott & Barr 2014).

Lange und schlanke Metapodien wie die des *B. menneri*, weisen aufgrund der damit verbundenen erhöhten Laufaktivität auf ein offenes Habitat hin. Maniakas & Kostopoulos (2017) vermuten daher, dass diese Art in offenen Landschaften Prädatoren leichter entkommen konnte. Im Gegensatz dazu weisen die relativ kurzen und plumpen Metapodien von *B. priscus*, auf ein deutlich dichteres Habitat hin. Diese waren wiederum durch den deutlich massiveren Körperbau und der dichten Vegetation besser vor Räubern geschützt (vgl. Maniakas & Kostopoulos 2017).

*Bison*-Metapodien weisen im Vergleich zu der nahe verwandten Gattung *Bos* einige besondere Merkmale auf, anhand derer eine Unterscheidung der beiden Taxa möglich ist. *Bison*-Metapodien weisen an den distalen Kondylen gut entwickelte supraartikuläre Tubercula auf. Diese fehlen hingegen bei *Bos* vollständig. Des Weiteren sind *Bos*-Metacarpalia länger und gedrungener, währenddessen *Bison*-Metacarpalia weiter und etwas kürzer sind, wodurch sie robuster erscheinen (vgl. Mc Cuaig Balkwill & Cumbaa 1992). Die proximalen Gelenksflächen erscheinen bei *Bos* viereckig, bei *Bison* nicht (vgl. Brugal 1995). Dadurch verschiebt sich auch die größte proximale Breite geringfügig. Diese liegt bei *Bos* entlang der posterioren Kante, bei *Bison* aber anterior an den Vorsprüngen der Ansatzfläche von Carpale 2+3 (vgl. Mc Cuaig Balkwill & Cumbaa 1992). Metatarsalia 3+4 unterscheiden sich anhand der Tiefe des medialen Kondylus. Dieser ist bei *Bison* messbar länger als der laterale Kondylus. Bei *Bos* sind beide gleich lang. Des Weiteren ist bei *Bison* eine Anschwellung der distalen Kondylen vorhanden und bei *Bos* nicht (vgl. Mc Cuaig Balkwill & Cumbaa 1992).

Metapodien der Gattung *Bison* können intraspezifisch anhand der Form der proximalen Oberfläche auseinandergehalten werden. Die Oberfläche der Mittelhandknochen erscheint eher rechteckig, während die Oberfläche der Mittelfußknochen quadratisch wirkt. Zusätzlich sind die Mittelfußknochen in der Regel deutlich länger als die Mittelhandknochen.

### **3.5 Phalangen**

Fingerknochen sind ebenso wie Metapodien in fossilen Ablagerungen häufig zahlreich vorhanden. Aussagen über bestimmte Arten oder Unterarten der Gattung *Bison* können aufgrund von Phalangen allein nur bedingt getroffen werden, da diese weniger artspezifisch sind als die Metapodien. Dennoch lohnt es sich, diese in die Untersuchung aufzunehmen, um ein Gesamtbild des Hundsheimer Bisons zu erhalten und mögliche Unterschiede zwischen einzelnen Arten besser zu verstehen.

Welche Auffälligkeiten *Bison*-Phalangen aufweisen, lässt sich anhand des Unterschiedes zu Fingerknochen der Gattung *Bos* darstellen. Basale *Bison*-Phalangen sind massiv und wirken stummelartig (vgl. Mc Cuaig Balkwill & Cumbaa 1992). Ein deutlich sichtbarer Unterschied im Vergleich mit *Bos* ist die deutlich tiefere proximale Grube an der dorsalen Seite bei *Bos* (vgl. Mc Cuaig Balkwill & Cumbaa 1992). Die medialen Phalangen wirken kurz und plump, wobei bei *Bison* der Sehnenabdruck, besonders bei den vorderen Phalangen, tiefer ist als bei *Bos* (vgl. Mc Cuaig Balkwill & Cumbaa 1992). Des Weiteren ist bei *Bison* eine Stufe an der posterioren Seite erkennbar. *Bos* hingegen weist hier nur eine kleine Kerbe auf. Die distalen Phalangen sind

ebenfalls gut zwischen den beiden Gattungen unterscheidbar. Der Plantarrand ist bei *Bison* geradliniger als bei *Bos*, wo er etwas gebogen erscheint. Der innere Rand ist leicht konkav bei *Bison* und eher konvex bei *Bos* (vgl. Mc Cuaig Balkwill & Cumbaa 1992).

### **3.6 Sexualdimorphismus**

Bei beiden Gattungen kann ein ausgeprägter Geschlechtsdimorphismus beobachtet werden. Männliche Individuen sind deutlich massiver als die kleineren Weibchen. Rückschlüsse auf die geschlechtliche Zugehörigkeit zu ziehen, ist ein wichtiger Schritt in der Auseinandersetzung mit Einzelfunden. Besonders im Vergleich von wenigen Einzelknochen ist diese Unterscheidung wertvoll, da es durchaus passiert, dass ein Datensatz mit überwiegend weiblichen auf einen Datensatz mit überwiegend männlichen Knochen trifft und es dadurch zu einem verzerrten Blick auf die Dimensionen der einzelnen Populationen kommt. Wenn diese Unterscheidung aufgrund fragmentierter Knochen oder anderen Faktoren nicht durchgeführt werden kann, ist Vorsicht geboten. Da die Knochen intraspezifisch, besonders anhand ihrer Robustheit und nicht vorrangig anhand der Länge divergieren, können so auch vorsichtige Aussagen über das Geschlecht getroffen werden (vgl. Sher 1997). Sobald eine statistisch relevante Menge an Knochen analysiert werden kann, ist die geschlechtliche Zuordnung nicht mehr prioritär.

## **4. Methoden**

Wie im vergangenen Kapitel dargelegt, setzt sich das für die Untersuchung verwendete Untersuchungsmaterial aus 108 Knochen von Hundsheim zusammen. Die messbaren Knochen wurden bestimmt und in Excel-Listen (vgl. Anhang, S. 59) eingetragen. Fragmentierte Knochen wurden ebenfalls in die Listen aufgenommen. Die Phalangen wurden (mit HH 1889/0x/xxx) neu beschriftet. Bei den Metapodien wurde die, teilweise bereits vorhandene Kennzeichnung (HH 1889/03/xxx) weiterverwendet. Nur bei einigen wenigen Knochen wurde die Kennzeichnung neu zugewiesen. Die Knochen wiesen, nach einer ersten Untersuchung, die wichtigsten Merkmale auf (s.o.), um sie sicher in die Gattung *Bison* zu stellen.

Durch die Erstbestimmung konnten folgende Knochen für die Untersuchungen ermittelt werden: 30 basale Phalangen (Phb), welche von 1 – 30 nummeriert wurden, 39 mediale Phalangen (Phm), welche von 1 – 39 nummeriert wurden und 24 distale Phalangen (Phd), welche von 1 – 24 nummeriert wurden. Bei den Metapodien wurden acht Metacarpalia (Mc)

und sieben Metatarsalia (Mt) inventarisiert. Insgesamt wurden so 93 Phalangen und 15 Metapodien vermessen und inventarisiert.

	Mc	Mt	Phb	Phm	Phd	Gesamt
n	8	7	30	39	24	108

Tabelle 2: Liste des Materials aus Hundsheim

(Mc = Metacarpalia; Mt = Metatarsalia; Phb = Phalanx basalis; Phm = Phalanx media; Phd = Phalanx distalis)

Von den Metapodien sind fünf Mittelhandknochen und fünf Mittelfußknochen vollständig erhalten. Die restlichen sind teilweise fragmentiert oder es ist nur das proximale oder das distale Ende erhalten. Von den 30 basalen Phalangen sind fünf distal fragmentiert. Die medialen Phalangen weisen eine größere Bruchhäufigkeit auf. Hier sind von 39 nur 30 vollständig erhalten. Von den 24 distalen Phalangen sind vier teilweise fragmentiert.

Eine Zuordnung der Phalangen auf Hinter- und Vorderextremität wurde aufgrund der Schwierigkeit, diese exakt auszurichten, im ersten Durchlauf nicht vorgenommen. Nach einer ersten Inventarisierung der verwertbaren Knochen wurden zuerst die Phalangen mit Hilfe einer Schiebelehre vermessen und anschließend die Ergebnisse in eine Excel-Tabelle (vgl. Anhang, S. 59) eingetragen.

Die Messstrecken an den basalen Phalangen beinhalten: die absolute Länge (L) des ganzen Knochens (vgl. Abb. 11), die proximale Breite (pB), die proximale Tiefe (pT) (vgl. Abb. 10), die distale Breite (dB) und die distale Tiefe (dT) der Epiphysen (vgl. Abb. 9) (Messstrecken verändert nach Brugal 1983).

Die Messstrecken an den medialen Phalangen beinhaltet: die absolute Länge (L) des gesamten Knochens (vgl. Abb. 13), die proximale Breite (pB), die proximale Tiefe (pT) (vgl. Abb.12), die distale Breite (dB), sowie die distale Tiefe (dT) (Messstrecken verändert nach Brugal 1983).

Die Messstrecken an den distalen Phalangen setzt sich aus der absoluten Länge (L) (vgl. Abb. 15), der dorsalen Länge (dL) und der Höhe (h) zusammen (vgl. Abb. 14) (Messstrecken verändert nach Brugal 1983).

Da sich die Schiebelehre für die großen Metapodien nicht eignete, wurden diese mit einem osteometrischen Knochenbrett und einem herkömmlichen Maßband gemessen. Bei den Metapodien wurden wieder die absolute Länge (L) des ganzen Knochens (vgl. Abb. 5&8), die proximale Breite (pB), die proximale Tiefe (pT) (vgl. Abb. 3&6), die distale Breite (dB) und

die distale Tiefe (dT) der Epiphysen gemessen (vgl. Abb. 4&7) (Messstrecken verändert nach Bedord 1974).

Bei der Messung war einerseits darauf zu achten, dass sich die Stücke in einem messbaren Zustand befanden, diese also beispielsweise keine Versinterung am proximalen oder distalen Ende aufwiesen oder eine Fragmentierung, welche die Daten verfälschen könnten. Die Messstrecken dienten dazu, brauchbare Aussagen über die Größe und Plumtheit der Tiere zu generieren, sowie eine anschließende Einordnung und einen Vergleich des *B. schoetensacki* von Hundsheim mit einer Auswahl an anderen pleistozänen und holozänen Vertretern der Bisonten aus unterschiedlichen Fundstellen zu ermöglichen.

Alle Messungen werden im Folgenden in Millimeter (mm) angegeben. Aus allen Ergebnissen der verschiedenen Messstrecken wurden die Mittelwerte (MW) berechnet, um einen besseren Überblick über die Verteilung zu erhalten. Um genauere Aussagen über die Plumtheit der einzelnen Knochen zu erhalten, wurde der Plumtheitsindex (PI) für Metapodien berechnet. Dazu wird die distale Breite der Epiphyse durch die absolute Länge des ganzen Knochens dividiert und mit 100 multipliziert ( $dB/L \times 100$ ) (vgl. Sher 1997). Diese Berechnungen wurden ebenso für alle, zur Verfügung stehenden, Vergleichsdaten durchgeführt. Um die Knochen auf unterschiedliche Weise vergleichen zu können, wurden mehrere Punktwolken-Diagramme erstellt.

Das Geschlecht kann in erster Linie durch die Analyse der relativen Robustheit der Diaphyse der Mittelhandknochen 3+4, Radius und Tibia ermittelt werden (vgl. Shpansky et al. 2016). Diese Analyse ist bei der kleinen Anzahl an Knochen, wie wir sie in Hundsheim vorfinden, nicht zwingend aussagekräftig. Es wurde daher nur anhand der Messwerte auf eine vorläufige Zuordnung geschlossen.

Bei den basalen Phalangen wurde die vorläufige geschlechtliche Zugehörigkeit durch die Projektion der Messdaten des proximalen Endes vorgenommen. Des Weiteren konnte mittels eines Ausrichtungs-Index der proximalen Maße ( $pB/pT \times 100$ ), eine vorläufige Zuordnung zur Vorder- und zur Hinterextremität getroffen werden (vgl. Uzunidis 2017).

Bei den medialen Phalangen wurde eine Zuordnung auf Vorder- und Hinterextremität durch die Anwendung eines Index ( $L/dB \times 100$ ) vorgenommen (vgl. Uzunidis 2017). Bei den distalen Phalangen wurden die anterioren von den posterioren Phalangen, durch den Ausrichtungs Index ( $L/dL \times 100$ ), getrennt. Die geschlechtliche Zugehörigkeit wurde durch die Aufschlüsselung der Messdaten der dorsalen Länge (dL) und der Höhe (h), durchgeführt.

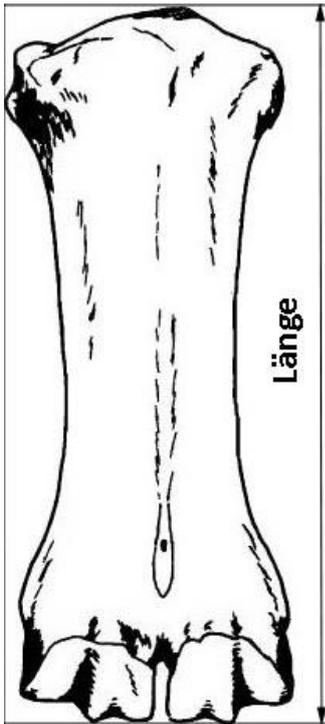


Abbildung 5: Metacarpal 3+4 dorsal (verändert nach McCuaig Balkwill & Cumbaa 1992)

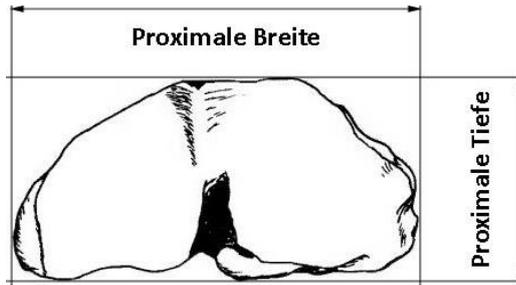


Abbildung 3: Metacarpal 3+4 proximal (verändert nach: Maniakas et al. 2017)

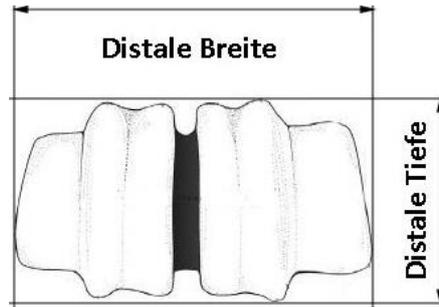


Abbildung 4: Metacarpal 3+4 distal (verändert nach: Maniakas et al. 2017)

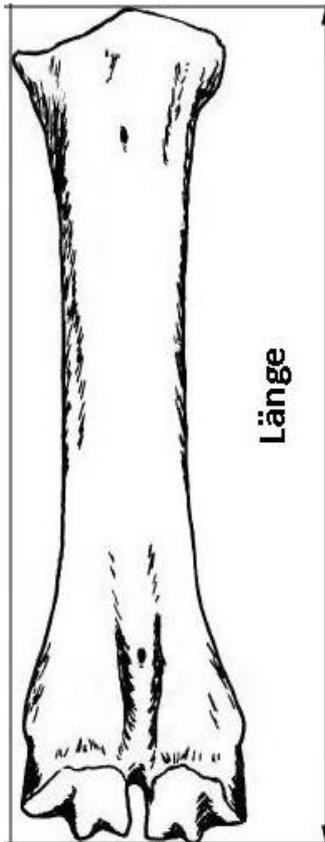


Abbildung 8: Metatarsal 3+4 dorsal (verändert nach McCuaig Balkwill & Cumbaa 1992)

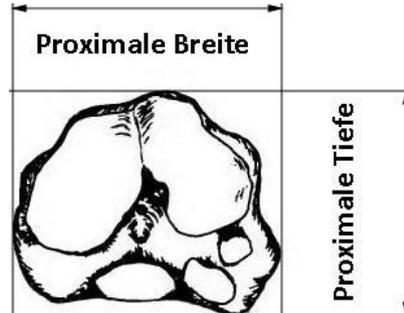


Abbildung 6: Metatarsal 3+4 proximal (verändert nach: McCuaig Balkwill & Cumbaa 1992)

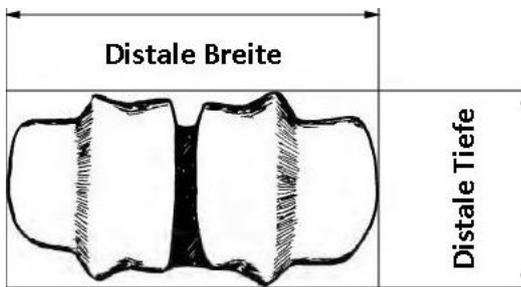


Abbildung 7: Metatarsal 3+4 distal (verändert nach: McCuaig Balkwill & Cumbaa 1992)

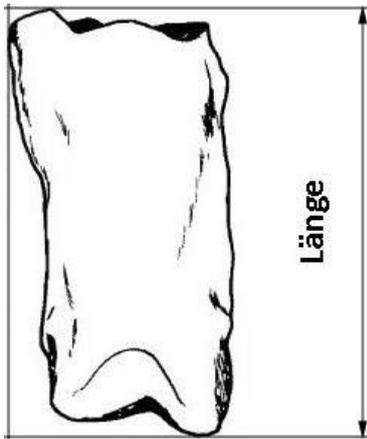


Abbildung 9: Phalanx basalis dorsal (verändert nach: McCuaig Balkwill & Cumbaa 1992)

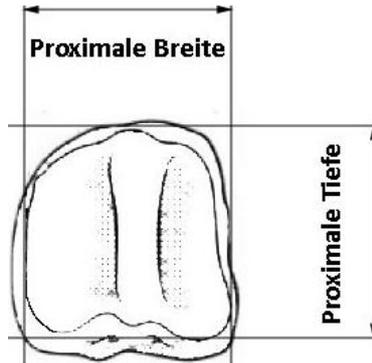


Abbildung 10: Phalanx basalis proximal (verändert nach: Sorbelli et al. 2021)

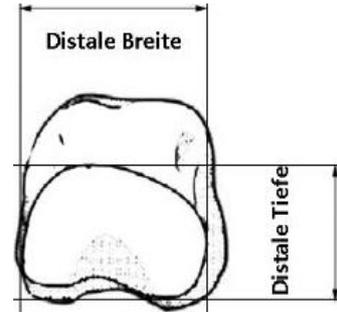


Abbildung 11: Phalanx basalis distal (verändert nach: Sorbelli et al. 2021)

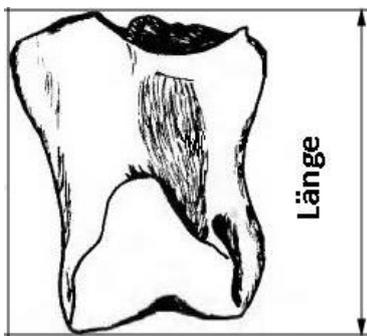


Abbildung 13: Phalanx media lateral (verändert nach McCuaig Balkwill & Cumbaa 1992)

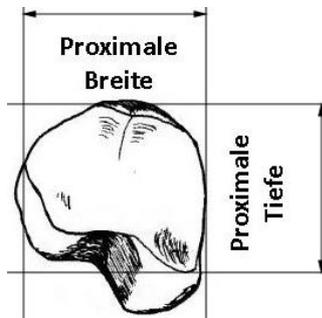


Abbildung 12: Phalanx media proximal (verändert nach: McCuaig Balkwill & Cumbaa 1992)

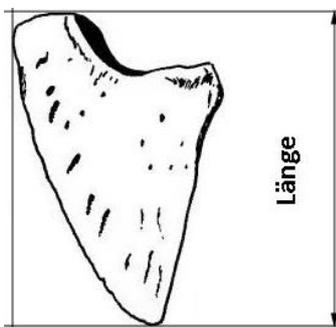


Abbildung 15: Phalanx distalis lateral (verändert nach: McCuaig Balkwill & Cumbaa 1992)

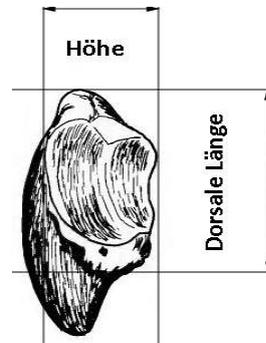


Abbildung 14: Phalanx distalis proximal (verändert nach: McCuaig Balkwill & Cumbaa 1992)

## 5. Ergebnisse

Im folgenden Kapitel werden die Ergebnisse der Untersuchung dargestellt. Dabei werden die Ergebnisse mittels Punktwolken-Diagrammen zueinander in Verbindung gesetzt.

### 5.1 Metacarpalia

#### 5.1.1 Hundsheim

Die fünf vollständig erhaltenen Metacarpalia aus Hundsheim können anhand von Länge und Plumpheit in zwei Gruppen aufgeteilt werden, wobei es sich bei dem Exemplar „1889/03/004“ um einen leichten Ausreißer, hinsichtlich der Länge mit 271,0 mm, handelt (vgl. Abb. 16). Dieser ist somit in etwa 10,0 mm länger, als die restlichen Knochen. So bilden die kürzeren und relativ schlanken Knochen „1889/03/003“ und „1889/03/002“ die erste Gruppierung, sowie „1889/03/117“ und „1889/03/116“ die längere und plumpere Gruppierung (vgl. Abb. 16). Anhand der groben Unterschiede der Knochen kann mit einiger Sicherheit festgestellt werden, dass die Knochen aus der ersten Gruppierung von einem weiblichen Bison stammen, währenddessen die Knochen aus der zweiten Gruppierung wahrscheinlich männlich sind (vgl. Tab. 3).

Element	Inventarnr.	L	pB	pT	dB	dT	PI	Geschl.
Mc	1889/03/117	260,0	81,0	53,0	86,0	46,0	33,1	m
Mc	1889/03/003	258,0	78,0	49,0	77,0	47,0	29,8	w
Mc	1889/03/004	271,0	88,0	54,0	83,0	44,0	30,6	m
Mc	1889/03/002	259,0	83,0	48,0	78,0	47,0	30,1	w
Mc	1889/03/116	260,0	85,0	53,0	88,0	44,0	33,8	m
Mc	1889/03/001	-	92,0	50,0	-	-	-	-
Mc	1889/03/004	-	78,0	47,0	-	-	-	-
Mc	1889/03/005	-	82,0	49,0	-	-	-	-

Tabelle 3: Liste der untersuchten Metacarpalia aus Hundsheim

(Mc = Metacarpalia; L = Länge; pB = proximale Breite; pT = Proximale Tiefe; dB = ditale Breite; dT = distale Tiefe; PI = Plumpheits-Index)

Die Werte von proximaler Breite und proximaler Tiefe der restlichen drei, nur fragmentarisch vorhandenen, Knochen reihen sich ebenfalls in die Größenordnung der restlichen Metacarpalia ein, wobei das Exemplar „1889/03/001“ mit einer pr. Breite von 92,0 mm heraussticht. Dieser ist 4,0 mm länger als „1889/03/004“ (vgl. Abb. 16).

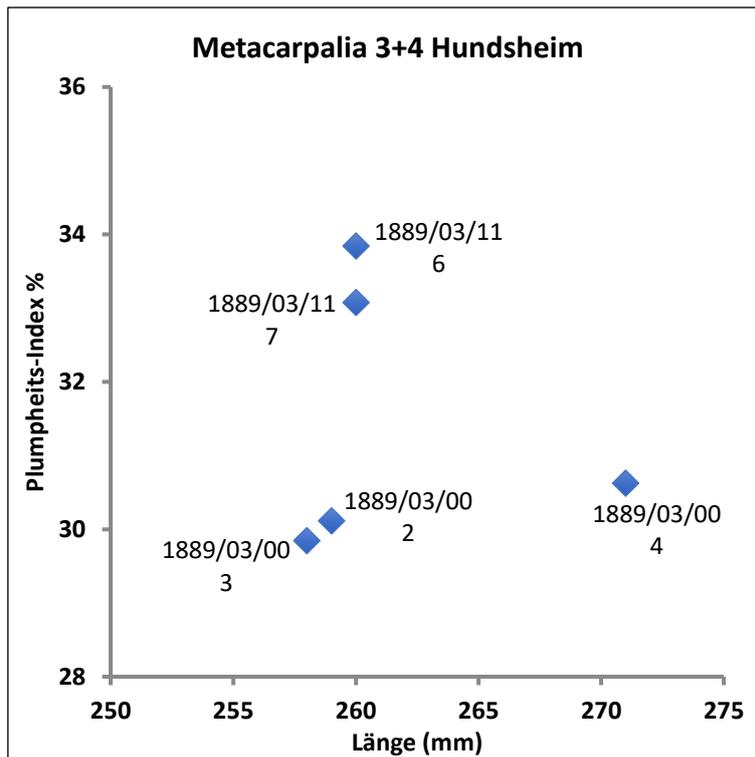


Abbildung 16: Plumbeits-Index der Metacarpalia aus Hundsheim in Relation zur Länge

### 5.1.2 Vergleichsmaterial

Art	n	Mittel Länge	Mittel P-Index	Fundstelle	Quelle	Geologische Zeit
<i>B. menneri</i>	37	277,0	27,1	Untermassfeld (DE)	Sher 1997	Altpleistozän.
<i>B. schoetensacki</i>	5	261,6	31,5	Hundsheim (AUT)	Messung Autor	Frühes Mittelpleistozän
<i>B. schoetensacki</i>	4	250,9	28,1	Süssenborn (DE)	Maniakas 2017	Frühes Mittelpleistozän
<i>B. schoetensacki</i>	6	247,2	29,9	Durfort (FR)	Brugal 1995	Frühes Mittelpleistozän
<i>B. schoetensacki</i>	8	265,9	30,5	Mauer (DE)	Schertz 1936b	Frühes Mittelpleistozän
<i>B. sp.</i>	11	253,5	32,0	Mosbach (DE)	Schertz 1936b	Frühes Mittelpleistozän
<i>B. priscus</i>	7	270,9	31,0	Taubach (DE)	Maniakas 2017	Jungpleistozän
<i>B. priscus</i>	5	226,7	34,5	Barrington (UK)	Maniakas 2017	Jungpleistozän
<i>B. priscus</i>	10	226,8	35,8	Roter Berg (DE)	Schertz 1936b	Jungpleistozän
<i>B. priscus</i>	100	218,9	37,8	NO-Russland	Kirillova 2019	Jungpleistozän-Holozän
<i>Bos bonasus</i>	2	221,5	31,1	Kasberg (AUT)	Messung Autor	Holozän
<i>Bos bonasus</i>	39	212,5	32,1	Białowieża (PL)	Empel 1963	Rezent

Tabelle 4: Liste der Mittelwerte aller Metacarpalia-Vergleichsdatensätze

## **Länge**

Die Dimensionen der Mittelhandknochen des Bisons von Hundsheim fügen sich in die Ausmaße des vorhandenen Vergleichsmaterials von verschiedenen *B. schoetensacki*-Fundstellen ein. Mit einem Mittelwert der absoluten Länge von 261,6 mm, wobei der kürzeste 258,0 mm und der längste Knochen 271,0 mm erreicht, liegt das Bison aus Hundsheim im Rahmen des vorhandenen Vergleichsmaterials. Durchschnittlich länger, mit einem Mittelwert von 265,9 mm, sind die Knochen aus der Typuslokalität Mauer. Deutlicher und konsistenter werden die Metacarpalia der *B. schoetensacki*-Exemplare aus Durfort und Süssenborn überragt. Die Knochen aus Durfort und Süssenborn sind beinahe gleich lang, wobei die Knochen aus Durfort durchschnittlich etwas kürzer sind. Dazu kommen die wenigen Mittelhandknochen des *B. sp.* aus Mosbach, die sich mit einer durchschnittlichen Länge von 253,5 mm ebenfalls in die Werte der restlichen *B. schoetensacki*-Werte einreihen, jedoch durchschnittlich plumper sind (vgl. Abb. 17).

Die Knochen der anderen Arten sind im Vergleich zu Hundsheim und des restlichen *B. schoetensacki*-Materials entweder deutlich kürzer oder länger. Die kurzen Knochen des *Bos bonasus* aus dem rezenten Polen erreichen nur 212,5 mm. Das männliche *Bos bonasus*-Exemplar aus Grünau ist hingegen mit einer Länge von 221,5 mm etwas länger, jedoch im Vergleich zu den langen *B. schoetensacki*-Knochen eindeutig kürzer. Zu diesen vergleichsweise kurzen, priscoiden Knochen reihen sich auch die Knochen des spätpleistozänen *B. priscus* aus Nordost-Russland, mit einer durchschnittlichen Länge von 218,9 mm ein. Daran schließen sich die mittelpleistozänen *B. priscus*-Metacarpalia aus Barrington und dem Roten Berg, mit einer Länge von 226,7 mm, beziehungsweise, 226,8 mm an. Übertroffen werden die Knochen aus Hundsheim von den ungewöhnlich langen *B. priscus*-Mittelhandknochen aus Taubach mit 270,9 mm. Die längsten Knochen fanden sich, erwartungsgemäß, bei den frühpleistozänen Metacarpalia von *B. menneri* aus Untermassfeld. Diese überragten mit einer durchschnittlichen Länge von 277,0 mm alle anderen (vgl. Abb. 17).

## **Plumpheit**

In Bezug auf die Plumpheit besitzen die Knochen aus Hundsheim (PI 31,5) die größte Ähnlichkeit mit den langen Mittelhandknochen aus Taubach (PI 31,0), Mauer (PI 30,5) und Mosbach (PI 32,0). Das restliche Vergleichsmaterial von *B. schoetensacki* gleicht sich ebenfalls dem Material aus Hundsheim an, ist aber durchaus schlanker. So sind die Knochen aus Durfort (PI 29,9) und besonders aus Süssenborn (PI 28,1) deutlich schlanker. Die langen und schlanken

Knochen aus Untermassfeld stehen im Vergleich heraus. Trotzdem sind diese, mit einem Plumpheits-Index von 27,1, nahe an der Plumpheit von Süßenborn.

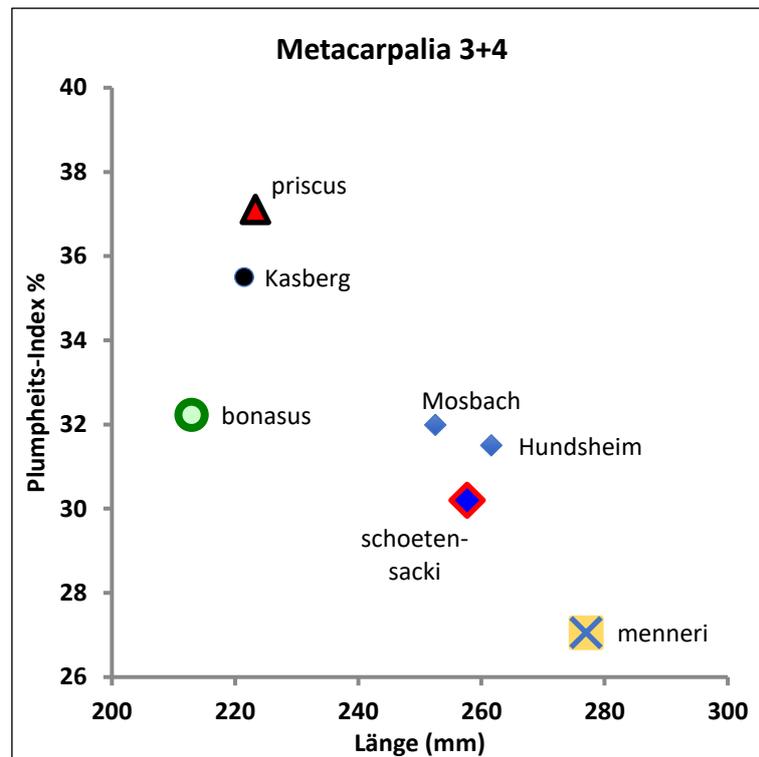


Abbildung 17: Plumpheits-Index der Mittelwerte aller Metacarpalia-Vergleichsdatensätze in Relation zur Länge. Kleine Symbole kennzeichnen die Faunen mit statistisch unzureichenden Materialien

## Vergleich

Dadurch ergeben die *B. schoetensacki*-Vergleichsdaten aus Süßenborn, Mosbach und Durfort eine lose Gruppierung. Werden die beiden Variablen, Länge und Plumpheit, in einem Punktdiagramm zueinander in Beziehung gesetzt, verfestigen sich die Beobachtungen. Hier fällt auch *B. menneri* von Untermassfeld, hinsichtlich der enormen Länge von 277,0 mm und einem Plumpheits-Index von nur 27,1 aus dem Rahmen. Auf der anderen Seite können auch die kurzen und plumpen Knochen der *B. priscus*-Vergleichsdaten eindeutig gruppiert werden. Einzig der große Bison aus Taubach sticht hier, wie erwartet, heraus. Dieser ist im Durchschnitt mit einer Länge von 270,9 mm deutlich länger, aber auch schlanker (PI 31,0) als die priscoiden Knochen aus Barrington (226,7 mm und PI 34,5) und Rotem Berg (226,8 mm und PI 35,8). Die jüngeren Formen aus Nordost-Russland setzen diesen Schritt fort. Diese sind durchschnittlich kürzer (218,9 mm) und die plumpsten des gesamten Vergleichsmaterial, mit einem Plumpheits-Index von 37,8. Die holozänen Knochen von *Bos bonasus* aus Grünau (221,5 mm und PI 31,1)

und Polen (212,5 mm und PI 32,1) sind ebenfalls kürzer, jedoch wesentlich schlanker als die massiven spätpleistozänen Knochen aus Barrington und dem Roten Berg.

Naturgemäß gibt es einige Überschneidungen bei einzelnen Individuen unterschiedlicher Arten. Diese Überschneidungen ergeben sich anhand der natürlichen Varianz innerhalb von Populationen, sowie an dem deutlichen Geschlechtsdimorphismus innerhalb einer Art. Dennoch können zumindest die zwei großen morphologischen Gruppen, „lang und schlank“ sowie „kurz und plump“ klar auseinandergehalten werden. So zeigt sich keine Überlappung zwischen den plumpen spätpleistozänen Formen und dem holozänen *Bos bonasus* sowie zwischen den deutlich längeren und schlankeren früh- bis mittelpleistozänen Formen, wie sie *B. menneri* und *B. schoetensacki* darstellen. Innerhalb der zwei großen Gruppierungen, insbesondere bei den materialreichen spätpleistozänen Formen, zeigt sich entlang des Geschlechtsdimorphismus eine klare Überlappung zwischen den weiblichen Exemplaren, in diesem Fall von spätpleistozänen bis holozänen *B. priscus* aus NO-Russland, und den männlichen Exemplaren vom rezenten *Bos bonasus* aus Polen. Inmitten dieser Überlappung befinden sich beinahe alle sonstigen spätpleistozänen priscoiden Formen aus Barrington, Roter Berg und Grünau (vgl. Abb. 18).

Bei dem früh- bis mittelpleistozänen Material zeigt sich der Geschlechtsdimorphismus aufgrund der spärlichen Datenmenge, weniger ausgeprägt. Des Weiteren überlappen sich die Knochen aus Taubach zu einem gewissen Teil mit den Mittelhandknochen aus Mauer, wobei dies durchaus eine rein geschlechtliche Überlappung sein könnte. In der Mitte des Verteilungsdiagramms stehen die Knochen aus Mosbach. Es zeigt sich keine Überlappung anhand der Länge mit dem Material aus Hundsheim. Die Knochen aus Durfort zeigen ebenfalls keine auffallende Überschneidung mit Hundsheim. Die Knochen aus Süßenborn, die von Maniakas & Kostopoulos (2017) durchgehend als *B. schoetensacki* gekennzeichnet wurden, weisen eine bemerkenswerte Heterogenität auf. Der Plumpheits-Index von 24,6 des Knochens aus Süßenborn, mit der Inventarnummer „IQW 1965/2333(Suss.9161)“, wird nur von einigen wenigen Metacarpalia von *Bos bonasus* aus dem rezenten Polen untertroffen. Die restlichen drei Knochen sind eher im *B. schoetensacki*-Spektrum zu verorten (vgl. Abb. 18). Das Exemplar aus Süßenborn mit der Inventarnummer „IQW 1965/2331(Suss.5876)“ ist mit einer Länge von 238,3 mm und einem Plumpheits-Index von 28,8, auffällig kurz und ebenfalls sehr schlank (vgl. Abb. 18). Sher (1997) kennt die augenscheinliche Heterogenität des postkranialen Skeletts von Süßenborn und ordnet „IQW 1965/2333(Suss.9161)“ einem weiblichen *B. menneri* zu. Er bemerkt, dass der erste Knochen, „1965/2331(Suss.5876)“, mitten in der

Verteilung für männliche *B. sp.*-Individuen des Materials von Venta Micena (Spanien), einer bedeutenden frühpleistozänen Fundstelle, mit einem geschätzten Alter von 1,5 Mio. J., liegt (vgl. Martínez-Navarro et al. 2011). Des Weiteren erinnert dieser Knochen sogar an die wesentlich ältere und grazile Gattung *Leptobos*, welche in Europa vom späten Pliozän bis zum frühen Pleistozän existierte. Wenn dieser extrem schlanke und lange Knochen „IQW 1965/2333(Suss.9161)“ außer Acht gelassen wird, ergibt sich ein stimmiges Bild für die vermeintliche *B. schoetensacki*-Gruppe, innerhalb derer das Material aus Hundsheim mittig angesiedelt ist. Zu dieser Gruppe, die innerhalb der einzelnen Fundorte nur spärlich nach Geschlecht sortiert werden kann, gesellen sich auch die kürzeren, vermutlich weiblichen Knochen des *B. menneri* aus Untermassfeld.

Die Hälfte des Mosbach-Materials befindet sich ebenfalls in dieser Gruppierung. Wie zuvor angedeutet, befindet sich auch ein Großteil des Taubach-Materials in der *B. schoetensacki*-Gruppe. Dies ist in erster Linie auf den extrem langen und plumpen Knochen aus Mauer „Ffm. 4239“ zurückzuführen, der mit einer Länge von 277,8 mm und einem Plumpeits-Index von 35,0 das Bild etwas verzerrt (vgl. Abb. 18). Wird auch dieser Knochen als Ausreißer betrachtet und nicht miteinbezogen, so verschwindet auch die Mehrheit der Taubach-Knochen aus der Gruppierung.

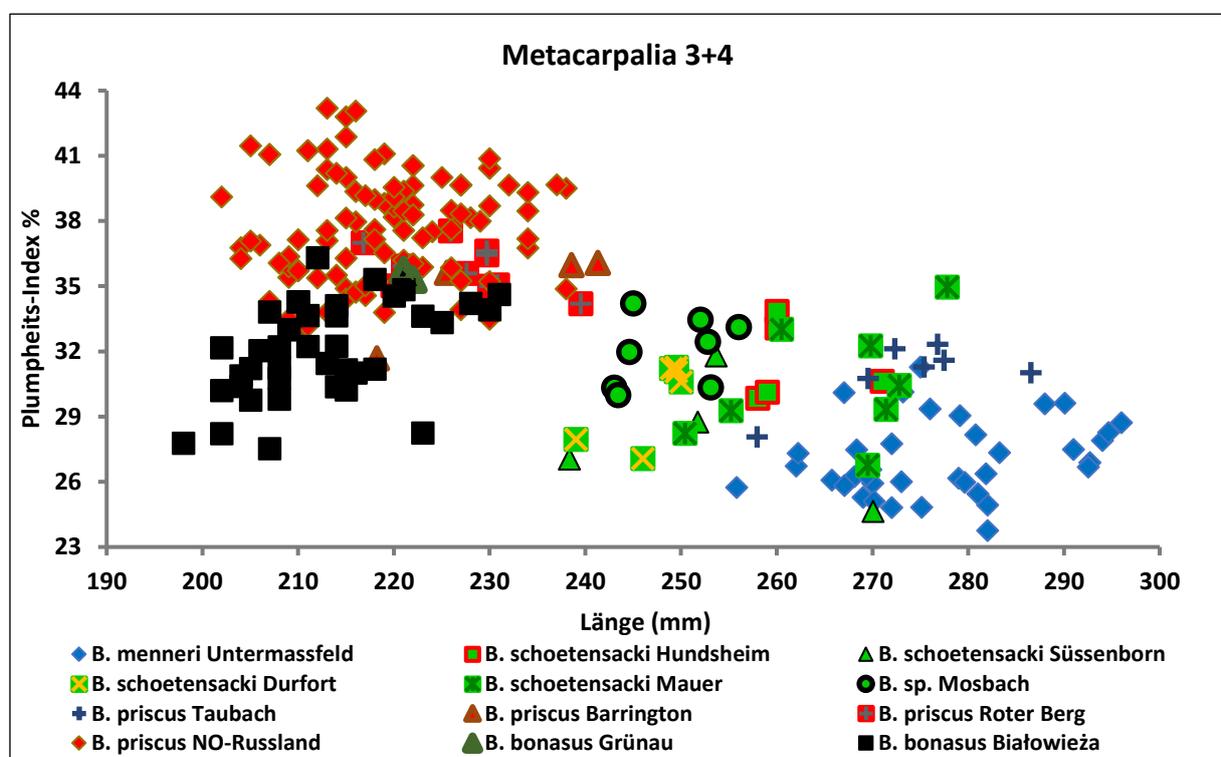


Abbildung 18: Plumpeits-Index aller Metacarpalia-Vergleichsdatensätze in Relation zur Länge

## 5.2 Metatarsalia

### 5.2.1 Hundsheim

Element	Inventarnr.	L	pB	pT	dB	dT	PI	Geschl.
Mt	1889/03/007	-	68,0	62,0	-	.	-	-
Mt	1889/03/006	301,0	65,0	65,0	73,0	46,0	24,3	w
Mt	1889/03/008	317,0	73,0	70,0	82,0	47,0	25,9	m
Mt	1889/03/016	325,0	80,0	68,0	89,0	48,0	27,4	m
Mt	1889/03/024	316,0	65,0	69,0	81,0	49,0	25,6	m
Mt	1889/03/009	307,0	66,0	64,0	73,0	46,0	23,8	w
Mt	1889/03/010	-	68,0	63,0	-	-	-	-

Tabelle 5: Liste der untersuchten Metatarsalia aus Hundsheim

(Mt = Metatarsalia; L = Länge; pB = proximale Breite; pT = Proximale Tiefe; dB = ditale Breite; dT = distale Tiefe; PI = Plumpheits-Index)

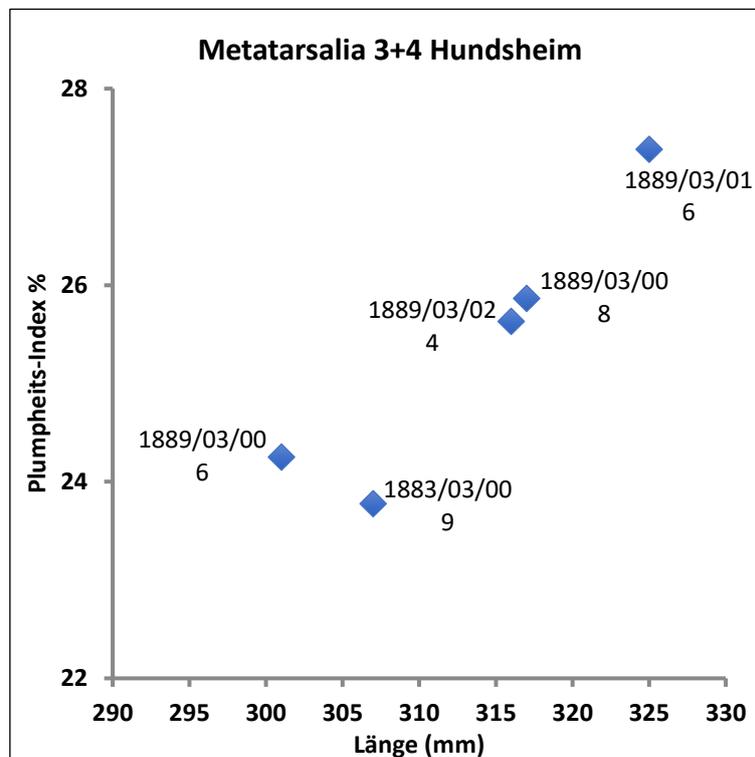


Abbildung 19: Plumpheits-Index der Metatarsalia aus Hundsheim in Relation zur Länge

Wie auch schon eingangs erwähnt sind Mittelfußknochen weniger variabel als Mittelhandknochen. Auch intraspezifisch ist der Dimorphismus weniger stark ausgeprägt. Dennoch können Rückschlüsse auf die geschlechtliche Zugehörigkeit der Knochen getroffen werden. Die fünf vollständigen erhaltenen Metatarsalia weisen auf ein ähnliches Bild wie bei den Maßen der Metacarpalia hin. Die zwei Knochen „1889/03/006“ und „1889/03/009“ sind schlanker und kürzer und stammen daher, mit einiger Wahrscheinlichkeit, von weiblichen

Tieren (vgl. Tab. 5). „1889/03/024“ und „1889/03/008“ sind wesentlich länger und plumper und deshalb eher einem männlichen Tier zuzuordnen (vgl. Tab. 5). Ein Knochen, in diesem Fall „1889/03/016“, sticht bezüglich seiner Länge und Plumpheit heraus. „1889/03/016“ ist 10,0 mm länger als die vermutlich männlichen Knochen (vgl. Abb. 19).

## 5.2.2 Vergleichsmaterial

Art	n	Mittel Länge	Mittel P-Index	Fundstelle	Quelle	Zeit
<i>B. menneri</i>	20	312,9	22,8	Untermassfeld (DE)	Sher 1997	Altpleistozän
<i>B. schoetensacki</i>	5	313,2	25,4	Hundsheim (AUT)	Messung Autor	Frühes Mittelpleistozän
<i>B. schoetensacki</i>	5	298,3	24,4	Süssenborn (DE)	Maniakas 2017	Frühes Mittelpleistozän
<i>B. schoetensacki</i>	3	277,8	24,6	Durfort (FR)	Brugal 1995	Frühes Mittelpleistozän
<i>B. schoetensacki</i>	1	291,1	22,6	Mauer (DE)	Schertz 1936b	Frühes Mittelpleistozän
<i>B. sp.</i>	5	304,7	27,5	Mosbach (DE)	Schertz 1936b	Frühes Mittelpleistozän
<i>B. priscus</i>	6	280,2	26,3	Barrington (UK)	Maniakas 2017	Jungpleistozän
<i>B. priscus</i>	5	284,9	26,8	Roter Berg (DE)	Schertz 1936b	Jungpleistozän
<i>B. priscus</i>	72	272,2	26,9	NO-Russland	Kirillova 2019	Jungpleistozän-Holozän
<i>Bos bonasus</i>	2	273,0	25,9	Kasberg (AUT)	Messung Autor	Holozän
<i>Bos bonasus</i>	39	262,7	23,7	Białowieża (PL)	Empel 1963	Rezent

Tabelle 6: Liste der Mittelwerte aller Metatarsalia-Vergleichsdatensätze

### Länge

Werden die Dimensionen der Metatarsalia aus Hundsheim mit dem Vergleichsmaterial in Verbindung gesetzt, sieht das Bild weitaus variabler aus, als dies beim Vergleich der Metacarpalia der Fall war. Dennoch lassen sich die Knochen anhand der Art und des Alters weitestgehend gruppieren. Besonders hervorzuheben ist, dass die Knochen aus Hundsheim mit einem Mittelwert der Länge von 313,2 mm zu den längsten innerhalb des Vergleichsmaterials zählen (vgl. Abb. 20). Sie werden von den langen Mittelfußknochen des *B. menneri* aus Untermassfeld, mit einem Mittelwert von 313,8 mm, nur unwesentlich übertroffen (vgl. Abb. 20). Dies ist wahrscheinlich auf die geringe Anzahl des Materials von Hundsheim zurückzuführen, sowie auf die Tatsache, dass im Datenmaterial von Untermassfeld verhältnismäßig mehr weibliche, als männliche Knochen erhalten sind (vgl. Sher 1997).

Dieser Wert wird nur annähernd von den Knochen aus Mosbach, mit einem Mittelwert von 304,7 mm, erreicht. Auffallend sind die divergierenden Mittelwerte der Länge der einzelnen *B. schoetensacki*-Populationen. Während die Knochen von Süssenborn mit einem Wert von 298,3 mm an Hundsheim heranreichen, sind die Mittelfußknochen aus Durfort bedeutend kürzer. Diese erreichen nur einen Mittelwert von 277,8 mm (vgl. Tab. 6). Damit reiht sich dieser,

anhand der Länge, bei den spätpleistozänen priscoiden Formen ein. Die *B. priscus*-Knochen aus dem Roten Berg (284,9 mm) und von Barrington (280,2 mm) übertreffen die Knochen aus Durfort sogar. Die spätpleistozänen Knochen aus Nordost-Russland (272,2 mm) nähern sich der Länge am ehesten den Maßen der holozänen *Bos bonasus*-Knochen aus Grünau (273,0 mm) an. Die rezenten Metatarsalia aus dem rezenten Polen sind mit einer Länge von 262,7 mm deutlich kürzer (vgl. Abb. 20).

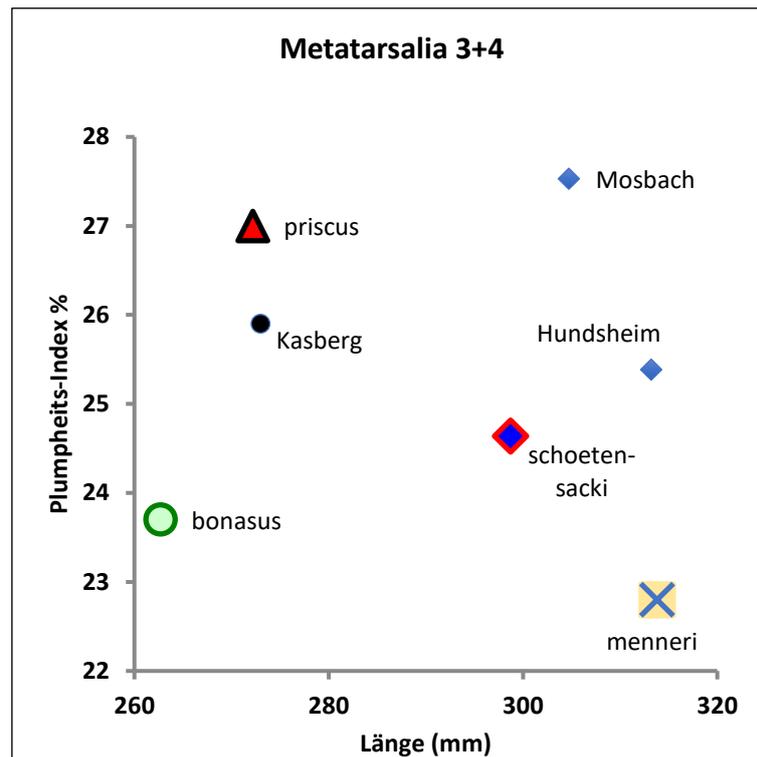


Abbildung 20: Plumpheits-Index der Mittelwerte aller Metatarsalia-Vergleichsdatensätze in Relation zur Länge. Kleine Symbole kennzeichnen die Faunen mit statistisch unzureichenden Materialien

## Plumpheit

Die schlanken Mittelfußknochen des *B. menneri* aus Untermassfeld fallen mit einem Plumpheits-Index von 22,6, im Vergleich zu den massiveren Knochen aus Hundsheim, mit einem Index von 25,4, auf. Ein einzelner Mittelfußknochen des *B. schoetensacki* aus Mauer mit der Bezeichnung „Dmstdt.“, zeichnet sich ebenfalls durch seine Schlankheit aus. Mit einem Plumpheits-Index von 22,6 fällt er in den Bereich von *B. menneri* und ist sogar schlanker als der durchschnittliche Knochen aus Untermassfeld (vgl. Abb. 21).

Am anderen Ende des Spektrums stehen die massiven priscoiden Knochen vom Roten Berg (PI 26,8), Barrington (PI 26,3), Grünau (PI 25,9) und NO-Russland (PI 27,0). Die massivsten Knochen stammen aus Mosbach (PI 27,5), die Schertz (1936b), wahrscheinlich aufgrund ihrer

auffallenden Plumtheit, als *B. priscus* bestimmt hat. Wie schon beim Vergleich der Mittelhandknochen, stellen die Mittelfußknochen von *Bos bonasus* aus dem rezenten Polen (PI 23,7) eine Zwischenform dar. Das restliche Vergleichsmaterial von *B. schoetensacki*-Knochen aus Süßenborn (PI 24,4) und Durfort (PI 24,6) gleicht sich den Knochen aus Hundsheim an, ist jedoch etwas schlanker (vgl. Tab. 6).

### Vergleich

Bei einer Abbildung aller Daten in einem Punktwolken-Diagramm sind die zeitlichen und morphologischen Gruppen nicht mehr so distinkt auseinander zu halten. Die männlichen Knochen aus Hundsheim werden in ihrer Länge nur vom sehr langen und schlanken *B. menneri* aus Untermassfeld übertroffen. Sieht man vom langen Exemplar „1889/03/016“ aus Hundsheim ab, fügen sich die restlichen Knochen in die Dimensionen der restlichen als *B. schoetensacki* bestimmten Individuen ein. Auffallend sind die kurzen Knochen aus Durfort, die sich eher in die Dimensionen von männlichen *Bos bonasus* aus dem rezenten Polen, beziehungsweise als schlanke priscoide Knochen aus dem spätpleistozänen NO-Russland, einfügen (vgl. Abb. 21).

Das kurze Exemplar „IQW 1965/2332(Suss.5743)“ aus Süßenborn, mit einer Länge von 266,0 mm und einem Plumtheits-Index von 23,0, ist nur unwesentlich schlanker als die restlichen *B. schoetensacki*-Daten (vgl. Abb. 21). Sher (1997) merkt in seiner Untersuchung an, dass sich die Dimensionen dieses Knochens an die spätpliozäne bis frühpleistozäne Gattung *Leptobos* orientiert. Flerov (1969) ist beim selben Knochen von einem juvenilen, weiblichen Tier ausgegangen. In der Nähe dieser Ausmaße stellt sich der Metatarsus „007 G“ aus Durfort, mit einer Länge von 269,0 mm und einem Plumtheits-Index von 23,6. Dieser wird von Brugal (1995) als weiblich bezeichnet. Die zwei restlichen von Brugal (1995) als männlich beschriebenen Metatarsalia sind ebenfalls wesentlich kürzer, als weibliche Exemplare aus Hundsheim.

Eine weitere Überlappung, zwischen dem *B. schoetensacki* aus Hundsheim und *B. priscus*, weist ein ziemlich langer, von den Dimensionen dem Bison aus Hundsheim entsprechender Knochen, aus dem Roten Berg auf. Das Exemplar „6“ reicht mit einer Länge von 318,3 mm beinahe an männliche *B. menneri*-Exemplare aus Untermassfeld heran. Die taxonomisch nicht eindeutig erfassten Knochen aus Mosbach fügen sich, wie es auch schon bei den Metacarpalia der Fall war, zwischen den zwei großen ökomorphologischen und evolutionären Gruppierungen ein. Sie sind länger als die restlichen priscoiden Knochen (mit Ausnahme des langen Knochens „6“ aus dem Roten Berg) und plumper als beinahe alle Knochen der *B. schoetensacki*-Gruppierung (mit Ausnahme von „1889/03/016“ aus Hundsheim). Der einzelne Metatarsus aus

Mauer ist schlanker als jeder andere *B. schoetensacki*-Knochen, übertrifft in der Länge allerdings die Knochen aus Durfort.

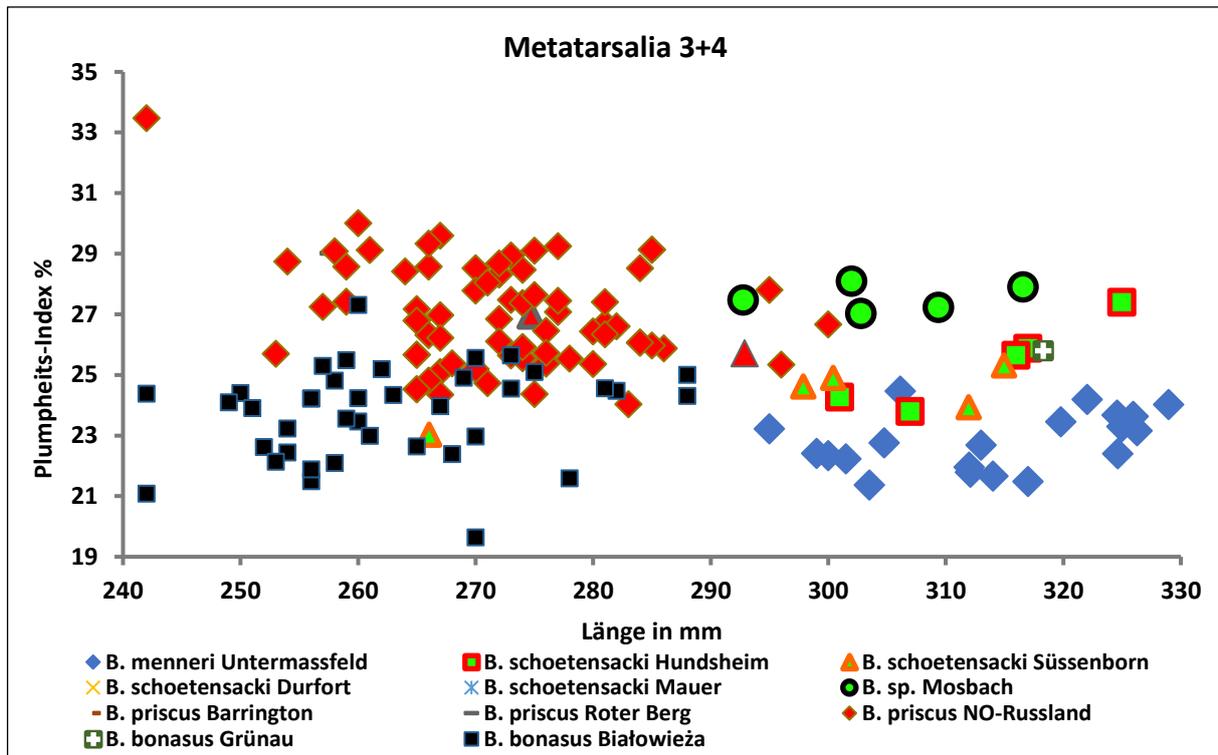


Abbildung 21: Plumpheits-Index aller Metatarsalia-Vergleichsdatensätze in Relation zur Länge

## 5.3 Phalanx basalis (phb)

### 5.3.1 Hundsheim

Aus den 30 vermessenen basalen Phalangen aus Hundsheim konnten alle in die Untersuchung miteinbezogen werden. Die häufigste Fragmentation war am distalen Ende festzustellen. Anhand der Aufstellung der Exemplare im Punktdiagramm, kann man deutlich eine Gruppierung in kürzere und schmalere, sowie in längere und plumpere erste Fingerknochen sehen. Diese Trennung resultiert in erster Linie aus der Unterscheidung zwischen den kürzeren, jedoch in der Regel breiteren anterioren Phalangen, welche analog zu den Metacarpalia, mehr Gewicht stemmen müssen und den längeren, schmäleren posterioren Phalangen. Vorsichtig auseinandergehalten werden anteriore und posteriore Phalangen mittels eines Ausrichtungs-Index ( $pB/pT \times 100$ ). Uzunidis (2017) wendet diesen Index in der Untersuchung von großen pleistozänen Herbivoren aus Südfrankreich an und bezieht sich dabei auf eine Arbeit von Roman (2008). Laut diesem Index können Knochen mit einem Index von über 90 den Vordergliedmaßen, und Knochen unter 90 den Hintergliedmaßen zugeordnet werden (vgl. Abb.

22).

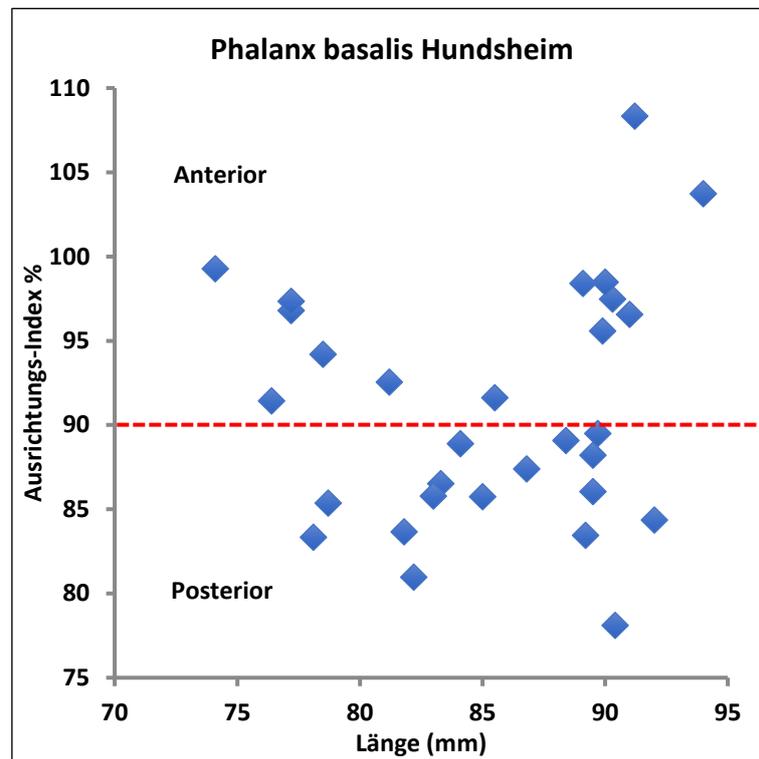


Abbildung 22: Ausrichtungs-Index der Phalanx basalis aus Hundsheim in Relation zur Länge

Dieser Ausrichtungs-Index ist allerdings nur als erste Zuordnung hilfreich und keinesfalls endgültig, da sich bestimmte Knochen in ihren Dimensionen nah an der Grenzlinie von 90, bewegen und somit keine sichere Aussage getroffen werden kann. Nichtsdestotrotz wurde dieser Index angewendet, um einen raschen Überblick über die Verteilung der basalen Phalangen von Hundsheim zu erhalten.

In der anschließenden Untersuchung der basalen Phalangen von Hundsheim mit dem Vergleichsmaterial wurde von dem Index abgesehen, da sich gezeigt hat, dass Phalangen, welche von den Autoren des Vergleichsmaterials als posterior gekennzeichnet wurden, in Einzelfällen, einen Index über 90 erreichten. Ebenso wie bei der Trennung von Vorder- und Hintergliedmaßen kann das proximale Ende der basalen Phalangen herangezogen werden, um eine Aussage über das Geschlecht des Individuums zu treffen. Männchen haben in der Regel längere und breitere, dahingegen Weibchen kürzere und schmalere Phalangen. Diese können anhand der Umfänge des proximalen Endes weitestgehend auseinandergehalten werden. Mit dieser Information können Diagramme erstellt werden, die eher eine Zuschreibung zu weiblichen Tieren oder männlichen Individuen erlauben (vgl. Abb. 23&24).

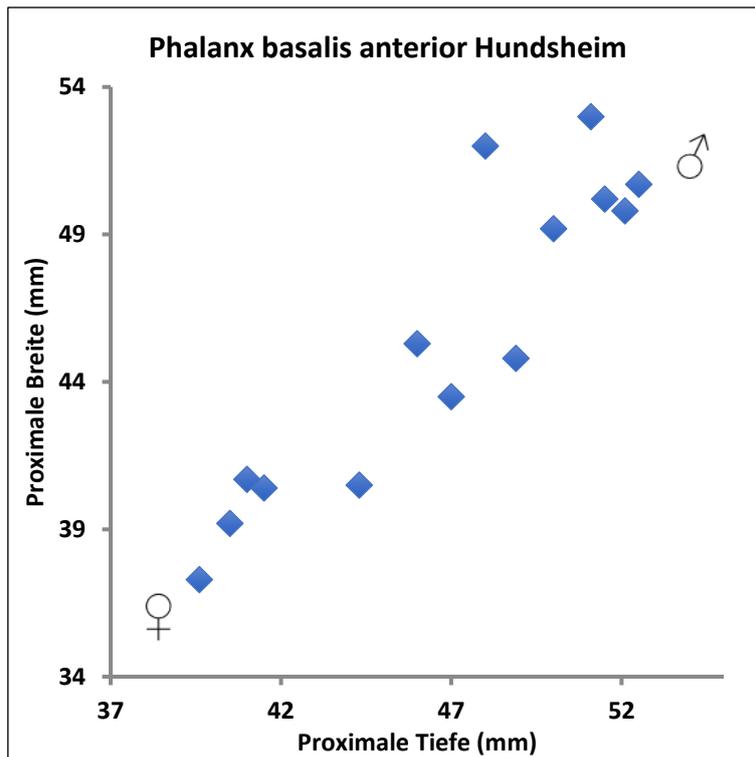


Abbildung 24: Proximale Breite der anterioren Phalanx basalis aus Hundsheim in Relation zur proximalen Tiefe

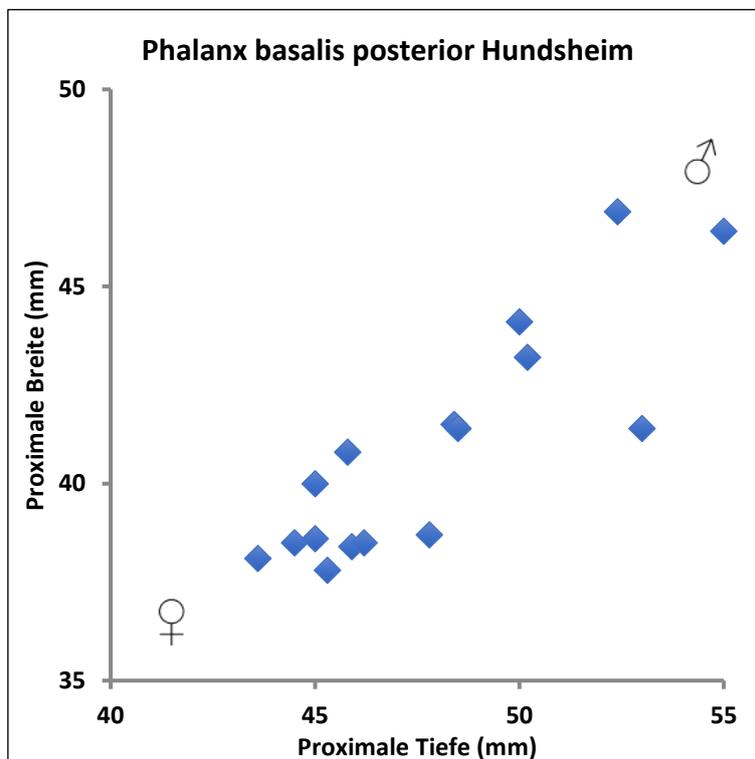


Abbildung 23: Proximale Breite der posterioren Phalanx basalis aus Hundsheim in Relation zur proximalen Tiefe

### 5.3.2 Vergleichsmaterial

#### Länge und Plumpeheit

Beim Vergleich mit dem restlichen Material zeigt sich, dass die basalen Phalangen des Bisons aus Hundsheim durchschnittlich einen mittelgroßen Plumpeheits-Index von 47,7 besitzen und mit einer Länge von 85,4 mm an die durchschnittliche Länge des *B. menneri* aus Untermassfeld, ebenfalls mit einer Länge von 85,4 mm, heranreichen. Da bei dieser Gegenüberstellung sowohl anteriore und posteriore Knochen, als auch männliche und weibliche Individuen einberechnet wurden, muss davon ausgegangen werden, dass eine gewisse Verzerrung vorliegt. Auffällig ist die eng aneinander liegende Gruppierung von *B. schoetensacki* aus Durfort (78,3 mm und PI 48,4), *Bos bonasus* aus Grünau (79,3 mm und PI 49,4) und *B. priscus* aus Windy Knoll (79,6 mm und PI 49,3) (vgl. Abb. 25). Da es sich bei den Daten des *Bos bonasus* aus Grünau nur um ein einziges Individuum handelt, kann diesbezüglich keine klare Aussage gemacht werden.

Art	n	Mittel Länge	Mittel P-Index	Fundstelle	Quelle	Geologische Zeit
<i>B. menneri</i>	42	85,4	51,1	Untermassfeld (DE)	Sher 1997	Altpleistozän.
<i>B. schoetensacki</i>	26	85,4	47,7	Hundsheim (AUT)	Messung Autor	Frühes Mittelpleistozän
<i>B. schoetensacki</i>	10	78,3	48,4	Durfort (FR)	Brugal 1995	Frühes Mittelpleistozän
<i>B. priscus</i>	5	79,5	49,3	Windy Knoll (UK)	Messung Autor	Jungpleistozän
<i>Bos bonasus</i>	6	79,3	49,4	Kasberg (AUT)	Messung Autor	Holozän
<i>Bos bonasus</i>	77	71,9	47,7	Białowieża (PL)	Empel 1963	Rezent
<i>B. bison</i>	8	66,8	45,5	Schönbrunn (AUT)	Messung Autor	Rezent

Tabelle 7: Liste Mittelwerte aller Phalanx basalis-Vergleichsdatensätze

Anders steht es um die Ähnlichkeit der Knochen aus Durfort und Windy Knoll. Hier setzt sich der Trend, welcher sich schon bei den Metapodien des eher kleineren und schmäleren Bisons aus Durfort gezeigt hat, fort. Auffallend sind die kleinen und schmalen Fingerknochen des rezenten Amerikanischen Bisons (*B. bison*) aus dem Tiergarten Schönbrunn in Wien (66,8 mm und PI 45,5). Der Wisent aus dem rezenten Polen (71,9 mm und PI 47,7) weist durchschnittlich ebenfalls ein eher kürzeres Erscheinungsbild bei den basalen Phalangen auf, jedoch weisen diese durchschnittlich eine ähnliche Plumpeheit, wie die Knochen aus Hundsheim auf. Besonders stechen die plumphen Knochen des *B. menneri* aus Untermassfeld heraus (vgl. Abb. 25).

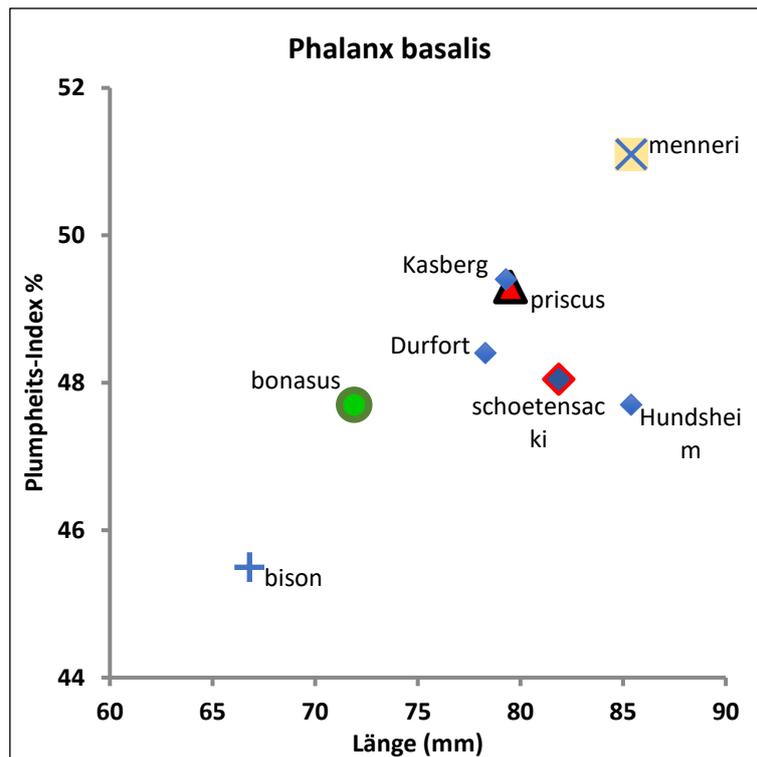


Abbildung 25: Plumpheits-Index der Mittelwerte aller Phalanx basalis-Vergleichsdatensätze in Relation zur Länge

## Vergleich

Im Vergleich mittels eines Punktediagramms, zeigen sich die Dimensionen des langen ersten Fingerknochens aus Hundsheim besonders. Überschneidungen in der Länge gibt es vor allem mit *B. menneri*. Die kürzeren Knochen aus Hundsheim überschneiden sich, wie erwartet, mit dem restlichen Vergleichsmaterial. Eine Ausnahme stellen in diesem Fall nur die Knochen des rezenten *B. bison* dar. Des Weiteren sind nur die, wahrscheinlich männlichen und anterioren, Fingerknochen des Wisents aus dem rezenten Polen mächtig genug, um an die schwächeren Knochen aus Hundsheim heranzukommen. Diese Darstellung zeigt auch, dass die wenigen Knochen aus Grünau von den Dimensionen an ein männliches Individuum aus Białowieża erinnern (vgl. Abb.26).

Auffällig sind die diametralen Unterschiede in der Plumpheit der Fingerknochen im Gegensatz zu den Metapodien. *B. menneri* weist die schlanksten Metapodien und zeitgleich die plumpsten Fingerknochen auf. Die Länge gleicht sich den Verhältnissen der Metapodien zwischen den verschiedenen Datensätzen an (vgl. Abb. 25).

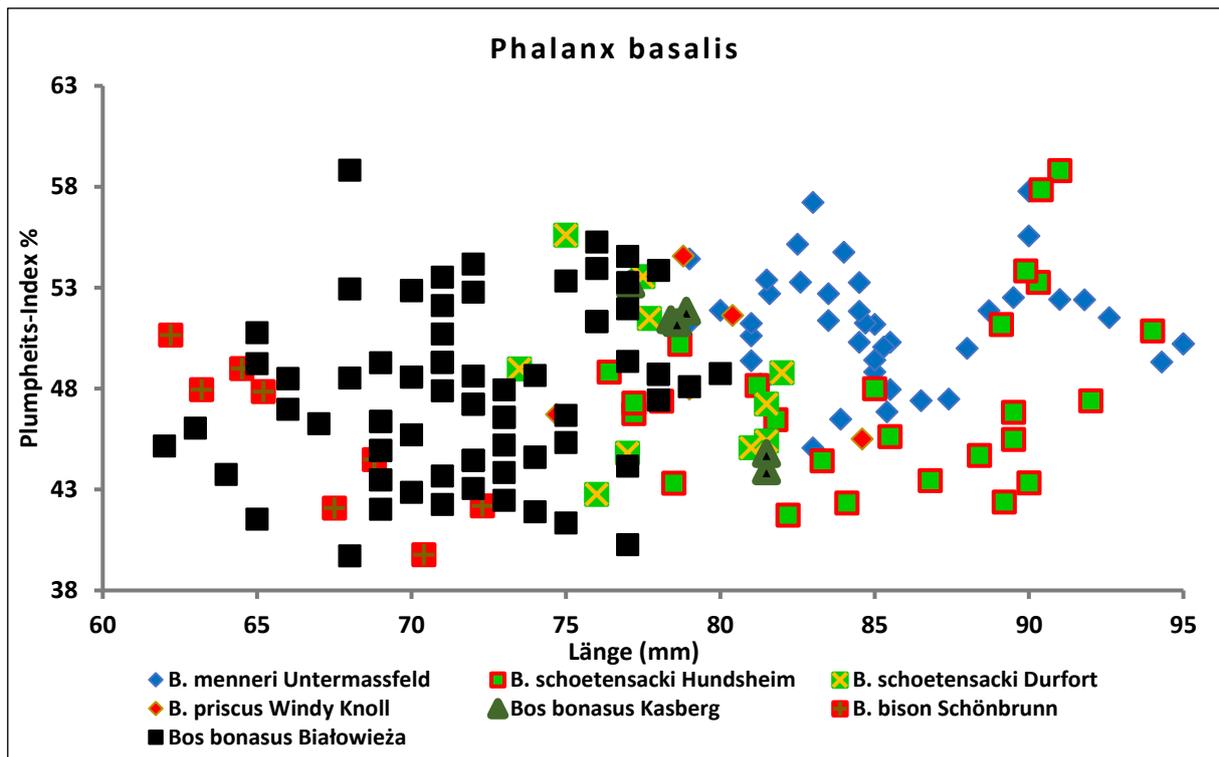


Abbildung 26: Plumphheits-Index aller Phalanx basalis-Vergleichsdatensätze in Relation zur Länge

## 5.4 Phalanx media (phm)

### 5.4.1 Hundsheim

Wie auch schon bei den ersten Phalangen konnte die überwiegende Mehrheit der zweiten Phalangen in die Untersuchung miteinbezogen werden.

Von den 39 Fingerknochen konnten 30 vollständig vermessen werden. Teilfragmentationen oder Versinterungen waren am häufigsten an den proximalen, sowie den distalen Enden zu beobachten. Die distale Tiefe konnte jedes Mal gemessen werden. Wiederrum kann ein Ausrichtungs-Index berechnet werden, anhand dessen eine Trennlinie zwischen anterioren und posterioren zweiten Phalangen gezogen werden kann ( $\text{Länge}/\text{dB} \times 100$ ) (vgl. Uzunidis 2017). Die Knochen mit einem niedrigeren Wert deuten auf Phalangen der Hintergliedmaßen hin. Die Knochen mit einem höheren Wert deuten auf Fingerknochen der Vordergliedmaßen hin. Wie die Trendlinie im Diagramm zeigt, verläuft dieser Wert bei etwa 160. Auch beim zweiten Fingerknochen liegen einige Knochen rund um den Grenzwert um 160. Daher soll diese Darstellung nicht als endgültig angesehen werden, sondern nur einen Überblick über die Verhältnisse von Vorder- und Hintergliedmaßen im Material von Hundsheim geben (vgl. Abb. 27).

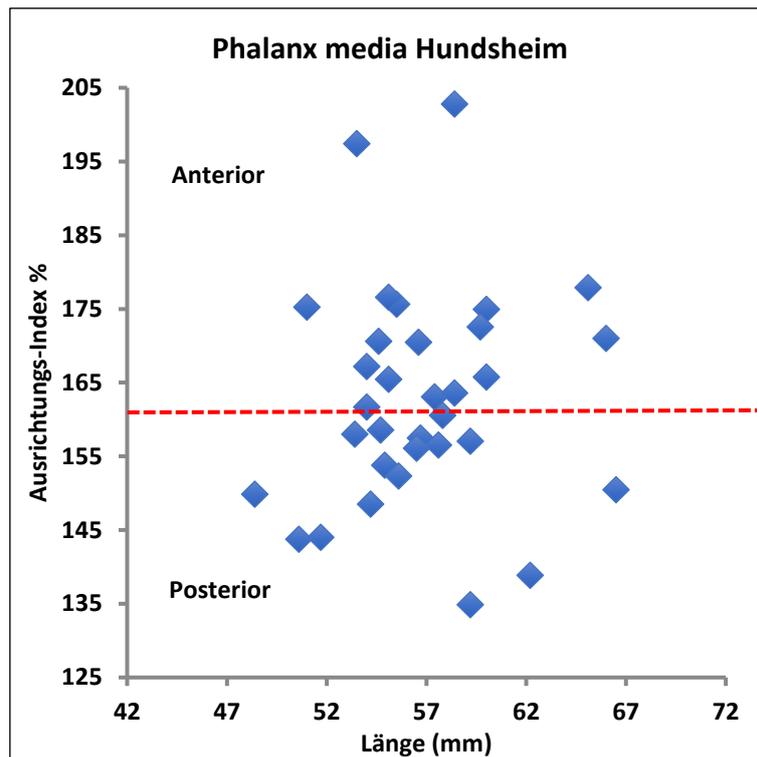


Abbildung 27: Ausrichtungs-Index der Phalanx media aus Hundsheim in Relation zur Länge

#### 5.4.2 Vergleichsmaterial

Bei der Aufstellung der Mittelwerte zwischen den einzelnen Materialien zeigt sich ein ähnliches Bild, wie schon bei den vorherigen Ansichten. Die Knochen aus Hundsheim sind mit einem Index von 61,9 am robustesten. Auffällig ist die durchschnittliche Länge der Knochen aus Hundsheim, welche mit 56,8 mm, etwas kürzer, als das Material von *B. schoetensacki* aus Durfort sind (vgl. Abb. 28).

Art	n	Mittel Länge	MW P-Index	Fundstelle	Quelle	Geologische Zeit
<i>B. menneri</i>	35	59,5	51,7	Untermassfeld (DE)	Sher 1997	Altpleistozän
<i>B. schoetensacki</i>	33	56,8	61,9	Hundsheim (AUT)	Messung Autor	Frühes Mittelpleistozän
<i>B. schoetensacki</i>	9	59,2	54,9	Durfort (FR)	Brugal 1995	Frühes Mittelpleistozän
<i>Bos bonasus</i>	4	55,8	56,9	Kasberg (AUT)	Messung Autor	Holozän
<i>Bos bonasus</i>	62	50,9	55,4	Białowieża (PL)	Empel 1963	Rezent

Tabelle 8: Liste der Mittelwerte aller Phalanx media-Vergleichsdatensätze

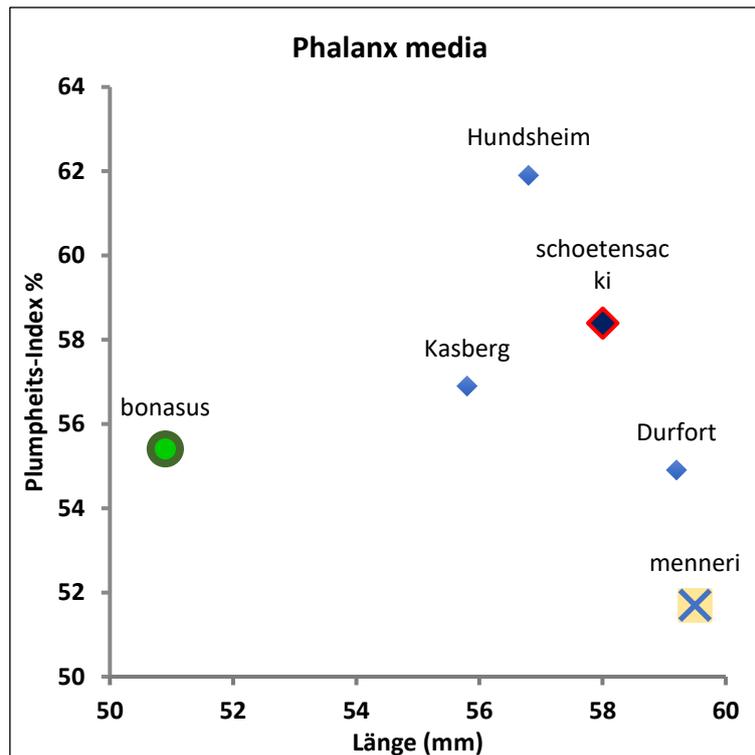


Abbildung 28: Plumpheits-Index der Mittelwerte aller Phalanx media-Vergleichsdatensätze in Relation zur Länge

Die Knochen aus Durfort sind mit einem Plumpheits-Index von 54,9 zwar deutlich schmaler, jedoch mit einer durchschnittlichen Länge von 59,2 auffällig länger. Die durchschnittlich längsten (59,5 mm) und zugleich schlanksten (PI 51,7) Knochen stammen erneut von *B. menneri* aus. In der Mitte der Verteilung liegt das einzelne Individuum eines holozänen *Bos bonasus* aus Grünau, mit einer Länge von 55,8 mm und einem Plumpheits-Index von 56,9. Die deutlich kürzesten sekundären Fingerknochen mit einer durchschnittlichen Länge von 50,9 mm stammen von rezenten Wisenten aus dem Białowieża-Urwald in Polen. Mit einem Plumpheits-Index von 55,4 liegen diese nahe bei *B. schoetensacki* aus Durfort und *Bos bonasus* aus Grünau (vgl. Abb. 28).

Abbildung 29 zeigt eine deutliche Entkräftung der Diskrepanz in der Länge zwischen dem *B. schoetensacki* aus Hundsheim und dem *B. schoetensacki* aus Durfort. Hier zeigt sich, dass sich die Knochen aus Durfort in der Länge einem Großteil der Knochen aus Hundsheim angleichen und sogar von drei Stücken überragt werden.

Des Weiteren werden die, teilweise deutlich kürzeren, Fingerknochen aus Hundsheim sichtbar. Da keine Auftrennung zwischen anterioren & posterioren, sowie männlichen & weiblichen Knochen erfolgt ist, können die Mittelwerte der einzelnen Populationen täuschen. Der Datensatz von Durfort dürfte wohl aus einer größeren Menge eher männlichen, sowie

anterioren Knochen bestehen. Überschneidungen mit den Knochen von Wisenten aus dem rezenten Polen und dem Wisent-Individuum aus Grünau zeigen sich ebenfalls, wobei hier größtenteils die wahrscheinlich männlichen und anterioren Knochen zu dieser Überlappung beitragen. Anders als bei den Werten der basalen Phalangen, zeigt sich nun wieder deutlich, dass *B. menneri* sehr schlanke Fingerknochen besaß.

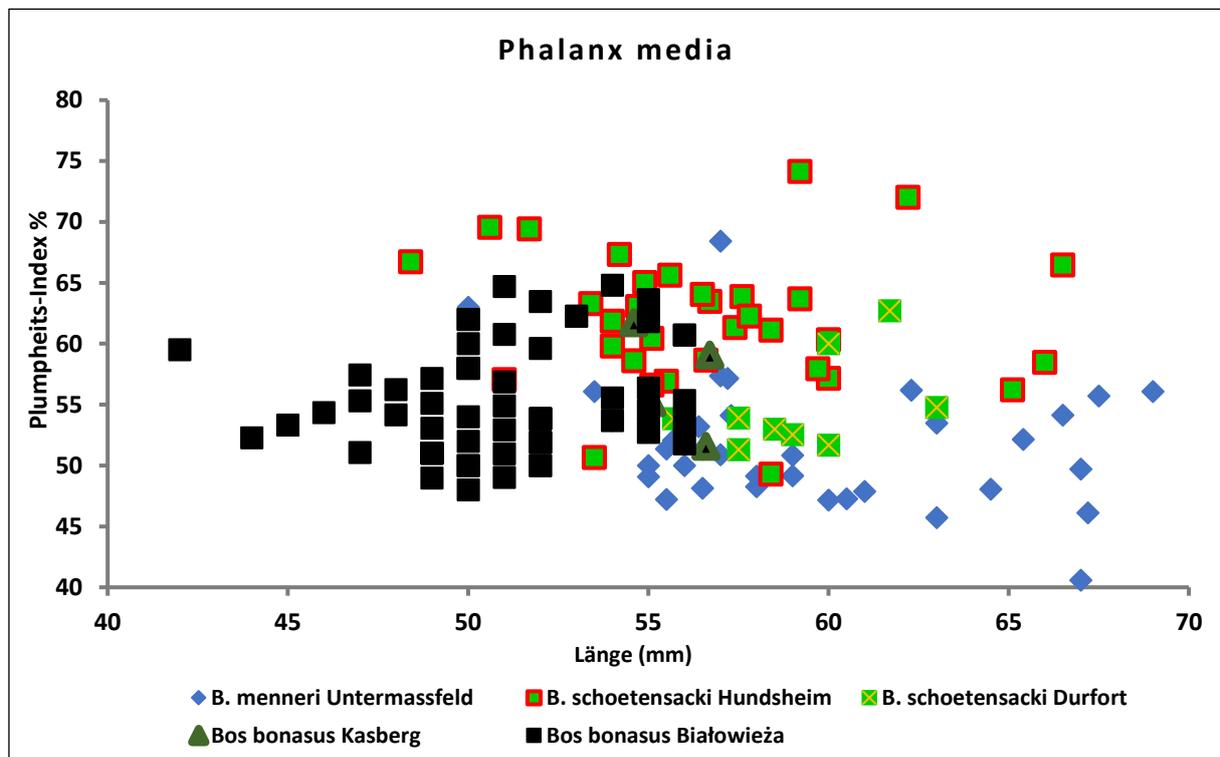


Abbildung 29: Plumbeits-Index aller Phalanx media-Vergleichsdatensätze in Relation zur Länge

## 5.5 Phalanx distalis (phd)

### 5.5.1 Hundsheim

Insgesamt wurden 24 distale Phalangen des Bisons von Hundsheim vermessen. Von diesen konnten 21 vollständig untersucht und in die vergleichende Analyse miteinbezogen werden. Wie bei den ersten und zweiten Fingerknochen können mittels eines Ausrichtungs-Index die anterioren, von den posterioren Knochen weitestgehend differenziert werden ( $L/dL \times 100$ ) (vgl. Uzunidis 2017). Höhere Werte weisen auf Vordergliedmaßen und niedrigere Werte auf Hintergliedmaßen hin (vgl. Abb. 30). Anhand dieser Trennung können ebenso weibliche von männlichen Knochen unterschieden werden, indem die Höhe mit der dorsalen Länge verglichen wird. Höhere Werte deuten auf Knochen von männlichen Individuen hin und niedrigere Werte auf Knochen von weiblichen Individuen. Diese Unterscheidung wurde zusammen mit den

posterioren und anterioren Phalangen durchgeführt, da der Ausrichtungs-Index, welcher diese beiden Elemente auseinanderhalten soll, nur begrenzte Aussagekraft besitzt (vgl. Abb. 31). Des Weiteren konnte nicht bei jedem distalen Phalangen die Höhe gemessen werden.

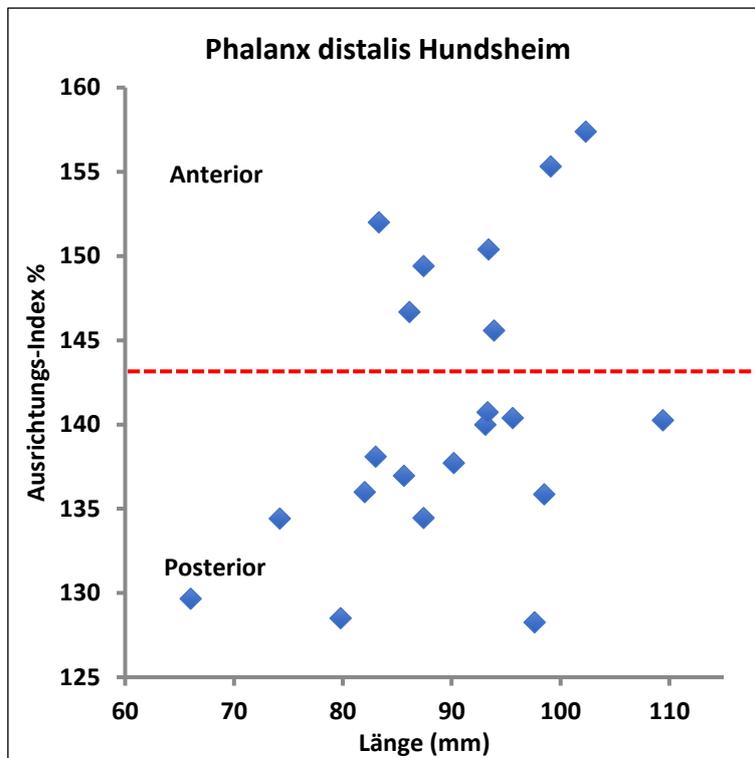


Abbildung 30: Ausrichtungs-Index der Phalanx distalis aus Hundsheim in Relation zur Länge

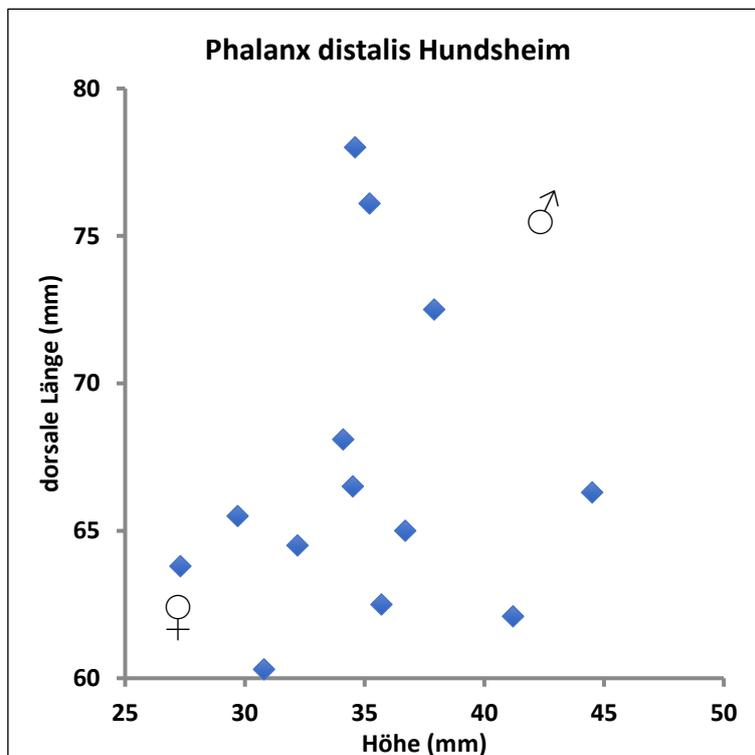


Abbildung 31: Dorsale Länge der Phalanx distalis aus Hundsheim in Relation zur Höhe

### 5.5.2 Vergleichsmaterial

Werden die distalen Fingerknochen des Bisons aus Hundsheim wieder mit den Vergleichsdaten in Verbindung gesetzt, zeichnen sich erneut die großen Proportionen deutlich ab. Mit einer durchschnittlichen Länge von 89,6 mm sind die Knochen aus Hundsheim deutlich länger, als die kurzen Fingerknochen des Wisents aus dem rezenten Polen (78,6 mm) und aus dem holozänen Grünau (80,0 mm). Zwischen diesen Werten ist der *B. schoetensacki* aus Durfort mit einer Länge von 84,9 mm angesiedelt. Die Knochen des *B. menneri* aus Untermassfeld reichen mit einer Länge von 87,5 mm teilweise an die langen Fingerknochen aus Hundsheim heran (vgl. Abb. 32).

Art	n	Mittel Länge	Mittel dL	Fundstelle	Quelle	Geologische Zeit
<i>B. menneri</i>	18	87,5	50,6	Untermassfeld (DE)	Sher 1997	Altpleistozän
<i>B. schoetensacki</i>	20	89,6	63,6	Hundsheim (AUT)	Messung Autor	Frühes Mittelpleistozän
<i>B. schoetensacki</i>	9	84,9	55,3	Durfort (FR)	Brugal 1995	Frühes Mittelpleistozän
<i>Bos bonasus</i>	3	80,0	60,3	Kasberg (AUT)	Messung Autor	Holozän
<i>Bos bonasus</i>	56	78,6	62,1	Białowieża (PL)	Empel 1963	Rezent

Tabelle 9: Liste der Mittelwerte aller Phalanx distalis-Vergleichsdatensätze

Als zweite Variable wurde die dorsale Länge in die Untersuchung miteinbezogen. Hier zeigen sich abermals die Dimensionen des Bisons aus Hundsheim, welche mit einer durchschnittlichen dorsalen Länge von 63,6 mm das restliche Vergleichsmaterial hinter sich lässt. Die niedrigste dorsale Länge (50,6 mm) haben die Knochen aus Untermassfeld, gefolgt von den Knochen des *B. schoetensacki* aus Durfort mit einer dorsalen Länge von 55,3 mm. Die zwei Vergleichsmaterialien von *Bos bonasus* aus dem rezenten Polen und dem holozänen Österreich, nähern sich mit einer dorsalen Länge von 62,1 mm und 60,3 mm, eher den Knochen aus Hundsheim an (vgl. Abb. 32).

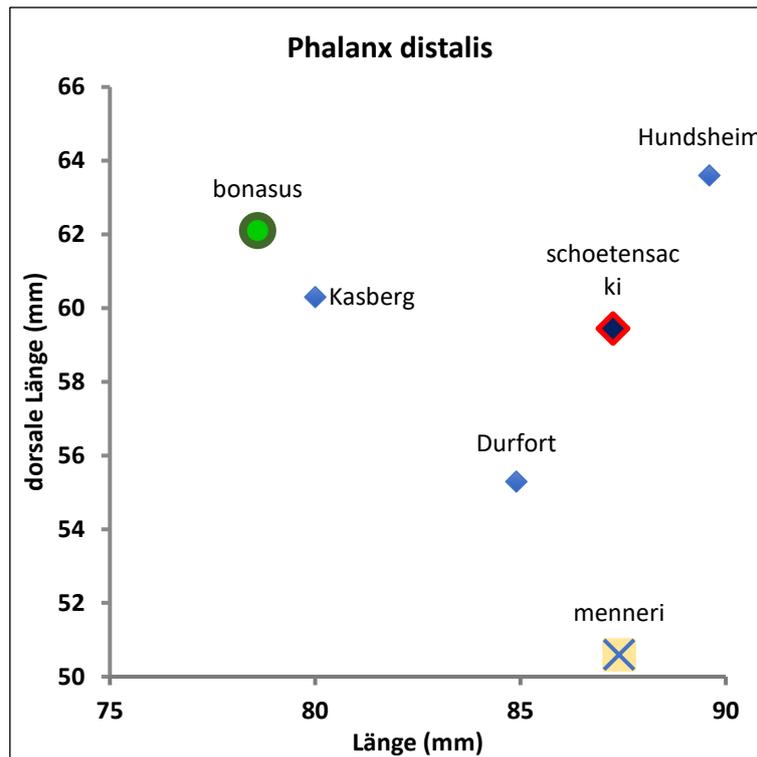


Abbildung 32: Dorsale Länge der Mittelwerte aller Phalanx distalis-Vergleichsdatensätze in Relation zur Länge

Bei einer Aufschlüsselung aller vergleichbaren Datensätze erscheint das Bild etwas differenzierter. Durch einige sehr kurze Knochen von *Bos bonasus*, wurde die durchschnittliche dorsale Länge reduziert. Hier rückt die Verteilung von *B. menneri* in Richtung posterior und weiblich, was kürzere Knochen zur Folge hat und in der Ansicht der Mittelwerte zum Ausdruck kommt. Nichtsdestotrotz nehmen die Knochen aus Hundsheim eine ähnliche Stellung wie bei den Metapodien ein. So sind die distalen Fingerknochen aus Hundsheim, zwischen den eher kurzen von *Bos bonasus* und den längeren von *B. menneri*, einzuordnen (vgl. Abb. 33).

Die Knochen aus Durfort folgen diesem Schema und sind, wie auch schon bei den vorangegangenen Vergleichen, kürzer und schmaler als die Knochen aus Hundsheim. Die Knochen des Wisents aus dem holozänen Österreich ordnen sich in den Bereichen aus dem rezenten Polen ein (vgl. Abb. 33).

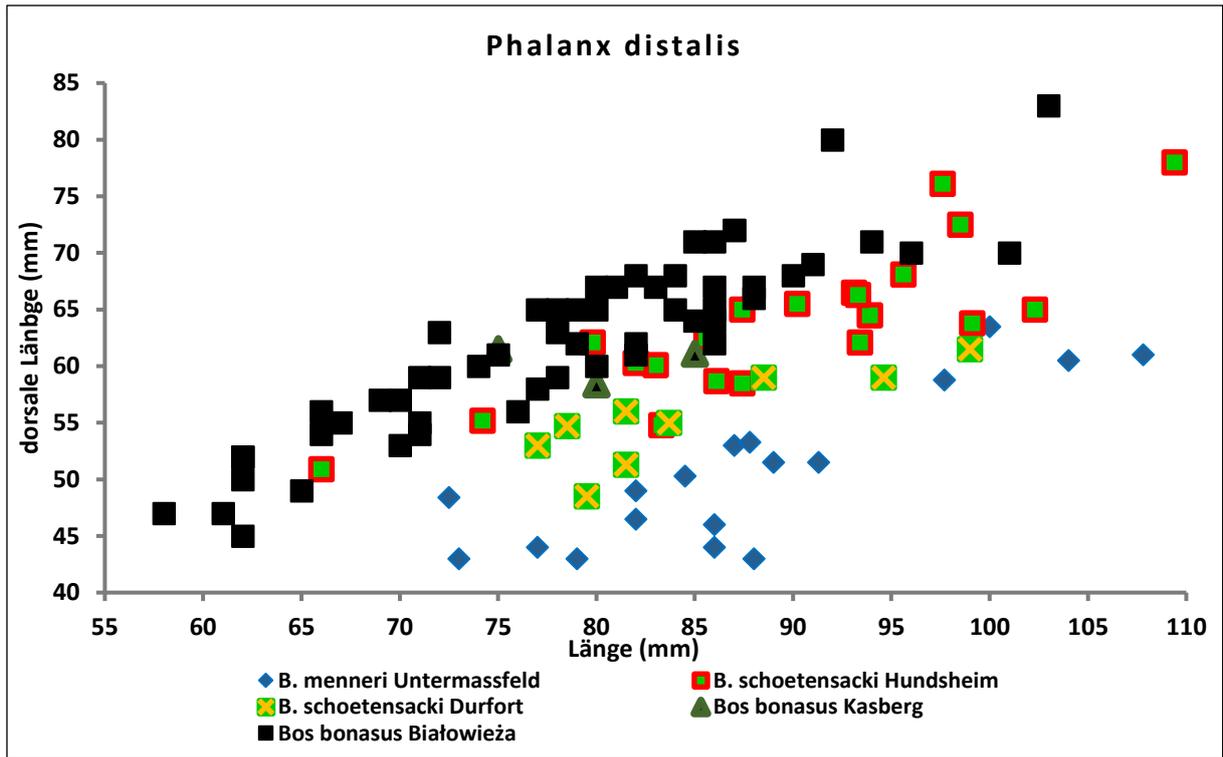


Abbildung 33: Dorsale Länge aller Phalanx distalis-Vergleichsdatensätze in Relation zur Länge

## 6. Diskussion

Aufgrund der Ergebnisse der durchgeführten Analyse können die Bison-Überreste aus dem mittelpleistozänen Hundsheim der Art *Bison schoetensacki* zugeordnet werden. Zu diesem Schluss weisen in erster Linie die auffälligen Ähnlichkeiten des Materials, und hier insbesondere der Metapodien mit den Vergleichsdaten des restlichen *B. schoetensacki*-Materials aus dem heutigen Deutschland und Frankreich. Daneben konnten die Hundsheimer Knochen auch von älteren Populationen, die *B. menneri* zugeordnet werden, sowie von evolutionär jüngeren Arten wie diversen *B. priscus*-Populationen aus Deutschland oder dem Nordosten Russlands abgegrenzt werden. Ebenso gibt es markante Unterschiede zwischen dem Hundsheimer Bison zu den holozänen *Bos bonasus*-Vergleichsmaterialien aus dem rezenten Polen und dem holozänen Österreich.

Damit reiht sich das Hundsheimer Bison in die von Maniakas & Kostopoulos (2017) beschriebenen ökomorphologischen Gruppen nahe der Süßenborn/Durfort-Gruppe ein, zu der mit großer Wahrscheinlichkeit auch die Bisonknochen aus der mittelpleistozänen Fundstelle Mauer gezählt werden können. Diese Gruppe existierte vermutlich vor 800.000 bis 600.000 Jahre. Die von Maniakas & Kostopoulos beschriebenen ökomorphologischen Gruppen beinhalten, neben der Morphologie der Metacarpalia, auch die bukkalen Profile der Molaren, anhand derer, mit einiger Vorsicht, die geschlechtliche Zugehörigkeit abgelesen werden. Wie auch schon bei der Arbeit von Sher (1997) ersichtlich, gibt es einen evolutionären Trend innerhalb der Gattung *Bison* im Verlauf des pleistozänen/holozänen Eurasiens. So nahm die durchschnittliche Gesamtlänge der Metapodien, insbesondere die der Mittelhandknochen, im Laufe der Evolution deutlich ab. Während die *B. menneri*-Populationen im frühen Pleistozän noch durchschnittlich 277,0 mm lang sind, erreichen die Knochen des rezenten *Bos bonasus* aus Polen nur noch 212,5 mm. Die Knochen aus Hundsheim liegen mit einem Mittelwert der Länge von 261,6 mm, evolutionär gesehen, näher an den langen Knochen aus Untermassfeld, eine Tatsache, die sich im Alter der Knochen widerspiegelt.

Während die Länge der Metapodien im Laufe der Evolution immer mehr abnimmt, werden sie zeitgleich immer plumper. Während die Knochen aus Untermassfeld noch einen Plumpeits-Index von 27,1 haben, liegt dieser Wert bei den *B. priscus*-Populationen aus dem spätleistozänen/holozänen Nordosten Russlands bei 37,8. Allerdings ist diese Abstufung nicht ganz so eindeutig wie bei der Länge. So haben die rezenten *Bos bonasus*-Knochen aus Polen einen Index von 32,1, und liegen somit näher an den Knochen aus Hundsheim mit einem Index von 31,5.

Die größte Ähnlichkeit besitzen die Metacarpalia aus Hundsheim mit den Metacarpalia des *B. schoetensacki* aus Mauer. Somit sind die Knochen nahe an der Vorstellung der Art, die unter anderem von der deutlichen Schlankheit im Gegensatz zu den plumpen Metapodien des jüngeren *B. priscus* geprägt ist, von Freudenberg (1910) angesiedelt. Beide Fundorte sind dem frühen bis mittleren Mittelpleistozän zuzuordnen und durch *Arvicola cantianus*-Faunen gekennzeichnet (vgl. Koenigswald & Heinrich 1999).

## 6.1 Fazit

Somit können die Fragen, welche sich auf die Einordnung des Bisons aus Hundsheim in das Vergleichsmaterial sowie auf die Veränderungen während der Evolution vom frühen Pleistozän bis zur Gegenwart, konzentrieren, beantwortet werden.

1. Die Bisonknochen aus Hundsheim reihen sich im *B. schoetensacki*-Vergleichsmaterial von Mitteleuropa ein und haben die größte Ähnlichkeit mit den Knochen aus der mittelpleistozänen Fundstelle Mauer. Des Weiteren grenzt er sich klar von früh- und spätpleistozänen Knochen ab.

2. Im Laufe der Evolution verändern sich die Metapodien der Gattung *Bison* deutlich. Vom Frühpleistozän, bis zum Holozän, werden die Metapodien immer kürzer und plumper. Bei den Phalangen ist dieser Trend nicht erkennbar. Hier gibt es deutlich mehr Variabilität.

## 6.2 Limitationen

Die vorliegende Untersuchung lieferte eine erste Übersicht, ist aber auch von Limitationen gekennzeichnet. Eine wesentliche Limitation ergibt sich durch die begrenzte Menge des Materials, insbesondere der wichtigen Metapodien. Selbstverständlich wäre es wünschenswert und von Vorteil, wenn mehr Knochen vorhanden wären und so eine statistische Relevanz zu erreicht werden kann.

Problematisch ist der auffällige Sexualdimorphismus bei der Untersuchung von fossilen Knochen, welcher schon bei einigen Autoren für Verwirrung bei der taxonomischen Zuordnung, vor allem in Bezug auf Jungtiere, gesorgt hat (vgl. Schertz 1936b, Flerov 1969 etc.). Des Weiteren wurden in dieser Untersuchung zahlreiche Datensätze aus verschiedensten Publikationen miteinbezogen. Dies birgt die Gefahr, dass Messlängen verschieden ausgelegt wurden und teils bei älteren Veröffentlichungen Daten lange Zeit tradiert werden, die lange nicht hinterfragt wurden und teils nicht mehr überprüfbar sind. Darüber hinaus ist die alleinige Bezugnahme von Extremitätenknochen - in diesem Fall die Metapodien und Phalangen- oft zu

wenig, um eindeutige taxonomische Zuordnungen zu treffen. Dafür sind besonders der Schädel, hier insbesondere die Ausrichtung und Größe der Hörner, sowie das Buccalprofil der Molaren, von Bedeutung. Nichtsdestotrotz wurden die Knochen in dieser Arbeit einer Art zugeordnet, da es auch Überreste aus Hundsheim von Schädelknochen und insbesondere von Molaren vorhanden sind und diese ebenso eindeutig auf *B. schoetensacki* hinweisen (vgl. Rivals 2012). Besonders bei den Phalangen ähneln sich die Ausmaße derartig, dass es nicht sinnvoll ist, anhand von Einzelfunden von Fingerknochen auf einzelne Arten zu schließen. Ebenso ist die Ausrichtung der Phalangen auf die Vorder- und Hinterextremität problematisch. Der Ausrichtungs-Index, der in dieser Arbeit zur Einordnung von anterior/posterior, angewendet wurde, ist nicht eindeutig und gibt nur einen ersten Einblick in die Verteilung. Sorbelli et al. (2021) merken an, dass die Merkmale, um anteriore von posterioren Fingerknochen zu unterscheiden, noch nicht zur Gänze erforscht sind. Dies hängt einerseits mit der Fundsituation und andererseits mit dem Fehlen publizierter Datensätze von fossilen und rezenten Fingerknochen zusammen (vgl. Sorbelli et al. 2021).

### **6.3 Ausblick**

Trotz der teilweise intensiven Erforschung pleistozäner Faunen ist im Zusammenhang mit *B. schoetensacki* und dessen Einordnung in das evolutionäre Geflecht eurasischer Bisons noch immer vieles unerforscht. Wünschenswert wäre es die bisherigen Funde, besonders ältere Knochen dieser Art, mit einem gegenwärtigen Blick eingehender zu untersuchen.

## Literaturverzeichnis

- Bauer, M. (1999): Die Boviden (Artiodactyla, Mammalia) aus dem Mittelpleistozän von Hundsheim in Niederösterreich. Diplomarbeit Universität Wien.
- Bedord, J., N. (1974): Morphological variation in bison metacarpals and metatarsals from six archaeological sites. Masterarbeit. University of Wyoming.
- Brugal, J.P. (1983): Application des analyses multidimensionnelles à l'étude systématique du squelette des membres des Grands Bovidés Pléistocènes (Grottes de Lunel-Viel, Hérault); Perspectives évolutives. Dissertation Université Aix-Marseille II.
- Brugal, J.-P. (1995): Le bison (Bovidae, Artiodactyla) du Pléistocène moyen ancien de Durfort (Gard, France). Bulletin du muséum d'Histoire Naturelle, 16, S. 349–381.
- Brugal, J.-P. (1999): Etude de populations de grands Bovidés européens : intérêt pour la connaissance des comportements humains au Paléolithique, in: Le Bison: gibier et moyen de subsistence des hommes du paléolithique aux Paléoindiens des Grandes Plaines, S. 85–103.
- Croitor, R. (2010): Critical remarks on genus Bison (Bovidae, Mammalia) from Pleistocene of Moldova. Revista Arheologică, 5, S. 172-188.
- Daxner, G. (1966): Die Altpleistozänen Wildziegen (Bovidae, Mammalia) aus Hundsheim in Niederösterreich. Dissertation. Universität Wien.
- Döppes, D., Rabeder G. (1997): Die pliozänen und pleistozänen Faunen Österreichs. Die Schwerpunkte eines FWF-Projektes. Mitt. Abt. Geol. und Paläont. Landesmuseum Joanneum, 54, S. 7-41.
- Empel, W., Roskosz, T. (1963): Das Skelett der Gliedmassen des Wisents, *Bison bonasus* (Linnaeus, 1758). Acta Theriologica, 7, 13, S. 259-312.
- Fischer, K.-H. (1965): Bisonreste (*Bison schoetensacki voigtstedtensis* ssp. n.) aus den altpleistozänen Tonen von Voigtstedt in Thüringen. Paläont. Abh., Abt. A., 2, 2-3, S. 363-378.
- Flerov, C.C. (1969): Die Bison-Reste aus den Kiesen von Süßenborn bei Weimar. Paläont. Abh. Abt. A., 3, 3-4, S. 489-520.
- Flerov, C.C. (1975): Die Bison-Reste aus den Travertinen von Weimar-Ehringsdorf. 23. Abhandlungen des Zentralen geologischen Instituts, 23, 2, S. 171-198.
- Freudenberg, W. (1908): Die Fauna von Hundsheim in Niederösterreich. Jahrbuch der k. k. Geol. Reichsanstalt, 58, S. 197-222.

Freudenberg, W. (1910): Rezension zu: M. Hilzheimer: Wisent und Ur im. Naturalienkabinett zu Stuttgart. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, 2, Paläontologie, S. 132-133.

Freudenberg W. (1914): Die Säugetiere des Älteren Quartärs von Mitteleuropa. Mit besonderer Berücksichtigung der Fauna von Hundsheim und Deutschaltenburg in Niederösterreich. Nebst Bemerkungen über verwandte Formen anderer Fundorte. Geologische und paläontologische Abhandlungen Neue Folge, 12, 4-5, S. 455-671.

Grange, T., Brugal, J.-P., Flori, L., Gautier, M., Uzunidis, A., Geigl, E.-M. (2018): The Evolution and Population Diversity of Bison in Pleistocene and Holocene Eurasia: Sex Matters. Diversity, 10, 3, 65.

Guérin, C., Dewolf, Y., Lautridou, J.-P. (2003): Revision of a famous site: Saint-Prest (Chartres, France). Geobios, 36, S. 55-82.

Hedges, R.E.M., Pettitt, P.B., Bronk Ramsey, C., Van Klinken, G.J. (1996): Radiocarbon Dates from the Oxford AMS System: Archaeometry Datelist 22. Archaeometry, 38, 2, S. 391-415.

Hilzheimer, M. (1909): Wisent und Ur im K. Naturalienkabinett zu Stuttgart. Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, 65, S. 241-269.

Jánossy D. (1974): Die mittelpleistozäne Vogelfauna von Hundsheim (Niederösterreich). Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftlicher Klasse, 182, S. 211-257.

Kahlke, R.-D., García, N., Kostopoulos, D.S., Lacomat, F., Lister, A.M., Mazza, P.P.A., Spassov, N., Titov, V.V. (2011): Western Palearctic palaeoenvironmental conditions during the Early and early Middle Pleistocene inferred from large Mammal communities, and implications for hominin dispersal in Europe. Quaternary Science Reviews, 30, S. 1368-1395.

Kirillova, I.V., Shildlovskiy, F.K., Zinoviev, A.V. (2019): Metapodials of ancient bison (*Bison priscus*) of northeast Russia: “stress markers”, sex and withers height. Integrative Zoology, 14, S. 270-279.

Klein, R.G., Francis, R.G., Steele, T.E. (2010): Morphometric identification of bovid metapodials to genus and implications for taxon-free habitat reconstruction. Journal of Archaeological Science, 37, 2, S. 389-401.

Klemm, W. (1969): Das Subgenus *Neostyriaca* A. J. Wagner 1920, besonders der Rassenkreis *Clausilia (Neostyriaca) corynodes* Held 1836. Arch. Molluskenk, 99, 5-6, S. 285-311.

- Königswald, W., Heinrich, W.D. (1999): Mittelpleistozäne Säugetierfaunen aus Mitteleuropa. Der Versuch einer biostratigraphischen Zuordnung. *Kaupia. Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte*, 9, S. 53-112.
- Kormos, T. (1937): Revision der Kleinsäuger von Hundsheim in Niederösterreich. *Földt. Közl.*, 67, S. 157-171.
- Lewis, P.J., Buchanan, B., Johnson, E. (2005): Sexing Bison Metapodials using Principal Component Analysis. *Plains Anthropologist*, 50, 194, S. 150-172.
- Maniakas, I., Kostopoulos, D.S. (2017): Morphometric-paleological discrimination between *Bison* populations of the western Palaearctic. *Geobios*, 50, 2, S. 155-171.
- Markova, A.K., Puzachenko, A.Y., van Kolfschoten, T., Kosintsev, P.A., Kuznetsova, T.V., Tikhonov, A.N., Bachura, O.P., Ponomarev, D.V., van der Plicht, J., Kuitens, M. (2015): Changes in the Eurasian distribution of the musk ox (*Ovibos moschatus*) and the extinct bison (*Bison priscus*) during the last 50 ka BP. *Quaternary International*, 378, S. 99-110.
- Marsolier-Kergoat, M.-C., Elalouf, J.M. (2017): The Descent of Bison. In: Pontarotti, P. (Hrsg.): *Evolutionary Biology: Self/Nonsel Evolution, Species and Complex Traits Evolution, Methods and Concepts*, S. 187-198.
- Martínez-Navarro, B., Ros-Montoya, S., Espigares, M.P., Palmqvist, P. (2011): Presence of the Asian origin Bovini, *Hemibos* sp. aff. *Hemibos gracilis* and *Bison* sp., at the early Pleistocene site of Venta Micena (Orce, Spain). *Quaternary International*, 243, S. 54-60.
- Massilani, D., Guimares, S., Brugal, J.-P., Bennett, E.A., Tokarska, M., Arbogast, R.-M., Baryshnikov G., Boeskorov, G., Castel, J.-C., Davydov, S., Madelaine, S., Putelat, O., Spasskaya, N.N., Uerpmann, H.-P., Grange, T., Geigl, E.-M. (2016): Past climate changes, population dynamics and the origin of Bison in Europe. *BMC Biology*, 14, 93.
- McCuaig Balkwill, D., Cumbaa, S.L. (1992): *A Guide to the Identification of Postcranial Bones of Bos taurus and Bison bison*. Ottawa.
- Mlíkovský J. (2009): Middle Pleistocene birds of Hundsheim, Austria. *Journal of the National Museum (Prague), Natural History Series*, 177, S. 69-82.
- Moullé, P.-E., Lacomat, F., Echassoux, A. (2006): Apport des grands mammifères de la grotte du Vallonet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France) à la connaissance du cadre biochronologique de la seconde moitié du Pléistocène inférieur d'Europe. *L' Anthropologie*, 110, S. 837-849.

- Palacio, P., Berthouaud, V., Guérin, C., Lambourdière, J., Maksud, F., Philippe, M., Plaire, D., Stafford, T., Marsolier-Kergoat, M.-C., Elaouf, J.-M. (2017): Genome data on the extinct *Bison schoetensacki* establish it as a sister species of the extant European bison (*Bison bonasus*). *BMC Evolutionary Biology*, 17, 48.
- Rabeder, G. (1972): Die Insectivoren und Chiropteren (Mammalia) aus dem Altpleistozän von Hundsheim (Niederösterreich). – *Ann. Naturhist.*, 76, S. 375-474.
- Rivals, F. (2012): Ungulate feeding ecology and middle Pleistocene paleoenvironments at Hundsheim and Deutsch-Altenburg 1 (eastern Austria). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 317-318, S. 27-31.
- Roman, C. (2008): Etude morpho-métrique des phalanges de grands bovidae actuels et fossiles. Mémoire de master II. Université de Provence, Aix-Marseille I, Aix-en-Provence.
- Sala, B. (1986): *Bison schoetensacki* Freud. from Isernia la Pineta (early Mid-Pleistocene – Italy) and revision of the European species of bison. *Paleontographia Italica*, 74, S. 113-170.
- Schertz, E. (1936b): Der Geschlechts-Unterschied an Metapodien von *Bison*. *Senckenbergiana*, 18, 5/6, S. 357-381.
- Schlikum, W.R., Lozek, V. (1965): *Aegopis klemmi*, eine neue Interglazialart aus dem Altpleistozän Mitteleuropas. *Archiv für Molluskenkunde*, 94, S. 111-114.
- Schoetensack, O. (1908): Der Unterkiefer des *Homo Heidelbergensis* aus den Sanden von Mauer bei Heidelberg. Ein Beitrag zur Paläontologie des Menschen. Leipzig.
- Scott, R.S., Barr, W.A. (2014): Ecomorphology and phylogenetic risk: Implications for habitat reconstruction using fossil bovids. *Journal of Human Evolution*, 73, S. 47-57.
- Sher, A.V. (1997): An early Quaternary *Bison* population from Untermassfeld. *Bison Menneri* Sp. Nov. In: Kahlke R.-D. (Hrsg.): *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)*, 1, S. 101-180. Bonn.
- Shpansky, A.V., Svyatko, S.V., Reimer, P.J., Titov, S.V. (2016): Records of *Bison priscus* Bojanus (*Artiodactyla, Bovidae*) skeletons in Western Siberia. *Russian Journal of Theriology*, 15, S. 100-120.
- Soubrier, J., Gower, G., Chen, K., Richards, S.M., Llamas, B., Mitchell, K.J., Ho, S.Y., Kosintsev, P., Lee, M.S., Baryshnikov, G., Bollongino, R. (2016): Early cave art and ancient DNA record the origin of European bison. *Nature Communications*, 7, 13158.

- Strouhal, H. (1954): Isopodenreste aus der altpleistozänen Spaltenfüllung von Hundsheim bei Deutsch-Altenburg (NÖ.). Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss. Math. Naturwiss. Kl. Abt. 1, 163, S. 51-61.
- Thenius E. (1948): Fischotter und Bisamspitzmaus aus dem Altquartär von Hundsheim in Niederösterreich. Sitzungsberichte d. Österr. Akad. d. Wiss. Math.-nat. Kl. Abt. 1, 157. 6-10, S. 187-202.
- Thenius, E. (1954): Die Caniden (Mammalia) aus dem Altquartär von Hundsheim (N.-Ö.) nebst Bemerkungen zur Stammesgeschichte der Gattung *Cuon*. Neues Jahrbuch für Geologische und Paläontologische Abhandlungen, 99, S. 230-286.
- Toula F. (1902): Das Nashorn von Hundsheim. *Rhinoceros* (*Ceratorhinus* Osborn) *hundsheimensis* noc. form. Mit Ausführungen über die Verhältnisse von elf Schädeln von *Rhinoceros* (*Ceratorhinus*) *sumatrensis*. Wien.
- Uzunidis, A. (2017): Grands herbivores de la fin du Pléistocène moyen au début du Pléistocène supérieur dans le sud de la France. Implications anthropologiques pour la lignée néandertalienne. Aix-Marseille Université (AMU).
- Van Asperen, E.N., Kahlke R.-D. (2017): Dietary traits of the late Early Pleistocene *Bison menneri* (Bovidae, Mammalia) from its type Site Untermassfeld (Central Germany) and the problem of Pleistocene ‘wood bison’. *Quaternary Science Reviews*, 177, S. 299-313.
- Van der Made, J. (2013): First description of the large mammals from the locality of Penal, and updated faunal lists for the Atapuerca ungulates – *Equus altidens*, *Bison* and human dispersal into Western Europe. *Quaternary International*, 295, S. 36-47.
- Van Loenen, A.L., Hofman- Kamińska, E., Mitchell, K.J., Llamas, B., Bocherens, H., Soubrier, J., Heiniger, H., Pacher, M., Makowiecki, D., Piličiauskienė, G., Drucker, D., Kowalczyk, R., Cooper, A. (2018): Untangling the Evolutionary History of European Bison (*Bison bonasus*), bioRxiv. Preprint.

## Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Ausschnitt Österreichkarte Maßstab 1:10000 ( <a href="http://www.austrianmap.at/amap">http://www.austrianmap.at/amap</a> ) (letzter Zugriff: 20.05.2021).....	7
Abbildung 2: Hundsheimer Spalte im Juni 2020 (Foto: Autor).....	8
Abbildung 3: Metacarpal 3+4 proximal (verändert nach: Maniakas et al. 2017) .....	23
Abbildung 4: Metacarpal 3+4 distal (verändert nach: Maniakas et al. 2017) .....	23
Abbildung 5: Metacarpal 3+4 dorsal (verändert nach McCuaig Balkwill & Cumbaa 1992) ..	23
Abbildung 6: Metatarsal 3+4 proximal (verändert nach: McCuaig Balkwill & Cumbaa 1992) .....	23
Abbildung 7: Metatarsal 3+4 distal (verändert nach: McCuaig Balkwill & Cumbaa 1992) ...	23
Abbildung 8: Metatarsal 3+4 dorsal (verändert nach McCuaig Balkwill & Cumbaa 1992) ...	23
Abbildung 9: Phalanx basalis distal (verändert nach: Sorbelli et al. 2021) .....	24
Abbildung 10: Phalanx basalis proximal (verändert nach: Sorbelli et al. 2021).....	24
Abbildung 11: Phalanx basalis dorsal (verändert nach: McCuaig Balkwill & Cumbaa 1992)	24
Abbildung 12: Phalanx media proximal (verändert nach: McCuaig Balkwill & Cumbaa 1992) .....	24
Abbildung 13: Phalanx media lateral (verändert nach McCuaig Balkwill & Cumbaa 1992)..	24
Abbildung 14: Phalanx distalis proximal (verändert nach: McCuaig Balkwill & Cumbaa 1992).....	24
Abbildung 15: Phalanx distalis lateral (verändert nach: McCuaig Balkwill & Cumbaa 1992)	24
Abbildung 16: Plumpheits-Index der Metacarpalia aus Hundsheim in Relation zur Länge....	26
Abbildung 17: Plumpheits-Index der Mittelwerte aller Metacarpalia-Vergleichsdatensätze in Relation zur Länge. Kleine Symbole kennzeichnen die Faunen mit statistisch unzureichenden Materialien .....	28
Abbildung 18: Plumpheits-Index aller Metacarpalia-Vergleichsdatensätze in Relation zur Länge .....	30
Abbildung 19: Plumpheits-Index der Metatarsalia aus Hundsheim in Relation zur Länge.....	31
Abbildung 20: Plumpheits-Index der Mittelwerte aller Metatarsalia-Vergleichsdatensätze in Relation zur Länge. Kleine Symbole kennzeichnen die Faunen mit statistisch unzureichenden Materialien .....	33
Abbildung 21: Plumpheits-Index aller Metatarsalia-Vergleichsdatensätze in Relation zur Länge .....	35
Abbildung 22: Ausrichtungs-Index der Phalanx basalis aus Hundsheim in Relation zur Länge .....	36
Abbildung 23: Proximale Breite der anterioren Phalanx basalis aus Hundsheim in Relation zur proximalen Tiefe .....	37
Abbildung 24: Proximale Breite der posterioren Phalanx basalis aus Hundsheim in Relation zur proximalen Tiefe .....	37
Abbildung 25: Plumpheits-Index der Mittelwerte aller Phalanx basalis-Vergleichsdatensätze in Relation zur Länge .....	39
Abbildung 26: Plumpheits-Index aller Phalanx basalis-Vergleichsdatensätze in Relation zur Länge .....	40
Abbildung 27: Ausrichtungs-Index der Phalanx media aus Hundsheim in Relation zur Länge .....	41
Abbildung 28: Plumpheits-Index der Mittelwerte aller Phalanx media-Vergleichsdatensätze in Relation zur Länge .....	42

Abbildung 29: Plumpeits-Index aller Phalanx media-Vergleichsdatensätze in Relation zur Länge .....	43
Abbildung 30: Ausrichtungs-Index der Phalanx distalis aus Hundsheim in Relation zur Länge .....	43
Abbildung 31: Dorsale Länge der Phalanx distalis aus Hundsheim in Relation zur Höhe.....	43
Abbildung 32: Dorsale Länge der Mittelwerte aller Phalanx distalis-Vergleichsdatensätze in Relation zur Länge .....	46
Abbildung 33: Dorsale Länge aller Phalanx distalis-Vergleichsdatensätze in Relation zur Länge .....	47

## **Tabellenverzeichnis**

Tabelle 1: Liste des untersuchten Materials .....	18
Tabelle 2: Liste des Materials aus Hundsheim.....	21
Tabelle 3: Liste der untersuchten Metacarpalia aus Hundsheim.....	25
Tabelle 4: Liste der Mittelwerte aller Metacarpalia-Vergleichsdatensätze.....	26
Tabelle 5: Liste der untersuchten Metatarsalia aus Hundsheim.....	31
Tabelle 6: Liste der Mittelwerte aller Metatarsalia-Vergleichsdatensätze.....	32
Tabelle 7: Liste Mittelwerte aller Phalanx basalis-Vergleichsdatensätze .....	38
Tabelle 8: Liste der Mittelwerte aller Phalanx media-Vergleichsdatensätze .....	41
Tabelle 9: Liste der Mittelwerte aller Phalanx distalis - Vergleichsdatensätze .....	45

## Anhang

### Datensatz: *B. schoetensacki* - Hundsheim

#### Metacarpalia

Nr.	Element	Länge	pB	pT	dB	dT
HH 1889/03/117	Mc	260,0	81,0	53,0	86,0	46,0
HH 1889/03/003	Mc	258,0	78,0	49,0	77,0	47,0
HH 1889/03/004	Mc	271,0	88,0	54,0	83,0	44,0
HH 1889/03/002	Mc	259,0	83,0	48,0	78,0	47,0
HH 1889/03/116	Mc	260,0	85,0	53,0	88,0	44,0
HH 1889/03/001	Mc	/	92,0	50,0	/	/
HH 1889/03/004	Mc	/	78,0	47,0	/	/
HH 1889/03/005	Mc	/	82,0	49,0	/	/

#### Metatarsalia

Nr.	Element	Länge	pB	pT	dB	dT
HH 1889/03/007	Mt	/	68,0	62,0	/	/
HH 1889/03/006	Mt	301,0	65,0	65,0	73,0	46,0
HH 1889/03/008	Mt	317,0	73,0	70,0	82,0	47,0
HH 1889/03/016	Mt	325,0	80,0	68,0	89,0	48,0
HH 1889/03/024	Mt	316,0	65,0	69,0	81,0	49,0
HH 1889/03/009	Mt	307,0	66,0	64,0	73,0	46,0
HH 1889/03/010	Mt	/	68,0	63,0	/	/

#### Phalanx basalis

Nr.	Element	Länge	pB	pT	dB	dT
HH 1889/0x/001	Phb	89,5	43,2	50,2	40,7	31,5
HH 1889/0x/002	Phb	91,0	50,7	52,5	53,5	39,5
HH 1889/0x/003	Phb	90,3	50,2	51,5	48,1	38,4
HH 1889/0x/004	Phb	91,2	52,0	48,0	/	37,0
HH 1889/0x/005	Phb	94,0	53,0	51,1	47,8	43,5
HH 1889/0x/006	Phb	89,5	44,1	50,0	41,9	34,1
HH 1889/0x/007	Phb	92,0	46,4	55,0	43,6	33,6
HH 1889/0x/008	Phb	90,0	45,3	46,0	39,0	33,2
HH 1889/0x/009	Phb	85,5	44,8	48,9	39,0	29,5
HH 1889/0x/010	Phb	85,0	41,5	48,4	40,8	32,5
HH 1889/0x/011	Phb	77,2	39,2	40,5	36,1	29,3
HH 1889/0x/012	Phb	86,8	38,1	43,6	37,7	30,6
HH 1889/0x/013	Phb	89,2	37,8	45,3	37,8	31,0
HH 1889/0x/014	Phb	77,2	40,4	41,5	36,5	31,2
HH 1889/0x/015	Phb	82,2	38,7	47,8	34,3	30,2
HH 1889/0x/016	Phb	81,2	43,5	47,0	39,1	30,2
HH 1889/0x/017	Phb	90,4	41,4	53,0	52,3	39,0
HH 1889/0x/018	Phb	89,1	49,2	50,0	45,6	33,5
HH 1889/0x/019	Phb	89,7	46,9	52,4	/	31,6
HH 1889/0x/020	Phb	74,1	40,7	41,0	/	32,0
HH 1889/0x/021	Phb	88,4	40,8	45,8	39,5	29,4
HH 1889/0x/022	Phb	78,5	37,3	39,6	34,0	25,6
HH 1889/0x/023	Phb	83,3	38,5	44,5	37,0	35,1

HH 1889/0x/024	Phb	84,1	40,0	45,0	35,6	29,0
HH 1889/0x/025	Phb	83,0	38,6	45,0	/	28,5
HH 1889/0x/026	Phb	81,8	38,4	45,9	38,0	30,2
HH 1889/0x/027	phb	89,9	49,8	52,1	48,4	35,2
HH 1889/0x/028	Phb	78,7	41,4	48,5	39,5	28,5
HH 1889/0x/029	Phb	76,4	40,5	44,3	37,3	32,4
HH 1889/0x/030	Phb	78,1	38,5	46,2	37,0	29,0

### Phalanx media

Nr.	Element	Länge	pB	pT	dB	dT
HH 1889/0x/001	Phm	55,5	38,8	41,0	31,6	35,1
HH 1889/0x/002	Phm	51,0	36,2	37,1	29,1	35,2
HH 1889/0x/003	Phm	56,6	40,3	45,4	33,2	44,4
HH 1889/0x/004	Phm	53,4	40,2	45,0	33,8	42,0
HH 1889/0x/005	Phm	56,7	40,0	42,8	36,0	41,0
HH 1889/0x/006	Phm	54,9	40,5	45,7	35,7	42,0
HH 1889/0x/007	Phm	57,4	43,9	46,6	35,2	38,0
HH 1889/0x/008	Phm	54,0	40,7	41,2	33,4	38,7
HH 1889/0x/009	Phm	51,7	49,6	40,3	35,9	41,8
HH 1889/0x/010	Phm	55,1	40,7	47,4	33,3	40,9
HH 1889/0x/011	Phm	57,6	43,2	44,5	36,8	44,7
HH 1889/0x/012	Phm	54,7	40,3	45,2	34,5	44,8
HH 1889/0x/013	Phm	55,1	38,6	40,6	31,2	36,3
HH 1889/0x/014	Phm	58,4	45,7	45,8	35,7	42,0
HH 1889/0x/015	Phm	59,2	44,7	49,5	37,7	44,0
HH 1889/0x/016	Phm	54,2	41,5	44,6	36,5	40,5
HH 1889/0x/017	Phm	55,6	41,2	45,5	36,5	42,9
HH 1889/0x/018	Phm	56,5	45,3	46,5	36,2	42,3
HH 1889/0x/019	Phm	60,0	44,0	/	36,2	38,8
HH 1889/0x/020	Phm	62,2	49,8	59,2	44,8	47,0
HH 1889/0x/021	Phm	50,6	41,5	47,0	35,2	46,0
HH 1889/0x/022	Phm	59,2	51,1	51,8	43,9	47,5
HH 1889/0x/023	Phm	48,4	37,7	34,3	32,3	36,1
HH 1889/0x/024	Phm	66,5	49,5	54,2	44,2	45,5
HH 1889/0x/025	Phm	53,5	34,4	38,3	27,1	33,8
HH 1889/0x/026	Phm	52,4	37,0	/	/	33,0
HH 1889/0x/027	Phm	58,4	36,9	45,0	28,8	37,5
HH 1889/0x/028	Phm	66,0	45,7	51,4	38,6	42,7
HH 1889/0x/029	Phm	/	/	44,6	30,6	40,0
HH 1889/0x/030	Phm	54,0	38,6	/	32,3	37,8
HH 1889/0x/031	Phm	54,6	38,4	37,7	32,0	37,2
HH 1889/0x/032	Phm	60,0	43,5	45,6	34,3	40,0
HH 1889/0x/033	Phm	55,7	/	/	/	34,9
HH 1889/0x/034	Phm	48,5	/	43,3	/	38,6
HH 1889/0x/035	Phm	57,8	43,3	49,2	36,0	42,7
HH 1889/0x/036	Phm	65,1	44,8	/	36,6	41,4
HH 1889/0x/037	Phm	/	44,1	47,3	42,8	45,1
HH 1889/0x/038	Phm	59,7	39,5	44,6	34,6	39,0
HH 1889/0x/039	Phm	61,0	41,0	49,4	/	46,4

(L = Länge; pB = proximale Breite; pT = Proximale Tiefe; dB = ditale Breite; dT = distale Tiefe)

### Phalanx distalis

Nr.	Element	Länge	dL	h
HH 1889/0x/001	Phd	74,2	55,2	30,8
HH 1889/0x/002	Phd	83,0	60,1	29,7
HH 1889/0x/003	Phd	83,3	54,8	34,6
HH 1889/0x/004	Phd	77,9	/	/
HH 1889/0x/005	Phd	/	61,0	24,8
HH 1889/0x/006	Phd	86,1	58,7	35,7
HH 1889/0x/007	Phd	80,9	/	/
HH 1889/0x/008	Phd	66,0	50,9	27,3
HH 1889/0x/009	Phd	79,8	62,1	32,2
HH 1889/0x/010	Phd	87,4	58,5	/
HH 1889/0x/011	Phd	82,0	60,3	35,2
HH 1889/0x/012	Phd	90,2	65,5	34,5
HH 1889/0x/013	Phd	109,4	78,0	44,5
HH 1889/0x/014	Phd	87,4	65,0	34,1
HH 1889/0x/015	Phd	85,6	62,5	36,7
HH 1889/0x/016	Phd	99,1	63,8	41,2
HH 1889/0x/017	Phd	93,9	64,5	37,9
HH 1889/0x/018	Phd	97,6	76,1	40,7
HH 1889/0x/019	Phd	93,1	66,5	40,5
HH 1889/0x/020	Phd	93,3	66,3	38,1
HH 1889/0x/021	Phd	95,6	68,1	38,9
HH 1889/0x/022	Phd	102,3	65,0	39,6
HH 1889/0x/023	Phd	93,4	62,1	35,2
HH 1889/0x/024	Phd	98,5	72,5	39,0

(dL = dorsale Länge; h = Höhe)

### Datensatz: *B. bison* - Zoo Schönbrunn Wien

#### Phalanx basalis

Nr.	Element	Länge	pB	pT	dB	dT
1	Phb	65,2	33,0	31,2	33,7	25,9
2	Phb	72,3	31,5	30,5	37,2	24,7
3	Phb	70,4	30,0	28,0	34,0	22,0
4	Phb	67,5	30,6	28,4	34,8	22,6
5	Phb	68,8	32,0	30,6	36,0	24,8
6	Phb	64,5	33,5	31,6	35,4	25,4
7	Phb	62,2	33,6	31,5	35,4	26,0
8	Phb	63,2	33,1	30,3	33,6	23,2

### Datensatz: *B. priscus* - Windy Knoll

#### Phalanx basalis

Nr.	Element	Länge	pB	pT	dB	dT
1	Phb	80,4	41,8	41,5	49,2	32,3
2	Phb	78,8	40,8	43,0	46,0	31,4

3	Phb	74,7	34,9	34,9	39,0	28,6
4	Phb	79,0	43,4	37,9	45,7	31,4
5	Phb	84,6	39,4	38,5	45,7	29,5

(L = Länge; pB = proximale Breite; pT = Proximale Tiefe; dB = distale Breite; dT = distale Tiefe)