

Untersuchung von Gebissen der pleistozänen Biberarten *Trogotherium* und *Castor* und ihre stratigraphische Einordnung

Von HELGA MAI, Lübeck

Die mitteleuropäischen, pleistozänen Reste von *Trogotherium* und *Castor* sind monographisch zuletzt von SCHREUDER (1929) bearbeitet worden. Seitdem hat man sehr viele neue Funde gemacht, die jedoch nur zum kleineren Teil in Einzelarbeiten Berücksichtigung fanden. In einem weit größeren Rahmen sollten nun *Trogotherium* und zum Vergleich auch *Castor*, der wichtigsten europäischen Fundstellen neu untersucht werden. Hierbei war vor allem auch die stratigraphische Einordnung der verschiedenen Fundstellen zu berücksichtigen, was bei SCHREUDER noch weitgehend zurückgestellt worden, vielleicht auch noch nicht möglich war.

Die Überprüfung der beiden Biberarten wurde an Hand der Gebisse durchgeführt, die einmal in erster Linie überliefert sind und zum anderen auch für die ontogenetische und phylogenetische Entwicklung entscheidende Hinweise geben. Bei *Trogotherium* werden die Kauflächen berücksichtigt, ferner der Inzisivenquerschnitt und die Unterkieferbreite. Bei *Castor* wird neben anderen Merkmalen vor allem der mittlere Abstand der Striae von der Zahnbasis als Anhaltspunkt für die phylogenetische Entwicklungshöhe errechnet.

Beide Arten, *Castor* und *Trogotherium*, hatten bereits zu Beginn des Pleistozäns ein großes Verbreitungsgebiet. Vor dem Hauptvorstoß von Mindel kam *Trogotherium* von England bis China vor. Nach dieser entscheidenden Kältephase sind nur noch wenige *Trogotherium*-Vorkommen belegt. *Castor* dagegen gelingt in der folgenden Zeit nicht nur die Anpassung an die Änderungen der Klimata, sondern auch die Ausbreitung nach Nordamerika. Morphologische Abwandlungen, die fossil erhaltungsfähig wären, treten dabei kaum auf.

Die ältesten *Trogotherium*-Funde, die zur Bearbeitung vorlagen, stammen aus den Tongruben zwischen den holländischen Orten Tegelen und Venlo. Die Tone sind in einer Warmzeit in ehemaligen Rheinläufen zur Ablagerung gekommen. Liegendes sowie Hangendes der Tone besteht aus sandigen bis grobsandigen Flußschüttungen. Die Fauna der Schichten trägt eine Reihe altertümlicher Merkmale. So ist z. B. *Archidiskodon meridionalis* vertreten. Für ein hohes Alter spricht

ferner das Vorhandensein einer Makakenart und das Auftreten bestimmter Hirsche (z. B. *Eucladoceras*). Ein überwiegender Teil der fossilen Reste konnte *Trogontherium* zugeordnet werden. Die Tiere haben durchschnittlich kleinere Prämolaren, schmalere Inzisiven und schmalere Unterkiefer als die Exemplare aus Mosbach. Der Prämolare zeigt in den meisten Fällen nur vier Striide, es kommen jedoch auch Tiere mit fünf Striiden vor. Die etwas geringere Größe der Trogontherien von Tegelen gegenüber denen von Mosbach erscheint nicht ausreichend, um die beiden Gruppen in zwei Arten aufzuteilen.

In den Gruben von Jockgrim in der Rheinpfalz wurden ebenfalls Tone abgebaut, die sich vorwiegend in Altwässern des Rheines abgelagert hatten. Die Sedimentation begann wahrscheinlich im Altpleistozän und umfaßte einen langen Zeitraum, der nur zum Teil durch Sedimente dokumentiert wird. Das *Trogontherium*-Bruchstück, das untersucht werden konnte, stammt wahrscheinlich aus einer nicht ganz alten Schicht, in der auch *Parelephas trogontherii* gefunden wurde und ist somit deutlich jünger als die Tegelen-Funde.

Während bei Jockgrim die Vermutung bestand, daß die Fossilien vor allem aus alten pleistozänen Schichten stammen könnten, ließ sich bei den Fundstellen Mauer, Voigtstedt, Mosbach und Süßenborn sagen, daß die Faunen zwischen der Hauptkältephase von Günz und dem Haupt-Mindel-Eisvorstoß eingebettet worden sind.

Datierung und Stratigraphie des Pleistozäns sind in jüngster Zeit heftig diskutiert worden und stark in Bewegung geraten. Hier wird, da neuere Meinungen noch nicht fundiert genug erscheinen, an den alten Bezeichnungen, die im süddeutschen Raum für die Eisvorstöße aufgestellt worden sind, festgehalten. Die zunehmende Erforschung der marinen Sedimente hat es ermöglicht, einzelne Phasen mit Namen zu belegen. Die Parallelisierung der marinen Sedimente mit Säugetierfunden ist noch nicht möglich.

Die Kieslager von Mauer an der Elsenz sind in einem Mäander des Neckars entstanden. Berühmt wurde die Fundstelle durch die Entdeckung eines menschlichen Unterkiefers, der als *Homo erectus heidelbergensis* bezeichnet wird. Die Mandibel stammt, wie die begleitende Fauna zeigt, aus einer warmen Phase vor der Mindelkaltzeit. Die in Mauer geborgenen *Castor*- und *Trogontherium*-Reste erreichen die gleiche Entwicklungshöhe wie die Funde von Mosbach. Die *Castor*-Reste sind etwas zahlreicher als die von *Trogontherium*, was vielleicht mit den Umweltansprüchen der beiden Arten zusammenhängt.

Die Hauptfunde der Lokalität Voigtstedt in Thüringen sind aus tonigen Sedimenten geborgen worden, die in Tümpeln und sehr langsam fließenden Gewässern entstanden. Fauna und Flora sind einer warmen Zeitphase zuzuordnen, die ebenfalls zwischen dem Günzeisvorstoß und der Mindelkaltzeit gelegen hat. Diese Warmzeit wird allgemein als Cromer bezeichnet. Voigtstedt hat mehr *Trogontherium*- als *Castor*-Reste geliefert. Die Einzelzähne stammen überwiegend von Trogontherien, die gerade den Zahnwechsel vollzogen hatten. Die Lebensbedingungen scheinen nicht optimal gewesen zu sein.

Die Fundstelle Mosbach bei Wiesbaden liegt da, wo Main und Rhein zusammentreffen. Hier hat sich auf tertiären Hydrobienkalken eine mächtige Schicht-

fluvialer Sedimente gebildet, die von einer Lößfolge abgedeckt wird. Entsprechend der Wasserführung wechseln Korngrößen und Schüttungsrichtungen. Der Kiesabbau, der an dieser Stelle schon sehr lange betrieben wird, hat eine vielfältige Säugetierfauna aus Tageslicht gebracht. Über die Mosbacher Funde ist sehr viel diskutiert worden, man glaubte Vertreter eines kalten sowie eines warmen Klimas zu erkennen. Es wurde auch eine eigene Stufe „Das Mosbachium“ aufgestellt. Die Hauptfauna von Mosbach dürfte warmzeitlich gewesen sein. Als Indiz hierfür kann *Hippopotamus* gelten. Auch *Trogontherium* spricht für eine warme Zeit, die zwischen Günz und Mindel gelegen hat. *Castor* und *Trogontherium*-Reste sind ungefähr gleich häufig. Der Erhaltungszustand zeigt keine Unterschiede. Die Trogontherien haben etwas größere Prämolaren, breitere Inzisiven und stärkere Mandibeln als die von Tegelen. Da die Trogontherien der anderen Fundorte relativ gute Übereinstimmung mit denen von Mosbach zeigen, könnte man die Variationsbreite dieser Population als *Trogontherium*-Standard-Typ der Cromer-Warmzeit dieses Gebietes ansehen.

Die Faunen der Süßenborner Kiese bei Weimar zeigen deutlich eine Klimaverschlechterung. Ob man diese kühle Steppenphase als allerletzten Rest der vorangegangenen Warmzeit oder bereits als Phasen der Mindelkaltzeit ansieht, ist eine Frage der Definition. Jedenfalls ist es zur Zeit der Ablagerung der Kiese von Süßenborn bereits kalt genug für die ersten arktischen Zuwanderer gewesen. Trogontherien sind fast verschwunden, gefunden wurden nur ein paar Einzelzähne, aber *Castor* kann sich noch recht zahlreich behaupten. Die Individuen sollen sogar etwas größer gewesen sein als die rezenten. Die Schichtfolge wird abgedeckt vom Geschiebemergel des Mindel-Haupteisvorstoßes.

Erst im nachfolgenden, deutlich ausgeprägten, Interglazial tauchen *Castor* und *Trogontherium* in diesen Breiten wieder auf. *Trogontherium*-Funde sind aus der Zeit des Holstein-Interglazials selten. Einige englische Fundpunkte sind bekannt, wie Clacton, Hoxne und Swanscombe, sowie ein Fund aus dem holländischen Needen Clay, und aller Wahrscheinlichkeit nach zählt auch Bilzingsleben zu den holsteinzeitlichen *Trogontherium*-Fundorten. Alle Lokalitäten aus dieser Zeit haben ein sehr geringes Material geliefert, so daß noch keine Aussage über die Variationsbreite bestimmter Merkmale dieser letzten Formen möglich ist. Auch von Bilzingsleben bei Sangerhausen südlich des Harzes liegen bisher nur wenige Einzelzähne vor. Weit umfangreicher ist das *Castor*-Material. Die Fauna von Bilzingsleben enthält progressive und konservative Elemente, so daß die Altersstellung lebhaft diskutiert wurde und wird. Auf Grund von persönlichen Beobachtungen wird angenommen, daß das Sediment in einem klimatisch begünstigten Abschnitt des Holstein-Interglazials zur Ablagerung kam.

Zwischen der Bildung der Bilzingslebener Travertine und der Bildung der Travertine von Ehringsdorf wird ein längerer Zeitraum vermerkt, in dem weite Gebiete unter Eis begraben lagen. Es kann sich hierbei nur um die Rißkaltzeit gehandelt haben, was bedeuten würde, daß Ehringsdorf eemzeitlich ist. Mehrere Zwischenhorizonte, die Klimaschwankungen anzeigen, unterbrechen die Travertinbildung in Ehringsdorf. Besonders einer dieser Horizonte ist deutlich ausgeprägt und teilt das Travertinprofil in zwei Abschnitte. Nur aus dem unteren Travertin sollen die *Castor*-Reste stammen. Die Altersverteilung innerhalb der Population deutet auf menschliche Jagdbeute hin.

In ungefähr den gleichen Zeitabschnitt wie die Bildung des Ehringsdorfer Travertins fällt die Entstehung der nur wenige Kilometer Ilm-aufwärts gelegenen Taubacher Travertine. Die Unterschiede zwischen den beiden *Castor*-Vorkommen sind sehr gering; auch dürften die Tiere kaum noch vom holozänen *Castor* zu unterscheiden sein.

Mit Ausnahme der eemzeitlichen Fundplätze treten *Castor* und *Trogontherium* gemeinsam auf. Dabei läßt sich feststellen, daß in Tegelen *Trogontherium* ganz eindeutig in der Überzahl gewesen sein muß. In der Cromer-Warmzeit wechselt das Verhältnis von Fundort zu Fundort, Mauer hat mehr *Castor*-Funde geliefert, Voigtstedt mehr Trogontherien und in Mosbach dürfte das Verhältnis ausgeglichen sein. Mit Einsetzen der eigentlichen Mindelkaltzeit verschwinden die Trogontherien sehr schnell, während, wie Süßenborn zeigt, die Lebensbedingungen für *Castor* noch ausreichen. In der Warmzeit, nach dem Hauptvorstoß von Mindel, sind von *Trogontherium* nur noch kleine Restpopulationen vorhanden, *Castor* dagegen tritt zahlreich auf. Auch die Rißkaltzeit übersteht der Biber gut, wie die Funde aus Ehringsdorf und Taubach zeigen, während *Trogontherium* erloschen ist. Es überrascht, daß beide Formen, *Castor* wie *Trogontherium*, im Verlaufe des Pleistozäns kaum morphologische Veränderungen zeigen und trotzdem nur *Castor* überlebt. *Trogontherium* wird vom Alt- bis zum Mittelpleistozän geringfügig größer, während bei *Castor* die Hypsodontie der Zähne in sehr kleinen Beträgen anwächst. Vom späten Mittelpleistozän bis zum Holozän ist keine Veränderung mehr belegbar und nur *Castor* gelingt es bis heute, zu überdauern.

An der englischen Küste, in Norfolk, sind eine Reihe von Fundplätzen bekannt, die pleistozäne Säugetierfaunen geliefert haben. Die *Trogontherium*-Funde, soweit sie sich im Britischen Museum befinden, wurden mit bearbeitet. Dabei zeigte sich einmal die zeitliche Differenzierung der Fundorte, zum anderen wurde der Unterschied zu den kontinentalen Trogontherien deutlich. Das sogenannte Upper Fresh Water Bed wird zur Zeit als Typuslokalität des Cromer, d. h. der Cromer-Warmzeit betrachtet. Die Trogontherien von Mauer, Mosbach und Voigtstedt, die ungefähr in diese, wenn auch große, Zeitspanne gehören, unterscheiden sich von den Funden aus East und West Runton durch größere Prämolaren, dickere Unterkiefer und kleinere Inzisiven. Hinzu kommt, daß die kontinentalen Funde am Prämolaren ein fünftes Striid zeigen. Die englischen Trogontherien haben zumeist schmalere Unterkiefer und größere Inzisiven als Funde vom Kontinent. Trogontherien von Tegelen unterscheiden sich in den Unterkieferbreiten nur wenig von denen aus England, deutlich hingegen ist der Unterschied im Querschnitt der Inzisiven.

Die Funde von Bacton und Trimmingham gehören wahrscheinlich in eine warme Zeit vor Cromer.

Man kann annehmen, daß die englischen *Trogontherium*-Populationen sehr lange eine eigenständige Entwicklung durchgemacht haben und sich eine eigene geographische Rasse herausgebildet hat.

Die Untersuchung der *Trogontherium*-Gebisse ergab also, daß die Funde aus Tegelen etwas kleinere Maße hatten als die von Mosbach und den anderen kontinentalen Cromer-zeitlichen Lokalitäten. Die Cromer-zeitlichen Trogontherien

weisen zwar geringe Abweichungen voneinander auf, dies kann aber bedingt sein durch unterschiedliche Lebensräume und zeitliche Differenzierung. Wenn auch ein Teil der fossilen Reste aus der Cromer-Warmzeit stammt, sollte man doch nicht von einer absoluten Gleichaltrigkeit sprechen.

Die älteste *Trogontherium*-Bezeichnung lautet *Trogontherium cuvieri* und wurde 1809 von FISCHER VON WALDHEIM aufgestellt. Die Größenunterschiede zwischen den alt- und mittelpleistozänen Formen sind nicht bedeutend genug um eine Artentrennung vorzunehmen. Das fünfte Striid am Prämolaren, das auch als Trennungskriterium herangezogen wurde, tritt bereits bei der Population von Tegelen auf. Eine Trennung der Arten an Hand von Einzelfunden durchzuführen, erscheint derzeit als fragwürdig.

Von der Tegelenwarmzeit bis zum Holstein-Interglazial durchlaufen die Trogontherien eine gleichmäßige Entwicklung, die sich auf eine geringfügige Vergrößerung der Gebisse beschränkt. Aus diesem Grunde sollte man, auch wenn geographische Rassen auftreten, an der Bezeichnung *Trogontherium cuvieri* festhalten.

Ebenfalls Probleme wirft die Taxonomie von *Castor* auf. Der Grad der Hypsodontie, der vom Miozän bis zum Pliozän ansteigt, hat sich zu Beginn des Pleistozäns bereits weitgehend stabilisiert. Das Anwachsen der Säulenzähigkeit ist beim Vergleich von Alt- zum Mittelpleistozän noch feststellbar, ab Mittelpleistozän verlangsamt sich die Evolutionsrate dieses Merkmals so sehr, daß keine brauchbaren Meßwerte mehr zu gewinnen sind. Ein eemzeitlicher Biber ist anhand der fossil erhaltungsfähigen Merkmale nicht mehr von einem holozänen zu trennen. Will man diese älteren Biber von den rezenten absondern, so erscheint es sinnvoller, wenn man Unterarten von *Castor fiber* aufstellt und nicht Arten.

Auch wenn das vorliegende Material Lücken in der Überlieferung zeigt, sollte die Kontinuität der Entwicklung nicht übersehen werden.