

Pleistozäne Katzen Europas – eine Übersicht

Helmut Hemmer

Zusammenfassung

Übersicht über den aktuellen Kenntnisstand zur Systematik, Taxonomie und Evolution der im Pleistozän Europas nachgewiesenen Feliden, erweitert um neue Daten zur jeweiligen Körpergröße und Schätzung der Evolutionsgeschwindigkeit und ergänzt jeweils um einige wichtige und leicht nachvollziehbare diagnostische Merkmale.

Samenvatting

Dit artikel geeft een overzicht over de huidige kennis met betrekking tot de systematiek, taxonomie en evolutie van de katachtigen die Europa gedurende het Pleistoceen bewoond hebben. Bovendien worden er nieuwe gegevens gepresenteerd over de lichaamsgrootte van die katachtigen en er wordt een schatting gegeven van de evolutiesnelheid. Verder geeft de auteur enkele belangrijke en eenvoudig te gebruiken diagnostische kenmerken voor de Pleistocene katachtigen.

Einleitung

Kurzrevisionen mehrerer Felidenarten des europäischen Pleistozäns haben in letzter Zeit zu wesentlichen Änderungen der Beurteilung einiger Taxa geführt und die Evolution der betreffenden Formen teilweise in neues Licht gerückt (Hemmer, 2001). Der vor allem daraus, aber auch aus weiteren neuen Befunden resultierende aktuelle Kenntnisstand soll hier mit einer Gesamtübersicht über die derzeit im Raum Europas vom Unterpleistozän bis zum Holozän unterscheidbaren Formen dargelegt werden. Dabei werden wichtige diagnostische Merkmale als Bestimmungshinweise dargestellt.

Hinsichtlich des Umfangs und der Zahl der Arten ist eine grundsätzliche Anmerkung vorauszuschicken. Die Art als solche ist, durchaus im Gegensatz zur landläufigen Auffassung, keine reale Einheit der Natur, sondern ein biologisches Konzept der Taxonomie. Taxonomie ist letztlich nichts anderes, als der Versuch, die im Rahmen des dynamischen Geschehens der Evolution zu jedem Zeitquerschnitt zu beobachtende Vielfalt der Lebenswirklichkeit in einen statischen Rahmen hierarchisch geordneter Einheiten (Taxa) zu pressen, letztlich eine Frage vergleichbar der Quadratur des Kreises. Taxonomie ist allerdings notwendig, ja unumgänglich, um über ihre Vermittlung für die aus der phylogenetischen Systematik zu erkennenden Verwandtschaftsbeziehungen von Lebewesen untereinander einer Nomenklatur den Weg zu bereiten, die ihrerseits unerlässlich ist für eine funktionsfähige internationale biowissenschaft-

liche Kommunikation. Eine tatsächlich einwandfrei biologisch festlegbare Begrenzung von Arten als gegenseitig nicht durchdringbare oder verwischbare natürliche Einheiten könnte allein mit dem Fehlen jeglicher Reproduktionsfähigkeit von Bastarden und somit des Ausschlusses genetischer Introgressionen gezogen werden, also mit einem strengen Biospezieskonzept. Dies entspräche aber keineswegs den üblichen Artvorstellungen der Biologie und Paläontologie. Bei der hier zu behandelnden Familie der Felidae würde eine solche absolute Biospeziesgrenze den Artumfang über gängige Gattungen hinaus erweitern. Ob es also nun fünfzehn oder mehr oder weniger Felidenarten im europäischen Pleistozän gab, ist keine Frage, die nur richtig oder falsch zu beantworten ist. Vielmehr geht es allein darum, taxonomische Entscheidungen zur Artebene schlüssig und zur Beschreibung und Verständlichmachung phylogenetischer Einheiten sinnvoll erscheinen zu lassen. Um dabei eine gerade für Paläospezies allgegenwärtige Willkür dennoch möglichst in engen Grenzen zu halten, empfiehlt es sich, um aus der Rezentbiologie und der Paläontologie gewonnene feste Eckpunkte einen Rahmen zu ziehen, über den hinaus sich entsprechende taxonomische Entscheidungen keinesfalls bewegen sollten. Von rezenten Bezugsarten her trägt die Zoologie die Kenntnis um zwischenartliche Isolationsmechanismen bei, vor allem im Blick auf verschiedene Stufen der reproduktiven Isolation. Ferner liefert sie Basisdaten zur Lebensgeschichte, die im Falle enger korrelativer Beziehungen zu Grundgrößen, wie vor allem der

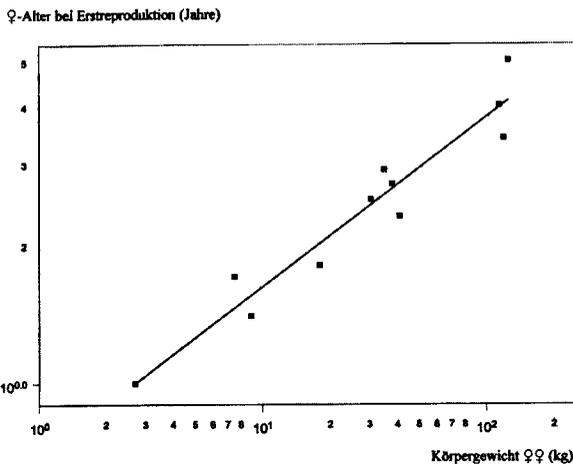


Abb. 1 Das mittlere Alter der Weibchen zum Zeitpunkt ihrer ersten Reproduktion ist Maß der minimalen Dauer einer Generation. Diese bestimmt über die Zahl pro Zeiteinheit möglicher Generationen die maximale Geschwindigkeit der Evolution. Ihre Schätzung ist für fossile Feliden über die vorhergehende Schätzung des Körpergewichtes der Weibchen dank enger Korrelation der beiden Parameter ($r = 0,964$) anhand der für rezente Arten ermittelten Regression $\log \text{Reproduktionsalter (Jahre)} = 0,367 \times \log \text{Körpergewicht (kg)} - 0,159$ möglich [Freilandmittelwerte entnommen bzw. errechnet aus der Kompilation von Nowell & Jackson (1996) für die folgenden hierzu verfügbaren Arten: *Panthera leo* (getrennt afrikanische und asiatische Populationen), *Panthera pardus* (ebenfalls getrennt afrikanische und asiatische Populationen), *Panthera tigris*, *Puma concolor*, *Acinonyx jubatus*, *Lynx lynx*, *Lynx canadensis*, *Lynx rufus*, *Felis silvestris* (asiatische Unterartengruppe)]. Die Eingrenzung des mittleren weiblichen Gewichtes fossiler Formen kann über die Grundlage der geschätzten Gesamtvariation mit hierfür ausreichender Sicherheit zu $= (M+Min)/2 M$ vorgenommen werden

Fig 1 De leeftijd in jaren bij het eerste jong blijkt bij recente katachtigen logaritmisch gerelateerd aan het lichaamsgewicht van dat moment volgens de formule $\log \text{leeftijd} = 0,367 \times \log \text{lichaamsgewicht} - 0,159$ (naar gegevens uit Nowell & Jackson, 1996). Deze gemiddelde leeftijd bij het eerste jong is een maat voor de minimale duur van een generatie, en indirect voor de snelheid van evolutie. Aan de hand van het geschatte lichaamsgewicht van fossiele soorten kan op deze manier een idee verkregen worden over deze evolutiesnelheid. De vierkantjes in het diagram stellen de volgende soorten voor, van zwaar (rechts) tot licht (links): *Panthera leo* (afrikaanse en aziatische populatie apart genomen), *Panthera pardus* (idem), *Panthera tigris*, *Puma concolor*, *Acinonyx jubatus*, *Lynx lynx*, *Lynx canadensis*, *Lynx rufus*, *Felis silvestris* (alleen de aziatische ondersoortgroep)

Körpergröße, mit höchstem Wahrscheinlichkeitsgrad auf fossile Formen extrapolierbar sind. Die Paläontologie schließlich stellt Datierungsmöglichkeiten aufeinander folgender Radiationen zur Verfügung.

Um hierzu ein Beispiel zu geben: Maßgeblich für die Geschwindigkeit evolutiver Prozesse ist die minimale Generationendauer der zu behandelnden Formen. Sie läßt sich bei Rezentvertretern am günstigsten als Alter weiblicher Individuen zum Zeitpunkt ihrer ersten Reproduktion erfassen. Da dieser Wert beispielsweise bei den hier zu behandelnden Feliden eng mit dem Körpergewicht korreliert, ist er mit ausreichender Richtigkeit auch für fossile Formen zu erschließen (Abb. 1). Für die Gattung und Untergattung *Panthera* liefert die Paläontologie den Zeitpunkt der Aufspaltung der gemeinsamen, offensichtlich afrikanischen Stammart von Löwe, Jaguar und Leopard im Zuge explosiv zu nennender geographischer Arealerweiterung vor etwa 1,9 MJ (Millionen Jahre) (Hemmer *et al.*, 2001), derzeit gut faßbar über die holarktische Ausbreitung einer letztlich zum rezenten Jaguar führenden und damit taxonomisch dem *Panthera onca*-Zweig zuordenbaren Population, bei gleichzeitiger Weiterentwicklung der in Afrika verbleibenden Basispopulation zum rezenten Löwen (*Panthera leo*). Bis zum nächsten derzeit paläontologisch in Europa erkennbaren Zeitpunkt des Beginns sympatrischer Verbreitung zuvor geographisch getrennter Formen des Subgenus *Panthera* und damit ihrer aus rezentzoologischer Sicht sicheren Akzeptanz als eigenständige, wenn auch über weibliche Nachkommen potentiell introgressionsfähige (Hemmer, 1966) Arten im frühen Mittelpleistozäns vergangen größenordnungsmäßig 1,3 MJ, was im Blick auf die Körpergröße mit rund 300.000 Generationen von der phylogenetischen Wurzel bis zur ethoökologischen Manifestation einer Arttrennung gleichzusetzen ist.

Zwischen den Endgliedern beider Linien bestand zu diesem Zeitpunkt also etwa ein Mindestabstand von 600.000 Generationen. Der ab dem frühen Mittelpleistozän von Südostasien bis Europa nachgewiesene Leopard (Schütt, 1969; Hemmer & Schütt, 1973) kann seither mit höchstens gegen 300.000 Generationen angesetzt werden. Trotz teilweise erheblicher morphologischer Unterschiede zwischen einzelnen geographischen Populationen der noch im Holozän von Afrika über Europa bis nach Ostasien verbreiteten Art *Panthera pardus* hat diese Spanne beim Leopard nicht zur neuerlichen

Artseparierung zwischen seiner asiatischen und seiner afrikanischen Unterartengruppe ausgeht. Ein solches, in Generationen ausgedrücktes Zeitmuster sollte eine vernünftige Grundlage zur vergleichenden Überprüfung miteinander konkurrierender Vorstellungen über Arttrennungen oder Artzusammenfassungen bei fossilen Feliden auf Schlüssigkeit abgeben. Im Bereich um 300.000 Generationen zwischen gemeinsamer Ausgangspopulation und Endpopulationen bzw. um 600.000 Generationen zwischen den betrachteten Endgliedern scheint hier je nach Wirksamkeit oder Unwirksamkeit dazwischen liegender geographischer bzw. ökologischer Isolation die Grenze als solche akzeptabler Artseparierung zu liegen.

Fünf Äste des Felidenstammbaumes sind im europäischen Pleistozän vertreten. Die Gruppe der Säbelzahnkatzen umfaßt einerseits die Dolchzahnkatze (*Megantereon cultridens*) des Unterpleistozäns mit dem spätesten Nachweis im Epivillafranchium, andererseits zwei in zeitlicher Sukzession stehende Arten, die große Villafranchium Säbelzahnkatze (*Homotherium crenatidens*) des Unterpleistozäns und die kleine Eiszeit-Säbelzahnkatze (*Homotherium latidens*) ab dem Mittelpleistozän. Die Nennung einer *Dinofelis*-Art für das europäische Unterpleistozän erfolgte irrtümlich (Werdelin & Lewis, 2001, siehe hierzu Averianov & Baryshnikov, 1999: moldavische Lokalität des mittleren Villafranchiums). Vier Arten der Pantherkatzen sind mittlerweile von europäischen Fundorten bekannt, nämlich der Irbis (*Uncia uncia*) aus dem Mittelpleistozän, der Jaguar (*Panthera onca*) aus dem Unterpleistozän und dem frühen Mittelpleistozän, der Löwe (*Panthera leo*) und der Leopard (*Panthera pardus*), die beiden letzteren aus dem Mittel- und Oberpleistozän. Die Puma- und Gepardengruppe (als phylogenetische Einheit bereits von Hemmer (1978) angedacht, mittlerweile durch molekularbiologische Studien bestätigt: Wayne *et al.*, 1988, Janczewski *et al.*, 1995) ist mit mindestens zwei Arten vertreten. Neben dem Villafranchium-Gepard, der bis zum frühen Mittelpleistozän belegt ist, gehört der bislang weitgehend im Nebel wechselnder Bestimmungen verborgene eurasiatische Puma (*Puma pardoides*) hierher, der wohl um die Zeit der Wende vom Unter- zum Mittelpleistozän aus der europäischen Fauna verschwand. In der Gruppe der Luchse lassen sich vier Arten trennen. Hierbei ist der große Villafranchium-Luchs (*Lynx issiodorensis*) als Stammart zu betrachten, die bis zum frühen Mittelpleistozän

anzutreffen ist. Ab dieser Zeit findet sich zunächst der Höhlenluchs (*Lynx spelaeus*) zumindest im westeuropäischen Raum. Parallel zu dieser Art sollte der Iberienluchs (*Lynx pardinus*) auf der iberischen Halbinsel entstanden sein. Der Nordluchs (*Lynx lynx*) ist in Europa nicht vor Beginn des Oberpleistozäns sicher nachgewiesen. Die Wildkatzen sind mit der unterpleistozänen Villafranchium-Wildkatze (*Felis lunensis*) und der ab dem Mittelpleistozän fassbaren Wildkatze (*Felis silvestris*) vertreten.

Zur Diagnose gegebenen Fossilmaterials sollte als erster Schritt von der absoluten Größe ausgegangen werden. Zur Verdeutlichung der so erzielbaren Grundzuordnung diene die Länge des unteren Molaren. Die Obergrenze dieses Maßes liegt für die beiden Chronospezies des Genus *Felis* bei < 11 mm (Hemmer, 1984, 1993a). Demgegenüber beginnt der Variationsbereich bei europäischen Luchsen erst bei > 11 mm (Garcia-Perea *et al.*, 1985; Hemmer, 1993b, c; Werdelin, 1981), so daß eine *Felis*-Zuordnung bereits auf dieser Basis problemlos erscheint. Die Größenvariationsbreite sowohl von *Lynx issiodorensis* als auch von *Lynx lynx* (Schmid, 1940; Werdelin, 1981) überlappt in ihrem bis 18 mm reichenden oberen Abschnitt den unteren Streubereich der Molarenlänge von *Puma pardoides*, *Uncia uncia* und *Panthera pardus*. Eurasiatischer Puma und Leopard zeigen nahezu identische Variation, mit Reißzahnlängen um 16-20 mm beim ersteren (Hemmer, 2001) und um 15-22 mm bei fossilen und rezenten Leoparden (Bonifay, 1971; Schmid, 1940). Auch der Irbis ist innerhalb dieses Größenbereiches angesiedelt. Die folgende Molaren-Größenklasse wird im europäischen Pleistozän von drei Arten vertreten, dem Villafranchium-Geparden, der Dolchzahnkatze und dem Jaguar. Bei *Acinonyx pardinensis* reicht die Längenvariation von 18 bis knapp 25 mm (Hemmer, 2001), bei *Megantereon cultridens* nahezu identisch von 17 bis 26 mm (Martinez Navarro & Palmquist, 1995). Die unteren Reißzähne von *Panthera onca* sind nur wenig größer, mit einer Spanne von 20 bis nahezu 28 mm (Hemmer, 2001). Die Molarenlänge des europäischen Jaguars zeigt innerhalb der Gattung *Panthera* eher jeweils marginale Überlappung mit den zeitweise sympatrischen Arten Leopard und Löwe. Bei *Panthera leo* liegt die entsprechende Variabilität für den europäischen Teil seines Verbreitungsgebietes bei 25,5 bis 33 mm (Baryshnikov & Boeskorov, 2001). Gemeinsam mit dem Löwen stellt die Villafranchium-Säbelzahnkatze die größten Molaren

pleistozäner europäischer Feliden. Die Spanne reicht bei ihr von knapp 29 bis knapp 36 mm (Bajguševa, 2000; Hemmer, 2001). Die Längenva-riation des unteren Reißzahnes der Eiszeit-Säbel-zahnkatze ist zum derzeitigen Stand der Kenntnis noch kaum zu umreißen. Sie ist bei *Homotherium latidens* in Bezug auf *Homotherium crenatidens* jedenfalls zu geringeren Werten verschoben. Die Untergrenze mag nahe derje-nigen des Löwen zu suchen sein.

Innerhalb jeder Größenklasse bietet unterschied-liche funktionelle Spezialisierung in der Regel genügend Zusatzmerkmale für eine klare diagnostische Zuordnung. Zumindest für Schädelfragmente oder Zahnfunde sollte es daher normalerweise kaum ein Bestimmungs-problem geben. Dies gilt sowohl für das Paar Löwe und Säbelzahnkatze in der oberen Größen-kategorie als auch für die drei Arten Jaguar, Dolchzahnkatze und Villafranchium-Gepard der nächsten Kategorie. Auch die Unterscheidung kleiner Leoparden, Irbisse und Pumas von großen Luchsen dürfte gewöhnlich keine beson-deren Schwierigkeiten bereiten. Das Artentrio Irbis (*Uncia uncia*), Leopard (*Panthera pardus*) und eurasiatischer Puma (*Puma pardoides*) fällt aller-dings aus dieser Linie einfacher Diagnose heraus. Alle drei sind sich in mehreren Gebißmerkmalen so ähnlich, daß etwa die Zuordnung frag-mentärer Mandibelfunde zumindest ein sehr schwieriges, wenn nicht manchmal unmögliches Unterfangen werden mag.

Säbelzahnkatzen

Die Säbelzahnkatzen stellen die am stärksten von allen anderen Verwandtschaftsgruppen abweichenden und am weitesten spezialisierten Vertreter der Katzenfamilie. Sie sind im Gebiß nicht nur auf den ersten Blick anhand ihrer gewaltigen, im Querschnitt abgeflachten oberen Eckzähne, der typischen Säbelzähne, zu erkennen, sondern sind auch durch beeindruckend große Inzisiven und große, schlanke, klingenhaft spezialisierte Reißzähne bei gleichzeitiger Tendenz zur starken Reduktion vor allem der vorderen Prämolaren. An der Mandibel sind nach unten ausgezogene, mehr oder minder starke Zipfel- oder Flanschbil-dungen im Symphysenabschnitt auffällig. Der mit zwei Zweigen ins europäische Pleistozän reichende Ast echter Säbelzahnkatzen hat seinen Ursprung im Miozän. Die beiden europäischen Endgattungen *Homotherium* und *Megantereon*

unterscheiden sich zunächst durch Vorhanden-sein (bei ersterer) oder Fehlen (bei letzterer) einer Zähnelung vor allem der großen Caninen und durch unterschiedliche Größe ihres mandibu-laren Flansches (gering entwickelt oder flach gerundet bei ersterer, weiter ausgezogener Zipfel bei letzterer), zeichnen sich aber wesentlich auch durch ihre unterschiedliche, ja teilweise gegensätzliche funktionelle Spezialisierung ihres postkranialen Skelettes aus.

Der Körperbau der Dolchzahnkatze [*Megantereon cultridens* (Cuvier, 1824)] ist anhand eines nahezu vollständigen Skelettes aus dem oberen Villafranchium von Senèze (Frankreich) hervorragend zu charakterisieren. Im Vergleich zum normalen Katzentyp ist der Hals verlängert, seine Musku-latur mächtig entwickelt. Dagegen ist die Lumbalwirbelsäule verkürzt, der Schwanz stark reduziert. Auf der Grundlage allgemeiner Extre-mitätenverkürzung sind die Vorderbeine überaus kräftig muskularisiert (Schaub, 1925). Die Massigkeit dieser Katze wurde vielfach dank ihrer Kurzbeinigkeit und ihres relativ kleinen Kopfes erheblich unterschätzt. So sprächen die unteren Reißzähne (nach der Molarenformel Van Valkenburghs, 1990) des Senèze-Skelettes zwar nur für ein Körpergewicht um 80 kg, die mit dem zu tragenden Gewicht aber unmittelbarer in Bezug stehenden Schaftdurchmesser von Humerus und Femur lassen tatsächlich ein solches um 140 kg schätzen (Regressionsformeln hierzu: Hemmer, 2001). Für europäische Dolchzahnkatzen der gesamten Zeit ihrer Anwesenheit auf diesem Kontinent ist entsprechend mit einer Gesamtvariation des Körpergewichtes von 80 bis 210 kg zu rechnen (Hemmer, 2001). Die Wurzeln der Gattung *Megantereon* sind wohl im ausgehenden Miozän Asiens zu suchen (Sardella, 1998), die weltweite Ausbreitung erfolgte offenbar vor etwa 3,5 MJ (Berta & Galiano, 1983; Turner, 1987; Martinez Navarro & Palmqvist, 1995). In Europa erschien die Dolchzahnkatze während des unteren Villafranchiums und überlebte bis vor etwa 1 MJ in die Zeit des Epivillafranchiums im Unterpleistozän. Während dieser Zeitspanne läßt sich ein Trend zunehmender Größe und Abflachung des oberen Eckzahns und weiterer Reduktion der im Ober- und Unterkiefer jeweils vorderen Prämolaren beobachten (Hemmer, 2001). Diese Evolutionstendenz kann taxonomisch als eine Sukzession von drei Chro-nosubspezies zum Ausdruck gebracht werden: *Megantereon cultridens megantereon* (Bravard, 1828) (Typuslokalität Les Etouaires, Frankreich) ab dem unteren Villafranchium („primitive

Form“ nach Sardella, 1998), *Megantereon cultridens cultridens* (Cuvier, 1824) (Typuslokalität Valdarno superiore, Italien) im oberen Villafranchium („typische Form“ nach Sardella, 1998) und *Megantereon cultridens adroveri* Pons-Moyà, 1987, (Typuslokalität Venta Micena, Spanien) im Epivillafranchium („fortgeschrittene Form“ nach Sardella, 1998). In den letzten Jahren wurde ein Zweispezieskonzept für europäische unterpleistozäne Dolchzahnkatzen propagiert (Martinez Navarro & Palmqvist, 1995). Diesem Konzept zufolge sollte die Art *Megantereon cultridens* mit einer ursprünglichen Verbreitung von Europa über Asien bis nach Nordamerika im europäischen Raum während des oberen Villafranchiums ausgestorben und durch eine neu einwandernde afrikanische Art *Megantereon whitei* (Broom, 1937) zum Epivillafranchium hin ersetzt worden sein. Einerseits wurde diese These auf vollkommen unzureichender statistischer Grundlage entwickelt, andererseits übersieht sie, daß gerade jene Gebißmerkmale, die einen afrikanischen Ursprung der späten europäischen Dolchzahnkatzen bezeugen sollen, auch bei der ostasiatischen Form *Megantereon cultridens nihowanensis* (Teilhard de Chardin & Piveteau, 1930) existierten. So besteht hierzu kein weiterer Diskussionsbedarf (Hemmer, 2001). Dabei ist in Anbetracht der seit der ersten weltweiten Ausbreitung der Dolchzahnkatzen bis zu ihrem Erlöschen in Europa zu schätzenden Folge von größenordnungsmäßig 600.000 Generationen auf jeden Fall mit zwischenzeitlicher geographischer Artdifferenzierung zu rechnen. Wenn dies auch morphologisch nicht eindeutig zu fassen ist, so mag im Unterpleistozän tatsächlich eine als eigenständig zu betrachtende afrikanische Spezies neben einer eurasiatischen existiert haben. Schlüssige Belege für deren Zuwanderung aus Afrika nach Europa nach einem Erlöschen der dort ansässigen Art *Megantereon cultridens* gibt es jedoch nicht.

Die Säbelzahnkatzen der Gattung *Homotherium* ähneln im Bau des Rumpfes den Dolchzahnkatzen. Gegensätzlich zu ihnen sind aber vor allem ihre kräftigen Vorderextremitäten nicht verkürzt, sondern sogar im Vergleich zum normalen Katzentyp eher verlängert (Ballesio, 1963). Dies führt zu einer etwas abfallenden Rückenlinie und dürfte den Säbelzahnkatzen eine gewisse Hyänen-, andererseits sogar Bärenähnlichkeit gegeben haben. Eine gegenüber anderen Katzen verstärkte Laufanpassung ist neben dem Körperbaubezug auf diese letztgenannten Carnivoren auch aus dem Lateralprofil

der Ulna zu erschließen. Nachdem die Zuordnung unterpleistozänen Funde von Langebaanweg, Südafrika (Hendey, 1974) zu dieser Gattung unwidersprochen blieb (Turner, 1990a, 1990b), ferner bereits für spätmiozäne Stücke Abgrenzungsprobleme zwischen dem älteren Genus *Machairodus* und dem jüngeren Genus *Homotherium* auftreten können (Venta del Moro, Spanien, Morales & Aguirre, 1976), sowie generell eine Entwicklung der letzteren Gattung aus der ersteren anzunehmen ist (Bonis, 1976; Ficcarelli, 1979), kann von einem gegen 5 MJ langen Eigenweg dieser Säbelzahnkatzen bis zu ihrem Aussterben am Ende des Oberpleistozäns in Europa und Nordamerika ausgegangen werden. Während dieser Zeit ist die Größenordnung von gut einer Million Generationen anzusetzen. Im Blick auf das einleitend gegebene Bezugsbeispiel aus der Gattung *Panthera* verweist dies auf die grundsätzliche Möglichkeit von wenigstens zwei sukzessiven, jeweils artdifferenzierenden geographischen Radiationen. Tatsächlich ist die Kenntnis um die Evolution und damit die taxonomische Behandlung der Gattung *Homotherium* in weltweiter Betrachtung noch als konfus und dringend revisionsbedürftig zu betrachten. Ein Konzept zweier Chronospezies (*Homotherium crenatidens* und *latidens*) für den Zeitraum vom unteren Villafranchium bis zum Oberpleistozän Eurasiens erscheint zum derzeitigen Stand durchaus vernünftig, ein Konzept zweier sukzessiver Genera (*Homotherium* und *Dinobastis*) weniger.

Die Villafranchium-Säbelzahnkatze [*Homotherium crenatidens* (Weithofer, 1889)], die in Europa mindestens bis gegen Ende des Unterpleistozäns zu fassen ist, war ein mächtiges Tier mit deutlichem Sexualdimorphismus sowohl in der Größe als auch bezüglich der Gestalt der namengebenden oberen Eckzähne. Auf diesem Geschlechtsunterschied gründete sich ursprünglich eine getrennte taxonomische Behandlung der Kater und der Katzen. Für die ersteren, die unter dem Namen *nestianum* Weithofer, 1889, geführt wurden, sind Körpergewichte in der Größenordnung zwischen 250 und 400 kg zu schätzen. Die Weibchen, für die allein zunächst der Namen *crenatidens* Weithofer, 1889, stand, sind im Bereich zwischen 170 und 250 kg anzusetzen (Hemmer, 2001). Der Vorderrand ihrer Säbelzähne ist stärker gekrümmt als bei den größeren Zähnen der Kater.

Die Eiszeit-Säbelzahnkatze [*Homotherium latidens* (Owen, 1846)] war deutlich kleiner. In ihren mittel- und oberpleistozänen europäischen

Populationen lag das Maximalgewicht dem derzeitigen Kenntnisstand zufolge bei etwa 240 kg (Hemmer, 2001). Die untere Grenze ihrer Variation mag in der Größenordnung um 100 kg vermutet werden. Mit der ostasiatischen Form des Mittelpleistozäns (*H. ultimum* Teilhard de Chardin, 1936) und der Säbelzahnkatze Nordamerikas [*H. serum* (Cope, 1893)] dürfte Konspezifität bestehen (Bonis, 1976; Ficcarelli, 1979; Kurtén & Anderson, 1980), so daß wohl ab dem Mittelpleistozän von einer gemeinsamen, holarktischen Art *Homotherium latidens* zu sprechen ist. Strukturen ihrer Schädelbasis erscheinen weniger weit evoluiert als bei der Villafranchium-Säbelzahnkatze (Bonis, 1976), was allerdings rein funktionell auf der beträchtlich geminderten Größe allgemein des Körpers und speziell des Säbelzahns basieren mag. Die Kronenhöhe des letzteren erscheint im Vergleich zur zeitlich vorangehenden Art reduziert. Relativ dazu ist seine Länge vergrößert und seine Breite gemindert, er ist also noch flacher. Dieses letztere Merkmal der besonders flachen Eckzahnklinge tritt allerdings bereits zeitlich parallel dem mittleren Villafranchium in asiatischen *Homotherium crenatidens*-Populationen auf und ist in Mitteleuropa bei jener Art ab dem Epivillafranchium zu finden (Hemmer, 2001). Hier mögen sich direkte evolutive Beziehungen zwischen der älteren Villafranchium-Säbelzahnkatze und der jüngeren Eiszeit-Säbelzahnkatze andeuten. Die europäischen Populationen im späten Unterpleistozän und zu Beginn des Mittelpleistozäns stehen im Übergangsbereich beider Arten. Der für sie diskutierte Name *H. moravicum* (Woldrich, 1917) könnte sich auf die Kater der frühesten Eiszeit-Säbelzahnkatzen beziehen. Die Laufadaptation von *Homotherium latidens* ist infolge des Besitzes canidenähnlicher strukturierter distaler Metapodiengelenke noch weiter entwickelt als bei *Homotherium crenatidens* (Schütt, 1970).

Pantherkatzen

Unter den Pantherkatzen nimmt der Irbis [*Uncia uncia* (Schreber, 1775)] eine Sonderposition ein (Hemmer, 1966, 1978, 1981), mit der taxonomisch eigener Gattungsrang zu rechtfertigen ist. Während zunächst dieser Art zugerechnete Stücke aus der Zeit um die Wende von Unter- zum Mittelpleistozän (Thenius, 1969) im weiteren Forschungsverlauf Leoparden zugeordnet (Hemmer, 1971a), schließlich aber als europäische Pumas identifiziert wurden (Hemmer, 2001), liegt mittlerweile ein zur Detail-

beschreibung noch in Bearbeitung befindlicher, vom Verfasser im Abguß gesehener, vollständiger Unterkiefer mittelpleistozänen Alters aus der Höhle von Arago (Tautavel, Pyrenäen, Frankreich) vor, der zweifelsfrei von einem großen Irbis mit relativ schwachem Gebiß, aber typischer mandibularer Spezialisierung stammt und diese Art damit erstmals für Europa sicher nachweisen läßt. Ihr bisheriges Fehlen in pleistozänen europäischen Faunen läßt erwarten, daß es sich um einen einmaligen, hochglazialen Vorstoß entlang der Route Hindukusch - nordpersische Gebirge - anatolisches Bergland - Balkan - Alpen bis zu den Pyrenäen handelte, nachdem ihre Adaptation an die semiaride Hochgebirgslandschaft zu dieser Zeit offensichtlich vollzogen war. Zur pliozänen und unterpleistozänen, zentralasiatischen Geschichte des Irbis fehlt bisher jede Kenntnis.

Die Pantherkatzen-Nominatgattung *Panthera* war im europäischen Pleistozän mit allen drei Arten der Untergattung *Panthera* vertreten, nämlich Jaguar (*Panthera onca*), Löwe (*Panthera leo*) und Leopard (*Panthera pardus*). Die stammesgeschichtliche Wurzel dieses Trios liegt wohl in einer pliozänen afrikanischen Stammart vor allem mit Merkmalen des Jaguars, aber eher Löwengröße (Hemmer, 1966; Hemmer *et al.*, 2001). Die Eigenevolution der Nachfolgearten wurde offensichtlich mit der Ausbreitung dieser Stammform über Afrika hinaus eingeleitet, wobei es gegen Ende des mittleren Villafranchiums vor etwa 1,9 MJ zur Besiedlung der gesamten holarktischen Region mit der Basispopulation von *Panthera onca* (Linnaeus, 1758) kam (Hemmer, 2001). Während die nordamerikanischen Populationen des Pleistozäns bereits vor sechzig Jahren als echte Jaguare [*Panthera onca augusta* (Leidy, 1872)] erkannt worden waren (Simpson, 1941), wurde dieser Schritt für die eurasiatischen Populationen erst jüngst vollzogen (Hemmer, 2001), nachdem zwischenzeitlich zunächst nur ihre große Jaguarähnlichkeit betont worden war [Hemmer, 1971b: *Panthera gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938) als „europäischer Jaguar“]. In Europa lassen sich zwei sukzessive Evolutionsstadien unterscheiden, die taxonomisch als Chronosubspezies zu führen sind. Die seit ihrem Erscheinen in europäischen Faunen gegen die Wende vom Pliozän zum Pleistozän bis zum Ende des oberen Villafranchiums hier lebenden Jaguare [*Panthera onca toscana* (Schaub, 1949)] hatten noch das Erscheinungsbild einer generalisierten Pantherkatze und gingen im Körpergewicht offenbar nicht weit über 100 kg

hinaus, waren also kaum größer als die größten rezenten Vertreter der Art. Die Jaguare des späten Unterpleistozäns und des gesamten frühen Mittelpleistozäns [*Panthera onca gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938)] waren robuster und stämmiger, ihr auf mindestens 70 bis maximal um 210 kg zu schätzendes Gewicht parallelisiert sie größenmäßig mit rezenten indischen Löwen oder indochinesischen Tigern (Hemmer, 2001). Die Übergangspopulation des Epivillafranchiums entsprach hinsichtlich ihrer Größen- und diagnostisch bedeutsamen Gebißmerkmale bereits der späteren Form und ist dieser daher taxonomisch zurechenbar (Hemmer, 2001). Während des gesamten Unterpleistozäns ist der Jaguar als die einzige Pantherkatze Europas anzusehen. Nennungen von Löwe und Leopard aus dieser Zeit (für Vallonet in Südfrankreich, siehe Lumley *et al.*, 1988) basieren nicht auf ausreichender Bestimmungssicherheit (Hemmer, 2001; Garcia Garcia, 2001). Während der Zeit sympatrischer Verbreitung von *Panthera onca* mit *Panthera leo* und *Panthera pardus* im frühen Mittelpleistozän erlaubt neben der Körpergröße vor allem der Bau der Mandibel die sichere Bestimmung des Jaguars. *Panthera onca gombaszoegensis* hat charakteristischerweise einen hohen Unterkieferast mit steilem Frontprofil und einem kurzen Diastema zwischen einem kräftigen Canin und einem ab mittlerer, absoluter Größe auffällig langgestreckten P₃ (Hemmer *et al.*, im Druck), die Massetergrube reicht im Vergleich zur Löwenmandibel weniger weit nach vorne unter den M₁.

Eine sichere Datierung der Ausbreitung des Löwen [*Panthera leo* (Linnaeus, 1758)] über Eurasien ist derzeit noch kaum möglich. Nachdem die Zuordnung eines Canins aus dem Epivillafranchium von Vallonet, allein nach seiner noch im oberen Grenzbereich des Jaguars liegenden absoluten Größe, nicht aufrecht zu erhalten ist (s. oben), scheinen unzweifelhafte Belege für das Unterpleistozän Europas zu fehlen. Im frühen Mittelpleistozän finden sich dann, nicht früher als im Cromer-Interglacial III oder IV (Garcia Garcia, 2001), riesige, vergleichenden Körpergewichtsschätzungen einerseits auf der Basis der M₁-Länge, andererseits der Humerus- und Femurschaftbreiten zufolge wohl recht schwer gebaute Löwen mit Körpergewichten offenbar bis über 400 kg. Ihr Merkmalsmosaik vereinigt eine sehr lange Temporalregion des Schädels und damit ein von rezenten afrikanischen Löwen in Richtung auf die anderen *Panthera*-Arten abweichendes, also evolutiv ursprüngliches

Merkmal auf der einen Seite mit den Rezentvertretern viel mehr als den späteren oberpleistozänen europäischen Löwen entsprechenden Formen des Unterkiefers auf der anderen Seite (Hemmer, 1974b). Diese taxonomisch als *Panthera leo fossilis* (Von Reichenau, 1906) geführten Löwen des frühen Mittelpleistozäns lassen sich von den sympatrisch vorkommenden Jaguaren ihrer Zeit (*Panthera onca gombaszoegensis*) schon leicht anhand ihrer absoluten Größe unterscheiden, da wesentliche Teile des Gebisses (Längen von P₄, M₁, P₄) keinerlei Überlappung zwischen den Streubereichen der beiden Formen zeigen. An der Mandibel machen auch morphognostische Merkmale die Differentialdiagnose einfach, da der horizontale Ast der frühen Löwen relativ niedrig ist, sein Vorderprofil weniger steil steht, das Diastema zwischen Canin und P₃ relativ lang und der P₃ selbst in Bezug auf den P₄ ausgesprochen kurz ist, so daß sich die Variationsbreiten des Index P₃-Länge in % P₄-Länge im Vergleich großer Jaguare und kleiner Löwen nicht überschneiden (Hemmer, 1971b; Hemmer *et al.*, 2001, vgl. auch Hemmer *et al.*, im Druck). Diese für *Panthera leo fossilis* typische Unterkiefergestalt verbindet die frühen europäischen Löwen mit ihren Vorläufern aus dem afrikanischen Unterpleistozän (Hemmer, 1974b). Bei den typischen Höhlenlöwen des späten Oberpleistozäns [*Panthera leo spelaea* (Goldfuß, 1810)] hat sie demgegenüber deutliche Änderung bei gleichzeitig erhöhter Variabilität von Größe und Strukturen erfahren. Ihr Ramus erscheint kürzer und höher, das Vorderprofil verläuft dadurch steiler und die Symphyse springt, wohl im Zusammenhang mit steilerer Position des kräftigen Eckzahns, basal mehr oder minder betont heraus (Hemmer, 1974b). In der Entwicklung europäischer Höhlenlöwen beginnen sich etwa ab der Mitte des Mittelpleistozäns, vor allem hinsichtlich von Gebißstrukturen und wohl im Zusammenhang mit glazialzeitlichen Arealzersplitterungen stehend, regional unterschiedliche Merkmalshäufungen abzuzeichnen. Zwischen evolutiv möglicherweise zeitweise eigenständigen Populationen in Westeuropa, in Osteuropa und im Ostalpenraum scheint es im späteren Oberpleistozän vor allem in Mitteleuropa wieder zu verstärkter Vermischung gekommen zu sein (Hemmer, 1974b; Schütt & Hemmer, 1978). Die Größe oberpleistozäner europäischer Löwen reichte Schätzungen aus dem postkranialen Skelett zufolge an ihrer Obergrenze mit um 400 kg Körpergewicht an die ihrer früh mittelpleistozänen Vorgänger heran, schloß aber auch deutlich kleinere Individuen von weit unter 200

kg Gewicht ein, soweit dieses mit Schätzungen aus den unteren Molaren bei offensichtlich relativ schwerem Bau der Tiere zu begründen ist.

An dieser Stelle ist die bis heute kontrovers behandelte Frage nach eventuell eigenem Artstatus der eurasiatischen Höhlenlöwen anzusprechen, die rein wissenschaftsgeschichtlich zu verstehen ist. Nach wie vor steht die taxonomische Behandlung der Löwen des europäischen frühen Mittelpleistozäns als *Panthera leo fossilis* und der Löwen des späten Mittelpleistozäns und Oberpleistozäns als *Panthera leo spelaea*, im Sinne von Chronosubspezies von *Panthera leo* mit guter Unterscheidbarkeit der Anfangs- und Endpopulationen, der ursprünglichen taxonomischen Version gegenüber. Diese spricht von einer eigenen pleistozänen paläarktischen und im späten Oberpleistozän bis Alaska verbreiteten Art "*Panthera spelaea* (Goldfuß, 1810)", der dann aus dem nordamerikanischen späten Mittelpleistozän und dem Oberpleistozän eine zweite Art "*Panthera atrox* (Leidy, 1853)" beigelegt wird (z.B. Baryshnikov & Boeskorov, 2001). Dabei divergieren die Auffassungen bezüglich der grundsätzlichen Verwandtschaftsverhältnisse dieser Formen nicht, so daß keine phylogenetisch-systematische, sondern ausschließlich eine taxonomische Diskrepanz besteht, die im Rahmen zu Eigenentwicklungen verfügbarer Generationszahlen beleuchtet werden kann, wie einleitend dargelegt. So konnten ab der spät mittelpleistozänen Trennung sibirischer und nordamerikanischer Populationen (Hemmer, 1974b; Kurtén & Anderson, 1980) bis zum Ende des Pleistozäns im Höchstfall nur deutlich unter 100.000 Generationen erreicht werden. Im Blick auf das in der Einleitung gegebene Beispiel ist dies keinesfalls als ausreichend für eine Separierung auf der Artebene zu beurteilen. Der osteologische Unterschied von nordamerikanischen zu eurasiatischen oberpleistozänen Löwen kann vergleichsweise kaum als bedeutsamer betrachtet werden, als derjenige zwischen auf dem Niveau von Subspezies getrennten Leopardpopulationen. So besteht sicher kein nachvollziehbar vernünftiger Grund einer taxonomisch auf das Speziesniveau gehobenen Trennung der Löwen Nordamerikas von ihren Verwandten aus dem nördlichen Eurasien. Seit dem älteren Geschehen, der Ausbreitung des Löwen aus seiner afrikanischen Urheimat in die Paläarktis, sind weit weniger als 200.000 Generationen anzusetzen, auch hier noch zu wenig, um für eine Arttrennung Anlaß zu geben. Zudem

kann die Löwenbesiedlung Südwestasiens, der geographischen Drehscheibe zwischen Afrika und dem paläarktischen Raum, nicht später erfolgt sein als das nur über sie mögliche Erreichen nördlicherer Zonen Eurasiens. Die rezenten südwest- und südasiatischen Löwen [*Panthera leo persica* (Meyer, 1826)] werden als geographisches Bindeglied gerne übersehen, wenn ein Versuch der Begründung einer Artdifferenzierung zwischen *Panthera leo* und "*Panthera spelaea*" unternommen wird. Sie sind den rezenten afrikanischen Löwen aber genauso wenig gleichzusetzen wie die Höhlenlöwen, sondern vertreten ganz offensichtlich ein ursprünglicheres Stadium der Löwenevolution als die erstgenannten. (Hemmer, 1974b). So steht dem Konzept der Artgemeinschaft aller genannten Löwen keine tatsächlich vernünftige Alternative gegenüber. Andererseits ist es sicher sinnvoll, intraspezifisch die pleistozänen Höhlenlöwen Europas, Sibiriens und Amerikas als Unterartengruppe (*spelaea*-Gruppe) von den rezenten afrikanisch-südasiatischen Löwen (*leo*-Gruppe) abzusetzen (Hemmer, 1974b), die auf einer nächst tieferen Ebene in zwei weitere Subgruppen unterteilt werden können: die Löwen Afrikas südlich der Sahara (*senegalensis*-Gruppe) gegenüber den eine evolutive Altschicht vertretenden Löwen Vorder- und Südasiens (*persica*-Gruppe), denen die Berberlöwen (*Panthera leo leo*) Nordafrikas anzuschließen sind.

Im Rahmen der Diskussion um die verwandtschaftliche Stellung europäischer Höhlenlöwen wurde immer wieder auch der Tiger [*Panthera tigris* (Linnaeus, 1758)] ins Gespräch gebracht. Nach derzeitiger Kenntnislage erscheint er jedoch zu keiner Zeit als Mitglied der europäischen Pleistozänfauna. Allerdings ist davon auszugehen, daß er im Verlauf des Holozäns sein Areal aus seinem bis zum Südhang des Großen Kaukasus reichenden Verbreitungsgebiet zeitweise bis in das nördliche Kaukasusvorland ausgedehnt hatte und damit doch noch zur europäischen Art wurde (Heptner & Sludskij, 1980). So mag in dieser Region immerhin auch schon im Oberpleistozän mit ihm gerechnet werden und das eine oder andere *Panthera leo spelaea* zugerechnete Fragment sich tatsächlich bei nochmaliger Überprüfung als von *Panthera tigris* stammend herausstellen. Ein neuerliches Aufgreifen der ansonsten längst zu schließenden Löwen-Tiger-Diskussion bringt den Befund einer bei rezenter Löwen völlig andersgearteten Gehirnoberflächenstruktur des Höhlenlöwen und

dessen diesbezügliche Übereinstimmung mit dem Tiger ins Spiel, aus der schließlich Tiger-natur der Höhlenlöwen ("*Panthera tigris fossilis*" und "*Panthera tigris spelaea*": Groiss, 1996) postuliert wird. Dabei werden weder für die Hirnform zu erwartende Unterschiede zwischen rezenten Löwen der afrikanischen und der asiatischen Unterartengruppen geprüft, noch die Ausformung des betreffenden Merkmals bei Jaguar und Leopard untersucht. Damit fehlt die entscheidende Kontrolle, ob es sich bei der Übereinstimmung von Höhlenlöwe und Tiger um ein gemeinsames ursprüngliches Merkmal oder aber um ein gemeinsames abgeleitetes Merkmal handelt. Der sich auf die Gehirnform auswirkende, nicht rezenten afrikanischen Löwen, sondern mehr den anderen *Panthera*-Arten entsprechende Bau der Temporalregion von *Panthera leo fossilis* legt die erstere Deutung bereits sehr nahe, der zufolge es sich hier nicht um ein für die Art *Panthera leo* generell gültiges Merkmal handelt, das es damit nicht erlauben könnte, Zweifel an den auf der Basis einer Vielfalt unterschiedlicher und voneinander unabhängiger Merkmale des Gebisses, des Schädels und des postkranialen Skelettes erarbeiteten Verwandtschaftsverhältnissen der betreffenden Formen anzumelden.

Die dritte Pantherkatze des europäischen Pleistozäns aus dem Subgenus *Panthera* ist der Leopard (*Panthera pardus*). Sein Erstauftreten ist infolge der Verwechslungsproblematik mit dem europäischen Puma (Hemmer, 2001) noch schwer zu fassen. Im frühen Mittelpleistozän ist er erstmals mit *Panthera pardus sickenbergi* Schütt, 1969, aus Mauer zu sichern. Vom späten Mittelpleistozän bis zu Beginn des Oberpleistozäns zeichnet sich ein zweiter Morphotyp europäischer Leoparden ab ("Mosbach-Taubach-Gruppe"), für den nähere Beziehungen zu afrikanischen Leoparden vermutet werden (Schmid, 1940; Schütt, 1969; Hemmer, 1971a; Kotsakis & Palombo, 1979). Schließlich sind spätestens ab dem Podhradem-(Hengelo-)Interstadial des Mittelwürm den rezenten Populationen der klein- und südwestasiatischen Berglandschaften [*Panthera pardus tulliana* (Valenciennes, 1856)] anschließbare Leoparden in Mitteleuropa nachweisbar (Hemmer, 1971a). Die evolutiven Zusammenhänge zwischen diesen drei Typengruppen sind vorläufig noch undeutlich. Die Körpergröße europäischer Leoparden scheint im Laufe des Pleistozäns zugenommen zu haben. Gegen Ende des Oberpleistozäns ist mit einer Gewichtsspanne von 25 bis über 100 kg zu

rechnen, wobei das Mittel der Weibchen um 50 kg, der Kater zwischen 70 und 80 kg zu erwarten ist. Diese sehr großen Leoparden zeichnen sich durch schwer gebaute Pfoten aus (Ballesio, 1980), deren Metapodien auffällige Ähnlichkeiten zum Irbis erkennen lassen (Nagel, 1999). Vergleichsstudien am zeitlich und geographisch nächst gelegenen, großen rezenten südwestasiatischen Bergleoparden fehlen allerdings noch, die hier weiteren Aufschluß bringen könnten.

Für die Periode gemeinsamen Vorkommens des Leoparden mit dem Jaguar in europäischen Pleistozänfaunen sind für den Bereich der Größenüberlappung beider Pantherkatzen diagnostische Probleme zu erwarten, die zur Lösung jeweils detaillierte metrische und morphognostische Vergleichsstudien erfordern. Während des frühen Mittelpleistozäns, in der Zeit der Sympatrie von Löwe, Jaguar und Leopard, ist im Blick auf die enge Verwandtschaft dieser drei Arten für die jeweils größenbenachbarten Spezies *Panthera leo* und *Panthera onca* auf der einen Seite und *Panthera onca* und *Panthera pardus* auf der anderen Seite durchaus damit zu rechnen, daß es – zweifelsohne nur in seltenen Fällen – zur interspezifischen Hybridisierung kommen konnte. In der Säugetierpaläontologie wurden derartige Möglichkeiten bislang ziemlich übersehen, für die Rezentzoologie stellt sich Hybridisierung und Introgression seit der Ausdehnung molekularbiologischer Studien auf die DNA-Ebene zunehmend als bedeutsam zum Verständnis der Entwicklung von Populationen heraus (z.B. für Caniden: Lehmann *et al.*, 1991; Wayne, 1993; für Cerviden: Carr *et al.*, 1986). Wir wissen einfach noch nicht, welche Spuren letzte, einzeln streifende Jaguare aus weit zerstreuten Reliktpopulationen unter sich ändernden Umweltbedingungen um die Mitte des Mittelpleistozäns in Löwen- und Leopardenpopulationen hinterließen. Studien von Resten mitochondrialer DNA aus oberpleistozänem Fossilmaterial mögen eines Tages vielleicht überraschend erscheinende Hinweise auf entsprechendes, weit zurückliegendes Geschehen geben. Zufallsfunde mit perfekt zwischen den Arten vermittelndem Merkmalsmosaik ohne Entscheidungsmöglichkeit für die eine oder andere Art mögen die Frage verstärkt von der morphologischer Seite aufwerfen. Da Bastardierung im Genus *Panthera* noch bei den Rezentvertretern, über 150.000 Leopardengenerationen später, mit fruchtbaren weiblichen Nachkommen und somit Introgressionsfähigkeit unter Gefangenschaftsbedingungen erzielbar und im Freiland nicht

vollkommen auszuschließen ist (Hemmer, 1966), sollte dies im Mittelpleistozän erst recht nicht unmöglich gewesen sein, wenn es im Zuge erheblichen ökologischen Wandels zu starker Ausdünnung von Populationen kam.

Puma und Gepard

Eineinhalb Jahrhunderte war der eurasiatische Puma in Publikationen über pliozäne und frühpleistozäne Fundstätten unter einer Vielzahl von Zuordnungen zu anderen Feliden verborgen. Reste dieser Art wurden als jeweils neue Taxa, als Leoparden oder als Luchse beschrieben. Das Schlüsselexemplar, das zuerst die Unabhängigkeit dieser Katze sowohl von *Panthera* als auch von *Lynx* beweisen ließ, ist ein Schädel aus dem mittleren Villafranchium von St. Vallier (Südfrankreich), der zuerst unter dem Namen *Panthera schaubi* beschrieben wurde (Viret, 1954). Eine folgende Analyse zeigte bereits zahlreiche Übereinstimmungen mit dem rezenten Puma (*Puma concolor*) auf, wertete die Kombination mit wechselnden Ähnlichkeiten auch zu anderen Felidengenera zunächst aber im Blick auf taxonomisches Absetzen von der ursprünglichen *Panthera*-Zuordnung zugunsten des Ranges einer eigenen Gattung *Viretailurus* (Hemmer, 1965). Der letzte Schritt zur Akzeptanz tatsächlicher Zugehörigkeit zum Genus *Puma* dank weiterer, teilweise detaillierter Puma-Ähnlichkeiten auf diese Form zu beziehender Funde im Gebiß und im postkranialen Skelett (Kurtén, 1976; Sotnikova, 1976; Kurtén & Crusafont-Pairo, 1977; Hemmer, 2001) führte schließlich, verbunden mit einer auch nomenklatorischen Revision, zur Neubewertung als eurasiatischer Puma [*Puma pardoides* (Owen, 1846)] (Hemmer, 2001). Die zeitliche Verbreitung dieser Katze erstreckt sich in Europa vom unteren Villafranchium bis in die Grenzphase vom Unterpleistozän zum frühesten Mittelpleistozän. Ihre stammesgeschichtliche Wurzel scheint im unteren Pliozän Afrikas zu liegen, der rezente amerikanische Puma mag sich zum Mittelpleistozän aus der evolutiv ursprünglicheren eurasiatischen Form entwickelt haben. Verglichen mit letzterem ist *Puma pardoides* vor allem durch eine tiefere Stufe der Hirnevolution und etwas kürzere Hinterbeine gekennzeichnet (Hemmer, 2001). In Bezug auf den Leoparden sind neben dem kürzeren Schnauzenteil des Schädels des eurasiatischen Pumas und der damit zusammenhängenden Mandibelgestalt mit steilerem Symphysenprofil und geringerem Winkel zwischen den Unterkieferästen vor allem

der obere Reißzahn und die Eckzähne Elemente besonderer diagnostischer Bedeutung. Der P⁴ ist durch seine große Breite am Innenhöcker charakterisiert, der seinerseits weit nach vorne gerückt und sehr tief angesetzt ist. Die Caninen sind relativ schwach, ihre Rillen sind weniger ausgeprägt und können sogar fehlen. Das Körpergewicht eurasiatischer Pumas ist für Weibchen um 35-45 kg, für Kater zwischen 60 und 100 kg zu vermuten (Hemmer, 2001).

Die mit dem Genus *Puma* verwandten Geparden (Genus *Acinonyx*) blicken auf eine mindestens etwa 3 MJ alte Eigenentwicklung zurück, wobei ihr Entstehungszentrum noch ungeklärt ist (Ficcarelli, 1984). In Europa ist der Villafranchium-Gepard [*Acinonyx pardinensis* (Croizet & Jobert, 1828)] vom unteren Villafranchium bis zum frühen Mittelpleistozän anzutreffen. Diese Katze war mit einem Körpergewicht von etwa 60-130 kg etwa doppelt so groß wie der rezente Gepard Afrikas und Südwest- bis Südasien [*Acinonyx jubatus* (Schreber, 1775)], aber in gleicher Weise wie jener läuferisch spezialisiert (Hemmer, 2001). Ein kurzer, hoch gewölbter Schädel mit schwachen Eckzähnen und sehr schlanke Extremitäten sind Hauptcharakteristika. Während der Gesamtzeit seiner europäischen Existenz ist eine deutliche chronoklinale Evolution des Villafranchium-Geparden zu erkennen. Die Vorderhöcker der oberen und unteren dritten Prämolaren und das Ectoparastyl des P⁴ entwickeln sich aus extremer Reduktion zunehmend stärker in Richtung auf die Rezentform. Eine sprunghaft erscheinende Veränderung betrifft die Symphysenregion des Unterkiefers, deren Vorderprofil ab dem Epivillafranchium mit medianer Verstärkung auffällig steil gestellt ist. Im Blick auf mit ostasiatischen Individuen übereinstimmende Merkmalskombination lassen sich Geparden dieser Zeit taxonomisch mit jenen als spät unterpleistozäne paläarktische Chronosubspezies *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus* (Zdansky, 1925) vereinigen. Die europäischen Geparden des Villafranchiums sind demgemäß als frühe Chronosubspezies *Acinonyx pardinensis pardinensis* (Croizet & Jobert, 1828) zu führen. Der derzeitige Erkenntnisstand erlaubt noch keine wirklich schlüssige Beurteilung der taxonomischen Position der *intermedius* Thenius, 1954, genannten europäischen Geparden des frühen Mittelpleistozäns. Ihre offenbar tatsächlich intermediäre Position zwischen *Acinonyx pardinensis pleistocaenicus* und *Acinonyx jubatus* erschwert auf der Basis der derzeit noch sehr dürftigen Fundsituation und

der noch weitgehenden Unkenntnis des Evolutionsweges der rezenten Art die *intermedius*-Zuordnung entweder als progressives Glied der erstgenannten oder als basales Glied der letztgenannten Art. Die insgesamt auf eine Größenordnung von um 900.000 Generationen schätzbare Geschichte vom Villafranchium-Geparden zur heutigen Art mag insgesamt wenigstens zwei artbildende Radiationen beinhalten, so daß grundsätzlich die Trennung von *Acinonyx pardinensis* und *Acinonyx jubatus* auf dem Speziesniveau auch unter diesem Gesichtspunkt schlüssig erscheint.

Luchse

Die höchstens mittelgroßen Katzen der Gattung *Lynx* lassen im Gegensatz zu den größeren Mitgliedern der Katzenfamilie Prozesse allopatrischer Artbildung nicht nur innerhalb der gesamten Paläarktis, sondern selbst innerhalb Europas erkennen. Charakteristisch für die Luchse sind neben den langen Extremitäten gewöhnlich das Fehlen eines zweiten oberen Prämolaren, die auffällig hochkronigen dritten oberen und unteren Prämolaren und die geringe Entwicklung des Innenhöckers am P⁴. Die Wurzeln des Genus mögen bis in die Zeit vor etwa 4 MJ in das untere Pliozän Afrikas zurückverfolgbar sein (Hendey, 1974; Werdelin, 1981), d.h., je nach Entwicklungszweig zu deutlich größenverschiedenen Arten während der letzten Jahrmillion über eine evolutive Spanne von bis gegen 2 Millionen Generationen. Während dieser Zeit sind mehrere aufeinander folgende Radiationen zu erwarten, deren drei in der Reihenfolge 1. Verzweigung eurasiatische – nordamerikamische Luchse auf dem Weg zum Rotluchs (*Lynx rufus*), 2. Verzweigung eurasiatische Luchse – Iberienluchs (*Lynx pardinus*), 3. Verzweigung aus den eurasiatischen Luchsen zu Nordluchs (*Lynx lynx*) und Kanadaluchs (*Lynx canadensis*) aus der Analyse mitochondrialer DNA im Blick von den Rezentarten molekularbiologisch nachvollziehbar sind (Beltrán *et al.*, 1996). Der Villafranchium-Luchs [*Lynx issiodorensis* (Croizet & Jobert, 1828)] steht im paläontologischen Bezug auf dieses Aufzweigungsschema als Stammart an der Basis sowohl der ersten als auch mindestens noch der zweiten Radiation. Diese Katze war etwas größer als der rezente Nordluchs, schwerer gebaut, mit relativ größerem Kopf und kürzeren Beinen, vermittelt also zwischen einem generalisierten Katzentyp und heutigen Luchsen (Kurtén, 1978). Das Körpergewicht der Chrono-

subspezies *Lynx issiodorensis issiodorensis* (Croizet & Jobert, 1828) des europäischen unteren und mittleren Villafranchiums ist auf etwa 25-40 kg zu schätzen (Hemmer, 2001). Die spätere Form *Lynx issiodorensis valdarnensis* Werdelin, 1981, war etwas kleiner, mit Gewichten etwa zwischen 20 und 35 kg. Sie ist für das obere Villafranchium Italiens beschrieben und taucht nochmals im frühen Mittelpleistozän der deutschen Fundorte Mauer und Mosbach auf (Werdelin, 1981), muß also während des späteren Unterpleistozäns, sicher allopatrisch zu den Ausgangspopulationen von *Lynx pardinus* und *Lynx spelaeus*, weiter in Europa existiert haben.

Die Entwicklung zu *Lynx spelaeus* (Boule, 1906) erweist sich mit den Luchsen aus dem Epivillafranchium von Untermaßfeld (Deutschland) als bereits vor 1 MJ angebahnt. Diese repräsentieren einen perfekten, ihre taxonomische Zuweisung problematisch machenden Übergang von *Lynx issiodorensis* zu *Lynx spelaeus* (als *Lynx issiodorensis* ssp. ex aff. *spelaeus* geführt: Hemmer, 2001). Der in paläontologischen Studien einerseits dem Iberienluchs (*Lynx pardinus*) zugerechnete (Werdelin, 1981; Kurtén & Granqvist, 1987; Garcia Garcia, 2001), andererseits als eigenständige Art betrachtete (Bonifay, 1971) mittel- und oberpleistozäne Höhlenluchs *Lynx spelaeus* ist offensichtlich mit dem rezenten Alpenluchs identisch (Ficcarelli & Torre, 1977). Dieser gilt in zoologischen Studien gemeinhin als Nordluchs (*Lynx lynx*) (z.B. Hemmer, 1993b). In Anbetracht sowohl dieser zwischen zwei heute als getrennte Arten anerkannten Formen (Matjuschkin, 1978; Hemmer, 1993a, b; Nowell & Jackson, 1996) vermittelnden morphologischen Stellung des Höhlenluchses als auch seines hohen evolutiven Alters mit über 500.000 Generationen faßbarer Eigenentwicklung sollte ihm tatsächlich vernünftigerweise ebenfalls eigener Artstatus zugestanden werden (Hemmer, 2001). Seine pleistozäne Verbreitung umfaßt den westeuropäischen Raum von den Pyrenäen aus nordwärts, mit zahlreichen Funden aus französischen Lokalitäten vom Mittelpleistozän bis zum Ende des Oberpleistozäns. Mit seinem Körpergewicht von etwa 10-25 kg [für den rezenten Alpenluchs 15-30 kg (Tschudi, 1853, nach Schauenberg, 1969)] vermittelt er auch größenmäßig zwischen den kleineren Iberienluchsen und den größeren Nordluchsen (Hemmer, 2001).

Der Iberienluchs oder Pardelluchs [*Lynx pardinus* (Temminck, 1827)] ist in seiner rezenten Verbreitung auf die iberische Halbinsel beschränkt. Auch fossil gibt es keine unzweifelhaften

Nachweise nördlich der Pyrenäen. In Bezug auf das Areal des Höhlenluchses ist seit dessen unterpleistozän aus einer *Lynx issiodorensis*-Population beginnenden Differenzierung durchgehend allopatrische Verbreitung anzunehmen, so daß die Wurzeln des Iberienluchses mindestens ebenso alt sein sollten. Gattungsmäßig bestimmbare Fragmente aus dem mittleren Villafranchium Spaniens scheinen noch den großen Villafranchium-Luchs zu repräsentieren (Kurtén & Crusafont-Pairo, 1977). Postkraniale Reste aus dem späten Unterpleistozän belegen bereits einen sehr kleinen Luchs mit schlanken Extremitäten (Garcia Garcia, 2001). Die Kenntnis der weiteren pleistozänen Evolution von *Lynx pardinus* ist durch lange Konfusion mit *Lynx spelaeus* noch überaus lückenhaft. Pleistozäne Exemplare mögen teilweise noch etwas größer als die rezenten gewesen sein (Kurtén & Granqvist, 1987; Garcia Garcia, 2001), die im Mittel der Weibchen um 9 kg, im Mittel der Männchen um 13 kg wiegen (Beltran & Delibes, 1993). Von den anderen Arten, vor allem vom Nordluchs, unterscheidet sich der Iberienluchs osteologisch am sichersten durch sein Schädelprofil mit hoher interorbitaler Wölbung und seine relativ kleinen Zähne, sowie durch weitere Einzelmerkmale an Schädel und Gebiß (Bonifay, 1971; Ficcarelli & Torre, 1975, 1977; Matjuschkin, 1978; Werdelin, 1981; Garcia-Perea *et al.*, 1985).

Der Nordluchs [*Lynx lynx* (Linnaeus, 1758)] erscheint in pleistozänen europäischen Faunen gesichert erst ab dem frühen Oberpleistozän (Kurtén, 1968; Bonifay, 1971; Werdelin, 1981). Mit Gewichten zwischen 12 und 37 kg (Hemmer, 1993b) ist er die größte der rezenten Arten. Luchse aus eemzeitlichen mitteleuropäischen Travertinfundstellen, aus der Periode des europäischen Erstauftretens, liegen mit ihren absoluten Maßen in der oberen Hälfte dieser Variationsbreite (Hemmer, 1984) und setzen sich nicht weniger deutlich als ihre holozänen Nachfahren von den westeuropäischen Höhlenluchsen ab. So ist ihr Entwicklungszentrum außerhalb Europas zu suchen, im Blick auf die Gesamtverbreitung von *Lynx lynx* also irgendwo im nordasiatischen Raum. Nach ersten Vermutungen über einen Ursprung in der ostasiatischen Form *Lynx issiodorensis shansius* (Werdelin, 1981) ist dies zum derzeitigen Stand wieder als offen zu betrachten (Kurtén & Werdelin, 1984). Aus den letztglazialzeitlichen pontomediterranen und kaspischen arborealen Refugialgebieten scheint sich der Nordluchs postglazial in zwei Strömen wieder über Europa ausgebreitet zu haben, die

sich dann beispielsweise im Norden Skandinaviens trafen und vermischten (Hemmer, 1993b). Im Zuge ihrer neuerlichen Arealerweiterung nach Westen mögen Nordluchse im frühen Holozän auch auf Reliktpopulationen des Höhlenluchses gestoßen sein, wobei vereinzelte Bastardierung und damit genetische Introgression nicht auszuschließen ist, die ebenfalls an der Genese der Alpenluchse mitgewirkt haben mag.

Wildkatzen

Die Kenntnis der Evolution innerhalb der Gattung *Felis* ist bezüglich ihrer Einordnung in Zeit und Raum derzeit noch mangelhaft. Mit einer Mandibel und postkranialen Fragmenten von *Felis lunensis* Martelli, 1906, aus Olivola (Italien) reicht ihre Geschichte in Europa mindestens an die Basis des Unterpleistozäns zurück. Die taxonomische Behandlung dieser frühen Form ist noch uneinheitlich. Im Blick auf weitgehende Merkmalsübereinstimmung wird sie als Chronosubspezies von *Felis silvestris* Linnaeus, 1758, betrachtet (Ficcarelli & Torre, 1965), andererseits unter Betonung morphognostischer Unterschiede als eigene Art beibehalten (Kurtén, 1965; Kurtén & Poulianos, 1977, 1981). In Anbetracht der geringen Körpergröße der Wildkatzenverwandten – so bei der rezenten europäischen Waldwildkatze (*silvestris*-Gruppe von *Felis silvestris*) Körpergewicht 2-8 kg, Weibchen-Mittel 3,5-4 kg, Kater-Mittel um 5 kg – ist von diesem frühen Vorkommen bis zur Rezentfauna mit etwa eineinhalb Millionen Generationen zu rechnen. Biologische Identität auf dem Speziesniveau ist bei aller morphologischen Ähnlichkeit damit nicht mehr zu erwarten. So erscheint die Trennung der Villafranchium-Wildkatze als *Felis lunensis* von der rezenten Wildkatze *Felis silvestris* von dieser Seite her ausreichend gerechtfertigt. Wann vernünftigerweise taxonomisch der Übergang zwischen beiden Arten zu legen sein mag, bleibt offen. So bleibt auch taxonomische Identität eines hierher gestellten P₄ aus dem frühen Mittelpleistozän (West Runton, England: Kurtén, 1965) zunächst besser ebenfalls offen.

Die vergleichend-systematische Analyse der Rezentarten des Genus *Felis* deutet mindestens zwei aufeinander folgende Radiationen an. Aus einer älteren Schicht dürften neben der Wildkatze (*Felis silvestris*) die Gobikatze (*Felis bieti*), die Rohrkatze (*Felis chaus*), die Sandkatze (*Felis margarita*) und die Schwarzfußkatze (*Felis nigripes*) hervorgegangen sein. Aus dem Wildkat-

Pleistozäne Katzen Europas

○ Säbelzahnkatzen

- * Dolchzahnkatze *Megantereon cultridens*
- * Villafranchium-Säbelzahnkatze *Homotherium crenatidens*
- * Eiszeit-Säbelzahnkatze *Homotherium latidens*

○ Pantherkatzen

- * Irbis *Uncia uncia*
- * Jaguar *Panthera onca*
- * Löwe *Panthera leo*
- * Leopard *Panthera pardus*

○ Puma und Gepard

- * Villafranchium-Gepard *Acinonyx pardinensis*
- * Eurasiatischer Puma *Puma pardoides*

○ Luchse

- * Villafranchium-Luchs *Lynx issiodorensis*
- * Höhlenluchs *Lynx spelaeus*
- * Iberienluchs *Lynx pardinus*
- * Nordluchs *Lynx lynx*

○ Wildkatzen

- * Villafranchium-Wildkatze *Felis lunensis*
- * Wildkatze *Felis silvestris*

zenast entwickelten sich wiederum drei gut unterscheidbare, früher als auf Speziesniveau getrennt beurteilte und sicher in der taxonomischen Grauzone von Subspezies zu Spezies anzusiedelnde, allopatrisch verbreitete Zweige, nämlich die europäischen Waldwildkatzen (*silvestris*-Gruppe), die afrikanischen Falbkatzen (*lybica*-Gruppe) und die asiatischen Steppenkatzen (*ornata*-Gruppe), die vielerorts sympatrisch mit einer der ökologisch jeweils enger spezialisierten Arten der Basisradiation vorkommen (Haltenorth, 1953; Hemmer, 1974a, 1978). Molekularbiologische Resultate machen eine nochmalige Unterteilung der ersten Radiation in zwei Folgeereignisse, zunächst die

Abzweigung zu *Felis chaus*, dann die Aufspaltung zu den anderen Arten, denkbar (Collier & O'Brien, 1985). Wann und wo jeweils diese Radiationen ihren Ausgang nahmen, ist derzeit noch nicht bekannt. Mit dem mit langfristiger Unterbindung eines Genflusses nach dem Pantherkatzenbeispiel (s. Einleitung) für eine Artbildung ausreichenden, bei geringerer genetischer Isolation nicht ausreichenden 300 000 Generationen-Ansatz sollte die letztgenannte Aufspaltung nicht später als um die Mitte des Mittelpleistozäns begonnen haben, eine vorhergehende Radiation wäre für das Unterpleistozän denkbar. Eine europäische Wurzel für *Felis silvestris* insgesamt ist nicht auszuschließen. Genausowenig ist auszuschließen, daß im europäischen Pleistozän im Zuge der Herausbildung von *Felis silvestris* selbst oder ihrer Untergruppen eine weitere, rezent nicht mehr vertretene Form, Art oder vierte Unterartengruppe, entstand, die dank sehr konservativer Gebißmerkmale im Fossilbestand zunächst unauffällig ist.

Zur Nennung der Rohrkatze (*Felis chaus* GÜLDENSTAEDT, 1776) für das europäische Mittel- und Oberpleistozän gaben Funde postkranialer Elemente Anlaß. Für diese Art morphognostisch typische Gebißreste fehlen aber. Eine recht große, im Extrem vielleicht um 10 kg schwere Katze mit ziemlich rohrkatzenhaften Extremitäten, aber mit Wildkatzengebiß, scheint wenigstens in früh oberpleistozänen Travertinfundstellen Mitteleuropas verbreitet gewesen zu sein. Zum derzeitigen Stand ist sie *Felis silvestris* zuzurechnen (Hemmer, 1984). Sie mag eventuell eine eigene Entwicklungslinie vertreten, die nicht in der unmittelbaren Vorfahrenschaft der rezenten Subspezies europäischer Waldwildkatzen (*silvestris*-Gruppe) steht. Im Mittelpleistozän Südosteuropas (Petralona, Griechenland: Kurtén & Poulianos, 1977, 1981) existierten sehr große Wildkatzen mit von spät oberpleistozänen und rezenten Waldwildkatzen abweichenden P₄-Proportionen (*Felis silvestris hamadryas* Kurtén & Poulianos, 1977), die als Vorfahren dieser im Körperbau rohrkatzenähnlicheren Form in Frage kommen. Aus dem westeuropäischen späten Mittelpleistozän (Lunel-Viel, Frankreich: Bonifay, 1971) liegen kleinere Wildkatzen vor, die jedoch im Hinblick auf die Größenvariabilität rezenter europäischer Waldwildkatzen noch mit jener südosteuropäischen Population zu einer gemeinsamen Art gehören könnten. Mittelpleistozäne europäische Wildkatzen wären in diesem Fall bei Trennung auf der Subspeziese-

bene von den oberpleistozänen und rezenten Formen als *Felis silvestris monspessulana* (Bonifay, 1971) zu führen. Die Wildkatzen des späten Oberpleistozäns waren große Tiere mit etwa 4-9 kg Körpergewicht, deren starke Bezahnung Beziehungen zur rezenten südiberischen Wildkatze [*Felis silvestris tartessia* (Miller, 1907)] nahelegt, die ihrerseits im Vergleich zu den anderen Rezentpopulationen als überlebende Altschichtform der *silvestris*-Gruppe interpretiert werden kann (Kurtén, 1965; Balleisio, 1980; Hemmer, 1993a). Ein Mandibelfragment einer starken iberischen Katze des oberen Mittelpleistozäns (Garcia Garcia, 2001) mag bereits in deren Richtung gedeutet werden. In der Rezentfauna mag von der gesamteuropäisch verbreiteten Nominatform *Felis silvestris silvestris* Schreber, 1777, neben der südiberischen Population am ehesten noch die schottische Randform *Felis silvestris grampia* (Miller, 1907) zu unterscheiden sein (Hemmer, 1993a). Weiterhin taxonomisch zu trennen ist die kaukasisch-kleinasiatische Waldwildkatze *Felis silvestris caucasica* (Satunin, 1905). Die heutige Existenz einer Population der Falbkatzengruppe auf Sardinien [*Felis silvestris sarda* (Lataste, 1885)] ist als anthropogen zu betrachten, spielt also zum Verständnis der pleistozänen Evolution der Gattung *Felis* in Europa keine Rolle.

Die Rohrkatze (*Felis chaus* Gldenstaedt, 1776) gehrt im Holozn der europischen Fauna am westlichen Kasp-Ufer bis zum Wolgadelta an (Heptner & Sludskij, 1980). So erscheint ihr Auftreten auch whrend pleistozner Warmzeiten im stlichen Europa nicht unmglich. Als nachgewiesen kann sie aber noch nicht gelten (s. oben). Gleiches gilt fr den der Gattung *Felis* eng verwandten Manul [*Otocolobus manul* (Pallas, 1776)], der in der Rezentfauna auf der Ostseite des Kaspisees europischem Gebiet nahe kommt. Ihm zugerechnete, noch unbeschriebene Reste aus dem polnischen Unterpleistozn (Kurtén, 1968) werden bisher als nicht auf Artebene bestimmter *Felis*-Nachweis gefhrt (Wolsan, 1990).

Anmerkungen

Diese bersichtsarbeit geht auf einen Vortrag zurck, den der Verfasser auf Einladung der "Werkgroup Pleistocene Zoogdieren" bei deren Tagung an der Universitt Utrecht am 23. Juni 2001 hielt. Im Anschlu daran schlug Dr. John de Vos als Vorsitzender der WPZ (Naturalis /

Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden) die Publikation in CRANIUM vor, was schlielich unter Erweiterung u.a. um die biologischen Daten zur Krpergre und Evolutionsgeschwindigkeit zur vorliegenden Fassung fhrte. Herrn Dr. de Vos sei an dieser Stelle sowohl fr die entsprechende Vortragseinladung als auch fr die Publikationsanregung bestens gedankt. Weiterhin dankt der Verfasser Herrn Dr. habil. Ralf-Dietrich Kahlke (Forschungsstation fr Quartrpalontologie der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft, Weimar) fr Untersttzung bei der Beschaffung von Literatur und fr die Verfgbarmachung noch nicht beschriebener Vergleichsstcke.

Anschrift des Verfassers

Prof. Dr. Helmut Hemmer
Anemonenweg 18
D-55129 Mainz
Germany

Literatur

- Averianov, A. O., & G.F. Baryshnikov, 1999. *Dinofelis* sp. (Carnivora, Felidae) from the Late Pliocene locality Etulia in Moldavia. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte 1999, 9: 531-540.
- Bajguševa, V. S., 2000. Novye dannye o tamanskom faunističeskom komplekse iz raskopa u sela Semibalki (Priazov'e). Istoriko-arheologičeskie issledovaniâ v Azove i na niŭnem Dony v 1998 g., 16: 27-57, Azovskij kraevedčeskiy muzej, Azov.
- Ballesio, R., 1963. Monographie d'un Machairodus du gisement villafranchien de Senèze: *Homotherium crenatidens* Fabrini. Travaux du Laboratoire de Géologie des la Faculté des Sciences de Lyon, N.S. 9. 129 p., 57 fig., 4 pl.
- Ballesio, R., 1980. Le gisement pléistocène supérieure de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France: les carnivores Mammalia, Carnivora). II. Felidae. Nouv. Arch Mus. Hist. Nat. Lyon 18: 61-102.
- Baryshnikov, G., & G. Boeskorov, 2001. The Pleistocene cave lion, *Panthera spelaea* (Carnivora, Felidae) from Yakutia, Russia. Cranium 18, 1: 7-24.
- Beltrán, J. F., & M. Delibes, 1993. Physical characteristics of Iberian lynxes (*Lynx pardinus*) from Donana, southwestern Spain. Journal of Mammalogy 74, 4: 852-862.
- Beltrán, J. F., Rice, J. E., & R. Honeycutt, 1996. Taxonomic status of the Iberian lynx. Cat News 24: 19-20. Bougy.
- Berta, A., & H. Galiano, 1983. *Megantereon hesperus* from the late Hemphillian of Florida with remarks on the phylogenetic relationships of machairodonts (Mammalia, Felidae, Machairodontinae). Journal of Paleontology 57, 5: 892-899.
- Bonifay, M.-F., 1971. Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Nouvelle Série, Série C 21, 2: 43-377.
- Bonis, L. de, 1976. Un féliné à longues canines de la colline de Perrier (Puy-de-Dôme): ses rapports avec les félinés machairodontes. Ann. Paléont. (Vertébrés) 62, 2: 159-198., Paris.
- Carr, S. M., Ballinger, S. W., Derr, J. N., Blankenship, L.H., & J.W. Bickham, 1986. Mitochondrial DNA analysis of hybridization between sympatric white-tailed deer and mule deer in west Texas. Proceedings National Academy of Science USA 83: 9576-9580.
- Collier, G. E., & S.J. O'Brien, 1985. A molecular phylogeny of the Felidae: immunological distance. Evolution 39: 473-487.
- Ficcarelli, G., 1979. The Villafranchian machairodonts of Tuscany. Palaeontographia Italica 71 (N.S. 31): 17-26. Pisa.
- Ficcarelli, G., 1984. The Villafranchian cheetahs from Tuscany and remarks on the dispersal and evolution of the genus *Acinonyx*. Palaeontographia Italica 73 (N.S. 41): 94-103. Pisa.
- Ficcarelli, G., & D. Torre, 1965. Nuove reperti del gatto villafranchiano di Olivola. Atti della Società Toscana di Scienze Naturali, Serie A 81: 312-317 + tab 1. Pisa.
- Ficcarelli, G., & D. Torre, 1975. Differenze craniometriche nelle linci attuali. Atti della Società Toscana di Scienze Naturali, Serie A 82: 1-19. Pisa.
- Ficcarelli, G., & D. Torre, 1977. Phyletic relationships between *Lynx* group *issidorensis* and *Lynx pardina*. Bollettino della Società Paleontologica Italiana 16, 2: 197-202.
- Garcia Garcia, N., 2001. Los Carnívoros de los Yacimientos Pleistocenos de la Sierra de Atapuerca. Thesis Doctoral, 7 + 530 + xxiv + figs., appendices. Madrid: Universidad Complutense de Madrid, Facultad de Ciencias Biológicas, Departamento de Biología Animal.
- Garcia-Perea, R., Gisbert, J., & F. Palacios, 1985. Review of biometrical and morphological features of the skull of the Iberian lynx, *Lynx pardina* (Temminck, 1824). Säugetierkundliche Mitteilungen 32: 249-259.
- Groiss, J. T., 1996. Der Höhlentiger *Panthera tigris spelaea* (Goldfuss). Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte 7: 399-414.
- Haltenorth, T., 1953. Die Wildkatzen der Alten Welt. Leipzig: Geest & Portig. 166 + 117 pp.
- Hemmer, H., 1965. Studien an „*Panthera*“ *schaubi* Viret aus dem Villafranchien von Saint-Vallier (Drôme). Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 122, 3: 324-336.
- Hemmer, H., 1966. Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Pantherkatzen (Pantherinae), Teil I. Veröffentlichungen der Zoologischen Staatssammlung München 11: 1-121.
- Hemmer, H., 1971a. Zur Kenntnis pleistozäner mitteleuropäischer Leoparden (*Panthera pardus*). Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 138, 1: 15-36.
- Hemmer, H., 1971b. Zur Charakterisierung und stratigraphischen Bedeutung von *Panthera gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938). Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte 12: 701-711.
- Hemmer, H., 1974a. Studien zur Systematik und Biologie der Sandkatze (*Felis margarita* Loche, 1858). Zeitschrift des Kölner Zoo 17, 1: 11-20.
- Hemmer, H., 1974b. Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Pantherkatzen (Pantherinae), Teil III: Zur Artgeschichte des Löwen *Panthera*

- (*Panthera*) *leo* (Linnaeus 1758). Veröffentlichungen der Zoologischen Staatssammlung München 17: 167-280.
- Hemmer, H., 1978. The evolutionary systematics of living Felidae: present status and current problems. *Carnivore* 1, 1: 71-79. Seattle.
- Hemmer, H., 1981. Die Evolution der Pantherkatzen: Modell zur Überprüfung der Brauchbarkeit der Hennigschen Prinzipien der phylogenetischen Systematik für wirbeltierpaläontologische Studien. *Paläontologische Zeitschrift* 55, 1: 109-116.
- Hemmer, H., 1984. Die Carnivoren aus den Travertinen von Weimar. *Quartärpaläontologie* 5: 409-425.
- Hemmer, H., 1993a. *Felis silvestris* Schreber, 1777 – Wildkatze. In: Stubbe, M., Kraft, F. (Hrg.): *Handbuch der Säugetiere Europas*, Bd. 5/II (Raubsäuger 2), 1076-1118. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Hemmer, H. 1993b: *Felis (Lynx) lynx* Linnaeus, 1758 – Luchs, Nordluchs. In: Stubbe, M., & F. Kraft (eds). *Handbuch der Säugetiere Europas* 5, II (Raubsäuger 2): 1119-1167. Wiesbaden: Aula-Verlag.
- Hemmer, H., 1993c. *Felis (Lynx) pardina* Temminck, 1827 – Pardelluchs. In: Stubbe, M., & F. Kraft (eds). *Handbuch der Säugetiere Europas* 5, II (Raubsäuger 2): 1168-1186. Wiesbaden: Aula-Verlag.
- Hemmer, H., 2001. Die Feliden aus dem Epivillafranchium von Untermaßfeld. In: Kahlke, R.D. (ed.). *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen)* 3. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz 40, 3: 699-782, Tafel 132-143.
- Hemmer, H., Kahlke, R.-D., & T. Keller, im Druck. *Panthera onca gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938) aus den frühmittelpleistozänen Mosbach-Sanden (Wiesbaden, Hessen, Deutschland) – Ein Beitrag zur Kenntnis der Variabilität und Verbreitungsgeschichte des Jaguars. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*. Stuttgart.
- Hemmer, H., Kahlke, R.-D., & A.K. Vekua, 2001. The Jaguar – *Panthera onca gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938) (Carnivora: Felidae) in the late Lower Pleistocene of Akhalkalaki (South Georgia; Transcaucasia) and its evolutionary and ecological significance. *Geobios* 34, 4: 475-486.
- Hemmer, H., & G. Schütt, 1973. Pleistozäne Leoparden (*Panthera pardus*) aus Java und Südchina. *Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Proceedings, Series B* 76, 1: 37-49. Amsterdam.
- Hendey, Q. B., 1974. The late Cenozoic carnivores of the southwestern Cape Province. *Ann. South African Museum* 63: 1-369. Cape Town.
- Heptner, V. G., & A.A. Sludskij, 1980. Die Säugetiere der Sowjetunion. Band III: Raubtiere (Feloidea). Jena: Gustav Fischer Verlag. 607 pp.
- Janczewski, D.N., Modi, W.S., Stephens, J.C., & S.J. O'Brien, 1995. Molecular evolution of mitochondrial 12S rRNA and cytochrome b sequences in the pantherine lineage of Felidae. *Molecular Biology and Evolution* 12, 4: 690-707. Chicago.
- Kotsakis, T., & M.R. Palombo, 1979. Un cranio di *Panthera pardus* (L.) del Pleistocene Medio Superiore di Monte Sacro (Roma). *Geologica Romana* 18: 137-155.
- Kurtén, B., 1965. On the evolution of the European Wild Cat, *Felis silvestris* Schreber. *Acta Zoologica Fennica* 111. Helsinki: Helsingfors. 29 pp.
- Kurtén, B., 1968. Pleistocene mammals of Europe. London: Weidenfeld and Nicolson. viii + 317 pp.
- Kurtén, B., 1976. Fossil puma (Mammalia: Felidae) in North America. *Journal of Zoology* 26, 4: 502-534.
- Kurtén, B., 1978. The lynx from Etouaires, *Lynx issiodorensis* (Croizet & Jobert), late Pliocene. *Ann. Zool. Fennici* 15: 314-322. Helsinki.
- Kurtén, B., & E. Anderson, 1980. Pleistocene mammals of North America. New York: Columbia University Press. xviii + 444 pp.
- Kurtén, B., & M. Crusafont-Pairó, 1977. Villafranchian carnivores (Mammalia) from La Puebla de Valverde (Teruel, Spain). *Commentationes Biologicae Societas Scientiarum Fennica* 85: 1-39.
- Kurtén, B., & E. Granqvist, 1987. Fossil pardel lynx (*Lynx pardina spelaea* Boule) from a cave in southern France. *Ann. Zool. Fennici* 24: 39-43.
- Kurtén, B., & A.N. Poulianos, 1977. New stratigraphic and faunal material from Petralona cave with special reference to the Carnivora. *Antropos* 4, 1-2: 47-130. Athen.
- Kurtén, B., & A.N. Poulianos, 1981. Fossil Carnivora of Petralona cave. Status of 1980. *Antropos* 8: 9-56. Athen.
- Kurtén, B., & L. Werdelin, 1984. The relationships of *Lynx shansius* Teilhard. *Ann. Zool. Fennici* 21: 129-133.
- Lehmann, N., Eisenhauer, A., Hansen, K., Mech, L. D., Peterson, R. O., Gogan, P. J. P., & R.K. Wayne, 1991. Introgression of coyote mitochondrial DNA into sympatric North American gray wolf populations. *Evolution* 45, 1: 104-119.
- Lumley, H. de, Kahlke, H.-D., Moigne, A.-M., & P.E. Moulle, 1988. Les faunes de grands mammifères de la grotte du Vallonet, Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes. *L'Anthropologie* 92, 2: 465-496.
- Martinez Navarro, B., & P. Palmqvist, 1995. Presence of the African machairodont *Megantereon whitei* (Broom, 1937) (Felidae, Carnivora, Mammalia) in the Lower Pleistocene site of Venta Micena (Orce, Granada, Spain), with some considerations on the origin, evolution and dispersal of the genus. *Journal of Archaeological Science* 22: 569-582.
- Matjuschkina, E. N., 1978. Der Luchs. Wittenberg Lutherstadt: Neue Brehm-Bücherei, Ziemsen-Verlag. 160 pp.

- Morales, J., & E. Aguirre, 1976. Carnivoros de Venta del Moro. Trabajos sobre Neogene-Cuaternario 5: 31-81.
- Nagel, D., 1999. *Panthera pardus vraonensis* n. ssp., a new leopard from the Pleistocene of Vraona/Greece. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte 3: 129-150.
- Nowell, K., & P. Jackson, 1996. Wild cats – Status survey and conservation action plan. Gland: IUCN.
- Sardella, R., 1998. The Plio-Pleistocene Old World dirk-toothed cat *Megantereon* ex gr. *cultridens* (Mammalia, Felidae, Machairodontinae), with comments on taxonomy, origin and evolution. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 207, 1: 1-36.
- Schaub, S., 1925. Ueber die Osteologie von *Machairodus cultridens* Cuvier. Ecologiae Geologicae Helvetiae 18: 255-266.
- Schauenberg, P., 1969. Le lynx *Lynx lynx* (L.) en Suisse et dans les pays voisins. Revue Suisse de Zoologie 76, 9: 257-287.
- Schmid, E., 1940. Variationsstatistische Untersuchungen am Gebiß pleistozäner und rezenter Leoparden und anderer Feliden. Zeitschrift für Säugetierkunde 15: 1-179, Berlin.
- Schütt, G., 1969. *Panthera pardus sickenbergi* n. subsp. aus den Mauerer Sanden. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte 5: 299-310.
- Schütt, G., 1970. Nachweis der Säbelzahnkatze *Homotherium* in den altpleistozänen Mosbacher Sanden (Wiesbaden, Hessen). Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte 3:187-192.
- Schütt, G., & H. Hemmer, 1978. Zur Evolution des Löwen (*Panthera leo* L.) im europäischen Pleistozän. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte 4: 228-255.
- Simpson, G. G., 1941. Large Pleistocene felines of North America. American Museum Novitates 1136: 1-27.
- Sotnikova, M. V., 1976. Verhnepliocenovye Carnivora Central'noj Azii. Izvestiya Akademii Nauk SSSR, Ser. Geol. 11: 133-137. Moskva.
- Thenius, E., 1969. Über das Vorkommen fossiler Schneeleoparden (Subgenus *Uncia*, Carnivora, Mammalia). Säugetierkundliche Mitteilungen 17: 234-242.
- Turner, A., 1987. *Megantereon cultridens* (Cuvier) (Mammalia, Felidae, Machairodontinae) from Plio-Pleistocene deposits in Africa and Eurasia, with comments on dispersal and possibility of a New World origin. Journal of Paleontology 61, 6: 1256-1268.
- Turner, A., 1990a. The evolution of the guild of larger terrestrial carnivores during the Plio-Pleistocene in Africa. Geobios 23: 349-268.
- Turner, A., 1990b. Late Neogene/Lower Pleistocene Felinae of Africa: Evolution and Dispersal. Quartärpaläontologie 8. Frankfurt: Senckenberg Institut.
- Van Valkenburgh, B., 1990. Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. In: Damuth, J., & B.J. MacFadden, (eds). Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications: 181-203. Cambridge: Cambridge University Press.
- Viret, J., 1954. Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de mammifères villafranchiens. Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon 4: 1-200. Lyon.
- Wayne, R. K., 1993. Molecular evolution of the dog family. Trends in Genetics 9: 187-225.
- Wayne, R.K., Benveniste, R.E., Janczewski, D.N., & S.J. O'Brien, 1988. Molecular and biochemical evolution of the Carnivora. In: Gittleman, J.L. (ed.). Carnivore behavior, ecology and evolution: 465-494. Ithaka: Cornell University Press.
- Werdelin, L., 1981. The evolution of lynxes. Ann. Zool. Fennici 18: 37-71. Helsinki.
- Werdelin, L., & M.E. Lewis, 2001. A revision of the genus *Dinofelis* (Mammalia, Felidae). Zoological Journal of the Linnean Society 132: 147-258.
- Wolsan, M., 1990. Lower Pleistocene carnivores of Poland. Quartärpaläontologie 8: 277-280.