# Die quartären Vertebraten-Faunen in der SFR Jugoslawien

Von Mirko Malez, Zagreb

### Mit 4 Abbildungen und einer Tabelle

### Inhalt

	Abstractum
1.	Einleitung
2.	Die Faunen des ältesten Pleistozäns 10
3.	Die Faunen des unteren Pleistozäns 10
4.	Die Faunen des mittleren Pleistozäns 10-
5.	Die Faunen des oberen Pleistozäns 10-
6.	Die Faunen des Holozäns
	Zusammenfassung
	Literatur

#### Abstractum

Auf der Grundlage geologischer und paläontologischer Forschungen zahlreicher Autoren wird eine Synthese zum modernen Forschungsstand der Verbreitung stratigraphischer Fundpunkte quartärer Säugetiere Jugoslawiens vorgelegt. Die Ablagerungen des frühesten Pleistozäns sowie des Unterpleistozäns und des Oberpleistozäns sind sehr reich an fossilen Faunenresten. Sie wurden eingehend studiert, und über sie in verschiedenen Abhandlungen publiziert. Ablagerungen des Mittelpleistozäns sind hingegen in diesem Gebiet selten und dazu arm an fossilen Säugetierresten.

On the basis of geological and palaeontological research by numerous authors, a synthesis of the most recent states of our knowledge on the distribution and stratigraphical position of vertebrates in the Quarternary deposits of Yugoslavia has been made. The deposits of the Earliest and the Lower Pleistocene as well as those of the Upper Pleistocene are very rich in fossil vertebrates. Those deposits have been thoroughly studied and the results have been published in several proceedings. Deposits of the Middle Pleistocene, however, are limited in this area, and in general are poor in fossil vertebrate remains.

На основании геологических и палеонтологических исследований многих авторов проведен обзор современного состояния наших знаний по распространению и статиграфическому положению позвоночных в четвертичных отложениях Югославии. Отложения древнейшего и нижнего плейстоцена, а также верхнего плейстоцена очень богаты ископаемыми остатками позвоночных. Эти отложения всесторонне изучены, а результаты опубликованы в нескольких трудах. Отложения среднего плейстоцена, однако, имеют в этом районе ограниченное распространение и вообще бедны ископаемыми остатками позвоночных.

# 1. Einleitung

In Jugoslawien sind die pleistozänen Faunengemeinschaften heute relativ gut bekannt und für einige Lokalitäten und geographische Räume im Detail bearbeitet. Eine Übersicht und Synthese der Quartärfauna des gesamten Territoriums Jugoslawien wurde in ihren Grundzügen erst in neuester Zeit gegeben (MALEZ 1979, 1982).

Die ersten wissenschaftlichen Bearbeitungen unserer Quartärfaunen stammen aus dem 19. Jahrhundert (Partsch 1827; Woldfich 1874, 1882, 1897; Neumayr 1882, Gorjanovič-Kramberger 1883, 1884; Hochstetter 1881; Kišpatić 1885; und andere). Später, Anfang des 20. Jahrhunderts begann eine Periode intensiverer Erforschung der Quartärfaunen Jugoslawiens, die ihren Höhepunkt nach dem zweiten Weltkrieg erreichte. Es muß jedoch betont werden, daß nicht in allen Teilen Jugoslawiens die Quartärfaunen gleichermaßen gut erforscht und untersucht wurden; das hing in erster Linie von den wissenschaftlichen Interessen einzelner Institute oder Forscher ab.

Für die Kenntnis der pleistozänen Faunen Sloweniens sind Arbeiten von Hochstetter (1881), Seidl (1912), Battaglia (1929), Brodar (1938), Anelli (1941, 1947), Kos (1923, 1939, 1944), Adam (1958), Thenius (1958), Drobne (1964, 1975), Riedel (1977) und Pohar (1981) von großer Bedeutung, ganz besonders aber die etwa dreißig Abhandlungen von Rakovec (1935—1975).

Die pleistozänen Faunen Kroatiens sind ebenfalls gut erforscht und in Arbeiten von Woldkich (1874, 1882), Gasperini (1885, 1887), Kišpatić (1885), Gorjanovič-Kramberger (1883, 1884, 1912, 1913), Kormos (1912, 1931, 1933), Toula (1907), Lambrecht-(1915, 1933), Leonardi (1934), Girometta (1935), Herak (1947), Kowalski (1958), Malez-Bačić (1975, 1979), Rabeder (1983) sowie in zahlreichen Beiträgen und Monographien von Malez (1956—1982) dargestellt worden.

Angaben über die Quartärfaunen von Bosnien und der Herzegowina finden wir unter anderem in Abhandlungen von Fiala (1893), Woldkich (1897), Grimmer (1898), Malez (1957, 1964, 1968a, 1968b, 1968c, 1969, 1970, 1973, 1979, 1980), Malez und Pepeonik (1969), Malez, Rukavina und Slišković (1972), Malez, Rukavina, Sliskovic und Kapel (1974), Malez, Rukavina und Slišković (1978), V. Malez (1983).

Für Serbien ist in erster Linie die systematische Bearbeitung der pleistozänen Säugetierfauna der Risovača-Höhle bei Arandjelovac durch Rakovec (1965) zu erwähnen sowie die Bearbeitung der Vertebraten der prähistorischen Fundstelle Lepenski Vir durch Bökönyi (1969). Ferner liegen noch eine Anzahl kürzerer Artikel über einzelne Funde oder Fundorte von quartären Säugern vor, wie z. B. von Babić (1952), Cvijić (1891, 1912), Čirić (1952), Jovanović (1891), Laskarev (1922, 1938), Marković-Marjanović (1971), Miličević (1900), Stepanović (1953), Veselinović-Čičulić (1952), Vujisić (1958), Žujović (1900, 1905).

Die Kenntnis der Quartärfauna von Crna Gora (Montenegro) gründet sich hauptsächlich auf die Bearbeitung des osteologischen Materials aus Crvena Stijena bei Petrovići (RAKOVEC 1958; MALEZ 1962, 1967, 1975; MALEZ und MALEZ-BAČIĆ 1974; PAUNOVIĆ 1983), während die Untersuchungen von GAREVSKI (1957, 1964, 1969, 1970) für die Kenntnis der Quartärfaunen Makedoniens eine Grundlage bilden.

### 2. Die Faunen des ältesten Pleistozäns

Als ältestes Pleistozän betrachten wir den Zeitraum vom Ende des Pliozäns bis zum Ende des Günz-Glazials (Villafranchium), das wir in das untere (Donau-Glazial), das mittlere (Donau/Günz-Interglazial) und das obere (Günz-Glazial) unterteilen.

In der Fauna des unteren Villafranchiums sind noch Pliozän-Relikte, z. B. Mastodonten, Tapire und einige Nashornarten vorhanden (Abb. 1). Fossilführende Ablagerungen dieses Zeitraums sind in Slowenien und Kroatien bekannt. Aus dem Hangenden der Kohlenserie von Velenje (Slowenien) stammen Skelettreste zweier Mastodonten-Arten: Anancus arvernensis und Mastodon borsoni. Weiter konnten Reste von Anancus arvernensis in bituminösen Bildungen im Liegenden der Tongrube Dronjkova Glavica in Strmica nördlich von Knin in Dalmatien gefunden werden, ferner in den basalen Ablagerungen der Tongrube Grmošćica westlich von Zagreb, in den sandigen Sedimenten vom Berge Štrigovčak bei Štrigova, in Medjimurje, in Rastušje bei Slavonski Brod.

Die Ablagerungen des mittleren und oberen Villafranchiums in Jugoslawien sind besser erforscht. Aus dieser Zeit stammt der größte Teil der limnischen Sedimente der Tongruben von Strmica. Die bedeutendsten Vertreter dieses Faunenhorizonts sind Archidiskodon meridionalis, Dicerorhinus etruscus, verschiedene Gattungen bzw. Arten früher Cerviden (Anoglochis ramosus, Euctenoceros senezensis, Eucladoceros dicranios, Cervus philisi), Panthera cf. toscana, Ursus etruscus usw. Die Knochenbrekzien von Šandalja I bei Pula in Istrien wurden wahrscheinlich teilweise während des mittleren und teilweise im oberen Villafranchium gebildet. Die fossile Fauna besteht aus folgenden Arten: Macaca florentina, Hypolagus brachygnathus, Oryctolagus cf. lacosti, Allocricetus bursae, Mimomys sp., Canis etruscus, Ursus etruscus, Ursus thibetanus mediterraneus, Euryboas lunensis, Crocuta perrieri, Equus stenonis, Dicerorhinus etruscus, Sus strozii, Euctenoceros senezensis, Anoglochis ramosus, Cervus acoronatus, Cervus philisi, Dama nestii, Leptobos stenometopon, Francolinus sp., Columba sp., Turdus sp. und Testudo sp. Diese Skelettreste sind als Überbleibsel der Jagdbeute altpaläolithischer Jäger anzusehen, die diese Tiere einstmals in die Höhlen brachten. Neben dieser fossilen Fauna wurden weitere Spuren des ältesten Paläolithikums in Jugoslawien - wie auch an anderen Stellen Südeuropas — entdeckt, die beweisen, daß der fossile Mensch bereits im ältesten Pleistozän den europäischen Kontinent besiedelte. Das Klima war damals

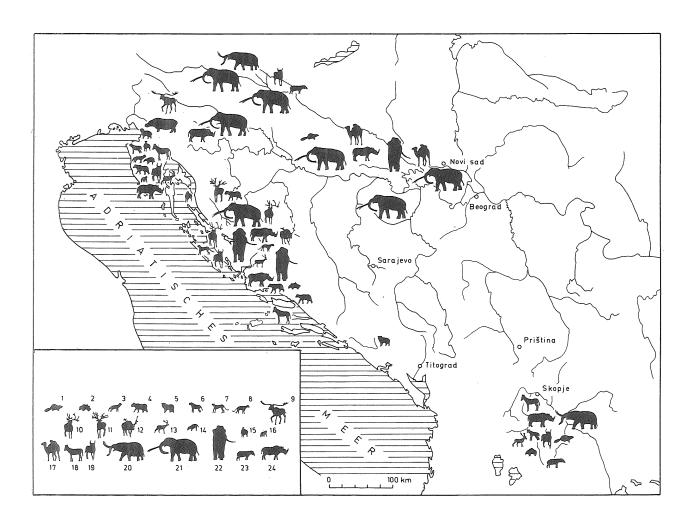


Abb. 1. Die Fauna des ältesten und unteren Pleistozäns in der SFR Jugoslawien (Villafranchium bis Mindel)

<sup>1 —</sup> Trogontherium cuvieri; 2 — Hystrix refossa; 3 — Canis etruscus; 4 — Ursus etruscus; 5 — Ursus thibetanus mediterraneus; 6 — Hyaena perrieri; 7 — Acinonyx sp.; 8 — Felis toscana; 9 — Praealces gallicus; 10 — Euctenoceros sp.; 11 — Eucladoceros sp.; 12 — Orthogonoceros sp.; 13 — Cervus philisi; 14 — Sus strozzii; 15 — Hemitragus stehlini; 16 — Macaca florentina; 17 — Camelus sp.; 18 — Equus stenonis; 19 — Leptobos stenometopon; 20 — Mastodon borsoni; 21 — Anancus arvernensis; 22 — Archidiskodon meridionalis; 23 — Tapirus arvernensis; 24 — Dicerorhinus etruscus

bedeutend wärmer als heute und das Landschaftsbild unseres Raums wurde durch Steppen und Savannen, durchsetzt von kleineren Waldgebieten, bestimmt.

Im obersten Villafranchium Sloweniens lebte *Praealces* aff. gallicus, von dem ein Unterkieferfragment mit vier Zähnen in den limnischen Ablagerungen der Ziegelei Vič bei Ljubljana gefunden wurde. Aus diesem Zeitraum stammen auch die fossilen Faunenreste der Knochenbrekzien des Zadar-Archipels (Iž, Rutnjak, Rava) mit folgenden Formen: Arvicola sp., Acinonyx cf. pardinensis, Equus stenonis, Cervus cf. philisi, Euctenoceros sp., Dama sp., Capreolus süssenbornensis, Leptobos cf. stenometopon, Lacerta cf. viridis.

# 3. Die Faunen des unteren Pleistozäns

In das untere Pleistozän stellen wir die Ablagerungen des Günz/Mindel-Interglazials (= Cromer) und des Mindel-Glazials, die von mehreren Fundstellen Jugoslawiens bekannt wurden (Abb. 1).

In Slowenien ist aus diesem Zeitraum Ursus thibetanus mediterraneus nachgewiesen worden (Brekzie von Vrhovlje, in der Nähe der italienischen Grenze, ein Zahn), ferner wahrscheinlich Dicerorhinus etruscus (Ulna aus der Tongrube der Ziegelei Zalog unweit Novo Mesto). Aus Ablagerungen des

Günz/Mindel-Interglazials stammen Reste von *Hippopotamus antiquus* (Grotte Postojnska Jama, Geröllablagerungen). Wahrscheinlich aus gleichaltrigen Bildungen kommt der Flußpferd-Schädel von Čepićko Polje und der Nachweis von *Hemitragus* cf. *stehlini* aus Knochenbrekzien von Tar in Istrien.

In Kroatien wurden Faunengemeinschaften des unteren Pleistozäns an zahlreichen Fundstellen beobachtet, hauptsächlich in den Knochenbrekzien von Razvodje auf dem Berge Promina, auf der Halbinsel Marjan bei Split, in Podumci bei Unešić, von Tatinja Draga bei Karlobag, von Dubci über Luka Vrulja bei Makarska und zahlreichen anderen Fundstellen. Die Knochenbrekzien enthalten dabei hauptsächlich Skelettreste von Mikromammaliern, seltener Knochen und Zähne der großen kontinentalen Säuger wie Nashörner, Pferde, Hirsche, Rinder und von Raubtieren. Die Knochenbrekzien des Günz/Mindel-Interglazials enthalten eine typisch warmzeitliche Faunengemeinschaft, die darauf hindeutet, daß zu dieser Zeit in unserem Gebiet noch immer warme Steppen, durchsetzt von größeren und kleineren Waldungen, verbreitet waren. Im Verlauf des Mindel-Glazials wurde die Seekreide von Kninsko Polje abgelagert, die zahlreiche Skelettreste der primitiven Form des Steppenelefanten (Parelephas trogontherii) erbrachte, ebenfalls Reste der Waldelefanten der Gattungen Palaeoloxodon und Hespero-

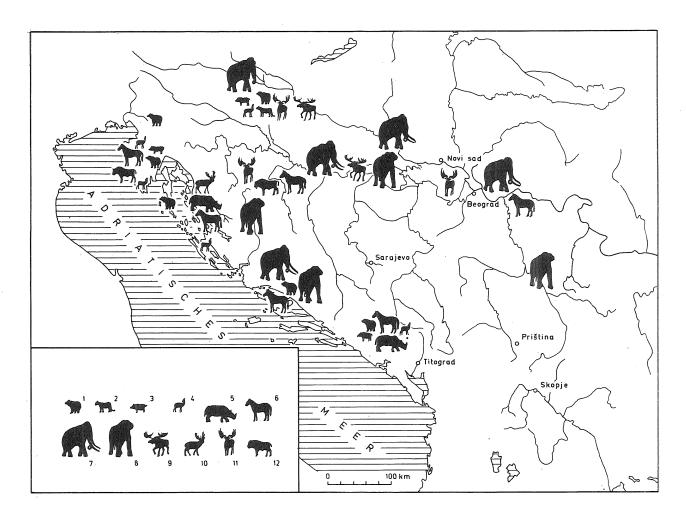


Abb. 2. Die Fauna des mittleren Pleistozäns in der SFR Jugoslawien (Mindel/Riß bis Riß)

<sup>1 —</sup> Ursus deningeri; 2 — Panthera leo sp.; 3 — Sus scrofa; 4 — Capreolus süssenbornensis; 5 — Dicerorhinus hemitoechus; 6 — Equus mosbachensis; 7 — Parelephas trogontherii; 8 — Palaeoloxodon antiquus; 9 — Alces latifrons; 10 — Cervus acoronatus; 11 — Megaloceros giganteus; 12 — Bison schoetensacki

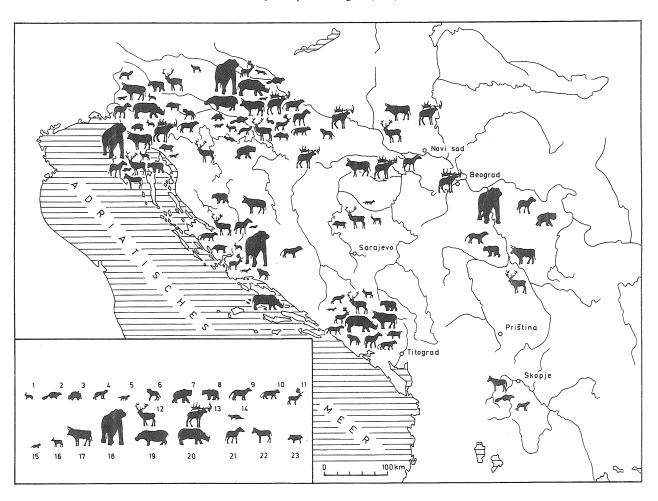


Abb. 3. Warmzeitliche Faunen im oberen Pleistozän der SFR Jugoslawien (Riß/Würm, Würm 1/2, Würm 2/3)

1 — Lepus europaeus; 2 — Castor fiber; 3 — Hystrix cristata; 4 — Canis lupus; 5 — Vulpes vulpes; 6 — Crocuta spelaea; 7 — Ursus spelaeus; 8 — Ursus arctos priscus; 9 — Pathera spelaea; 10 — Pathera pardus; 11 — Dama dama; 12 — Cervus elaphus; 13 — Megaloceros giganteus; 14 — Lutra lutra; 15 — Meles meles; 16 — Capreolus capreolus; 17 — Bos primigenius; 18 — Palaeoloxodon antiquus; 19 — Hippopotamus antiquus; 20 — Dicerorhinus kirchbergensis; 21 — Equus germanicus; 22 — Asinus hydruntinus; 23 — Sus scrofa

die Träger der Moustérien-Kultur der Höhle Veternica (Medvednica-Gebirge) hauptsächlich den Höhlenbären und nur ein kleiner Teil der Jagdbeute waren Nashörner, Wildrinder, Hirsche, Stachelschweine und andere.

In der Jagdtier-Statistik des letztinterglazialen Menschen der Crvena Stijena stehen die Wildpferde aus den Gruppen Equus caballus, E. germanicus und E. mosbachensis an erster Stelle. Dann folgen — in bedeutend geringerer Anzahl — Wildrinder, Hirsche, Rehe, Wildschweine und andere.

Mit dem Würm-Glazial veränderte sich die Zusammensetzung der Faunengesellschaften Jugoslawiens von Grund auf. Es begannen die großen Faunenverschiebungen als Folge der Klimadepression und der Vergletscherung weiter Gebiete Nord- und Mitteleuropas sowie der Alpen. Der größte Teil des jugoslawischen Territoriums lag während des Würm-Glazials in der subalpinen bzw. in der periglazialen Zone mit relativ günstigen Bedingungen für die Existenz kaltzeitlicher Faunengesellschaften und paläolithischer Besiedlung (Höhlen, Abris usw.).

Die wichtigsten Vertreter der letztglazialen Faunengesellschaften unseres Raums waren Lepus timidus timidus und L. timidus varronis, Ochotona pusilla, Dicrostonyx torquatus, Marmota marmota, Cuon alpinus europaeus, Alopex lagopus, Gulo gulo, Coelodonta antiquitatis, Mammuthus primigenius, Rangifer tarandus, Alces alces, Bison priscus, Ovibos moscha-

tus, Rupicapra rupicapra, Capra ibex, Saiga tatarica sowie Lagopus lagopus und L. mutus.

Die Untersuchung dieser letztglazialen Assoziationen, die zugleich die Basis für eine paläolithische Besiedlung dieses Raums bildeten, ermöglicht es, die lokalen paläoklimatischen und paläoökologischen Verhältnisse zu rekonstruieren, die Dynamik und Richtung der Migrationen zu studieren sowie die Paläogeographie ihres Verbreitungsareals aufzuzeigen.

Zur Zeit des Würm-Glazials waren in Südosteuropa zwei Unterarten des Schneehasen verbreitet: die polare Unterart Lepus timidus und die alpine Unterart Lepus timidus varronis. Die polare Unterart war vorwiegend in den Ebenen anzutreffen. Die bekanntesten Fundstellen Jugoslawiens sind: Betalov Spodmol, Parska Golobina und Ovčja Jama in Slowienien, Romualdo-Höhle, Šandalja II bei Pula, Pećina u Brini bei Drniš, Velika Pećina (Ravna Gora), Bukovac-Höhle bei Lokve, Vindija bei Donja Voća und Veternica-Höhle bei Zagreb in Kroatien, die obere Bijambara-Höhle und Zelena Pećina bei Mostar in Bosnien und in der Herzegowina. Die alpine Unterart des Schneehasen war mehr in der gebirgigen Landschaft des Dinarischen Karstes verbreitet, ebenfalls im Gebiet der Alpen, wo diese Subspezies heute noch in Höhen oberhalb 1300 m anzutreffen ist. Die alpine Unterart wurde bisher in den oberpleistozänen Ablagerungen von Ovčja Jama in Slowenien festgestellt, ferner in Sandalja II bei Pula, loxodon. Diese großen kontinentalen Pflanzenfresser deuten darauf hin, daß das Klima in unserem Raum während des Mindel-Glazials nicht so kalt war wie in Mitteleuropa.

### 4. Die Faunen des mittleren Pleistozäns

Die Ablagerungen des mittleren Pleistozäns umfassen das Mindel/Riß-Interglazial bis zum Ende des Riß-Glazials. Die Bildungen dieses Zeitraums sind in Jugoslawien bislang ungenügend erforscht, und nur an einzelnen Stellen wurden fossile Vertebraten-Reste entdeckt (Abb. 2).

Im Tal der Drau, bei Janezov Vrh unweit Vuhred, wurde eine Elephantiden-Mandibel gefunden, die eine Übergangsstufe zwischen Parelephas trogontherii und Mammuthus primigenius darstellt. Ebenfalls zu einer frühen Evolutionsstufe des Mammuthus primigenius ist ein Skelettfund zu stellen, der aus limnischen Ablagerungen der Ziegelei Bobovk unweit Kranj stammt. Für das Gebiet von Slowenien muß auf zwei bedeutende Funde verwiesen werden: in Ablagerungen des Riß-Glazials von Betalov Spodmol bei Postojna konnte noch Ursus deningeri nachgewiesen werden und aus einem interstadialen Stratum des Riß-Komplexes von Jama bei Črni Kal oberhalb Kopar stammt Capreolus cf. süssenbornensis.

Die bisher vollständigste Fauna aus der Endphase des Mindel/Riß-Interglazials in Kroatien enthielten die Knochenbrekzien von Milovac bei Starigrad südlich des Velebitgebirges. Diese fossile Fauna umfaßt noch primitive Vertreter des Dicerorhinus kirchbergensis-Formenkreises, ferner Pferde der Gruppe des Fquus mosbachensis, dazu Cerviden, Rodentier und Vögel. Die liegenden Horizonte des Komplexes der Höhle Vindija bei Donja Voća wurden im Verlauf des Riß-Glazials sedimentiert und enthalten folgende Faunengemeinschaft: Canis lupus, Ursus deningeri, Panthera pardus, P. spelaea, Trogontherium sp., Capreolus cf. süssenbornensis, Bison sp., Capra ibex und weitere.

In Bosnien und in der Herzegowina konnte bis jetzt noch keine Faunengemeinschaft aus dem mittleren Pleistozän entdeckt werden. Dagegen sind in Serbien Ablagerungen des mittleren Pleistozäns relativ häufig und von mehreren Fundstellen liegen fossile Säugetier-Assoziationen vor, die allerdings noch nicht umfassend bearbeitet wurden. So enthält das mittlere Pleistozän dieses Raums neben Corbicula fluminalis auch Skelettreste von Parelephas trogontherii, Megaloceros giganteus, Alces alces, Bison priscus. Die Hauptfundorte dieses Faunenkomplexes sind das Flußbett der Donau unterhalb der Brücke von Pančevo, Grabrovac an der Peripherie von Obrenovac, die Mündung der Kolubara in die Save und das Flußbett der Theiß.

Die liegenden Horizonte der Crvena Stijena (Montenegro) wurden im mittleren Pleistozän gebildet, die Straten XXV bis XXXI im Verlauf des Riß-Glazials. Diese Horizonte enthielten Reste folgender Taxa: Canis lupus, Ursus arctos priscus, Ursus thibetanus mediterraneus, Panthera pardus, Wildpferde der Gruppen Equus caballus germanicus und Equus mosbachensis abeli, Megaloceros giganteus, Rupicapra sp., Capra ibex, Testudo hermanni, T. graeca usw. In Makedonien stammt die Knochenbrekzie beim Dorfe Manastir wahrscheinlich aus dem mittleren Pleistozän; sie wurde im Verlauf des Mindel/Riß-Interglazials abgelagert.

Die mittelpleistozänen Faunenreste von Betalov Spodmol bei Postojna, Vindija bei Donja Voća und Crvena Stijena (Montenegro) gelangten vorwiegend als Jagdbeute des prähistorischen Menschen in die Höhlensedimente, da darin noch andere Spuren seiner Anwesenheit enthalten sind (Herdstellen und paläolithische Werkzeuge).

### 5. Die Faunen des oberen Pleistozäns

In Jugoslawien sind die Faunengemeinschaften des oberen Pleistozäns die häufigsten und vollständigsten. Sie sind gut erforscht, da ihnen unter anderem als Existenzgrundlage des Neandertalers, dem Träger der mittelpaläolithischen Kulturen, und der späteren sapienten Hominiden-Populationen des jüngeren Paläolithikums großes Interesse zugewendet wird. Das obere Pleistozän umfaßt den Zeitraum vom Riß/ Würm-Interglazial bis zum jüngsten Abschnitt der Dryas im Spätglazial. In diesem Zeitraum setzten bedeutende klimatische Schwankungen ein, die eine Folge von Veränderungen in der Zusammensetzung von Flora und Fauna auslösten. Für das Riß/Würm-Interglazial ist eine typische Warmzeit-Fauna charakteristisch (Abb. 3), wogegen die Würm-Interstadiale durch warm-gemäßigte Assoziationen gekennzeichnet sind. Während aller Stadiale des Würm-Glazials herrschten ausgesprochen kaltzeitliche Assoziationen vor (Abb. 4).

Aus den letztinterglazialen Ablagerungen der Betalov Spodmol bei Postojna, Jama bei Črni Kal nördlich von Kopar, Kamnitnik bei Škofja Loka, Dolarjeva Jama bei Logatec, des Abris von Hušnjakovo Brdo in Krapina, der Veternica-Höhle bei Zagreb, Velika Pećina (Ravna Gora), Vindija bei Donja Voća und Crvena Stijena (Montenegro) liegen die Reste warmzeitlicher Faunen vor. Die wichtigsten Vertreter dieser Assoziationen sind: Talpa europaea, Erinaceus europaeus, Rhinolophus ferrumequinum, Myotis myotis, Plecotus auritus, Miniopterus schreibersii, Sciurus vulgaris, Castor fiber, Hystrix cristata minor, Glis glis, Clethrionomys glareolus, Arvicola terrestris, Apodemus sylvaticus, Lepus europaeus, Panthera spelaea, Panthera pardus, Crocuta spelaea, Martes foina, Meles meles, Lutra lutra, Vulpes vulpes, Ursus spelaeus, Palaeoloxodon antiquus, Dicerorhinus kirchbergensis, Equus germanicus, Sus scrofa, (?) Hippopotamus antiquus, Cervus elaphus, Megaloceros giganteus, Dama dama, Capreolus capreolus, Bos primigenius, Aquila chrysaetus, Gyps fulvus, Tetrastes bonasia, Anas sp., Turdus viscivor, Garrulus glandarius, Emys orbicularis.

Assoziiert mit den Faunenresten des letzten Interglazials konnten Artefakte des Levalloisien und des frühen Moustérien geborgen werden. Der Fossilbestand einiger dieser Fundstellen ließ statistische Untersuchungen zur Frage der häufigsten Jagdtiere dieser paläolithischen Hominiden-Gruppe zu. So überwiegen z. B. im Abri von Krapina in den Interglazial-Straten (Riß/Würm) die Reste von Dicerorhinus kirchbergensis, gefolgt von Castor fiber, Dama dama, Cervus elaphus und Bos primigenius. Demnach war Dicerorhinus kirchbergensis das häufigste Beutetier der Neandertaler von Krapina, was Ausdruck spezifischer geomorphologischer und paläoökologischer Verhältnisse ist.

Ähnlich wie in Krapina steht in der Jagdbeute der letztinterglazialen Neandertaler von Vindija *Dicerorhinus kirch*bergensis an erster Stelle, dann folgen die Wildrinder, mehrere Hirscharten, Höhlenbär und weitere. Von anderen Fundstellen liegen unterschiedliche Jagd-Statistiken vor. So erbeuteten z. B. in der Endphase des Riß/Würm-Interglazials

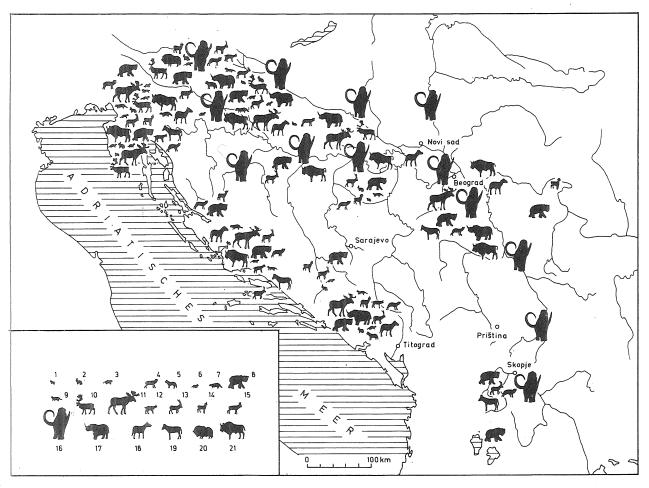


Abb. 4. Kaltzeitliche Faunen im oberen Pleistozän in der SFR Jugoslawien (Würm 1, Würm 2, Würm 3)

1 — Ochotona pusilla; 2 — Lepus timidus; 3 — Marmota marmota; 4 — Canis lupus; 5 — Cuon alpinus europaeus; 6 — Alopex lagopus; 7 — Gulo gulo; 8 — Ursus spelaeus; 9 — Felis silvestris; 10 — Rangifer tarandus; 11 — Alces alces; 12 — Lynx lynx; 13 — Capra ibex; 14 — Rupicapra rupicapra; 15 — Saiga tatarica; 16 — Mammuthus primigenius; 17 — Coelodonta antiquitatis; 18 — Equus caballus fossilis; 19 — Asinus hydruntinus; 20 — Ovibos moschatus; 21 — Bison priscus

Kupići Pećina (Planik) in Kroatien, Zelena Pećina bei Mostar in der Herzegowina und Crvena Stijena bei Petrovići (Montenegro); letzterer ist zugleich der südlichste Fundpunkt seiner spätpleistozänen Verbreitung in Südosteuropa.

Reste von Ochotona pusilla waren bis vor kurzem nur aus spätpleistozänen Ablagerungen einiger Fundstellen in Österreich, der Ungarischen VR und der SR Rumänien bekannt, das heißt, aus den nördlichsten Gebieten Südosteuropas. Neuere Forschungen haben nun gezeigt, daß diese Spezies des Steppenbiotops im Spätpleistozän ein viel größeres Areal Südosteuropas einnahm, als bisher angenommen wurde. Fossile Reste von Ochotona pusilla wurden in der Veternica-Höhle gefunden, in Kamenika bei Srednji Lipovac in Slawonien, Vindija bei Donja Voća, Šandalja II bei Pula und in der oberen Höhle von Bijambarska in Mittelbosnien. In neuester Zeit wurden gut erhaltene Reste dieser Spezies in Istočna Pećina in Brina bei Drniš nachgewiesen, dies ist der südlichste Verbreitungspunkt dieser Form in Südosteuropa.

Fossile Reste von *Dicrostonyx torquatus* wurden bislang nur an einer Fundstelle Jugoslawiens entdeckt und zwar in Babja Jama in der Nähe von Dob bei Domžale in Slowenien. Die Reste fanden sich im liegenden Horizont des Kulturstratums, das der Endphase des Würm-Glazials entspricht. *Dicrostonyx torquatus* ist ein wichtiges klimatisches und ökologisches faunistisches Element, da diese Form im letzten

Glazial die periglazialen Tundren bewohnte und als Indikator für extreme Klimaverhältnisse anzusehen ist. Der Fund dieses Nagers in Babja Jama bezeichnet die südlichste Grenze seines Areals im Würm-Glazial, was sich gut mit den Verbreitungsarealen zweier anderer arktischer Formen deckt — des Polarfuchses und des Moschusochsen (MALEZ 1972, Abb. 5 und 12).

Die spätpleistozänen südosteuropäischen Fundorte von Marmota marmota liegen im Gebiet des Dinarischen Karstes und in den Ausläufern der Ostalpen bis hin zu den Karpaten. In Slowenien wurden Reste dieses Nagers an zahlreichen Fundstellen entdeckt, von denen die wichtigsten Potočka Zijalka, Pod-Hom, Zagorice, Trbovlje, Mornova Zijalka, Špehovka, Hude Luknje, Ajdovska Jama, Parska Golobina, Križna Jama bei Lož, Ovčja Jama und Betalov Spodmol sind. In Kroatien wurden ebenfalls zahlreiche Reste des Alpenmurmeltiers gefunden; die bekanntesten sind Šandalja II, Druška Peć am Berg Učka, Pećina na Brehu in der Ćićarija, Pećina na Gradini und Pećina na Šaftici in Kastavština, Velika Pećina (Ravna Gora), Vindija, Krapina, Pećina u Brini bei Drniš und Močiljska Pećina bei Dubrovnik. Ein interessanter Marmota-Fundort ist auf der Insel Žirje (Šibernik-Archipel) an der heutigen Meeresküste und die südlichsten Vorkommen liegen nahe Zelena Pećina bei Mostar in der Herzegowina sowie bei Crvena Stijena in Montenegro.

Der Rotwolf (Cuon alpinus europaeus) gehört zu den sel-

tensten oberpleistozänen Carnivoren Europas. Er ist als typisch asiatisches Element in diesen Assoziationen anzusehen. In Jugoslawien sind drei Fundpunkte mit *Cuon*-Resten bekannt: Veternica- und Vindija-Höhle in Kroatien sowie Crvena Stijena in Montenegro.

Reste des Polarfuchses (Alopex lagopus) wurden in spätpleistozänen Ablagerungen Jugoslawiens mit Sicherheit an sieben Fundstellen registriert. Drei Fundorte liegen in Slowenien (Betalov Spodmol, Križna Jama bei Lož, Ovčja Jama), und vier in Kroatien (Šandalja II, Veternica-Höhle, Velika Pećina, Vindija-Höhle). Alle genannten Fundorte liegen im nördlichen Teil Südosteuropas. Daraus ergibt sich, daß der Polarfuchs zur Zeit der maximalen Vereisung des Würm-Glazials in Südosteuropa nicht südlich von Save und Donau anzutreffen war, das heißt, nicht die Balkanhalbinsel bewohnte

Etwas häufiger sind Fundstellen mit Gulo-Resten in Jugoslawien. In Kroatien wurden deren neun entdeckt: Veternica-Höhle, Vindija-Höhle, Velika Pećina, Krapina, Šandalja II, Steinbruch bei Pula (Spaltenfüllung), Zapadna Pećina in Brina, Trogir und die Knochenbrekzie von Hvar. In Slowenien wurde dieser große nordische Marder bis jetzt nur in Križna Jama bei Lož gefunden, während im benachbarten Triester Karst mehrere Fundstellen bekannt sind (Pytina Jama bei Grabrovica, die Höhle Kostanjevica bei Nabrežina usw.). Die Südgrenze der Gulo-Verbreitung während der Maximalvereisung des Würm-Glazials wird durch Fundstellen in Dalmatien markiert.

Spätpleistozäne Coelodonta-Reste wurden an zahlreichen Punkten in Jugoslawien entdeckt. In Kroatien konnten Schädel, Mandibeln, isolierte Zähne und einzelne Extremitätenknochen in Ferdinandovac, Varaždinske Toplice, Ludbreg, Županja, Osijek, Vukovar, Grubišno Polje, Virje und in der Vindija-Höhle gefunden werden. In Serbien wurde Coelodonta antiquitatis in den paläolithischen Straten der Risovača-Höhle bei Arandjelovac nachgewiesen, ebenfalls in Crvena Stijena (Montenegro). Bisher sind keine Funde aus Slowenien, Bosnien, der Herzegowina und aus Makedonien bekannt. Das südlichste Coelodonta-Vorkommen in Südosteuropa liegt in Megalopolis in Griechenland (MELENTIS 1966). Als Ergebnis kann somit festgestellt werden, daß Coelodonta antiquitatis im Spätpleistozän in großen Teilen Südosteuropas verbreitet war und vornehmlich die Ebenen bewohnte.

Das Mammut ist ebenfalls von zahlreichen südosteuropäischen Lokalitäten bekannt. In Slowenien sind die bedeutendsten Fundorte Bobovk bei Kranj, Nevlje, Limbuš bei Maribor, Kostanjevica an der Krka und Postojnjska Jama. In Kroatien sind heute mehr als dreißig Fundpunkte bekannt. Weitere Fundstellen liegen in Nordbosnien sowie in den Alluvionen der Flüsse Theiß, Donau, Save, Drau, Morava und ihrer Nebenflüsse, in denen Mammut-Reste geborgen wurden. Die südlichsten Mammutus-Fundorte Südosteuropas liegen in Makedonien beim Dorf Orešane unweit von Skopje und in der Höhle Saida in Megalopolis/Griechenland. Zusammenfassend kann man aufzeigen, daß das Mammut im Spätpleistozän die Ebenen von ganz Südosteuropa bewohnte. Skelettreste des Mammuts liegen ferner von zahlreichen paläolithischen Fundstellen vor, so von Nevlje und Kostanjevica in Slowenien, Samobor und Zarilac in Kroatien, Risovača-Höhle bei Arandjelovac in Serbien.

Skelettreste des Ren (*Rangifer tarandus*) wurden nur in den nördlichen Gebieten Jugoslawiens gefunden. Die bekanntesten Fundstellen in Slowenien sind Betalov Spodmol, Ovčja Jama, Križna Jama bei Lož, Vrhnika und Nevlje. In Kroatien konnten Skelettreste von *Rangifer* mit Sicherheit in den Ablagerungen des jüngeren Pleistozäns von Kanegra nachgewiesen werden, ebenfalls von Šandalja II in Kroatien. Dazu liegen *Rangifer*-Reste aus paläolithischen Horizonten von Velika Pećina und aus der Vindija-Höhle vor sowie aus pleistozänen Alluvionen der Drau bei Ferdinandovac. Einen interessanten Fund stellt das Rengeweih dar, das zusammen mit einem solchen vom Elch in Lößablagerungen des Würm-III-Stadials bei Vučedol unweit Vukovar gefunden wurde. Somit stimmt die Verbreitung des spätpleistozänen Ren in Südosteuropa mit dem Verbreitungsareal des gleichalterigen Polarfuchses überein (MALEZ 1972, Abb. 9).

Eine weit größere Verbreitung als das Ren hatte der Elch (Alces alces) im Spätpleistozän Südosteuropas. Seine Skelettreste wurden bisher von zahlreichen paläolithischen Fundstellen Kroatiens und Sloweniens bekannt sowie aus den pleistozänen Alluvionen von Save, Drau und Donau. Die bekanntesten Punkte in Slowenien sind Betalov Spodmol, Parska Golobina, Tomažkova Jama bei Sežana, Losova Jama bei Gabrovnica, das Ljubljanaer Moor und Jama bei Glažuta unweit von Ribnica. In Kroatien werden Elch-Reste von mehreren paläolithischen Fundorten genannt, so von Šandalja II, Romualdo-Höhle, Kanegra, Samobor, Velika Pećina, Veternica-Höhle, Vindija-Höhle, Krapina, Pećina u Brini bei Drniš, Pisana Stina am Opor-Gebirge und Zarilac im Becken von Slavonska Požega. Aus Lößablagerungen in Vučedol sind Elch-Reste bekannt, ebenso aus Alluvionen der Save bei Prelošćica, Stara Gradiška und Rajevo Selo. Ein gut erhaltenes Elch-Geweih wurde in Vrbovec bei Križevci entdeckt, sowie in Bosanska Kostajnica, Sremska Mitrovica, Šabac, an der Mündung der Kolubara in die Save, in der Theiß, an mehreren Stellen des Donaubetts. Der südlichste Fund stammt aus den paläolithischen Horizonten von Crvena Stijena in Montenegro. Im südosteuropäischen Spätpleistozän erschienen die Elche zu Beginn des Würm-Glazials. Damals besiedelten sie die nordwestlichsten Gebiete, in die sie vom Norden her über die Ostalpen eingedrungen waren. Zur Zeit der Maximalvereisung im Würm-III-Stadial war die Expansion des Elches nach Südosteuropa am stärksten.

Spätpleistozäne Bison-Reste (Bison priscus) sind von mehreren paläolithischen Fundstellen Jugoslawiens bekannt. Eine weit größere Anzahl zumeist vollständiger erhaltener Skelettreste stammt aus den oberpleistozänen Ablagerungen von Save, Drau, Donau und ihren Nebenflüssen. Die bekanntesten Lokalitäten in Slowenien sind Crni Kal, Križna Jama bei Lož und Ovčia Jama. In Kroatien kommen spätpleistozäne Bison-Reste von folgenden paläolithischen Fundpunkten: Krapina, Vindija-Höhle, Velika Pećina, Samobor, Kamenika bei Srednji Lipovac, Zarilac, Šandalja II, Kanegra und Pećina u Brini. Ferner wurden Bison-Reste im paläolithischen Stratum der Risovača-Höhle bei Arandjelovac gefunden. Der südlichste Fundpunkt aber ist Megalopolis (MELENTIS 1966). Bisonten, Mammuts und Coelodonta-Nashörner, die alle von Megalopolis nachgewiesen werden konnten, drangen im Spätpleistozän entlang Morava und Vardar weit nach Süden auf die Balkanhalbinsel vor.

Der typischste Vertreter der hochglazialen Fauna, der Moschusochse (*Ovibos moschatus*), konnte bisher in Jugoslawien nur in den oberpleistozänen Ablagerungen der Höhle Potočka Zijalka in den östlichen Karawanken gefunden wer-

den. Wie die Lemminge vermochten die Moschusochsen während der spätpleistozänen Maximalvereisung nicht weiter nach Süden vordringen.

Die Skelettreste von Rupicapra rupicapra sind lediglich aus spätpleistozänen Ablagerungen paläolithischer Fundstellen in Kroatien, Slowenien, Bosnien und Montenegro bekannt. Im einzelnen handelt es sich um folgende Lokalitäten: Krapina, Veternica-Höhle, Velika Pećina, Vindija-Höhle, Gornja Cerovačka Pećina, Baba-Höhle auf Biokovo und Romualdo-Höhle in Kroatien, Potočka Zijalka in Slowenien, Gornja Bijambarska Pećina in Bosnien und Crvena Stijena in Montenegro. Letztere ist zugleich der südlichste Expansionspunkt im Verbreitungsareal der Gemse im oberen Pleistozän Südosteuropas. Als Pleistozän-Relikt bewohnen geringe Gemsen-Populationen noch heute sehr begrenzte Gebiete auf einigen Bergen des Dinarischen Karstes (Prenj, Čvrsnica, Ilica, Biokovo und weitere).

Etwas zahlreicher sind die Fundorte mit Skelettresten von Capra ibex. In Slowenien konnten sie von folgenden Fundstellen nachgewiesen werden: Mornova Zijalka bei Šoštanj, Jama oberhalb von Rašice bei Črnuče, Črni Kal und Jama treh bratov an der Kupa. In Kroatien sind verschiedene Lokalitäten bekannt: Romualdo-Höhle, Druška Peć auf Učka, Velika Pećina auf Ravna Gora, Vindija-Höhle, Veternica-Höhle, Pećina u Brini bei Drniš, Pisana Stina am Opor-Berge, Jama unterhalb Koštak bei Klis, Baba-Höhle auf Biokovo und Brusje auf der Insel Hvar. In Bosnien und in der Herzegowina wurden Capra ibex-Reste in Gornja Bijambarska Pećina bei Olovo, Zelena Pećina bei Mostar und in der Höhle Očauša bei Teslič gefunden. Der südlichste Fundpunkt in Südosteuropa ist die Höhle Makarovec in Makedonien.

Die Saiga-Antilope ( $Saiga\ tatarica$ ) — heute ein typischer Bewohner zentralasiatischer Steppen — dehnte im oberen Pleistozän ihr Verbreitungsareal weit bis nach Westeuropa hin aus. Im Sedimentkomplex G (Stratum  $G_3$ ) der Höhle Vindija konnten mehrere Skelettreste der Saiga entdeckt werden, wobei dieser Ort zugleich den südwestlichsten Punkt im Verbreitungsareal dieses Tiers im späten Pleistozän Südosteuropas darstellt.

Das Moorschneehuhn (*Lagopus lagopus*) und das Alpenschneehuhn (*Lagopus mutus*) treten an zahlreichen Fundstellen gemeinsam auf. Ihre Reste fanden sich weiterhin zusammen mit denen anderer kaltzeitlicher Formen oder solchen des Hochgebirges. An Orten geringerer Meereshöhe überwiegen die Reste des Moorschneehuhns. Im einzelnen handelt es sich um folgende Lokalitäten: Romualdo-Höhle, Šandalja II, Velika Pećina, Veternica-Höhle und Vindija-Höhle in Kroatien, Gornja Bijambarska Pećina und Zelena Pećina in Bosnien und in der Herzegowina und Crvena Stijena in Montenegro.

Das Alpenschneehuhn konnte an folgenden Fundstellen nachgewiesen werden: Potočka Zijalka, Betalov Spodmol und Hude Luknje in Slowenien, Šandalja II, Druška Peć auf Učka und Bukovac Pećina in Gorski Kotar in Kroatien, Gornja Bijambarska Pećina und Zelena Pećina in Bosnien und in der Herzegowina. Das spätpleistozäne Verbreitungsgebiet des Alpenschneehuhns deckt sich gut mit den gleichaltrigen Arealen von Schneehase, Murmeltier, Gemse und Steinbock (MALEZ 1972, Abb. 1, 3, 13, 14).

Im späten Glazial/frühen Postglazial, das heißt im Zeitabschnitt von der ältesten bis zur jüngsten Dryas, kam es wiederum zu großen Veränderungen in der Zusammensetzung der Faunengesellschaften Jugoslawiens. Durch die langsame Erwärmung und Verbesserung der klimatischen Verhältnisse setzte mit Rückzug der Gletscher eine Transgression des Meeres in die nördliche Adriatische Bucht ein, Inseln lösten sich vom Festlande und es formierte sich ein Relief, das dem heutigen ähnlich war.

In Slowenien bestand im späten Glazial eine sogenannte Mischfauna. In dieser Faunengesellschaft herrschten Alpenmurmeltier, Alpenschneehase, Rothirsch, Ren und Elch vor, die alle auf das Vorkommen von subarktischen Nadelwäldern hinweisen. Biber und Hamster kamen gegen Ende des Spätglazials auf, als das Klima bereits günstiger war.

Im Verlauf des Spätglazials waren Istrien, Nordkroatien, Slawonien, Syrmien, ganz Nordbosnien, Vojvodina und ein Teil von Serbien von Steppen - teilweise typische Lößsteppen – und Parksteppen bedeckt. Die für diesen Biotop charakteristische Faunengesellschaft zeigt besonders folgende Arten: Ochotona pusilla, Spalax leucodon, Citellus citellus, Cricetus cricetus, Cricetulus migratorius, Equus caballus fossilis, Bison sp. Den Steppencharakter der Landschaft kennzeichneten besonders die typischen Lößgastropoden wie Pupilla muscorum, Columella columella, Vallonia tenuilabris, Vertigo parcendata. Ab älterer Dryas ging das Steppenareal langsam zurück und Laubwälder breiteten sich aus, so daß in den Endphasen des Spätglazials (Allerød und jüngste Dryas) in unserem Gebiet eine typische Waldfauna vorherrschte, deren Hauptvertreter waren: Cervus elaphus, Capreolus capreolus, Bos primigenius, Sus scrofa, Ursus arctos, Felis silvestris, Lyrurus tetrix, Tetrao urogallus, Tetrastes bonasia.

### 6. Die Faunen des Holozäns

Mit Beginn des Holozäns setzte sich in unserem Raum eine typische Waldfauna durch, deren wichtigste Vertreter waren: Rothirsch, Reh, Wildschwein, Wildrind, Braunbär, Wildkatze, Luchs, Wolf, Hase, Biber. Im Verlauf des Mesolithikums begann die Domestikation einiger Arten, zuerst der Hund, später Ziege, Schaf, Rind und Schwein. Im Neolithikum und in der Bronzezeit wurden Pferd, Esel und Kamel gezähmt. Die Wildfauna des frühen Holozäns umfaßte noch Elch und Megaloceros. Durch den allmählichen Übergang zu festen Ansiedlungen, zur Landwirtschaft und Zucht von Haustieren verloren Jagd und die Beutetiere ihre Bedeutung für die Ernährung der Menschen des Neolithikums, der Bronze- und Eisenzeit. In dieser Zeit wurde der Lebensraum des Wildes immer mehr eingeengt, es setzte die Rodung der Wälder und die Umwandlung großer Flächen in Feld- und Weideland ein. Durch die rapide Vermehrung der Menschheit wurde das natürliche Faunenbild in Südosteuropa gestört, so daß die heutige Fauna in gewissem Sinne nur eine Reliktfauna des frühen Holozäns darstellt.

## Zusammenfassung

Vom Territorium Jugoslawiens liegen genetisch unterschiedliche Bildungen aller pleistozänen Klimaphasen vor. Höhlensedimente, Knochenbrekzien und lakustrine Ablagerungen sind dabei besonders reich an Säugetierresten. Die bekanntesten Fundstellen sind Velenje, Strmica, Šandalja I, Šandalja II, Podumci, Dubci, Karlo-

Tabelle 1. Die quartäre Vertebratenfauna in der SFR Jugoslawien und ihre Position in der geochronologischen Gliederung

Gattung	Quartär						
Art	Pleistozän				Holozän		
Unterart	Donau — Günz (Villafranchium)	Günz/Mindel — Mindel	Mindel/Riß — Riß	Riß/Würm — Jüngere Dryas	Präboreal — Atlantikum	Subboreal — Subrezent	
1	2	3	4	5	6	7	
Mammalia							
Insectivora							
Erinaceus europaeus Sorex minutus Sorex araeneus Sorex alpinus Sorex alpinus Neomys fodiens Suncus etruscus Beremendia fissidens Crocidura leucodon Crocidura russula Talpa fossilis Talpa minor Talpa gracilis Talpa europaea Talpa caeca Talpa episcopalis		+ + + + + + +	+ + + + + + +	+ + + + + + + + + + + + + + + + + + + +	+ + + + + + + +	+ + + + + + +	
Chiroptera Rhinolophus ferrumequinum Rhinolophus eurvale		+	? .	+ +	+ +	+ +	
Rhinolophus euryale Rhinolophus hipposideros Myotis aemulus Myotis daubentoni Myotis mystacinus Myotis emarginatus Myotis myotis Plecotus crassidens Plecotus auritus Miniopterus schreibersi Pipistrellus pipistrellus Verspertilio murinus Verspertilio nilsoni Nyctalus noctula Eptesicus serotinus Barbastella barbastella		+ + +	+ + ? +	+ + + + + + + + + + + + + + + + + + + +	+ + + + + + + ? ? ? + ?	+ + + + + + + + + + + + + +	
Macaca florentina Homo sp. Homo sapiens neanderthalensis Homo sapiens fossilis Homo sapiens sapiens	++	+		++	+	+ .	
Carnivora  Canis etruscus  Canis lupus  Canis aureus  Canis familiaris intermedius  Canis familiaris palustris  Cuon alpinus europaeus  Vulpes vulpes  Vulpes crucigera  Vulpes corsae  Alopex lagopus	+	+ '	+	+ + + + + + +	+ + + + +	+ + + + + + +	