
Ökomorphologische Rekonstruktionen pleistozäner Hyaeniden (Jawa, Indonesien)

Diplomarbeit
im Fachbereich Biowissenschaften der
Johann Wolfgang Goethe-Universität
Frankfurt am Main

vorgelegt von
Rebekka Volmer
November 2005

Thema der Diplomarbeit:

**„Ökomorphologische Rekonstruktionen
pleistozäner Hyaeniden (Jawa, Indonesien)“**

Arbeitskreis:

Paläobiologie der Wirbeltiere

Betreuer:

Prof. Dr. Friedemann Schrenk

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	(S.1-14)
1.1 Die Familie der Hyaenidae	(S. 1)
1.2 Hyanidae und Carnivora im Pleistozän von Jawa	(S. 1 -8)
1.2.1 Die Familie der Felidae	
(S.2-3)	
1.2.1.1 Die Gattung Panthera	(S. 2 - 3)
1.2.2 Die Familie der Hyanidae	(S. 4 - 6)
1.2.2.1 Die Gattung <i>Crocota</i>	(S. 4)
1.2.2.2 Die Gattung <i>Hyanae</i>	(S. 4)
1.2.3 Die Familie der <i>Canidae</i>	(S. 6 – 8)
1.2.3.1 Die Gattung <i>Mececyon</i>	(S. 6)
1.2.3.2 Die Gattung <i>Megacyon</i>	(S. 7)
1.2.3.3 Die Gattung <i>Cuon</i>	(S. 7)
1.2.4 Weitere Carnivora im Pleistozän von Jawa	(S. 8)
1.3 Fauneneinteilung im Pleistozän von Jawa	(S. 8 - 10)
1.3.1 Faunen des Pleistozäns von Jawa	(S. 8- 10)
1.3.2 Ursprung und Verbreitungsmöglichkeiten der Carnivoren von Jawa	(S. 10)
1.4 Zusammenfassung von 1.2 und 1.3	(S. 11)
1.5 Ökologie und Paleoökologie von Groß-Carnivoren	(S.12-13)
1.6 Zielsetzung	(S. 14)

2. Material und Methoden	(S. 15-30)
2.1 Sammlungsmaterial	(S.15- 20)
2.1. 1 Rezent es Sammlungsmaterial	(S.15- 16)
2.1.2 Fossiles Sammlungsmaterial	(S.17- 20)
2.2 Methoden und Durchführung	(S.21- 30)
2.2.1 Methoden	(S.22- 27)
2.2.1.1 Methode zur Berechnung der Körpermasse	(S.22- 23)
2.2.1.1.2 Messstrecken für die Körpermassenrekonstruktion	(S.24- 25)
2.2.1.2 Methode zur Berechnung des Korrekturfaktors	(S.25- 26)
2.2.1.3 Methode zur Rekonstruktion des bevorzugten Beutemasse Spektrums	(S.26- 27)
2.2.2 Durchführung	(S.28- 30)
2.2.2.1 Erstellung der Regressionen für die Hyaeniden (Schritt 1):	(S. 28)
2.2.2.2 Ermittlung der Korrekturfaktoren (Schritt 2)	(S. 28)
2.2.2.2.1 Körpermassenrekonstruktion der rezenten Individuen (Schritt 2a)	(S. 28)
2.2.2.2.2 Berechnung des Korrekturfaktors (Schritt 2b)	(S. 28)
2.2.2.3 Körpermassenrekonstruktion der fossilen Arten	(S. 29)
2.2.2.4 Rekonstruktion des bevorzugten Beutemassenspektrums der fossilen Arten (Schritt 4)	(S. 30)

3. Ergebnisse	(S.31- 45)
3.1 Regressionen zur Körpermassenrekonstruktion der Hyaeniden (Schritt 1)	(S. 31)
3.2 Korrekturfaktoren	(S. 32-37)
3.2.1 Körpermassenrekonstruktion der rezenten Carnivoren	
(Schritt 2a)	(S. 32-36)
3.2.1.1 Körpermassenrekonstruktion der Felidae	(S. 32-33)
3.2.1.2 Körpermassenrekonstruktion der Hyaenidae	(S. 33-34)
3.2.1.3 Körpermassenrekonstruktion der Canidae	(S. 35-36)
3.2.2 Ermittelte Korrekturfaktoren (Schritt 2b)	(S. 37)
3.3 Körpermassenrekonstruktion der pleistozänen Carnivoren von Jawa (Schritt 3)	(S.38- 40)
3.3.1 Übersicht der rekonstruierten Körpermassen der Arten der <i>Stegodon-Homo erectus</i>-Fauna	(S.38- 39)
3.3.2 Körpermassen des Tigers in den einzelnen Faunen des Pleistozäns	(S.39- 40)
3. 4 Rekonstruktion der Beutemassenspektren der pleistozänen Carnivoren (Schritt 4)	(S.41- 44)
3.4.1 Beutemassenspektren der <i>Stegodon-Homo erectus</i> Fauna	(S. 41-42)
3.4.2 Beutemassenspektren der Faunen Ci Saat bis Punung	(S.43- 44)
3.5 Zusammenfassung der Ergebnisse	(S.44 -45)

4. Diskussion	(S.46- 73)
4. 1 Regressionen zur Körpermassenrekonstruktion der Hyaeniden	(S.46- 47)
4.2 Korrekturfaktoren	(S.48- 53)
4.2 1 Körpermassen der rezenten Individuen	(S.48- 49)
4.2.2 Übertragbarkeit der Korrekturfaktoren	(S.49- 53)
4.2.2.1 Übertragbarkeit	(S.50- 52)
4.2.2.2 Korrekturfaktoren für <i>Megacyon merriami</i> und <i>Mececyon trinilensis</i>	(S.52- 53)
4. 3 Körpermassenrekonstruktion der pleistozänen Carnivoren von Jawa	(S.54 -58)
4.3.1 Übersicht der rekonstruierten Körpermassen der Arten der <i>Stegodon-Homo erectus</i>-Fauna	(S.54- 58)
4.3.1.1 Felidae	(S.55- 56)
4.3.1.2 Hyaenidae	(S.56-57)
4.3.1.3 Caniden	(S. 57)
4.3.1.4 Körpermassen des Tigers in den einzelnen Faunen des Pleistozäns	(S.57 -58)
4.3.2 Zusammenfassung	(S.58)
4. 4 Beutemassenspektren der pleistozänen Carnivoren	(S.59- 71)
4.4.1 Gültigkeit der berechneten bevorzugten Beutegrößen	(S.59- 66)
4.4.1.1 Gültigkeit für Katzen	(S.59- 61)
4.4.1.2 Gültigkeit für Hyänen	(S.61- 62)
4.4.1.3 Gültigkeit für Hunde	(S.63- 65)
4.4.1.4 Zusammenfassung	(65-66)
4.4.2 Beutemassenspektren der Carnivoren in den einzelnen Faunen	(S. 67-71)

4.4.2.1 Beutemassenspektren der <i>Stegodon-Homo erectus</i> Fauna	(S. 67-68)
4.4.2.2 Beutemassenspektren der Ci Saat bis Punung Fauna	(S. 68-71)
4.5 Ausblick	(S. 72)
4.6 Zusammenfassung der Arbeit	(S. 73)
5. Literaturangaben	(S.74- 80)
6. Abbildungsnachweis	(S. 81)
7. Anhang	(S.82- 91)
8. Danksagung	(S.92)

1. Einleitung

Als Dubois auf der Suche nach frühen Hominiden auf Jawa war, fand er mitunter auch einige Zahn- und Kieferfragmente pleistozäner Hyaeniden (Dubois 1891, 1908), die sich in der Sammlung im Rijksmuseum van Natuurlijke Historie in Leiden (Niederlande) befinden. Weitere Funde wurden durch von Koenigswald gemacht und werden in der von Koenigswald-Sammlung im Senckenbergmuseum in Frankfurt aufbewahrt.

1.1 Die Familie der Hyaenidae

Die Familie der Hyaenidae gehört zur Ordnung der Carnivora und der Überfamilie der Felloidea. Sie besteht aus 3 rezenten Gattungen, die in zwei Unterfamilien eingeteilt werden. Die Unterfamilie der Hyaeninae umfasst die rezenten Gattungen *Hyaena* und *Crocuta*. Die Gattung *Proteles* wird in die Unterfamilie der Protelinae eingeordnet.

Typisch für Hyänen sind der stark verdickte Zahnschmelz und der vergrößerte 3. Prämolare. So können größere Knochen von Huftieren aufgebrochen werden, um an das Knochenmark zu gelangen, das neben Fleisch ein wichtiger Bestandteil der Ernährung der Hyänen ist.

1.2 Hyaenidae und Carnivora im Pleistozän von Jawa

In den folgenden Abschnitten werden die fossilen und rezenten Vertreter der einzelnen Gattungen, die im Pleistozän auf Jawa lebten, vorgestellt. Die rezenten Arten werden hinsichtlich ihrer Ernährung, sowie der Art der Nahrungsbeschaffung charakterisiert.

Dies wird nicht nur für die Vertreter der Hyaenidae gemacht, sondern auch für die übrigen großen Carnivoren, da diese ebenfalls in dieser Studie behandelt werden. (Begründung: siehe Zielsetzung)

1.2.1 Die Familie der Felidae

Die Familie der Felidae ist in die Unterfamilien Acinonychinae (Geparden), Felinae (Kleinkatzen) und Pantherinae (Großkatzen) eingeteilt. Fossil gibt es die Unterfamilie der Machairodontinae (Säbelzähntiger).

Aus dem pleistozänen Jawa sind die Unterfamilien der Pantherinae und Felinae bekannt. Vermutlich lebten auch Vertreter der Machairodontinae im Pleistozän auf Jawa, die sich in der von Koenigswald-Sammlung Fossilien von *Homotherium ultimum* und *Meganthetereon* befinden. Die Fundorte dieser Fossilien sind allerdings nicht bekannt und, ist unklar, ob die Fossilien von Jawa stammen, da nicht alle Fossilien der von Koenigswald-Sammlung von Jawa stammen.

1.2.1.1 Die Gattung *Panthera*

Im Pleistozän ist die Gattung *Panthera* mit den Arten *Panthera tigris* und *Panthera pardus* auf Jawa vertreten. Möglicherweise haben auch die Vorfahren von *Panthera tigris* vor ca. 1,2 Millionen Jahren ebenfalls auf Jawa gelebt (Hemmer 1971). Es gibt heute 4 Vertreter dieser Gattung. Da im Pleistozän zwei Arten vorgekommen sind, die heute noch leben, werden nur diese Vertreter vorgestellt.



Abb. 1 Jawanischer Tiger
(*Panthera tigris sondaica*)

Die Art *Panthera tigris* hat bis ins Holozän überdauert und ist auf Jawa erst im letzten Jahrhundert durch Lebensraumzerstörung (Seidensticker 1976) und vermutlich auch durch Jagd von Großwildjägern ausgestorben.

Heute kommt er noch in Indien, China und Russland vor. Rezente Tiger haben ein Kopfschwanzlänge bis zu 330 cm und ein

Körpergewicht von bis zu 306 kg (Mazák 1981). Größe und Gewicht variieren bei den einzelnen Unterarten (insgesamt 8), vermutlich da diese auf unterschiedlichen Breitengraden leben. *Panthera tigris sondaica*, der jawanische Tiger, ist der Bergmann-Regel entsprechend als südliche Unterart eher klein und wiegt 75 – 141 kg (Mazák 1981).

Der Tiger ist carnivor und beschafft seine Nahrung durch Jagd. Gelegentlich ernährt er sich auch von Aas (Schaller 1967). Er geht hauptsächlich allein auf Jagd (Schaller 1967) und bevorzugt große Beutetiere (176 – 1000 kg) (Karanth und Sunquist 1995) vor allem Boviden, Cerviden und Suiden (Karanth und Suquist 1995, Schaller 1967).

Die einzige rezente Großkatze auf Jawa ist *Panthera pardus*, der Leopard. Da der



Abb. 2 Leopard (*Panthera pardus*)

Leopard toleranter gegenüber Hitze und Trockenheit ist als der Tiger, ist es ihm möglich trotz Zerstörung tropischen Waldes auf Jawa zu überleben (Hoogerwerf 1970). Er ist in weiten Teilen Asiens und Afrikas verbreitet. Der Leopard ist mit einer Körperlänge von 160 – 210 cm kleiner als der Tiger (Mills und Hes 1997). Von asiatischen Leoparden sind Körpermassen im Bereich von 25 kg – 77 kg bekannt (Ognev 1929, Pocock 1939, Phillips 1935, Heptner und Sludskii 1972). Hier ist jedoch keine eindeutige Abhängigkeit von Körpermasse und Breitengraden erkennbar, da die größten und kleinsten Leoparden in südlichen Breiten beobachtet werden.

Der Leopard ist wie der Tiger carnivor und jagt ebenfalls alleine. Seine Beutetiere sind kleine bis mittelgroße Säuger (IUCN 1996).

In Jawa besteht seine Ernährung vor allem aus mittelgroßen Säugern, wie z. B. dem Muntjak, *Muntiacus muntjak*, der in geschützten Gebieten auf Jawa sehr häufig vorkommt (Santiapillai und Ramono 1992). In einigen Gebieten in Asien scheint der Leopard auch bevorzugt Languren zu jagen (Pocock 1939).

Auffallend ist, dass bei gleichzeitiger Anwesenheit von *Panthera tigris* meistens nur wenige Leoparden ein Gebiet bewohnen (Schaller, 1967).

1.2.2 Die Familie Hyaenidae

Die Familie der Hyaenidae ist im Pleistozän von Jawa mit den zwei Gattungen *Crocuta* und *Hyaena* vertreten.

1.2.2.1 Die Gattung *Crocuta*

Auf Jawa sind im Pleistozän *Crocuta gigantea* (Kürten 1972) und *Crocuta crocuta* vertreten (Schütt 1972). In der Sammlung von Koenigswald befinden sich auch Fossilien der Art *Crocuta eximia* cf. *varibilis*, deren Herkunft allerdings unklar ist. Sie können entweder von Jawa oder vom chinesischen Festland stammen. Hierbei ist zu erwähnen, dass in der Literatur auch die Artnamen *Percrocuta gigantea* und *Percrocuta eximia* zu finden sind. Die Stellung der fossilen Gattung *Percrocuta* ist unklar. Thenius (1966) behandelt sie als eigene Gattung, die nicht auf die *Crocuta*-Linie zurückzuführen und bis auf *Percrocuta gigantea* im Pleistozän bereits ausgestorben ist. Kürten (1956) geht davon aus, dass es sich um eine Untergattung von *Crocuta* handelt, und bezeichnet daher die Arten *Percrocuta gigantea* und *Percrocuta eximia* als *Crocuta gigantea* und *Crocuta eximia*. Diese Einteilung wird in dieser Arbeit verwendet.

Heute ist *Crocuta* nur noch in Afrika verbreitet. Es existiert nur noch die Art *Crocuta crocuta*, die Tüpfelhyäne. Sie ist sowohl im Süden (Kalahari) als auch in östlichen



Abb. 3 Gruppe von Tüpfelhyänen (*Crocuta crocuta*)

Teilen von Afrika (Serengeti, Ngorongoro Krater) verbreitet. Die Tüpfelhyäne hat eine Schulterhöhe von 75 cm und ein Gewicht von 59 kg bei Männchen und 70 kg bei Weibchen (Mills 1990). Sie lebt in hierarchisch organisierten Clans von bis zu 80 Mitgliedern, die sich zur Jagd allerdings in kleinere Gruppen aufteilen. Die Gruppen werden immer von einem

weiblichen Tier geleitet. Entgegen ihrem Ruf als reine Aasfresserin ist die Tüpfelhyäne eine ausgesprochen erfolgreiche Jägerin, die 70% ihrer konsumierten Biomasse selbst erjagt (Mills 1990). Die Jagd erfolgt in Gruppen aber auch allein. Die Jagd von Huftieren, der Hauptbeute der Tüpfelhyäne, ist allerdings in der Gruppe erfolgreicher (Kruuk, 1972).

1.2.2.2 Die Gattung *Hyaena*

Im pleistozänen Jawa lebt die Art *Hyaena brevirostris*, die auch auf dem asiatischen Festland verbreitet ist.

Die Gattung *Hyaena* ist wie *Crocota* auf Jawa während des Pleistozäns ausgestorben. Heute umfasst ihr Verbreitungsgebiet Afrika und Asien. *Hyaena hyaena*, die Streifenhyäne, und *Hyaena brunnea*, die Schabrackenhyaäne, sind rezente Vertreter dieser Gattung.



Abb. 4 Schabrackenhyaäne
(*Hyaena brunnea*)

Die Schabrackenhyaäne lebt in der Kalahari-Wüste in Süd-Afrika. Im Gegensatz zur Tüpfelhyäne ist sie primär eine Aasfresserin, die nur 6 % ihrer konsumierten Biomasse selbst erjagt. Ihre Ernährung ist verstärkt omnivor und besteht daher zu einem höheren Anteil aus Früchten, sowie Insekten, Reptilien und Vogeleiern. Gelegentlich jagt sie auch kleinere Säuger wie Hasen, Fledermausohren-Füchse und Springbock-Jungtiere (Mills 1990). Der Jagd- Erfolg beträgt weniger

als 6 % (Mills 1990). Im Gegensatz zur Tüpfelhyäne jagt sie ausschließlich alleine.

Die Streifenhyäne lebt sowohl im nördlichen Afrika, als auch in Asien. Die Art wird in geographische Unterarten eingeteilt. *H. hyaena barbara* (Nordwest-Afrika) ist mit

einem Gewicht von bis zu 100 kg die größte rezente Hyäne.

H. h. dubah (Nordost-Afrika) ist mit einem durchschnittlichen Gewicht von 25, 8 kg hingegen die kleinste rezente Hyäne (Rieger 1978).

Die Ernährung ist nicht bei allen Unterarten eingehend untersucht. Insgesamt ernähren sich Streifenhyänen hauptsächlich von Säugetieren. Aber auch Vögel, Reptilien und Pflanzen sind Bestandteil ihrer Nahrung (Kruuk, 1976). In Uzbekistan und Tadschikistan sind



Abb. 5 Streifenhyäne
(*Hyaena hyaena*)

die Früchte der schmalblättrigen Ölweide, *Eleagnus angustifolia*, ein wichtiger Bestandteil der Ernährung der Streifenhyäne, während im Kaukasus Grashüpfer eine wichtige Rolle spielen (Heptner und Sludskij 1980). Daher ist auch *Hyaena hyaena*

insgesamt omnivor und opportunistisch und nicht verstärkt carnivor wie *Crocuta crocuta*.

Über die Nahrungsbeschaffung der Streifenhyäne ist leider nicht viel bekannt. Inwiefern die Nahrung erjagt oder durch Auffinden von Aas beschafft wird, ist bis jetzt noch nicht ausreichend untersucht. Im Serengeti National Park sind von Kruuk (1976) Jagdversuche auf Klein-Säuger (u. a. Hasen, Fledermaus-Ohrenfuchse und Jungtiere von Thomson's Gazellen) beobachtet worden. Diese sind jedoch alle erfolglos geblieben. Rieger (1979) nennt Aas als Hauptnahrungsquelle der Streifenhyäne. Es sind aber auch erfolgreiche Jagdversuche von Streifenhyänen auf domestizierte Tiere beobachtet worden allerdings nur bei den größeren Subspezies.

1.2.3 Die Familie Canidae

Die Familie der Caniden besteht heute aus 2 Unterfamilien den Caninae und den *Vulpinae*.

Fossile Unterfamilien sind die Borophaginae (ausgestorben vor 2,5 Millionen Jahren) und die Hesperocyoninae (ausgestorben vor 15 Millionen Jahren).

Über die pleistozänen Caniden von Jawa ist wenig bekannt. Nachgewiesen sind die Arten *Mececyon trinilensis*, *Cuon spec.* und *Megacyon merriami*. Die beiden letzteren Arten gehören der Unterfamilie der Caninae an. Bei *Mececyon trinilensis* ist nicht untersucht, welcher Unterfamilie er zuzuordnen ist.

1.2.3.1 Die Gattung *Mececyon*

Diese Gattung ist nur aus dem pleistozänen Jawa bekannt. Sowohl Gattungs- als auch Artnamen sind von Stromme vergeben worden, als er versucht hat, ein Mandibula-Fragment von Jawa taxonomisch einzuordnen (1911). Da es mit keiner bekannten Gattung vergleichbar ist, bezeichnet er die Art als *Mececyon trinilensis* (Mece = schlank; Trinil= Fundort) mit der Begründung, dass der Canide einen sehr schmalen Kiefer gehabt haben muss.

Mececyon trinilensis ist vermutlich bereits im Laufe des Pleistozäns ausgestorben, da von ihm keine Fossilien aus dem Holozän gefunden worden sind.

1.2.3.2 Die Gattung *Megacyon*

Megacyon ist eine Gattung, die im Pleistozän in Asien und Afrika. Es ist wenig über diese Gattung bekannt. Sie ist im Laufe des Pleistozäns ausgestorben.

1.2.3.3 Die Gattung *Cuon*

Die Gattung *Cuon* ist seit dem späten Pleistozän bekannt (Thenius 1969). Im pleistozänen Jawa ist diese Gattung ebenfalls vertreten. Den jawanischen Vertretern von *Cuon* werden unterschiedlich Artnamen (*C. crassidens*, *C. trinilensis*) zugeteilt, die nur für Jawa beschrieben worden sind (von Koenigswald 1935). In der heutigen Literatur wird nur noch das Vorkommen der Gattung erwähnt, ohne eine Arteinteilung vorzunehmen. Dies wird für die vorliegende Arbeit übernommen.



Abb. 6 Alpenwolf (*Cuon alpinus*)

Cuon alpinus, der Alpenwolf, ist der einzige rezente Vertreter der Gattung *Cuon*. Er kommt heute in Südostasien in den Ländern Bhutan, Kambodia, Indochina, Malaysia, Indonesien, Laos, Thailand und Vietnam vor (Johnsingh 1985) und ist der einzige rezente Canide auf Jawa, der unabhängig vom Menschen lebt. *Cuon alpinus* hat eine Kopf-Rumpf-Länge von 88 – 113 cm und wiegt 10

– 20 kg (Cohen 1978).

Er jagt gemeinsam in Rudeln von 5 – 25 Individuen (Venkatraman et. al. 1995). In Jawa scheint der Alpenwolf *Cervus timorensis* und *Muntiacus muntjac* gegenüber von *Bos gaurus* zu bevorzugen (Hedges und Tyson 1996). Er ernährt sich daher primär carnivor und beschafft seine Nahrung durch Jagd. Zusätzlich ernähren sich Alpenwölfe aber auch von Aas (Nettelbeck 1995) und Pflanzen (Prater 1971, Cohen 1977, Johnsingh 1983).

1.2.4 Weitere Carnivora im Pleistozän von Jawa

Im Pleistozän von Jawa gibt es noch weitere Carnivoren, die zur vollständigen Auflistung erwähnt werden. So lebt die Kleinkatze *Prionailurus bengalensis* im Pleistozän von Jawa.

Die Familie der Mustelidae ist mit der Art *Lutrogale palaeoleptonyx* vertreten.

Bei diesen beiden Arten handelt es sich um kleine Vertreter der Carnivora (unter 10 kg).

Die Familie der Ursidae ist mit der Art *Helarctos malayanus*, die auch rezent noch existiert, vertreten. Er ist stark omnivor und jagt nur sehr selten.

Diese Arten bzw. Familien werden in diese Studie nicht miteinbezogen und werden daher auch weiterhin nicht erwähnt. In der Zielsetzung wird hierzu näheres erläutert.

1.3 Fauneneinteilung im Pleistozän von Jawa

Im Pleistozän von Jawa ist bezüglich der Mammalia keine konstante Faunenzusammensetzung zu beobachten. Daher wird in diesem Abschnitt zunächst die Abfolge der Faunenzusammensetzung des Pleistozäns erläutert, sowie die Zuordnung der einzelnen Vertreter der Carnivoren zu den Faunen dargestellt. Ebenso werden der Ursprung und die Einwanderungsmöglichkeiten der Säugetiere der einzelnen Faunen beschrieben.

1.3.1 Faunen des Pleistozäns von Jawa

Während des Pleistozäns kann man eine Veränderung der Zusammensetzung der Säugetier-Fauna beobachten. Bestimmte Gruppen großer Säugetiere sind nahezu im gesamten Pleistozän vertreten (Cervidae, Bovidae, Hippopotamidae, Rhinocerotidae und Proboscidea). Es kommen allerdings im Laufe der Zeit neue Arten oder Tiergruppen hinzu, von denen einige auch wieder aussterben. Daher ist es möglich, das Pleistozän in eine Abfolge von Faunen zu unterteilen, die einer Sukzession entspricht.

In Tabelle 1 sind die Faunen, deren Alter, sowie die jeweiligen Carnivoren der Fauna aufgeführt.

Fauna 1	Fauna 2	Alter	Carnivoren
<i>Tetralophodon- Geochelone</i> Fauna	Satir	1,5 mio.	-
<i>Stegodon- Homo erectus- Fauna</i>	Ci Saat	1,2 mio.	<i>Panthera spec.</i>
	Trinil H. K.	1,0 mio.	<i>Panthera tigris</i> <i>Mececyon trinilensis</i>
	Kedung Brubus	0,8 mio.	<i>Panthera tigris</i> <i>Hyaena brevirostris</i>
	Ngandong	Jünger als Kedung Brubus	<i>Panthera tigris</i> <i>Panthera pardus</i> <i>Cuon spec.</i>
<i>Pongo-Homo sapiens</i>-Fauna	Punung	125.000- 60.000	<i>Panthera tigris</i>

Tabelle 1 Faunen des Pleistozäns von Jawa, deren Alter und vertretene Carnivora. Die Abfolge Fauna 1 ist nach de Vos (1996) und die Abfolge 2 ist nach Sondaar (1984) Die Altersangabe der älteren Faunen (Satir bis Kedung Brubus) basiert auf Ergebnissen der Kombination von chronostratigraphischen Daten und biostratigraphischen Ergebnissen (Leinders et al. 1985) und Fission –Track Datierungen (Susuki et al. 1985). Zu Ngandong ist bis jetzt noch keine Datierung vorgenommen worden, sie ist jedoch jünger als Kedung Brubus (de Vos und Long 1998). Die Punung Fauna ist von van den Bergh et al. 2001 datiert worden., Die Artenzuordnung basiert auf Studien von Sondaar 1984 , De Vos et al. 1994, De Vos und The Long 1998

Üblicherweise wird die Fauneneinteilung von Sondaar (1984) verwendet, die sich nach den Fundorten der Fossilien orientiert (in Tabelle 1 in der Spalte „Fauna 2“). Eine weitere Einteilung richtet sich nach Umbrüchen in der Zusammensetzung der Säugetierfauna (de Vos 1996; siehe Tabelle 1, Spalte Fauna 1) und widerspricht daher nicht der Fauneneinteilung nach Sondaar (1984). So umfasst die *Stegodon-Homo erectus* Fauna die Faunen Kedung Brubus bis Ngandong, weil in diesen Faunen durchgehend die Gattung *Stegodon* und die Art *Homo erectus* anwesend sind. In der Punung Fauna bzw. *Pongo-Homo sapiens* Fauna, die auch als *Elephas-Homo sapiens* Fauna bezeichnet wird, werden diese Gattung bzw. Art durch die Gattung *Elephas* und durch die Art *Homo sapiens* ersetzt. Diese Fauna beinhaltet nur Arten, die heute noch auf Jawa leben oder bis in historische Zeiten gelebt haben. Es hat ein Umbruch in der Zusammensetzung der Säugetier-Fauna stattgefunden.

Bei Betrachtung der Tabelle fällt auf, dass der Canide *Megacyon*, sowie die beiden Hyaeniden *Crocota crocota* und *Crocota gigantea* nicht aufgeführt sind. Bei ihnen ist auf grund der Fundsituation unklar, welchen Faunen sie nach Sondaar 1984 zuzuordnen

sind. Sicher ist aber, dass sie Vertreter der *Stegodon-Homo erectus*-Fauna sind (de Vos und Long 1998).

1.3.2 Ursprung und Verbreitungsmöglichkeiten der Carnivoren von Jawa

Heute stellt Jawa eine vom Festland isolierte Insel dar. Im Pleistozän hingegen ist Jawa in einigen Zeitabschnitten mit dem Festland verbunden gewesen. Vor 0,8 Millionen Jahren haben stärkere Meeresspiegelschwankungen begonnen, die Absenkungen von bis zu 170 m unter dem heutigen Meeresspiegel beinhalten (de Vos und Long 1998). In dieser Phase ist es zu Landverbindungen gekommen, die vermutlich die Besiedlung von neuen Säuger-Arten, die vom asiatischen Festland stammen, ermöglichen (van den Bergh et al. 1996). Ob bereits vorher Landbrücken eine Einwanderung ermöglicht haben, ist unklar. Allerdings kann eine Insel auch ohne Landverbindung durch Schwimmen erreicht werden, wenn sie nicht zu weit vom Festland entfernt ist. Dies trifft bei den Carnivoren möglicherweise auf *Panthera tigris* zu, da bekannt ist, dass rezente Tiger gut Schwimmen können und auch breitere Flüsse durchqueren.

Für die Mitglieder der *Stegodon-Homo erectus*-Fauna wird ein Siva-Malayischer Ursprung angenommen, da sie auch in der pleistozänen Fauna des indischen Subkontinents und Burma (Myanmar) zu finden sind (de Vos und Long 1998). Sie sind vermutlich von den Siwalik-Hügel und Narmada über Burma nach Jawa eingewandert.

Die Arten der *Pongo-Homo sapiens*-Fauna haben vermutlich einen chinesischen Ursprung, da die Faunen-Elemente ebenfalls in China auftauchten und sich vermutlich über Vietnam, Malaysia und Sumatra nach Jawa ausgebreitet haben, wo ebenfalls die selben Arten gefunden worden sind (de Vos und Long 1998). Der Verbreitungsweg wird als Sino-Malayische Route bezeichnet.

1.4 Zusammenfassung von 1.2 und 1.3

Die mittelgroßen und großen Carnivoren-Gattungen sind bezüglich der Ernährung und Nahrungsbeschaffung in Tabelle 2 dargestellt. Ebenso sind die pleistozänen Arten und dieser Gattungen und ihr Vorkommen in den einzelnen Faunen dargestellt.

Gattung	Ernährung rezent	Nahrungsbeschaffung rezent	Spezies des pleistozänen Javas	Fauna 2	Fauna 1
<i>Crocota</i>	Carnivor	Jagd	<i>C. crocuta</i>	?	Stegodon- Homo erectus Fauna
			<i>C. gigantea</i> †	?	
<i>Hyaena</i>	Omnivor	Finden von Aas	<i>H. brevirostris</i> †	Kedung Brubus	
<i>Cuon</i>	carnivor	Jagd	<i>C. spec.</i>	Ngandong	
<i>Mececyon</i> †	-	-	<i>M. trinilensis</i> †	?	
<i>Megacyon</i> †	-	-	<i>M. merriami</i> †	?	
<i>Panthera</i>	Carnivor	Jagd	<i>P. pardus</i>	Ngandong	
			<i>P. tigris</i>	TrinilH.K. - Ngandong	
				Punung	Pongo- Homo sapiens Fauna

Tabelle 2 Carnivoren-Gattungen des Pleistozäns von Jawa. Gezeigt ist die Ernährung und Nahrungsbeschaffung der rezenten Vertreter dieser Gattungen und welchen Faunen die einzelnen Spezies zuzuordnen sind. Fauna 1= Abfolge nach de Vos (1996), Fauna 2 Abfolge nach Sondaar (1984)

1.5 Ökologie und Paleoökologie von Groß-Carnivoren

Nahrung ist ein Faktor, um den Carnivoren in einem Ökosystem konkurrieren. Der Hauptbestandteil der Ernährung der Caniden, Feliden und Hyaeniden ist tierischen Ursprungs. Die Nahrung wird durch Jagen und durch Auffinden von Aas beschafft. Beide Formen der Nahrungsbeschaffung treten bei Feliden, Caniden und Hyaeniden auf. Allerdings haben sich einige Vertreter der Caniden und Hyaeniden stark aufs Aasfressen (*Canis adustus*, *Hyaena brunnea*) spezialisiert, während andere Vertreter verstärkt jagen (*Cuon alpinus*, *Crocota crocuta*). Die Feliden sind alle auf die Nahrungsbeschaffung durch Jagd spezialisiert.

Sind die Bestandteile der Nahrung bei sympatrischen Arten gleich, kann es zwischen ihnen zur Konkurrenz kommen. Nach dem Konkurrenz-Exklusions-Prinzip, können Arten, die dieselbe ökologische Nische besetzen, langfristig nicht koexistieren. Da die Arten sich in der Nutzungsfähigkeit der Konkurrenzfaktoren immer geringfügig unterscheiden, wird der überlegene Konkurrent bei begrenzten Ressourcen die anderen Arten verdrängen.

Daher gibt es bei sympatrischen Arten, die auf Dauer miteinander koexistieren, immer eine Form der Konkurrenzvermeidung. Sie kann hinsichtlich der Nahrung bei Carnivoren darin bestehen, dass die einzelnen Arten sich entweder auf Jagd oder Aasfressen spezialisieren oder dass unterschiedliche Anteile von pflanzlicher Nahrung in der Ernährung der einzelnen Arten bestehen. Wird jedoch Jagd auf dieselbe Beute gemacht oder ernähren sich mehrere sympatrische Arten von Aas, besteht die Möglichkeit der Konkurrenzvermeidung darin, zu unterschiedlichen Zeiten auf Nahrungssuche zu gehen oder an unterschiedlichen Orten nach Nahrung zu suchen. Weiterhin kann bei verstärkt jagenden Arten eine Konkurrenzvermeidung durch unterschiedliche Beutetiere erfolgen, z. B. besteht keine Konkurrenz zwischen Vogel- und Säuger-jagenden Arten.

Ein weiterer Unterschied kann die Beutegröße sein, die ein Predator jagt. Freilandstudien zeigen, dass Beutegreifer bestimmte Beutegrößen aber auch Beutetierarten bevorzugen (z.B. Karanth und Sunquist 1995). Dies ist auch eine Form der Konkurrenzvermeidung unter sympatrischen Arten.

Beuteauswahl und Nischenbesetzung bezüglich der Nahrung von rezenten Carnivoren können durch Freilandstudien untersucht werden, indem durch Beobachtung der Tiere bei der Jagd und/oder Kotanalysen festgestellt wird, welche Beutetiere Bestandteil der Nahrung sind und wie hoch ihr Anteil an der gesamten Ernährung ist. Bei fossilen

Tieren ist dies nicht möglich. Bedient man sich allerdings des Korrelationsprinzip, das die weitgehende jedoch nicht automatische Vergleichbarkeit heutiger und historischer Prozesse unterstellt, hat man die Möglichkeit nach morphologischen Eigenschaften zu suchen, die mit bestimmten Verhaltens- oder Ernährungsweisen korrelieren.

Weisen fossile Arten morphologischen Eigenschaften auf, die bei rezenten Arten mit bestimmten Verhaltens- oder Ernährungsweisen verbunden sind, haben die fossilen Arten vermutlich auch diese Verhaltens- bzw. Ernährungsweisen.

Betrachtet man rezente Katzen, ist festzustellen, dass die bevorzugte Beutemasse von 4 verschiedenen Faktoren abhängig ist: Masse, Verfügbarkeit, Dichte und die zusätzliche Möglichkeit Aas zu fressen (Schaller 1972). Hemmer (2004) hat bei Feliden eine Abhängigkeit von Beutemasse und Körpermasse des Predators festgestellt.

Ist die Körpermasse des Feliden bekannt, kann man seine bevorzugte Beutemassenklasse berechnen.

Die Körpermasse eines fossilen Carnivoren kann man mit Hilfe von Langknochen, aber auch anhand des Schädels und des ersten unteren Molaren rekonstruieren. Die Kombination dieser beiden Methoden ermöglicht es, Aussagen über die Beutemasse eines fossilen Carnivoren zu machen. Somit ist das Beutemassenspektrum der fossilen Carnivoren von Jawa rekonstruierbar.

1.6 Zielsetzung

Die jawanischen Hyänenfunde wurden bereits hinsichtlich ihrer taxonomischen Einordnung (Brongersma 1937, Schütt 1972, Kurten 1957) und ihrer Verbreitungswege (Schütt 1972) untersucht. Zu ihrer Ökologie im Pleistozän von Jawa sind jedoch bis jetzt noch keine Untersuchungen durchgeführt worden. Daher soll diese Gegenstand in der vorliegenden Arbeit sein.

Allgemein befasst sich die Ökologie mit den Wechselwirkungen zwischen Organismen und Umwelt, die weitestgehend auch wieder aus anderen Organismen besteht. Daher sollen in dieser Studie die Wechselbeziehungen der Hyaeniden mit anderen Carnivoren des Pleistozäns untersucht werden. Dazu wird das Beutespektrum der pleistozänen Carnivoren ermittelt.

Hierzu ist es nötig, die Körpermasse der pleistozänen Carnivoren zu rekonstruieren. Da die Methoden zur Körpermassenrekonstruktion hohe prozentuale Fehler haben, werden art- bzw. gattungsspezifische Korrekturfaktoren mit Hilfe von rezenten Skeletten ermittelt.

Auf Basis der rekonstruierten Körpermassen soll die bevorzugte Beutemasse der fossilen Arten rekonstruiert werden. Dies lässt eine Diskussion über mögliche Konkurrenzbeziehungen zu.

Da kleine Arten wie *Prionailurus bengalensis* und *Lutrogale palaeoleptonyx* keine Konkurrenz für mittelgroße und große Carnivoren darstellen, werden sie in dieser Studie nicht behandelt. Ebenso stellt *Helarctos malayanus* keine Konkurrenz dar, da er sich kaum durch die Jagd von Tieren ernährt.

2. Material und Methoden

2.1 Sammlungsmaterial

Für diese Studie wird sowohl fossiles Material als auch rezentes Material benötigt. Das verwendete Material ist in den folgenden beiden Abschnitten beschrieben.

2.1. 1 Rezentes Sammlungsmaterial

Als rezentes Material werden Skelette rezenter, adulter Individuen verwendet, die sich in der Sammlung des Senckenbergmuseums in Frankfurt am Main befinden. Es werden von den Arten *Crocuta crocuta*, *Hyaena hyaena dubah*, *Panthera tigris summatrae*, *Panthera pardus*, *Canis lupus lupus*, *Canis lupus dingo* und *Cuon alpinus* von je einem Individuum das Cranium, die unteren ersten Molaren, beide Femora und beide Humeri, sofern diese vorhanden und intakt sind, für die Messungen verwendet. Tabelle 3 zeigt die verwendeten Skelette und welche der benötigten Skelettelemente vorhanden sind. Weiterhin ist das Geschlecht und die Herkunft des Individuums, soweit dies bekannt ist, angegeben.

	Nummer	Herkunft	Geschl.	Hum. sin	Hum. dex	Fem. sin.	Fem. dex	Cranium	M ₁ sin.	M ₁ dex.
<i>Crocota crocota</i>	SMF 1368	n.b.	n. b.	X	-	X	-	(X)	X	X
<i>Hyaena hyaena dubah</i>	SMF 6729	n.b.	n.b.	X	X	X	-	X	X	X
<i>Panthera tigris summatrae</i>	SMF 92259	Zoo	W	X	X	X	-	X	X	X
<i>Panthera pardus</i>	SMF 19036	n.b.	n.b.	X	X	X	-	X	X	X
<i>Canis lupus lupus</i>	SMF 53.501	Tierpark	M	X	-	X	-	X	X	X
<i>Canis lupus dingo</i>	SMF 17553	Austra- lien	n.b.	X	-	X	-	X	X	X
<i>Cuon alpinus</i>	SMF 1361	n. b.	M	X	X	X	X	(X)	-	X

Tabelle 3 Die verwendeten Skelette aus der Sammlung des Senckenbergmuseum. Aufgeführt sind Sammlungsnummer, Geschlecht, Herkunft und ob die benötigten Elemente vorhanden sind bzw. intakt sind

X = vorhanden; (X) = vorhanden, aber beschädigt und daher für die Messungen verwendbar; - = nicht vorhanden; n.b. = nicht bekannt; Hum. = Humerus; Fem.= Femur; dex = dexter; sin = sinister, Geschl. = Geschlecht

2.1.2 Fossiles Sammlungsmaterial

Zur Körpermassenrekonstruktion der pleistozänen Arten von Jawa wird das Material der von Koenigswald –Sammlung genutzt, deren Eigentümer das Senckenbergmuseum ist. Es handelt sich hierbei um Einzelzähne und Kieferfragmente.

Bei den Caniden und Feliden gibt es noch weitere Fossilien aus dem pleistozänen Jawa, die im Rahmen dieser Arbeit für direkte Messungen nicht zugänglich sind, da sie sich in anderen Sammlungen im Ausland (Niederlande, Indonesien) befinden. Hierbei handelt es sich bei den Feliden teilweise auch um craniales und postcraniales Material. Die für diese Arbeit benötigten Messstrecken sind bereits von anderen Bearbeitern vermessen, und die Daten publiziert worden (von Koenigswald 1933; Stremme 1911, Brongersma 1935). Daher können diese Fossilien trotzdem in dieser Arbeit verwendet werden, indem die Messwerte der Literatur entnommen werden.

Die folgenden 3 Tabellen zeigen eine Auflistung des verwendeten Material zu den einzelnen Familien (Felidae, Hyaenidae und Canidae).

Nummer	Art	Fundort	Fauna 1	Fauna 2	Fossil
n. b.*	<i>Panthera spec.</i>	Jawa, Bumiayu	<i>Stegodon/H. erectus.</i>	Ci Saat	Femur sin.
n. b.*	<i>Panthera spec.</i>	Jawa, Bumiayu	<i>Stegodon/H. erectus</i>	Ci Saat	Femur dex.
DUB 1479**	<i>Panthera tigris</i>	Kedung Brubus	<i>Stegodon/H. erectus</i>	Kedung Brubus	UK frg. dex C, P ₃ , P ₄ , M ₁
DUB 89**	<i>Panthera tigris</i>	Kedung Brubus	<i>Stegodon/H. erectus</i>	Kedung Brubus	Femur sin.
n.b *	<i>Panthera tigris</i>	Jawa, Ngangdong	<i>Stegodon/H. erectus</i>	Ngangdong	Calvarium
n.b *	<i>Panthera tigris</i>	Jawa, Ngangdong	<i>Stegodon/H. erectus</i>	Ngangdong	Femur
n.b *	<i>Panthera tigris</i>	Jawa, Ngangdong	<i>Stegodon/H. erectus</i>	Ngangdong	Humerus
n.b *	<i>Panthera tigris</i>	Jawa, Watualang	<i>Stegodon/H. erectus</i>	Ngangdong	Humerus

Nummer	Art	Fundort	Fauna 1	Fauna 2	Fossil
n.b.*	<i>Panthera tigris</i>	Jawa, Watualang	<i>Stegodon/H. erecuts</i>	Ngangdong	UK frg. sin. (C), P ₃ ,P ₄ ,M ₁
n. b.*	<i>Panthera tigris solensis</i>	Jawa, Ngandong	<i>Stegodon/H. erecuts</i>	Ngangdong	UK frg. dex C,(P ₃),(P ₄),M ₁
n. b.*	<i>Panthera tigris solensis</i>	Jawa, Ngandong	<i>Stegodon/H. erecuts</i>	Ngangdong	UK 2(I ₁), 2(I ₂), 2(I ₃), 2P ₃ , 2P ₄ , 2M ₁
n. b.*	<i>Panthera tigris solensis</i>	Jawa, Trinil	<i>Stegodon/H. erecuts</i>	n.b.	UK frg. sin C(frg.),P ₃ ,P ₄ , M ₁
n. b.*	<i>Panthera tigris solensis</i>	Jawa, Pitu	<i>Stegodon/H. erecuts</i>	n.b.	UK frg.dex. C,P ₃ (frg.), P ₄ (frg.),M ₁
SM-PA-F6693	<i>Panthera tigris</i>	Jawa,Punung/Pacitan	<i>Pongo/H. sapiens</i>	Punung	M ₁ sin.
SM-PA-F6694	<i>Panthera tigris</i>	Jawa, Punung/Pacitan	<i>Pongo/H. sapiens</i>	Punung	M ₁ dex.
SM-PA-F6696	<i>Panthera tigris</i>	Jawa, Punung/Pacitan	<i>Pongo/H. sapiens</i>	Punung	M ₁ dex.
n.b.*	<i>Panthera cf. pardus</i>	Jawa, Sidoredjo	<i>Stegodon/H. erecuts</i>	Ngangdong	Humerus

Tabelle 4 Felidae-Fossilien aus der von Koenigswald- Sammlung des Senckenbergmuseum (SM-PA-F), der Collectie Dubois (DUB) in Leiden, sowie Stücke aus anderen Sammlungen, deren Sammlungsnummer nicht bekannt ist und deren Werte aus der Literatur entnommen sind. Aufgeführt sind Sammlungsnummer, Art, Fundort, Faunenzugehörigkeit Kurzbeschreibung des Fossils.

Fauna 1 = nach de Vos 1996; Fauna 2 = nach Sondaar 1984 sin. = sinister; dex. = dexter; UK = Unterkiefer; frg. = fragmentarisch

entnommen aus von Koenigswald 1933; ** Brongersma 1935;

In der verwendeten Literatur werden neben *Panthera tigris* auch Artnamen wie *Felis tigris* (*solensis*) und *Felis paleojavanica* verwendet, die synonym zu *Panthera tigris* sind (Brongersma 1935). In den Auswertungen werden daher diese Fossilien der Art *Panthera tigris* zugeordnet. In Tabelle 4 sind diese Fossilien ebenfalls der Art *Panthera tigris* zugeordnet.

Nummer	Art	Fundort	Fauna 1	Fauna 2	Fossil
SM-PA-F 7069	<i>Hyaena brevirostris</i>	Jawa	<i>Stegodon/H. erecuts</i>	Kedung Brubus	M ₁ sin.
SM-PA- F7070	<i>Hyaena brevirostris</i>	Jawa	<i>Stegodon/H. erecuts</i>	Kedung Brubus	M ₁ dex.
SM-PA- F7072	<i>Hyaena brevirostris</i>	Jawa	<i>Stegodon/H. erecuts</i>	Kedung Brubus	M ₁ sin.
SM-PA-F 6427	<i>Percrocuta gigantea / hyaena cf.</i>	Jawa, Sangiran	<i>Stegodon/H. erecuts</i>	Kedung Brubus	M ₁ dex.

Tabelle 5 Hyaenidae-Fossilien aus der von Koenigswald- Sammlung des Senckenbergmuseum (SM-PA-F). Aufgeführt sind Sammlungsnummer, Art, Fundort, Faunenzugehörigkeit Kurzbeschreibung des Fossils.

Fauna 1 = nach de Vos 1996; Fauna 2 = nach Sondaar 1984

sin. = sinister; dex. = dexter; UK = Unterkiefer; frg. = fragmentarisch

Nummer	Art	Fundort	Fauna 1	Fauna 2	Fossil
SM-PA- F6791	<i>Mececyon trinilensis</i>	Jawa, Sangiran, Djetis- Schichten	<i>Stegodon/H. erecuts</i>	Vermutl. Trinil H. K.	UK frg. sin P3frg.,P4frg., M1
n. b. **	<i>Mececyon trinilensis</i>	Jawa, Trinil	<i>Stegodon/H. erecuts</i>	Trinil H.K.	Uk frg. sin. Cfrg., P3, (P4), M1, M2,(M3)
n. b.*	<i>Cuon spec.</i>	Jawa, Pandejan	<i>Stegodon/H. erecuts</i>	Nangdong	UK dex. (C)(P1)(P2)(P 3) P4f.,M1fr.(M 2)
SM-PA- F6786	<i>Megacyon merriami</i>	Jawa, Sangiran, Djetis- Schichten	<i>Stegodon/H. erecuts</i>	n. b.	UK frg. dex (C),(P1),(P2), (P3),(P4),M1

Tabelle 6 Canidae- Fossilien aus der von Koenigswald- Sammlung des Senckenbergmuseum (SM-PA-F), sowie Stücke aus anderen Sammlungen, deren Sammlungsnummer nicht bekannt ist und deren Werte aus der Literatur entnommen sind. Aufgeführt sind Sammlungsnummer, Art, Fundort, Faunenzugehörigkeit Kurzbeschreibung des Fossils.

Fauna 1 = nach de Vos 1996; Fauna 2 = nach Sondaar 1984

sin. = sinister; dex. = dexter; UK = Unterkiefer; frg. = fragmentarisch

*entnommen aus von Koenigswald 1933; **entnommen von Stremme 1911

Bei den Fossilien, bei denen keine Sammlungsnummer vorhanden ist und der Wert aus der Literatur entnommen wird, ist unklar, wo sich die Fossilien heute befinden. Da nicht auszuschließen ist, dass sie sich in der von Koenigswald-Sammlung oder in der Collectie Dubois befinden, wird vorher geprüft, dass keines dieser Fossilien doppelt verwendet wird. Dies ist relativ einfach, indem man den Zustand der Stücke, den man Fotos und vor allem Beschreibungen in den Publikationen entnehmen kann, mit dem Zustand der Stücke aus der von Koenigswald-Sammlung und der Dubois-Sammlung vergleicht. Daher ist trotz fehlender Sammlungsnummer und unbekanntem Aufbewahrungsort gesichert, dass keins der Fossilien doppelt verwendet wird.

Die Fossilien sind den einzelnen Faunen (Einteilung nach de Vos 1996 und Sondaar 1984) zugeordnet. Bei einigen Fossilien ist unklar, welchen Faunen sie nach der Einteilung von Sondaar (1984) zuzuordnen sind (siehe auch Einleitung).

In der von Koenigswald-Sammlung befinden sich zu *Panthera tigris*, *P. pardus* und *Crocota eximia* cf. *variabilis* noch weitere Fossilien, die zur Körpermassenrekonstruktion verwendet werden können. Da die Fundorte jedoch nicht bekannt sind und die von Koenigswald-Sammlung auch Fossilien anderer Fundorte beinhaltet, werden diese Fossilien in dieser Arbeit nicht verwendet.

Zu *Crocota crocuta* gibt es keine Fossilien, die zur Körpermassenrekonstruktion verwendet werden können, da entsprechende Knochen und Zähne beschädigt und daher für die erforderlichen Messungen unbrauchbar sind.

2.2 Methoden und Durchführung

In Abbildung 7 sind die einzelnen Schritte dargestellt, die zur Ermittlung der Beutemassen der pleistozänen Carnivoren durchgeführt werden.

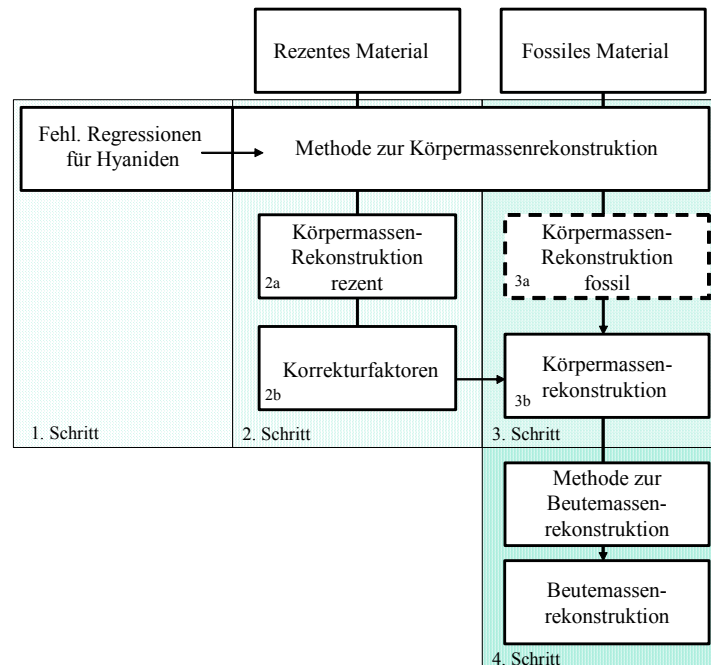


Abb. 7 Einzelschritte die zur Ermittlung der bevorzugten Beutemasse durchgeführt werden.

Im folgenden wird die Abfolge kurz erläutert.

Schritt 1:

Zur Berechnung der Körpermasse von Carnivoren werden Familien-spezifische Regressionen verwendet.

Da für die Hyaeniden keine Regressionen erstellt worden sind, besteht der erste Schritt besteht darin, diese fehlenden Regressionen zu erstellen.

Schritt 2:

Da die Regressionen zur Körpermassenberechnung prozentuale Standardfehler von bis zu 57% haben (Van Valkenburgh 1990), werden artspezifische Korrekturfaktoren ermittelt.

Hierzu werden Skelette rezenter Vertreter der Art bzw. Gattung verwendet und deren Körpermasse mit den Regressionen rekonstruiert (**Schritt 2a**). Aus den Abweichungen der rekonstruierten Werte vom Näherungswert werden die Korrekturfaktoren zu den einzelnen Regressionen ermittelt (**Schritt 2b**).

Schritt 3:

Die Körpermassen der fossilen Carnivoren werden rekonstruiert und mit den Korrekturfaktoren multipliziert. Diese Werte werden zur Rekonstruktion der Beutemasse verwendet.

Schritt 4:

Auf Basis dieser Werte werden die bevorzugten Beutemassen der fossilen Spezies berechnet.

2.2.1 Methoden

2.2.1.1 Methode zur Berechnung der Körpermasse

Für die Körpermassenrekonstruktion werden die Arbeiten von van Valkenburgh 1990 und Anyonge 1993 verwendet. (Es gibt noch eine weitere Studie von Andersson 2004, in der eine Korrelation zwischen Trochlea-Umfang und Körpergröße festgestellt worden ist. Allerdings ist zur Umfangsmessung der Trochlea für diese Methode ein spezielles Computerprogramm nötig, das im Rahmen dieser Arbeit nicht zur Verfügung steht.)

In den verwendeten Arbeiten sind Regressionen erstellt worden, mit deren Hilfe man mit der M_1 -Länge, der Schädellänge, der Femurlänge, der Humeruslänge, sowie mit dem Femurumfang, dem Humerusumfang die Körpermasse eines Carnivoren berechnen kann. Es gibt Regressionen, die für die Körpermassenrekonstruktion von Carnivoren aller Familien verwendet werden können, und solche, die nur für die Vertreter einer Familie verwendet werden können.

Da bei letzteren der Standardfehler und der durchschnittliche prozentuale Fehler geringer sind, werden diese Regressionen für die vorliegende Arbeit herangezogen.

Die zur Anwendung der Regressionen nötigen Daten sind in Tabelle 7 dargestellt.

Parameter	Gruppe	Steigung	Schnittpunkt mit der Y-Achse
M1-Länge	Canidae	1,82	-1,22
	Felidae	3,05	-2,15
Schädellänge	Canidae	2,86	-5,21
	Felidae	3,11	-5,38
Femurlänge	Carnivora	2,92	-5,27
	Canidae	1,67	-2,54
	Felidae	3,2	- 5,9
Femurumfang	Carnivora	2,88	-3,40
	Canidae	2,37	-2,6
	Felidae	2,92	-3,46
Humeruslänge	Carnivora	2,93	-5,11
	Canidae	1,64	-2,38
	Felidae	3,13	-5,53
Humerumfang	Carnivora	12,47	-2,72
	Canidae	1,86	-1,75
	Felidae	2,65	-3,00

Tabelle7 Verwendete Regressionen aus der Studie Anyonge 1993 und van Valkenburgh 1990

2.2.1.1.2 Messstrecken für die Körpermassenrekonstruktion

Für die Körpermassenrekonstruktion nach den in 2.2.1 beschriebenen Methoden sind die Messungen der in Tabelle 7 angegebenen Parameter notwendig.

Tabelle 8 zeigt die Definitionen der Messstrecken, die den Studien van Valkenburgh (1990) und Anyonge (1993) entnommen sind. In Abbildung 8 sind die Messstrecken dargestellt.

Abkürzung	Parameter	Messstrecke
M1L	M ₁ -Länge	Äußerster mesialer Punkt bis äußerster distaler Punkt am Zahnschmelz
SKL	Schädellänge	Posteriore Oberfläche der Condylen bis zum anterioren Punkt der Praemaxilla
FL	Femurlänge	Proximodistale Länge
FC	Femurumfang	bei 50 % der Länge
HL	Humeruslänge	proximodistale Länge
HC	Humerusumfang	bei 35 % der Länge, von der distalen Condyle aus

Tabelle 8 Messstrecken zur Körpermassenrekonstruktion

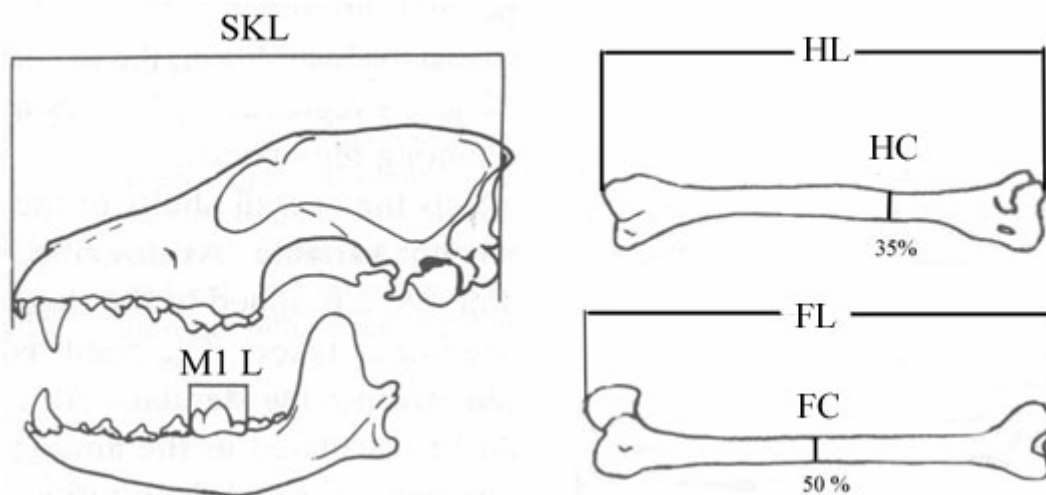


Abb. 8 Messstrecken an M₁, Schädel, Humerus und Femur: M1L (M₁-Länge), SKL (Schädellänge), FL (Femurlänge), FC (Femurumfang bei der Hälfte von FL), HL (Humeruslänge) und HC (Humerusumfang bei 35 % von HL von den distalen Epiphyse ausgehend) (aus van Valkenburgh 1990 und Anyonge 1993)

Zur Längen-Messung der M₁-Länge wird eine Schieblehre mit Tastspitzen verwendet, um die Messpunkte auch in der Zahnreihe erreichen zu können. Die Genauigkeit dieser Schieblehre beträgt 1/20 mm. Die Schädellänge, die Femurlänge und die Humeruslänge werden mit einem Messtablett vermessen, dessen Genauigkeit 0,1 cm beträgt. Der

Femur- und Humerumfang werden mit einem Maßband gemessen, dessen Genauigkeit 0,1 cm beträgt.

Jede der beschriebenen Messungen wird an jedem Knochen 3 mal durchgeführt. Bei der Schädellänge wird aus diesen 3 Werten der Mittelwert gebildet. Bei den übrigen Messungen wird der Mittelwert aus den 6 Werten (je 3 Werte von linken und 3 vom rechten Knochen bzw. Zahn, sofern vorhanden) gebildet. Dieser Mittelwert wird den weiteren Berechnungen zugrunde gelegt.

Die rekonstruierte Körpermasse basierend auf einer Messstrecke wird dann nach dieser benannt. Z. B. wird die Körpermasse rekonstruiert nach der M_1 Länge als M_1 Längen-Körpermasse bezeichnet.

2.2.1.2 Methode zur Berechnung des Korrekturfaktors

Da die Körpermassenrekonstruktionen basierend auf den einzelnen Parametern prozentuale Standardfehler von bis zu 57 % und durchschnittlich prozentuale Fehler von bis zu 38 % haben (van Valkenburgh 1990), soll die Genauigkeit der Körpermassenrekonstruktionen der fossilen Arten mit art- bzw. gattungsspezifischen Korrekturfaktoren erhöht werden. Diese werden mit Hilfe rezenter Vertreter dieser Arten bzw. Gattungen ermittelt.

Es wird folgendermaßen vorgegangen:

An einem Vertreter einer Art, dessen tatsächliches Gewicht bekannt ist, werden die einzelnen Messwerte erhoben. Daraufhin werden auf Basis der jeweiligen Messstrecken die Körpermassen rekonstruiert und man erhält so zu jedem Parameter einen rekonstruierten Wert.

Führt zum Beispiel die M_1 -Längen-Körpermassenrekonstruktion bei dem Individuum einer Art zu einer niedrigeren Körpermasse als der tatsächlichen Körpermasse, ist der M_1 im Verhältnis zur Körpermasse im Vergleich zu anderen Arten kurz. Da die Proportionen innerhalb einer Art nahezu gleich sind, kann man davon ausgehen, dass bei Vertretern dieser Art die Abweichungen der M_1 -Längen-rekonstruierten Körpermasse vom tatsächlichen Wert gleich sind.

Wird der tatsächliche Wert als 100 % angenommen, kann man den berechneten Wert als prozentualen Anteil berechnen.

Stellt z.B. der M_1 -Längen-rekonstruierte Wert 70 % vom tatsächlichen Wert dar, wird der reziproke Wert ($100/70$) als Korrekturfaktor genommen.

Rekonstruiert man die Körpermasse basierend auf der M_1 -Länge eines Vertreters dieser Art, wird der Wert, den man bei der Körpermassenrekonstruktion erhält, mit diesem Korrekturfaktor multipliziert.

Da van Valkenburgh (1990) die Einzelwerte zur Erstellung ihrer Regressionen (zur Körpermassenrekonstruktion basierend auf M_1 -Länge und Schädellänge) publiziert hat, liegt es zunächst nahe, mit diesen die Korrekturfaktoren zu ermitteln. Da diese Studie allerdings auf Werten basiert, die bei einem Parameter von einem männlichen und einem weiblichen Individuum gemessen worden sind, aber dem Durchschnittsgewicht von Männchen bzw. Weibchen dieser Art zugeordnet worden sind, bedarf es hier einer erneuten Datenaufnahme zur Berechnung der Abweichung des tatsächlichen Gewicht vom berechneten Gewicht. Weiterhin ist dies ohnehin notwendig, da Anyonge (1993) weder Einzelwerte, noch die prozentuale Abweichung der Werte der einzelnen Arten veröffentlicht hat.

Da jedoch für diese Arbeit keine Skelette von Individuen, deren tatsächliches Gewicht zu Lebzeiten bekannt ist, zur Verfügung stehen, wird an Stelle des tatsächlichen Werts ein Näherungswert verwendet. Dieser Näherungswert entspricht dem Mittelwert aus den einzelnen rekonstruierten Körpermassen zu den einzelnen Individuen, da man davon ausgehen kann, dass diese Einzelwerte alle im Bereich um den tatsächlichen Wert liegen.

2.2.1.3 Methode zur Rekonstruktion des bevorzugten Beutemassenspektrums

Hemmer (2004) kann in seiner Studie mit Hilfe linearer Regression einen Zusammenhang zwischen Körpermasse und bevorzugter Beutemasse bei Feliden feststellen. Mit seiner Regressionsgleichung (siehe Abb. 9) kann man, soweit die durchschnittliche Körpermasse der Art bekannt ist, den PFM (PFM = Prey Focus Mass = bevorzugte Beute-Masse) der Art berechnen. In Abbildung 8 ist diese Regression dargestellt.

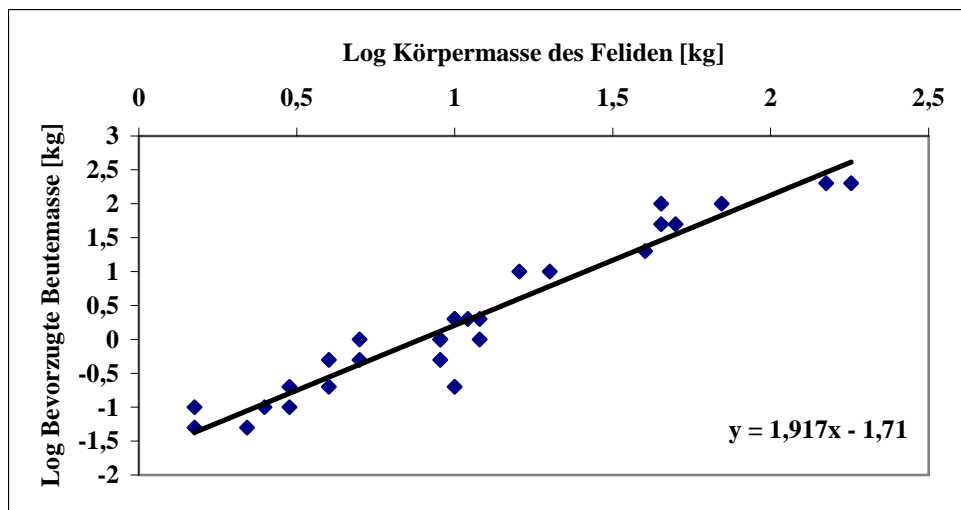


Abb. 9 Bevorzugte Beutemasse aufgetragen gegen die durchschnittliche Körpermasse rezenter Feliden Spezies nach Hemmer 2004 ($n = 28$, $r = 0,96$, $\text{Log PFM} = 1,917 \log \text{BM} - 1,710$; PFM = Prey Focus Mass = bevorzugte Beutemasse; BM = Body Mass = Körpermasse des Feliden)

Weiterhin ordnet Hemmer 2004 die Beutemassen in Beutemassenklassen ein, die mit der 0,01 kg Klasse beginnen und mit 5000 kg Klasse enden:

0,01; 0,02; 0,5; 1; 2; 5; 10; 20; 50; 100; 200; 500; 1000; 2000; 5000 kg

Die zum berechneten PFM nächstgelegene Beutemassenklasse, ist die bevorzugte Beutemassenklasse der Art. Die Bezeichnung "bevorzugte Beutemassenklasse" soll ausdrücken, dass Beute dieser Massenklasse bevorzugt gejagt wird. Im Freiland gibt es jedoch immer einen Anteil an Beutetieren, der in die beiden darunterliegenden Klassen oder in die nächsthöhere Klasse einzuordnen sind (Hemmer 2004).

Hierzu ein Beispiel:

Ein Felide hat einen berechneten PFM von 8 kg. Daher jagt er bevorzugt Tiere der 10 kg-Massenklasse (blau). Sein gesamtes Beutespektrum umfasst die 2 kg-, 5 kg-, 10 kg- und 20 kg-Massenklassen (grau).

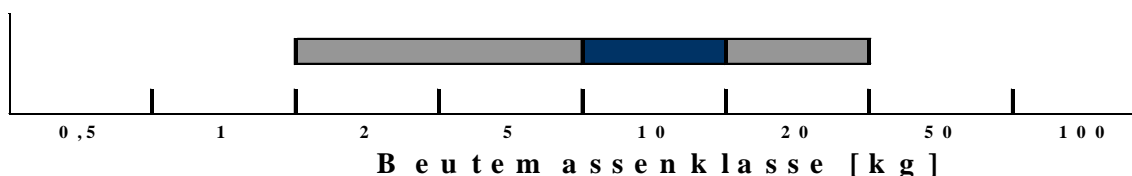


Abb. 10 Beispiel des mit Hemmers Regression ermittelten Beutespektrums für einen Feliden mit einem PFM von 8 kg. Die bevorzugte Beutemassenklasse ist blau gekennzeichnet. Die übrigen Beuteklassen, die gejagt werden sind grau dargestellt.

2.2.2 Durchführung

2.2.2.1 Erstellung der Regressionen für die Hyaeniden (Schritt 1):

Für die Familie der Hyaenidae sind in den verwendeten Studien bisher keine Familien-Regressionen erstellt worden. Daher werden diese mit dem Programm GraphPad Prism 04 basierend auf Daten von van Valkenburgh (1990) erstellt. Dies ist nur für die M_1 -Länge und die Schädelhöhe möglich, da zu den anderen Messstrecken keine Daten publiziert worden sind und auch nicht die Möglichkeit besteht, neue Daten aufzunehmen. Daher wird in diesen Fällen für die Körpermassenrekonstruktion, die auf postcranialen Elementen basiert, auf die Regressionen zurückgegriffen, die zur Körpermassenrekonstruktion aller Carnivoren von Anyonge (1993) erstellt worden sind. Zu den beiden erstellten Regressionen werden zur Vervollständigung der durchschnittliche prozentuale Fehler (%PE) berechnet. Dieser stellt die durchschnittliche prozentuale Abweichung der berechneten von den tatsächlichen Werten dar.

2.2.2.2 Ermittlung der Korrekturfaktoren (Schritt 2)

2.2.2.2.1 Körpermassenrekonstruktion der rezenten Individuen (Schritt 2a)

Zur Körpermassenrekonstruktion wird das rezente Material aus 2.1.1 verwendet. Soweit vorhanden und intakt (siehe Tabelle 3), werden beide Humeri, beide Femora, das Cranium und die beiden unteren ersten Molaren des Skeletts nach den beschriebenen Methoden vermessen und die Körpermasse basierend auf den jeweiligen Messparametern rekonstruiert. So erhält man zu jedem Skelett einen Wert der auf der Rekonstruktion nach der M_1 -Länge, der Schädelhöhe, der Humeruslänge, der Femurlänge, des Humerumfangs und des Femurumfangs basiert.

Zur Rekonstruktion der Hyaeniden basierend auf der M_1 -Länge und der Schädelhöhe werden die selbst erstellten Regressionen verwendet (siehe 2.2.2.1). Die Körpermasse, basierend auf den Parametern der Langknochen, wird für die Hyaeniden mit den Regressionen für Carnivoren berechnet.

2.2.2.2.2 Berechnung des Korrekturfaktors (Schritt 2b)

Aus den einzelnen rekonstruierten Werten wird zu jedem Individuum der Mittelwert gebildet und wie in 2.2.2 als Näherungswert behandelt. Die Korrekturfaktoren werden nach der in 2.2.1.2 beschriebenen Methode berechnet.

2.2.2.3 Körpermassenrekonstruktion der fossilen Arten (Schritt 3a und 3b)

Die fossilen Knochen werden, wie in 2.2.1.1.2 beschrieben, vermessen. Direkte Messungen werden nur an den Stücken der von Koenigswald Sammlung durchgeführt. Die übrigen nötigen Messwerte sind der Literatur entnommen (siehe 2.1.2). Ob bei diesen Werten die Messungen 3 mal durchgeführt wurde und der Mittelwert angegeben ist, ist nicht nachvollziehbar. Dies Messstrecken entsprechen jedoch den in Abschnitt 2.2.1.1.2 (Tabelle 8) dargestellten Messstrecken.

Zur Berechnung werden die in Tabelle 8 aufgelisteten Regressionen verwendet, bzw. für die Hyaeniden die selbst aufgestellten Regressionen. **(Schritt 3a)**

Die berechneten Körpermassen werden dann mit den jeweiligen Korrekturfaktoren multipliziert, sodass man den Näherungswert erhält. Es werden die ermittelten Korrekturfaktoren für die jeweilige Art bei Feliden und für die jeweilige Gattung bei den Hyaeniden und *Cuon* verwendet. Für *Mececyon trinilensis* und *Megacyon merriami* wird aus den Korrekturfaktoren von *Cuon alpinus*, *Canis lupus dingo* und *Canis lupus lupus* ein Mittelwert gebildet und als Korrekturfaktor verwendet.

Diese rekonstruierten Näherungswerte werden als Körpermassen der pleistozänen Arten behandelt. **(Schritt 3b)**

Die Körpermassenrekonstruktion für die Hyaeniden und Caniden basiert auf der M_1 -Länge.

Bei *Panthera tigris* ist zusätzlich eine Rekonstruktion auf grund der Femurlänge, der Humeruslänge und der Schädellänge möglich.

Die Körpermasse von *Panthera pardus* wird basierend auf der Humeruslänge rekonstruiert.

Humerusumfang und Femurumfang können bei beiden Spezies nicht vermessen und die benötigten Werte auch nicht der Literatur entnommen werden.

Zu den einzelnen Arten der *Stegodon-Homo erectus* Fauna wird die durchschnittliche Körpermasse berechnet. Für *Panthera tigris* wird zusätzlich das mittlere Gewicht der einzelnen Faunen nach Sondaar 1984 berechnet, um eine eventuelle Größenveränderung im Verlauf Pleistozäns feststellen zu können. Mit dem Programm GraphPad Prism 04 wird eine One-Way-ANOVA durchgeführt um festzustellen, ob die mittleren Körpermassen der einzelnen Faunen sich signifikant unterscheiden.

Bei den übrigen Carnivoren wird diese Betrachtung nicht gemacht, da sie nur in jeweils einer Fauna nach der Einteilung von Sondaar (1984) vorkommen.

2.2.2.4 Rekonstruktion des Beutemassenspektrums der fossilen Arten (Schritt 4)

Von den in 2.2.2.3 berechneten mittleren Körpermassen der fossilen Arten wird die bevorzugte Beutemassenklasse nach den 2.2.1.3 beschriebenen Methode von Hemmer (2004) ermittelt. Zusätzlich wird die bevorzugte Beutemassenklasse des kleinsten und größten Vertreter einer Art berechnet.

Dies wird für alle Carnivora der *Stegodon-Homo erectus* Fauna durchgeführt. Beim Tiger wird das Beutespektrum zusätzlich für jede der Faunen Ci Saat bis Punung rekonstruiert.

3. Ergebnisse

3.1 Regressionen zur Körpermassenrekonstruktion der Hyaeniden (Schritt 1)

Um die für die Körpermassenrekonstruktion erforderliche Methode vollständig anwenden zu können, sind die noch fehlenden Regressionen zur Berechnung der Körpermasse von Hyaeniden ermittelt worden. Die für die Anwendung nötigen Daten, sowie die statistischen Parameter, sind in Tabelle 9 dargestellt.

Diese Regressionen werden für die Körpermassenrekonstruktion der rezenten und fossilen Hyaeniden verwendet. Die M_1 Länge, sowie die Schädellänge korrelieren mit der Körpermasse wie bei den anderen Familien, positiv miteinander. Der Korrelationskoeffizient für die Schädellänge beträgt 0,96 und für die M_1 Länge 0,92. Die durchschnittliche prozentuale Abweichung der berechneten von den tatsächlichen Werten liegt bei 8 % bzw. bei 7%.

Parameter	Steigung	Schnittp. Y	Korrelati- onskoeffi- zient r	SE	% PE
Schädel länge	3.14	-5.76	0,96	0,06033	8
M_1 Länge	2,179	-1,39	0,92	0,0483	7

Tabelle 9 Ergebnisse der Regression der Abhängigkeit von Körpermasse und Schädellänge bzw. Länge des ersten unteren Molaren von Hyaeniden basierend auf Messungen aus einer Studie von van Valkenburgh 1990; Schnittp. Y = Schnittpunkt mit der Y-Achse; r = Korrelationskoeffizient; SE = Standardfehler; %PE = durchschnittliche prozentuale Abweichung des berechneten Werts vom tatsächlichen Wert

3.2 Korrekturfaktoren

3.2.1 Körpermassenrekonstruktion der rezenten Carnivoren

(Schritt 2a)

In diesem Abschnitt werden die Ergebnisse der Körpermassenrekonstruktionen zu den einzelnen Individuen der Familien der Feliden, Hyaeniden und Caniden graphisch dargestellt. Aus den Diagrammen ist ersichtlich, in welcher Relation zum berechneten Mittelwert die auf der Basis unterschiedlicher Messstrecken ermittelten Werte stehen.

3.2.1.1 Körpermassenrekonstruktion der Felidae

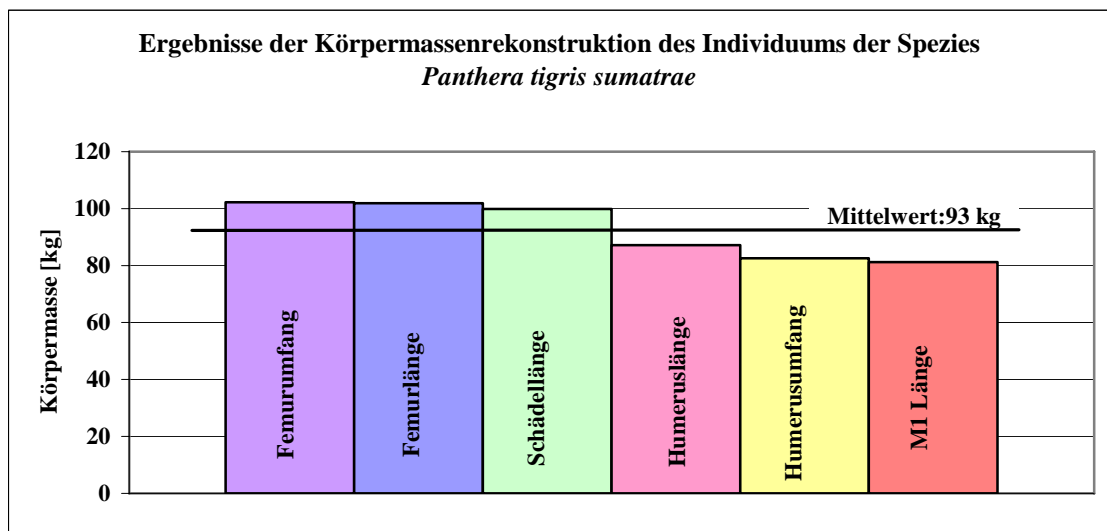


Abb. 11 Ergebnisse der Körpermassenrekonstruktionen am Beispiel eines Individuums der Spezies *Panthera tigris sumatrae* (weiblich); die Rekonstruktionen basieren auf Femurumfang, Femurlänge, Schädellänge, Humeruslänge, Humerusumfang und Länge des unteren ersten Molaren (M₁-Länge). Von diesen Rekonstruktionen ist der Mittelwert angegeben.

Die Ergebnisse der Körpermassenrekonstruktionen des Individuums der Art *Panthera tigris sumatrae* (Abb. 11) ergeben Werte von 81 kg – 102 kg. Der daraus ermittelte Mittelwert beträgt 93 kg. Die Femurlänge- und Femurumfang-Körpermassenrekonstruktion führt zu den höchsten Werten (102 kg), während die Rekonstruktion auf grund der M₁-Länge zum kleinsten Wert führt (81 kg).

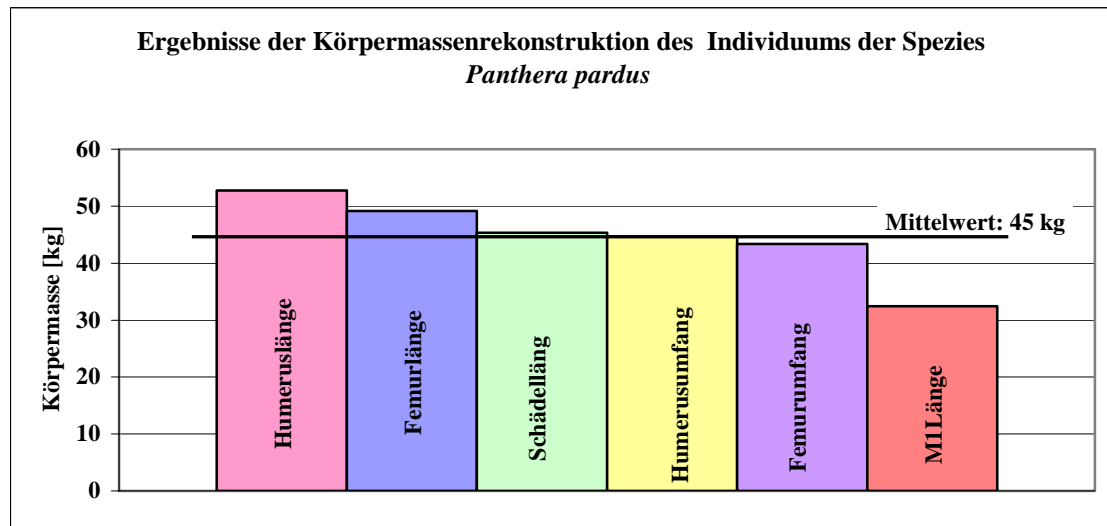


Abb. 12 Ergebnisse der Körpermassenrekonstruktionen am Beispiel eines Individuums der Spezies *Panthera pardus*; die Rekonstruktionen basieren auf Femurumfang, Femurlänge, Schädellänge, Humeruslänge, Humerusumfang und Länge des unteren ersten Molaren (M_1 -Länge). Von diesen Rekonstruktionen ist der Mittelwert angegeben.

Die Ergebnisse der Körpermassenrekonstruktionen des Individuums der Art *Panthera pardus* (Abb. 12) betragen 32 kg – 53 kg. Der Mittelwert liegt bei 45 kg. Die Rekonstruktion mit Hilfe der M_1 -Länge führt wie beim Tiger zum niedrigsten Wert (32 kg), während die Humeruslänge zum höchsten Wert führt.

3.2.1.2 Körpermassenrekonstruktion der Hyaenidae

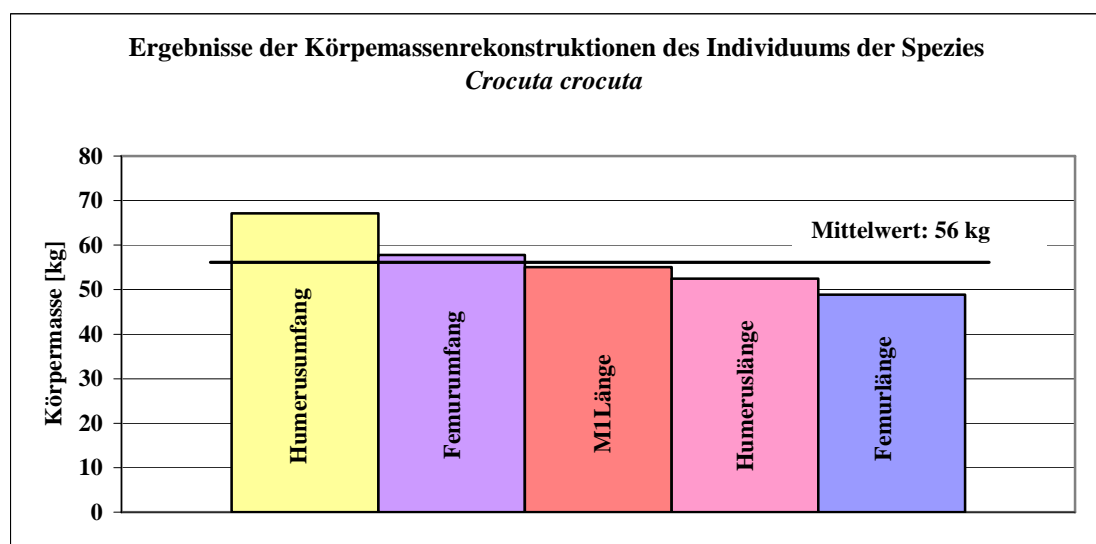


Abb. 13 Ergebnisse der Körpermassenrekonstruktionen am Beispiel eines Individuums der Spezies *Crocuta crocuta* die Rekonstruktionen basieren auf Femurumfang, Femurlänge, Schädellänge, Humeruslänge, Humerusumfang und Länge des unteren ersten Molaren (M_1 -Länge). Von diesen Rekonstruktionen ist der Mittelwert angegeben.

Die Körpermassenrekonstruktionen des Individuums der Art *Crocota crocuta* ergeben Werte im Bereich von 49 kg bis 67 kg (Abb.13). Den höchsten Wert erhält man bei der Rekonstruktion auf Basis des Humerusumfang, den kleinsten Wert auf der Basis der Femurlänge.

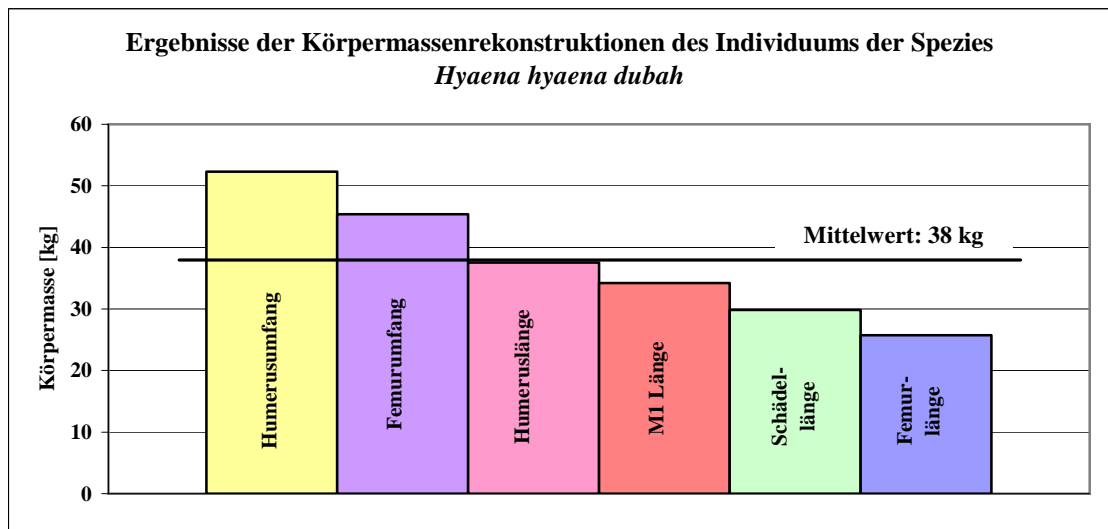


Abb. 14 Ergebnisse der Körpermassenrekonstruktionen am Beispiel eines Individuums der Spezies *Hyaena hyaena dubah*; die Rekonstruktionen basieren auf Femurumfang, Femurlänge, Schädel-länge, Humeruslänge, Humerusumfang und Länge des unteren ersten Molaren (M_1 -Länge). Von diesen Rekonstruktionen ist der Mittelwert angegeben.

Die Ergebnisse der Körpermassenrekonstruktion des Individuums der Art *Hyaena hyaena dubah* liegen im Bereich von 26 kg bis 52 kg. Der Humerus- und Femurumfang führt zu den höchsten Werten. Die Femurlänge führt zu den kleinsten Wert (26 kg).

3.2.1.3 Körpermassenrekonstruktion der Canidae

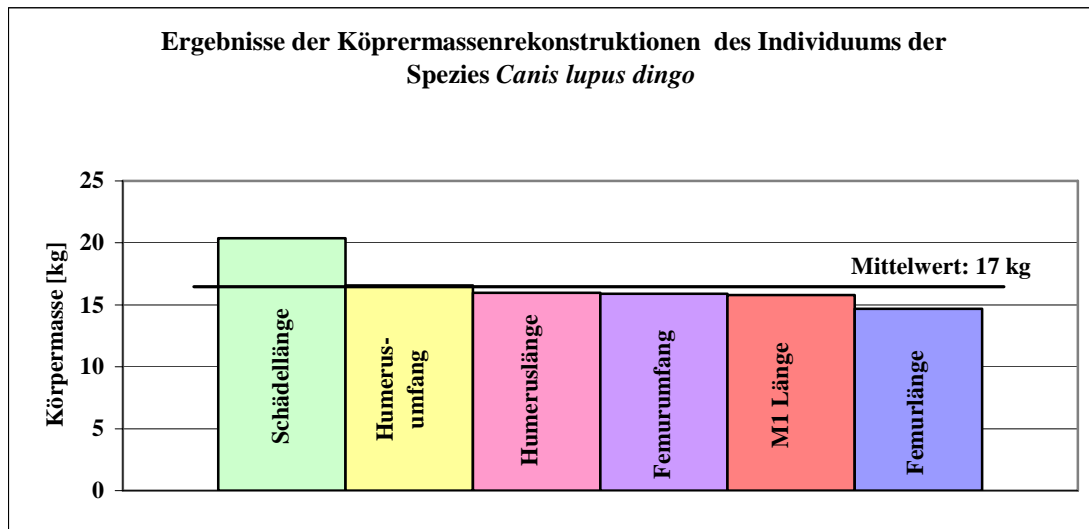


Abb. 15 Ergebnisse der Körpermassenrekonstruktionen am Beispiel eines Individuums der Spezies *Canis lupus dingo*; die Rekonstruktionen basieren auf Femurumfang, Femurlänge, Schädel länge, Humeruslänge, Humerusumfang und Länge des unteren ersten Molaren (M_1 -Länge). Von diesen Rekonstruktionen ist der Mittelwert angegeben.

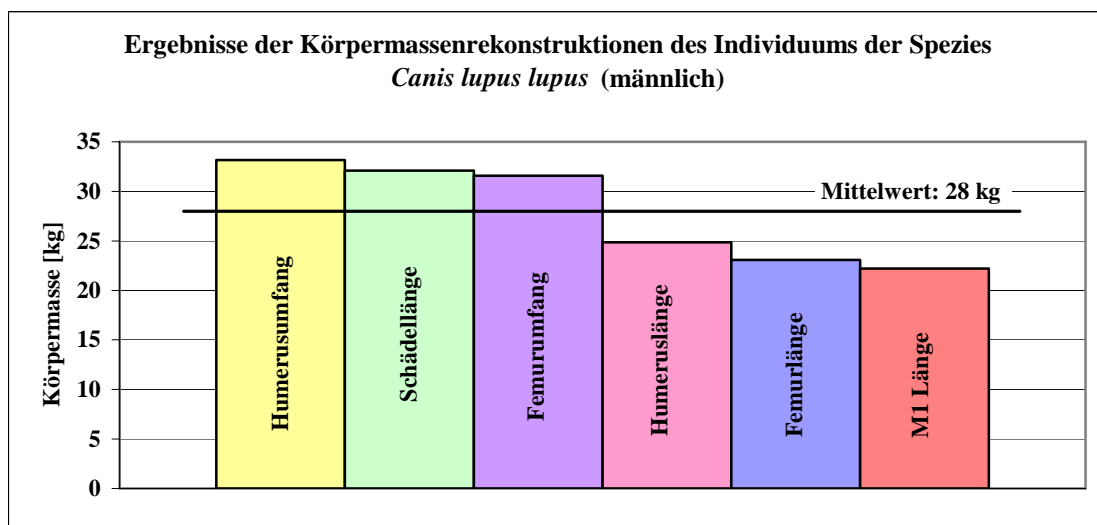


Abb. 16 Ergebnisse der Körpermassenrekonstruktionen am Beispiel eines Individuums der Spezies *Canis lupus lupus* (männlich); die Rekonstruktionen basieren auf Femurumfang, Femurlänge, Schädel länge, Humeruslänge, Humerusumfang und Länge des unteren ersten Molaren (M_1 -Länge). Von diesen Rekonstruktionen ist der Mittelwert angegeben.

Die Abbildungen 15 und 16 zeigen die Ergebnisse der Körpergrößenrekonstruktionen der beiden Individuen von *Canis lupus*. Bei beiden Subspezies erhält man durch die Rekonstruktion auf Basis des Humerusumfang und der Schädel länge die höchsten Werte (*C. l. dingo*: SKL: 20 kg; CH: 17 kg; *C. l. lupus*: CH: 33 kg, SKL: 32 kg). Ähnlich wie bei den Feliden, führt der M_1 zum kleinsten Wert bei *C. l. lupus* (22 kg) und zum zweitkleinsten Wert bei *Canis lupus dingo* (16 kg). Den kleinsten Wert bei *C. l. dingo* erhält man bei der Rekonstruktion auf Basis der Femurlänge (15 kg).

Der Mittelwert beträgt bei *C. l. lupus* 28 kg und bei *C. l. dingo* 17 kg.

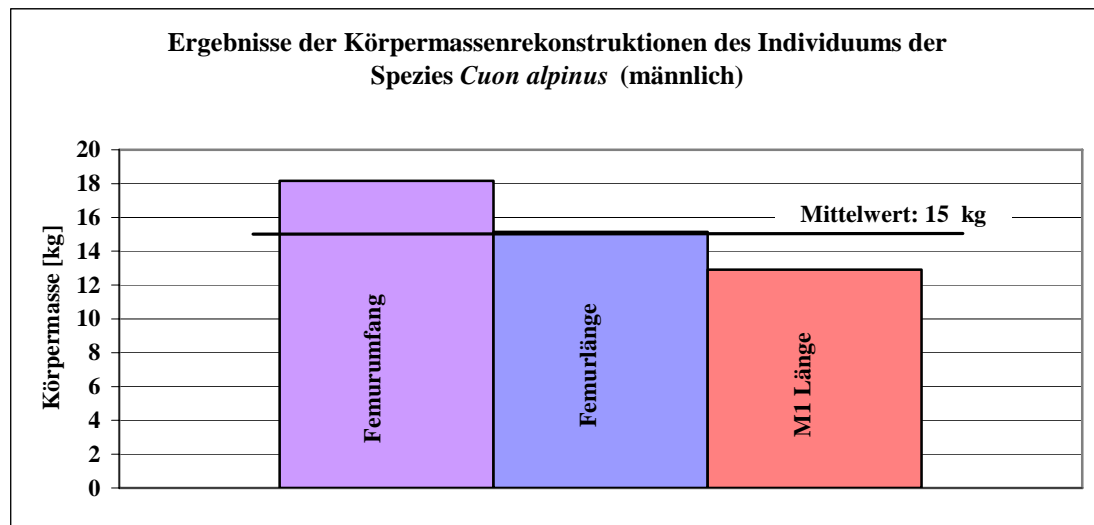


Abb. 17 Ergebnisse der Körpermassenrekonstruktionen am Beispiel eines Individuums der Spezies *Cuon alpinus* (männlich); die Rekonstruktionen basieren auf Femurumfang, Femurlänge und Länge des unteren ersten Molaren (M_1 -Länge). Von diesen Rekonstruktionen ist der Mittelwert angegeben.

Die rekonstruierten Körpermassen des Individuums der Art *Cuon alpinus* ergeben Werte von 13 – 18 kg. Auch hier führt die Rekonstruktion basierend auf der M_1 -Länge zum niedrigsten Wert. Der Mittelwert liegt bei 15 kg.

3.2.2 Ermittelte Korrekturfaktoren (Schritt 2b)

Die Korrekturfaktoren für die einzelnen Körpermassenrekonstruktionen sind in Tabelle 10 dargestellt. Die Standardabweichung ist der Vollständigkeit halber ebenfalls angegeben.

	Schädel länge	Femur länge	Femur umfang	Hume- ruslänge	Humeru- sumfang	M ₁ Länge
<i>P. tigris</i>	0,926	0,981	0,905	1,061	1,121	1,139
<i>P. pardus</i>	0,884	0,908	1,028	0,894	0,999	1,375
<i>C. crocuta</i>	-	1,152	0,973	1,072	0,838	1,022
<i>H. hyaena</i>	1,274	1,479	0,826	0,989	0,717	1,096
<i>C. l. dingo</i>	0,812	1,127	1,042	1,036	0,982	1,048
<i>C. l. lupus</i>	0,867	1,206	0,881	1,121	0,839	1,268
<i>Cuon alpinus</i>	-	1,017	0,848	-	-	1,194

Tabelle 10 Korrekturfaktoren. Angegeben sind die Faktoren, mit denen die einzelnen Körpermassenrekonstruktionen zur Angleichung an den Näherungswert multipliziert werden müssen (Faktor >1 = Wert muss angehoben werden, Faktor <1 = der Wert muss reduziert werden)

Die M₁L-Körpermassenrekonstruktion liegt bei allen Tierarten unter dem Mittelwert, während die Humerusumfang-Körpermassenrekonstruktion bei fast allen Arten, mit Ausnahme von *Panthera tigris*, zu Werten führt, die größer als der Mittelwert sind.

3.3 Körpermassenrekonstruktion der pleistozänen Carnivoren von Jawa (Schritt 3)

Zunächst ist eine Gesamtübersicht der Ergebnisse der Körpermassenrekonstruktion der verwendeten Spezies der *Homo erectus* – *Stegodon* Fauna dargestellt. Für *Panthera tigris* wird zusätzlich die mittlere Körpermasse der einzelnen Faunen, eingeteilt nach Sondaar (1984), dargestellt, da er nach dieser Einteilung als einziger Vertreter der Carnivora in mehreren Faunen vorkommt.

3.3.1 Übersicht der rekonstruierten Körpermassen der Arten der *Stegodon-Homo erectus*-Fauna

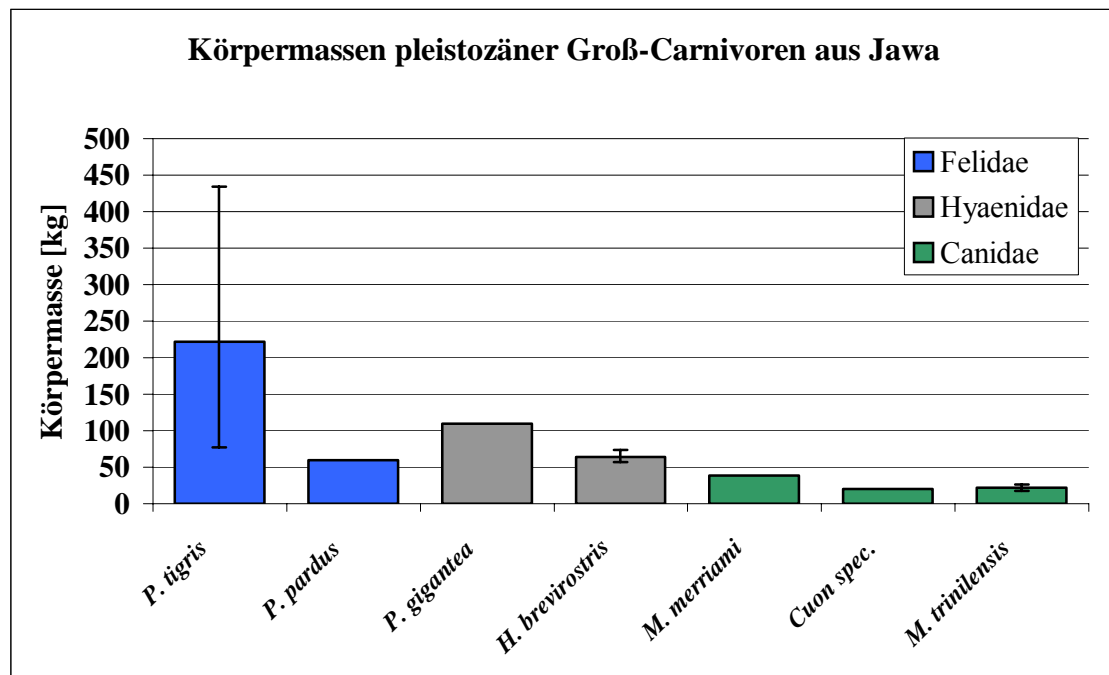


Abb. 18 Gesamtübersicht der rekonstruierten Körpermassen der großen Carnivoren des Pleistozäns in Jawa. Dargestellt sind die Mittelwerte aller Rekonstruktionen zu den einzelnen Arten und der jeweils kleinste und größte Wert (Fehlerbalken).

Die Abbildung 18 zeigt das Ergebnis der Körpermassenrekonstruktion für die untersuchten Arten der *Homo erectus*-*Stegodon* Fauna von Jawa.

Panthera tigris ist mit einem durchschnittlichen Gewicht von 222 kg (n= 13) der größte Carnivore. Auffallend ist der große Körpermassenbereich von 77 kg bis 354 kg. Die Hyäne *Crocuta gigantea* ist der zweitgrößte Carnivore (109 kg, n=1). *Hyaena brevirostris* (64kg, n= 3) und *P. pardus* (60 kg, n=1) sind mittelgroße Carnivoren. Die Familie der Canidae beinhaltet die kleinsten Vertreter unter den Carnivoren. *Mececyon*

trinilensis hat eine durchschnittliche Masse von 22 kg (n=2). *Cuon spec.* hat eine Körpermasse von 20 kg (n = 1) und ist der kleinste Vertreter der Carnivoren.

Megacyon merriami ist mit einem Gewicht von 38 kg (n=1) der größte Canide des jawanischen Pleistozäns.

3.3.2 Körpermassen des Tigers in den einzelnen Faunen des Pleistozäns

Da der Tiger als einziger Vertreter der Carnivoren mit Sicherheit in unterschiedlichen Faunen nach der Einteilung von Sondaar (1984) im Pleistozän vorkommt, wird seine durchschnittliche Körpermasse in den einzelnen Faunen in Diagramm 19 dargestellt.

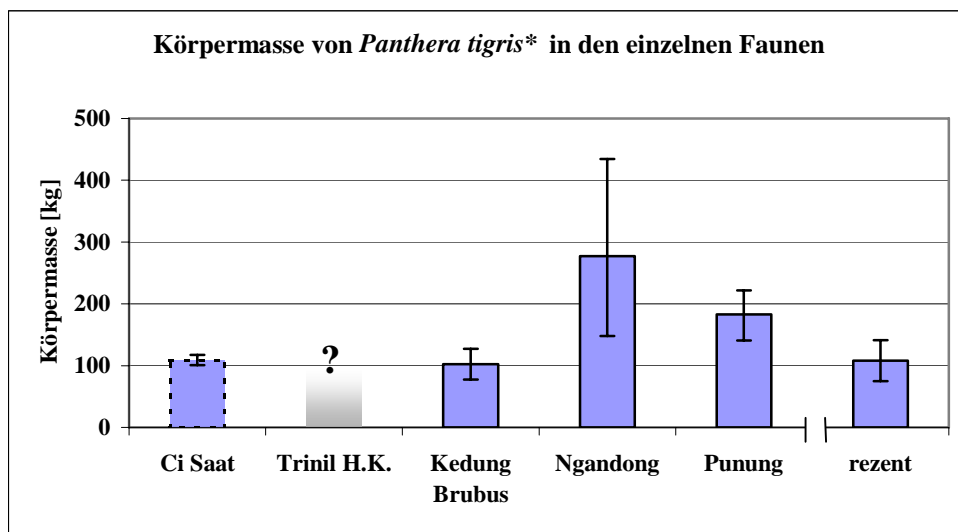


Abb. 19 Mittlere Körpermassen des Tigers in den einzelnen Faunen des Pleistozäns von Jawa und rezent. Bei Ci Saat handelt es sich um die mittlere Körpermasse von *Panthera spec.* Zu Trinil H.K. Fauna sind keine Fossilien vorhanden, die zur Körpermassenrekonstruktion verwendet werden können. Der Fehlerbalken zeigt den Bereich vom kleinsten zum höchsten Wert an. Rezente Werte übernommen aus Mazák 1981

Die Gattung *Panthera* ist bereits in der Ci Saat Fauna anwesend. Ob es sich bei den Funden, zwei Oberschenkelknochen, um *Panthera tigris* handelt, ist nicht gesichert, wird von Hemmer (1971) allerdings stark angenommen.

In der Ci Saat Fauna hat *Panthera spec.* eine Körpermasse von ca. 100 kg, die im Bereich der Körpermassen von *Panthera tigris* der Kedung Brubus Fauna und von rezenten Tigern liegt.

Panthera tigris ist seit der Trinil H. K. Fauna (ca. 1 Millionen Jahre) auf Jawa nachgewiesen. Das Material, das zur Körpermassenrekonstruktion verwendet werden könnte (ein M1 und ein Femur), ist fragmentiert und daher unbrauchbar. Daher kann die Körpermasse von *Panthera tigris* in der Trinil H. K. Fauna nicht rekonstruiert werden.

Wie bereits erwähnt liegt das Gewicht von *Panthera tigris* in der Kedung Brubus Fauna bei ca. 100 kg. Ob zwischen der Trinil H.K. und der Kedung Brubus Fauna eine

Größenveränderung stattfindet, ist auf Grund des fragmentierten Materials nicht zu beurteilen. Zwischen der Kedung Brubus und der Ngandong Fauna ist ein deutlicher Größenunterschied feststellbar. Der Tiger ist in der Ngandong mit einer mittleren Körpermasse von 277 kg um 175 kg größer als der Tiger der Kedung Brubus Fauna (mittlere Körpermasse = 102 kg).

Die Körpermasse des Tigers der Punung Fauna ist im Mittel kleiner als in der Ngandong Fauna, sie liegt allerdings im Bereich der Körpermassen der Ngandong Fauna.

Die Ergebnisse der One-Way-ANOVA zeigen, dass keine signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen Faunen bestehen ($P = 0,0517$).

3.4 Rekonstruktion der Beutemassenspektren der pleistozänen Carnivoren (Schritt 4)

3.4.1 Beutemassenspektren der *Stegodon-Homo erectus* Fauna

Die Abbildung 20 zeigt das Beutespektrum der großen Carnivoren der *Stegodon -Homo erectus* Fauna des Pleistozäns von Jawa.

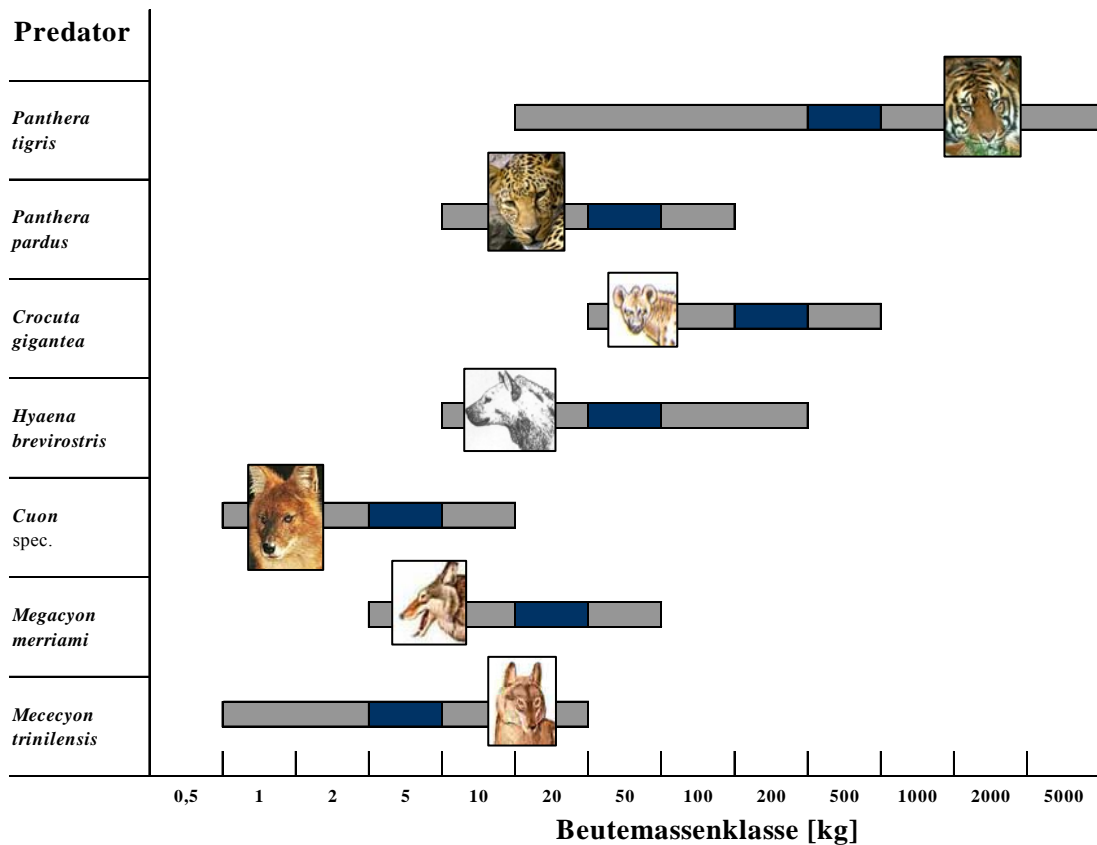


Abb. 20 Beutespektrum der einzelnen Arten der *Stegodon - Homo erectus* Fauna. Die bevorzugte Beutemassenklasse berechnet nach der mittleren Beutemasse ist blau markiert. Der graue Balken umfasst die beiden Beutemassenklassen, die unter der bevorzugten Beutemassenklasse des kleinsten Vertreters liegen, ebenfalls. Ebenso umfasst er die Beutemasseklasse über der bevorzugten Beutemassenklasse des größten Vertreters.

Gezeigt ist die bevorzugte Beutemassenklasse zur mittleren Körpermasse der Predatorenart (blau) sowie die darüberliegende und die beiden darunterliegenden Klassen (grau). Führt der PFM (bevorzugte Beutemasse) bei dem kleinsten Vertreter einer Art zu einer kleineren bevorzugten Beutemassenklasse, so umfasst der graue Balken diese und die beiden darunterliegenden Beutemassenklassen ebenfalls. Führt der PFM bei dem größten Vertreter einer Art zu einer höheren Beutemasseklasse, ist diese und eine Beuteklasse darüberliegend im grauen Balken enthalten.

Panthera tigris bevorzugt Beute der 500 kg –Klasse. Sein Beutespektrum beinhaltet Beute-Massen von 20 – 2000 kg. Das Beutespektrum von *Panthera pardus* deckt die 10 – 100 kg Klassen ab. Bevorzugt jagt der Leopard Beute der 50 kg Klasse.

Mececyon trinilensis bevorzugt Beute der 5 kg Klasse. Sein gesamtes Spektrum umfasst die 1 – 10 kg Klassen.

Das Beutespektrum von *Megacyon merriami* beinhaltet die 5 – 50 kg - Klassen. Er bevorzugt Beute der 20 kg - Klasse.

Cuon crassidens bevorzugt Beute der 5 kg Klasse. Sein Beute-Spektrum umfasst Beute der 1- 10 kg - Klassen.

Hyaena brevirostris bevorzugt Beute der 50 kg Klasse. Ihr Beutespektrum umfasst die Beuteklassen von 10 – 200 kg.

Crocota gigantea bevorzugt Beute der 200 kg Klasse. Ihr Beutespektrum umfasst die 50 – 200 kg - Klasse.

Die Abbildung zeigt, dass *Panthera pardus* und *Hyaena brevirostris* dieselbe Beutemassenklasse bevorzugen. *Mececyon trinilensis* und *Cuon spec.* bevorzugen ebenfalls dieselbe Beutemassenklasse.

3.4.2 Beutemassenspektren der Faunen Ci Saat bis Punung

Die Abbildung 21 zeigt die bevorzugten Beutemassenklassen des Tigers in den einzelnen Faunen des jawanischen Pleistozäns (eingeteilt nach Sondaar 1984). Die bevorzugten Beutemassen der anderen Carnivoren der jeweiligen Fauna sind ebenfalls angegeben.

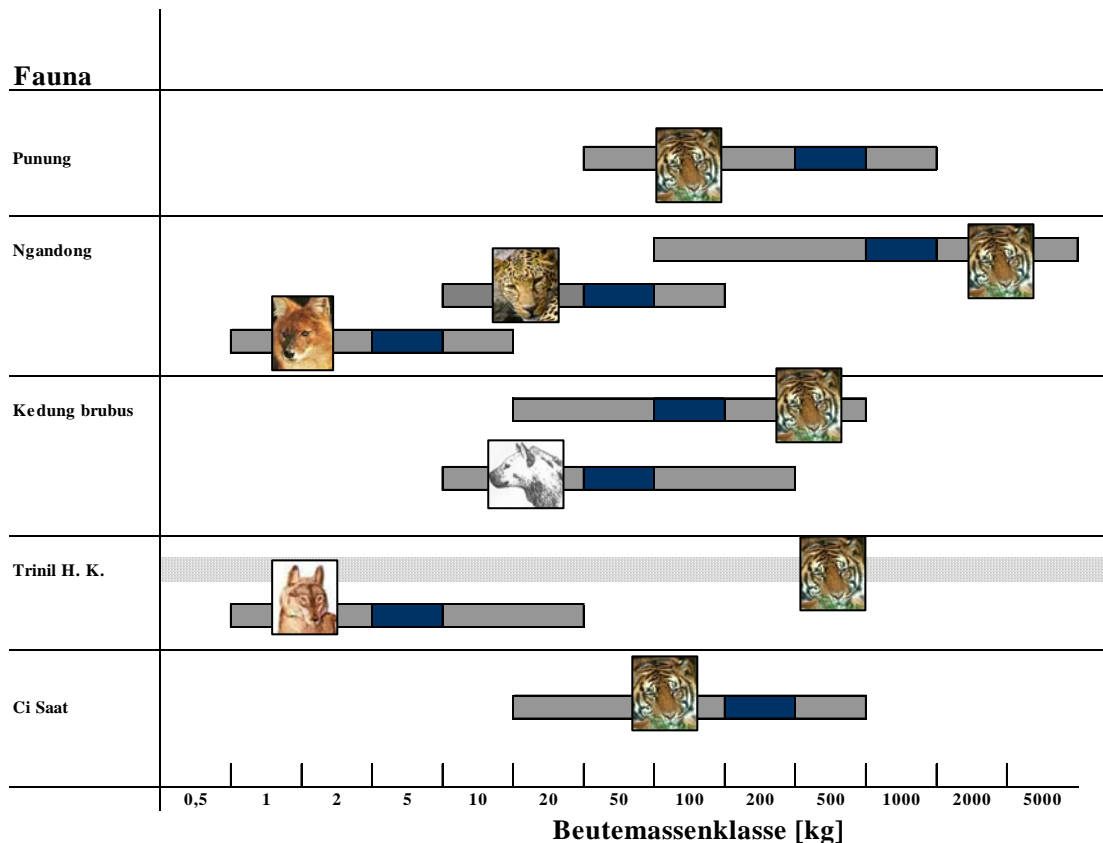


Abb. 21 Beutespektrum der einzelnen Arten der Ci Saat bis Punung Fauna. Die bevorzugte Beutemassenklasse berechnet nach der mittleren Beutemasse ist blau markiert. Der graue Balken umfasst die beiden Beutemassenklassen, die unter der bevorzugten Beutemassenklasse des kleinsten Vertreters liegen, ebenfalls. Ebenso umfasst er die Beutemassenklasse über der bevorzugten Beutemassenklasse des größten Vertreters.

In der Ci Saat Fauna ist *Panthera spec.* (der vermutliche Vorfahre von *Panthera tigris*) anwesend. Er bevorzugt Beute der 200 kg Klasse. Sein Beutespektrum beinhaltet die 20 kg Klasse bis zur 500 kg - Klasse.

Die bevorzugte Beutemasse von *Panthera tigris* der Trinil H.K. Fauna ist nicht rekonstruierbar, da keine Fossilien zur Körpermassenrekonstruktion zur Verfügung stehen. Neben *Panthera tigris* existierte in dieser Fauna *Mececyon trinilensis*, der Beute der 5 Kg kg - Klasse bevorzugt.

In der Kedung Brubus Fauna bevorzugt *Panthera tigris* Beute der 100 kg - Klasse. In dieser Fauna taucht auch *Hyaena brevisrostris* auf, die Beute der 50 kg - Klasse bevorzugt.

In der Ngandong Fauna bevorzugt *Panthera tigris* Beute der 1000 kg - Klasse. Neben ihm existieren *Panthera pardus*, der Beute der 50 kg -Massenklasse bevorzugt und *Cuon spec.*, der Beute der 5 kg-Massenklasse bevorzugt. In der Punung Fauna ist *Panthera tigris* unter den Feliden, Hyaeniden und Caniden der einzige Carnivore und bevorzugt Beute der 500 kg - Klasse.

3. 5 Zusammenfassung der Ergebnisse

Die Ergebnisse der einzelnen Schritte noch einmal zusammengefasst.

Regressionen der Hyaeniden

Die Regressionsgleichung zur Körpermassenrekonstruktion der Hyaeniden ist für die Schädellänge: $Y = 3,14 X - 5,76$ und für die M_1 -Länge: $Y = 2,179 X - 1,39$.

Die Standardfehler liegen bei 0,06 bzw. 0,0483. Die durchschnittliche prozentuale Abweichung des tatsächlichen vom wahren Wert liegt bei 8 % bzw. 7 %.

Körpermassenrekonstruktion der rezenten Individuen und Korrekturfaktoren

Die ermittelten Korrekturfaktoren liegen zwischen 1,022 und 1,479. Die M_1L -Körpermassenrekonstruktion führt bei allen Tierarten zu Werten, die unter dem tatsächlichen Wert liegen, während die Humerumfang-Körpermassenrekonstruktion bei fast allen Arten, mit Ausnahme von *Panthera tigris*, zu Werten führt die größer als der Mittelwert sind.

Die höchste prozentuale Standardabweichung ist bei *Hyaena hyaena* festzustellen (26,39 %), während die niedrigste Standardabweichung bei *Panthera tigris* festzustellen ist (10,73%).

Körpermassen der pleistozänen Arten von Jawa

In der Körpermassen der *Homo erectus-Stegodon* Fauna haben die Carnivoren folgende durchschnittliche Körpermassen:

Panthera tigris hat eine Körpermasse von 222 kg (n= 13) und ist der größte Carnivore.

Die Hyäne *Crocota gigantea* ist der zweitgrößte Carnivore (109 kg, n=1). *Hyaena brevirostris* (64kg, n= 3) und *P. pardus* (60 kg, n=1) sind mittelgroße Carnivoren. Die Familie der Canidae beinhaltet die kleinsten Vertreter unter den Carnivoren. *Mececyon trinilensis* hat eine durchschnittliche Masse von 22 kg (n=2). *Cuon spec.* hat eine Körpermasse von 20 kg und ist der kleinste Vertreter der Carnivoren.

Beutemassen der pleistozänen Arten von Jawa

Die einzelnen Arten der *Stegodon-Homo erectus* Fauna bevorzugten folgende Beutemassenklassen:

Panthera tigris: 500 kg, *Panthera pardus*: 50 kg, *Crocuta gigantea*: 100 kg, *Hyaena brevirostris*: 50 kg; *Megacyon merriami*: 20 kg; *Cuon spec.*: 5 kg; *Mececyon trinilensis*: 5 kg

Der Tiger bevorzugt in den einzelnen Faunen unterschiedliche Beutemassen:

Ci Saat: 200 kg, Trinil H. K.: nicht rekonstruierbar, Kedung Brubus: 100 kg, Ngandong: 1000 kg und Punung 500 kg.

4. Diskussion

4.1 Regressionen zur Körpermassenrekonstruktion der Hyaeniden

In diesem Abschnitt werden die zur M_1 -Längen- und Schädelhöhen-Körpermassenrekonstruktion der Hyaeniden erstellten Regressionen vergleichend mit den Regressionen der anderen Carnivorenfamilien diskutiert.

Der Korrelationskoeffizient liegt bei der Schädelhöhen-Körpermassenrekonstruktion und der M_1 -Längen-Körpermassenrekonstruktion für die Hyaeniden bei 0,96 bzw. bei 0,93. Da diese Werte nahe bei 1 liegen, ist von einer relativ guten Korrelation auszugehen.

Der Korrelationskoeffizient r ist jedoch kein guter Indikator für die Stärke eines bivariaten Zusammenhangs, weil er auch durch die Größe des Wertebereichs und die Steigung beeinflusst wird (Smith 1984). Daher werden die Regressionen auf der Basis der durchschnittlichen prozentualen Differenz zwischen berechnetem und tatsächlichem Wert (%PE) diskutiert und mit den Regressionen der gesamten Carnivoren, der Caniden und Feliden verglichen.

Diese Fehler sind zu den Regressionen der Hyaeniden berechnet und vergleichend mit denen der anderen Carnivoren-Familien in Tabelle 11 dargestellt.

	Schädelhöhe	M_1 -Länge
Hyaenidae	8	7
Carnivora	47	97
Felidae	38	28
Canidae	21	27

Tabelle 11 Durchschnittliche prozentuale Abweichung des berechneten vom tatsächlichen Wert (%PE) der Regression von Schädelhöhe sowie M_1 -Länge und Körpermasse. Die Fehler der Felidae, Canidae und Carnivora sind aus van Valkenburgh (1990) entnommen

Aus Tabelle 11 ist entnehmbar, dass der %PE für die Hyaeniden-Regressionen wesentlich kleiner ist, als die für die gesamten Carnivora ermittelten Fehler. Daher liefert vermutlich die Körpermassenrekonstruktion der Hyaeniden basierend auf den für

Hyaeniden erstellten Regressionen bessere Werte als die mit den für Carnivoren erstellten Regressionen.

Vergleicht man den %PE der Hyaenidenregressionen mit denen der Regressionen für die Feliden und Caniden, sind sie ebenfalls kleiner. Der Unterschied ist hier jedoch nicht ganz so groß wie zwischen Hyaeniden und Carnivoren.

Das berechtigt die Annahmen, dass die Schädellänge und die M_1 -Länge bei den Hyaeniden stärker von der Körpermasse abhängig sind als bei den anderen beiden Familien.

Insgesamt muss allerdings berücksichtigt werden, dass die Regressionen bei den Hyaeniden nur auf 6 Werte- bzw. 8 Werte-Paaren basiert, während die anderen Regressionen mit mindestens 15 Werte-Paaren erstellt wurden. Es handelt sich daher um Regressionen, die mit einer geringen Stichprobe erstellt worden sind.

In diesem Fall ist eine Stichprobenvergrößerung jedoch nicht einfach durchzuführen. Van Valkenburgh hat bei der Erstellung der Regressionen zu jeder Art jeweils die Messwerte eines Männchens und eines Weibchens verwendet. Daher stehen bei 4 Hyaenidenarten nur 6 Werte-Paare (zur M_1 -Länge)* und 8 Werte-Paare (zur Schädellänge) zur Erstellung der Regressionen für Hyaeniden zur Verfügung. Die Körpermassen sind vermutlich nicht bekannt gewesen, da van Valkenburgh (1990) als Körpermasse das durchschnittliche Gewicht des Männchens bzw. Weibchens einsetzt. Daher ist es nicht möglich die Stichprobengröße zu erhöhen, da die Familie der Hyaenidae nur 4 rezente Arten umfasst.

Eine zukünftige Verbesserung, könnte darin bestehen, Regressionen zu erstellen, die auf Messwerten von mehreren Vertretern einer Art basieren, bei denen das Gewicht bekannt ist.

* *Proteles cristatus* besitzt keinen M_1

4.2 Korrekturfaktoren

4.2 1 Körpermassen der rezenten Individuen

Wie in 2.2.1.2 erwähnt, sollten die Korrekturen mit Hilfe der tatsächlichen Werte berechnet werden. Da diese bei keinem der Individuen bekannt sind, wird wie bereits in Kapitel 2 erläutert, der Mittelwert als Näherungs-Wert betrachtet und die prozentuale Abweichung von diesem Näherungswert berechnet.

Um zu erkennen, ob die Werte der einzelnen Körpermassenrekonstruktionen realistische Werte darstellen könnten, wird zunächst geprüft, ob die einzelnen Werte im Bereich der tatsächlichen Körpermassen der jeweiligen Art liegen. Liegt ein rekonstruierter Wert außerhalb des Körpermassenbereichs, ist nahezu sicher, dass er das Gewicht des Individuums nicht wiedergibt. Liegt er innerhalb, ist es unklar, ob er das Gewicht des Individuums wiedergibt. Daher lässt sich durch diesen Vergleich nur grob abschätzen, inwiefern die einzelnen Körpermassenrekonstruktionen bei den verwendeten Arten realistische Werte liefern.

In Tabelle 12 sind die einzelnen rekonstruierten Werte der Individuen dem Gewichtsbereich der Art bzw. Unterart gegenübergestellt.

	Rekonstruierte Werte des Individuums	Gewichtsbereich der Art
<i>Panthera tigris</i> (w)	81 – 102 kg	75 kg - 110 kg (w)
<i>Panthera pardus</i>	32 – 53 kg	23 kg - 90 kg
<i>Crocuta crocuta</i>	49 – 67 kg	45 kg - ca. 74 kg
<i>Hyaena hyaena dubah</i>	26 – 52 kg	Durschn. 25 kg
<i>Canis lupus dingo</i>	15 – 20 kg	Bis 24 kg
<i>Canis lupus lupus</i> (m)	22 – 33 kg	27 kg – 60 kg
<i>Cuon alpinus</i> (m)	13 – 18 kg	15 kg – 20 kg (m)

Tabelle 12 Rekonstruierte Körpermassen rezenten Individuen und Körpermassenbereich der Art aus folgenden Quellen: *Panthera tigris sumatrae* weiblich: Mazák 1981; *Panthera pardus*: Mills und Hes 1997; *Hayaena hyaena dubah* : Hofer 1998 b; *Crocuta crocuta*: Mills 1990; *Canis lupus dingo*: Cobett 1995, *Canis lupus lupus*: Postanowicz 2004, *Cuon alpinus*: Cohen 1978)

Insgesamt betrachtet liegen die Ergebnisse der Körpermassenrekonstruktion der rezenten Individuen fast alle im Bereich der tatsächlichen Körpermassen dieser Arten und Unterarten.

Bei *Cuon alpinus* scheint der Wert der M₁L-Körpermassenrekonstruktion bei etwas zu niedrig zu sein (13 kg). Ein Gewicht von 13 kg entspricht dem eines weiblichen Alpenwolfs. Männliche Alpenwölfe jedoch wiegen 15 bis 20 kg.

Vertreter der Subspezies *Canis lupus lupus* wiegen 27 – 60 kg (Postanowicz 2004). Bei *Canis lupus lupus* scheint die M_1 -Längen-Körpermassenrekonstruktion mit einem Wert von 22 kg, das Gewicht ebenfalls zu unterschätzen.

Die übrigen Werte liegen alle im Bereich der Körpermassen der jeweiligen Art.

Bei *Panthera pardus* ist allerdings zu berücksichtigen, dass seine Herkunft und sein Geschlecht nicht bekannt sind. Daher werden die Werte hier mit dem gesamten Gewichtsbereich rezenter Leoparden verglichen, der relativ groß ist, da Leoparden geographisch weit verbreitet sind und es in den einzelnen Regionen (Breitengraden) unterschiedliche Größenbereiche gibt. Weiterhin gibt es auch einen Sexualdimorphismus bezüglich der Körpermassen.

Ähnlich verhält es sich beim Individuum der Art *Hyaena hyaena dubah*. Hier erhält man Werte von 26 kg bis 52 kg. Streifenhyänen der Unterart *Hyaena hyaena dubah* wiegen durchschnittlich 25 kg. Ein Gewichtsbereich ist bei dieser Unterart nicht bekannt.

Insgesamt erlaubt diese Betrachtung nur eine grobe Abschätzung. Da allerdings bei den beiden Caniden die M_1 -Längen-Körpermassenrekonstruktion zu eindeutig zu niedrigen Werten führt, ist die Ermittlung der Korrekturfaktoren ein wichtiger Schritt dieser Arbeit.

4.2.2 Übertragbarkeit der Korrekturfaktoren

Wie in Kapitel 2 erläutert sollen die Korrekturfaktoren dazu dienen, die Genauigkeit der Körpermassenrekonstruktion zu erhöhen. Da das tatsächliche Gewicht der Individuen nicht bekannt ist, kann die Abweichung des berechneten vom tatsächlichen Wert nicht ermittelt werden. Es lässt sich auch nicht prüfen, in wie weit die Annahme, dass der Mittelwert der einzelnen Werte dem tatsächlichen Wert am nächsten liegt, bei den verwendeten Arten zutrifft.

Entsprächen die Proportionen einer Art im Verhältnis zur tatsächlichen Körpermasse den Proportionen des Durchschnitts-Vertreterers seiner Tiergruppe, wären die Werte der einzelnen Körpermassenrekonstruktion alle gleich und würden den tatsächlichen Wert wiedergeben.

Es könnte theoretisch auch möglich sein, dass eine Art im Verhältnis zu ihrer Körpermasse im Vergleich zu anderen Vertretern ihrer Art einen kurzen M_1 hat, einen relativ langen Schädel sowie lange und robuste Langknochen hat. Dann würden die

Werte alle im Bereich über dem tatsächlichen Wert liegen und der Näherungswert ebenso höher sein als der tatsächliche Wert.

Es ist allerdings nicht zu erwarten, dass eine Art mit diesen extremen Proportionen (und auch nicht mit Proportionen, die exakt den durchschnittlichen Proportionen entsprechen), tatsächlich existiert.

Normalerweise werden immer einige der Parameter im Verhältnis zur Körpermasse klein oder groß sein, so dass sich die Abweichungen durch Bildung des Mittelwerts annähernd aufheben und daher der Näherungswert vermutlich sehr nahe beim tatsächlichen Wert liegt.

Würde man die Korrekturfaktoren mit Hilfe des tatsächlichen Wertes ermitteln, müsste man bedenken, dass diese keine hundertprozentige Korrektur der Werte gewährleisten können. Je nach Ernährungszustand kann das Gewicht eines Individuums innerhalb gewissen Bereichs schwanken, ohne dass sich die Länge der Knochen oder der Zähne ändert.

Im weiteren wird die Übertragbarkeit der Korrekturfaktoren diskutiert. Zunächst ist allerdings zu beachten, dass bei der Ermittlung der Korrekturfaktoren zu *Cuon alpinus* keine Werte von Schädellängen-, Humeruslänge- und Humerusumfang-Körpermassenrekonstruktion, auf grund fehlender oder beschädigter Knochen, zum Näherungswert beitragen. Vermutlich würde der Näherungswert einen anderen Wert haben, wenn diese Einzelwerte zum Mittelwert beitragen. Geringe Veränderung ist ebenfalls durch den fehlenden Einfluss von Schädellänge auf den Näherungswert bei *Crocota crocuta* anzunehmen. Inwiefern der Näherungswert durch die fehlenden Beiträge dieser Wert verändert wird, ist allerdings nur durch erneute Ermittlung von Korrekturfaktoren an vollständigen Skeletten zu klären, die im Rahmen dieser Arbeit zu Messungen nicht zur Verfügung stehen.

4.2.2.1 Übertragbarkeit

Eine wichtige Frage für diese Arbeit ist, inwieweit die an rezenten Vertretern ermittelten Art- und Gattungsspezifischen Korrekturfaktoren auf die Körpermassenrekonstruktion der fossilen Spezies übertragbar sind. Die Korrekturfaktoren sind unter der Annahme, dass die Proportionen innerhalb einer Art gleich sind, erstellt worden. Dennoch ist mit geringen Schwankungen innerhalb einer Art zu rechnen.

Möglicherweise kann der Sexualdimorphismus zu unterschiedliche Proportionen im Skelettbau innerhalb einer Art führen. Da die Proportionen von Langknochen mit Lokomotion und Beutefang zusammenhängen und der untere erste Molar zum Zerschneiden von Fleisch dient, ist hier kein Sexualdimorphismus zu erwarten, da diese Eigenschaften bei Männchen und Weibchen gleich sind. Durch Ermittlung von geschlechtsspezifischen Korrekturfaktoren oder einem Vergleich der Proportionen der einzelnen Skelettelemente könnte geklärt werden, ob ein Sexualdimorphismus bei der Anwendung der Korrekturfaktoren berücksichtigt werden muss. Dennoch wäre eine Anwendung von geschlechtsspezifischen Korrekturfaktoren bei fossilen Individuen nicht möglich, da bei ihnen das Geschlecht nicht bekannt ist und auch nicht bestimmbar ist.

Interessanter ist die Betrachtung der Variabilität der einzelnen Korrekturfaktoren innerhalb einer Art (*Canis lupus*) bzw. innerhalb einer Gattung (*Panthera*). Dies ermöglicht eine Abschätzung der Übertragbarkeit der Korrekturfaktoren innerhalb von Arten und Gattungen.

Für die beiden Hyänen-Arten und *Cuon* zur Körpermassenrekonstruktion werden gattungsspezifische Korrekturfaktoren verwendet. Bei diesen Gattungen gibt es nur jeweils eine rezente Art, mit Ausnahme von *Hyaena*, und daher kann eine Variabilität innerhalb der rezenten Arten einer Gattung bei diesen Gattungen nicht festgestellt werden (zur zweiten Hyänenart steht im Rahmen dieser Arbeit kein ausreichend vollständiges Skelett zur Verfügung). Vergleicht man allerdings die Korrekturfaktoren innerhalb der Gattung *Panthera*, kann man Unterschiede feststellen. So liegt z.B. der Wert der Humeruslängen-Körpermassenrekonstruktion bei *P. tigris* über dem Mittelwert, bei *P. pardus* hingegen unter dem Mittelwert.

Diese Differenzen zeigen, dass die Übertragbarkeit der Korrekturfaktoren innerhalb der Gattung *Panthera* nicht unbedingt gewährleistet ist.

Inwiefern eine Übertragbarkeit innerhalb der Gattungen *Hyaena*, *Crocota* und *Cuon* gewährleistet ist, lässt sich nicht feststellen.

Vergleicht man die Korrekturfaktoren der beiden Unterarten von *Canis lupus*, findet man ebenfalls Unterschiede. Dennoch weichen die Werte mit Ausnahme der Femurumfang-Körpermassenrekonstruktion jedoch immer in eine Richtung vom Mittelwert ab.

Beim Vergleich von Dingo und Grauwolf ist zu berücksichtigen, dass die Lebensweise dieser beiden Unterarten sich unterscheidet und hier auch vermutlich über einen langen

Zeitraum hinweg kein genetischer Austausch stattgefunden hat. Der Dingo ist vermutlich vor ca. 4000 Jahren durch asiatische Seefahrer als frühe Form domestizierter Hunde nach Australien eingeführt worden und hat sich dort zunächst isoliert von anderen domestizierten Hunden entwickelt (Corbett 1985). Heute gibt es einen Genaustausch mit domestizierten Hunden, nicht aber mit Grauwölfen. Es besteht die Möglichkeit, dass sich die Proportionen im Skelett der beiden Unterarten auf Grund der Anpassung an unterschiedlichen Lebensweise im Lauf der Zeit verändert haben, die die Ursache für die Unterschiede bei den einzelnen prozentualen Abweichungen darstellen. Diese Annahme müsste allerdings durch vergleichende morphologische Studien an hand von Wolf und Dingo-Skeletten geprüft werden.

Auch bei fossilen Arten besteht die Möglichkeit, dass aufgrund einer Anpassung an eine möglicherweise andere Lebensweise andere Proportionen im Skelett auftreten. Ob dies auf die fossilen Arten zutrifft, kann nur geprüft werden, wenn ein vollständiges Skelett (intakter Schädel und mindestens ein intakter M_1 , Humerus und Femur) eines Individuums der zu untersuchenden Art aus dem Pleistozän gefunden wird. Da es sich bei den Funden von Jawa allerdings nur um einzelne Knochen und Zähne handelt, ist dies nicht möglich. Ein Fund eines vollständigen Skeletts würde allerdings die Möglichkeit eröffnen, Korrekturfaktoren für die fossilen Vertreter der Arten zu erstellen.

4.2.2.2 Korrekturfaktoren für *Megacyon merriami* und *Mececyon trinilensis*

Schwierig ist die Übertragbarkeit des Korrekturfaktors für die M_1 -Längenkörpermassenrekonstruktion von *Megacyon merriami* und *Mececyon trinilensis* zu beurteilen. Der verwendete Korrekturfaktor stellt den Mittelwert der Korrekturfaktoren für die M_1 -Längen-Körpermassenrekonstruktion der 3 verwendeten Caniden (*Cuon alpinus*, *Canis lupus lupus* und *Canis lupus dingo*) dar. Als alternative Möglichkeit könnte man die prozentuale Abweichung des berechneten vom beobachteten Wert zur Ermittlung des Korrekturfaktors verwenden. Hier müsste man allerdings von einer Abweichung nach oben und unten ausgehen, da die M_1 -Längenkörpermassenrekonstruktion bei einigen Caniden auch zu höheren Werten führt (van Valkenburgh 1990) und nicht nur das tatsächliche Gewicht unterschätzt, wie bei den drei verwendeten Vertretern. So besteht durchaus die Möglichkeit, dass die M_1 -Längen-Körpermassenrekonstruktion bei den beiden (oder einer der beiden) fossilen Arten die Körpermasse überschätzt und nicht unterschätzt wird.

Die Verwendung der prozentualen Abweichung ist jedoch vermutlich weniger sinnvoll, da die Daten von van Valkenburgh (1990) auf Messwerten von Einzelindividuen basieren, die mit dem durchschnittlichen Gewicht der Spezies (und Geschlechts) ein Wertepaar bilden, und nicht die Abweichung vom Näherungswert des tatsächlichen Gewichts des Individuums wiedergeben. Daher ist die Verwendung der durchschnittlichen Abweichung als Korrekturfaktor für die großen Caniden vermutlich eine eher optimale Lösung für das Problem. Insgesamt betrachtet lässt sich die Übertragbarkeit der Korrekturfaktoren auf die fossilen Arten nur schwer eindeutig beurteilen. Bei *Panthera tigris* und bei *Panthera pardus* ist jedoch von der besten Übertragbarkeit auszugehen, da es sich hier bei den Fossilien um Vertreter dieser beiden Arten handelt.

4. 3 Körpermassenrekonstruktion der pleistozänen

Carnivoren von Jawa

In diesem Abschnitt werden die Ergebnisse der Körpermassenrekonstruktionen der Carnivoren von Jawa diskutiert.

4.3.1 Übersicht der rekonstruierten Körpermassen der Arten der *Stegodon-Homo erectus*-Fauna

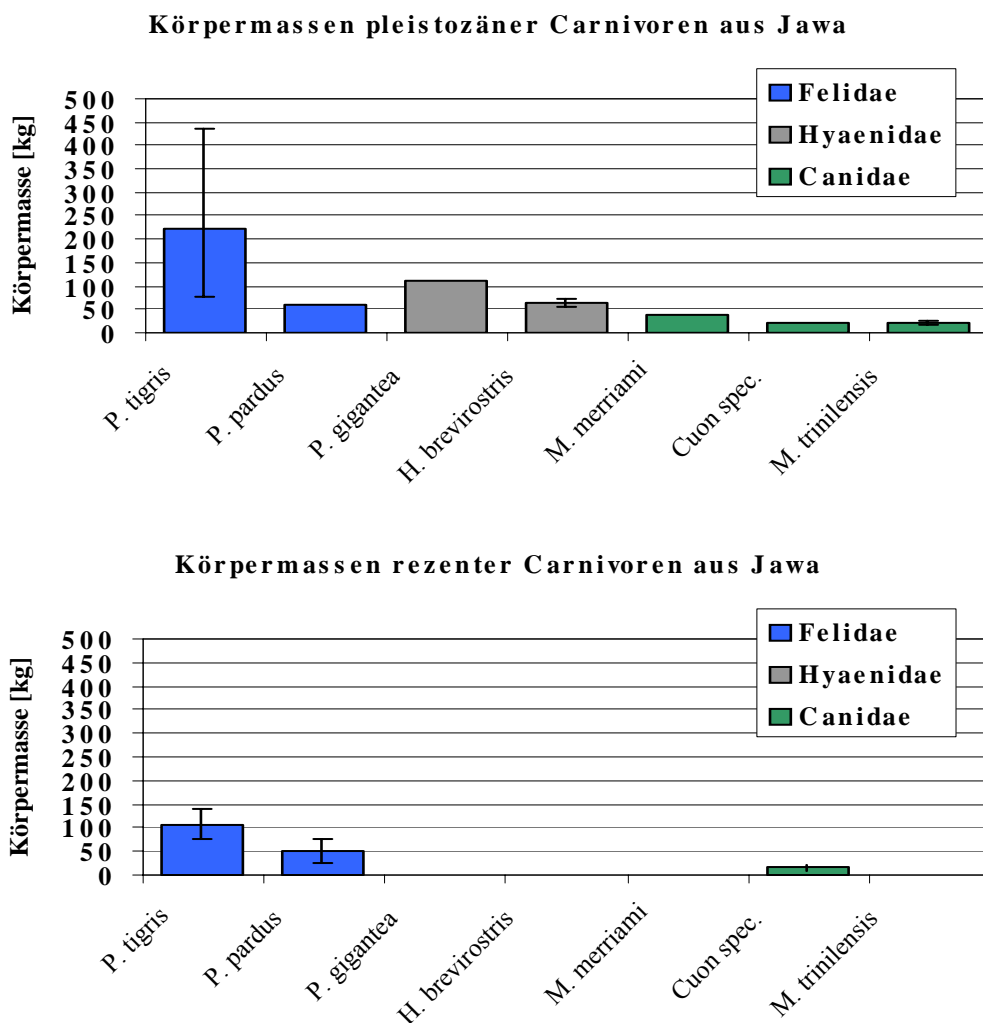


Abb. 22 Oben: Gesamtübersicht der rekonstruierten Körpermassen der großen Carnivoren des Pleistozäns in Jawa.

Unten: Gesamtübersicht der rekonstruierten Körpermassen der großen Carnivoren des heutigen Jawa.

Dargestellt sind die Mittelwerte aller Rekonstruktionen zu den einzelnen Arten und der jeweils kleinste und größte Wert (Fehlerbalken).

In Abb. 22 ist die Abbildung 19 aus Kapitel 3 noch einmal im Vergleich der Körpermassen heutiger Carnivoren von Jawa dargestellt. Erkennbar ist, dass der Tiger sowohl im Pleistozän als auch heute der Vertreter mit dem höchsten Gewicht ist. Die Hunde stellen heute und im Pleistozän die Arten mit den geringsten Körpermassen dar. Der Leopard liegt heute und im Pleistozän zwischen diesen beiden Gruppen. Hyänen gibt es seit der Punung Fauna nicht mehr, daher ist hier kein Vergleich möglich.

Bei dem Vergleich der Körpermassen ist allerdings zu beachten, dass es auch die Hyäne *Crocuta crocuta* im Pleistozän von Jawa gab, zu der keine Fossilien vorhanden sind, die zur Körpermassenrekonstruktion verwendet werden können. Weiterhin besteht die Möglichkeit, dass auch Machairodontinae im Pleistozän von Jawa gab und diese möglicherweise die größten Carnivoren darstellten.

Im folgenden werden die Ergebnisse der einzelnen Arten näher diskutiert

4.3.1.1 Felidae

Beim Tiger ist die große Gewichtsspanne auffallend, die sich von 77 kg bis 354 kg erstreckt. Er erreicht damit deutlich größere Körpermassen als der rezente Tiger von Jawa, die bis zu 144 kg wiegen können (Mazák 1981). Er übertrifft sogar die größten rezenten Tiger, die in Russland und China leben und bis zu 306 kg wiegen können (Mazák 1981). Auffallend ist die große Gewichtsspanne, die einer Abweichung vom Mittelwert von -65% und $+37\%$ entspricht. Für diese große Abweichung gibt es möglicherweise unterschiedliche Erklärungen. Sowohl der kleinste Wert als auch der größte Wert sind das Resultat der Femurlängen-Körpermassenrekonstruktion. Die Theorie, dass die Proportionen (z.B. kurze M_1 -Länge im Verhältnis zur Humeruslänge) des pleistozänen Tigers eventuell anders sind als die des rezenten Tigers, scheiden daher aus. Eine mögliche Fehlerquelle könnte eine falsche taxonomische Zuordnung einiger Knochen sein. Möglicherweise handelt es sich bei dem kleineren Femur um einen Knochen von *Panthera pardus* und nicht von *Panthera tigris*. Diese lassen sich hauptsächlich in der Größe voneinander unterscheiden (Hemmer 1971). Da diese Arbeit jedoch nicht die taxonomische Zuordnung der fossilen Knochen behandelt, wird dieser Punkt nicht näher diskutiert.

Die Körpermassenrekonstruktion von *P. pardus* ergibt einen Wert von 60 kg. Dieser Wert liegen im Bereich des Gewichts rezenter asiatischer Leoparden, von 25 – 77 kg (Ognev 1935, Heptner und Sludskii 1972, Pocock 1939, Phillips 1935, Rabinowitz 1989). Leider ist das Gewicht jawansicher rezenter Leoparden nicht bekannt.

Bei der Berechnung der bevorzugten Beutemasse muss berücksichtigt werden, dass die Körpermasse nur von einem Individuum resultiert.

Bei Betrachtung der Ergebnisse der Körpermassenrekonstruktion der Pantherinen muss man noch einen weiteren möglichen Fehler miteinbeziehen, der bei den anderen Familien auszuschließen ist. Da in der Stichprobe sowohl Langknochen, als auch Zähne vorhanden sind, kann es durchaus möglich sein, dass von einem Individuum mehrere Fossilien vorhanden sind. Stammen die Fossilien von unterschiedlichen Fundstellen, ist es möglich, dies auszuschließen; allerdings sind bei einigen Zähnen nur ungenaue Fundortangaben gemacht. Sind z. B. rechter und linker Knochen oder rechter und linker Zahn vorhanden, ist es recht einfach auszuschließen, dass die beiden Fossilien von einem Individuum stammen, da bei rezenten Langknochen die Unterschiede ca. 3 mm betragen können und bei Zähnen weniger als 0,5 mm. Da dies bei den fossilen Knochen nicht zutrifft, kann man davon ausgehen, dass bei den Caniden und Hyaeniden, bei denen nur Zähne zur Körpermassenrekonstruktion verwendet werden, kein Individuum mit mehreren Fossilien in der Stichprobe vertreten ist. Bei den Feliden ist es möglich, dass der Schädel und der Femur und/oder der Humerus von Ngandong von einem Individuum stammen. Ebenso besteht die Möglichkeit, dass die Funde von Watualang (ein Unterkieferfragment und ein Humerus) zu einem Individuum gehören.

4.3.1.2 Hyaenidae

Crocota gigantea ist die größte Hyäne des pleistozänen Javas. Es fällt bereits bei alleiniger Betrachtung der Zähne auf, dass diese Tiere ein wesentlich größeres Gebiss gehabt haben müssen, als rezente Hyänen. Leider ist hier wie beim Leopard nur das Gewicht eines Individuums rekonstruierbar, das 109 kg wiegt. Dies entspricht einem höheren Gewicht als *Hyaena hyaena barabara*, die bis zu 100 kg wiegen kann.

Hyaena brevisrostris ist mit einem mittleren Gewicht von 64 kg vergleichbar mit größeren rezenten Vertretern von *Hyaena brunnea*, die ein Gewicht von bis zu 72,6 kg (Roberts 1954) haben können.

Palmquist und Arribas (2001) gehen davon aus, dass *Hyaena brevisrostris* 10 – 20 % größer ist, als heutige Tüpfelhyänen. Rezente Tüpfelhyänen wiegen ca. 45 – 55 kg (Kruuk 1972, Hofer 1998 b). Nach einer Studie von Mills (1990) haben Weibchen ein durchschnittliches Gewicht von 70,9 (\pm 3,3) kg und Männchen ein durchschnittliches Gewicht von 59,0 (\pm 2,8) kg. Demnach müsste *Hyaena brevisrostris* ein Gewicht von 55 – 65 kg oder von 71, 45 – 77,94 kg haben (jeweils Mitte der Gewichtsspanne + 10 % bis

+20%). Dies ist mit den Ergebnissen aus 3.1.5 vereinbar, da das mittlere Gewicht 64 kg beträgt.

4.3.1.3 Caniden

Beim Vergleich der Körpermassen der 3 Caniden-Spezies ist *Megacyon merriami* mit einer Masse von 38 kg der größte Canide. Seine Größe ist vergleichbar mit der rezenter Wölfe (*Canis lupus lupus*), die 27 – 60 kg wiegen können (Postanowicz 2004). *Mececyon trinilensis* hat eine rekonstruierte mittlere Körpermasse von 22 kg (n = 2, Standabw = 6,37). Seine Körpermasse ist vergleichbar mit der rezenter afrikanischer Wildhunde, die durchschnittlich 26 kg wiegen (Woodroffe 2004). Der pleistozäne *Cuon spec.* hat eine Körpermasse von 20 kg. Rezente Vertreter der Gattung *Cuon* haben Körpermassen von 10 – 20 kg. Der fossile *Cuon* liegt in diesem im Bereich.

4.3.1.4 Körpermassen des Tigers in den einzelnen Faunen des Pleistozäns

Betrachtet man die Abb. 19 in Kapitel 3, die die Körpermassen des Tigers in den einzelnen Faunen (eingeteilt nach Sondaar 1984) darstellt, ist zu erkennen, dass das Gewicht sich im Laufe der Faunen verändert. Dies könnte auch eine weitere mögliche Ursache des großen Körpermassenbereichs des Tigers in der *Stegodon-Homo erectus* Fauna sein.

Der Darstellung der mittleren Körpermassen der einzelnen Faunen zeigt nämlich, dass die Größenvariationen innerhalb der einzelnen Fauna geringer sind als die der *Stegodon- Homo erectus* Fauna.

Aus Abb. 19 ist erkennbar, dass die Körpermassen von *Panthera spec.* der Ci Saat Fauna im Bereich der Körpermassen von *Panthera tigris* der Kedung Brubus Fauna liegen. Ebenso liegen die Körpermassen der Punung Fauna im (unteren) Bereich der Körpermassen der Ngandong Fauna. Die Gewichtsbereiche der Punung Fauna sowie der Ngandong Fauna überschneiden sich jedoch nicht mit den Gewichtsbereichen der Ci Saat Fauna und der Kedung Brubus Fauna. Somit kann man die Aussage machen, dass die Körpermassen in den Ngandong und Punung Fauna tendenziell größer sind als in der Kedung Brubus Fauna und Ci Saat Fauna. Ebenso haben sie eine höhere Körpermasse als rezente Tiger von Jawa. Die Körpermasse des Tigers nimmt daher im Zeitraum zwischen der Kedung Brubus Fauna und der Ngandong Fauna tendenziell zu und verkleinert sich vermutlich daraufhin wieder, da die Körpermassen der Punung Fauna im unteren Gewichtsbereich der der Ngandong Fauna liegen.

Bei der One-Way-ANOVA lassen sich zwischen den mittleren Körpermassen der einzelnen Faunen jedoch keine signifikanten Unterschiede feststellen ($P = 0,0517$). Daher kann man nur von tendenziellen Körpermassenunterschieden ausgehen. Möglicherweise könnte eine größere Stichprobe zu einem anderem statistischen Ergebnis führen.

Die Gewichtsspanne bei *Panthera tigris* in der Ngandong Fauna ist dennoch sehr groß (Differenz zwischen Minimum und Maximum = 286,53 kg). Möglicherweise ist diese Differenz durch Sexualdimorphismus erklärbar. Nach Mazák (1981) sind bei allen rezenten Unterarten der Art *Panthera tigris* die Männchen schwerer als die Weibchen. So wiegt z. B. das kleinste *Panthera tigris tigris* Weibchen 100 kg und das größte *Panthera tigris tigris* Männchen 258 kg. Dies ist ein Unterschied von 158 kg. Geht man von der Mitte dieses Gewichtsbereichs aus (179 kg), besteht eine Abweichung in beide Richtungen um 44,13%. Geht man bei den fossilen Tigern von der Mitte des Gewichtsbereichs aus (291,28 kg), beträgt die Abweichung 49,19 %. Der große Gewichtsbereich könnte durchaus mit Sexualdimorphismus erklärt werden. Dieser wäre dann bei den fossilen Tigern um ca. 5 % größer als bei rezenten Tigern.

4.3.2 Zusammenfassung

Insgesamt unterscheiden sich die einzelnen Vertreter der Carnivoren des Pleistozäns von Jawa geringfügig zu den rezenten Vertretern auf Jawa. Die beiden Caniden-Spezies haben Körpermassen, die mit rezent großen Hunden (Grauwolf, afrikanischer Wildhund) vergleichbar sind.

Der Tiger scheint seine Körpermasse im Laufe des Pleistozäns zu vergrößern. Vermutlich hat sich seine Körpermasse im Zeitraum zwischen der Ci Saat und Kedung Brubus Fauna nicht verändert. Im Zeitraum zwischen der Kedung Brubus Fauna und der Ngandong Fauna hat sich seine Körpermasse tendenziell vergrößert. In der Punung Fauna scheint sie tendenziell wieder kleiner zu werden.

Die Stichprobengröße ist bei nahezu allen Arten gering. Sie könnte jedoch nur durch Ausgrabungen vergrößert werden. Hierbei ist zu berücksichtigen, dass von Carnivoren im Gegensatz zu Pflanzenfressern grundsätzlich weniger Fossilien vorhanden sind, da ein Ökosystem für eine geringere Anzahl an Carnivoren als an Herbivoren Kapazität hat. Daher gibt es auch grundsätzlich wenige Carnivoren-Fossilien.

4. 4 Beutemassespektren der pleistozänen Carnivoren

4.4.1 Gültigkeit der berechneten bevorzugten Beutemassen

Bevor die bevorzugten Beutemassen diskutiert werden, wird zunächst die Genauigkeit der berechneten Werte abgeschätzt.

4.4.1.1 Gültigkeit für Katzen

In Hemmers Publikation ist weder der Standardfehler noch die durchschnittliche prozentuale Abweichung zu der Regression zur PFM-Berechnung angegeben. Nur der Korrelationskoeffizient ist angegeben. Dieser hat einen Wert von 0,96 und zeigt daher eine gute Korrelation an. Wie bereits erwähnt, ist der Korrelationskoeffizient kein guter Indikator für die Stärke der Korrelation, da seine Größe auch von anderen Faktoren abhängt (Smith 1984). Daher liegt es nahe, zusätzlich den Standardfehler, und die durchschnittliche prozentuale Abweichung des berechneten vom tatsächlichen Wert zu ermitteln.

Da die Daten, mit denen die Regression erstellt worden ist, seiner Publikation entnommen werden können, ist dies möglich.

Hierbei ist allerdings zu überlegen, ob es wirklich sinnvoll ist, die durchschnittliche prozentuale Abweichung des PFM von der durchschnittlichen Beutemassen aus den Freilandstudien zu berechnen wie es normalerweise zur Berechnung des %PEE durchgeführt wird.

Da Hemmer die durchschnittlichen Beutemassen nicht mit ihrem absolutem Wert, sondern bereits als Beutemassenklassen angibt (und für seine Regression verwendet), ist es nicht möglich, die prozentuale Abweichung des PFM von diesem absoluten Wert zu berechnen. Es ist allerdings möglich, die Abweichung der bevorzugten Beutemassenklasse aus den Freilandstudien von der über den PFM ermittelten Beutemassenklasse zu berechnen. In diesem Fall ist diese Berechnung auch eine bessere Möglichkeit zur Abschätzung des durchschnittlichen (prozentualen) Fehlers, da ein Predator nicht Beute einer bestimmten Masse, sondern einer Massenkategorie bevorzugt jagt. Daher wird die durchschnittliche Abweichung der berechneten von der tatsächlichen Beutemassenklasse berechnet. Diese Abweichung wird nicht in Prozent, sondern in Anzahl an Beuteklassen angegeben.

Hierbei ist natürlich zu bedenken, dass Abweichungen auch entstehen können, obwohl die absoluten Werte kaum voneinander abweichen. Liegt die durchschnittliche Beutemasse z.B. bei 34 kg und der PFM bei 35 kg, erhält man eine Abweichung um eine Beuteklasse, obwohl die Abweichung der absoluten Werte geringer ist. Umgekehrt

kann z.B. die durchschnittliche Beutemasse bei 780 kg liegen und der PFM bei 1040 liegen. Dann erhält man keine Abweichung der berechneten von der tatsächlichen Beutemassenklasse.

In Tabelle 19 sind die berechneten Beutemassenklasse und die Abweichung der berechneten Beutemassenklasse von der im Freiland bevorzugten Beutemassenklasse dargestellt. Zusätzlich sind die von Hemmer verwendeten Körpermassen und bevorzugten Beutemassenklassen aus Freilandstudien, die zur Berechnung verwendet wurden aufgeführt.

Spezies	Körpermasse	Beutemasse (Freiland)	Beutemasse (Berechnet)	Abweichung
<i>Panthera leo</i>	150	200	200	0
<i>Panthera onca</i>	70	100	50	1
<i>Panthera pardus</i>	45	50	20	1
<i>Panthera tigris tigris</i>	180	200	500	1
<i>Uncia uncia</i>	45	100	20	2
<i>Neofelis nebulosa</i>	16	10	5	1
<i>Puma concolor</i>	50	50	50	0
<i>Acinonyx jubatus</i>	40	20	20	0
<i>Caracal caracal</i>	10	2	2	0
<i>Leptailurus serval</i>	12	1	2	1
<i>Profelis aurata</i>	9	1	1	0
<i>Catopuma tmincki</i>	12	2	2	0
<i>Lynx lynx</i>	20	10	5	1
<i>Lynx canadensis</i>	10	2	2	0
<i>Lynx pardinus</i>	11	2	2	0
<i>Lynx rufus</i>	9	1	1	0
<i>Otocolobus manul</i>	3	0,1	0,2	1
<i>Felis nigripes</i>	1,5	0,05	0,05	0
<i>Felis chaus</i>	5	1	0,5	1
<i>Felis margarita</i>	2,5	0,1	0,1	0
<i>Felis silvestris</i>	4	0,5	0,2	1
<i>Prionailurus bengalensis</i>	3	0,2	0,2	0
<i>Prionailurus iriomotensis</i>	4	0,2	0,2	0
<i>Prionailurus rubiginosus</i>	1,5	0,1	0,05	1
<i>Prionailurus viverrinus</i>	9	0,5	1	1
<i>Leopardus paradalis</i>	10	0,2	2	3
<i>Oncifelis guigna</i>	2,2	0,05	0,1	1
<i>Herpailurus yagouaroundi</i>	5	0,5	0,5	0

Tabelle 13 Abweichungen der berechneten bevorzugten Beutemassenklasse von den bevorzugten Beutemassenklassen aus Freilandstudien angebenen in Anzahl an Beuteklassen. Körpermasse und Beutemasse Freiland sind von aus Hemmers Studie (2004) entnommen. Die Beutemasse (Berechnet) ist mit Hemmers Mehtode (2004) berechnet worden

Betrachtet man die Abweichungen der berechneten bevorzugten Beutemassenklassen von den tatsächlich bevorzugten Beutemassenklassen in Tabelle 13, so erhält man 14 mal eine Abweichung um 0 Beutemassenklassen, 12 mal eine Abweichung um 1

Beutemassenklasse, 1 mal eine Abweichung um 2 und 1 mal eine Abweichung um 3 Beutemassenklassen.

Insgesamt erhält man eine durchschnittliche Abweichung um 0,6 Beutemassenklassen. Dies ist keine starke durchschnittliche Abweichung. Bei *Panthera tigris tigris* und *Panthera pardus* erhält man eine Abweichung um 1 Beutemassenklasse. Der indische Tiger bevorzugt kleinere Beute als berechnet, während der Leopard Beute bevorzugt, die einer Beutemassenklasse höher entspricht. Möglicherweise, unterschätzt daher auch die berechnete Beutemasseklasse die tatsächlich bevorzugte Beutemassenklasse des pleistozänen Leoparden. Beim pleistozänen Tiger wird möglicherweise die tatsächlich bevorzugte Beutemasse überschätzt.

4.4.1.2 Gültigkeit für Hyänen

Bei Hemmers Regression zur Berechnung der bevorzugten Beutemassenklasse handelt es sich um eine Regression, die auf Daten von Feliden basiert. Inwiefern sie übertragbar auf Vertreter der Canidae und Hyaenidae ist, wird in diesem Abschnitt diskutiert.

Zunächst wird wie bei den Feliden die Abweichung von berechneter Beutemassenklasse und im Freiland bevorzugter Beutemasse berechnet und in den Tabelle 14 und 15 angegeben.

Spezies	Körpermasse	Beutemasse (Freiland)	Beutemasse (Berechnet)	Abweichung
<i>Crocota crocuta</i>	50 kg	100 kg	50 kg	1
<i>Hyaena brunnea</i>	40 kg	10 kg	20 kg	1

Tabelle 14 Abweichungen der berechneten bevorzugten Beutemassenklasse von den bevorzugten Beutemasseklassen aus Freilandstudien angebenen in Anzahl an Beuteklassen. Die Körpermasse ist folgenden Studien entnommen:

Crocota crocuta: Kruuk 1972; *Hyaena brunnea*: Mills 1990

Die durchschnittlichen Beutemassen von Freilandstudien sind auf Basis von Daten aus folgenden Studien berechnet: *Crocota crocuta*: Kruuk 1972; *Hyaena brunnea*: Mills 1990

Die Beutemasse (berechnet) ist mit Hemmers Methode (2004) berechnet worden.

Der Tabelle 14 ist entnehmbar, dass bei keiner der beiden Spezies die nach Hemmer berechnete Beutemassenklasse mit der aus Freilandstudien übereinstimmt. Die Abweichungen betragen jeweils 1.

Crocota crocuta bevorzugt eine größere Beuteklasse als mit Hemmers Regression berechnet, während *Hyaena brunnea* eine niedrigere Beutemassenklasse bevorzugt.

Die Ursachen der Abweichungen hängen vermutlich mit der Ernährung und dem Jagdverhalten der Hyänen zusammen, das sich auf unterschiedliche Weisen von dem der Katzen unterscheidet.

Die Tüpfelhyäne hat eine primär carnivore Ernährung ähnlich wie Katzen. Das Jagdverhalten hingegen, unterscheidet sich stark von dem der Katzen. Katzen jagen fast ausschließlich allein. Die Tüpfelhyäne hingegen jagt hauptsächlich im Rudel.

Die Ursache der Korrelation von bevorzugter Beutemasse und Körpermasse besteht sehr wahrscheinlich darin, dass zur Überwältigung der Beute eine bestimmte Größe und Kraft notwendig ist. Weiterhin muss sich die Jagd für den Predator lohnen. Jagt er im Verhältnis zu seiner Körpermasse kleine Beutetiere, sind mehrere Beutetiere und damit auch mehrere Jagdanläufe nötig um seinen Bedarf an Biomasse zu decken.

Jagen mehrere Tiere im Rudel, können sie gemeinsam ein im Verhältnis zu ihrem Individual-Gewicht großes Tier erlegen, da sie gemeinsam insgesamt mehr Kraft aufwenden können.

Da sie sich die Beute teilen (müssen) lohnt sich die Jagd von kleinen Tieren nicht.

Vermutlich bevorzugt die Tüpfelhyäne auf grund der Jagd in der Gruppe Beute einer größeren Beutemassenklasse als berechnet.

Die braune Hyäne hingegen bevorzugt eine kleinere Beutemassenklasse als berechnet. Braune Hyänen jagen wie Katzen hauptsächlich alleine.

Da sie sich aber verstärkt von Aas ernähren, erzielen sie nur 6% ihrer Biomasse durch Jagd (Mills 1990). Die Jagd hat daher für ihre Ernährung keine so große Bedeutung wie bei der Tüpfelhyäne, die 70 % der Biomasse durch Jagd erzielt (Mills 1990). Vermutlich wählt sie kleinere Tiere als Beute aus, da sie nicht zwingend auf die Jagd angewiesen ist und auch daher auch kein geübter Jäger ist.

Insgesamt beträgt die Abweichung bei den Hyaeniden im Durchschnitt eine Beuteklasse.

4.4.1.3 Gültigkeit für Hunde

Spezies	Körpermasse	Beutemasse (Freiland)	Beutemasse (Berechnet)	Abweichung
<i>Cuon alpinus</i>	15 kg	50 kg	5 kg	3
<i>Canis lupus irremotus</i>	46 kg	200 kg	20 kg	3
<i>Lycan pictus</i>	28 kg	50 kg	10 kg	2
<i>Canis simensis</i>	15 kg	1 kg	5 kg	2

Tabelle 15 Abweichungen der berechneten bevorzugten Beutemassenklasse von den bevorzugten Beutemasseklassen aus Freilandstudien angegebenden in Anzahl an Beuteklassen. Körpermasse ist folgenden Studien entnommen:

Cuon alpinus: Chohen 1978; *Canis lupus irremotus*: Fuller und Nowatski 1955, *Lycan pictus*: Woodroffe et al. 2004 *Canis simensis*: Sillero-Zubiri und Gottelli 1994

Die durchschnittlichen Beutemassen von Freilandstudien sind auf Basis von Daten aus folgenden Studien *Canis lupus*: Mech 1970, *Lycan pictus*: Woodroffe et. al. 2004 *Canis simensis*: Sillero-Zubiri und Gottelli 1995 worden (Zu *Cuon alpinus* ist die bereits berechnete durchschnittliche Masse aus der Studie von Karanth und Sunquist 1995 entnommen worden) und in die jeweilige Beutemassenklasse nach Hemmers Einteilung eingeordnet.

Die Beutemasse (Berechnet) ist mit Hemmers Mehtode (2004) berechnet worden.

Die Tabelle 15 zeigt die Abweichungen der berechneten von der tatsächlich im Freiland bevorzugten Beutemassenklasse. Wie bei den Hyaeniden stimmt die berechnete mit der tatsächlich bevorzugten Beutemassenklasse bei keinem Vertreter überein. Die Abweichungen betragen jeweils 1 – 3 Klassen. Durchschnittlich liegt sie bei 2. Hierbei ist allerdings zu berücksichtigen, dass die Familie der Canidae wesentlich mehr als nur 4 Vertreter beinhaltet. Diese 4 Vertreter sind hier als Beispiele gewählt, da es sich zum einen um Vertreter handelt, die von der Körpermasse vergleichbar mit den fossilen Arten von Jawa sind. Zum anderen ist die Gattung *Cuon* bedeutend, da diese im Pleistozän auf Jawa vorkam.

Die Ursachen der Abweichungen hängen vermutlich ähnlich wie bei den Hyänen mit Ernährung und dem Jagdverhalten der Hunde zusammen, das sie sich auf ähnliche Weisen von dem der Katzen unterscheidet.

Cuon alpinus bevorzugt nach der Berechnung mit Hemmers Methode eine um drei Beutemassenklassen kleinere Beutemassenklasse, als in der Freilandstudie beobachtet wurde. Die berechnete bevorzugte Beutegröße liegt in der Beutemassenklasse 5 kg. Im Freiland beobachtet man hingegen, dass die Beute der Beutemassenklasse 50 kg bevorzugt gejagt wird (nach Karanth und Sunquist 1995).

Bei *Canis lupus irremotus* liegen zwischen der nach Hemmer berechneten Beutemassenklasse und der nach Freilandstudien ermittelten bevorzugten Beutemasseklasse 3 Beutemassenklassen Unterschied. Auch hier unterschätzt die Regression von Hemmer die tatsächliche Beutemassenklasse.

Lycaon pictus jagt bevorzugt Tiere, die der Beutemassenklasse zwei Beutemassenklassen höher einzuordnen sind.

Betrachtet man Ernährung und Jagdverhalten dieser 3 Arten mit den Feliden ist folgendes festzustellen..

Caniden haben zwar grundsätzlich einen höheren Anteil an pflanzlicher Nahrung in ihrer Ernährung und sind daher im Vergleich zu Katzen eher omnivor. Bei den *Cuon alpinus*, *Canis lupus irremotus* und *Lycaon pictus* handelt es sich allerdings um stark carnivore Vertreter der Hunde, die nur einen geringen Anteil an Pflanzen in ihrer Ernährung haben. Daher unterscheiden sie sich hinsichtlich ihrer Nahrung nicht stark von den Feliden.

Sie jagen allerdings wie die Tüpfelhyäne im Rudel. Vermutlich bevorzugen sie daher 2 bzw. 3 höherliegende Beutemassen als berechnet.

Der Äthiopienfuchs (*Canis simensis*) hingegen jagt Beute, die der zwei Klassen unter der berechneten liegenden Beutemassenklasse zuzuordnen ist. Daher liegt es nahe, anzunehmen, dass er verstärkt omnivor ist und sich daher von Aas und pflanzlicher Nahrung ernährt und wie die braune Hyäne nicht auf die Jagd angewiesen ist. Erstaunlicherweise ernährt er sich stark carnivor. Er frisst nur gelegentlich pflanzliche Nahrung (Sillero-Zubiri und Gottelli 1994). Seine Hauptbeute besteht aus Nagern, die ca. 1 kg wiegen und die er alleine jagt. Die Jagd auf relativ kleine Beute ist daher nur schwer erklärbar. Vermutlich spielen bei der Beutewahl noch weitere Faktoren eine Rolle. Ein Hinweis könnte zum einen Schallers Aussage geben. Er beschreibt, dass die bevorzugte Beutemasse (von Feliden) von Körpermasse, der Gelegenheit Aas zu fressen, der Verfügbarkeit und der Dichte abhängt. In Gebieten, in denen der Äthiopienfuchs lebt, ist Beute scheinbar Arten der 5 kg-Klasse im Verhältnis zu Arten der 1 kg-Klasse wesentlich seltener zu sein, als in anderen Gebieten (Sillero-Zubiri 1995). Es ist wichtig, die Dichte einer Beutemasse in die Berechnung der bevorzugten Beutemasse miteinzubeziehen. Hemmer verwendete für seine Studie durchschnittliche Beutemassen. Eine Beutewahl besteht dann, wenn der Anteil eines bestimmten Beutetyps in der Ernährung höher ist als ihr Anteil an Beute in der Umwelt (Chesson 1972). Die Ergebnisse einer Studie von *Canis simensis* ergeben, dass seine Nahrung aus 96 % kleiner Nagetiere besteht, allerdings *Lepus starcki* (der in die 5 kg-Klasse einzuordnen ist) gegenüber Ratten bevorzugt wird (Sillero-Zubiri und Gottelli 1995). Weiterhin korreliert die Häufigkeit an Beutetieren in seiner Ernährung mit der Häufigkeit der Beute (Sillero-Zubiri und Gottelli 1995).

Außerdem leben viele Beutegreifer in diesem Gebiet (12 weitere Arten, Sillero-Zubiri und Marino 2004). Daher besteht ein hoher Konkurrenzdruck zwischen den Beutegreifern hinsichtlich der Beutetiere. Möglicherweise muss der Äthiopienwolf aufgrund von Konkurrenz und einer geringen Dichte an Tieren seiner bevorzugten Beutemassenklasse auf die Jagd kleinerer Beutetiere ausweichen.

4.4.1.4 Zusammenfassung

Insgesamt betrachtet jagen Caniden und Hyaeniden, die im Rudel jagen, Beute von höheren Beutemassenklassen als berechnet. Aasfressen und eine omnivore Ernährung scheint zur Bevorzugung einer kleineren Beutemasse zu führen. Es gibt aber auch Abweichungen, die sich nicht unbedingt durch eine bestimmte charakteristische Ernährung erklären lassen. Vermutlich sind hier die Ursachen in Dichte und Verfügbarkeit, sowie interspezifische Konkurrenz zu finden. Die folgenden Tabellen fassen die Ernährungs- und Jagd-Typen der einzelnen Familien und die jeweilige Abweichungen der berechneten von den tatsächlichen Werten zusammen.

Ernährungstyp	Jagd/Aas	Jagdverhalten	Spezies	Abweichung
carnivor	Jagd	Gruppe	<i>Crocuta crocuta</i>	+1
omnivor	Aas	solitär	<i>Hyaena brunnea</i>	+1

Tabelle 16 Abweichungen der berechneten von der bevorzugten Beutemasseklasse (in Klassen), die bei bestimmten Ernährungstypen und Ernährung bei Hyaeniden auftreten

Ernährungstyp	Jagd/Aas	Jagdverhalten	Spezies	Abweichung
carnivor	Jagd	Gruppe	<i>Canis lupus</i> , <i>Cuon alpinus</i> , <i>Lycaon pictus</i>	+2 bis +3
carnivor	Jagd	solitär	<i>Canis simensis</i>	-2

Tabelle 17 Abweichungen der berechneten von der bevorzugten Beutemasseklasse (in Klassen), die bei bestimmten Ernährungstypen und Ernährung bei Caniden auftreten

Auch bei den Feliden kann man Abweichungen von 1 bis 3 Beutemassenklassen erkennen. Die Ursachen hierfür liegen vermutlich ähnlich wie beim Äthiopienfuchs mit

der Dichte und Verfügbarkeit der Beute zusammen. Auch Konkurrenz kann eine Rolle spielen.

Die Jagd im Rudel führt sowohl bei den Hunden als auch bei den Hyänen zu größeren Beutemassenklassen als berechnet. Da Löwen ebenfalls im Rudel jagen, ist zu erwarten, dass die nach Hemmer berechnete Beutemassenklasse ihre tatsächlich bevorzugte Beutemassenklasse ebenfalls unterschätzt. Betrachtet man allerdings Tabelle 13, ist zu erkennen, dass die berechnete bevorzugte Beutemassenklassen nicht von der tatsächlichen im Freiland vorgefundenen Beutemassenklasse abweicht. Trotz Gruppenjagd erhöht sich die bevorzugte Beutemasse beim Löwen nicht.

Ein weiterer Unterschied zwischen Katzen und Hyänen sowie Hunden ist der Tötungsbiss. Pantherinen töten ihre Beute, indem sie ihr entweder die Halsschlagader zudrücken oder das Rückenmark durchtrennen.

Hunde und Hyänen, die im Rudel jagen, greifen das Beutetier von allen Seiten an. Grauwölfe und afrikanische Wildhunde beißen ihre Beute in Rumpf, Flanken, Nase, Hals und Schultern (Mech 1970). Tüpfelhyänen zeigen ein ähnliches Jagdverhalten. Sie werfen das Beutetier um und beginnen es aufzufressen (Mills 1990). Es gibt hier keinen gezielten Tötungsbiss.

Bei Löwen wird trotz der Jagd in der Gruppe ein Tötungsbiss von einem Tier am Hals gesetzt. Möglicherweise hält dabei ein weiterer Löwe das Beutetier fest.

Daher ist hängt die Beutemasse stärker von der Körpermasse des Löwens ab, da er nahezu alleine das Beutetier überwältigen muss.

Die durchschnittlichen Abweichungen sind noch einmal in Tabelle 18 zusammengefasst.

	Durchschnittliche Abweichung
Felidae	1
Hyaenidae	1
Canidae	3

Tabelle 18 durchschnittliche Abweichungen der berechneten bevorzugten Beutemassenklasse von der tatsächlichen Beutemassenklasse

4.4.2 Beutemassenspektren der Carnivoren in den einzelnen Faunen

In diesem Abschnitt werden die Beutemassenspektren der pleistozänen Carnivoren diskutiert. Es wird diskutiert, inwiefern eine Konkurrenz zwischen den einzelnen Arten möglicherweise bestehen könnte. Weiterhin wird unter Berücksichtigung des vorherigen Abschnitts überlegt, inwiefern die berechneten Beutemassen die tatsächlichen Beutemassen wiedergeben.

4.4.2.1 Beutemassenspektren der *Stegodon-Homo erectus* Fauna

Die Arten *Panthera tigris*, *Hyaena brevirostris* und *Megacyon merriami* bevorzugen Beutemassenklassen, die von keiner anderen Art bevorzugt werden. Daher besteht bei diesen Carnivoren vermutlich keine Konkurrenz um Beute zu anderen Arten.

Die beiden Hundarten *Mececyon trinilensis* und *Cuon spec.* bevorzugen beide Beute der 5-kg-Massenklasse. Daher kann es bei diesen Arten zu einer Konkurrenz um Beute kommen.

Ebenso besteht vermutlich zwischen *Crocota gigantea* und *Panthera pardus* eine Konkurrenz, da sie beide Beute der 50 kg-Klasse bevorzugen.

Eine Konkurrenzvermeidung ist trotz Bevorzugung derselben Beutemassen möglich, indem zu unterschiedlichen Tageszeiten gejagt wird oder die Arten unterschiedliche Suchorte zur Jagd aufsuchen. Weiterhin ist eine Bevorzugung verschiedener Beutetierarten eine mögliche Form der Konkurrenzvermeidung.

In einer Studie von Karanth und Sunquist 1995 über Leoparden und Rotwölfe des Ngarahole Gebiets in Süd-Indien ist festgestellt worden, dass beide Arten dieselbe Beutemassenklasse bevorzugen. Allerdings vermeidet der Rotwolf den Languren, *Presbytis entellus* als Beutetier (Karanth und Sunquist 1995). Nach Pocock (1939) jagt der Leopard in vielen asiatischen Gebieten bevorzugt Languren. Hier könnte eine Konkurrenzvermeidung durch unterschiedliche Beutetierarten bestehen.

Vermutlich meidet der Rotwolf den Languren bei der Beutewahl, da der Langur eine stark boreale Lebensweise hat und der Rotwolf stark terrestrisch lebt. Der Leopard hat eine boreal/terrestrische Lebensweise und ist daher auch fähig, in Bäumen zu jagen bzw. vom Baum ausgehend zu jagen.

Möglicherweise besteht diese Form der Konkurrenzvermeidung auch zwischen *Hyaena brevirostris* und *Panthera pardus* im jawanischen Pleistozän. Da rezente Hyänen eine stark terrestrische Lebensweise haben, ist auch bei ihnen die Jagd in Bäumen oder von

Bäumen ausgehend nicht möglich. Der Leopard hat auch im Pleistozän die Möglichkeit, Jagd auf Languren oder Makaken zu machen, da auch diese Gruppen in der *Stegodon-Homo erectus* Fauna anwesend sind.

Eine weitere Möglichkeit der Konkurrenzvermeidung besteht darin, dass *Hyaena breviorstris* möglicherweise omnivor ist und daher nicht auf die Jagd von Beute spezialisiert ist. Beim Leoparden ist dies vermutlich auszuschließen, da alle rezenten Pantherinen auf die Jagd spezialisiert sind.

Bei den Caniden könnte ebenfalls eine Konkurrenzvermeidung bestehen, indem eine der Arten auf die Jagd und die andere Art auf die Ernährung von Aas spezialisiert ist.

4.4.2.2 Beutemassenspektren der Ci Saat bis Punung Fauna

Die Abbildung 21 (S. 43) zeigt die bevorzugten Beutemassenklassen des Tigers in den einzelnen Faunen des jawanischen Pleistozäns (eingeteilt nach Sondaar 1984). Die bevorzugten Beutemassen der anderen Carnivoren der jeweiligen Fauna sind ebenfalls angegeben. Dadurch ist es möglich, zu überlegen, inwiefern eine Konkurrenz zwischen den Arten besteht. Die Körpermassenänderung des Tigers im Laufe des Pleistozäns wird im Zusammenhang der Konkurrenz der anderen Predatoren diskutiert.

Ci Saat Fauna

In der Ci Saat Fauna ist nur *Panthera spec.* anwesend. Er hat keine Konkurrenz zu anderen Carnivoren und bevorzugt Beute der 200 kg-Massenklasse.

Trinil H.K.

In der Trinil H. K. Fauna erscheint *Mececyon trinilensis*. Ob er für den Tiger eine Konkurrenz darstellt, kann nicht beurteilt werden, da zu *Panthera tigris* der Trinil H. K. Fauna keine Körpermasse rekonstruiert werden kann. *Mececyon trinilensis* bevorzugt Beute der 5 kg-Massenklasse. Je nachdem, ob er im Rudel jagte oder sich verstärkt durch Aas ernährt hat, könnte sein Beutespektrum andere Beutemassenklassen umfassen. Ist *Mececyon trinilensis* ein Oportunist in Bezug auf Nahrung und hat sich verstärkt von Aas ernährt, wäre er vermutlich auf den Tiger angewiesen. Die Reste der Beute des Tigers könnte für *Mececyon trinilensis* eine mögliche Nahrungsquelle gewesen sein.

Kedung Brubus

In der Kedung Brubus Fauna bevorzugt *Panthera tigris* Beute der 100 kg Klasse, dies ist eine Klasse niedriger als *Panthera spec.* in der Ci Saat Fauna. Das Beutespektrum, das sich von der 20 kg- bis zur 500 kg –Klasse erstreckt, ist allerdings gleich geblieben.

Möglicherweise besteht auch keine Veränderung der bevorzugten Beutemasse. Wie bereits diskutiert, hat sich die Körpermasse im Verlaufe der Faunen Ci Saat bis Kedung Brubus vermutlich nicht verändert. Daher ist auch nicht zu erwarten, dass sich das Beutespektrum verändert hat. Die bevorzugte Beutemasse ist nur deshalb kleiner, da der Mittelwert der Körpermasse des Tigers in der Kedung Brubus Fauna kleiner ist, der Körpermassenbereich jedoch den der Ci Saat Fauna umfasst.

Da allerdings kein signifikanter Unterschied besteht, hat sich vermutlich auch nicht die bevorzugte Beutemasse verändert.

In dieser Fauna taucht erstmals *Hyaena brevirostris* auf, die Beute der 50 kg-Massenklasse bevorzugt und deren Beutespektrum sich von 20 kg- bis zur 200 kg-Massenklasse erstreckt. Sie bevorzugt nicht dieselbe Beutemassenklasse wie der Tiger, aber die Beutespektren der beiden Arten überschneiden sich stark. Daher wird es vermutlich zu einer Konkurrenz zwischen den beiden Arten gekommen sein, sofern *Hyaena brevirostris* eine Jägerin gewesen ist, die im Rudel jagte.

Ist sie Aasfresserin besteht keine Konkurrenz zum Tiger und sie ist vermutlich sogar auf die Beutereste des Tigers angewiesen.

Ngandong

Betrachtet man nun die Bevorzugte Beutemasse des Tigers in der Ngandong Fauna ist auffällig, dass sie deutlich höher liegt. Der Tiger bevorzugt Beute der 1000 kg-Klasse. Anwesend sind *Panthera pardus* und *Cuon spec.*, die jedoch hinsichtlich ihrer bevorzugten Beutemassen keine Konkurrenz für den Tiger darstellen, da sie Beute der 50 kg- bzw. 5 kg-Massenklasse bevorzugen. Möglicherweise könnte durch *Cuon spec.* eine Konkurrenz bestehen, sofern dieser im Rudel jagt und daher eventuell Beutemasse höherer Beutemassenklassen gejagt hat.

Heute leben diese 3 Arten ebenfalls auf Jawa. Der Tiger bevorzugt heute allerdings Beute der 200 kg-Klasse (Leopard 50 kg, Alpenwolf: 50 kg). Die Beutespektren der heutigen Arten überschneiden sich vermutlich stärker als die der damaligen Vertreter. Dennoch können diese Arten heute auf Jawa koexistieren (da davon auszugehen ist, dass der Tiger durch anthropogene Einflüsse ausgestorben ist). Daher hängt seine Körpermassenänderung vermutlich nicht von der Konkurrenz zu diesen beiden Spezies ab. Eine mögliche Erklärung wäre, dass das Auftreten von *Hyaena brevirostris* zu einer Konkurrenz geführt hat, die wiederum dazu führte, dass der Tiger auf Beute ausweichen musste, die höheren Beutemassenklassen zuzuordnen ist. Somit ist die veränderte

Bevorzugte Beutemassenklasse der Ngandong Fauna möglicherweise das Resultat der bestehenden Konkurrenz zwischen *Hyaena brevirostris* und *Panthera tigris*. Für die Ngandong Fauna ist *Hyaena brevirostris* bis jetzt nicht nachgewiesen. In der folgenden Punung Fauna verschiebt sich das Beutespektrum jedoch auch wieder in Richtung niedrigerer Beutemassenklassen. Durch die fehlende Konkurrenz durch *Hyaena brevirostris* kann der Tiger wieder Jagd auf Beute niedrigerer Beutemassenklassen machen.

Vermutlich ist durch die Körpermassenzunahme und der damit verbundenen Verschiebung des Beutespektrums die Besiedlung von *Panthera pardus* und *Cuon spec.* möglich geworden. Für eine neue Art ist es immer schwierig, ein neues Gebiet zu besiedeln, wenn ihre bereits ökologische Nische besetzt ist. Dies würde gegen die Theorie sprechen, dass *Hyaena brevirostris* die Verschiebung des Beutespektrums des Tigers verursacht hat.

Möglicherweise ist eine Insel, die eine neue Verbindung zum Land erhält, aber auch für Carnivoren einfacher zu besiedeln, als ein neues Gebiet auf dem Festland. Leben sie auf dem Festland mit mehreren Arten von Carnivoren als auf der Insel, ist der Konkurrenzdruck auf der Insel niedriger als auf dem Festland. Eine Besiedlung der Insel ist daher einfacher als eine Besiedlung eines neuen Gebiets auf dem Festland.

Punung

In der Punung Fauna ist *Panthera tigris* der einzige Carnivore und bevorzugt hier Beute der 500 kg- Massenklasse. Er bevorzugt daher eine niedrigere Beutemassenklasse als in der Ngandong Fauna. Möglicherweise ist es ihm durch die Abwesenheit von *Hyaena brevirostris* wieder ermöglicht, kleinere Tiere zu jagen. Ebenso können auch keine anderen Carnivoren eine Konkurrenz für ihn darstellen.

Einbeziehung der Abweichungen

Die in Tabelle 18 aufgeführten durchschnittlichen Abweichungen sind in das Diagramm (Abbildung 20) aus Kapitel 3 eingefügt und in Abbildung 22 dargestellt. Die Abweichungen der bevorzugten Beutemasseklasse sind als blaues Gitter gekennzeichnet. Die Abweichungen des gesamten Beutespektrums sind als graue Gitter dargestellt.

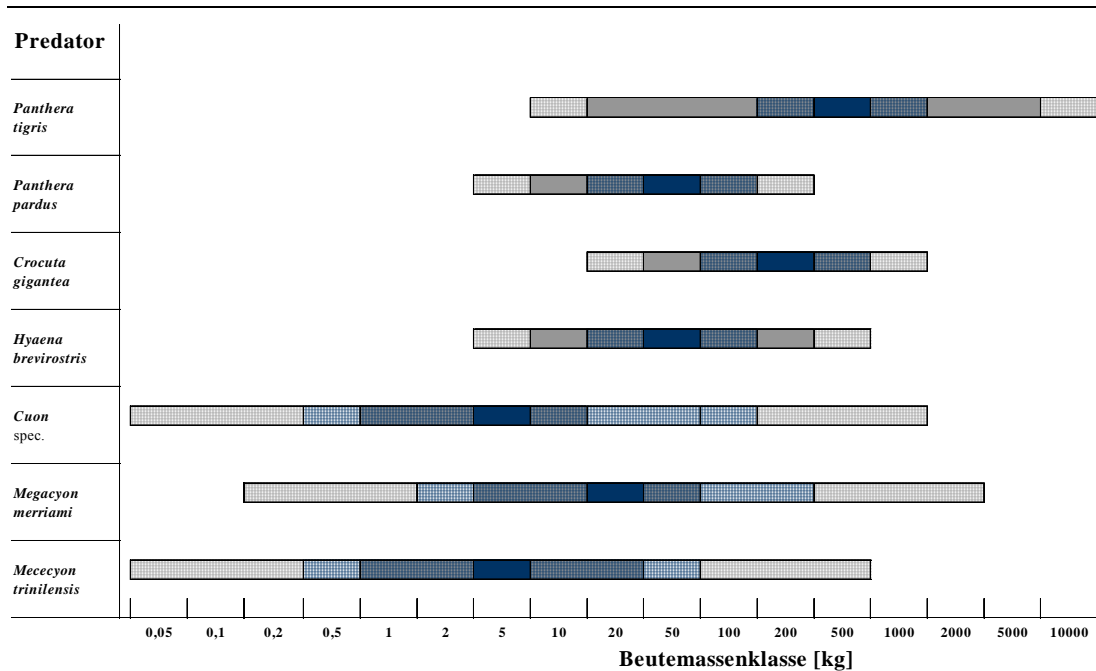


Abb. 22 Beutespektren der Carnivoren der Stegodon-Homo erectus Fauna mit Einbeziehung der durchschnittlichen Abweichungen der berechneten Beutemassenklassen von den tatsächlichen Beutemassenklassen aus Tabelle 18

Aus der Abbildung 22 ist erkennbar, dass möglicherweise keine Überschneidung der bevorzugten Beutemassenklassen bestanden hat, da bei allen Tierfamilien mit Abweichungen zu rechnen sind.

Wie bereits erwähnt führt die Jagd im Rudel bei Hunden und Hyänen zur Bevorzugung höhere Beutemassenklassen als berechnet.

Eine omnivore Ernährung führt bei Hyänen zur Bevorzugung niedrigeren Beutemassenklassen.

Bis jetzt sind noch keine Studien durchgeführt worden, mit denen man Ernährung oder das Jagdverhalten von Hyänen und Hunden rekonstruieren kann. Daher ist es bis jetzt nicht möglich zu klären, inwiefern die in Abbildung 22 angegebenen Abweichungen auf die Beutespektren der Carnivoren des Pleistozäns von Jawa zutreffen.

Wäre eine Rekonstruktion möglich, von Ernährungstypen und Jagdverhalten möglich, würden die Tabellen 16 und 17 helfen die Abweichungen abzuschätzen.

4.5 Ausblick

Die rekonstruierten Beutemassenspektren der Carnivoren bringen Erkenntnisse über die interspezifischen Wechselwirkungen der Arten untereinander. Ein weiterer interessanter Schritt wäre nun, die Wechselbeziehungen mit den Beutetieren zu rekonstruieren. Es besteht auch die Möglichkeit die Körpermasse von Herbivoren zu rekonstruieren. Daher könnte man in einer weiteren Studie die Körpermassen der potentiellen Beutetierarten des pleistozänen Javas rekonstruieren. Mit den in dieser Studie ermittelten Beutespektren ist es dann möglich festzustellen, welche Beutearten von den einzelnen Carnivoren bevorzugt gejagt werden. Dadurch ließen sich Aussagen über die Räuber-Beute –Beziehungen innerhalb der pleistozänen Faunen von Jawa machen.

4.6 Zusammenfassung der Arbeit

Das Ziel dieser Arbeit sind ökomorphologische Rekonstruktionen der Carnivoren des Pleistozäns von Javas, um eine Erkenntnis über die ökologischen Beziehungen der einzelnen Arten zu gewinnen. Da für die interspezifische Konkurrenz-Vermeidung sympatrischer Carnivoren das Beutespektrum der einzelnen Arten eine wesentliche Rolle spielt, wird die bevorzugte Beutemassenklasse der einzelnen Arten rekonstruiert.

Da die Körpermasse mit der bevorzugten Beutemasse korreliert, ist es nötig, zunächst die Körpermasse der einzelnen Arten zu rekonstruieren. Um die Genauigkeit der einzelnen Körpermassenrekonstruktionen zu erhöhen, werden artspezifische Korrekturfaktoren ermittelt. Mit den korrigierten Körpermassen wird die bevorzugte Beutemassenklasse nach der Methode von Hemmer (2004) rekonstruiert.

Die einzelnen Arten der *Stegodon-Homo erectus* Fauna bevorzugten folgende Beutemassenklassen:

Panthera tigris: 500 kg, *Panthera pardus*: 50 kg, *Crocuta gigantea*: 100 kg, *Hyaena brevirostris*: 50 kg; *Megacyon merriami*: 20 kg; *Cuon spec.*: 5 kg; *Mececyon trinilensis*: 5 kg

Da sich die Beutespektren der einzelnen Arten teilweise überschneiden, besteht vermutlich eine Konkurrenz zwischen diesen. Da noch weitere Faktoren, wie Jagdtechniken/Verhalten und Ernährung einen Einfluss auf die Beutemasse haben, ist teilweise mit einer Verschiebung des Beutespektrums zu rechnen.

5. Literaturangaben

- ANYOUNGE, W. (1993): Body mass in large and extinct carnivores. *Journal of Zoology*, London: 231, 339 – 350
- BEARDER, S. K. (1977): Feeding habits of spotted hyaenas in woodland habitat. *East African Wildlife Journal* 14: 233 – 235
- VAN DEN BERGH, G. D., DE VOS, J. und SONDAAR, P.Y. (2001): The Late Quarternary Paleobiogeography of mammal evolution in the Indonesian Archipelago. *Paleogeography, Palaeoclimatology, Paleoecology* 171: 385 - 408
- BRONGERSMA, L. D. (1935): Notes on some recent and fossil cats, chiefly from the Malay archipelago. *Zoologische Mededelingen: an international journal of zoological research*, National historisch Museum, Leiden XVIII: 1 - 90, Leiden
- BRONGERSMA, L. D. (1937): On fossil remains of a Hyaenid from Java. *Zoologische Mededelingen: an international journal of zoological research*, National historisch Museum, Leiden XVIII: 186 – 202
- CHESSON, J. (1978): Measuring preference in selective predation. *Ecology*, Vo. 59, No. 2, 211 – 215
- COHEN, J. A. (1978): A review of the biology of the dhole or Asiatic wild dog (*Cuon alpinus* Pallas) *Animal Regulatory Studies* 1: 141 - 159
- CORBETT, L. (1995): *The Dingo in Australia and Asia*. Southwood Press Pty Ltd, Australia
- DE VOS, J., SARTONO, S. Hadrđjasamita und SONDAAR, P. (1982) : Th fauna from Trinil, type locality of *Homo erectus* ; A reinterprtation. *Geologie en Mijnbouw* 61: 207 - 211
- DE VOS, J. ; (1983) : The Pongo faunas from Java und Sumatra and their significance for biostrigraphical and paleo-oecological interpretations. *Proceedings of the Koninklikje Nederlandse Akademie van Wetenschappen B* 86 (4): 417 - 425
- DE VOS, J. (1985): Faunal Stratigraphy and Correlation of the Indonesian Hominid Sites. DELSON, E. (Hrsg.): *Ancestors: The Hard Evidence*, 215 – 220

-
- DE VOS, J.; THE LONG, V. (1998): First settlements : Relations between Continental and Insular Southeast Asia, Resumés des Communications: Colloques international. Origines des Peuplements et Chronologie des Cultures paleolitiques dans de Sud-est asiatique. Paris 3. – 5. Juni 1998 24: 225 - 249
 - DE VOS, J.; SONDAAR, P. Y.; VAN DEN BERGH, G. D.; AZIZ, F. (1994): The Homo bearing deposits of Java and its ecological context. Courier Forschungs-Institut Senckenberg, 171: 129 – 140
 - DE VOS, J. (1996) : Faunal Turnovers in Java in relation to fauna of the continent. Odontologie, Association for comparative Odontology, 1: 32 - 36
 - DUBOIS, E. (1890): Voorlopig bericht omtrent het onderzoek naar de Pleistocene en tertiare vertebraten-fauna van Sumatra en Java, gedurende het jaar 1890. Natuurk. Tijdschr. Nederl. Indië 51 (Ser. 8, 12), 93 – 100, Batavia
 - DUBOIS, E. (1908): Das geologische Alter der Kendeng- oder Trinil-Fauna. Tijdschrift Koninklijke Nederlandse Aardrijksk. Gen. Amsterdam, Ser. 2, 25 (6), 1235 - 1270, Leiden
 - DURBIN, L.S., VENKATARAMAN, A. HEDGES, S. und DUCKWORTH, W.(2004) : Dhole *Cuon alpinus* (Pallas, 1811). In SILLERO-ZUBIRI, C., HOFFMANN, M. und MACDONALD, D. (Hrs.) (2004): Status Survey and Conservation Action Plan: Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs. IUCN Cambridge
 - EWER, R. F. (1954): Some adaptive features in the dentition of hyaenas. Annals of the Magazine of Natural History 7: 188 - 194
 - FULLER, W. A. und NOWATSKI, N. S. (1955): Wolf control operations, Wood Buffalo National Park, 1951 – 1952. Canadian Wildlife Servation, Wildlife Management Bulletin Serie 1 Nr. 11
 - GALIANO , H. und FRAILEY, D. (1977): *Chasmaporthetes kani*, new species from China, with remarks on phylogenetic relationships of genera within the Hyaenidae (Mammalia, Carnivora). American Museum Novitates 2632: 1 – 16.
 - GAUDRY, A. (1892): Matériaux pour l’histoire des temps quarternaires IV, Paris
 - HARRINGTON, F. A. , Jr. (1977): A guide to the mammals of Iran. Dept. of the Environment, Government of Iran, Tehran
 - HEDGES, S. and TYSON, M. J. 1996: Is predation by ajag (Asiatic wild dog, *Cuon alpinus*) a threat to the banteng (*Bos javanicus*) population in Alas Purwo?

Review of the evidence and disussion of management options. Preliminary report: January 1996 Report to the Directorate General of Forest Protection and Nature Conservation, Ministry of Forestry, Gouvernment of Indonesia; the IUCN/SSCA Asioan Wild Cattle and Canid Specialist Groups; and the Mammal Conservation Trust, Cambridge, Groß- Britanien

- HEMMER, H. (1971): Fossil Mammals of Java II: Zur Fossilgeschichte des Tigers (*Panthera tigris* (L.) in Java. Proceedings of the Koninklikje Nederlandse Akademie van Wetenschappen 74 (1): 35 - 52
- HEMMER, H. (2004) : Notes on the ecological role of European cats (Mammalia : Felidae) of the last two million years. In: BAQUEDANO, E., RUBIO JARA, S. (eds.): Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre, Vol. II, Paleantología: 214-232. Zona Arqueológica, 4, Museo Arqueológico Regional, Alcali de Henares, 2004
- HENSCHER, J.R. und SKINNER, J.D. (1990): The diet of spotted hyaenas *Crocuta crocuta* in Kruger Natural National Park. African Journal of Ecology 28: 69 - 82
- HEPTNER, V.; SLUDSKIJ, A.A. (1980): Die Säugetiere der Sowetunion. Vol III: Raubtiere (Feloidea). VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, Germany
- HOFER, H. (1998a) : Striped hyaena *Hyaena (Hyaena) hyaena* (Linnaeus, 1758). In: Mills, G. und Hofer, H. (Hrsg.): Status Survey and Conservation Action Plan: Hyaenas, IUCN/SSC Hyaena Specialist Group, Gland und Cambridge
- HOFER, H. (1998b): Spotted hyaena *Crocuta crocuta* (Erleben, 1777). In: Mills, G. und Hofer, H. (Hrsg.): Status Survey and Conservation Action Plan: Hyaenas, IUCN/SSC Hyaena Specialist Group, Gland und Cambridge
- HOOGERWERF, A. (1970): Ujung Kulon: the land of the last Javan rhinoceros. E.J. Brill, Leiden
- HOWELL, F. C. und PETTER, G. (1980): The *Pachycrocuta* and *Hyaena* lineage (Plio-Pleistocen and extant species of the Hyaenids). Their relationships with Miocene ictitheres: Palhyaena and Hyaenictitherium. Geobios 13: 579 - 623
- ILANI, G. (1981): The leopards of the Judean desert. Israel Land & Nature 6 (2): 59 –71

-
- IUCN Cat specialist group (1996): Wild cats: Status survey and conservation plan. IUCN Gland Switzerland
 - JENKS, S. M.; WERDELIN, L. (1996): Taxonomy and Systematics of Living Hyaenas (Family Hyaenidae). In: Mills, G. und Hofer, H. (Hrsg.): Status Survey and Conservation Action Plan: Hyaenas, IUCN/SSC Hyaena Specialist Group, Gland und Cambridge
 - JONSINGH, A. J. T. (1983): Large mammal prey-predators in Banidpur. Journal of the Bombay Natural History Society 80: 1 – 57
 - JONSINGH, A. J. T. (1985): Distribution and status of *Cuon alpinus* Pallas, 1811 in South Asia. Mammalia 49: 203 - 208
 - KARANTH, K. U. und SUNQUIST, M. E. (1995): Prey selection by Tiger, Leopard and Dhole in Tropical Forests. The Journal of Animal Ecology, Vol. 64, No. 4, 439 - 450
 - KOENIGSWALD, G. H. R. von (1933): Beitrag zur Kenntnis der fossilen Wirbeltiere Javas I. Teil. Wetenschappelijke Mededeelingen No. 23 Landsdrukkerij, Batavia
 - KRUK, H. (1972): The Spotted Hyena - a study of predation and social behaviour. The University of Chicago Press, Chicago, London
 - KRUK, H. (1976): Feeding and social behaviour of the striped hyaena (*Hyaena vulgaris* Desmarest). East African Wildlife Journal, Vol. 14: 91 - 111
 - KÜRTEN, B. (1956): The status and affinities of *Hyaena sinensis* Owen and *Hyaena ultima* Matsumoto. American Museum Novitates No. 1764: 1 – 48
 - KÜRTEN, B. (1957): *Percrocuta* KRETZOI (Mammalia, Carnivora), a group of Neogene hyenas. Acta Zoologica Cracoviensia Nr. 16: 375 – 404
 - LEINDERS, J. J. M., AZIZ, F., SONDAAR, P.Y. und DE VOS, J. (1985): The age of the hominid-bearing deposits of Java: state of the art. Geologie en Mijnbouw 64: 167 – 173
 - MAZÁK, V. (1981): *Panthera tigris*. Mammalian Species 152: 1 – 8
 - MC KENNA, M. C. und BELL, S. K., (eds.) (1997): Classification of mammals above the species level. Columbia University Press, New York, 1997, xii-631
 - MECH, L. D. (1970): The Wolf: The ecology and behavior of an endangered species. The Natural History Press, Garden City, New York

-
- MILLS, G. (1982): Notes on age determination, growth and measurements of brown hyenas, *Hyaena brunnea* from the Kalahari Gemsbok National Park, South Africa. *Koedoe* 25: 55 - 63
 - MILLS, G. (1990): *Kalahari Hyaenas- Comparative behavioural ecology of two species*. Cambridge University Press, London
 - MILLS, G. und HES, L.(1997): *Säugetiere des südlichen Afrikas*. Könemann-Verlag
 - NETTELBECK, A. R. (1995): Predation on barking deer by reticulated python and dholes in Khao Yai National Park. *Natural History Bulletin of the Siam Society* 43: 369 – 373
 - OGNEV, S. I. (1935): *Mammals of the U.S.S.R. and adjacent countries*. Israel Programm for Scientific Translations, Jerusalem
 - PALMQUIST, P. und ARRIBAS, A. (2001): Taphonomic decoding of te paleobiological information locked in a lower pleistocene assemblage of large. *Paleobiology* 27 (3): 512 - 530
 - PHILLIPS, W. W. A. (1935): *Manual of the mammals of Sri Lanka*, 2. überarb. Auflage: Teil III: *Wildlife and Nature Protection Society of Sri Lanka*, Columbo (1984)
 - PILGRIM, G. E. (1932): The fossil Carnivora of India. *Palaeontologica Indica* n. s.18: 1 - 232, Calcutta.
 - POCKOCK, R. I. (1939): *The Fauna of British India, Mammalia , I. Primates and Carnivora*, 2. Ausgabe. Taylor and Francis, London
 - POSTANOWICZ, R. (2004): *Canis lupus*. www.lioncrusher.com
 - PRATER, S. H. (1971): *The book of Indian animals*, Bombay Natural History Society, Bombay, India
 - RABINOWITZ, A. R. (1989): The density and behaviour of large cats in a dry tropical forest mosaic in Huai Kha Haeng Wildlife Sanctuary, Thailand. *Natural History Bulletin Siam. Society* 37 (2): 235 – 251
 - ROBERTS, A. (1954): *The mammals of South Africa*, 2. Auflage Trustees of „The mammals of South Africa” Book Fund, Johannesburg
 - RIEGER, I. (1979): A review of the Biology of striped hyaenas, *Hyaena hyaena* (Linné, 1758). *Säugetierkundliche Mitteilungen* 27: 81 – 95
 - SANTIAPALLAI, C.; RAMONO, W. S. (1992): Status of the leopard (*Panthera pardus*) in Java, Indonesia. *Tigerpaper* 19: 1-5

-
- SAVAGE, R. J. G. (1978): Carnivora. In Evolution of African Mammals, V. J. Maglio & H. B. S. Cooke (eds), 249 – 267. Cambridge, Mass: Harvard University Press.
 - SCHALLER, G. B. (1967): The deer and the tiger. University of Chicago Press, Chicago
 - SCHALLER, G. B. (1972): The Serengeti lion. University of Chicago Press, Chicago
 - SCHLOSSER, G. E. (1890): Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialier, Creodonten, Carnivoren des europäischen Tertiärs III. Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich –Ungarns und des Orients 8: 1 – 107, Wien
 - SCHÜTT, G. (1972): Fossil Mammals of Java IV: Zur Kenntnis der pleistozänen Hyänen Javas I + II, Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen B 75, 261 – 288
 - SEIDENSTICKER, J. (1986): Large carnivores and the consequences of habitat insularization: ecology and conservation of tigers in Indonesia and Bangladesh. S. 1 – 42 ins S. D. MILLER und D.D. EVERETT (Hrsg.): Cats of the world: Biology, Conservation and Management. National Wildlife Federation, Washington, D. C.
 - SILLERO-ZUBIRI, C. und GOTTELLI, D. (1994): *Canis simensis*. Mammalian species 485: 1 - 6
 - SILLERO-ZUBIRI, C. und GOTTELLI, D. (1995): Diet and feeding behaviour of Ethiopian wolves (*Canis simensis*). Journal of Mammalogy 76: 531 - 541
 - SHELDON, J. (1992): Wild dogs: the natural history of the nondomestic Canidae. Academic Press, Inc. San Diego
 - SONDAAR, P. (1984): Faunal evolution and the mammalian biostratigraphy of Java. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 69: 219 - 235
 - STREMMER (1911): Die Säugetiere mit Ausnahme der Proboscider. in SELENKA, M. und BLANCKENHORN, M. (Hrsg.) (1911): Die Pithecanthropus-Schichten auf Java, Geologische und Paläontologische Ergebnisse der Trinil-Expedition. S. 82 - 150 Verl. Von Wilhelm Engelmann, Leipzig
 - SUZUKI, M.; WIKARNO, BUDISANTOSO, I.; SAEFUDIN und ITIHARA, M. (1985): Fission Track ages of Pumice tuff, Tuff layer and Javites of Hominid

-
- fossil bearing Formations in Sangiran Area, Central Java. In: WATANABE, N. und KADAR, D. (Hrsg.): Quaternary Geology of the Hominid fossil bearing Formations in Java. Spec. pub. Geol. Res. Dev. Dent. 4:309 - 331
- THENIUS, E. (1954): On the origin of dholes. Österreich Zoologie Zeitschrift 5: 377 - 388
 - THENIUS, E. (1966): Zur Stammesgeschichte der Hyänen (Carnivora, Mammalia). Zeitschrift für Säugetierkunde 31:293 – 300.
 - THENIUS, E. (1969): Handbuch der Zoologie- Eine Naturgeschichte der Stämme des Tierreichs. (Hrsg. HELMCKE, J.-G. ; STARCK, D.; WERMUTH, H.) Band 8-Teil 2. De Gruyter Berlin
 - THENIUS, E. (1989): Zähne und Gebiss der Säugetiere- Handbuch der Zoologie: Bd. 8, Teilb. 56, Walter de Gruyter, Berlin
 - VAN VALKENBURG, B. (1990): Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. In DAMUTH, J., MACFADDEN (Hrsg.): Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications. Cambridge University Press
 - VENKATARAMAN, A. B. (1995): Do dholes (*Cuon alpinus*) live in packs in response to competition with or predation by large cats. Current Science 69: 934 - 936
 - WERDELIN, L. und SOLOUNIAS, N. (1991): The Hyaenidae: taxonomy, systematics and evolution. Fossils and Strata 30: 1 – 104.
 - WOODROOFE, R.; Mc NUTT, J.W. und MILLS, M.G.L. (2004): African wild dog *Lycaon pictus* (Temminck, 1820). Aus: SILLERO-ZUBIRI, C.; HOFFMANN, M. und MACDONALD, W.(Hrsg.) :Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs. IUCN, Gland Switzerland

6. Abbildungsnachweis

(Alle nicht aufgeführten Abbildungen sind selbst erstellt worden)

Abbildung 1: www.elvidge.com/users/jimbo/tigers/tigers.htm

Abbildung 2: www.lioncrusher.com/images/Leopard_01.jpg

Abbildung 3: Daryl Bafour aus MILLS, G. und HES, L.(1997): Säugetiere des südlichen Afrikas. Könemann-Verlag

Abbildung 4: Nigel Dennis MILLS, G. und HES, L.(1997): Säugetiere des südlichen Afrikas. Könemann-Verlag

Abbildung 5: www.lioncrusher.com/images/striped_hyena_2.jpg

Abbildung 6: www.cuon.net/dholes/standing.jpg.

Abbildung 8: erstellt nach Graphiken aus Anyonge, W. (1993): Body mass in large and extinct carnivores. *Journal of Zoology*, London: 231, 339 – 350 und Van Valkenburgh, B. (1990): Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. In DAMUTH, J., MACFADDEN (Hrsg.): *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*. Cambridge University Press

Abbildung 20: *Panthera tigris*: www.lioncrusher.com/images/Tiger_02.jpg

Panthera pardus: www.zoobudapest.com/konvyuta

Crocuta gigantea: Penny Maekin aus MILLS, G. und HES, L.(1997): Säugetiere des südlichen Afrikas. Könemann-Verlag

Hyaena brevirostris: Mauricio Antón aus Palmquist, P. und Arribas, A. (2001): Taphonomic decoding of the paleobiological information locked in a lower pleistocene assemblage of large. *Paleobiology* 27 (3): 512 - 530

Cuon spec.: www.lioncrusher.com/images/dhole_3.jpg

Megacyon merriami: www.lemanlake.com/pages/faune/mammif.htm

Mececyon trinilensis: www.lemanlake.com/pages/faune/mammif.htm

Abbildung 21: siehe Abbildung 20

7. Anhang

Panthera tigris sumatrae

Sammungsnr. 92259

weiblich

Meßstrecke	Meßwert 1	Meßwert 2	Meßwert 3	Mittelwert	Standardabw.	LogWerte
Schädellänge	21,45	21,55	21,45	21,43	0,0816	1,3311
M1-Länge	21,3	21,45	21,4	21,38	0,0764	1,3301
M1-Länge						
M1-Länge gesamt						
Femurlänge	296	296	296	296,00	0,0000	2,4713
Humeruslänge rechts	239	240	242	240,33	1,5275	2,3808
Humeruslänge links	246	245	247	246,00	1,0000	2,3909
Humeruslänge gesamt				243,17	3,3116	2,3859
Femurumfang	71	71	70	70,67	0,5774	1,8492
Humerusumfang rechts	72	73	73	72,67	0,5774	1,8613
Humerusumfang links	237	236	235	236,00	1,0000	2,3729
Humerusumfang gesamt						

Parameter	Rekonstruierte Körpermasse
Schädellänge	99,94
M1-Länge	81,21
Femurlänge	101,89
Humeruslänge	87,23
Femurumfang	102,23
Humerusumfang	82,54
Mittelwert	92,51
Standardabweichung	9,9261

Panthera pardus

Sammungsnr. 19036

Meßstrecke	Meßwert 1	Meßwert 2	Meßwert 3	Mittelwert	Standardabw.	LogWerte
Schädellänge	183	182	184	183,00	1,0000	2,2625
M1-Länge l	15,8	15,8	15,95	15,85	0,0707	1,2000
M1-Länge r	15,9	15,9	15,8	15,87	0,0577	1,2005
M1-Länge gesamt				15,86	0,0665	1,2003
Femurlänge	236	236	235	235,67	0,5774	2,3723
Humeruslänge rechts	211	211	209	210,33	1,1547	2,3229
Humeruslänge links	206	205	203	204,67	1,5275	2,3110
Humeruslänge gesamt				207,50	3,3317	2,3170
Femurumfang	55	56	56	55,67	0,5774	1,7456
Humerusumfang rechts	56	58	55	56,33	1,5275	1,7508
Humerusumfang links	57	57	58	57,33	0,5774	1,7584
Humerusumfang gesamt				56,83	1,1690	1,7546

Parameter	Rekonstruierte Körpermasse
Schädellänge	45,31
M1-Länge	32,43
Femurlänge	49,13
Humeruslänge	52,75
Femurumfang	43,37
Humerusumfang	44,63
Mittelwert	44,60
Standardabweichung	6,8858

Crocota

Sammlungsnr. 1368

Meßstrecke	Meßwert 1	Meßwert 2	Meßwert 3	Mittelwert	Standardabw.	LogWerte
Schädellänge						
M1-Länge	27,2	27,4	27,3	27,30	0,1000	1,4346
M1-Länge	27,15	27	27,15	27,10	0,0866	1,4346
M1-Länge gesamt				27,20	0,1378	1,4346
Femurlänge	241	242	242	241,67	0,5774	2,3832
Humeruslänge	214	215	214	214,33	0,5774	2,3311
Humeruslänge						
Humeruslänge gesamt						
Femurumfang	61	62	63	62,00	1,0000	1,7924
Humerusumfang	69	70	69	69,33	0,5774	1,8409
Humerusumfang						
Humerusumfang gesamt						

Parameter	Rekonstruierte Körpermasse
Schädellänge	
M1-Länge	55,07
Femurlänge	48,86
Humeruslänge	52,49
Femurumfang	57,82
Humerusumfang	67,15
Mittelwert	56,278
Standardabw.	7,4204

Hyaena hyaena dubah

Sammlungsnr. 6729

Meßstrecke	Meßwert 1	Meßwert 2	Meßwert 3	Mittelwert	Standardabw.	LogWerte
Schädellänge	202	202	200	201,33	1,1547	2,3039
M1Länge l	21,9	21,8	21,85	21,85	0,0500	1,3395
M1Länge r	21,9	21,9	21,8	21,87	0,0577	1,3398
M1Länge gesamt				21,86	0,0492	1,3396
Femurlänge	194	194	194	194,00	0,0000	2,2878
Humeruslänge rechts	191	192	193	192,00	1,0000	2,2833
Humeruslänge links	190	191	190	190,33	0,5774	2,2795
Humeruslänge gesamt				191,17	1,1690	2,2814
Femurumfang	58	55	58	57,00	1,7321	1,7559
Humerusumfang rechts	62	62	63	62,33	0,5774	1,7947
Humerusumfang links	63	63	63	63,00	0,0000	1,7993
Humerusumfang gesamt				62,67	0,5164	1,7970

Parameter	Rekonstruierte Körpermasse
Schädellänge	29,82
M1Länge	34,21
Femurlänge	25,73
Humeruslänge	37,55
Femurumfang	45,39
Humerusumfang	52,33
Mittelwert	37,51
Standardabw.	9,90

Canis lupus lupus

Sammlungsnr. M 53.501

Meßstrecke	Meßwert 1	Meßwert 2	Meßwert 3	Mittelwert	Standardabw.	LogWerte
Schädellänge	222	223	225	223,33	1,5275	2,3490
M1-Länge	26	25,8	25,95	25,92	0,1041	1,4136
M1-Länge	25,6	25,5	25,5	25,53	0,0577	1,4071
M1-Länge gesamt				25,73	0,2230	1,4104
Femurlänge	217	217	218	217,33	0,5774	2,3371
Humeruslänge	200	201	200	200,33	0,5774	2,3018
Humeruslänge	201	200	201	200,67	0,5774	2,3025
Humeruslänge gesamt				200,50	0,5477	2,3021
Femurumfang	53	54	54	53,67	0,5774	1,7297
Humerusumfang	56	58	58	57,33	1,1547	1,7584
Humerusumfang	56	58	58	57,33	1,1547	1,7584
Humerusumfang gesamt				57,33	1,0328	1,7584

Parameter	Rekonstruierte Körpermasse
Schädellänge	32,1
M1-Länge	22,23
Femurlänge	23,07
Humeruslänge	24,86
Femurumfang	31,58
Humerusumfang	33,16
Mittelwert	27,83
Standabw	4,9708

Canis lupus dingo

Sammlungsnr. 17553

Meßstrecke	Meßwert 1	Meßwert 2	Meßwert 3	Mittelwert	Standardabw.	LogWerte
Schädellänge	189	190	192	190,33	1,5275	2,2795
M1-Länge	21,5	21,35	21,35	21,40	0,0866	1,3304
M1-Länge	21,2	21,2	21,3	21,23	0,0577	1,3270
M1-Länge gesamt				21,32	0,1125	1,3287
Femurlänge	166	166	165	165,67	0,5774	2,2192
Femurlänge	166	166	166	166,00	0,0000	2,2201
Femurlänge ges.				165,83	0,4082	2,2197
Humeruslänge	154	154	154	154,00	0,0000	2,1875
Humeruslänge	153	152	152	152,33	0,5774	2,1828
Humeruslänge gesamt				153,17	0,9832	2,1852
Femurumfang	43	40	40	41,00	1,7321	1,6128
Femurumfang	38	40	40	39,33	1,1547	1,5948
Femurumfang gesamt				40,17	1,6021	1,6039
Humerusumfang	40	38	41	39,67	1,5275	1,5984
Humerusumfang	38	40	40	39,33	1,1547	1,5948
Humerusumfang gesamt				39,50	1,2247	1,5966

Parameter	Rekonstruierte Körpermasse
Schädellänge	20,38
M1-Länge	15,79
Femurlänge	14,68
Humeruslänge	15,98
Femurumfang	15,89
Humerusumfang	16,58
Mittelwert	16,55
Standardabweichung	1,9751

Rekonstruierte Körpermassen der einzelnen fossilen Individuen zur Berechnung der durchschnittlichen Körpermassen der einzelnen Arten

Nummer	Species	Fundort	Fauna 1	Fauna 2	Fossil	Masse	100%
Felidae							
Buch 1	<i>Panthera spec.</i>	Bumiayu	Ci Saat	H.e./Stegodon	Femur sin.	129,46	117,54
Buch 1	<i>Panthera spec.</i>	Bumiayu	Ci Saat	H.e./Stegodon	Femur dex.	110,97	100,75
DUB 89	<i>Panthera tigris</i>	Kedung Brubus	Kedung Brubus	H.e./Stegodon	Femur sin.	85,29	77,43
DUB 1479	<i>Panthera tigris</i>	Kedung Brubus	Kedung Brubus	H.e./Stegodon	Mfdex C,P3,P4,M1	111,83	127,38
Buch1	<i>Panthera tigris</i>	Trinil	?	H.e./Stegodon	MfsinC(frag),P3,P4,M1	114,72	130,67
Buch1	<i>Panthera tigris</i>	Pitoe	?	H.e./Stegodon	Mfdex.C,P3frag,P4frg,M1	146,44	166,81
Buch1	<i>Panthera tigris</i>	Ngandong	Ngandong	H.e./Stegodon	MfdexC,(P3),(P4),M1	129,93	148,01
Buch1	<i>Panthera tigris</i>	Ngandong r.	Ngandong	H.e./Stegodon	Ukdex+sinC,P3,P4,M1(2X)	146,44	166,81
Buch1	<i>Panthera tigris</i>	Ngandong	Ngandong	H.e./Stegodon	Calvarium	252,66	233,88
Buch1	<i>Panthera tigris</i>	Ngandong	Ngandong	H.e./Stegodon	Femur	478,6	434,54
Buch1	<i>Panthera tigris</i>	Ngandong	Ngandong	H.e./Stegodon	Humerus	353,42	374,82

Buch1	<i>Panthera tigris</i>	Watoealang	Ngandong	H.e./Stegodon	Humerus	278,31	295,16
Buch1	<i>Panthera tigris</i>	Watoealang	Ngandong	H.e./Stegodon	Mf.sin. (C), P3,P4,M1	226,58	285,09
F6693	<i>Panthera tigris</i>	Punung/Pacitan	Punung	H.s./Elephas	M1sin.	194,6	221,67
F6694	<i>Panthera tigris</i>	Punung/Pacitan	Punung	H.s./Elephas	M1dext.	164,31	187,16
F6696	<i>Panthera tigris</i>	Punung/Pacitan	Punung	H.s./Elephas	M1 dext.	123,39	140,55
Buch 1	<i>Panthera cf. pardus</i>	Sidoredjo	Ngandong		Humerus	70,85	59,91
Canidae							
F6786	<i>Megacyon merriami</i>	Jawa, Sangiran, Djetis-Schichten	?	H.e./Stegodon	Kfdex(C)(P1-P4)M1	33	38,21
Buch1	<i>Cuon spec.</i>	Jawa, Pandejan	Ngandong	H.e./Stegodon	Kfdex.(C)(P1)(P2)(P3)P4f.,M1fr.(M2)	16,72	19,96
Buch2	<i>Mececyon trinilensis</i>	Jawa, Trinil	Trinil H. K.	H.e./Stegodon	Uk frg. sin. Cfrg., P3, (P4), M1, M2,(M3)	15,22	17,62
F6791	<i>Mececyon trinilensis</i>	Jawa, Sangiran, Djetis-Schichten		H.e./Stegodon	KfsinP3frag,P4fragM1	23	26,63
Hyaenidae							
F 6427	<i>Crocota gigantea / Hyaena cf.</i>	Sangiran, Java	?	H.e./Stegodon	M1dex.	107	109,35
F 7069	<i>Hyaena brevirostris</i>	Java	Kedung Brubus	H.e./Stegodon	M1sin.	54,63	59,89
F7070	<i>Hyaena brevirostris</i>	Java	Kedung Brubus	H.e./Stegodon	M1dex.	68,03	74,59
F7072	<i>Hyaena brevirostris</i>	Java	Kedung Brubus	H.e./Stegodon	M1sin.	52,37	57,42

Masse (kg) = Wert mit Regressionen berechnet. 100% =Wert aus Spalte „Masse“ mit Korrekturfaktor multipliziert

Mittlere Körpermassen der Arten der *Stegodon-Homo erectus* Fauna

Species	Mittelwert	Standard-abweichung
Felidae		
<i>Panthera spec.</i>	109,15	9,69
<i>Panthera tigris</i>	221,87	113,03
<i>Panthera cf. pardus</i>	59,91	0,00
Cnidae		
<i>Megacyon merriami</i>	38,21	0,00
<i>Cuon spec.</i>	19,96	0,00
<i>Mececyon trinilensis</i>	22,13	6,37
Hyenidae		
<i>Crocota gigantea / Hyaena cf.</i>	109,35	0,00
<i>Hyaena brevirostris</i>	63,97	9,28

Bevorzugte Beutemassen der *Stegodon-Homo erectus* Fauna

Spezies	PFM	PFM	PFM	Beuteklassenspektrum							
	Mittelwert	Maximum	Minimum					Bevorzugt			
<i>Panthera tigris</i>	575,45	2223,84	81,48	20	50	100	200	500	1000	2000	5000
<i>Panthera pardus</i>	49,83					10	20	50	100		
<i>Crocuta gigantea</i>	157,91					50	100	200	500		
<i>Hyaena brevirostris</i>	56,5	75,8	45,90			10	20	50	100	200	
<i>Mececyon trinilensis</i>	7,38	10,53	4,77			1	2	5	10	20	
<i>Megacyon merriami</i>	21,04					5	10	20	50		
<i>Cuon spec.</i>	6,06					1	2	5	10		

PFM berechnet nach dem Mittelwert, Maximum und Minimum der Körpermassen der einzelnen Arten

Körpermassen von *Panthera tigris* (kg) in den einzelnen Faunen (Ci Saat bis Punung

	Mittelwert	Minimum	Maximum
Ci Saat	109	101	118
Tniril H.K.			
Kedung Brubus	102	77	127
Ngandong	277	148	435
Punung	183	141	222
unbekannt	129	86	194
rezent	108	75	141

Bevorzugte Beutemassen von *Panthera tigris* (kg) in den einzelnen Faunen (Ci Saat bis Punung

	Mittelwert	Minimum	Maximum
Ci Saat	109	101	118
Tniril H.K.			
Kedung Brubus	102	77	127
Ngandong	277	148	435
Punung	183	141	222
unbekannt	129	86	194
rezent	108	75	141

Werte aus Van Valkenburgh 1990, die zur Erstellung der Regressionen zur Körpermassenberechnung der Hyaeniden verwendet werden		
Spezies	Log Schädellänge	Log Körpermasse
<i>Hyaena brunnea</i>	2,342	1,607
<i>Hyaena brunnea</i>	2,369	1,607
<i>Proteles cristatus</i>	2,158	0,987
<i>Proteles cristatus</i>	2,14	0,987
<i>Crocota crocuta</i>	2,378	1,740
<i>Crocota crocuta</i>	2,344	1,690
<i>Hyaena hyaena</i>	2,297	1,462
<i>Hyaena hyaena</i>	2,324	1,462
	Log M1-Länge	Log Körpermasse
<i>Hyaena brunnea</i>	1,373	1,607
<i>Hyaena brunnea</i>	1,407	1,607
<i>Crocota crocuta</i>	1,420	1,740
<i>Crocota crocuta</i>	1,389	1,690
<i>Hyaena hyaena</i>	1,301	1,462
<i>Hyaena hyaena</i>	1,316	1,462

Körpermasse des Tigers der einzelnen Faunen

One –Way-Analysis of variance

P-Wert = 0,0517
 F = 3,657
 R (squared) = 0,5231

ANOVA – Table:	SS	df	
MS			
Treatment (zwischen den Reihen)	25640	76930	3
Residual (innerhalb der Reihen)	70130	10	
7013			
Total	147100	13	-

Tukey's Mehrfacher Vergleichstest

	Durchschn.Diff.	q	P Wert	95 % CI der Differenz
CiSaat↔Kedun Brubun	6,740	0,1138	P >0,005	-249,5 bis 263
Ci Saat ↔ Ngandong	-167,800	3,533	P >0,005	-373,3 bis 37,60
CiSaat ↔ Puneng	- 73,980	1,369	P >0,005	-307,9 bis 159,9
Ked. Br.↔ Ngandong	-174,500	3,675	P >0,005	379,9 bis 30,94
Ked. Br. ↔ Punung	- 80,720	1,493	P >0,005	-314,6 bis 153,2
Ngandong ↔ Punung	-93,770	2,295	P >0,005	83,03 bis 270,6

Graph Pad Prism Tafel zur M₁-Längen - Körpermassenregression

Steigung: 2,179 ± 0,4426
 Schnittpunkte mit Y-Achse: -1,385 ± 0,6057
 Schnittpunkte mit X-Achse: 0,6357

95% Intervalle

Steigung: 0,9499 bis 3,407
 Schnittpunkt m. Y-Achse, wenn x= 0 -3,066 bis 0,2964
 Schnittpunkt mit X-Achse, wenn Y =0 -0,3118 bis 0,9004

Ist die Steigung signifikant unterschiedlich von = 0

F = 24,23

DFn;DFd: 1,000 ; 4,000
 P-Wert:: 0,0079

Graph Pad Prism Tafel zur Schädellänge - Körpermassenregression

Steigung: 3,141 ± 0,2451
 Schnittpunkte mit Y-Achse: -5,762 ± 0,5626
 Schnittpunkte mit X-Achse: 1,835

95% - Konfidenz-Intervalle

Steigung: 2,541 bis 3,740
 Schnittpunkt m. Y-Achse, wenn x= 0 -7,138 bis -4,385
 Schnittpunkt mit X-Achse, wenn Y =0 1,725 bis 1,910

$r^2 = 0,9648$
 Standardfehler: 0,06033

Ist die Steigung signifikant unterschiedlich von = 0

F = 164,2

DFn;DFd: 1,000 ; 6,000
 P-Wert: 0,0076

Statische Daten zur Linearen Regression von Hemmer (2004)

Die basierend auf seinen Daten mit Hilfe von Graph Pad Prism04 erstellt worden sind

Steigung: $1,917 \pm 0,1031$
Schnittpunkte mit Y-Achse: $-1,710 \pm 0,1216$
Schnittpunkte mit X-Achse: $0,8921$

95% - Konfidenz-Intervalle

Steigung: $1,705$ bis $2,129$
Schnittpunkt m. Y-Achse, wenn $x=0$ $-1,960$ bis $1,460$
Schnittpunkt mit X-Achse, wenn $Y=0$ $0,8261$ bis $0,9543$

$r^2 = 0,9301$
Standardfehler: $0,3038$

Ist die Steigung signifikant unterschiedlich von $= 0$

$F = 345,7$

DFn;DFd: $1,000 ; 26,00$
P-Wert: $<0,0001$

8. Danksagung

Ich bedanke mich bei allen Menschen, die mich bei meiner Diplomarbeit unterstützt haben.

Prof. Dr. Friedemann Schrenk danke ich für die Vergabe des Themas.

Insbesondere bedanke ich mich bei Dr. Christine Hertler, die mir mit Rat und Tat zur Seite stand.

Mein Dank gilt auch Kathrin Krohmann, die mir die Messungen in der Sammlung des Senckenbergmuseums ermöglicht hat.

Weiterhin danke ich den Mitgliedern meines Arbeitskreises, die mir wertvolle Ratschläge gegeben haben.

Erklärung

Ich erkläre hiermit, dass ich die Diplomarbeit selbstständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe.

Frankfurt, den 22.11.2005

Rebekka Volmer