

Hyaenidenfunde aus dem Villafranchium der Türkei

von

Gerda SCHÜTT *)

Zusammenfassung

Durch Kiefer- und Gebißreste aus plio-pleistozänen Sedimenten des Anatolischen Hochlandes (Türkei) werden *Hyaena perrieri* und *Euryboas lunensis* erstmalig außerhalb Europas nachgewiesen. Beide Arten treten als Mitglieder einer Fauna des Unteren Villafranchiums auf. Die stratigraphische und geographische Verbreitung von *Hyaena perrieri* und *H. brevirostris* sowie die Abstammung der Gattung *Euryboas* werden diskutiert.

Summary

Jaw remains with teeth from Plio-Pleistocene sediments of the Anatolian upland (Turkey) are the first records of *Hyaena perrieri* and *Euryboas lunensis* outside Europe. Both species are members of a fauna of the lowermost Villafranchian. The stratigraphic and geographic range of *Hyaena perrieri* and *H. brevirostris* as well as the origin of the genus *Euryboas* are discussed.

Bei Grabungen im westanatolischen Hochland, die im Sommer 1970 im Rahmen des Programmes "Wirbeltierpaläontologie im östlichen Mittelmeergebiet" der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt wurden, konnte Prof. Dr. O. SICKENBERG (Hannover) aus Beckensedimenten in der Sandikli-Ova (Wilajet Afyon) Reste einer artenreichen Säugetierfauna bergen. Das Fossilmaterial entstammt sechs Fundpunkten beiderseits der Straße Afyon-

*) Anschrift der Verfasserin: Dr. G. Schütt, Niedersächsische Staats- und Universitätsbibliothek, 34 Göttingen, Prinzenstr. 1.

Denizli nahe dem Dorfe Gülyazi und wurde teils ausgegraben, teils aus Verwitterungsdecken aufgesammelt. Die mehrere Dekameter mächtige Schichtfolge besteht aus limnischen Süßwasserkalken mit fluviatilen Einschaltungen in Form von Feinsanden und Schluffen. Da weitere limnische Sedimente im stratigraphisch Liegenden dieser Beckenfüllung, die durch Verwerfungen von ihr getrennt sind, auf Grund ihres Kleinsäugerbestandes ins Ober-Pliozän datiert werden, muß das Alter der Beckensedimente jüngstes Pliozän oder Pleistozän sein. Die Fauna ist eine villafrankische Assoziation - mit *Leptobos*, aber noch ohne *Equus* und *Archidiskodon* (SICKENBERG, mündliche Mitteilung). Sie ist daher ins Untere Villafranchium zu stellen und gehört dem gleichen biostratigraphischen Niveau an wie in Europa die Faunen von Perrier-Etouaires und Montopoli/Valdarno inferiore (vgl. BONIFAY 1969, TOBIEN 1970, S. 81 und KURTÉN 1968b, S. 9).

Das mir zur Bearbeitung anvertraute Hyänenmaterial ¹⁾ erwies sich als zwei Arten angehörig: *Hyaena perrieri* und *Euryboas lunensis*. Beide Arten wurden damit erstmalig auf asiatischem Boden nachgewiesen. Die bisher bekannt gewordenen Vorkommen von *Hyaena perrieri* und *Euryboas lunensis* beschränken sich auf Europa, während zwei weitere *Euryboas*-Arten aus Afrika und Nordamerika überliefert sind.

Hyaena perrieri CROIZET & JOBERT 1828

Die Gattung *Hyaena* ist durch ein Mandibelfragment von einem jugendlichen Tier belegt, das kurz vor Abschluß des Zahnwechsels stand (SG 3/3, vorläufig Niedersächsisches Landesamt für Bodenforschung Hannover; s. Taf. 18 und Taf. 19 oben). Vom Milchgebiß ist nur der stark abgenutzte dm_2 erhalten, doch dürfte auch der dc noch in Funktion gewesen sein. Der Reiß-

1) Herrn Prof. Dr. SICKENBERG, der mir die Hyänenreste zur Bearbeitung überließ und mich über die Zusammensetzung der übrigen Fauna sowie die geologischen Verhältnisse am Fundort unterrichtete, sei dafür auch an dieser Stelle herzlich gedankt.

zahn M_1 hat bereits seine endgültige Position erreicht, P_4 rückt gerade in die Zahnreihe ein, und P_3 befindet sich im Anfangsstadium des Durchbruchs, während die Eckzahnspitze noch etwa 5 mm von der zukünftigen Durchbruchstelle entfernt im Kiefer liegt. Die Keime von P_3 und C sind durch Beschädigungen des Knochens teilweise freigelegt. Die Symphysen-Partie ist bis auf die Inzisiv-Alveolen erhalten, der Ramus ascendens ist kurz hinter der vorderen Begrenzung der Fossa masseterica abgebrochen.

Von den pleistozänen Hyaena-Arten kommen für einen Vergleich nur die dem Verwandtschaftskreis der Braunen Hyäne (*Hyaena brunnea*) angehörigen, im eurasiatischen Alt- und Mittelquartär häufig anzutreffenden Arten *H. perrieri* und *H. brevisrostris* s.l. ¹⁾ in Betracht, während die in Europa für das Holstein-Interglazial, in Palestina für das Jung-Pleistozän und in Afrika seit dem Villafranchium nachgewiesene Streifenhyäne (*H. hyaena*) wegen ihrer geringeren Größe und andersartigen Gebißmorphologie nicht mit dem Fund von Gülyazi in Verbindung gebracht werden kann.

H. perrieri tritt in Europa vom Unteren Villafranchium bis mindestens zur Elster-Eiszeit auf; die jüngsten Vorkommen sind Mosbach und Petralona/Mazedonien (SCHÜTT 1971). Sie wurde außerhalb Europas bisher nicht nachgewiesen. Demgegenüber reicht das Verbreitungsgebiet ihrer größeren Verwandten *H. brevisrostris* von Westeuropa bis nach Ostasien. *H. brevisrostris* erscheint erstmalig im Oberen Villafranchium von Europa und in der Pinjor-Zone der Siwaliks und dauert mit ihrer Unterart *sinensis* bis zum Holstein-Interglazial (Choukoutien) aus.

Größenmäßig fallen der M_1 und P_4 von Gülyazi in den oberen Teil der Variationsbreite von *H. perrieri*, an den sich der Bereich der durch größere Dimensionen ausgezeichneten *brevisrostris*-Zähne unmittelbar anschließt. (Vgl. Tab. 1, S.132).

1) Der Großart *H. brevisrostris* werden hier mit KURTÉN (1956) die asiatischen Formen *neglecta* (Indien), *bathygnatha* (Java), *licenti* und *sinensis* inclusive *zdanskyi* (China) als Unterarten zugerechnet.

Wenn man indessen statt der an einer verhältnismäßig geringen Anzahl von Exemplaren ermittelten Variationsbreiten die von KURTÉN (1956) berechneten "standard ranges" ($m \pm 3,24\sigma$) bei der Arten zugrundelegt, ergibt sich eine beträchtliche Überschneidung, und die hier untersuchten Zähne befinden sich in dem Größenbereich, der beiden Spezies gemeinsam ist. Wenn die Zugehörigkeit des Gülyazi-Fundes zu *H. perrieri* auch wahrscheinlicher ist, so kann eine Zugehörigkeit zu *H. brevisrostris* allein auf Grund der Größe doch nicht mit voller Sicherheit ausgeschlossen werden.

Weitere Anhaltspunkte für die Artbestimmung finden sich in der Form des Unterkiefer-Reißzahnes. Der M_1 aus Gülyazi besitzt ein Metaconid, das in Größe und Stellung etwa dem der perrieri-Zähne aus Mosbach und Petralona (SCHÜTT 1971) und dem von *H. brunnea* entspricht (Taf. 18 und 19). Auch bei den perrieri-Populationen von Saint-Vallier (VIRET 1954; Taf. 7, Fig. 2b) und Perrier (*H. "arvernensis"*, CROIZET & JOBERT 1828) kommen Reißzähne mit Metaconid vor. Demgegenüber fehlt das Höckerchen bei der europäischen *H. brevisrostris brevisrostris* offenbar immer und bei *H. brevisrostris sinensis* meistens (KURTÉN 1956). Auch die M_1 von *H. brevisrostris neglecta* KURTÉN 1956 aus den Oberen Siwaliks und *H. brevisrostris licenti* PEI 1934 aus Nihowan lassen das Metaconid vermissen (Beschreibungen bei PILGRIM 1932 bzw. TEILHARD & PIVETEAU 1930). Von vier mir vorliegenden Reißzähnen von *H. brevisrostris bathygnatha* aus Java (Sammlung v. KOENIGSWALD) weisen zwei eine ganz schwache Verdickung an der caudo-lingualen Protoconidwand auf, die als Rudiment eines Metaconids gedeutet werden könnte. Im Formenkreis der *H. brevisrostris* kommt das Metaconid also offenbar nur bei den ost- und südostasiatischen Populationen vor und ist hier seltener bzw. schwächer ausgebildet als bei *H. perrieri*.

Das Talonid des M_1 von Gülyazi weist ein kräftiges, leistenförmiges Hypoconid und ein etwas niedrigeres Entoconid auf. Dieser zweihöckerige Zustand ist bei *H. perrieri* ebenso wie bei den rezenten *Hyaena*-Arten die Regel, während bei

H. brevisrostris die Tendenz besteht, einen der beiden Talonidhöcker bis zum völligen Verschwinden zu reduzieren - und zwar (nach KURTÉN 1956) das Hypoconid. Falls KURTÉN's Annahme zutrifft, daß bei *H. brevisrostris* das Hypoconid verschwindet, während das Entoconid erhalten bleibt, wäre in dem Vorhandensein eines kräftigen Hypoconids, das das Entoconid an Größe übertrifft, ein Beweis für die Zugehörigkeit zu *H. perrieri* zu sehen. Aber selbst wenn der bei *H. brevisrostris* in Reduktion begriffene Höcker nicht das Hypoconid, sondern das Entoconid sein sollte (was sich bei einhöckerigem Talonid m.E. nicht mit Sicherheit entscheiden läßt), auch dann würde das Vorhandensein beider Höcker für die Zugehörigkeit zu *H. perrieri* sprechen.

Die relative Trigonidlänge, die ein Maß für die Reduktion des Talonids und damit für die Entwicklungshöhe des Reißzahnes bei den Hyaeniden ist (KURTÉN 1956, SCHÜTT 1971), sagt in diesem Fall nichts über die Artzugehörigkeit aus, da sich *H. perrieri* und die *brevisrostris*-Unterarten in diesem Merkmal nicht signifikant voneinander unterscheiden.

Von den oben besprochenen Merkmalen des M_1 , die eine Abgrenzung gegenüber *H. brevisrostris* ermöglichen, lassen das Vorhandensein und die Größe des Metaconids sowie die Morphologie des Talonids die Zugehörigkeit zu *H. perrieri* als sicher erscheinen; auch die Größe der Zähne schließt den Fund von Gülyazi enger an *H. perrieri* als *H. brevisrostris* an.

Im Hinblick auf die Artbestimmung ist ferner die stratigraphische Verbreitung der beiden Spezies zu berücksichtigen. Die Fauna von Gülyazi ist wegen des Fehlens von Archidiskodon und *Equus* ins Untere Villafranchium zu datieren. Während des gleichen Zeitraumes tritt in Europa bereits *H. perrieri* auf (Etouaires, Montopoli), während *H. brevisrostris* erst im Oberen Villafranchium erscheint (Valdarno superiore, Olivola). Der älteste asiatische Fund (*H. brevisrostris neglecta*) stammt aus der Pinjor-Zone der Siwaliks, die wegen des Vorhandenseins der Assoziation Archidiskodon-*Equus*-*Leptobos* (COLBERT 1935, THENIUS 1959) keinesfalls mit dem Etouaires-Horizont

Europas parallelisiert werden kann, sondern jünger sein muß (Mittel- bis Ober-Villafranchium). Die Djetis-Schichten von Java (*H. brevirostris bathygnatha*) werden von v. KOENIGSWALD (1968) ins Obere Villafranchium datiert, während KURTÉN (1968a) ein noch geringeres Alter für möglich hält ("either late Villafranchian or perhaps early Günz"). Die Fauna von Nihowan schließlich (*H. brevirostris licenti*), in der bereits *Palaeoloxodon namadicus* vorkommt, ist nach KAHLKE (1963, 1968) und TEILHARD & PIVETEAU (1930) post-villafrankischen Alters, während KURTÉN (1960) sie mit Senèze und dem Valdarno superiore korreliert. (Vgl. auch PEI 1957 und TEILHARD & PEI 1934).

Die Vorkommen von *H. brevirostris* sind also alle jünger als die Fauna von Gülyazi, die aber andererseits zeitgleich mit den ältesten Funden von *H. perrieri* ist. Diese Altersverhältnisse stützen die auf der Gebißmorphologie beruhende Zuordnung des Unterkiefers von Gülyazi zu *H. perrieri*, die damit erstmalig außerhalb Europas nachgewiesen wurde. Pliozäne Landbrücken ermöglichten ihren Vorfahren ein zusammenhängendes Verbreitungsgebiet im europäisch-vorderasiatischen Raum. Als stammesgeschichtliche Vorläuferin von *H. perrieri* gilt *H. pyrenaica* DEPÉRET (= *H. donnezani* VIRET) aus dem Asti von Perpignan (VIRET 1954, THENIUS 1966) - zugleich der einzige pliozäne Vertreter des Genus *Hyaena*, dessen systematische Stellung als gesichert betrachtet werden kann. ¹⁾

Da der *perrieri*-Stamm in Gestalt von *H. pyrenaica* bereits seit dem Ober-Pliozän nachgewiesen ist und *H. perrieri* bis zum Auftreten von *H. brevirostris* und *Crocota sivalensis* im jüngeren Villafranchium die einzige echte Hyäne (neben dem aberranten Genus *Euryboas*) blieb ²⁾, überrascht es nicht,

1) *H. borissiakii* KHOMENKO aus dem Ober-Pliozän Bessarabiens weist m.E. wegen der Reduktion des Innenhöckers am Oberkiefer-Reißzahn engere Beziehungen zu *Percrocota* als zu *Hyaena* oder *Crocota* auf. *H. namaquensis* STROMER gehört nach THENIUS (1966) wohl zu den Ictitherien.

2) Die ältesten afrikanischen Formen (*H. brunnea dispar* und *H. bellax* aus Swartkrans bzw. Kromdraai, EWER 1954 und 1955a) sind wesentlich jünger ("Lower Middle Pleistocene" nach OAKLEY 1968).

daß ihr Verbreitungsgebiet sich nicht auf Europa beschränkte. Vielmehr war mit einer größeren Ausdehnung des Arealis im westlichen Teil Eurasiens zu rechnen, an das sich das Entstehungszentrum der aus dem gleichen Stamm hervorgegangenen *H. brevirostris* wahrscheinlich im Osten anschloß, während die Gattung *Crocota* sich in Indien entwickelte.

Euryboas lunensis (DEL CAMPANA 1914)

Von *Euryboas lunensis* liegt ein Oberkiefer-Fragment mit P^4 und P^3 vor (SG 2/2, vorläufig Niedersächsisches Landesamt für Bodenforschung Hannover; s. Taf. 19 unten). Der Reißzahn weist allererste Abnutzungsspuren auf, beide Zähne sind sehr gut erhalten. Von den Prämolaren der Genera *Hyaena* und *Crocota* unterscheiden sie sich auf den ersten Blick durch ihren schlankeren, felidenähnlichen Bau, der die Anpassung an eine vorwiegend schneidende Funktion deutlich erkennen läßt. Die Längsachsen der beiden Zähne bilden beinahe eine Gerade, während sie bei *Hyaena* einen Winkel von weniger als 150° einschließen.

Der Haupthöcker des P^3 - markantestes Element in der Prämolarenreihe von *Crocota* und der evoluerteren *Hyaena*-Arten - ist nur geringfügig verstärkt und trägt vorn und hinten eine schneidende Kante; in der Seitenansicht erscheint er stark konvex. Der dahinter stehende Metacon ist wesentlich größer als bei *Hyaena* und erst recht bei *Crocota* und seitlich kompress; auch er besitzt eine ausgeprägte mediane Schneide. Ein vorderer Sekundärhöcker ist nicht vorhanden. An seiner Stelle bildet das Cingulum eine sehr kräftige Verdickung, die deutlich vom Paracon abgesetzt ist und sich dort, wo sie mit seiner Vorderkante zusammentrifft, ein wenig emporwölbt. Der Umriß der Krone ist schlank-oval und verbreitert sich neben dem hinteren Drittel des Haupthöckers nach innen. Die Lingualseite und der Metacon werden von einem kräftigen Cingulum gesäumt.

Der P^4 unterscheidet sich von den Reißzähnen der Genera *Hyaena* und *Crocota* im Umriß, in den Proportionen und in der Form

der einzelnen Höcker. So erhebt sich der Parastyl, der bei *Hyaena* und *Crocota* von abgestumpft-kegelförmiger Gestalt ist, zu einer scharfen Spitze, von der zwei deutliche Schneiden nach vorn und hinten und eine weniger ausgeprägte nach innen ziehen - dem Höcker eine annähernd dreikantige Form verleihend. Der ebenfalls sehr spitze Innenhöcker liegt dem Parastyl genau gegenüber; zwischen beiden ist die Vorderseite der Krone eingebuchtet. Im Vergleich zu *Hyaena*- und vor allem *Crocota*-Zähnen wirkt der Innenhöcker zierlicher und ist nicht so betont wie bei diesen von der Lingualseite des Zahnes abgesetzt. Von der Längengliederung der *Hyaena*-Reißzähne weicht der P^4 von *Euryboas* durch seinen kürzeren Parastyl und den erheblich längeren Metacon ab, dessen relative Länge mit 44 % der von *Crocota*-Zähnen entspricht. (Vgl. Taf. 19 unten und Tab. 2, S.133.)

Die gleichen Merkmale und Größenverhältnisse finden sich bei den *Euryboas*-Resten von *Olivola* (*Lycyaena lunensis* DEL CAMPANA 1914), *Inferno/Valdarno superiore* (*Euryboas bielawskyi* SCHAUB 1941), *Villarroya* (*Hyaena marini* VILLALTA 1952), *Perrier-Etouaires*, *Senèze*, *Saint-Vallier* (*Euryboas lunensis*, VIRET 1954) und in abgeschwächter Form auch bei südafrikanischen Funden aus *Swartkrans* (*Lycyaena nitidula* EWER 1955b). Es ist das Verdienst von VIRET (1954), die Zugehörigkeit der hier genannten europäischen Vorkommen und weiterer Funde von *Roccaneyra* und *Pardines* (*Montagne de Perrier*) zu einer einzigen Art, *E. lunensis*, erkannt zu haben. Zur gleichen Gattung ist auch die von EWER (1955b) aus *Sterkfontein* und *Swartkrans* (*Transvaal*) beschriebene "*Lycyaena*" *nitidula* zu stellen, die von der europäischen Art allerdings durch größere Vorderhöcker an den zweiten und dritten Prämolaren - vor allem im Unterkiefer - und durch den andersartigen Umriß von P^3 und P^2 abweicht, während der P^4 weitgehend mit den Reißzähnen von *E. lunensis* übereinstimmt.

Die stratigraphische Verbreitung von *Euryboas* beschränkt sich in Europa demnach auf das *Villafranchium*, während sie in Afrika bis ins Mittel-Quartär (*Swartkrans*) reicht. (Zur Datierung

der südafrikanischen Australopithecinen-Fundorte vgl. OAKLEY 1968.)

Große Ähnlichkeit mit den Euryboas-Funden aus Saint-Vallier weist ein Unterkiefer aus dem Ältest-Pleistozän von Texas auf: Chasmaporthetes (= Ailuraena) johnstoni (STIRTON & CHRISTIAN 1940). Nach THENIUS (1966) ist Chasmaporthetes von Euryboas gattungsmäßig nicht zu trennen. (Vgl. auch KURTÉN 1968 und SCHAUB 1941.) Euryboas wäre demnach als einziges Hyäneniden-Genus nach Amerika gelangt.

Bisher konnte allerdings weder der Nachweis einer Verbindung des europäisch-vorderasiatischen Verbreitungsgebietes von *E. lunensis* mit dem nordamerikanischen von *E. johnstoni* durch asiatische Funde erbracht werden, noch sind aus Asien Reste eines gemeinsamen tertiären Ahnen beider Arten überliefert.

Als Vorfahr von Euryboas kommt vielmehr nur *Hyaenictis graeca* GAUDRY 1863 aus dem europäischen Unter-Pliozän (Pikermi) in Frage. *H. graeca* stimmt mit Euryboas in den wichtigsten Merkmalen, nämlich den P^4 -Proportionen (vor allem der Metacon-Länge) und dem Fehlen des M_1 -Metaconids, überein und ähnelt ihr in Form, Größe und Stellung des M^1 . Von den pliozänen Hyäneniden weist kein anderes Genus eine so lange Metacon-Schneide am Oberkiefer-Reißzahn auf wie *Hyaenictis*, und mit Ausnahme der bereits seit dem Mittel-Miozän hochspezialisierten Gattung *Percrocuta* besitzen alle ein Metaconid am Unterkiefer-Reißzahn.

Hyaenictis ist mit Sicherheit bisher nur aus Europa nachgewiesen (vgl. PILGRIM 1931). Ob *Hyaena bosei* MATTHEW 1929 aus der Pinjor-Zone der Oberen Siwaliks von PILGRIM (1931 und 1932) mit Recht zu *Hyaenictis* gestellt wurde, erscheint zweifelhaft. Der Metacon des P^4 ist wesentlich kürzer (< 35 % gegenüber > 40 % bei *H. graeca* und Euryboas) und das Fehlen des Metaconids am M_1 nicht erwiesen; ferner steht der M^1 weiter hinten. (Vgl. LYDEKKER 1884, MATTHEW 1929 und PILGRIM 1932.) Als weitere Unterschiede nennt PILGRIM (1932) das Fehlen bzw. die

weitgehende Reduktion der Vorderhöcker an P_{2-4} und die beachtliche Größe des P^4 -Parastyls bei der Siwalik-Form. Von Euryboas unterscheidet sie sich überdies durch den hyaenoiden Umriß der zweiten und dritten Prämolaren und die kleineren Hinterhöcker von P^2 und P^3 . 1)

Wenn *H. bosei* wirklich ein pleistozäner Nachzügler der unterpliozänen Gattung *Hyaenictis* sein sollte, so wäre die Gebiß-Spezialisierung bei ihr in ganz anderer Richtung verlaufen als bei den gleichaltrigen Euryboas-Arten. Das bosei-Gebiß weist hyaenoide Züge auf, während die Entwicklung bei Euryboas im Gegensatz zu allen anderen Hyaeniden zu einer feloiden Gebißmorphologie führte; d.h. zur Anpassung an eine vorwiegend schneidende Funktion der Backenzähne.

In Einklang mit der aus der Gebißmorphologie abzuleitenden Lebensweise als aktiver Jäger und nicht als Aasfresser steht der sehr schlanke Bau der Gliedmaßenknochen von *E. lunensis*, die SCHAUB (1941) zu der Bezeichnung "Gepardhyäne" veranlaßten. KURTÉN (1968) nimmt aus dem gleichen Grunde eine gepardenhafte Jagdweise an und sieht in Euryboas einen Konkurrenten von *Acinonyx pardinensis*. Hier scheint allerdings folgende Einschränkung angebracht: Die Gliedmaßenfunde von Pardines und Roccaneyra (SCHAUB 1941) lassen eine gewisse Verkürzung der Hinterextremität erkennen, die zwar nicht so ausgeprägt wie bei den echten Hyänen gewesen sein dürfte, andererseits aber mit Sicherheit ausschließt, daß *E. lunensis* ein ebenso guter Läufer wie der Gepard war. Bei gleichem Jagdverhalten kann *E. lunensis* dem Geparden als Jäger daher nicht ebenbürtig gewesen sein. Trotzdem lebten beide während des ganzen Villafranchiums in Europa nebeneinander. Aber während *Acinonyx pardinensis* noch in Hundsheim (THENIUS 1953) und Mosbach (SCHÜTT 1970) vorkommt und wohl erst durch die elster-eiszeitliche Klimaverschlechterung aus Europa vertrieben wurde,

1) In die Verwandtschaft von *H. bosei* könnte der von ZDANSKY (1924, S. 107 und Taf. 18) unter *Hyaena spec.* beschriebene P^4 aus dem chinesischen Pliozän (?) gehören.

stirbt *E. lunensis* am Ende des Villafranchiums aus ¹⁾ - gleichzeitig mit einer Reihe von Artiodactylen-Arten, die beiden als Beute gedient haben dürften. Unter den veränderten Lebensbedingungen, die der Faunenwechsel an der Wende vom Ältest- zum Alt-Pleistozän für diese spezialisierten Steppenraubtiere mit sich brachte, war *E. lunensis* der Konkurrenz durch den erfolgreicherer Geparden offenbar nicht mehr gewachsen.

1) Bez. *E. nitidula* s. S. 124 unten

Angeführte Schriften

- BONIFAY, M.F. (1969): Faunes Quaternaires de France. - Études Françaises sur le Quaternaire: 127-142; Paris.
- BOULE, M. (1893): L'Hyaena brevisrostris du Pliocène de Sainzelles près le Puy (Haute-Loire). - Ann. Sci. Nat., Ser. 7, Zool., 15: 85-97; Paris.
- CAMPANA, D. del (1914): La Lycyaena lunensis n. sp. dell'ossario pliocenico di Olivola (Val di Magra). - Palaeontogr. Ital., 20: 87-103; Pisa.
- COLBERT, E.H. (1935): Siwalik Mammals in the American Museum of Natural History. - Transactions Amer. Phil. Soc., N.S. 26: 1-401; Philadelphia.
- CROIZET, J.-B. & JOBERT (1828): Recherches sur les ossemens fossiles du département du Puy-de-Dôme. - 224 S.; Paris.
- EWER, R.F. (1954): The fossil carnivores of the Transvaal caves. The Hyaenidae of Kromdraai. - Proc. Zool. Soc. London, 124: 565-585; London.
- - - (1955a): The fossil carnivores of the Transvaal caves. The Hyaenidae, other than Lycyaena, of Swartkrans and Sterkfontein. - Ibidem, 124: 815-837; London.
- - - (1955b): The fossil carnivores of the Transvaal caves. The Lycyaenas of Sterkfontein and Swartkrans, together with some general considerations of the Transvaal fossil Hyaenids. - Ibidem, 124: 839-857; London.

- GAUDRY, A. (1862-1867): Animaux fossiles et géologie de l'Attique. - 474 S. u. 75 Taf.; Paris.
- GEIB, K. (1915): Zwei Arten von Streifenhyänen aus dem deutschen Diluvium. - Jb. Nassauisch. Ver. Naturk. Wiesbaden, 68: 1-20; Wiesbaden.
- KAHLKE, H.-D. (1963): Zur chronologischen Stellung der Choukoutien-Kultur. - Alt-Thüringen, 6: 23-41; Weimar.
- - - (1968): Zur relativen Chronologie ostasiatischer Mittelpleistozän-Faunen und Hominoidea-Funde. - In KURTH, G.: Evolution und Hominisation, 2. Aufl.: 91-118; Stuttgart.
- KHOMENKO, P. (1932): Hyaena borissiaki n. sp. aus der Rusillon-Fauna Bessarabiens. - Trudy paleozool. Inst. Akad. nauk SSSR (Trav. Inst. Paléozool. Acad. Sci. URSS), 1: 81-136; Leningrad.
- KOENIGSWALD, G.H.R. von (1968): Das absolute Alter des Pithecanthropus erectus DUBOIS. - In KURTH, G.: Evolution und Hominisation, 2. Aufl.: 195-203; Stuttgart.
- KURTÉN, B. (1956): The Status and Affinities of Hyaena sinensis Owen and Hyaena ultima Matsumoto. - Amer. Mus. Novit., 1764: 1-48, New York.
- - - (1960): An attempted parallelization of the Quaternary mammalian faunas of China and Europe. - Soc. Sci. Fennica, Comment. biol., 23: (8): 1-12; Helsinki.
- - - (1968a): Dating the Early Stage of Hominid Evolution. - In KURTH, G.: Evolution und Hominisation, 2. Aufl.: 75-81; Stuttgart.
- - - (1968b): Pleistocene Mammals of Europe. - 317 S.; London.
- LEHMANN, U. (1954): Eine Villafranchiano-Fauna von der Erpfinger Höhle (Schwäbische Alb). - N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1953: 437-464, Stuttgart.
- LYDEKKER, R. (1884): Siwalik and Narbada Carnivora. - Palaeont. Indica, ser. 10, 2 (6): 178-355; Calcutta.
- MATTHEW, W.D. (1929): Critical observations upon Siwalik mammals. - Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 56 (7): 437-560; New York.

- OAKLEY, K.P. (1968): The Earliest Tool-Makers. - In KURTH, G.: Evolution und Hominisation, 2. Aufl.: 257-272; Stuttgart.
- PEI, W.C. (1934): On the Carnivora from Locality 1 of Choukoutien. - Palaeont. Sinica, Ser. C., 8 (1): 1-216; Peking.
- - - (1957): The zoogeographical divisions of Quaternary mammalian faunas of China. - Vertebrata Palasiatica, 1 (1): 9-24; Peking.
- PILGRIM, G.E. (1931): Catalogue of the Pontian Carnivora of Europe in the Department of Geology. - Brit. Mus. (Nat. Hist.), 174 S.; London.
- - - (1932): The fossil Carnivora of India. - Palaeont. Indica, N.S. 18: 1-232; Calcutta.
- SCHAUB, S. (1941): Ein neues Hyaeniden-Genus von der Montagne de Perrier. - Eclogae geol. Helvet., 34 (2): 279-286; Basel.
- - - (1943): Die oberpliocäne Säugetierfauna von Senèze (Haute Loire) und ihre verbreitungsgeschichtliche Stellung. - Eclogae geol. Helvet., 36: 270-289; Basel.
- SCHÜTT, G. (1970): Ein Gepardenfund aus den Mosbacher Sanden (Altpleistozän, Wiesbaden). - Mainzer Naturw. Arch., 9: 118-131; Mainz.
- - - (1971): Die Hyänen der Mosbacher Sande (Wiesbaden/Hessen). Mit einem Beitrag zur Stammesgeschichte der Gattung Crocuta. - Mainzer Naturw. Arch., 10; Mainz. (Im Druck)
- SOERGEL, W. (1936): Hyaena brevirostris AYMARD und Hyaena ex aff. Crocotta ERXL. aus den Kiesen von Süßenborn. - Z. Dt. Geol. Ges., 88: 525-539; Berlin.
- STIRTON, R.A. & CHRISTIAN, W.G. (1940): A member of the Hyaenidae from the Upper Pliocene of Texas. - Journ. Mammalogy, 21: 445-448; Baltimore.
- TEILHARD DE CHARDIN, P. & PIVETEAU, J. (1930): Les mammifères fossiles de Nihowan (Chine). - Ann. Paléont., 19: 1-134; Paris.
- TEILHARD DE CHARDIN, P. & PEI, W.C. (1934): New discoveries in Choukoutien 1933-1934. - Bull. Geol. Soc. China, 13: 369-394; Peking.

- THENIUS, E. (1953): Gepardreste aus dem Altquartär von Hundsheim in Niederösterreich. - N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1953: 225-238; Stuttgart.
- - - (1959): Tertiär. 2. Teil. Wirbeltierfaunen. - Handb. stratigr. Geol., 3 (2), 308 S.; Stuttgart.
- - - (1966): Zur Stammesgeschichte der Hyänen (Carnivora, Mammalia). - Z. Säugetierkde., 31: 293-300; Berlin.
- TOBIEN, H. (1970): Biostratigraphy of the mammalian faunas at the Pliocene-Pleistocene Boundary in middle and western Europe. - Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 8: 77-93; Amsterdam.
- VILLALTA COMELLA, J.F. (1952): Contribución al conocimiento de la fauna de mamíferos fósiles del Plioceno de Villarroya (Logroño). - Bol. Inst. Geol. Miner. España, 64: 3-201; Madrid.
- VIRET, J. (1954): Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de mammifères villafranchiens. - Nouv. Arch. Mus. d'Hist. Nat. Lyon, 4: 1-200; Lyon.
- WEITHOFER, K.A. (1889): Die fossilen Hyänen des Arnthetales in Toskana. - Denkschr. Kaiserl. Akad. Wiss., Math.-Nat. Kl., 55: 337-360; Wien.
- ZDANSKY, O. (1924): Jungtertiäre Carnivoren Chinas. - Palaeont. Sinica, Ser. C, 2 (1): 1-151; Peking.
- - - (1925): Quartäre Carnivoren aus Nord-China. - Ibidem, 2 (2): 1-29; Peking.
- - - (1927): Weitere Bemerkungen über fossile Carnivoren aus China. - Ibidem, 4 (4): 1-30; Peking.

T a b e l l e 1 Zahnmaße von *Hyaena perrieri* und *H. brevirostris*

M ₁ SG 3/3 Türkei		P ₄ SG 3/3 Türkei	
1. Zahnlänge	26,9	1. Zahnlänge	24,1
2. Trigonidlänge ¹⁾	22,4	2. Protoconidlänge	12,2
3. do. in % von Maß 1	83,3	3. do. in % von Maß 1	50,6
4. größte Breite	14,4	4. größte Breite	14-15
5. do. in % von Maß 1	53,6	5. do. in % von Maß 1	58-62

dm₂ SG 3/3 Länge 14-15 mm

<i>Hyaena perrieri</i>	M ₁ -Länge	n	P ₄ -Länge	n
Perrier (CROIZET & JOBERT 1828)	26; 27	2	23; 25	2
Montopoli (WEITHOFER 1889)	25	1	23	1
Senèze (SCHAUB 1943)	27	1	24,5	1
Mosbach (GEIB 1914, SCHÜTT 1971)	24 - 25,5	3	23,5-25,3	6
Petralona (SICKENBERG, unveröff.)	23,5-25,6	7	23,0-25,2	9
 <i>Hyaena brevirostris</i>				
<i>H. brevirostris brevirostris</i> Valdarno superiore (WEITHOFER 1889)	28,5-32	4	25-26	4
Sainzelles (BOULE 1893)	30	1	28	1
Süßenborn (SOERGEL 1936)	-		28,1	1
Stránská Skála (SOERGEL 1936)	-		27,1;28,0	2
<i>H. brevirostris neglecta</i> Indien (PILGRIM 1932)	30,3	1	28,0	1
<i>H. brevirostris bathygnatha</i> Java (SCHÜTT, in Vorbereitung)	27-31	4	25,4-27,2	3
<i>H. brevirostris licenti</i> China (TEILHARD & PIVETEAU 1930)	29	1	25,5	1
<i>H. brevirostris sinensis</i> China (ZDANSKY 1925 und 1927, PEI 1934)	26,7-30,6	7	25,7-28,6	8

¹⁾ einschließlich Cingulum gemessen

Tabelle 2 Zahnmaße von *Euryboas lunensis*

P ⁴ SG 2/2 Türkei		P ³ SG 2/2 Türkei	
1. Zahnlänge außen	33,1	1. Zahnlänge	21 ½
2. Zahnlänge innen	34,9	2. Höhe	16
3. do. in % von Maß 1	105,4	3. do. in % von Maß 1	74 ½
4. Metaconlänge	14,4	4. hintere Breite	12,4
5. do. in % von Maß 1	43,5	5. do. in % von Maß 1	57 ½
6. Länge von Paracon und Metacon	24,0	6. vordere Breite	10,3
7. do. in % von Maß 1	72,5	7. do. in % von Maß 1	48
8. vordere Breite	17,6	8. do. in % von Maß 4	83
9. do. in % von Maß 1	53,2		
10. hintere Breite	10,6		
11. do. in % von Maß 1	32,0		

	P ⁴	P ³
Perrier-Etouaires (VIRET 1854) ¹⁾	32,5 x 18,5	—
Villarroya (VILLALTA 1952)	A 34 x 18 B 36 x ? C —	21,5 x 14 — 23,3 x 14
Saint-Vallier (VIRET 1954)	33 x 18,5	20 x 14
Senèze (VIRET 1954) ¹⁾	34/35 x 19	—
Olivola (DEL CAMPANA 1914)	33	25,4
Inferno/Valdarno sup. (SCHAUB 1941) ¹⁾	32 x 17	22 x 13
Erpfingen (LEHMANN 1953)	—	24,0 x 14,2

¹⁾ nach Abb.

Tafelerläuterungen

Tafel 18

Links: Mandibelfragment mit dm_2 , P_3 , P_4 und M_1 von *Hyaena perrieri* aus Gülyazi (Türkei) in Labial- und Lingual-Ansicht (SG 3/3; vorläufig Niedersächsisches Landesamt für Bodenforschung Hannover).

Rechts: Abguß des gleichen Stückes, der P_4 und M_1 in unbeschädigtem Zustand vor dem Herauspräparieren des Unterkiefers aus dem Gestein zeigt.

Tafel 19

Oben: Mandibelfragment von Tafel 18 nebst Abguß in Occlusal-Ansicht.

Unten: Maxillarfragment mit P^4 und P^3 von *Euryboas lunensis* aus Gülyazi (Türkei) in Labial-, Lingual- und Occlusal-Ansicht (SG 2/2; vorläufig Niedersächsisches Landesamt für Bodenforschung Hannover).

- 137 -

Tafel 18





