

**Körpermassenrekonstruktion pleistozäner  
Cerviden in Java  
(Sammlung von Koenigswald)**

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

vorgelegt von  
Susanne Denzau  
Mai 2007

Thema der Diplomarbeit:

„Körpermassenrekonstruktion pleistozäner Cerviden in Java“  
(Sammlung von Koenigswald)



Arbeitskreis:

Paläobiologie der Wirbeltiere;  
Institut für Ökologie, Evolution und Diversität

Betreuer:

Prof. Dr. Friedemann Schrenk

**Inhaltsverzeichnis**

1. Einleitung .....	1
1.1. Evolution der Cervidae.....	1
1.2. Systematik .....	3
1.3. Dentale Morphologie der Cervidae .....	4
1.4. Java im Pleistozän .....	5
1.5. Beschreibung der rezenten Vertreter der Familie Cervidae .....	9
1.6. Zielsetzung .....	10
2. Material und Methoden .....	11
2.1. Material .....	11
2.1.1. Rezentes Material .....	11
2.1.2. Fossiles dentales und postcraniales Material.....	12
2.2. Methode.....	16
2.2.1. Messstrecken an Zähnen und postcranialem Material.....	16
2.2.2. Einteilung in Körpermassenklassen .....	19
2.2.3. Etablierung des Rezentmodells .....	19
2.2.4. Fehlerabschätzung und Statistik .....	20
3. Ergebnisse.....	23
3.1. Rezentmodell.....	23
3.2. Messungen an Fossilien .....	24
3.2.1. Fossile Zähne der von Koenigswald Sammlung .....	24
3.2.2. Fossiles Material der Dubois Sammlung.....	25
3.2.2.1. Zähne der Dubois Sammlung .....	25
3.2.2.2. Extremitätenknochen der Dubois Sammlung.....	27

4. Diskussion .....	29
4.1. Rezentmodell.....	29
4.2. Messungen an Fossilien .....	30
4.2.1. Fossiles postcraniales Material.....	30
4.2.2. Fossile Zähne.....	33
4.2.3. Vergleich der rekonstruierten Körpermassen für dentales und postcraniales Material.....	38
4.2.4. Analyse nach Fundstellen.....	40
4.2.5. Chronologische Analyse.....	43
4.3. Problematik bei der Rekonstruktion der Körpermasse.....	47
4.4. Schlussbetrachtung und Ausblick .....	48
4.5. Zusammenfassung.....	49
5. Danksagung .....	50
6. Quellenverzeichnis .....	51
6.1. Literaturverzeichnis.....	51
6.2. Abbildungsnachweis .....	54
7. Erklärung .....	55
8. Anhang .....	56

## Abbildungsverzeichnis

Abb.1.1: Fuß eines primitiven Huftiers und eines Cerviden .....	3
Abb.1.2: Molar inferior und superior der Gattung <i>Cervus</i> .....	4
Abb.1.3: Lateralansicht des Schädels eines rezenten Cerviden .....	5
Abb.1.4: Karte der indonesischen Region .....	6
Abb.1.5: Geographische Lage der einzelnen Fundstellen .....	8
Abb.2.1: Anteil der verschiedenen Gattungen innerhalb der Dubois Sammlung .....	15
Abb.2.2: Messstrecken dargestellt am Beispiel des M1/2 inferior .....	16
Abb.2.3: Messstrecken an den Extremitätenknochen.....	17
Abb.3.1: Prozentuale Verteilung der Körpermassenklassen (von Koenigswald Sammlung) .....	24
Abb.3.2: Prozentuale Verteilung der Körpermassenklassen anhand der Zähne der Dubois Sammlung .....	25
Abb.3.3 Rekonstruierte Körpermasse der Gattungen <i>Axis</i> , <i>Cervus</i> und <i>Muntiacus</i> der Insel Java anhand des Zahnmaterials.....	26
Abb.3.4: Rekonstruierte Körpermasse von <i>Axis lydekkeri</i> anhand des Radius..	27
Abb.3.5: Rekonstruierte Körpermasse von <i>Axis lydekkeri</i> anhand der Tibia .....	27
Abb.3.6: Rekonstruierte Körpermassen der Gattungen <i>Axis</i> und <i>Cervus</i> anhand von einzelnen Messwerten an Extremitätenknochen.....	28
Abb.4.1: Prozentuale Verteilung der Arten auf die Körpermassenklassen .....	36
Abb.4.2: Prozentuale Verteilung der Körpermassenklassen und Arten innerhalb der Fossilsammlungen .....	38
Abb.4.3: Gemittelte rekonstruierte Körpermassen aller dentalen und postcranialen Messungen getrennt nach Fundstellen und Gattung .....	41
Abb.4.4: Darstellung der Körpermasse jedes einzelnen Tieres an der jeweiligen Fundstelle .....	45

**Tabellenverzeichnis**

Tab.1.1: Übersicht über die Unterordnungen und zugehörigen Familien der  
 Ordnung Artiodactyla ..... 2

Tab.1.2: Überblick über die Systematik der Tiere der Familie *Cervidae*..... 3

Tab.1.3: Übersicht über die einzelnen Faunenlevel Javas..... 7

Tab.1.4: Übersicht über die Verteilung der Cerviden in den Faunenleveln ..... 8

Tab.2.1: Übersicht über die Anzahl der rezenten Schädel ..... 11

Tab.2.2: Übersicht über die vermessenen Zähne der von Koenigswald  
 Sammlung ..... 13

Tab.2.3: Übersicht über die vermessenen Zähne der Dubois Sammlung..... 14

Tab.2.4: Übersicht über die Anzahl der vermessenen Knochen..... 15

Tab.2.5: Werte der Regressionsgleichungen ..... 18

Tab.2.6: Einteilung der Körpermassenklassen ..... 19

Tab.2.7: Körpermassen der verschiedenen Cerviden-Arten..... 20

Tab.2.8: Übersicht über die verschiedenen Signifikanzniveaus..... 20

Tab.2.9: Angaben über die Genauigkeit der Schieblehren..... 21

Tab.3.1: Ermittelte Regressionsgleichungen und Korrelationskoeffizienten für  
 das Rezentmodell..... 23

**Abkürzungsverzeichnis**

C	-	Caninus
dex	-	dexter
F	-	Femur
f	-	female
H	-	Humerus
I	-	Incisivus
inf	-	inferior
Ka	-	Tausend Jahre
m	-	male
M	-	Molar
Ma	-	Millionen Jahre
Mc	-	Metacarpale
Mt	-	Metatarsale
P	-	Prämolar
R	-	Radius
sin	-	sinister
sup	-	superior
T	-	Tibia
U	-	Ulna

## 1. Einleitung

### 1.1. Evolution der Cervidae

Im frühen Eozän (vor 56 Millionen Jahren) begannen die Paarhufer (Artiodactylen) und Unpaarhufer (Perissodactylen) sich auf der Nordhalbkugel auszubreiten. Die Paarhufer dieser Zeit waren vor allem Alles- oder Früchdefresser. Zudem waren sie sehr klein, sie wogen bis zu 5 kg. Im mittleren Eozän (vor ca. 45 Millionen Jahren) entwickelten sich dann Paarhufer, deren Gebiss sich zum Äsen faserreicher Pflanzenteile eignete. Gegen Ende des Eozäns begann sich das Klima stark zu verändern: In den höheren Breiten Eurasiens und Nordamerikas sanken die Temperaturen rasch. Dadurch kam es zu ausgeprägten Jahreszeiten und saisonalen Schwankungen an Menge und Qualität des Futters. Das wiederum erforderte eine Anpassung der Huftiere an diese neuen Bedingungen. Die Artiodactyla nahmen als Folge deutlich an Größe zu und sie entwickelten einen Verdauungsapparat, der es ermöglichte, faserreiche Nahrung effektiv verwerten zu können.

Die subtropischen Wälder der nördlichen Hemisphäre stellten im Oligozän (vor 34 bis 24 Millionen Jahren) einen günstigen Lebensraum für größere Huftiere dar, deren Nahrung aus Blättern und Trieben bestand. Die primitiven Wiederkäuer waren zu dieser Zeit noch recht selten und meist nicht größer als eine Ziege (MCDONALD 2004). Das erste hirschartige Tier, das sich zu dieser Zeit entwickelte, war *Eurymeryx* (SHACKLETON & HARESTAD 2004).

Das änderte sich jedoch im frühen Miozän (vor 24 bis 16 Millionen Jahren) mit der weiteren allmählichen Veränderung des Klimas. Die subtropischen Wälder des Oligozäns veränderten sich hin zu offenen, savannenähnlichen Lebensräumen mit Grasland. Diese schafften sehr gute Lebensbedingungen für die verwandten Arten der heutigen Wiederkäuer (Ruminantia), die sich sehr schnell entwickelten und im frühen Miozän eine große Artenvielfalt aufwiesen. Zu dieser Zeit begann auch die Entwicklung von kleinen geweihlosen Hirschen (Kantschilen) hin zu größeren, geweihtragenden Hirschen (MCDONALD 2004). *Dicrocerus* war der erste Cervid mit ausgebildetem Geweih, jedoch einem sehr kleinen, welches dem heutigen *Muntiacus* ähnelt (SHACKLETON & HARESTAD 2004).

Am Ende des Miozäns waren alle modernen Familien der Artiodactylen entwickelt, wenn auch weitere Entwicklungen und Veränderungen noch im Pliozän auftraten (SHACKLETON & HARESTAD 2004).

Die Ordnung der Artiodactyla unterteilt sich in 3 Unterordnungen und 10 Familien (siehe Tab.1.1)

Tab.1.1: Übersicht über die Unterordnungen und zugehörigen Familien der Ordnung Artiodactyla

Unterordnung	Familie
Suina	Suidae, Tayassuidae, Hippopotamidae
Tylopoda	Camelidae
Ruminantia	Tragulidae, Giraffidae, Cervidae, Antilocapridae, Bovidae, Moschidae

Das auffälligste und gleichzeitig namensgebende Merkmal dieser Ordnung ist die Entwicklung der paarigen Hufe. Als Huftiere allgemein werden diejenigen Tiere bezeichnet, bei denen sich im Laufe der Evolution aus Krallen Hufe entwickelt haben. Der ursprüngliche Fuß primitiver Huftiere (Abb.1.1) durchlief viele Entwicklungsstufen bis zum Stadium des Paarhufers. Die erste Zehe (Phalanx I) ist bei allen Huftieren zurückgebildet und fehlt völlig. Bei Paarhufern verbleiben zwei oder vier Zehen, wobei das Gewicht auf einer gedachten Achse zwischen dritter und vierter Zehe ruht.

Bei Cerviden sind vier Zehen erhalten, jedoch entwickelten sich die beiden außen gelegenen zurück (Phalanx II und V, siehe Abb.1.1). Es kommt zu einer Verkürzung der Phalangen und zu einer starken Verlängerung der Metatarsalen, die miteinander verschmelzen. Die Gelenkoberflächen werden kleiner, es ist nicht mehr möglich die Glieder zu rotieren, sondern nur noch vor- und rückwärts zu bewegen. Was zunächst als Einschränkung aussieht, ist für die Cerviden aber notwendig, denn damit ist eine Anpassung an schnelles Laufen gewährleistet, wenn auch die Fähigkeit des Kletterns und Grabens verloren geht (MCDONALD 2004).

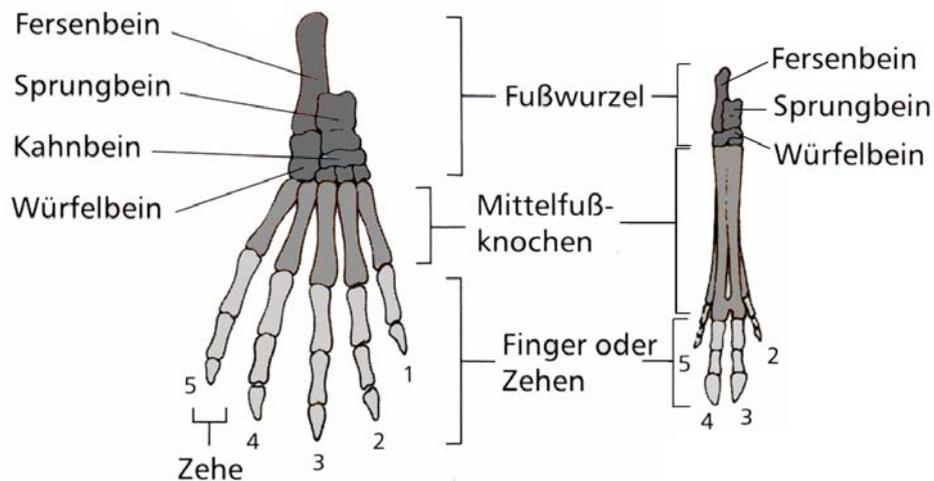


Abb.1.1: Fuß eines primitiven Huftiers (links) und eines Cerviden (rechts) (verändert nach MCDONALD 2004)

## 1.2. Systematik

Tab.1.2. zeigt eine Übersicht über die Systematik der Familie Cervidae. Es werden nur die Unterfamilien der Altweltarten untersucht, diese zeichnen sich durch Geweihbildung aus. Im Folgenden sind nur die Arten aufgeführt, für das Rezentmodell relevant sind.

Tab.1.2: Überblick über die Systematik der Tiere nach SHACKLETON & HARESTAD 2004. Es sind nur die Arten aufgeführt, die im Folgenden für das Rezentmodell relevant sind.

Reich	Animalia		
Stamm	Chordata		
Unterstamm	Vertebrata		
Klasse	Mammalia		
Unterklasse	Eutheria		
Ordnung	Artiodactyla		
Unterordnung	Ruminantia		
Familie	Cervidae		
Unterfamilie	Cervinae		Muntiacinae
Gattung / Art	<i>Cervus timorensis</i> <i>Cervus unicolor</i> <i>Cervus nippon</i> <i>Cervus mariannus</i> <i>Cervus alfredi</i>	<i>Axis axis</i> <i>Axis porcinus</i>	<i>Muntiacus muntjak</i> <i>Muntiacus reevesi</i> <i>Muntiacus atherodes</i>

### 1.3. Dentale Morphologie der Cervidae

Das Gebiss der Cerviden ist an die herbivore Lebensweise angepasst, denn durch das Bedürfnis, Gras und Blätter abrupfen und zerkleinern zu müssen, hat sich das Gebiss der Cerviden von dem ursprünglichen Säugegebiss weiterentwickelt und eine Spezialisierung erfahren. Im Oberkiefer haben sich die Incisiven (Schneidezähne) zurückgebildet und sind nur noch rudimentär vorhanden oder fehlen völlig. An dessen Stelle hat sich eine Hornplatte ausgebildet, die im Zusammenspiel mit den unteren, stark verbreiterten Incisiven ein effektives Werkzeug zum Abrupfen von Pflanzen darstellt. Die Caninen (Eckzähne) des Oberkiefers sind bei den meisten Formen nur noch rudimentär vorhanden oder fehlen. Bei den frühen Formen wie dem geweihlosen Wasserreh (*Hydropotes*) und den Gabelhirschen (Muntiacinae) fallen die Caninen recht lang aus, sind hauerartig und mit Hinterkante versehen (THENIUS 1989).

Die Caninen des Unterkiefers sind dagegen klein und ähneln morphologisch den Incisiven (incisiviform) (SHACKLETON & HARESTAD 2004).

Die Prämolaren (vorderen Backenzähne) des Oberkiefers fallen relativ kurz aus, mit Außen- und Innenscheide, wobei die Krone der Prämolaren des Unterkiefers nach distal hin an Komplexität zunehmen.

Der Aufbau der Molaren (Backenzähne) ist in Abb.1.2 gezeigt. Diese sind stets vierhöckrig und weisen eine selenodonte Struktur auf.

Als Zahnformel ergibt sich also  $\frac{0(0-1)33}{3133}$ .

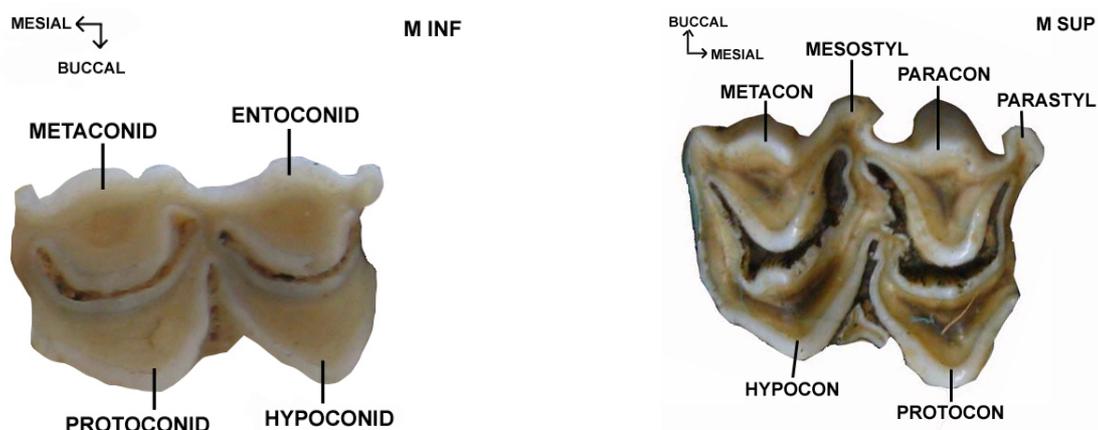


Abb.1.2: Unterer und oberer Molar (M inf und M sup) der Art *Cervus nippon*.

Tiere, die vermehrt hartfaserige Nahrung wie Gras zu sich nehmen, benötigen eher hochkronige (hypsodonte) Zahnkronen, Blätterfresser dagegen niederkronige

(brachyodonte) Zähne. Die Kronenhöhe schwankt im Fall der Cerviden je nach Ernährungstyp von brachyodont (z.B. *Capreolus*, *Alces*, *Rangifer*) bis subhypodont (z.B. *Cervus*).

So ist es möglich, anhand der Zähne auf die Nahrung wie auch auf die Spezies Rückschlüsse zu ziehen (THENIUS 1989).

Zudem ist im Gebiss eine funktionelle Trennung zu erkennen (siehe Abb.1.3): Im vorderen Abschnitt befindet sich der Teil zum Abrupfen der Nahrung (gebildet aus Incisiven und Caninen) und im hinteren Teil der eigentliche Kauapparat zum Zerkleinern der Nahrung (gebildet aus Prämolaren und Molaren). Diese zwei funktionellen Einheiten sind durch eine große Lücke, genannt Diastema, räumlich voneinander getrennt.



Abb.1.3: Schädel (Lateralansicht) eines rezenten Cerviden (*Cervus nippon*). Dargestellt sind die verschiedenen Zahnpositionen (I = Incisivus, C = Caninus, P = Prämolare, M = Molar)

#### 1.4. Java im Pleistozän

Java ist eine indonesische Insel am Rande des Indischen Ozeans. Die Besonderheit ist, dass sie, wie die Inseln Borneo und Sumatra, auf dem sogenannten Sunda Archipel liegt. Durch Schwankungen des Meeresspiegels kommt es dazu, dass weite Teile der sonst unterhalb des Meeresspiegels liegenden Landmassen freigelegt werden. Auf diese Weise entsteht eine Verbindung zwischen den Inseln und dem Festland (siehe Abb.1.4). Bei einer Absenkung des Meeresspiegels um 116m werden die Landmassen vollständig exponiert, bei einer geringeren Absenkung entstehen jedoch Landbrücken, die es terrestrischen Tieren ermöglichen, auf die Inseln überzusiedeln. Borneo, Sumatra und Java erhalten bei der Absenkung eine Verbindung mit dem südostasiatischen Festland, die Inseln Neuguinea und Sulawesi dagegen mit Australien.

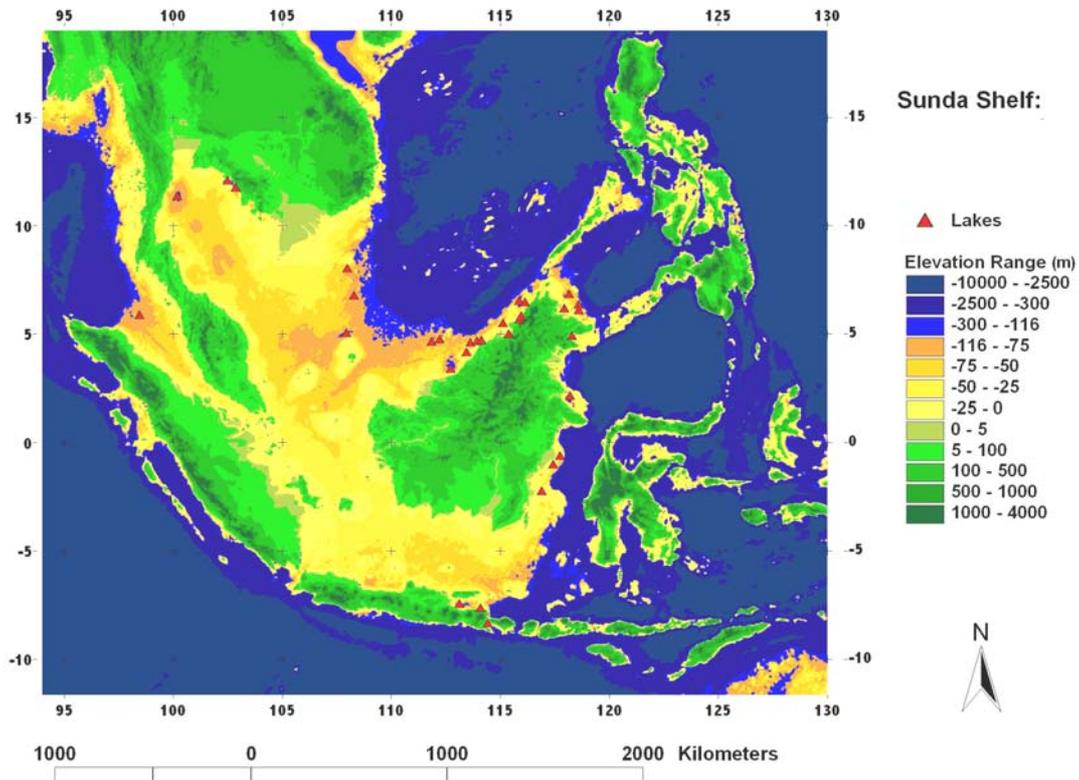


Abb.1.4: Die Karte der indonesischen Region zeigt den heutigen Meeresspiegel. Gelb und braun eingezeichnet sind die Regionen, die bei einem absinken des Meeresspiegels um 116m exponiert werden. ([www.fieldmuseum.org](http://www.fieldmuseum.org))

Dadurch kann es zu einem Austausch der Arten zwischen Festland und Inseln kommen. In der Arbeit von VAN DEN BERGH *et al.* (2001) wird die Zusammensetzung der Arten dargestellt.

Die Benennung der Faunenlevel erfolgt nach den Fundstellen, wo sie erstmals entdeckt wurden. Bei neuen Fundstellen wird das Alter des jeweiligen Fundhorizonts bestimmt und anschließend in die bestehenden Level eingeordnet.

Man teilt die Faunen Javas im Pleistozän folgendermaßen ein (siehe Tab.1.3)

Tab.1.3: Übersicht über die einzelnen Faunenlevel Javas, deren Datierung und dem dazugehörigen rekonstruierten Habitat (verändert nach VAN DEN BERGH *et al.* 2001).

Faunenlevel	Datierung	Interpretation / Rekonstruktion
Punung	ca. 60 – 125 Ka	Regenwald
Ngandong	spätes Pleistozän	Offenes Waldland
Kedung Brubus	ca. 0,7 – 0,8 Ma	Offenes Waldland
Trinil H. K.	ca. 0,9 Ma	Offenes Waldland
Ci Saat	ca. 1,0 – 1,2 Ma	?
Satir	ca. 1,5 – 2,0 Ma	Insel, teilweise Mangrovenwälder

Den Austausch kann man an den Zusammensetzungen der einzelnen Faunen ablesen. Besonders gut ist das am Auftreten großer Arten zu erkennen, die man zuvor nur vom Festland kannte, wie z.B. *Elephas hysudrindicus* in Kedung Brubus. Zudem steigt in dieser Zeit die Anzahl der Säugetierspezies auf ein Maximum, wobei die Artenzusammensetzung Rückschlüsse auf das umgebende Habitat zulässt. Auch die Klimaveränderungen helfen dabei, das Habitat zu rekonstruieren. Zwischen den Faunen Ngandong und Punung muss es eine starke Veränderung des Klimas gegeben haben, denn nur ein feucht-warmes Klima begünstigt die Entwicklung des Regenwaldes (VAN DEN BERGH *et al.* 2001). Auf das Habitat Regenwald deutet beispielsweise die große Anzahl an Primaten wie *Pongo* und *Hylobates* hin (DE VOS 1983).

Auch das Vorkommen herbivorer Artiodactyla ist für ein Habitat aussagekräftig. Es gibt Arten, die ausschließlich blätterfressend sind, andere Arten dagegen sind ausschließlich grasfressend.

Im Fall der Cerviden ist es jedoch schwierig eine Aussage bezüglich des Habitats zu treffen, da es unter ihnen auch sehr viele Arten gibt, die nicht so stark spezialisiert sind. Die in den verschiedenen Faunen vorkommenden Arten sind in Tab.1.4 dargestellt. Einige Fundstücke können anhand des Materials keiner Gattung zugeordnet werden, sie werden deshalb allgemein als Cervidae bezeichnet.

Tab.1.4: Übersicht über die Verteilung der Cerviden in den einzelnen Faunenlevel. (verändert nach VAN DEN BERGH *et al.* 2001)

	Satir	Ci Saat	Trinil H. K.	Kedung Brubus	Ngandong	Punung
<i>Cervidae gen. et spec indet.</i>	+	+			+	+
<i>Axis lydekkeri</i>		+	+	+		
<i>Rusa sp.</i>				+	+	
<i>Muntiacus muntjak</i>		+	+	+		+

Nicht alle Fundstellen können einem bestimmten Faunenlevel zugeordnet werden. Die namensgebenden Fundstellen Trinil und Kedung Brubus wie auch Ngandong und Punung können eindeutig zugeordnet werden. Es gibt jedoch noch viele weitere, die nicht so klar zugeordnet werden können, weil ihr Alter noch nicht endgültig feststeht. Die geographische Lage der Fundstellen wird in Abb.1.5 dargestellt.

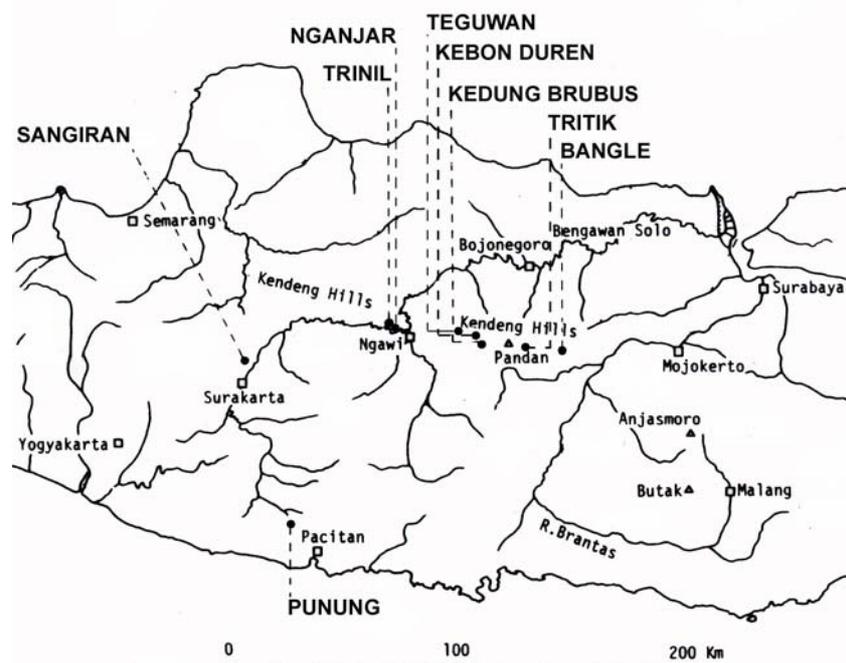


Abb.1.5: Geographische Lage der einzelnen Fundstellen (verändert nach WANTABE &amp; KADAR 1985)

Die Fundstelle Kebon Duren liegt geographisch gesehen nordwestlich von Kedung Brubus und wird auch stratigraphisch dieser Fundstelle zugewiesen. Tritik liegt östlich von Kedung Brubus, ist aber vermutlich in die Trinil H.K. Fauna einzuordnen. Die Fundstelle Sangiran stellt Paläobiologen vor das Problem, dass sie sich über viele stratigraphische Schichten erstreckt. Es wurden Fossilien gefunden, die den

Faunenleveln Satir bis Kedung Brubus entsprechen (ITIHARA *et al.* 1985). Dabei ist es besonders entscheidend, zu dokumentieren, welche Stücke welchem Faunenlevel zuzuordnen sind, damit anhand dieser Erkenntnis dann Rückschlüsse auf das umgebende Habitat gezogen werden kann.

### **1.5. Beschreibung der rezenten Vertreter der Familie Cervidae**

Die Tiere der Familie Cervidae leben häufig in bewaldeten Gebieten oder Weideland. Ein weiteres bevorzugtes Habitat sind bewaldete Berghänge. Hier ist es ihnen möglich, mit Schwankung der Jahreszeit Migrationen durchzuführen, um Schnee auszuweichen und ein besseres Nahrungsangebot zu finden (z.B. *Cervus nippon*) (FELDHAMER 1980).

Die kleinen Hirsche der Gattung *Muntiacus* sind oft auch in dichtem Regenwald zu finden, da sie dort besseren Schutz vor Fressfeinden finden (SHACKLETON & HARESTAD 2004; WALKER 2005). Hirsche kommen in allen Höhenlagen von 0 bis 3000m vor (KURT 1990; WALKER 2005). Einige Arten sind sehr gute Schwimmer und halten sich gerne in der Nähe von Wasser auf, weil sie dies beispielsweise als Fluchtmöglichkeit vor Feinden nutzen (*Cervus unicolor*, *Cervus nippon*, *Axis porcinus*) (FELDHAMER 1980; KURT 1990; NOWAK 1999).

Die Ernährung setzt sich fast ausschließlich aus pflanzlichem Material zusammen. Bevorzugt werden dabei junge Triebe von Bäumen und Büschen, aber auch junges Gras (PAYNE *et al.* 1985). Auch Pilze sind ein beliebtes Nahrungsmittel, da sie proteinhaltig sind und einen hohen Nährwert aufweisen (MOE & WEGGE 1994).

Eine Besonderheit stellen die Tiere der Art *Cervus alfredi* dar: Sie bevorzugen sukkulente Pflanzen (WHITEHEAD 1993; HEANEY & REGALADO 1998). Eine weitere Besonderheit findet man in der Ernährung von *Muntiacus muntjak*: Ihre Nahrung setzt sich nicht ausschließlich aus Pflanzen, sondern auch aus Vogeleiern und kleinen warmblütigen Tieren zusammen. Mit Hilfe ihrer verlängerten Eckzähne und durch Tritte mit den Vorderläufen werden die Beutetiere gefangen und zum Verzehr festgehalten (SHACKLETON & HARESTAD 2004).

### **1.6. Zielsetzung**

Ziel dieser Arbeit ist es, einen ergänzenden Beitrag zur weiteren Rekonstruktion der Fauna im Pleistozän Javas zu leisten, indem die Körpermasse der Cerviden anhand des fossilen Materials rekonstruiert wird.

Hierzu wird zunächst an den rezenten Vertretern dieser Familie ein rezentes Modell erstellt, das im Folgenden auf fossiles Material angewendet wird. Hierbei wird bezüglich der Zähne sowohl auf die von Koenigswald Sammlung in Frankfurt zurückgegriffen als auch auf die Dubois Sammlung in Leiden, Niederlande.

Weiterhin wird anhand des fossilen Materials der Sammlung Dubois in Leiden, die Körpermasse, soweit möglich, auf Gattungs- und sogar Artniveau auf Basis einer vorangegangenen Arbeit (SCOTT 1983) rekonstruiert und miteinander verglichen.

Es soll festgestellt werden, in wie weit sich die Cerviden vom Pleistozän bis in die heutige Zeit - bezogen auf ihre Körpermasse - verändert haben. Ergänzend werden, soweit dies im Rahmen der vorliegenden Untersuchung möglich ist, die Körpermassen der Cerviden verschiedener Fundstellen und -horizonte rekonstruiert und miteinander verglichen. Dadurch soll geklärt werden, ob es bereits innerhalb des Pleistozäns Unterschiede in der Körpermasse der Cerviden gab.

## 2. Material und Methoden

### 2.1. Material

#### 2.1.1. Rezent Material

Die vermessenen Schädel stammen aus Sammlungen verschiedener Museen (siehe Tab.2.1). Es handelt sich hierbei um Arten aus dem asiatischen und südostasiatischen Raum, da angenommen wird, dass diese am besten zum Vergleich mit den Cerviden des pleistozänen Java geeignet sind, weil das Verhältnis von Zahngröße zu Körpermasse weitgehend gleich geblieben ist.

Tab.2.1: Übersicht über die Anzahl der Schädel und Sammlungen, aus denen sie stammen. Es ist aufgeführt, um welche Art und welches Geschlecht es sich handelt, ebenso der Zustand des Schädels. m = male; f = female, Frankfurt = Senckenberg Museum; Darmstadt = Hessisches Landesmuseum; Bonn = Museum Alexander König; Berlin = Museum für Naturkunde; Wiesbaden = Naturhistorische Landessammlung.

Sammlungsnummer	Gattung/Art	m/f	Museum	Material
SMF/PA/F 1450	Axis axis	f	Frankfurt	
(ohne Nummer)	Axis axis	m	Darmstadt	Unterkiefer fehlt
ZFMK 34.198	Axis axis	m	Bonn	Prämolaren nicht vermessen
ZFMK 85.219	Axis axis	m	Bonn	Prämolaren nicht vermessen
ZMB 9922	Axis axis	m	Berlin	P1, P3 inf sin; M1 sup dex fehlen
SMF/PA/F 1449	Axis porcinus	f	Frankfurt	
ZMB 42113	Axis porcinus	f	Berlin	
ZMB 75156	Axis porcinus	f	Berlin	P1, P2 inf sin fehlen
ZMB 14817	Axis porcinus	f	Berlin	
ZMB 42537	Cervus alfredi	m	Berlin	P3 inf dex fehlt
ZMB 2093	Cervus alfredi	f	Berlin	
ZMB 20395	Cervus alfredi	f	Berlin	
ZMB 73526	Cervus alfredi	f	Berlin	P2 sup sin fehlt
ZMB 75158	Cervus mariannus	f	Berlin	P1 inf sin fehlt
ZMB 46575	Cervus mariannus	f	Berlin	
ZMB 2092	Cervus mariannus	m	Berlin	P1 sup sin fehlt
SMF/PA/F 4368	Cervus nippon	m	Frankfurt	
ZFMK 2005.002	Cervus nippon	m	Bonn	Prämolaren nicht vermessen
ZFMK 2006.018	Cervus nippon	f	Bonn	Prämolaren nicht vermessen
ZFMK 2005.004	Cervus nippon	m	Bonn	Prämolaren nicht vermessen
ZFMK 35.402	Cervus nippon	m	Bonn	Prämolaren nicht vermessen
SMF/PA/F 79844	Cervus nippon	f	Frankfurt	
ZMB 30840	Cervus timorensis	m	Berlin	
ZMB 14706	Cervus timorensis	f	Berlin	M1 inf sin; P1, M1 sup sin fehlen
ZMB 75149	Cervus timorensis	m	Berlin	Unterkiefer fehlt
ZMB 75148	Cervus timorensis	f	Berlin	Unterkiefer fehlt
470	Cervus timorensis	m	Wiesbaden	
ZFMK 64.691	Cervus unicolor	m	Bonn	Prämolaren nicht vermessen
ZMB 11262	Cervus unicolor	f	Berlin	P1 sup dex fehlt
ZMB 14703	Cervus unicolor	f	Berlin	

Sammlungsnummer	Gattung/Art	m/f	Museum	Material
ZMB 11264	<i>Cervus unicolor</i>	f	Berlin	P1 sup dex fehlt
ZFMK 39.43	<i>Muntiacus atherodes</i>	m	Bonn	Unterkiefer und M3 sup fehlen, P1-3 nicht vermessen
152	<i>Muntiacus muntjak</i>	m	Wiesbaden	P1 inf sin fehlt
SMF/PA/F 6152	<i>Muntiacus muntjak</i>	f	Frankfurt	
SMF/PA/F 591	<i>Muntiacus muntjak</i>	f	Frankfurt	
SMF/PA/F 2921	<i>Muntiacus muntjak</i>	m	Frankfurt	
SMF/PA/F 5347	<i>Muntiacus muntjak</i>	m	Frankfurt	P1-M3 inf sin; P1,P2 inf dex.; P1 sup sin fehlen
SMF/PA/F 593	<i>Muntiacus muntjak</i>	m	Frankfurt	Unterkiefer fehlt
ZFMK 50.713	<i>Muntiacus reevesi</i>	f	Bonn	Prämolaren nicht vermessen
ZMB 44058	<i>Muntiacus reevesi</i>	f	Berlin	
(ohne Nummer)	<i>Muntiacus reevesi</i>	f	Berlin	
ZMB 70930	<i>Muntiacus reevesi</i>	m	Berlin	Unterkiefer fehlt
ZMB 51801	<i>Muntiacus reevesi</i>	m	Berlin	M1 inf dex; P3,M1 inf sin fehlen
SMF/PA/F 92520	<i>Muntiacus reevesi</i>	m	Frankfurt	

Bei diesen Schädeln handelt es sich weitgehend um Tiere aus Zoos und Zuchten. Insgesamt standen 44 Schädel zu Verfügung. Nur bei sechs der 44 Individuen war nur noch der Oberschädel vorhanden. Bei einigen der Tiere fehlen einzelne Zähne oder sie sind zerbrochen, so dass sie für die Messungen nicht berücksichtigt werden können (siehe Tab.2.1). Alle vermessenen Schädel werden nach Kriterien der Erhaltung und des Alters ausgesucht, stark beschädigte und juvenile Schädel werden nicht in die Studie einbezogen (detaillierte Tabelle im Anhang Tab.8.1).

### 2.1.2. Fossiles dentales und postcraniales Material

Die fossilen Zähne stammen aus der Sammlung von Koenigswald, die sich in der Sammlung der Abteilung Paläoanthropologie im Forschungsinstitut Senckenberg in Frankfurt befindet. Für die Rekonstruktion der Körpermasse eignen sich 1328 Zähne, da bei ihnen sowohl die Länge, als auch die Breite vermessen werden kann (siehe Tab.2.2). Die Fundstelle aller Zähne ist Sangiran, es lässt sich keine Aussage über den Fundhorizont treffen, da dieser von Koenigswald nicht dokumentiert wurde.

Ein kleiner Teil der Zähne stammt aus der Sammlung Dubois am Naturalis Museum Leiden, Niederlande (siehe Tab.2.3). Die Fundstellen der Zähne sind in diesem Fall bekannt (siehe Anhang Tab.8.5).

Tab.2.2: Übersicht über die vermessenen Zähne der von Koenigswald Sammlung.

Gattung	Sammlungsnummern [allen vorangestellt SMF/PA/F]
<i>Cervidae</i> <i>gen. et</i> <i>spec.</i> <i>indet.</i>	<p>2022 – 2034 (außer 2024, 2027, 2029, 2030) ;  2037 – 2053 (außer 2039, 2041, 2043, 2045, 2047, 2052) ;  2066; 2089; 2149 ;  2152 – 2158 (außer 2154, 2156, 2157) ;  2182; 2184; 2185; 2192a; 2198; 2201; 2215; 2219; 2224; 2226  2229 – 2235 (außer 2232);  2241 – 2246 (außer 2242, 2244)  2250; 2250 – 2255 (außer 2251);  2261; 2263; 2265; 2280; 2281; 2288;  2295 – 2308 (außer 2296, 2298);  2312 – 2349 (außer 2215, 2227, 2235, 2238, 2242, 2244);  2351 – 2364 (außer 2352, 2355, 2360, 2363);  2367 – 2380 (außer 2370, 2373 2374, 2378);  2383 – 2408 (außer 2384, 2394, 2397, 2402, 2403);  2414 – 2422 (außer 2416, 2418, 2420, 2421);  2426– 2456 (außer 2427, 2429, 2433, 2435, 2447, 2451);  2459 – 2461  2466 – 2478 (außer 2467, 2470);  2482 – 2489 (außer 2484, 2486);  2492 – 2496 (außer 2495);  2500– 2508 (außer 2501, 2503, 2505);  2514 – 2519 (außer 2516);  2523 – 2540 (außer 2524, 2525, 2527 – 2530, 2534);  2554– 2569 (außer 2555, 2557, 2564);  2576 – 2592 (außer 2573 – 2575, 2581, 2589);  2596 – 2609 (außer 2603, 2604, 2608);  2611– 2639 (außer 2613, 2616, 2618, 2628, 2633, 2636);  2641 – 2648 (außer 2644, 2646);  2652 – 2677 (außer 2653, 2667, 2668, 2676); 2659a  2681 – 2691 (außer 2683, 2688, 2689);  2695 – 2707 (außer 2696, 2697, 2702, 2705);  2710 – 2734 (außer 2715, 2720, 2724 – 2726, 2728) ;  2739 – 2758 (außer 2746 – 2748, 2753);  2760 – 2782 (außer 2761, 2764, 2767, 2769, 2771, 2777);  2784 – 2799 (außer 2786, 2790, 2793, 2795, 2798);  2801 – 2824 (außer 2803, 2807, 2808, 2817, 2819);  2827 – 2844 (außer 2830, 2832, 2838);  2846 – 2858 (außer 2849, 2851);  2861 – 2873 (außer 2864, 2866, 2868) ;  2875 – 2886 (außer 2877, 2879, 2881, 2882);  2891; 2895; 2896;  2901 – 2931 (außer 2902, 2905, 2910, 2916) ; 2923 a ;  2933 – 3080 (außer 2994, 297, 3007, 3014, 3048, 3064);  3082 – 3199 (außer 3122, 3135, 3152, 3155, 3158, 3195); 3198a;  3200 – 3221 (außer 3207, 3209, 3219);  3224 – 3258 (außer 3244, 3249, 3250, 3256) ; 3248 a;  3261 – 3327 (außer 3262, 3268, 3273, 3282, 3312, 3315);  3284 a; 3757; 3888; 3889; 3891; 3893 – 3898; 3902 – 3907; 3910 – 3917; 3920  – 3925; 3927;  3929 – 3944 (außer 3931, 3933, 3935);  3948 – 3973 (außer 3950, 3954, 3964, 3967, 3972);  3976 – 4016 (außer 3980, 3990, 3991); 4018;  4021 – 4056 (außer 4050, 4051, 4053);  4059 – 4103 (außer 4060, 4063, 4066, 4074, 4078, 4081, 4086, 4093);  4105 – 4108; 4110; 4112; 4114; 4119; 4122;  2125 – 2145 (außer 2127, 2129, 2132, 2133, 2136, 2138, 2143);  4148 – 4167 (außer 4153, 4154, 4157, 4161, 4164, 4166)</p>

Gattung	Sammlungsnummern [allen vorangestellt SMF/PA/F]
<i>Cervidae</i> <i>gen. et</i> <i>spec.</i> <i>indet.</i>	4182; 4527; 4556 – 4562 (außer 4560); 4566; 4570; 4577 – 4579; 4688; 4704; 470; 4709; 4711 – 4721 (außer 4713, 4720); 4725 – 4727; 4731 – 4733; 4735; 4737; 4742; 4746; 4750 – 4752; 4759; 4764; 4765; 4769; 4832; 4847; 4849; 4856; 4857; 4859; 4861; 4865; 4868; 4872; 4873; 4899; 4902; 4904; 4915; 4918; 4930; 4933; 4940; 4945; 4947; 4949; 4950; 4960; 49636; 4966; 4972; 4975; 4978; 4987; 4990; 4993; 4997; 4999; 5002; 5004; 5015; 5022 – 5030 (außer 5023, 5027, 5029); 5036; 5037; 5042; 5044; 5050; 5063; 5080; 5101; 5127; 5165; 5166; 5172; 5199; 5216; 5239; 5258; 5264; 5269 – 5296 (außer 5271, 5276, 5281, 5290, 5295); 5301 – 5313 (außer 5302, 5304, 5308, 5310, 5312); 5316 – 5331 (außer 5324, 5325, 5328); 5399 – 5401; 5406 – 5421 (außer 5408, 5410, 5413, 5420); 5485 – 5504 (außer 5487, 5491, 5498, 5501, 5502); 5506; 5508 – 5510; 5876 a – g; 6126; 6850 – 6855; 6857; 6862; 6868 – 6870; 6873; 6975; 6878; 6880; 6881; 6886; 6887; 6890; 6891; 9206

Tab. 2.3: Übersicht über die vermessenen Zähne der Dubois Sammlung. Die Sammlungsnummern mit vorangestelltem C und M stammen aus der von Koenigswald Sammlung des Naturalis Museums, werden jedoch mit der Dubois Sammlung zusammengefasst, da sowohl Gattung wie auch Fundort bekannt sind.

Gattung	Sammlungsnummer	Anzahl
<i>Cervus</i>	C 1; 11; 15; 16; 36; DUB 10307; 13768; 13770 – 13773; 13775 – 13778; 13781 – 13791; 13802; 13804; 13828; 16893 – 16928; 16939; 16940; 16942; 16945; 16947; 16948 a-c	73
<i>Axis</i>	DUB 10029; 10308; 10993; 13709 – 13767; 12780; 13793 – 13796; 13798; 13800 – 13804; 13806 – 13809; 13812; 13813; 13815; 16845; 16858 a – h; 16870 – 16884; 16886 – 16892; 1575 c; 1975; 2576 b; 667; 669 a; 669 c; 8439 a – g + i	122
<i>Muntiacus</i>	M 11; 22; 38; C 8	4

Das fossile postcraniale Material stammt ebenfalls aus der Dubois Sammlung des Naturalis Museums. Es liegen verschiedene Extremitätenknochen zweier Arten vor: *Axis lydekkeri* und *Cervus spec.* (siehe Tab.2.4). Eine detaillierte Auflistung aller Knochen mit Sammlungsnummern befindet sich im Anhang (Tab.8.4).

Tab.2.4: Übersicht über die Anzahl der verschiedenen Knochen bezogen auf die jeweilige Art, mit Sammlungsnummern der jeweiligen Stücke.

Art	Knochen	Sammlungsnummern	Anzahl
<i>Axis lydekkeri</i>	Femur	DUB 13283; 209; 4235; 5072; 5081; 5083; 5558; 5560; 5578; 5583; 5584; 5661; 5748; 5862; 5927; 6076; 6413; 6802; 6912; 7999; 9250	21
	Humerus	DUB 13276; 1866; 5130; 5557; 5669; 5773; 6285 – 6288; 6291; 6294; 6295; 9053	14
	Metacarpale	DUB 5568 – 5570; 5593; 5685; 5724; 6317; 9853; 9861	9
	Metatarsale	DUB 13221; 1515; 1516; 17229; 1823; 197; 2645; 5555; 5563; 5600; 5696; 5723; 5732; 5734; 6224; 6230; 6333; 6335 – 6337	20
	Radius	DUB 13271; 13272; 5136; 5137; 5140; 5144; 5163; 5176; 5366; 5552; 5560; 5581; 5589; 5671; 5687; 5869; 5926; 5951; 6062; 6082; 6165; 6226; 6309 – 6311; 6313; 6316; 6334; 6353; 6406; 6420; 6518; 6804; 6815; 6817; 6830 – 6833; 6847; 6935; 6937; 7246; 7261; 9247; 9850; 9856; 9864	48
	Tibia	DUB 10641; 220; 5111; 5094; 5086; 5087; 5099; 5100; 5105; 5107; 5261; 5368; 5378; 5381; 5712; 067; 621; 6283; 635; 203	20
	Ulna	DUB 5147; 5015; 5682; 5809; 5858; 6050; 6283	7
<i>Cervus spec.</i>	Femur	DUB 13352 – 13354; 5878; 5902	5
	Humerus	DUB 5170; 10617; 5885; 5877	4
	Metacarpale	DUB 6452; 6468	2
	Metatarsale	DUB 5406; 6501; 6502; 6471; 6982	5
	Radius	DUB 5879; 5880; 7262	3
	Tibia	DUB 5876; 5882; 6435	3

Insgesamt lagen 261 fossile Stücke der Gattung *Axis*, 95 der Gattung *Cervus* und 4 der Gattung *Muntiacus* zum Vermessen vor (siehe Abb.2.1).

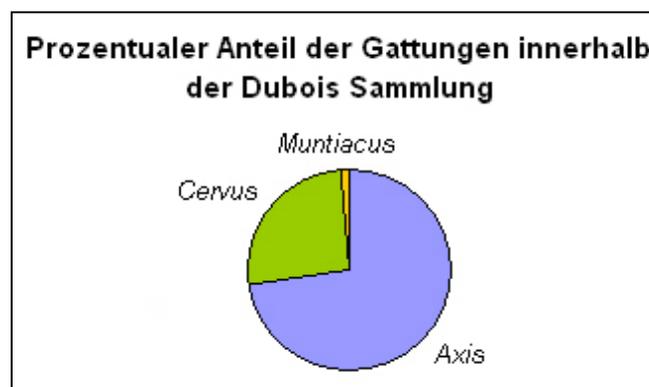


Abb.2.1: Dargestellt ist der prozentuale Anteil den die einzelnen Gattungen innerhalb der Dubois Sammlung einnehmen.

## 2.2. Methode

### 2.2.1. Messstrecken an Zähnen und postcranialen Material

Das rezente wie auch fossile Zahnmaterial wird mit Hilfe einer Schieblehre vermessen. Es wird zunächst die Länge und dann die Breite jedes Molaren bestimmt, wobei jeweils am unteren Rand des Zahnschmelzes gemessen wird, um möglichst einen vom Abnutzungsgrad unabhängigen Wert zu erhalten. Dabei wird die Messung an der längsten und breitesten Stelle des Zahnes vorgenommen (siehe Abb.2.2). Die Längen- und Breitenbestimmungen werden jeweils stets dreimal wiederholt und daraus der Mittelwert gebildet, um individuelle Messdifferenzen zu eliminieren. Die Fläche des Zahnes ergibt sich aus der Multiplikation von Länge und Breite.

Da im Fall von fossilen Einzelzähnen die Unterscheidung des ersten und zweiten Molar nahezu unmöglich ist, wird bereits in der Rezentstudie keine Unterscheidung zwischen diesen Zähnen gemacht. Sie werden im Folgenden als M1/2 bezeichnet.

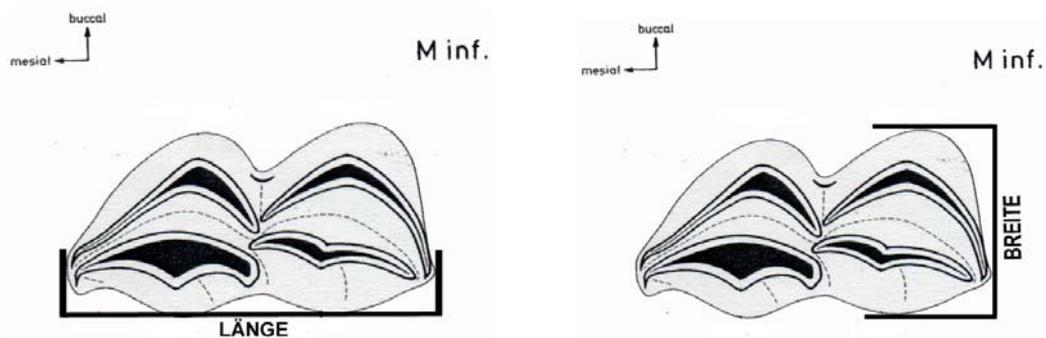


Abb.2.2: Messstrecken am Beispiel des M1/2 inferior dargestellt (verändert nach THENIUS 1989).

Die Vermessung des postcranialen Materials wird nach der Methode von Kathleen M. SCOTT (1983) vorgenommen (siehe Abb.2.3). Sie erfolgt mit Hilfe einer Schieblehre. Es werden die Länge der Langknochen wie auch einige Parameter der Gelenkflächen vermessen. Dabei wird jede Messstrecke fünfmal gemessen und daraus der Mittelwert errechnet (siehe Tab.8.4. im Anhang). Die Auswertung erfolgt mit Hilfe der von SCOTT (1983) aufgestellten Regressionsgleichungen (Tab. 2.5).

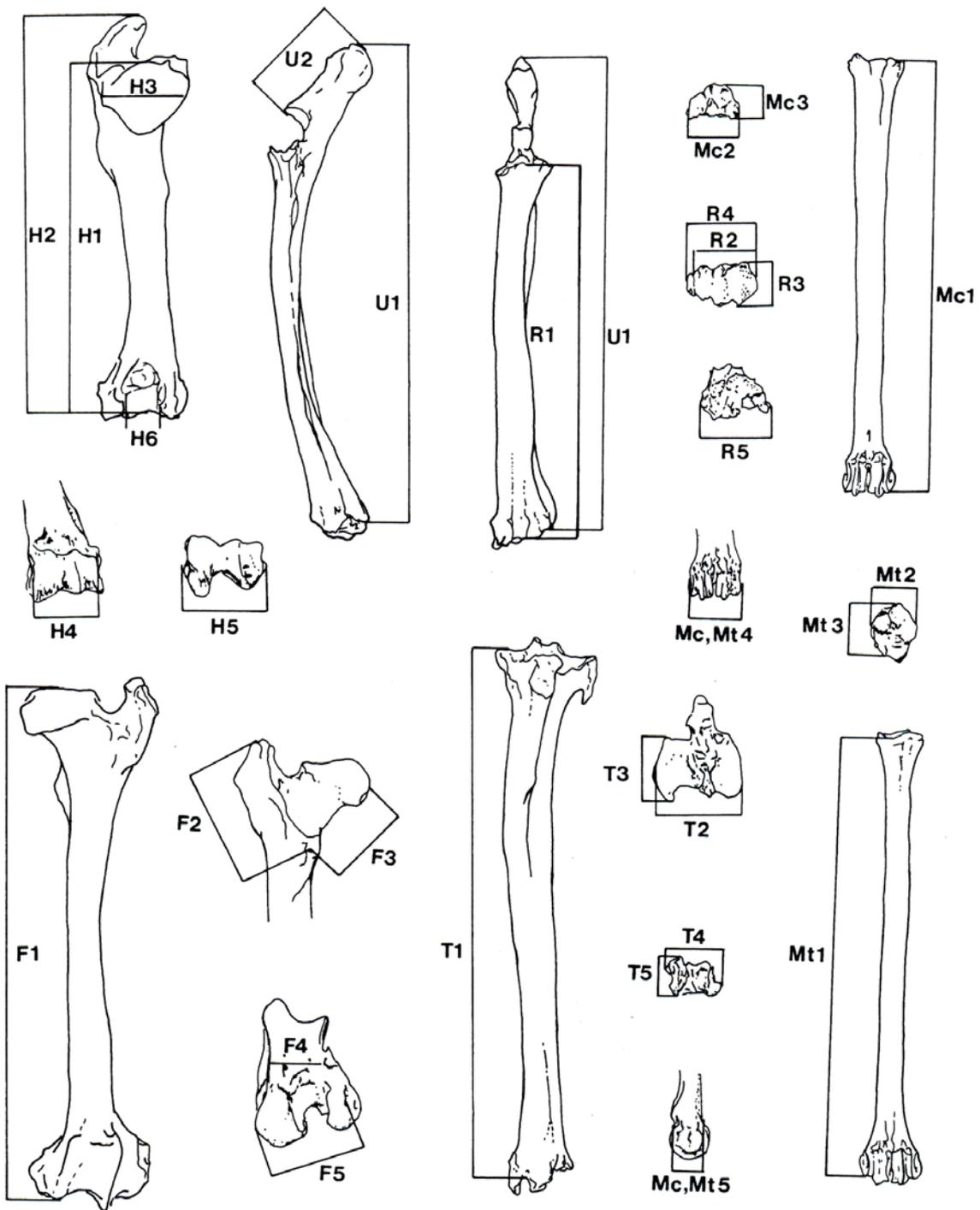


Abb. 2.3: Messstrecken an den Extremitätenknochen, entnommen aus SCOTT (1983) (exemplarisch an den Knochen der linken Seite einer *Gazella thomsoni* dargestellt). H = Humerus, U = Ulna, R = Radius, Mc = Metacarpale, F = Femur, T = Tibia, Mt = Metatarsale.

Tab.2.5: Werte der Regressionsgleichungen, entnommen aus SCOTT (1990).  $r^2$  = Korrelationskoeffizient, %SEE = Standardfehler, %PE = Vorhersagefehler (Werte gemessen in kg und cm).

Strecke	Steigung	y-Achsenabschnitt	$r^2$	%SEE	%PE
H1	3,4337	-2,4141	0,9183	40	27
H2	3,3580	-2,4788	0,9260	37	24
H3	2,7080	0,2432	0,9463	27	17
H4	2,5568	0,4084	0,9590	27	20
H5	2,6389	0,2582	0,9596	27	19
H6	2,7230	1,3730	0,9241	39	31
U1	3,0910	-2,4906	0,8919	38	30
U2	2,6396	-0,0825	0,9461	25	22
R1	3,0795	-2,1515	0,8549	45	36
R2	2,5150	0,4304	0,9630	25	18
R3	2,5588	1,0498	0,9306	33	24
R4	2,4301	0,3842	0,9560	23	19
R5	2,4956	0,4581	0,9600	26	20
MC1	2,5036	-1,2742	0,5404	57	37
MC2	2,6568	0,6070	0,9500	32	26
MC3	2,8040	1,0687	0,9393	35	24
MC4	2,3300	0,7466	0,8664	98	28
MC5	2,6352	1,2473	0,9184	34	23
F1	3,5335	-2,9924	0,9299	34	24
F2	2,6928	-0,2670	0,9526	27	17
F3	2,9500	-0,1030	0,9348	33	23
F4	2,9714	0,7268	0,9433	30	21
F5	2,9100	-0,0883	0,9509	32	22
T1	3,8551	-3,6352	0,8513	46	21
T2	2,8861	-0,2841	0,9548	30	29
T3	3,1432	0,1174	0,9193	42	23
T4	2,8486	0,3000	0,9494	31	23
T5	2,9628	0,6159	0,9429	36	18
MT1	3,0039	-2,0105	0,5936	55	24
MT2	2,9334	0,6132	0,9398	36	24
MT3	2,8848	0,6369	0,8879	82	27
MT4	2,7521	0,5397	0,9356	38	25
MT5	2,9391	1,1375	0,9232	36	24

### 2.2.2. Einteilung in Körpermassenklassen

Die Körpermassen stellen absolute Werte dar. Da diese aber je nach physiologischem Zustand und Fettgehalt des Tieres variieren können, wird eine Einteilung in Klassen vorgenommen (siehe Tab.2.6).

Tab.2.6: Einteilung der Körpermassenklassen.

<b>Klasse</b>	<b>Masse [kg]</b>
1a	0,1 – 0,2
1b	0,2 – 0,5
1c	0,5 – 1,0
2a	1 – 2
2b	2 – 5
2c	5 – 10
3a	10 – 20
3b	20 – 50
3c	50 – 100
4a	100 – 200
4b	200 – 500
4c	500 – 1000
5a	1000 – 2000
5b	2000 – 5000
5c	> 5000

### 2.2.3. Etablierung des Rezentmodells

Die rezenten Zähne werden nun benutzt, um aus dem jeweiligen Parameter (Länge, Breite, Fläche) und der Körpermasse eine Regression zu erstellen. Die dafür benutzte mittlere Körpermasse der Tiere wird der Literatur entnommen (siehe Tab.2.7). Die Regressionen werden mit Hilfe der Software Microsoft Excel® (2000) und R® (Version 2.4.1.) erstellt.

Anhand der Regressionsgleichungen wird die Masse für jeden fossilen Zahn ermittelt. Diese wird sowohl für Länge, Breite und Fläche getrennt bestimmt (siehe Tab.8.3 und 8.5 im Anhang).

Tab. 2.7: Körpermassen der verschiedenen Cerviden-Arten, die für das Rezentmodell relevant sind. (\* = Arten, die auf Java rezent vorkommen).

Art	Masse [kg]	Mittelwert [kg]	Masse entnommen aus	Körpermassenklasse (Mittelwert)
<i>Axis axis</i>	27 - 45	36	WALKER 1964	3b
<i>Axis porcinus</i> *	36 - 50	43	KURT 1990	3b
<i>Cervus alfredi</i>	36 - 59	47,5	WHITEHEAD 1993	3b
<i>Cervus mariannus</i>	40 - 60	50	SHACKLETON & HARESTAD 2004	3b/3c
<i>Cervus nippon</i>	41 - 80	60,5	NOWAK 1991	3c
<i>Cervus timorensis</i> *	74 - 160	117	KURT 1990	3c
<i>Cervus unicolor</i> *	109 - 162	135,5	MEDWAY 1969	3c
<i>Muntiacus atherodes</i>	13,5 - 17,5	15,5	SHACKLETON & HARESTAD 2004	3a
<i>Muntiacus muntjak</i> *	15 - 35	25	SHACKLETON & HARESTAD 2004	3b
<i>Muntiacus reevesi</i>	11 - 28	19,5	KURT 1990	3a

#### 2.2.4. Fehlerabschätzung und Statistik

Die Berechnung der Regression erfolgt mit Hilfe des Programms R®. Dieses überprüft bei der Berechnung zugleich die Signifikanz der Regression, angegeben als p-Wert. Dieser zeigt an, ob es einen signifikanten Zusammenhang zwischen dem gegebenen Parameter und der Körpermasse gibt. Es werden verschiedene Signifikanzniveaus festgelegt (siehe Tab.2.8).

Tab.2.8: Übersicht über die verschiedenen Signifikanzniveaus.

Wert	Kennzeichnung	Bedeutung
$p \leq 0,001$	***	Nullhypothese (kein Zusammenhang) wird in 0,1% der Fälle erfüllt
$p \leq 0,01$	**	Nullhypothese wird in 1% der Fälle erfüllt
$p \leq 0,05$	*	Nullhypothese wird in 5% der Fälle erfüllt
$p > 0,05$		Es gibt keinen signifikanten Zusammenhang

Zudem wird noch der prozentuale Standardfehler (%SEE) und der prozentuale Vorhersagefehler (%PE) nach der bei VAN VALKENBURGH (1990) beschriebenen Methode bestimmt. Zunächst wird mit Hilfe von R® der Standardfehler (SEE)

bestimmt. Er sagt aus, wie groß der Fehler bei der Vorhersage des zu einem x-Wert (Zahnparameter) gehörenden y-Wert (Körpermasse) ist. Der prozentuale Standardfehler wird nach folgender Formel bestimmt (entnommen aus VAN VALKENBURGH 1990):

$$\%SEE = (10^{(SEE+2)}) - 100$$

(SEE = Standardfehler, %SEE = prozentualer Standardfehler)

Der prozentuale Vorhersagefehler gibt an, um wieviel Prozent der tatsächliche Wert und der angenommene Wert differieren. Er wird nach folgender Formel bestimmt (entnommen aus VAN VALKENBURGH 1990):

$$\%PE = [(Observed - Predicted) / Predicted] \times 100$$

(%PE = prozentualer Vorhersagefehler (prediction error), Observed = der tatsächliche Wert, Predicted = der aufgrund der Regression errechnete Wert)

Für die vorliegende Arbeit gilt also: Der tatsächliche Wert ist die aus der Literatur entnommene mittlere Körpermasse. Der aufgrund der Regression berechnete Wert ergibt sich, wenn man die Zahn-Messwerte der rezenten Tiere in die Regressionsgleichungen einsetzt. Diese Vorgehensweise wird auf jeden Messwert eines jeden Tieres angewandt.

Aus den für jeden Zahn einzeln bestimmten absoluten prozentualen Fehlern wird dann ein Mittelwert errechnet, der als vergleichbarer Index der angenommenen Genauigkeit innerhalb Regressionen gilt.

Die Genauigkeit der Schieblehren muss ebenfalls berücksichtigt werden, sie ist in Tab.2.9 aufgeführt.

Tab. 2.9: Angaben über die Genauigkeit der Schieblehren.

	Angaben in mm
Messbereich	0 – 150 bzw. 0 – 500
Eingabefeinheit	0,01
Genauigkeit	0,03
Wiederholbarkeit	0,01

Die in der vorliegenden Arbeit angewendeten statistischen Tests werden alle mit Hilfe des Programms R® berechnet. Es werden vergleichende Tests (t-Test) angewendet, um zwei verschiedene Stichproben zu vergleichen, beispielsweise die Körpermasse zweier Arten.

Um mehr als zwei Parameter miteinander zu vergleichen, wird eine Varianzanalyse durchgeführt. Mit dieser kann man feststellen, ob es z.B. signifikante Unterschiede der Körpermasse innerhalb einer Art an verschiedenen Fundstellen gegeben hat.

Der t-Test wird für den Vergleich rezenter Arten untereinander verwendet, wie auch bei Vergleichen der fossilen Ergebnisse. Die Varianzanalyse wird ausschließlich für den Vergleich fossiler Werte herangezogen.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1. Rezentmodell

Tab. 3.1: Ermittelte Regressionsgleichungen und Korrelationskoeffizienten aus den Werten der rezenten Schädel und dem Mittelwert der Körpermasse (der Literatur entnommen). Werte gemessen in kg und mm, p = Signifikanzniveau, %SEE = prozentualer Standardfehler, %PE = prozentualer Vorhersagefehler.

Messstrecke		Steigung	y-Achsenabschnitt	p	r <sup>2</sup>	Standardfehler	%SEE	%PE	
M1/2	inf	Länge	3,3327	- 2,0697	<0,001***	0,8755	0,124	33	7
		Breite	3,1006	- 1,4509	<0,001***	0,8691	0,1272	34	8
		Fläche	1,6354	- 1,8165	<0,001***	0,8761	0,1237	33	8
	sup	Länge	2,6996	- 1,2124	<0,001***	0,8655	0,1289	35	8
		Breite	3,1851	- 2,1133	<0,001***	0,8369	0,1419	39	9
		Fläche	1,4985	- 1,7115	<0,001***	0,8471	0,1374	37	8
M3	inf	Länge	2,6738	- 1,8159	<0,001***	0,811	0,1528	42	43
		Breite	1,8715	- 0,3198	0,08	0,334	0,2868	94	31
		Fläche	0,6114	+ 0,2859	0,006**	0,627	0,2146	64	37
	sup	Länge	2,4632	- 1,1880	<0,001***	0,7968	0,1584	44	33
		Breite	3,1200	- 2,0902	<0,001***	0,8096	0,1534	42	36
		Fläche	1,3998	- 1,6424	<0,001***	0,8159	0,1508	42	33

In Tab.3.1. sind die einzelnen Parameter der Regressionsgleichungen aufgeführt. Anhand dieser Gleichungen werden die Körpermassen für die fossilen Arten bestimmt. Mit Hilfe von R® werden sowohl der Standardfehler wie auch das Signifikanzniveau der jeweiligen Regressionsgleichung ermittelt, um eine Aussage darüber treffen zu können, mit welcher Sicherheit die Masse rekonstruiert werden kann.

Mit Hilfe des t-Tests wird untersucht, ob es einen signifikanten Unterschied zwischen den Körpermassen der rezent auf Java lebenden Arten gibt. In den Test einbezogen werden *Axis porcinus*, *Muntiacus muntjak*, *Cervus unicolor* und *Cervus timorensis*.

*Axis* – *Cervus* p = 0,02\*

*Axis* – *Muntiacus* p = 0,29

*Cervus* – *Muntiacus* p = 0,013\*

Die Regressionsgleichungen basieren auf Messwerten, die im Anhang detailliert aufgeführt sind (Tab.8.2).

### 3.2. Messungen an Fossilien

#### 3.2.1. Fossile Zähne der von Koenigswald Sammlung

(vollständige Messwerttabelle siehe Tab.8.3. im Anhang)

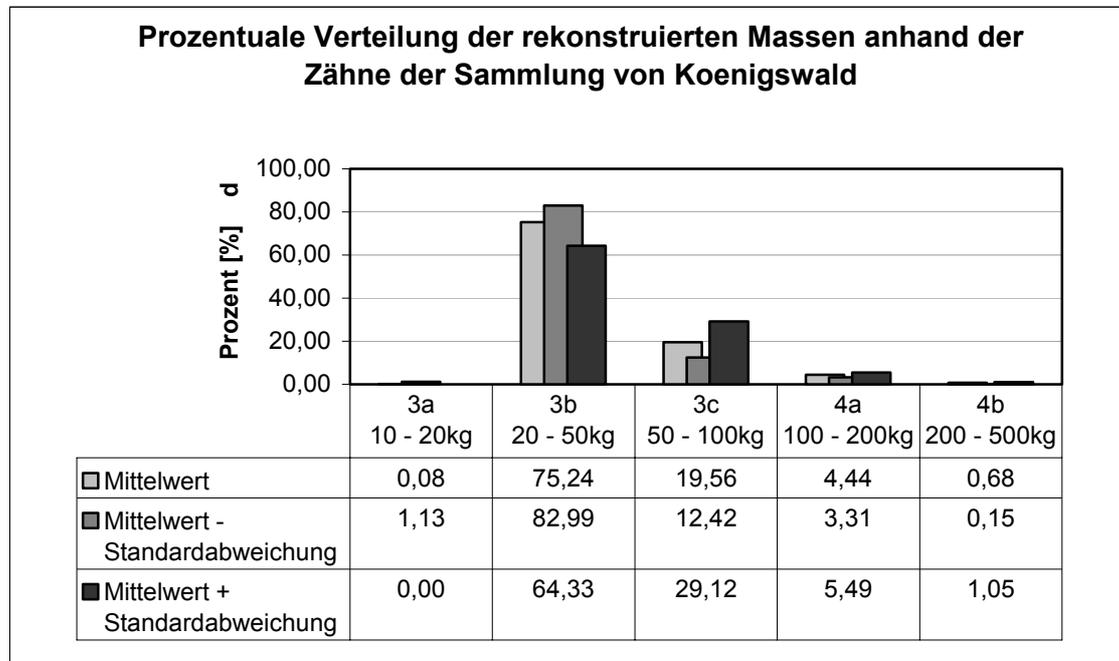


Abb.3.1: Verteilung der Körpermassenklassen errechnet aus dem Mittelwert aus Länge, Breite und Fläche jedes Zahnes. Die sich ergebende Standardabweichung und dadurch veränderte Einteilung in die Körpermassenklassen ist ebenfalls dargestellt.

Abbildung 3.1 stellt die Einteilung in die verschiedenen Körpermassenklassen dar. Aus Länge, Breite und Fläche jedes einzelnen Zahnes der Sammlung von Koenigswald wird die Körpermasse rekonstruiert und ein Mittelwert daraus errechnet. Diese Werte werden in die Körpermassenklassen eingeteilt und prozentual aufgetragen. Unter Berücksichtigung der Standardabweichung wird erneut die prozentuale Verteilung bestimmt und ebenfalls in Abb.3.1 aufgetragen.

### 3.2.2. Fossiles Material der Dubois Sammlung

#### 3.2.2.1. Zähne der Dubois Sammlung

(vollständige Messwerttabelle siehe Tab.8.5 im Anhang)

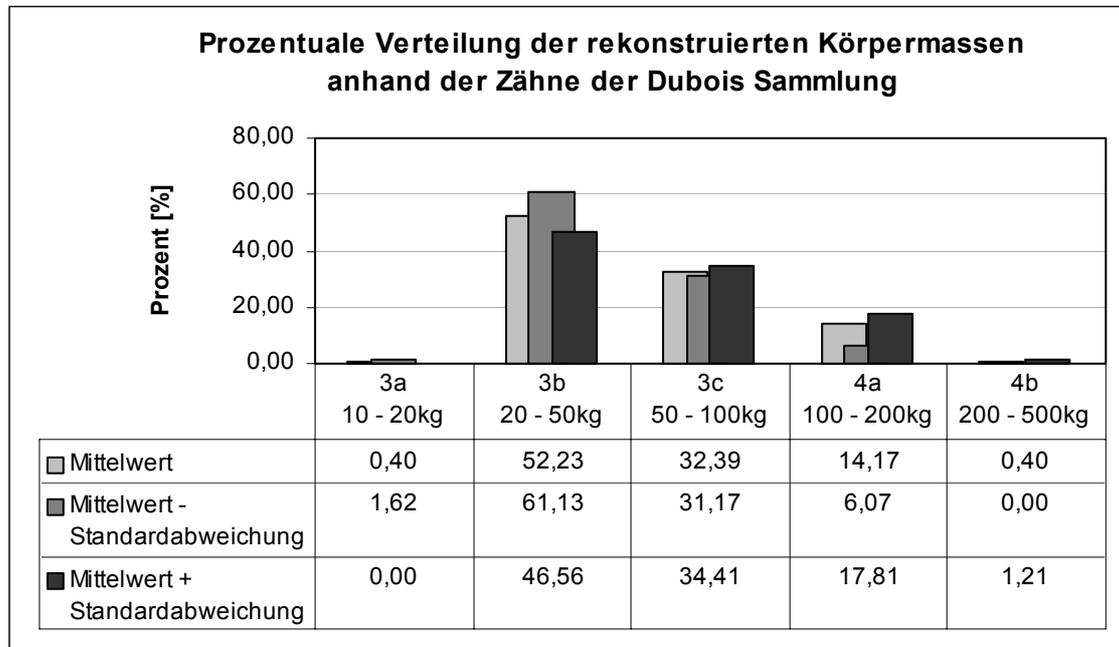


Abb.3.2: Prozentuale Verteilung der (anhand der Zähne ermittelten) Körpermassenklassen der Sammlung Dubois (gattungsunabhängig).

Die fossilen Zähne werden in Länge und Breite vermessen und daraus die Fläche errechnet. Für jeden einzelnen dieser Parameter wird eine Körpermasse rekonstruiert. Diese Masse wird für jeweils einen Zahn gemittelt.

Die so errechnete Körpermasse wird prozentual den Körpermassenklassen zugeordnet.

Wie zuvor in Abb.3.1 sind die ermittelten Körpermassen als Mittelwert und unter Berücksichtigung der Standardabweichung dargestellt. In dieser Grafik wird die zugehörige Gattung nicht aufgeführt, um die Ergebnisse mit der Sammlung von Koenigswald vergleichen zu können.

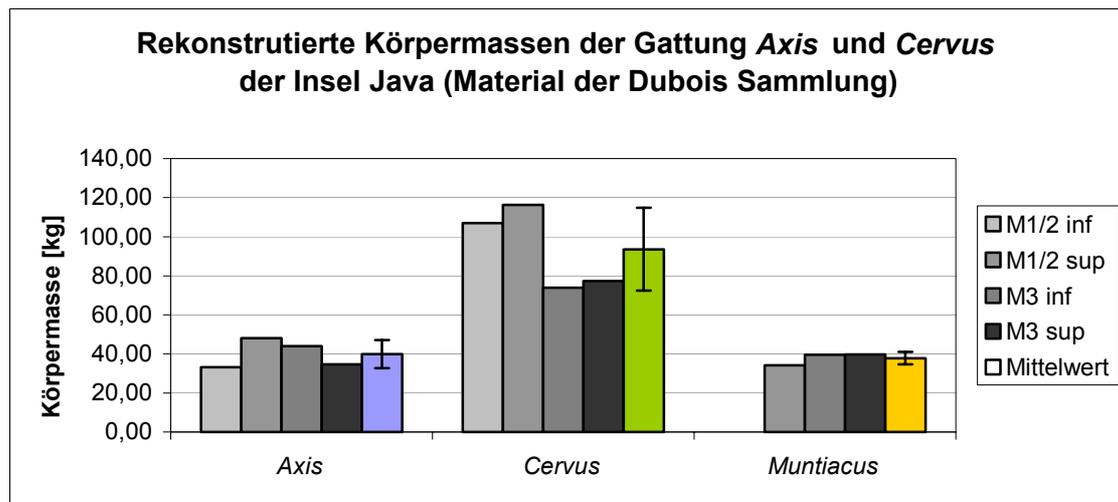


Abb. 3.3: Rekonstruierte Körpermasse der Gattungen *Axis*, *Cervus* und *Muntiacus* der Insel Java anhand des Zahnmaterials.

Nachdem für jeden einzelnen fossilen Zahn (aus Länge, Breite und Fläche) eine Körpermasse errechnet ist, wird nun der Mittelwert jeder Zahnposition bestimmt. Dieser ist in Abb.3.3 für alle Arten getrennt dargestellt. Die aus allen vier Zahnpositionen (M1/2 inf./sup; M3 inf./sup.) ermittelte mittlere Körpermasse ist als Mittelwert mit Standardabweichung aufgetragen.

Im Vergleich der rekonstruierten Körpermassen der einzelnen Zähne zueinander mit Hilfe der Varianzanalyse zeigen sich folgende Zusammenhänge:

*Axis*             $p < 0,001^{***}$

*Cervus*         $p < 0,001^{***}$

Es wurde ein t-Test durchgeführt, um entscheiden zu können, ob es signifikante Größenunterschiede zwischen den einzelnen Arten gibt. Dazu werden die Mittelwerte der rekonstruierten Körpermassen aus Länge, Breite und Fläche verwendet.

Der t-Test ergibt folgende Werte:

*Axis* – *Cervus*         $p < 0,001^{***}$

*Axis* – *Muntiacus*     $p = 0,02^*$

*Cervus* – *Muntiacus*  $p < 0,001^{***}$

### 3.2.2.2. Extremitätenknochen der Dubois Sammlung

(vollständige Messwerttabelle siehe Tab.8.4 im Anhang)

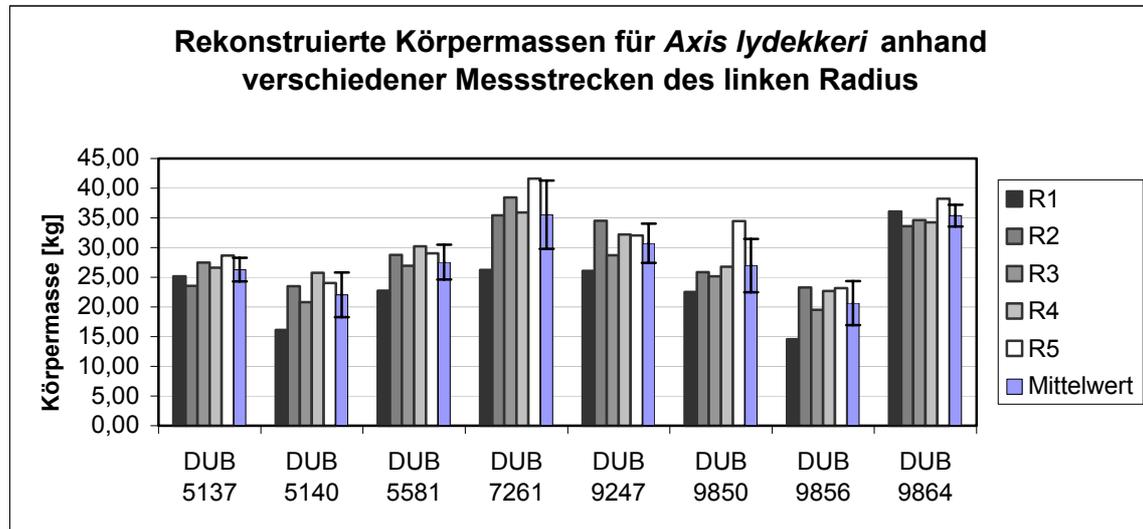


Abb.3.4: Rekonstruierte Körpermasse von *Axis lydekkeri* anhand des Radius.

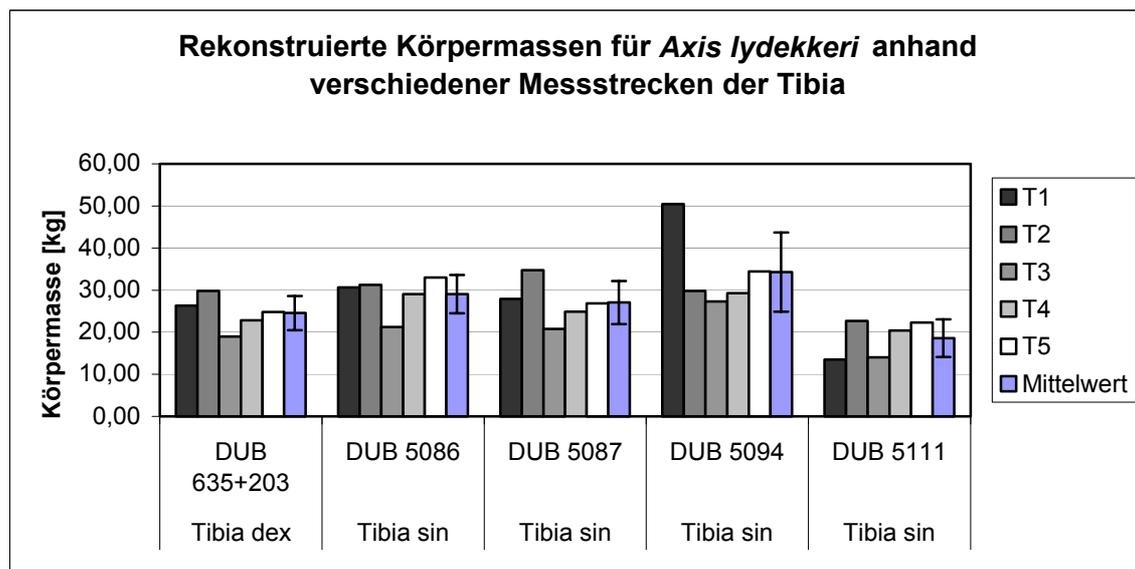


Abb.3.5: Rekonstruierte Körpermasse von *Axis lydekkeri* anhand der Tibia.

An einem Extremitätenknochen werden, soweit möglich, alle Strecken vermessen und für jeden einzelnen die Körpermasse rekonstruiert. In Abb.3.4 und 3.5 sind die rekonstruierten Körpermassen für alle einzelnen Messwerte von Radius und Tibia aufgetragen und ebenso der daraus resultierende Mittelwert mit Standardabweichung.

Die Varianzanalyse der einzelnen Messstrecken zueinander soll zeigen, ob sie sich signifikant voneinander unterscheiden. Für die Radius-Messwerte ergibt sich:  $p = 0,15$ , für die Messwerte der Tibia  $p = 0,25$ .

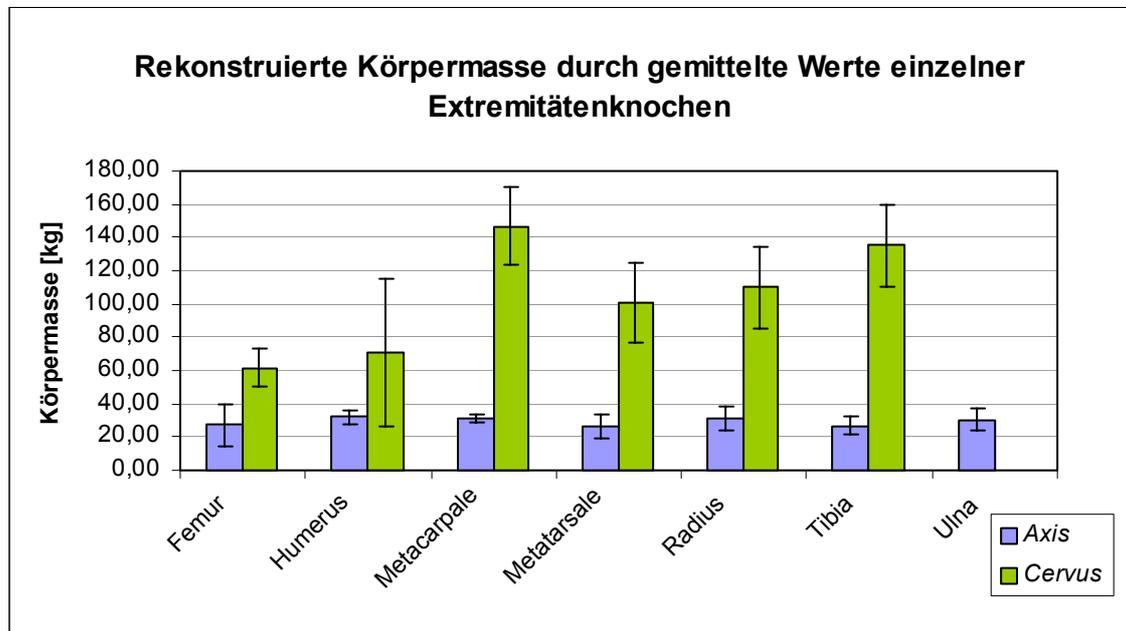


Abb.3.6: Rekonstruierte Körpermassen der Gattungen *Axis* und *Cervus* anhand von einzelnen Messwerten an Extremitätenknochen. Es wurde der Mittelwert aus allen Messstrecken eines Knochens ermittelt sowie dessen Standardabweichung.

Alle Messstrecken eines Knochens (z.B. Femurs) werden einzeln bestimmt. Es wird für jede einzelne Strecke eine Körpermasse rekonstruiert. Aus diesen beispielsweise fünf Körpermassen wird ein Mittelwert gebildet, so dass man pro Knochen nur eine Körpermasse erhält.

Der nächste Schritt besteht darin, jeweils einen Mittelwert pro Knochenart aus allen zuvor gebildeten Mittelwerten zu errechnen. Dieser ist in Abb.3.6 für jeden Knochen mit Standardabweichung dargestellt.

Mit Hilfe von R® wird eine Varianzanalyse vorgenommen, um die rekonstruierten Körpermassen einer Art untereinander zu vergleichen. Für die *Axis*-Werte ergibt sich ein Wert von  $p = 0,04^*$ , für *Cervus* einen Wert von  $p = 0,005^{**}$ .

## 4. Diskussion

### 4.1. Rezentmodell

Die Erstellung des Rezentmodells basiert auf der Vermessung von Länge und Breite der Zähne. Die Messergebnisse werden gegen die Körpermasse aufgetragen und es ergibt sich eine Regressionsgleichung, die dann für die Rekonstruktion der Körpermassen fossiler Tiere verwendet wird.

Bei Betrachtung der einzelnen Parameter der Regressionsgleichungen fällt auf, dass diese sich innerhalb der einzelnen Zähne stark unterscheiden. Der Parameter  $r^2$ , also das Bestimmtheitsmaß der Regressionsgleichung, liegt bei allen Zähnen zwischen rund 0,80 und 0,88, beim dritten Molaren (M3) des Unterkiefers jedoch fallen diese Werte aus dem Rahmen. Der Wert für die Fläche liegt bei  $r^2 = 0,627$  und für die Breite sogar bei nur  $r^2 = 0,334$ . Das Bestimmtheitsmaß gibt eine erste Aussage darüber, in wie weit die Merkmale miteinander korrelieren. Betrachtet man sich nun den dazugehörigen p-Wert etwas genauer, der ja das Signifikanzniveau der Regressionsgeraden anzeigt, so fällt auf, dass dieser Wert bei der Fläche des M3 noch bei 0,6% liegt. Das bedeutet, dass die Nullhypothese - es gibt keinen Zusammenhang zwischen den Merkmalen - in nur 0,6% der Fälle erfüllt wird. Mit anderen Worten: Es gibt einen signifikanten Zusammenhang, so dass dieser Wert in die Auswertung mit einbezogen wird. Die Breite des M3 inferior korreliert dagegen wesentlich schlechter mit der Körpermasse und hat somit nur einen Wert von  $p = 0,08$ . Es kann mithin kein signifikanter Zusammenhang mehr festgestellt werden.

Durch die Problematik der schlechten Korrelation ergibt sich, dass in der vorliegenden Arbeit für den M3 inferior nur die Länge und Fläche mit in die Auswertung einbezogen werden, die Breitenmessungen hingegen nicht. Die Regressionsgleichungen für alle anderen Zahnparameter werden, da sie einen signifikanten Zusammenhang aufweisen, ebenfalls in die Untersuchung einbezogen.

Das Ziel des Rezentmodells ist es, herauszufinden, ob es einen Zusammenhang zwischen der Zahngröße und der Körpermasse im Falle der Cerviden gibt. Die vorher beschriebene Untersuchung zeigt, dass es einen deutlichen Zusammenhang in allen Parametern gibt, von der Breite des M3 inferior einmal abgesehen.

Im nächsten Schritt soll geprüft werden, ob die rezent auf Java lebenden Arten einen signifikanten Körpermassenunterschied aufweisen. Während der t-Test für die Tiere der

Gattungen *Muntiacus* und *Cervus* einen solchen signifikanten Körpermassenunterschied aufweist und dies auch für *Cervus* und *Axis* mit einem Signifikanzniveau von 5% gilt, unterscheiden sich demgegenüber die Gattungen *Axis* und *Muntiacus* der Insel Java jedoch nicht signifikant in ihrer Körpermasse.

Die Art *Muntiacus muntjak* ist eine der größeren Arten seiner Gattung und ein männliches Tier kann bis zu 35 kg erreichen. Berücksichtigt man alle drei im Rezentmodell einbezogenen Arten, so erhält man einen Wert von  $p = 0,02^*$ , was bedeutet, dass es einen signifikanten Unterschied zwischen den drei Muntjak-Arten und den zwei Axis-Arten gibt. Das ist jedoch nicht repräsentativ für die vorliegende Arbeit, da es sich ausschließlich um Fossilien der Insel Java handelt.

Der heute auf Java lebende Vertreter der Gattung *Axis* ist *A. kuhlii*. Dieser konnte im Rezentmodell jedoch nicht berücksichtigt werden, da von dieser Art kein Schädel zum Vermessen vorlag. Stattdessen wird *Axis porcinus*, ein naher Verwandter, der auf den Nachbarinseln Javas lebt, als Vergleich für den rezenten Vertreter herangezogen. Beide Arten entsprechen einander in etwa in der Körpermasse und darum geht es in erster Linie in der vorliegenden Arbeit. Hinzu kommt, dass sie sich auch in Habitatansprüchen und Nahrung stark ähneln.

## **4.2. Messungen an Fossilien**

### **4.2.1. Fossiles postcraniales Material**

Die Rekonstruktion anhand des postcranialen Materials der Dubois Sammlung basiert auf einer vorrangegangenen Studie. Die in der Studie von SCOTT (1983) aufgeführten Regressionsgleichungen und Fehlerberechnungen werden für die vorliegende Arbeit herangezogen und angewendet.

Es muss nun anhand von Bestimmtheitsmaß und Fehlerberechnung (%SEE, %PE) überprüft werden, wie stark die rekonstruierten Körpermassen innerhalb eines Knochens differieren und wie verlässlich sie sind. Die Werte der Messstrecke R5 liefern in 75% aller Fälle eine sehr große Körpermasse, während demgegenüber anhand von R1 mit gleichfalls 75% eine sehr kleine Körpermasse rekonstruiert wird. Die drei anderen Strecken, die am Radius gemessen wurden, liefern relativ konstante Werte um den

Mittelwert. Eine konstante Körpermasse mit Hilfe dieser drei Strecken zu ermitteln, ist wünschenswert, da sie alle vom proximalen Gelenk stammen.

Mit Hilfe des Bestimmtheitsmaßes, des Standardfehlers und des Vorhersagefehlers kann man eine Aussage darüber treffen, wie stark der jeweilige Parameter mit der Körpermasse korreliert. Damit ist zugleich auch eine Aussage darüber möglich, wie sicher die ermittelte Körpermasse mit der tatsächlichen Körpermasse übereinstimmt. Das hier ermittelte Ergebnis weicht ein wenig von den Erwartungen ab. Das Bestimmtheitsmaß liegt bei Cerviden im Fall von R1 bei 0,8549, bei allen anderen Messstrecken des Radius jedoch zwischen 0,93 und 0,963. Daraus lässt sich folgern, dass die Strecke R1 die ungenauesten Werte für die Körpermasse liefert und am stärksten abweicht. Im vorliegenden Fall weicht jedoch auch R5 etwas ab, trotz der guten Korrelation.

Bei Betrachtung der Werte bezüglich der Körpermassenklassen ist festzustellen, dass alle Werte im Mittel in der Klasse 3b liegen, und selbst unter Berücksichtigung der Standardabweichung ergibt sich nur für zwei der acht Mittelwerte eine Verschiebung der Körpermassenklasse. Das war zu erwarten, da sich von diesen insgesamt 40 aufgrund der Messwerte rekonstruierten Massen nur drei unterhalb der Klasse 3b befinden.

Bei den Messwerten der Tibia verhält es sich anders. Die Messstrecke T1 umfasst die gesamte Länge der Tibia. Sie weist keinen so konstanten Fehler auf wie die Strecke R1. Bei fünf vermessenen Knochen liefert sie in einem Fall eine besonders hohe bzw. geringe Körpermasse, in drei Fällen liegt die Länge der Tibia (T1) jedoch sehr nahe am Mittelwert. Das war nicht unbedingt zu erwarten, da das Bestimmtheitsmaß für diesen Parameter am schlechtesten war ( $r^2 = 0,9299$ ). An diesem Knochen gibt es für proximales und distales Ende jeweils zwei Messstrecken. Die Werte des distalen Endes liegen sehr nahe beieinander, wobei T5 immer etwas oberhalb von T4 liegt. Bei den Werten des proximalen Endes liefert T2 immer ein größeres Gewicht als T3.

Man kann jedoch keine Aussage darüber treffen welche der Werte nun eine zuverlässigere Körpermasse liefern. In allen vier Fällen gibt es ein sehr hohes Bestimmtheitsmaß (zwischen 0,92 und 0,95), was bedeutet, dass es einen guten Zusammenhang zwischen dem jeweiligen Parameter und der Körpermasse gibt.

Insgesamt sind alle Fehler jedoch recht gering und das Bestimmtheitsmaß sehr hoch, so dass man alle Werte gleichwohl für die Rekonstruktion der Körpermasse verwenden kann.

Beim Vergleich der Mittelwerte der Messungen fällt auf, dass die Einzelmessungen in beiden Fällen (Radius und Tibia) eine ähnliche Streuung verursachen. Die Standardabweichung schwankt zwischen 2 kg und 9 kg, liegt jedoch in den meisten Fällen bei 4 bis 5 kg. In drei der 13 Fälle verursacht die Berücksichtigung der Standardabweichung eine Verschiebung der Körpermassenklasse von 3b in die darunter gelegene Klasse. Auf die verbleibenden zehn vermessenen Knochen hat es keine Auswirkungen. Damit ist zunächst festzuhalten, dass alle Messstrecken zur Körpermassenrekonstruktion herangezogen werden können, da eine Einteilung in Klassen vorgenommen wird und keine ausschließliche Betrachtung der absoluten Werte erfolgt.

Die Mittelwerte aller rekonstruierten Körpermassen der einzelnen Knochen sind in Abb.3.6 aufgetragen. Dabei fällt auf, dass die Massen für *Axis* sehr ähnlich sind, für *Cervus* jedoch starke Schwankungen auftreten.

Auffällig ist, dass Knochen des Oberschenkels (Femur) und des Oberarms (Humerus) bei *Cervus* einen sehr kleinen Wert liefern (zwischen 60 bis 70 kg), die Knochen des Unterschenkels (Tibia) und Unterarms (Radius und Ulna) jedoch einen Wert von 110 bis 135 kg und damit einen sehr großen Wert. Die Rekonstruktion der Metacarpalen liefert sogar einen Höchstwert von über 140 kg.

Insgesamt muss man diese Werte sehr kritisch betrachten und zurückhaltend bewerten, da für die Gattung *Cervus* nur sehr wenig fossiles Material zu Verfügung steht. Eine Tendenz ist abzulesen, doch bei nur 52 Messwerten an insgesamt 22 Knochen lässt sich keine wirklich verlässliche Aussage treffen. Für die Gattung *Axis* hingegen liegen 424 Messwerte vor, so dass man anhand der Mittelwerte zu einer verlässlicheren Aussage kommen kann. Die *Axis*-Hirsche haben alle im Mittel eine rekonstruierte Körpermasse von rund 26 bis 32 kg.

Mit Hilfe der Varianzanalyse wurde getestet, ob es signifikante Unterschiede zwischen den für die einzelnen Knochen rekonstruierten Körpermassen gibt. In beiden Fällen (*Axis* und *Cervus*) bekommt man keinen signifikanten Unterschied zwischen den

rekonstruierten Körpermassen der einzelnen Knochen. Man kann also davon ausgehen, dass die Werte, die man bei der Rekonstruktion der Einzelmesswerte erhält, alle sehr verlässlich sind und innerhalb eines Knochens keinen signifikanten Unterschied in der Körpermasse aufweisen.

Bei der Einteilung in Körpermassenklassen verhält es sich wie erwartet: Die Körpermassen von *Axis* liegen in der Klasse 3b, während es bei *Cervus* durch die starke Streuung zu einer Verteilung in die Körpermassenklassen 3c und 4a kommt.

Die Gattung *Axis* ist auf Artniveau bestimmt, es handelt sich um die Art *Axis lydekkeri*. Bei den Tieren der Gattung *Cervus* war bisher eine Bestimmung auf Artniveau nicht durchführbar, so dass die Möglichkeit besteht, dass es sich um mehrere Arten handelt mit verschiedenen Körpermassen.

Ein weiter Grund für die Abweichung könnte darin liegen, dass es sich bei den Tieren um verschiedene Geschlechter handelt. Der Geschlechtsdimorphismus fällt bei Tieren mit absolut höherer Körpermasse stärker ins Gewicht. Im Fall des rezenten *Cervus timorensis* beträgt der Unterschied im Maximum bis zu 88 kg, bei *Cervus unicolor* 53 kg und *Axis porcinus* nur 14 kg.

Für die rekonstruierten Körpermassen des Humerus der Gattung *Cervus* bekommt man im Mittel einen Wert von 71 kg, die Standardabweichung beträgt 44 kg. Im Maximum erhält man also einen Wert von 88 kg zwischen dem größten und dem kleinsten Tier. Das erscheint sehr viel, doch wäre das im Rahmen der Gattung *Cervus* nicht ungewöhnlich.

#### **4.2.2. Fossile Zähne**

Anhand des vorher erstellten Rezentmodells werden die Körpermassen der Tiere im Pleistozän mittels der Zähne rekonstruiert.

Betrachtet man die prozentuale Verteilung der Körpermassenklassen dieser Sammlung (siehe Abb.3.2), so fällt auf, dass der höchste Prozentsatz (52%) in Klasse 3b zu finden ist, des weiteren ist die Klasse 3c mit 32% ebenfalls sehr stark vertreten. Mit Hilfe der Standardabweichung wird nun geprüft, wie viele dieser Körpermassen am Rande einer Klasse liegen und ob es durch Addition oder Subtraktion der Standardabweichung zu einer starken Verschiebungen der prozentualen Verteilung der Klassen kommt. Die Verschiebung innerhalb der Klassen ist nicht besonders stark, die prozentual am

höchsten vertretene Klasse bleibt mit 46% - nach Abzug oder Addition der Standardabweichung - die Klasse 3b.

Im Vergleich zu den rezenten Vertretern sind wenige Tiere in der Klasse 3a zu finden, einige in der Klasse 4b. Diese Klasse ist im Rezentmodell nicht vertreten. Anhand dieser Daten kann man vermuten dass es – verglichen mit der heutigen Zeit – sowohl größere als auch kleinere Tiere dieser Gattungen gegeben hat.

Da man in der Dubois Sammlung die Zähne auf Gattungsniveau bestimmen kann, ist es erstmalig möglich, diese getrennt voneinander zu betrachten.

Die Werte für die Gattung *Axis* (in diesem Fall *Axis lydekkeri*) bewegen sich zwischen 33 kg und 48 kg. Die Werte der Gattung *Cervus* sind stärker verteilt, und liegen zwischen 74 kg und 116 kg. *Muntiacus* hat eine rekonstruierte Körpermasse von 34 kg bis 40 kg.

Die rekonstruierten Körpermassen der einzelnen Zähne zeigen, dass es deutliche Unterschiede zwischen den verschiedenen Zahnpositionen gibt. Die im Rezentmodell erstellten Regressionen können nun entsprechend betrachtet und anhand dieser die Ergebnisse gedeutet werden. Generell kann man sagen, dass die Zähne der Zahnpositionen M1/2 einen stärkeren Zusammenhang zwischen Körpermasse und Zahngröße aufweisen, als die Zahnposition M3 (siehe Tab.3.1). Der Korrelationskoeffizient, Standardfehler und Vorhersagefehler des M1/2 ist im Verhältnis zu den Zähnen der Zahnpositionen M3 relativ klein.

In diesem Zusammenhang fällt auf, dass die Werte für M1/2 bei *Axis* so stark voneinander abweichen. Die M1/2-Werte der Gattung *Cervus* unterscheiden sich sichtbar von den Werten der Zahnposition M3, die Abweichung untereinander ist nicht sehr groß (9 kg). Im Mittel erhält man so einen Wert von 94 kg. Dabei ist nicht berücksichtigt, um welche Art es sich handelt. Auch die Zähne sind bisher nur auf Gattungs-Niveau bestimmt, so dass die Möglichkeit besteht, dass es sich auch hier um mehrere Arten handelt.

Insgesamt ist aber zu erwarten, dass die Gattungen *Axis* und *Cervus* sich im Mittel in der Körpermasse unterscheiden. Das ist belegt mit dem t-Test, der ein Signifikanzniveau von  $p < 0,001^{***}$  aufweist.

Die Gattung *Muntiacus* wird in dieser Untersuchung mit nur sehr wenigen Daten belegt. Die Werte des M3 werden jeweils mit Hilfe nur eines Zahnes berechnet, die des M1/2 superior mit zwei Zähnen. Die Grafik für diese Gattung kann deshalb nur einen ersten Hinweis auf die Körpermasse aufzeigen, jedoch keine exakte, durch den Mittelwert bestimmte Körpermasse wiedergeben.

Der Test, ob sich *Muntiacus* und *Axis* in der Körpermasse voneinander unterscheiden, ergibt einen Wert von  $p = 0,02^*$ , was bedeutet, dass es einen signifikanten Unterschied gibt.

Im Vergleich dazu fällt auf, dass die rezenten Arten Javas keinen signifikanten Unterschied aufweisen. Der Grund wird deutlich, wenn man sich die absoluten Zahlen genauer anschaut. Die *Axis*-Hirsche haben eine etwas geringere Körpermasse im Verhältnis zu den rezenten Arten, die Muntjak-Hirsche dagegen eine etwas höhere. Das hängt vermutlich mit dem Habitat zusammen, in dem sie leben. Muntjaks sind in waldreichen Gebieten zu finden und sie bevorzugen eher dichten Wald. Die Tiere, die hier miteinander verglichen werden, stammen aus verschiedenen Faunenleveln und somit auch aus verschiedenen Habitaten. Die Zähne der Muntjaks wurden in Punung gefunden, wo vor 125 bis 60 Ka das Habitat Regenwald war. Die *Axis*-Hirsche stammen aus verschiedenen Fundschichten, jedoch herrschte bei allen hier verwendeten fossilen *Axis*-Zähnen das Habitat offenes Waldland. Dieser Unterschied in der Körpermasse kann auf die verschiedenen Habitate und dadurch unterschiedlichen Lebensbedingungen zurückzuführen sein.

Es ist zu vermuten, dass Muntjaks aus den Leveln Trinil H.K. und Kedung Brubus kleiner sind, da diese in direkter Konkurrenz zu den Tieren der Gattung *Axis* standen. Das muss aber in weiteren Studien mit einer größeren Anzahl Muntjak-Zähnen untersucht werden.

Es besteht durchaus die Möglichkeit, dass es sich bei den vorliegenden Zähnen der Gattung *Muntiacus* um nur ein einziges Tier handelt, da die Zahnpositionen des M3 jeweils nur einmal, die des M1/2 zweimal vertreten sind. Diese Vermutung stützt die Aussage, dass diese Körpermassenrekonstruktion nur eine erste Tendenz darstellt und nur die Masse eines einzigen, besonders großen männlichen Tieres wiedergibt.

Nun gilt es zu prüfen, wie sich die Verteilung der Gattungen auf die einzelnen Körpermassenklassen auswirkt (siehe Abb. 4.1). Dabei wird der prozentuale Anteil der Gattungen innerhalb einer Klasse dargestellt. Ermittelt wird diese Verteilung aufgrund der Mittelwerte der rekonstruierten Körpermassen pro Knochen bzw. Zahn.

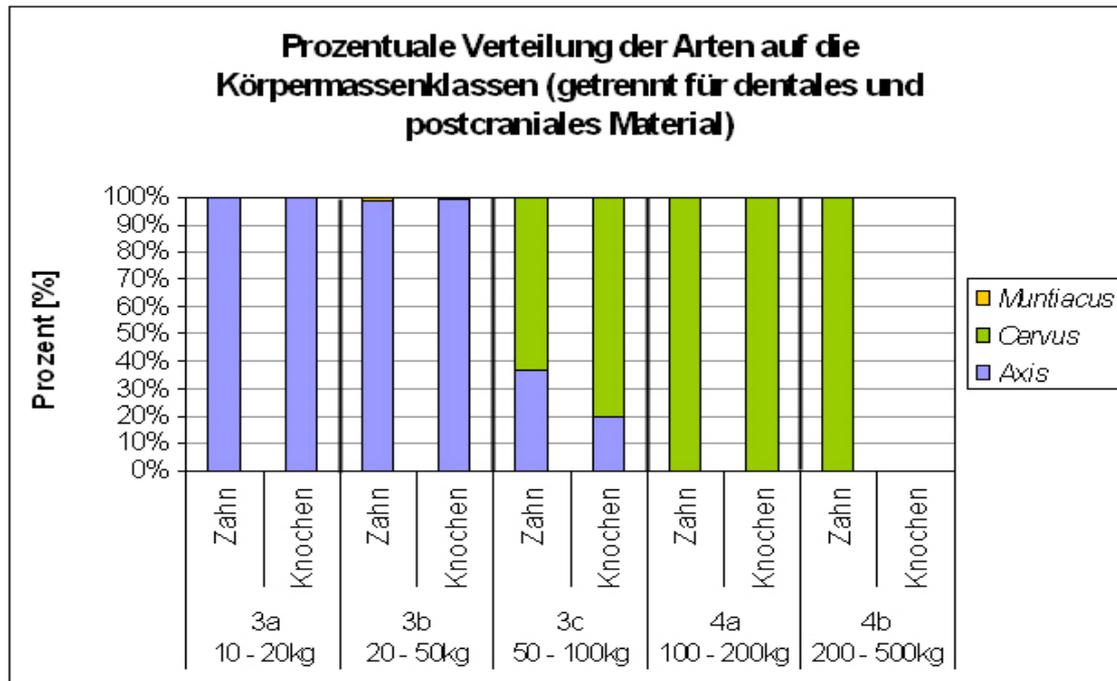


Abb.4.1: Prozentuale Verteilung der einzelnen Arten auf die Körpermassenklassen, getrennt für dentales und postcraniales Material.

Auffällig ist, dass die Klasse 3a und 4a bzw. 4b von jeweils nur einer Gattung besetzt wird. Die Klasse 3b beinhaltet im Zahnmateriale noch einen kleinen Prozentsatz Muntjak-Zähne, ansonsten wird sie ausschließlich von *Axis* gebildet. Die einzige Vermischung der Gattungen ist in Klasse 3c zu erkennen. Im Fall der Knochen haben wir einen etwa 20%igen Anteil der Gattung *Axis*, im dentalen Material 37%.

Betrachtet man nun die von Koenigswald Sammlung, so fällt auf, dass der prozentual höchste Anteil mit mindestens 64% in Klasse 3b zu finden ist. Im Vergleich mit der Dubois Sammlung kann festgestellt werden, dass nur ein sehr geringer Anteil oberhalb dieser Klasse liegt. In Klasse 3c befinden sich bei Dubois unter Berücksichtigung der Standardabweichung mindestens 31%, bei von Koenigswald nur 12% aller Tiere. Bei Dubois ist jedoch dafür ein starker Rückgang der Klasse 3b zu verzeichnen (um mindestens 20%) und eine leichte Zunahme in Klasse 4a (um mindestens 3%).

Die Verteilung in den Klassen 3a und 4b sind nahezu identisch, es sind nur wenige Tiere oberhalb von 200 kg und unterhalb von 20 kg zu finden.

Durch die fehlenden Aufzeichnungen der von Koenigswald Sammlung über das Alter der Stücke kann man keine Aussage treffen darüber, ob es einen räumlichen oder zeitlichen Unterschied zwischen diesen beiden Funden gibt.

Anhand der vorangegangenen Rekonstruktion des postcranialen und dentalen Materials der Dubois Sammlung auf Gattungsniveau kann man nun Rückschlüsse auf das Material der Sammlung von Koenigswald ziehen.

Man kann davon ausgehen, dass die Tiere, deren rekonstruierte Masse im Bereich der Klassen 3a und 3b liegen, der Gattung *Axis* und evtl. *Muntiacus* angehören, da diese eine Masse zwischen 10 kg und 50 kg einnehmen. Mit ziemlicher Sicherheit kann man sagen, dass die Klassen 4a und 4b von Tieren der Gattung *Cervus* besetzt werden. Problematisch wird es dagegen in der Klasse 3c: In diese Klasse werden sowohl *Axis*- als auch *Cervus*-Hirsche eingeordnet. Auffällig ist, dass es unter Berücksichtigung der Standardabweichung zu einer starken Schwankung (17%) innerhalb dieser Klasse kommt. Das hat zur Folge, dass es viele Tiere gibt, die an der Grenze zwischen den Klassen 3b und 3c einzuordnen sind, da auch in 3b große Schwankungen zu erkennen sind (siehe Abb.3.1).

Daraus kann man den Schluss ziehen, dass es sich bei den Tieren der Klasse 3c weitgehend um Tiere der Gattung *Axis* handelt. Bei Tieren der Gattung *Cervus* müssten nämlich größere Schwankungen im Bereich der oberen Klassen auftreten.

Man kann schlussfolgern, dass in der Sammlung von Koenigswald eine sehr große Anzahl an *Axis*-Hirschen zu finden ist und eine verhältnismäßig geringe Anzahl an *Cervus*-Hirschen. In nachfolgenden Studien müsste geklärt werden, ob sich unter diesen *Axis*-Hirschen auch noch die Gattung *Muntiacus* befindet und in welchem prozentualen Umfang diese Gattung vertreten ist. Wenn man davon ausgeht, dass eine ähnliche Verteilung wie in der Dubois-Sammlung vorliegt, ist zu erwarten, dass nur eine relativ geringe Anzahl der Gattung *Muntiacus* vorhanden sein wird.

### 4.2.3. Vergleich der rekonstruierten Körpermassen für dentales und postcraniales Material

Nachdem die Körpermassen der Tiere anhand zweier Rezentmodelle rekonstruiert sind, sollen diese nun miteinander verglichen werden. Dabei soll geprüft werden, ob sie ähnliche Werte liefern für die gleichen Arten. Hierzu werden die auf Gattungsniveau bestimmten fossilen Stücke der Dubois Sammlung herangezogen (siehe Abb.4.2).

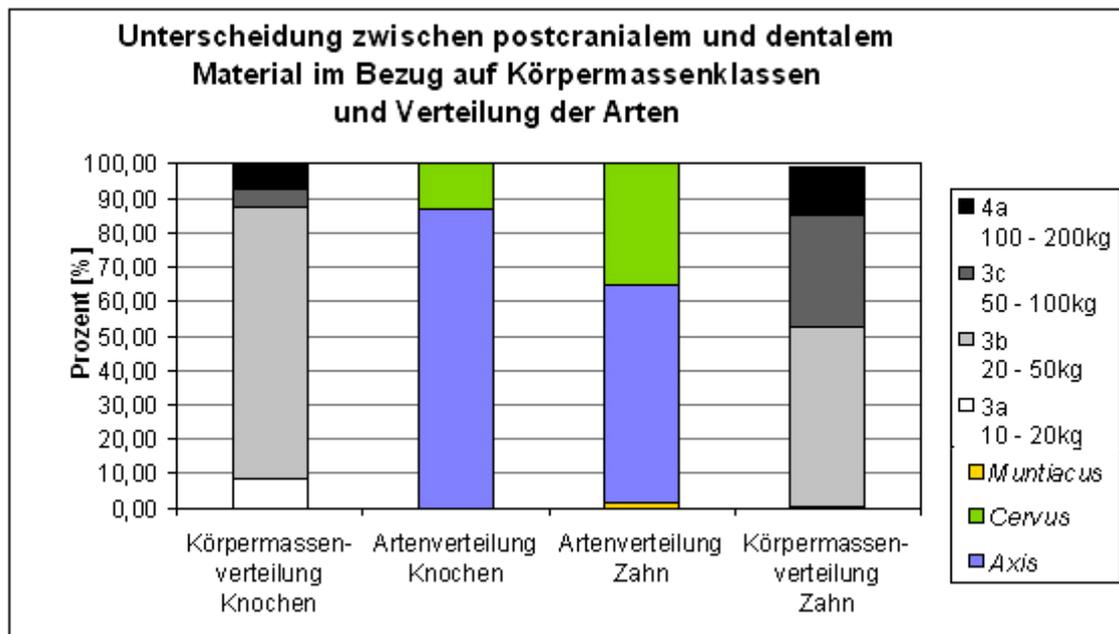


Abb.4.2: Darstellung der prozentualen Verteilung der Körpermassenklassen aufgrund der Rekonstruktion. Als Vergleich ist der prozentuale Anteil jeder Art in den Fossilsammlungen dargestellt.

In Abb.4.2 wird vergleichend dargestellt, wie sich die prozentuale Verteilung der Gattungen und Körpermassenklassen zueinander verhält.

In der fossilen postcranialen Sammlung überwiegt deutlich die Gattung *Axis* (87%), in der Sammlung der Zähne ist die Gattung jedoch nicht so stark vertreten (63%). In der Verteilung der Körpermasse liegt der größte Anteil bei Klasse 3b, und zwar auch hier stärker im postcranialen als im dentalen Material.

Bei Betrachtung der prozentualen Artenverteilung im postcranialen und dentalen Material kann festgestellt werden, dass die Gesamtanzahl der Gattung *Axis* sehr hoch ist, wobei sie aber im dentalen Material vergleichsweise geringer ausfällt als im postcranialen Material. Es lässt sich aus der Verteilung ferner entnehmen, dass im

postcranialen Material der prozentuale Anteil der *Axis*-Hirsche in etwa mit dem Prozentsatz der Körpermassenklassen 3a und 3b übereinstimmt.

Im direkten Vergleich dazu sieht man jedoch, dass es sich im dentalen Material wesentlich anders verhält: Die rekonstruierten Massen liegen alle oberhalb der Klasse 3a, es gibt also bei der Rekonstruktion keine Hirsche, die leichter sind als 20 kg. Zudem sind vom 65%igen Anteil der *Axis* und *Muntiacus* Hirsche nur 53% in der Körpermassenklasse 3b zu finden, was bedeutet, dass es insgesamt mehr große Hirsche gab. Es gibt auch einen wesentlich höheren Anteil der Klasse 3c (35%), dies ist ebenfalls bemerkenswert und bedeutet, dass es mehr kleine *Cervus*-Hirsche im Verhältnis zum Rezentmodell wie auch zur postcranialen Rekonstruktion gibt. Etwa die Hälfte des prozentualen Anteils von *Cervus* liegt in Klasse 3c, die andere Hälfte in 4a.

Bei einem statistischen Vergleich der Massen von *Axis* und *Cervus* in der dentalen und postcranialen Rekonstruktion ergibt sich, dass es bei *Axis* einen signifikanten Unterschied gibt ( $p < 0,001^{***}$ ). Die Werte von *Cervus* unterscheiden sich jedoch nicht signifikant voneinander ( $p = 0,789$ ).

Es stellt sich daher die Frage, welches Modell zuverlässiger die Körpermasse rekonstruiert. Dazu sollen das Bestimmtheitsmaß sowie Standardfehler und Vorhersagefehler der Regressionsgleichungen betrachtet werden. Es fällt zunächst auf, dass das Bestimmtheitsmaß der postcranialen Regressionsgleichungen in fast allen Fällen 0,91 übersteigt. Bei denjenigen der dentalen Regressionsgleichungen liegen sie in der Regel zwischen 0,79 und 0,87. Das bedeutet, dass es einen größeren Zusammenhang zwischen den postcranialen Knochen und der Körpermasse gibt als zwischen den Zahnparametern und der Körpermasse. Die prozentualen Standardfehler sind sowohl in den dentalen wie auch postcranialen Regressionen ähnlich, also kann man anhand dessen keine vergleichende Aussage machen.

Insgesamt ist die Zuverlässigkeit bei Knochen höher als bei Zähnen, denn es werden pro Knochen, wenn möglich, bis zu fünf Messparameter genommen, bei den Zahnparametern dagegen nur zwei und daraus der Dritte errechnet.

Die Korrelation in jedem einzelnen der fünf Parameter ist besser als die der Zähne, was zusätzlich noch stark für die Rekonstruktion anhand der Langknochen spricht.

Bei der Vermessung der postcranialen Stücke muss darauf geachtet werden, dass diese nicht sehr stark erodiert oder Teile gar abgebrochen sind, da sonst ein falscher Messwert und damit auch eine falsche Körpermasse rekonstruiert wird. Dasselbe gilt ebenfalls für

die Zähne. Durch die bessere taphonomische Erhaltung der Zähne bekommt man in der Regel ein größeres Sample, wodurch die Rekonstruktion an Zähnen in den Vordergrund rückt. Wenn man jedoch die Möglichkeit hat, sollte man aufgrund der besseren Korrelation auf das postcraniale Material zurückgreifen.

#### **4.2.4. Analyse nach Fundstellen**

Es ist natürlich nicht nur von Bedeutung, die Körpermasse der Tiere des Pleistozäns zu kennen, sondern auch, ob sie sich im Laufe der Zeit verändert hat oder ob es hinsichtlich ihrer geographischen Verbreitung Tendenzen zu größeren oder kleineren Tieren gibt.

Die Zähne der von Koenigswald Sammlung stammen alle von der Fundstelle Sangiran. Man kann jedoch keine Aussage darüber machen, wie sich diese Fundstelle in den einzelnen Fundhorizonten von anderen unterscheidet. Die Fundstelle umfasst zunächst im oberen Teil das Faunenlevel Kedung Brubus, darauf folgen die Trinil H. K. Fauna, Cisaat und im untersten Teil die Satir Fauna. Es ist jedoch nicht bekannt, aus welchen Schichten die einzelnen Zähne stammen. Insgesamt kann man sagen, dass sich die Faunen Kedung Brubus, Trinil H.K. und Cisaat hinsichtlich des Cerviden-Materials nicht sehr unterscheiden, da in allen Faunenleveln fossile Überreste der Gattung *Axis* und *Muntiacus* gefunden wurden. Die einzige Unterscheidung ist bei *Rusa spec.* zu treffen: In der Kedung Brubus Fauna wurden Tiere der Gattung *Rusa* gefunden, in Trinil H. K. und Cisaat jedoch nicht (VAN DEN BERGH *et al.* 2001). Da *Rusa* als Formengruppe der Gattung *Cervus* eingeteilt wird, kann man vermuten, dass die großen Zähne dieser Sammlung, die somit bei der Rekonstruktion eine große Körpermasse liefern, aus dem Kedung Brubus Level stammen.

Die Fossilien der Dubois Sammlung hingegen sind auf Gattungsniveau bestimmt und bei einigen von ihnen ist der Fundort bekannt. Für die Untersuchung auf Unterschiede innerhalb der Gattungen oder Fundstellen werden die Körpermassen hinsichtlich dieser Parameter getrennt aufgetragen (siehe Abb. 4.3) und miteinander verglichen.

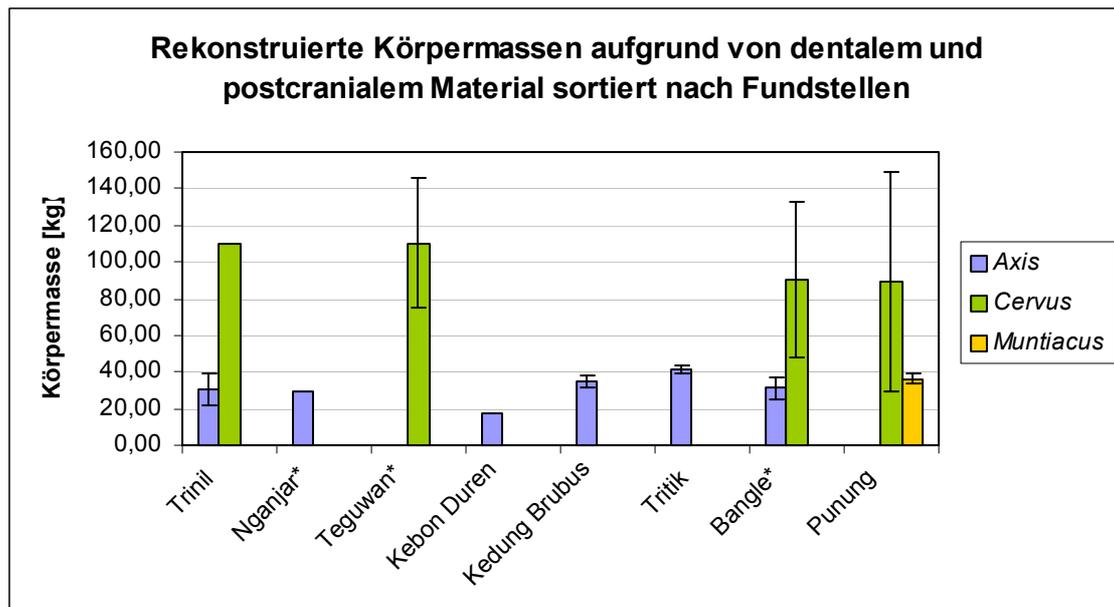


Abb.4.3: Aufgetragen sind die gemittelten rekonstruierten Körpermassen aller dentalen und postcranialen Messungen, getrennt nach Fundstellen und Gattung (\* = Alter der Fundstelle ist nicht bekannt, daher kann es keinem bestehenden Faunenlevel zugeordnet werden).

Die rekonstruierten Körpermassen der Axis-Hirsche liegen insgesamt im Bereich von 18 kg bis 41 kg. Die Massen der Fundstellen Kebon Duren und Nganjar müssen mit Vorsicht betrachtet werden, da hier die Körpermasse auf nur einem Fundstück beruht und somit nur das Gewicht eines einzelnen Individuums wiedergegeben wird. Die anderen Werte werden jedoch gegeneinander verglichen und es fällt auf, dass der Wert der Fundstelle Tritik deutlich höher liegt (41,4 kg), als die anderen drei Werte (Trinil, Kedung Brubus, Bangle). Die Suche nach einem signifikanten Unterschied führt zu dem Ergebnis, dass die Fundstellen Trinil und Kedung Brubus keinen signifikanten Größenunterschied aufweisen ( $p = 0,42$ ). Wenn man die Fundstelle Tritik mit einbezieht, erhält man jedoch einen signifikanten Unterschied von  $p = 0,0032^{**}$ .

Bei der Rekonstruktion der Körpermasse der Fundstelle Tritik liegen vier Knochenfragmente vor. Anhand dieser Stücke kann man sagen, dass es sich mindestens um zwei Individuen gehandelt haben muss, da zwei distale Enden des rechten Radius vorliegen. Dennoch kann es sich dabei um zwei männliche Individuen gehandelt haben, die in der Regel wegen des Geschlechtsdimorphismus ein höheres Gewicht erreichen als die weiblichen Tiere. Die Rekonstruktionen der anderen Fundstellen (speziell Trinil) basieren auf einer höheren Anzahl von Knochen und Knochenfragmenten, so dass in

dem Mittelwert sowohl männliche als auch weibliche Tiere eingeschlossen sein können.

In Abb.4.3. sind die Fundstellen hinsichtlich ihrer geographischen Lage von Westen nach Osten aufgetragen. Die Fundstelle Punung wird für diese Untersuchung nicht berücksichtigt, da diese weiter im Süden liegt. Es gilt herauszufinden, ob es Unterschiede in der Körpermasse gibt, die mit den lokalen Gegebenheiten zusammenhängen. Man kann erkennen, dass es keine kontinuierliche Zu- oder Abnahme innerhalb der Gattung *Axis* in der Körpermasse gibt.

Was jedoch auffällt ist, dass die Fundstellen Trinil und Nganjar, die nahe beieinander liegen, auch eine ähnliche Körpermasse aufweisen. Die Fundstellen Kedung Brubus und Kebon Duren liegen ebenfalls sehr nahe aneinander, aber dennoch ist hier keine ähnliche Körpermasse zu verzeichnen. Im Gegenteil: Es besteht sogar ein großer Unterschied zwischen diesen. Es muss nun geklärt werden, ob es sich in diesem Fall um einen Einzelfall handelt oder ob die ganze Population eine so geringe Körpermasse aufwies.

In späteren Studien gilt es zu prüfen, ob Tiere, die in größerer Entfernung zu Trinil lebten eine andere Körpermasse hatten, speziell Tiere östlich dieser Fundstelle, da man so einen direkten Vergleich zu Kedung Brubus und Kebon Duren hat.

Bei Betrachtung der weiter östlich gelegenen Fundstellen ist eine gegenläufige Entwicklung zu erkennen. Die Fundstelle Tritik, die in etwa gleicher Entfernung zwischen Kedung Brubus und Bangle liegt, weist im Fall von *Axis* eine größere Körpermasse auf. Man kann vermuten, dass die Anpassung der Körpermasse auf Unterschiede im Habitat beruhen.

Die Gattung *Cervus* ist bei nur wenigen Fundstellen vertreten, in Trinil, Teguwan, Bangle und Punung. Beim Vergleich von Teguwan und Trinil fällt auf, dass sich hier die Körpermassen entsprechen. Beim Vergleich dieser östlich gelegenen Fundstellen mit Bangle (dies stellt die westlichste Fundstelle dieser Untersuchung dar) fällt auf, dass die Tiere tendenziell etwas kleiner sind, es ist jedoch kein signifikanter Unterschied festzustellen ( $p = 0,61$ ).

Wünschenswert wäre zum einen ein größeres Sample an Cerviden-Zähnen, zum anderen auch Fossilien von Fundstellen, die geographisch gesehen zwischen den hier untersuchten liegen. Damit könnte festgestellt werden, ob es eine stetige Abnahme der

Körpermasse von Trinil nach Osten gibt oder ob eine lokal auf das Habitat bezogene Reduktion der Körpermasse auftritt.

#### 4.2.5. Chronologische Analyse

Die Abb. 4.3 lässt sich auch hinsichtlich der Chronologie betrachten und auswerten. Im Folgenden werden daher die Fundstellen bezüglich ihres Alters näher untersucht.

Nicht alle der Fundstellen können einem gewissen Alter und damit einem Faunenlevel zugeordnet werden. Die Fundstellen Trinil und Tritik mit einem Alter von ca. 0,9 Ma gehören dem Faunenlevel Trinil H.K. an. Ihnen folgen, mit einem Alter von 0,7 – 0,8 Ma, die Fundstellen Kedung Brubus und Kebon Duren aus dem Level Kedung Brubus. Punung ist das in dieser Studie jüngste Faunenlevel mit einem Alter von 60 – 125 Ka.

Betrachtet man nun die Faunenlevel etwas näher und vergleicht sie miteinander, so fällt auf, dass die Level Trinil H.K. und Kedung Brubus keinen signifikanten Unterschied in der Körpermasse der Gattung *Axis* aufweisen ( $p = 0,77$ ). Überraschend ist jedoch die große Differenz innerhalb der Faunenlevel. Sowohl Tritik und Trinil wie auch Kedung Brubus und Kebon Duren weisen einen signifikanten Unterschied auf.

Eine mögliche Erklärung ist der Unterschied im Habitat der jeweiligen Fundstelle, das muss jedoch genauer untersucht werden, da für diese Faunenlevel bisher offenes Waldland rekonstruiert und keine Unterscheidung innerhalb der Level getroffen wurde.

Betrachtet man nun die einzelnen Faunenlevel, so fällt auf, dass es in manchen Fällen innerhalb einer Art zu einer enormen Standardabweichung kommt. Dies gilt insbesondere im Fall der Gattung *Cervus* in Punung. Das Auftreten dieser Gattung in Punung ist ohnehin verwunderlich, da nach VAN DEN BERGH *et al.* (2001) in Punung Cerviden gefunden wurden, wobei jedoch nicht klar ist, welcher Gattung sie angehören. Dabei muss man sich fragen, ob es sich bei den Fundstücken wirklich um Tiere der Gattung *Cervus* handelt. Bei Betrachtung der rekonstruierten Körpermassen fällt auf, dass es eine recht große Standardabweichung von 78 kg gibt. Dieser Mittelwert beruht auf der rekonstruierten Körpermasse von fünf Zähnen, drei davon liegen im Bereich von 52 kg bis 58 kg, der vierte bei 85 kg, der letzte bei 190 kg (siehe Abb.4.4). Man könnte also vermuten, dass es sich bei diesen Tieren um verschiedene Arten der Gattung *Cervus*, vielleicht aber auch schon um verschiedene Gattungen handelt. Bei einem Vergleich mit den in der vorliegenden Arbeit rekonstruierten Körpermassen fällt auf,

dass die Tiere der Gattung *Axis* eine Masse von 26 kg bis 48 kg erreichen können, die Tiere der Gattung *Cervus* eine Masse von rund 70 kg bis 150 kg. Diese Tatsache lässt die Vermutung zu, dass es sich bei drei der fünf Zähne um Axis-Hirsche handelt. Diese können sowohl in offenen Gebieten wie auch im Wald leben. Die anderen beiden Zähne passen durchaus in die rekonstruierten Körpermassenklassen der Cervus-Hirsche.

Es stellt sich natürlich die Frage, wie es dazu kommt, dass es in Punung eine so große Cerviden-Art gibt. Das rekonstruierte Habitat für diese Fauna ist Regenwald. Es ist schon erstaunlich, dass ein Hirsch mit einer Körpermasse von 190 kg im Regenwald lebt.

Im Jahr 1959 wurde bereits eine Beschreibung der Punung-Fauna von BADOUX vorgenommen. Vergleicht man nun diese mit den vermessenen Zähnen, so fällt auf, dass nur zwei der fünf verwendeten Zähne darin beschrieben sind. Die dafür beschriebene Art ist *Cervus spec. indet.* Es ist also nicht bekannt, um welche Art es sich dabei handelt. Auffällig ist jedoch, dass es hierbei um die zwei Zähne geht, die eine sehr große Körpermasse liefern. Es gibt in dieser Beschreibung jedoch noch keine Erwähnung der kleinen Zähne, die nicht der Gattung *Muntiacus* angehören. Wenn man davon ausgeht, dass es sich bei diesen drei kleinen Tieren um die Gattung *Cervus* handelt, so muss es eine massive Reduktion der Körpermasse seit dem Trinil H.K. Faunenlevel gegeben haben. Hier beläuft sich die Rekonstruktion zwar nur auf ein Tier, es hat jedoch eine Körpermasse, die den in der vorliegenden Arbeit rekonstruierten Werten entspricht.

Es ist überraschend, dass an keiner anderen der genannten Fundstellen die Art *Muntiacus muntjak* gefunden wurde, da diese Art nach VAN DEN BERGH *et al.* (2001) in allen Leveln außer Satir und Ngandong zu finden ist. Daraus kann man schließen, dass es nur eine sehr geringe Anzahl dieser Tiere gegeben hat.

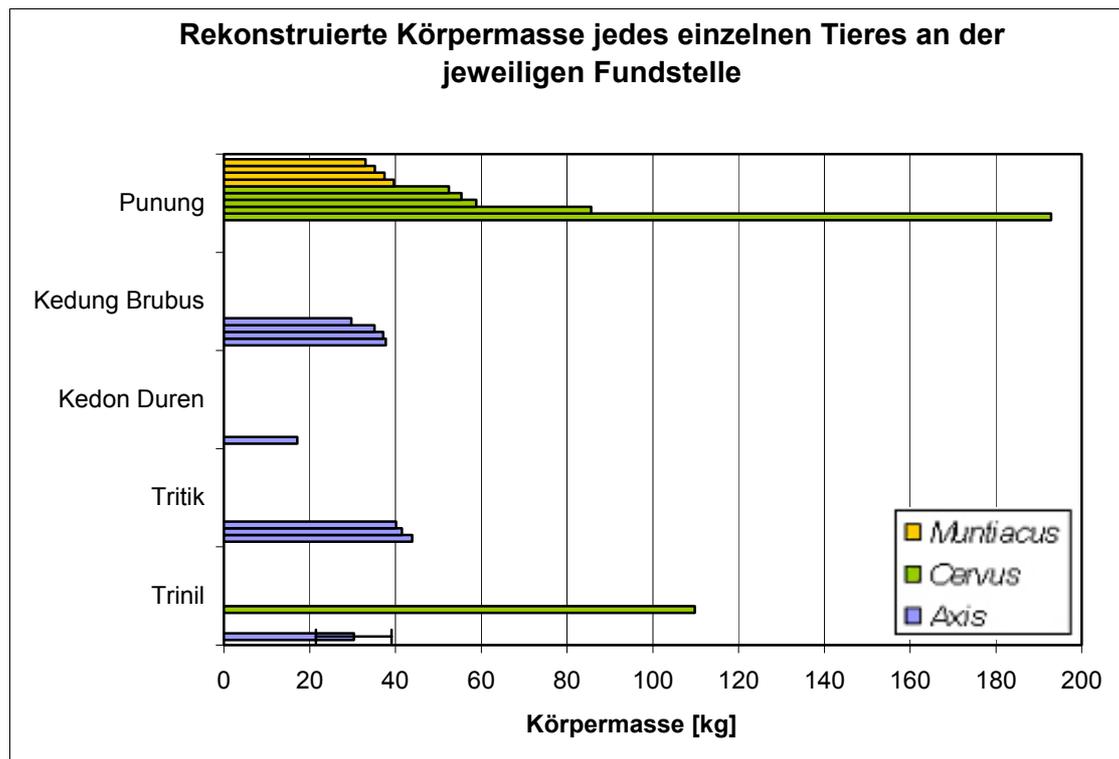


Abb.4.4: Dargestellt ist die Körpermasse jedes einzelnen Tieres an der jeweiligen Fundstelle. Die Daten von *Axis* an der Fundstelle Trinil sind als Mittelwert der 140 einzelnen Körpermassen mit Standardabweichung dargestellt. Die Fundstellen sind ihrem Alter nach aufgetragen, die jüngste Fauna steht dabei an oberster Stelle. Trinil und Tritik gehören dem Trinil H.K. Level an, Kedung Brubus und Kedon Duren dem Kedung Brubus Faunenlevel.

Bemerkenswert ist, dass die Gattung *Axis* fast überall vertreten ist, wogegen es sehr wenige Tiere der Gattung *Cervus* gibt. Nur in zwei der fünf datierten Fundstellen treten diese Tiere auf. Von den rezenten Tieren dieser Gattung weiß man, dass sie häufig im Wald oder an Waldrändern vorkommen.

Es ist auffällig, dass die Tiere der Gattung *Axis* eine recht konstante Körpermasse in der Rekonstruktion aufweisen (siehe Abb.4.4). Im Fall von Trinil ergibt sich eine relativ große Standardabweichung durch die Bildung des Mittelwertes von 140 Einzelwerten. Es ist sehr wahrscheinlich, dass es sich hier um männliche und weibliche Individuen handelt, die in ihrer Körpermasse differieren. An der Fundstelle Kedung Brubus ist es wahrscheinlich, dass es sich um drei männliche und ein weibliches Tier handelt, da drei Rekonstruktions-Werte eine relativ große Masse liefern und ein Wert sehr klein ist.

Sowohl für Trinil H.K. wie auch Kedung Brubus ist dasselbe Habitat, nämlich offenes Waldland, rekonstruiert worden, die Gattungen unterscheiden sich dennoch in ihrer Zusammensetzung. In den untersuchten Sammlungen kommt in Trinil mindestens ein

Tier der Gattung *Cervus* vor, in Kedung Brubus nur Tiere der Gattung *Axis*. Vergleicht man dieses nun mit der in VAN DEN BERGH *et al.* (2001) beschriebenen Artenzusammensetzung, so kann man Differenzen erkennen. Nach VAN DEN BERGH *et al.* (2001) gibt es zur Zeit der Trinil H.K. Fauna keine Tiere der Gattung *Rusa*, welche als Formengruppe der Gattung *Cervus* zugeteilt wird. Das lässt sich jedoch mit Hilfe der Dubois Sammlung in Leiden widerlegen. Es liegt mindestens ein Knochen der Gattung *Cervus* vor. Unter den vermessenen Sammlungsstücken der Fundstelle Kedung Brubus ist kein Fossil der Gattung *Cervus* zu finden, was jedoch am Erhaltungszustand und nicht am grundsätzlichen Fehlen der *Cervus*-Knochen liegt. Die vorhandenen Stücke eignen sich nicht zum Vermessen, da sie beschädigt oder stark erodiert sind.

Für die rekonstruierten Habitate in Trinil H.K. und Kedung Brubus kann somit kein Unterschied in der Zusammensetzung der Faunen im Bezug auf die Familie Cervidae festgestellt werden.

Die bisher nicht datierten Fundstellen werden im Folgenden mit den bekannten Fundstellen verglichen und es wird der Versuch unternommen, diese einzuordnen.

Die Fundstelle Bangle ist in dieser Studie vergleichbar mit Trinil: Es ist eine Reduktion der Körpermasse bei *Cervus* zu erkennen. Nach VAN DEN BERGH *et al.* (2001) muss man davon ausgehen, dass es auch in Kedung Brubus die Gattung *Cervus* gegeben hat, womit die Einordnung in die Faunenlevel erschwert wird. Es wird wahrscheinlich eine Zuordnung in eine der beiden Level erfolgen, da nur in diesen Faunen Tiere beider Gattungen nebeneinander vorkommen.

Auch die Fundstelle Teguw an kann einer dieser zwei Fundhorizonte zugeordnet werden. Das Vorkommen der Gattung *Cervus* lässt auf eine bewaldete Landschaft schließen. Was auffällt ist, dass die *Axis*-Hirsche vollkommen fehlen. Das ist nach VAN DEN BERGH *et al.* (2001) bisher nur in dem Faunenlevel Ngandong beschrieben worden. Diese Tatsache lässt annehmen, dass Teguw an dem zuvor genannten Faunenlevel zugeordnet werden kann

In Nganj ar wurden bisher nur sehr wenige Funde gemacht. Diese Fundstelle setzt sich in dieser Studie ausschließlich aus der Gattung *Axis* zusammen. Nach der bisherigen Beschreibung der Faunen kann man sagen, dass es sich hier um ein Alter von 1,2 – 0,7 Ma handeln muss, da in dieser Zeit die Art *Axis lydekkeri* auf Java lebte. Einem spezifischen Faunenlevel kann man sie anhand dessen jedoch nicht zuordnen.

Insgesamt kann man sagen, dass das Vorkommen der Arten wie auch die Körpermasse alleine keine eindeutige Aussage zulässt, sondern nur eine erste Tendenz aufzeigt, welchem Faunenlevel sie zugeordnet werden oder wie das umgebende Habitat aussah. Es müssen weitere Datierungsmethoden und Vergleiche mit anderen Tiergruppen angestellt werden, um eine endgültige Einordnung in die Faunenlevel zu erhalten.

### **4.3. Problematik bei der Rekonstruktion der Körpermasse**

Bei der Rekonstruktion der Körpermasse ergeben sich viele Schwierigkeiten, die beachtet werden müssen.

Diese beginnen bereits bei dem Rezentmodell. Zunächst werden rezente Tiere herangezogen, um das Modell zu erstellen. Diese stammen aus Sammlungen der Museen, die ihre Skelette weitgehend aus Zoos oder Zuchten beziehen, selten aus der freien Wildbahn. Bei der Vermessung der Zähne muss man daher bedenken, dass die Tiere nicht unbedingt die Nahrung aufgenommen haben, die ihnen die Umwelt natürlich zu Verfügung stellt. Das kann beispielsweise zu stärkerer Abnutzung der Zähne führen. Einige der in Zoos geborenen Tiere haben durch die Zucht einen zu engen Kiefer, so dass die Zähne versetzt voneinander stehen, wodurch wieder eine unnatürlich Abkautung erzielt wird. Die Zähne dieser Tiere können nicht in die Rezentstudie aufgenommen werden, da man nicht ausschließen kann, dass es noch mehr Veränderungen gegeben hat.

Zudem ist bei diesen Tieren die exakte Körpermasse nicht bekannt, so dass ein Literaturwert für die Korrelation angenommen werden muss. Dadurch kann man nur eine Annäherung erzielen, jedoch keine exakte, auf das Tier bezogene Korrelation.

Ein weiteres Problem stellt sich bei der Vermessung der fossilen Zähne. Viele der Zähne sind stark erodiert oder es sind Teile abgebrochen, so dass sie nicht vermessen werden können. Problematisch ist zudem die Zuordnung der Zähne zu den einzelnen Gattungen.

Das Vermessen des postcranialen Materials ist ebenfalls nicht ganz einfach. Es kann anhand der Zeichnung aus der vorliegenden Studie nicht ohne weiteres abgelesen werden, an welchen Stellen man genau bei der Messung ansetzen muss, da keine genaue Beschreibung der Messstrecken vorliegt. Auch hier sind viele Knochen entweder zu stark erodiert oder es fehlen Teile, so dass nicht alle vorliegenden Knochen vermessen und zur Rekonstruktion herangezogen werden können.

#### 4.4. Schlussbetrachtung und Ausblick

Zusammenfassend kann man sagen, dass die Tiere der Art *Axis lydekkeri* aufgrund aller rekonstruierten Massen einen Wert zwischen 26 kg bis 48 kg aufwiesen. Das entspricht in etwa den rezenten javanischen Vertretern dieser Gattung (36 kg bis 50 kg).

Die Cervus-Hirsche werden nach Rekonstruktion anhand des dentalen und postcranialen Materials in die Klassen 3c bis 4b eingeordnet, und zwar mit einer absoluten Masse von 62 kg bis 213 kg. Im Vergleich mit rezenten javanischen Vertretern kann man davon ausgehen, dass es zumindest einige Tiere gegeben hat, die eine höhere Körpermasse aufwiesen.

Die geringe Stichprobe der Muntjaks ergibt eine - absolut gesehen - etwas höhere Körpermasse (34 kg bis 40 kg) im Verhältnis zu dem rezenten javanischen Verwandten (15 kg bis 35 kg).

Die Schlussfolgerung, die daraus gezogen werden kann ist, dass die Tiere eine etwas höhere Körpermasse hatten, im Vergleich zu den rezenten Tieren.

Die Analyse aufgrund der verschiedenen Fundstellen kann nur eine erste Tendenz aufzeigen, da für viele Fundstellen nur eine sehr geringe Menge an Fossilien zur Rekonstruktion der Körpermasse zur Verfügung steht.

Weiterhin muss man prüfen, ob es sich bei der Abweichung der Zahn- und Knochenrekonstruktionen um tatsächliche Größenunterschiede der Tiere handelt oder um Ungenauigkeiten in der Rekonstruktion. Hierzu müsste ein komplettes rezentes Tier aus jeder der hier verwendeten Gattungen, dessen Gewicht bekannt ist, in allen Parametern vermessen und für jedes Einzelne die Abweichung von der tatsächlichen Körpermasse bestimmt werden.

Weitere Studien mit einer größeren Anzahl rezenter Schädel sollten ebenso angestrebt werden sowie die Vermessung weiterer auf Gattungs- oder Artniveau bestimmter fossiler Zähne, deren Fundstelle oder Fundhorizont bekannt ist.

Es muss geklärt werden, ob es sich bei dem *Muntiacus* um einen besonders großen Vertreter dieser Art handelt oder ob es eine ganze Population dieser Größe gab.

Die Studie des postcranialen Materials sollte hinsichtlich der Definition der Messstrecken verfeinert werden.

#### 4.5. Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit umfasst die Rekonstruktion der Körpermasse pleistozäner Cerviden in Java. Zunächst wird ein Rezentmodell erstellt, das den Zusammenhang zwischen Körpermasse und dem jeweiligen Messparameter aufzeigt. Die daraus resultierenden Regressionsgleichungen werden für die Rekonstruktion verwendet.

Das fossile dentale und postcraniale Material wird vermessen und die Körpermasse für jedes einzelne Stück rekonstruiert. Die absoluten Werte werden in Körpermassenklassen eingeteilt, um einen Wert unabhängig vom physiologischen Zustand zu erhalten.

Die Körpermassen werden, soweit möglich, getrennt nach Gattungen rekonstruiert. Ein Vergleich zeigt, dass es deutliche Unterschiede in der Körpermasse der Gattungen *Axis* und *Muntiacus* im Vergleich zu *Cervus* gibt. Bei der Einteilung in Klassen fällt auf, dass die Klassen 3a (10 kg bis 20 kg) und 3b (20 kg bis 50 kg) ausschließlich von *Axis* und zu einem kleinen Teil von *Muntiacus* besetzt werden. Die Klassen 4a und 4b ausschließlich von *Cervus*. Die einzige von *Axis* und *Cervus* besetzte Klasse ist 3c (50 kg bis 100 kg). Anhand dieser aus den Fossilien der Dubois Sammlung gewonnenen Erkenntnisse können nun die Fossilien der von Koenigswald Sammlung beurteilt werden, da diese nicht auf Gattungsniveau bestimmt sind. In beiden Sammlungen liegt der höchste Prozentsatz in der Klasse 3b. Daraus kann man schließen, dass sehr viele Tiere der Gattung *Axis* vorhanden sind. Die Gattung *Cervus* hingegen ist nur zu einem recht geringen Prozentsatz vertreten.

Diese Verteilung spiegelt sich auch in der Untersuchung der Fundstellen wider. An nur drei der acht untersuchten Fundstellen wurden Tiere der Gattung *Cervus* gefunden. Ein Vergleich der Körpermassen ergibt keinen signifikanten Unterschied zwischen diesen. Innerhalb der *Axis*-Hirsche kann man einen Körpermassenunterschied erkennen, der jedoch nicht mit der geographischen Lage der Fundstellen begründet werden kann.

Die Untersuchung der Fundstellen aufgrund ihrer Chronologie ergibt keinen signifikanten Unterschied zwischen den Faunenleveln Trinil H.K. und Kedung Brubus. Jedoch ist innerhalb der Faunenlevel eine deutliche Variationsbreite der Körpermasse zu erkennen, welche auf das an den einzelnen Fundstellen herrschende Habitat zurückgeführt werden kann.

Die Zuordnung der bisher nicht datierten Fundstellen in die Faunenlevel ist alleine aufgrund der rekonstruierten Körpermassen nicht möglich, jedoch können erste Aussagen über das umgebende Habitat getroffen werden.

## 5. Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. Friedemann Schrenk und Frau Dr. Christine Hertler für die fortwährende Betreuung und konstruktiven Gespräche bei der Anfertigung der vorliegenden Diplomarbeit.

Für die Bereitstellung des fossilen Materials der Dubois Sammlung und seine freundliche Hilfe danke ich Dr. John de Vos vom Naturalis Museum Leiden in den Niederlanden ganz herzlich.

Die Vermessung der rezenten Schädel wurde mir ermöglicht durch Dr. Henrik Turni und Irene Thomas vom Museum für Naturkunde in Berlin, Katrin Krohmann vom Senckenberg Museum Frankfurt am Main, Dr. Rainer Hutterer vom Museum Alexander König in Bonn, Dr. Michael Apel und Gerhard Heinrich von der Naturhistorischen Landessammlung Wiesbaden sowie Michaela Kurbel und Hilde Enting vom Hessischen Landesmuseum Darmstadt. Ihnen danke ich für die tatkräftige Unterstützung.

In statistischen Fragen standen mir freundlicherweise Dr. Brooks Ferebee und Chris Schöbel zur Seite, denen ich gleichfalls meinen Dank schulde.

Ein herzliches Dankeschön schließlich geht an Sandra Engels, Rebekka Volmer und Andreas Wagner für die abwechslungsreichen Tage in den Sammlungen der verschiedenen Museen. Carina Raue danke ich für die Hilfe beim Sortieren der von Koenigswald Sammlung; Ulrike Anders, Julia Hansen, Silke Karl und natürlich allen anderen Mitgliedern der Arbeitsgruppe für die aufmunternde Unterstützung während der gesamten Zeit meiner Diplomarbeit.

## 6. Quellenverzeichnis

### 6.1. Literaturverzeichnis

- BADOUX, M.D. (1959): Fossil mammals from two fissure deoposits at Punung (Java).  
DRUKKERIJ EN UITGEVERSMIJ. v/h KEMINEK EN ZOON N.V. DOMPLEIN 2, UTRECHT.
- FELDHAMER, G. A. (1980): Mammalian Species: *Cervus nippon*. Volume One. The  
American Society of Mammalogists, New York City.
- HEANEY, L.; REGALADO, J. (1998): Vanishing Treasures of the Philippine Rain Forest.  
Chicago: The Field Museum.
- ITIHARA, M.; SUDIJONO; KADAR, D.; SHIBASAKI, T.; KUMAI, H.; YOSHIKAWA, S.; AZIZ,  
F.; SOERADI, T.; WIKARNO; KADAR, A.P.; HASIBUAN, F.; KAGEMORI, Y. (1985):  
Geology and Stratigraphy of the Sangiran Area.  
In: WATABE, N.; KADAR, D.: Quaternary Geology of the Hominid Fossil Bearing  
Formations in Java. Special Publication of the Geological Research and  
Development Centre, Bandung, 4: 11 – 44.
- JANIS, C.M. (1990): Correlation of cranial and dental variables with body size in  
ungulates and macropodoids.  
In: DAMUTH, J.; MAC FADDEN, B.J.: Body size in mammalian paleobiology.  
Cambridge University press, Cambridge, pp.255-300.
- KURT, F. (1990): *Grzimeks Encyclopedia of Mammals Vol. 5*. McGraw-Hill Publishing  
Co., New York.
- MCDONALD, D. (2004): Die große Enzyklopädie der Säugetiere. Könemann, Tadem  
Verlag GmbH, Königswinter.
- MEDWAY, L. (1969): *The Wild Mammals of Malaya*. London: Oxford University Press.

- MOE, S.; WEGGE, P. (1994): Spacing behavior and habitat use of Axis deer (*Axis axis*) in lowland Nepal. *Canadian Journal of Zoology*, 72(10): 1735-1743.
- NOWAK, R.M. (1999): *Walker's Mammals of the World*. 6th Edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- NOWAK, R. M. (1991): *Walker's Mammals of the World*. 5th Edition. Volume Two. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- PAYNE, J.; FRANCIS, C. M.; PHILLIPPS, K. (1985) : *A Field Guide to the Mammals of Borneo*. Malaysia: The Sabah Society with WWF Malaysia.
- SCOTT, K. M. (1983): Predictions of body weight of fossil Artiodactyla. *Zool. J. Linn. Soc.* 77:199-215.
- SCOTT, K. M. (1990): Postcranial dimensions of ungulates as predictors of body mass. In: DAMUTH, J.; MAC FADDEN, B.J.: *Body size in mammalian paleobiology*. Cambridge University press, Cambridge.
- SHACKLETON, D. M.; HARESTAD, A. A. (2004): Artiodactyla (Even-Toed Ungulates). In: HUTCHINS, M.; THONEY, D. A.; MCDADE, M. C. (Eds.): *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*; Vol 15: *Mammals IV* 2<sup>nd</sup> ed. Gale, Detroit. pp 263 – 273.
- THENIUS, E. (1989): *Handbuch der Zoologie – Zähne und Gebiss der Säugetiere*; Band 8, Teilband 56. Walter de Gruyter, Berlin.
- VAN DEN BERGH, G. D.; DE VOS, J. , SONDAAR, P. Y. (2001): The Late Quaternary paleogeography of mammal evolution in the Indonesian Archipelago. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 171: 385 - 408

- VAN VALKENBURGH, B. (1990): Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores.  
In: DAMUTH, J.; MAC FADDEN, B.J.: Body size in mammalian paleobiology. Cambridge University press, Cambridge, pp.181 – 205.
- DE VOS, J. (1983) : The Pongo faunas from Java and Sumatra and their significance for biostratigraphical and paleo-ecological interpretation. Proc. Con. Ned. Akad. Wetensch., Ser. B. 86, 417 – 425.
- DE VOS, J.; SARTONO, S. ; HARDJA-SASMITA, S. ; SONDAAR, P. (1982): The fauna from Trinil, type locality of *Homo erectus* ; A reinterpretation. Geologie en Mijnbouw 61: 417 – 425.
- WALKER, E. (1964): Mammals of the World. The Johns Hopkins Press, Baltimore.
- WALKER M.D. (2005): World Deer Website. Accessed March 21. 2007.  
[www.worlddeer.org](http://www.worlddeer.org).
- WATABE, N.; KADAR, D. (1985): Quaternary Geology of the Hominid Fossil Bearing Formations in Java. Special Publication of the Geological Research and Development Centre, Bandung, 4: 1 – 378.
- WHITEHEAD, K. (1993): The Whitehead Encyclopedia of Deer. Stillwater, MN: Swan Hill Press.

## 6.2. Abbildungsnachweis

Alle nicht genannten Abbildungen wurden selbst erstellt.

Abb.1.1: MCDONALD 2004

Abb.1.4: © 2000 Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois USA  
[www.fieldmuseum.org](http://www.fieldmuseum.org)

Abb.1.5 : WANTABE & KADAR 1985

Abb.2.2: THENIUS 1989

Abb.2.3: SCOTT 1983

## 7. Erklärung

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

---

Ort, Datum

Unterschrift

## 8. Anhang

Die im Anhang beigefügte CD enthält folgende Dateien:

- Tab.8.1: Liste der rezenten Arten die vermessen wurden mit Herkunft, Geschlecht und Alter (soweit vorhanden).
- Tab.8.2: Einzelne Messwerte der Zähne der rezenten Arten (gemessen in mm) und deren Mittelwert. Länge und Breite wurden jeweils dreimal vermessen und die Fläche aus deren Mittelwerten errechnet.
- Tab.8.3: Messwerte und rekonstruierte Körpermassen der fossilen Zähne der von Koenigswald Sammlung in Frankfurt am Main (gemessen in mm). Die Datei ist unterteilt in vier Excel-Blätter, diese enthalten jeweils die Messwerte der einzelnen Zahnpositionen für M1/2 inferior bzw. superior und M3 inferior bzw. superior.
- Tab.8.4: Messwerte und rekonstruierte Körpermassen des postcranialen Materials der Sammlung Dubois in Leiden, Niederlande (gemessen in mm).
- Tab.8.5: Messwerte der Zähne der Sammlung Dubois in Leiden, Niederlande (gemessen in mm).