

# Das Vordergliedmaßenskelett von *Hypolagus beremendensis* und von *Lepus* sp. (Lagomorpha, Mammalia) aus dem Altpleistozän von Deutsch-Altenburg (Niederösterreich)

The skeletons of the forelimb of the Early Pleistocene *Hypolagus beremendensis* and *Lepus* sp. (Lagomorpha, Mammalia) from Deutsch-Altenburg (Lower Austria).

von

Florian Anton FLADERER, Wien\*

FLADERER, F. A.: Das Vordergliedmaßenskelett von *Hypolagus beremendensis* und von *Lepus* sp. (Lagomorpha, Mammalia) aus dem Altpleistozän von Deutsch-Altenburg (Niederösterreich). Beitr. Paläont. Österr. 11:71–148, Wien 1984.

## Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung, Summary	72
Vorwort	73
1. Einleitung .	74
1.1. Problemstellung	74
1.2. Zielsetzung	74
Paläobiologischer Aspekt	74
Phylogenetischer Aspekt	74
Biostratigraphischer Aspekt	74
Faunistischer Aspekt	74
Populationsdynamischer Aspekt .	74
Rezent-zoologischer Aspekt	74
1.3. Bisherige Untersuchungen am Postcranialskelett der Leporidae	75
1.3.1. Leporidae allgemein	75
1.3.2. Gattung <i>Hypolagus</i> DICE, 1917	75
2. Material und Methode	76
2.1. Fundstelle und geologisches Alter	76
2.2. Fossiles Material	76
2.3. Rezentos Vergleichsmaterial	79
2.3.1. Zusammensetzung	79
2.3.2. Habitat und Lebensweise	80
<i>Lepus europaeus</i>	80
<i>Lepus timidus</i>	80
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	80
2.4. Anatomische Terminologie	81
2.5. Messungen und Tabellen .	82
2.6. Abbildungen	82
3. Vergleichende Osteologie	82
3.1. Scapula .	85
3.2. Humerus .	88
3.3. Antebrachium	88
3.3.1. Radius	93
3.3.2. Ulna	96
3.3.3. Rekonstruktion des Antebrachium von <i>H. beremendensis</i>	96

\* Institut für Paläontologie der Universität Wien, Universitätsstraße 7, A-1010 Wien.

3.4. Carpus	.97
3.4.1. Scaphoid	.97
3.4.2. Lunatum	.97
3.4.3. Triquetrum .	.100
3.4.4. Pisiforme	.101
3.4.5. Trapezium	.103
3.4.6. Trapezoid	.104
3.4.7. Centrale	.105
3.4.8. Capitatum	.106
3.4.9. Hamatum	.107
3.4.10. Rekonstruktion des Carpus von <i>H. beremendensis</i>	.109
3.5. Metacarpus	.109
3.5.1. Metacarpale I	.109
3.5.2. Metacarpale II	.112
3.5.3. Metacarpale III	.114
3.5.4. Metacarpale IV	.117
3.5.5. Metacarpale V	.119
3.5.6. Rekonstruktion des Metacarpus von <i>H. beremendensis</i>	.121
3.6. Phalangen der Hand	.122
3.6.1. Grundphalanx I	.122
3.6.2. Grundphalangen II–V	.122
3.6.3. Mittelphalangen	.129
3.6.4. Endphalangen .	.129
3.6.5. Rekonstruktion des Phalangensegments von <i>H. beremendensis</i>	.132
3.7. Übersicht über die morphologischen Unterschiede im Vordergliedmaßenskelett	.135
3.7.1. <i>H. beremendensis</i> – <i>Lepus</i> sp. (aus Deutsch-Altenburg)	.135
3.7.2. <i>Lepus</i> sp. (aus Deutsch-Altenburg) – <i>L. timidus timidus</i> – <i>L. europaeus</i>	.137
3.8. Längenverhältnisse im Vordergliedmaßenskelett	.138
3.8.1. <i>H. beremendensis</i>	.138
3.8.2. <i>Lepus</i> sp. aus Deutsch-Altenburg	.141
3.8.3. Längenunterschiede zwischen linker und rechter Vorderextremität	.141
4. Struktur und Funktion der Vordergliedmaßen	.142
4.1. <i>H. beremendensis</i>	.142
4.2. <i>Lepus</i> sp. aus Deutsch-Altenburg	.146
Literatur	.147

**Z u s a m m e n f a s s u n g** Die altpleistozänen Höhlen- und Spaltenfüllungen von Deutsch-Altenburg erbrachten bisher zahlreiche Skelettreste von *H. beremendensis* und einer noch nicht näher bestimmten *Lepus*-Art. Das Vordergliedmaßenskelett der beiden Arten wird im Vergleich mit den heute in Europa lebenden Lagomorphen-Arten *Lepus europaeus*, *Lepus timidus* und *Oryctolagus cuniculus* beschrieben und mit Zeichnungen dokumentiert. Besonderes Augenmerk wird auf die Ähnlichkeit in jenen Strukturen gelegt, die bei den cursorialen Hasen und beim fossorialen Kaninchen Hinweis geben auf die jeweiligen Gliedmaßenfunktionen: aufgrund der größeren Ähnlichkeit mit *O. cuniculus* in der Morphologie der Einzelelemente und in den Längenverhältnissen dürfte *H. beremendensis* bei geringerer Laufanpassung als die rezenten Echten Hasen eine viel bessere Fähigkeit zum Scharfgraben als diese gehabt haben; er ist demnach als Repräsentant eines Kaninchen-Typs zu bezeichnen. Der altpleistozäne *Lepus* sp. zeigt in der Morphologie geringe Unterschiede zu *L. europaeus*, in den Längenverhältnissen steht er dem Nordischen Schneehasen näher. Seine Fähigkeit zu großer Fluchtgeschwindigkeit war nicht in dem Maß entwickelt wie beim rezenten Europäischen Feldhasen.

**S u m m a r y** The Early Pleistocene cave- and fissure-fillings of Deutsch-Altenburg have produced

many skeletal elements of *H. beremendensis* as well as of a *Lepus* species, which is not more closely defined. The forelimb structures of both species are illustrated and are described by comparison with the recent European Lagomorph species *L. europaeus*, *L. timidus*, *O. cuniculus*. Emphasis is placed upon the similarities in those structural characters which, in the case of the cursorial hares and the fossorial rabbit, allow an interpretation of limb functions. *H. beremendensis* may have had a lesser adaptation to fast running and a much better ability to digging movements than the recent *Lepus*. This is based upon the considerable similarities to *O. cuniculus* in the morphology of the individual skeletal elements as well as in length proportions. *H. beremendensis* is thus considered as being a rabbit rather than being a hare. The Early Pleistocene *Lepus* varies morphologically little from *L. europaeus*, but length proportions are, however, more similar to *L. timidus timidus*. Its cursorial adaptation was less than that of the recent *L. europaeus*.

### Vorwort

*Hypolagus beremendensis* und *Lepus* sp. gehören zu den häufigsten Faunenelementen im Altpleistozän von Deutsch-Altenburg. Die Bearbeitung der Lagomorphen, die auch durch bescheidenere Ochotoniden-Reste vertreten sind, soll nun in Angriff genommen werden – allerdings nicht am üblichen Weg über die Zahnmorphologie, sondern aus dem „Hinterhalt“.

Schon seit Jahrzehnten ist bekannt, daß das jungtertiäre Leporiden-Genus *Hypolagus* mit holarktischer Verbreitung im Mittelpleistozän erlischt, aber bereits im Plio-Pleistozän mit *Lepus*-Formen vergesellschaftet ist und von diesen zunehmend „verdrängt“ wird (vgl. DAWSON, 1967). Das gemeinsame Auftreten von Arten der beiden Gattungen in guter Erhaltung im Höhlenprofil von Deutsch-Altenburg gibt nun die Möglichkeit, sie hinsichtlich ökologischer Aussagen im postcranialen Skelett zu studieren.

Arbeiten über das Postcranialskelett von Hasenartigen gehören zu den großen Seltenheiten, da selbst die rezenten kaum dargestellt sind. Noch 1983 wird von Lagomorphen-Fachleuten geklagt, daß trotz eingehender odontologischer Bearbeitung – für Studien am postcranialen Material in vergleichender Sicht „derzeit zu wenige Untersuchungen an rezenten und fossilen Arten“ getätigt seien, „die einen sinnvollen Vergleich ermöglichen“ (ERBAEVA & ANGERMANN, 1983). Die vorliegende Darstellung der Vordergliedmaßen zweier Arten soll ein kleiner Ansporn zu weiteren vergleichenden Studien sein. Die zum Teil sehr unklaren phylogenetischen Beziehungen könnten dadurch etwas deutlicher erkennbar werden.

### D a n k

Diese Arbeit\* ist mein erster Versuch, mit wissenschaftlichen Methoden meiner Freude am Werden des Lebens Ausdruck zu verleihen. Ich danke allen, die ihn mir in dieser Form ermöglicht haben. Herrn Doz. Dr. Gernot Rabeder möchte ich besonders dafür danken, daß er mir die Gelegenheit gegeben hat, mich mit den Lagomorphen zu beschäftigen und damit die Tür zur Wirbeltierpaläontologie geöffnet hat. Den Vorständen des Instituts für Paläontologie, den Herren Prof. Dr. Adolf Papp (†) und Prof. Dr. Friedrich Steininger danke ich für Lehre, Zuspruch und Benützung der Institutseinrichtungen; Herrn Prof. Steininger insbesondere auch für sein Entgegenkommen bei meinem Studienantritt in Wien.

Dem Jubilar, Herrn Prof. Dr. Erich Thenius möchte ich für die grundlegende Wissensvermittlung und die wohlwollende Förderung durch Literaturhinweise herzlich danken; ihm mit der Veröffentlichung meiner Arbeit gratulieren zu dürfen, ist für mich eine besondere Ehre.

Herzlichen Dank für die Bereitstellung von rezentem Vergleichsmaterial und Erfüllung zahlreicher Literaturwünsche Herrn Dipl. Ing. Dr. K. Bauer, Frau Dr. F. Spitzenberger-Weiß und Herrn Dr. E. Pucher von der Säugetiersammlung am Naturhistorischen Museum Wien. Danke schön, Frau Dr. U. Galle, vom Anatomischen Institut der Veterinärmedizinischen Universität Wien, für die Beschaffung wichtiger Literatur zur Anatomie des Kaninchens.

Bei der Bewältigung der Zeichenarbeiten haben mir Herr N. Frotzler (Institut für Paläontologie) und Frau Prof. M. Mizzaro-Wimmer (Institut für Zoologie) mit zahlreichen Ratschlägen sehr geholfen.

\* als Diplomarbeit der Formal- und Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Wien vorgelegt.

Herrn Doz. Dr. J. Hohenegger (Institut für Paläontologie) danke ich für seine Bereitwilligkeit, mit der er zur numerischen Auswertung des Datenmaterials beigetragen hat. Herr W. Simeth (Institut für Paläontologie) hat mit großer Sorgfalt rezent es Vergleichsmaterial präpariert.

Die Studie steht im Rahmen der Forschungsprojekte 2265, 3428 und 4755, die vom „Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung“ finanziert werden.

Ich sehe mich aber auch allen jenen zu Dank verpflichtet, die „nur“ durch ihr Interesse an meiner Arbeit selbst Teilhaber an ihr sind.

## 1. Einleitung

### 1.1. Problemstellung

Den zahlreichen Neubeschreibungen und Untersuchungen fossiler wie rezenter Lagomorphen ausschließlich nach Gebißmorphologie und Craniometrie steht eine bescheidene Anzahl von solchen gegenüber, in welcher mit derselben Genauigkeit der noch verbleibende Rest des Knochenapparats behandelt wird. Selbst von den rezenten artenreichsten Gattungen gibt es keine ausführliche vergleichende Untersuchung. Die bildliche Dokumentation wird allgemein vernachlässigt. Charakterliche Unterschiede scheinen sich, wenn überhaupt, nur proximal der Handwurzel zu manifestieren.

### 1.2. Zielsetzung

Spezielle Bearbeitungen von Skelettresten fossiler Tiere betreffen mehrere zielorientierte Gesichtspunkte:

#### Paläobiologischer Aspekt

Vergleichende Untersuchungen am Skelettapparat sind notwendig, um ein fossiles Tier zu beschreiben. Gebiß- und Schädelmorphologie können sinnvoll nur in Verbindung mit Körperhabitus, Proportionen und Gelenkmorphologie zur Rekonstruktion der Lebensweise und somit zur Ökologie herangezogen werden.

#### Phylogenetischer Aspekt

Die Tetrapodengliedmaße ist dem Selektionsdruck ganz besonders ausgesetzt. Änderung bzw. Entwicklung im Bewegungstypus impliziert Änderung in Gelenkmorphologie und Proportionen. Diesbezügliche Vergleiche auf Art- oder Gattungsebene zeigen Fälle von Evolutionstendenzen höherer taxonomischer Einheiten.

#### Biostratigraphischer Aspekt

Die beschriebene Form ist durch ihre funktionale Komponente das Momentbild einer Entwicklung in der Zeit. Im heuristischen Vergleich mit anderen Fundstellen kann dieses Momentbild zum Symbol für eine Zeitebene werden. Auch den postcranialen Skelettelementen kann eine solche Bedeutung zukommen.

#### Faunistischer Aspekt

Das Erkennen vor allem seltener Faunenelemente in einer Fundstelle wird durch die Kenntnis des Postcranialskeletts, vor allem der Gliedmaßenelemente erleichtert. Aufgrund der großen Formenfülle ist es notwendig, in bildlichen Dokumentationen der Einzelemente Vorlagen und Bestimmungshilfen zu finden. Die Zusammensetzung der Fauna erhält durch die Einbeziehung der postcranialen Skelettelemente größere Aussagekraft über die Ökologie.

#### Populationsdynamischer Aspekt

Wenn von zwei Arten unterschiedlicher Häufigkeit in räumlichen und zeitlichen Fundstellenreihen größeres Skelettmaterial vorliegt, kann dieses hinsichtlich einer gegenseitigen Beeinflussung untersucht werden. Im Idealfall kann einer Klärung der Art ihrer Wechselwirkung, z. B. interspezifische Konkurrenz, nähergekommen werden.

#### Rezent-zoologischer Aspekt

Der Vergleich fossiler Arten mit heutigen in Detailbelangen des Skelettbaus kann auch zu einer bes-

seren Kenntnis dieser beitragen. Diese Möglichkeit ergibt sich entweder direkt daraus, daß in dem betreffenden Vergleich mehrere rezente Arten einbezogen werden oder indirekt durch Anregung zu erweiternden Untersuchungen an den heute lebenden Arten.

### 1.3. Bisherige Untersuchungen am Postcranialskelett der Leporidae

Erwähnung finden sollen hier nur jene Arbeiten, in welchen dem Knochenapparat von Leporiden größerer Raum in vergleichender Sicht gegeben ist.

#### 1.3.1. Leporidae allgemein

COPE (1884) unternimmt einen ersten Ansatz, den postcranialen Skelettbau – jenen des oligozänen *Palaeolagus* – etwas ausführlicher zu beschreiben und einige Elemente neben Gebißdarstellungen abzubilden. FORSYTH (1899) erkennt die Wichtigkeit der Unterarmstruktur der Lagomorphen auch für systematische Aussagen, indem er diese in einem längeren Kapitel vergleicht. Im Anschluß an Nathusius erörtert er den unterschiedlichen Vordergliedmaßenbau bei *Oryctolagus cuniculus* und *Lepus* in funktionalem Zusammenhang. FORSYTH sieht die Laufanpassung von *Lepus* als den Beginn eines Entwicklungsprozesses, wie er bei den heutigen schnellfüßigen Ungulaten noch weiter fortgeschritten ist. Mit Abbildungen des Unterarmskeletts sechs rezenter Leporiden-Gattungen unterstützt FORSYTH seine Annahme, daß das Anlegen von unterirdischen Bauten durch *Caprolagus* eigentlich die Ausnahme unter den Leporidae sei. Auch das Europäische Wildkaninchen sei nur gelegentlich fossorial. Seine Untersuchung beruht allerdings nicht auf einer Analyse der Grabbewegung in Zusammenhang mit der Beweglichkeit in den Gelenkbereichen. Die Monographie von LYON (1904) ist die einzige Arbeit, in welcher mit fotografischen Abbildungen einer größeren Zahl postcranialer Skelettelemente die rezenten Gattungen vergleichend dokumentiert sind. Der Schwerpunkt liegt auf den großen Unterschieden zwischen den Ochotonidae und den Leporidae.

Morphologische Entwicklungslinien macht auch WOOD (1940) an Hand detaillierter Studien am Skelett oligozäner Formen im Vergleich mit *Lepus*, *Sylvilagus* und *Ochotona* deutlicher. Morphologie und Laufanpassung werden in größerem Zusammenhang mit der sich ändernden Umwelt der Lagomorphen gesehen: In den versteppenden Ebenen des Jungtertiärs hätten durch Abnahme der Deckungsmöglichkeiten jene Individuen, Rassen, Arten oder Gattungen eine größere Überlebenschance gehabt, die am besten an längere, ausdauernde Fluchtläufe angepaßt gewesen wären (WOOD, 1940: 316). In ihrer umfangreichen Gesamtschau der neogenen Leporiden Nordamerikas werden von DAWSON (1958) unter den Einzeldarstellungen der Arten erstmals auch Carpalelemente vergleichend beschrieben. Im Kapitel "Morphological history" erklärt sie Evolutionstrends der Familie mit den speziellen Manifestationen an den Einzelknochen. DAWSON nimmt an, daß es zu jeder Zeit der Leporidenphylogenie verschiedene Stufen der Laufanpassung gegeben hat – so wie auch an den rezenten Formen mehrere Entwicklungsstufen des Skelettapparats zu unterscheiden sind. Leider sind der Arbeit vergleichsweise wenig Abbildungen der Elemente beigegeben.

#### 1.3.2. Gattung *Hypolagus* DICE, 1917

*Hypolagus schreuderi* aus dem Plio-Pleistozän von Ostasien wird von seinem Erstbeschreiber TEILHARD DE CHARDIN (1940), dem erstmalig größeres postcraniales Material von einem *Hypolagus* zur Verfügung stand, hinsichtlich seiner Langknochenmerkmale und dem Verhältnis zwischen Vorder- und Hintergliedmaßen als „typischer Hase“ bezeichnet. Dem von den verglichenen *Lepus* Formen abweichenden viel größeren Humerus-Radius-Verhältnis mißt TEILHARD keine besondere Bedeutung bei.

DAWSON (1958) vergleicht den pliozänen *H. vetus* (KELLOG, 1910) mit den rezenten Gattungen *Sylvilagus*, *Lepus* und *Romerolagus* und zum Teil mit älteren Leporiden. Auch Elemente des kleinen, älteren *H. apachensis* GAZIN, 1930 werden beschrieben. Mangels vollständiger Langknochen und damit auch der Proportionen – stützt sie ihre Annahme allein auf die Morphologie der Skelettelemente, aber auch des Carpus: *H. vetus* sei noch weniger cursorial angepaßt gewesen als *Sylvilagus*. hätte aber eine ziemlich ähnliche Fortbewegungsart wie dieser gehabt. Die wenigen Abbildungen

ausgewählte Ansichten einiger typischer Elemente bzw. Fragmente – erlauben einen Vergleich mit dem hier untersuchten *H. beremendensis*.

Ein umfangreicher gebißmorphologischer und osteologischer Vergleich von *H. brachygnathus* KORMOS, 1934 aus dem Plio-Pleistozän von Polen mit *Lepus europaeus* und *Oryctolagus cuniculus* wird von SYCH (1965) vorgelegt. Mit KRETZOI (1962:358) wird hier „*H. brachygnathus*“ als Synonym der prioren Bezeichnung *H. beremendensis* (PETENYI, 1864) angesehen. SYCH fügt der genauen differentialdiagnostischen Beschreibung und den umfangreichen Messungen fotografische Detailansichten der Großknochen bei. Die Untersuchung erfolgt, wie bei DAWSON nach myologischen und gelenkmechanischen Gesichtspunkten, mit dem Ergebnis, daß die Lauffähigkeit von *H. brachygnathus* als gering anzunehmen ist. Die größere Ähnlichkeit mit *O. cuniculus* in bestimmten Skelettstrukturen interpretiert SYCH mit einer gegenüber *Lepus* verstärkten Adaptation zu Scharrbewegungen. Er fügt hinzu: "Frequent execution of digging movements implies burrowing, which again resembles the ways of the wild rabbit" (SYCH:74). In den Längen-Verhältnissen, die aber ausschließlich auf rekonstruierten Längen beruhen, ähnelte *H. brachygnathus* stärker dem rezenten *L. europaeus*.

In Kenntnis von DAWSONs und SYCHs Untersuchungen kommt CAMPBELL (1969) zu einem anderen Ergebnis. Er beschreibt vergleichend Langknochen und Längenverhältnisse von *Hypolagus* sp. aff. *H. vetus* und *Pratilepus vagus* (GAZIN, 1934), die gemeinsam im oberen Pliozän von Idaho vorkommen. Er schließt die Längenverhältnisse der Vorder- und Hintergliedmaßen der rezenten *Sylvilagus floridanus* und *Lepus californicus* an und übernimmt die Werte von *H. brachygnathus*, *L. europaeus* und *O. cuniculus* aus SYCH (1965). Diesem Vergleich zur Folge sei *Hypolagus* zwar nicht in dem Maß an eine cursoriale Lebensweise angepaßt gewesen wie *L. europaeus*, aber dennoch besser als an "any other type of running habit" (CAMPBELL, 1969:107).

## 2. Material und Methode

### 2.1. Fundstelle und geologisches Alter

Der Fundort der hier beschriebenen Lagomorphen-Reste liegt bei Bad Deutsch-Altenburg im östlichsten Niederösterreich. Höhlen und Spalten der verkarsteten Hainburger Berge sind mit Sedimenten gefüllt, von welchen manche fossilführend sind. Erste Funde wurden 1908 gemacht. Die hier beschriebenen Funde entstammen den systematischen Aufsammlungen seit der Neuentdeckung einer fossilen Fauna im Jahr 1971. Der stratigraphische Umfang der Fossilführung von Deutsch-Altenburg ist zwischen mittlerem Csarnotium ( $\pm 3$  Mill. Jahre) und älterem Biharium ( $\pm 1$  Mill. Jahre) belegt.

Den größten Anteil an Hasenartigen lieferten die Fundstellen DA 2C<sub>1</sub> und DA 4B (Abb. 1). Weitere hier eingeschlossene Funde sind aus DA 2A, DA 2C<sub>2</sub>, DA 2D, DA 2E, DA 22, DA 30 und DA 32.

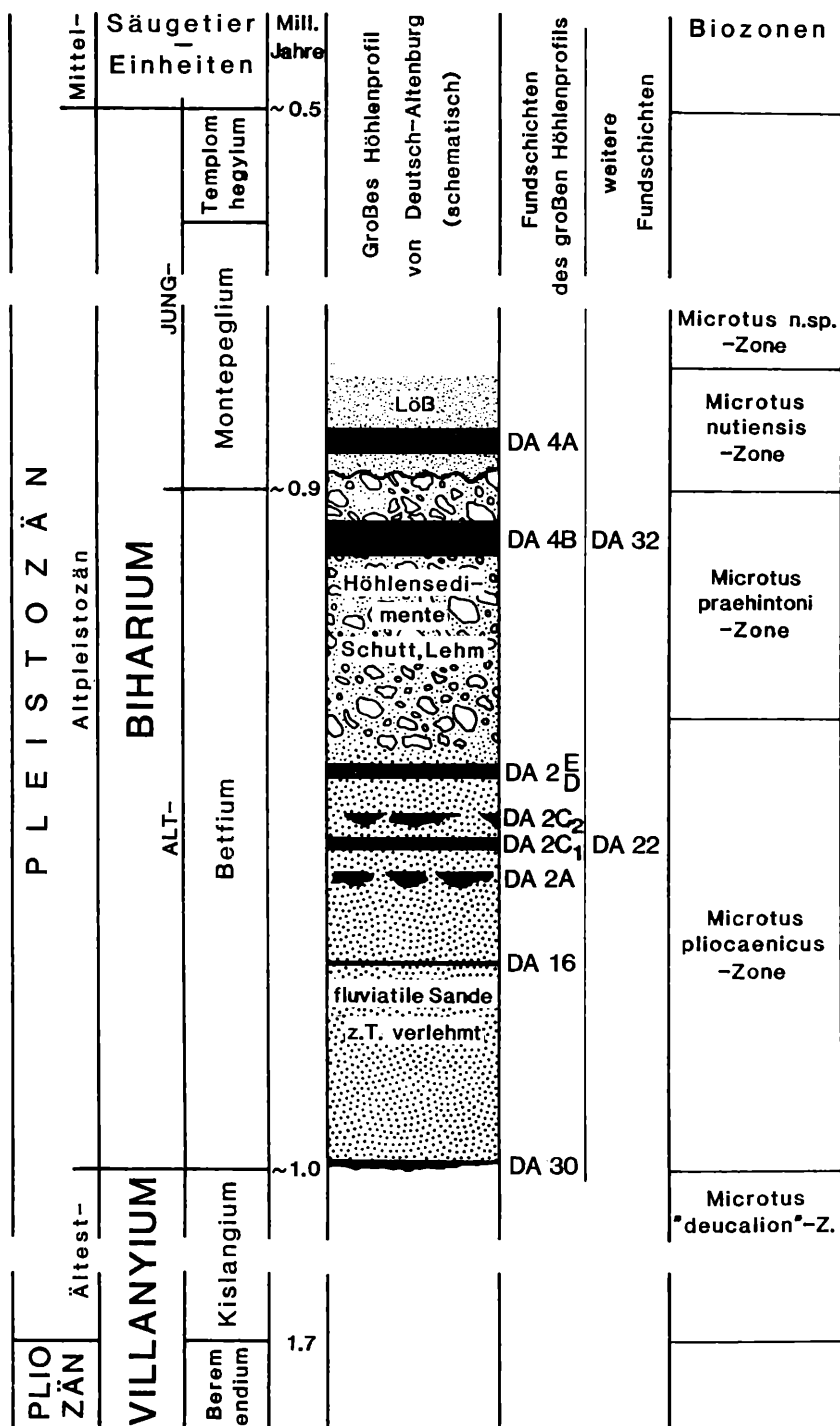
Nach der Begleitfauna sind alle diese Fundstellen in das Altbiharium einzustufen (RABEDER, 1981). Die Lagomorphen sind in Deutsch-Altenburg weiters durch einen kleineren *Hypolagus*-artigen pliozänen Leporiden und durch spärliche Funde von Ochotoniden vertreten.

Ausführliche Darstellungen der Fundstellen, ihrem Alter und der Fauneninhalte werden von RABEDER (1974, 1976, 1978, 1981) sowie – auch die jüngsten Ergebnisse berücksichtigend – von MAIS & RABEDER (1984) gegeben.

### 2.2. Fossiles Material

Die artliche Bestimmung von *Hypolagus beremendensis* (PETENYI, 1864) bzw. die generische von *Lepus* sp. ist nach der Gebißmorphologie eindeutig feststellbar. Zur Synonymie von *H. beremendensis* und „*H. brachygnathus*“ KORMOS, 1934 siehe KRETZOI (1962). Eine systematische Beschreibung der Lagomorphen von Deutsch-Altenburg, auch der pliozänen ist in Vorbereitung.

Das Fundgut ist generell bruchstückhaft, vor allem die Langknochen sind selten vollständig. An der Rundung alter Bruchkanten ist zu erkennen, daß ein Teil des Materials vor seiner endgültigen Sedi-mentierung kurz transportiert worden ist. An mehreren Stücken sind Nagespuren, Bißmarken von Carnivoren und andere Lebensspuren festzustellen. Sämtliche fossil dokumentationsfähige on-



togenetischen Stadien sind repräsentiert. Nur in Ausnahmefällen ist aufgrund der besonderen Fund situation die Zugehörigkeit mehrerer Knochenelemente zu einem Individuum zu erkennen. Vermut lich wurden in diesen Fällen tote Tiere oder noch im Verband stehende Leichenteile sedimentiert. Die Anzahl der jeweiligen Messungen an den Einzelelementen ist im Detail den Tabellen zu entneh men; das der Untersuchung zugrundeliegende, vermessene Material sei hier der Übersicht wegen zu sammenfassend dargestellt:

	<i>H. beremendensis</i>			<i>Lepus</i> sp.		<i>H. beremendensis</i>			<i>Lepus</i> sp.
<b>Scapula</b>									
ventrale Fragmente	1	DA	30	—		19	DA	4B	13
	36 sin.+37 dext.	2C <sub>1</sub>	1			—		32	—
	—	2C <sub>2</sub>	3	dist. Fragm./Epiph.		1		30	—
	—	2D	5			—		2A	1 juv.
	—	4B	19			11		2C <sub>1</sub>	2 juv.
	—	32	1			16 juv.			
						—		2D	1
						—		2E	1 juv.
Collumfragmente	—	2A	1			10		4B	4
	4 + 4	2C <sub>1</sub>	—			1 juv.			4 juv.
	—	2C <sub>2</sub>	1	<i>Carpalia</i>					
	—	2E	1	Scaphoid		1		30	—
						3		2C <sub>1</sub>	—
juvenile (ohne Tub. supraglenoidae)	1	30	—			1		22	—
	13	2C <sub>1</sub>	—			3		4B	2
<b>Humerus</b>									
±vollständig	1 + 5	2C <sub>1</sub>	—	Lunatum		8		2C <sub>1</sub>	—
	2 juv. (ohne prox. Epiphyse)					—		2E	1 juv.
	1	2C <sub>2</sub>	3 juv.			8		4B	4
	—	2D	1	Triquetrum		—		32	1
			2 juv.			19		2C <sub>1</sub>	—
	5 + 7	4B	3			12		4B	4
	3 juv.		2 juv.	Pisiforme		23		2C <sub>1</sub>	—
proximale Fragmente und Epiphysen						4		4B	6
	23	2C <sub>1</sub>	1						1 juv.
	1	2D	—						
	5	4B	4	Trapezium		? 4		4B	? 2
				Trapezoid		2		2C <sub>1</sub>	—
distale Fragm./Epiph.	4	30	—			—		4B	1
	84	2C <sub>1</sub>	—						
	—	2C <sub>2</sub>	4	Centrale		1		4B	2
	1	2D	3	Capitatum		5		2C <sub>1</sub>	—
	—	2E	5			8		4B	2
	13	4B	7						
<b>Radius</b>									
±vollständig	1 + 1	2C <sub>1</sub>	—	Hamatum		10		2C <sub>1</sub>	—
	3 juv. (ohne dist. Epiphyse)					11		4B	3
	—	2C <sub>2</sub>	1 juv.			—		32	1
	—	2D	2 juv.	<i>Metacarpalia</i>					
	1 + 1	4B	3 + 1	Mc I		6		2C <sub>1</sub>	—
	2 juv.		1 juv.			6		4B	2
						1 juv.			
prox. Fragm./Epiph.	—	2A	1	Mc II ±vollständig		1		30	—
	109	2C <sub>1</sub>	2			19		2C <sub>1</sub>	1
	—	2C <sub>2</sub>	2			6 juv. (ohne dist. Epiphyse)			1 juv.
	—	2D	3			—		2D	4
	—	2E	1			—		2E	3 juv.
	20	4B	12			—		4B	5
dist. Fragm./Epiph.	57	2C <sub>1</sub>	1			7			
	—	2C <sub>2</sub>	2	prox. Fragm.		1 juv.		2C <sub>1</sub>	1 juv.
	—	2D	1			40		2E	—
	—	2E	1			—		4B	2
	11	4B	15			5			10
<b>Ulna</b>									
±vollständig	1 + 1 (fragm. Olecranon)	2C <sub>1</sub>	—	Mc III ±vollständig		—		2A	1 juv.
	—	4B	1 juv. (Olecranon abge-bissen, ohne dist. Epiph.)			22		2C <sub>1</sub>	1 juv.
						11 juv.			
						—		2C <sub>2</sub>	1 juv.
						—		2D	2
						—		2E	2
						7		4B	2 juv.
						1 juv.			4 juv.
prox. Fragm. (Olecranon, Inc. radialis)	2	30	—	prox. Fragm.		—		2A	1
	131	2C <sub>1</sub>	2			54		2C <sub>1</sub>	2
	—	2D	9			—		2C <sub>2</sub>	1
	—	2E	5			—		2E	4
						7		4B	5



	<i>H. beremendensis</i>			<i>Lepus</i> sp.		<i>H. beremendensis</i>			<i>Lepus</i> sp.
Mc IV ±vollständig	2	DA 30	—	Grundphalanx IV	48	DA 2C <sub>1</sub>	1		
	1 juv.				8	4B	11		
	—	2A	1 juv.						
	30	2C <sub>1</sub>	—	Grundphalanx V	44	2C <sub>1</sub>	1		
	13 juv.				14	4B	10		
	—	2D	2						
	—	2E	1 juv.	Mittelpalanx II	1	30			
	8	4B	7		37	2C <sub>1</sub>	1		
	2 juv.		2 juv.		—	2C <sub>2</sub>	1		
	—	32	1		—	2D	3		
					7	4B	12		
prox. Fragm.	31	2C <sub>1</sub>	—						
	12	4B	4	Mittelpalanx III	37	2C <sub>1</sub>	3		
					7	4B	11		
Mc V ±vollständig	43	2C <sub>1</sub>	1						
	9 juv.			Mittelpalanx IV	42	2C <sub>1</sub>	1		
	—	2 C <sub>2</sub>	1		—	2D	1		
	—	2D	2		10	4B	8		
	—	2E	1 juv.						
	13	4B	8	Mittelpalanx V	22	2C <sub>1</sub>	1		
			3 juv.		10	4B	8		
	—	32	1						
				Endphalanx I	28	2C <sub>1</sub>	1		
prox. Fragm.	6	2C <sub>1</sub>	—		4	4B	4		
	2	4B	2		—	32	1		
Phalangen				Endphalanx II	48	2C <sub>1</sub>	3		
Grundphalanx I	32	2C <sub>1</sub>	—		7	4B	6		
	6	4B	5						
	—	32	1	Endphalanx III	30	2C <sub>1</sub>	1		
					5	4B	4		
Grundphalanx II	42	2C <sub>1</sub>	—						
	—	2C <sub>2</sub>	1	Endphalanx IV	50	2C <sub>1</sub>	1		
	—	2D	2		4	4B	5		
	10	4B	9						
				Endphalanx V	34	2C <sub>1</sub>	3		
Grundphalanx III	29	2C <sub>1</sub>	—		4	4B	6		
	—	2C <sub>2</sub>	1						
	—	2D	4						
	6	4B	6						

Die Übersicht zeigt die Fundinhalte der einzelnen Fundschichten:

DA 30, die stratigraphisch älteste, erbrachte nur wenige *Hypolagus*-Reste;

in DA 2C<sub>1</sub>, der ersten Hauptfundschrift, tritt fast nur *Hypolagus* auf, *Lepus* sp. ist mit maximal 9 % vertreten;

in DA 4B, der jüngeren, zweiten Hauptfundschrift, halten sich die beiden Arten annähernd die Waage. Die Erhaltung ist weniger fragmentarisch als jene von DA 2C<sub>1</sub>;

DA 2 A und 2E erbrachten wenige – vor allem juvenile – *Lepus*-Fragmente;

aus DA 2C<sub>2</sub> und 2D sind einige gut erhaltene *Lepus*-, aber kaum *Hypolagus*-Elemente vorhanden;

aus DA 22 ist nur ein Scaphoid von *Hypolagus* zu vermessen;

DA 32 umfaßt Teile eines relativ gut erhaltenen *Lepus*-Individuums.

Insgesamt wurden im Rahmen dieser Untersuchung 2197 Elemente vermessen und mit Nummer inventarisiert.

Alle hier beschriebenen fossilen Leporiden-Reste werden in der Sammlung des Instituts für Paläontologie der Universität Wien aufbewahrt.

## 2.3. Rezentos Vergleichsmaterial

### 2.3.1. Zusammensetzung

Die beiden fossilen Arten werden mit den heute in Mitteleuropa heimischen Lagomorphen sowie

mit dem Nordischen Schneehasen verglichen. Es standen je vier bis acht Elemente der drei Arten – inklusive einer Zuchtform von *Oryctolagus* – zur Verfügung; in jedem Fall sind die Abmessungen folgender Individuen in die Tabellen aufgenommen:

- 3 *Lepus europaeus* aus Niederösterreich,
- 3 *Lepus timidus varronis* aus der Steiermark und dem Tiergarten Schönbrunn in Wien,
- 1 *Lepus timidus timidus* aus Norwegen,
- 3 *Oryctolagus cuniculus* (Wildformen) aus Niederösterreich, Nordengland und Westfalen.

Die Exemplare entstammen den Sammlungen des Instituts für Paläontologie, der Säugetiersammlung am Naturhistorischen Museum Wien und eigenen Erwerbungen.

### 2.3.2. Habitat und Lebensweise

Da der Skelettapparat in Abhängigkeit von Lebensraum und -weise gesehen wird, geht der vergleichenden metrischen Dokumentation eine diesbezügliche Kurzcharakteristik voran (nach KOENEN, 1956; ANGERMANN, 1972; LEICHT, 1979; ZÖRNER, 1981; SCHNEIDER, 1978):

*Lepus europaeus* PALLAS, 1778 – (Europäischer) Feldhase

Fluchttier mit hoher Laufspezialisierung in hoher Geschwindigkeit, großen Sprungweiten, abrupten Richtungswechsel und Ausdauer. Streng solitärer Bewohner der offenen Landschaft des Tief- und Hügellandes bis  $\pm 2000$  m; zwischen Wald- und Wüstensteppe mit ausreichender Deckung, eher geringerem Niederschlag und wärmeren Böden. Kratz- und Scharrbewegungen im Kampfverhalten, bei Nahrungssuche und eventuellem Eintiefen von Lagergruben in Körpergröße („Sassen“). Überwiegend Gras- und Kräuternahrung, daneben vor allem Zweige, Rinden; rezent Kulturfolger.

*Lepus timidus* L. 1758 – Schneehase

Vor allem Waldbewohner; an niedrigere Temperaturen, höhere Niederschlagsmengen, feuchtere Böden und Schneeeauflage besser angepaßt als *L. europaeus*. Kürzere Sprungweiten, geringere Laufgeschwindigkeit. Geringere Anpassungsfähigkeit an Biotopveränderungen als der Feldhase, mit dem er vikariert. Scharrtätigkeit besonders bei Nahrungssuche (unter Schneedecke), seltener für Sassen; Fähigkeit zum Graben von 2 m langen Erdhöhlen für Nachwuchs. Nahrung vor allem Blätter, junge Zweige, Rinden, weniger Gräser und Kräuter, auch unterirdische Pilze; rezent Kulturflüchter.

*L. timidus timidus* L. 1758 – Nordischer Schneehase

In Tundra und Waldsteppe mit ausreichender Deckung, nordische Waldgebiete.

*L. timidus varronis* MILLER, 1901 – Apenschneehase

Im Alpenraum zwischen etwa 1000 m und baumlosen grasbestandenen steinigten Gebieten über 3000 m; im Winter in den oberen Waldgürtel zurückziehend. In überschneidenden Verbreitungsgebieten Hybride mit *L. europaeus* bekannt.

*Oryctolagus cuniculus* L. 1758 – (Europäisches) Wildkaninchen

Semisubterranner, selbstgrabender Koloniebewohner wärmerer trockener Buchsteppen der leicht hügeligen, offenen Landschaft mit Büschen und Sträuchern, kleinen Dickungen. Bevorzugt trockene, ausreichend bindige Böden für Baue. Kurzer, flinker, gewandter Fluchtlauflauf in die meist mehrere m langen, verzweigten Baue oder in natürliche Deckung. Nahrung: Gräser, Kräuter, Rinden, verstärkt Wurzeln und Knollen; domestizierbarer Kulturfolger.

### 2.4. Anatomische Terminologie

Es werden vorrangig jene Begriffe verwendet, wie sie dem anatomischen Atlas des Kaninchens von BARONE et al. (1973) zu entnehmen sind. Diese entsprechen den von Veterinäranatomen international anerkannten kommissionell festgelegten Nomina anatomica veterinaria (N. A. V., 1973).

Die N. A. V. haben die Anatomie der domestizierten Ungulaten und Carnivoren zur Grundlage. Mit ihrer unter Revision getätigten Verwendung für das Kaninchen durch BARONE et al. (1973:2f.) werden sie einer weiteren Ordnung der Mammalia gerecht. Es ist zu hoffen, daß durch zunehmende Anerkennung und Verwendung auch durch Zoologen und Paläontologen die N. A. V. zu einem internationalen Nomenklaturregelwerk für Vertebraten werden. Viele Fachpublikationen – auch einige der im folgenden zitierten über Lagomorphen – sind durch falsche oder unpräzise

Verwendung osteologischer Bezeichnungen schwer lesbar, die Beschreibungen zum Teil nicht reproduzierbar. Ein weiterer Vorteil breiterer Anerkennung und dadurch Einflußnahme bei Revisionen läge in einer stärkeren phylogenetischen Ausrichtung der N. A. V. Durch sie würden jene Unklarheiten beseitigt, die eine Folge ihrer praktisch-medizinischen Ausgangssituation sind.

Da im vorliegenden Vergleich die Osteologie der Lagomorphen-Vordergliedmaße detaillierter behandelt wird, wurden weitere Begriffe den Extremitätenanatomischen Untersuchungen an Carnivoren von LIPS (1930) und KADLETZ (1932) entnommen.

Wertvolle Hilfen für das Verständnis der Gliedmaßenanatomie der Leporidae stellen die Arbeiten von KRAUSE (1884), GERHARDT (1909), CRAIGIE (1948) und BOHMANN (1939) dar.

Lageangaben und Richtung werden wie folgt verwendet. Zum Beispiel: die Dorsoproximalecke der Lateralseite des Lunatum wird von dorsalem und proximalem Rand gebildet. Der Cranio-caudal Durchmesser des distalen Radius erstreckt sich von cranial nach caudal; „cranial“ und „caudal“ werden nur proximal des Carpus verwendet; ab diesem entsprechen „dorsal“ und „palmar“ diesen Seiten.

## 2.5. Messungen und Tabellen

Die Messungen werden in Anlehnung an die vergleichenden Untersuchungsmethoden von DUERST (1926) durchgeführt. Daneben werden weitere Meßstrecken eingeführt, die der speziellen Morphologie der Leporiden gerecht werden oder einfacher nachvollziehbar sind.

Die Meßstrecken werden in der Osteologie bei den jeweiligen Knochenelementen beschrieben. Die Messungen erfolgten bis auf wenige Ausnahmen, wo sie mikroskopisch gemacht wurden, mit einer Schiebelehre. Fragmente wurden nach ihrer Topographie geordnet und systematisch – das heißt die jeweils proximalen zuerst – gemessen. Dadurch werden zusammengehörige aufgefunden und können zum Teil auch zu vollständigen Knochenelementen komplettiert werden, was besonders für die Längenermittlung der Langknochen wichtig ist.

Für die Erstellung der Tabellen werden nur die Messungen von adulten Elementen und Fragmenten herangezogen bzw. von jenen, an welchen in der Ontologie keine Größenzunahme mehr stattfindet und die innerhalb der beobachtbaren Variationsbreite der adulten liegen.

An manchen Fragmenten lassen sich die beiden fossilen Arten entsprechend ihrer annähernd gleichen Größe und Ähnlichkeit im postcranialen Skelett nicht unterscheiden. Die Merkmale und Maße, die statistisch die beiden Arten trennen, verhalten sich zum Teil mosaikartig; nur durch deren Bewertung kann die Zuordnung zu *H. beremendensis* oder *Lepus* sp. vorgenommen werden. Der Morphologie wird dabei eine höhere Wertigkeit zugestanden als der Einzelmessung. Die jeweilige Anzahl der vermessenen Elemente ist den Tabellen zu entnehmen. Aufgrund der geschilderten Problematik kann nicht ausgeschlossen werden, daß in diese Anzahl auch Elemente der jeweils anderen Art eingegangen sind. Das arithmetische Mittel der Messungen kann allerdings als Maß für die allgemeine morphologische Tendenz im Sinne eines Typus gewertet werden. Die eventuelle Fehlerhaftigkeit sinkt dabei mit der Anzahl der Messungen. Die Zuordnung eines fragwürdigen Elements wird außerdem von der Fundsituation mitentschieden: Das Fundgut von DA 2C<sub>1</sub> umfaßt fast ausschließlich Elemente von *H. beremendensis*, sodaß hier ein Fehler sehr gering ist. In DA 4B erreicht *Lepus* sp. allerdings die Häufigkeit von *Hypolagus*, sodaß bei einer kleineren Anzahl der Messungen die Häufigkeit nicht mehr Hilfskriterium ist. In dieser Fundschicht erfolgt die Zuordnung letztlich entsprechend seiner Übereinstimmung mit den Elementen eines zusammengehörigen Fundes von einem Individuum von *Lepus* sp.

Da die Anzahl der jeweils vermessenen Elemente von *H. beremendensis* und *Lepus* sp. sehr unterschiedlich ist und das rezente Vergleichsmaterial geringen Umfang hat, ist die einfache Standardabweichung des Mittelwertes für dessen Bewertung in die Tabellen aufgenommen. Von zwei oder mehreren Messungen pro Knochenelement sind Verhältnisse errechnet, die Proportionsvergleichen dienen. Manche haben differentialdiagnostische Bedeutung.

In den Tabellen sind in vertikaler Richtung die Bezeichnung der Messungen aufgeführt, in horizontaler die untersuchten Arten. Für die beiden fossilen die jeweils älteren Fundschichten des älteren Bet

fiums zuerst, dann jene des jüngeren. In den Verhältnissen werden *H. beremendensis* und *Lepus* sp. jeweils einheitlich betrachtet, da sich zwischen den Fundschichten keine nennenswerten Unterschiede beobachten lassen.

Die Zahlen in den Tabellen haben folgende Bedeutung:

Species Fundschrift		n	= Anzahl der Messungen an adulten Elementen
		$b_{\min} - b_{\max}$	= beobachtete Variationsbreite in Millimeter
Bezeichnung der Meßstrecke	n	M	= arithmetisches Mittel in Millimeter
	$b_{\min} - b_{\max}$	s	= einfache Standardabweichung des arithmetischen Mittels

## 2.6. Abbildungen

Mit den Text-Figuren von *H. beremendensis* sind gut erhaltene Elemente dargestellt, die den errechneten Mittelwerten ihrer Abmessungen möglichst nahe kommen und in ihrer Morphologie einem Normaltyp entsprechen. In einigen wenigen Fällen sind wegen Beschädigung des Elements Ergänzungen vorgenommen.

Ich habe die Figuren mit Hilfe eines Stereomikroskops selbst gezeichnet und ausgefertigt. Vor der Drucklegung wurden die Umzeichnungen der proximalen Segmente auf 2-fache Originalgröße verkleinert; die Distalansichten von Radius und Ulna und die Handelemente sind in 7-facher Vergrößerung dargestellt. Als Dokumentation von *Lepus* sp. sind ebenso gut erhaltene und „normale“ Elemente in jenen Ansichten gezeichnet, die ihn von *Hypolagus* am deutlichsten unterscheiden. Für sie habe ich aus arbeits- und lerntechnischen Gründen einen einfacheren Darstellungsstil verwendet, der aber ein schnelles Erkennen der Unterschiede gewährleisten soll. Es sind die Elemente der linken Seite dargestellt. Wo dies durch spiegelbildliches Umzeichnen von rechten Elementen erreicht worden ist, ist dem Abbildungstext zu entnehmen.

Die Anordnung der Ansichten erfolgt nach praktischen Gesichtspunkten.

## 3. Vergleichende Osteologie

### 3.1. Scapula

#### Messungen

1. Größter Durchmesser der Cavitas glenoidalis: größter Abstand vom lateralsten Punkt des Tuberculum infraglenoidale zur medialen Kante der Cavitas glenoidalis.
2. Größter Caputdurchmesser: zwischen dem Tub. infraglenoidale und der cranialen Fläche des Processus coracoideus (Abb. 1).
3. Coracoglenoidalabstand: kleinster Abstand zwischen dem mediocranialen Rand der Cav. glenoidalis und der caudalen Fläche des Proc. coracoideus.
4. Craniale Breite: kleinster Abstand zwischen dem lateralsten Punkt der supraglenoidalen Bucht und der lateralen Konkavität zwischen Cav. glenoidalis und Tub. supraglenoidale; sie liegt annähernd parallel zu 1.
5. Collumbreite: kleinster cranio-caudaler Durchmesser des Halses parallel zur Rippenfläche.
6. Physiologische Länge: Abstand zwischen dem tiefsten Punkt der Cav. glenoidalis und dem Angulus caudalis. An fragmentären Leporidenschulterblättern mit fehlendem Dorsalbereich entspricht diese Messung ersatzweise der sonst (DUERST, 1926) gemessenen physiologischen Länge.

Am Schulterblatt zeigen die beiden Gattungen deutliche Unterschiede. Aus den bisherigen Fundstellen bei Deutsch-Altenburg ist noch keine vollständige Scapula von *Hypolagus* bekannt, sodaß über die Ausbildung von Angulus cranialis und Margo dorsalis keine Auskunft gegeben werden kann. (Nach Ausbildung dieser Merkmale gruppiert LYON (1904:374) die rezenten Leporiden: *Lepus* mit stärker konvexem Dorsalrand und stärker gerundeter Cranialecke; *Oryctolagus*, *Sylvilagus*, *Brachylagus* mit geradem Dorsalrand und stärker ausgeprägter Cranialecke).

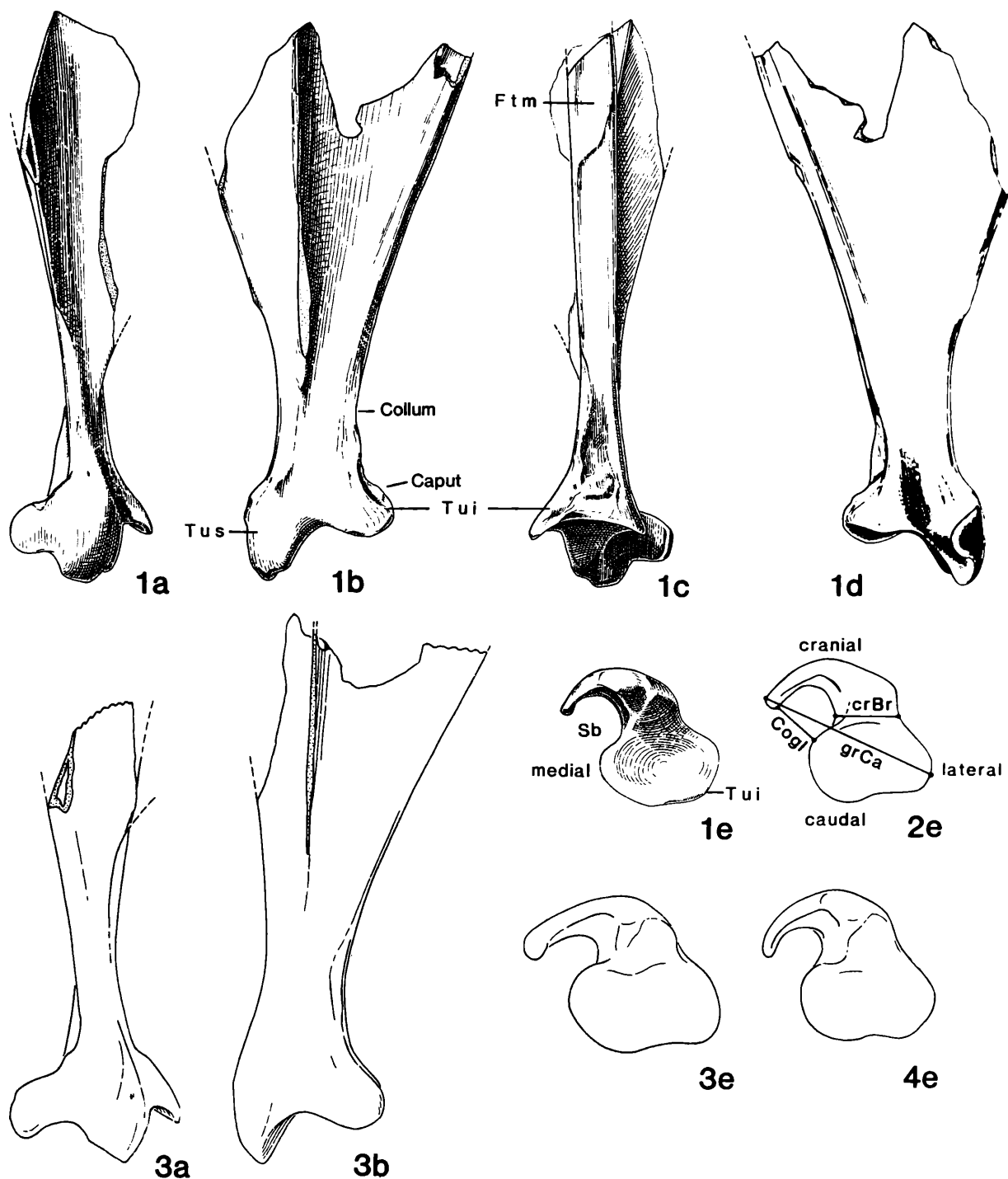
Abb. 2. Scapula sin. von *Hypolagus* und *Lepus* aus Deutsch-Altenburg.

Fig. 1–2: *H. beremendensis*: Fig. 1 = DA 2C<sub>1</sub>/61/12; Fig. 2 = DA 2C<sub>1</sub>/61/31. Fig. 3–4: *Lepus* sp.; Fig. 3 = DA 2C<sub>2</sub>/61/8; Fig. 4 = DA 2C<sub>2</sub>/61/1. a) cranial, b) lateral, c) caudal, d) medial, e) ventral. 2-fach.

Cogl Coracoglenoidalabstand, crBr craniale Breite, Ftm Facies teretis majoris, grCa größter Caputdurchmesser, Sb Supraglenoidalbucht, Tui Tuberculum infraglenoidale, Tus Tuberculum supraglenoidale.

Der Caudalrand ist flach und breit; auf halber Länge wird er von einem dünnen, von lateroventral schräg mediocaudad ziehenden Grat gequert (Abb. 2, Fig. 1c). Die Fossa infraspinata ist stark konkav und deutlich größer als die ebenfalls stärker konkave Fossa supraspinata. Jene ist auch relativ etwas größer als beim europäischen Feldhasen. Der Winkel zwischen Cranial- und Caudalrand ist im Durchschnitt etwas kleiner als bei *Lepus*: an *H. beremendensis* aus Deutsch-Altenburg sind Werte zwischen  $32^\circ$  und  $45^\circ$  festzustellen, die ein Mittel von  $37,4^\circ$  ergeben. Beim altpleistozänen *Lepus* ist ein Wert von  $41.7 \pm 5^\circ$  zu ermitteln. Dieser entspricht besser dem von *L. europaeus* ( $41.3 \pm 2.6^\circ$ ). *L. timidus varronis* hat dagegen einen kleineren von  $36.5 \pm 2.5^\circ$ . Der Winkel scheint aber innerhalb der Art stärker zu variieren. Die Spina scapulae von *H. beremendensis* beginnt weiter ventral im verhältnismäßig breiten Collum (Tab. 1), das dadurch verkürzt ist. Aufgrund der fragmentären Erhaltung können über Höhe und Form der Spina sowie über das Acromion noch keine Angaben gemacht werden.

Die Cavitas glenoidalis ist in medio-lateraler Erstreckung generell kürzer und schmaler. Besonders der mediale Bereich ist meist deutlich kleiner als bei *Lepus* sp. Der caudale Rand – die Kante zum Tuberculum infraglenoidale – ist, von einigen wenigen Ausnahmen abgesehen, eingebuchtet (Abb. 2, Fig. e). Das Tub. supraglenoidale ist ventral abgestumpft, meist trapezförmig oder durch eine Einziehung zweihöckerig. Die Breite des „Caput“ zwischen Humerusfacette und Supraglenoidalhöcker ist sehr deutlich kleiner als bei *Lepus* (Tab. 1). Durch diese geringe craniale Breite und die oben angeführte schwache Ausprägung des medialen Bereichs der Cavitas glenoidalis ist deren Abstand zum Processus coracoideus sehr breit (Tab. 1; Abb. 2, Fig. 1–4e). Dieser erscheint länger und schmaler.

Ebenso signifikant ist *Hypolagus* von *Lepus* am Verhältnis der cranialen Breite zum größten Caputdurchmesser als Maß für die Robustheit des Caput zu unterscheiden.

Die Scapula des biharischen *Lepus* übertrifft mit ihren Abmessungen den rezenten *L. timidus varro-*

Tabelle 1. Maße der Scapula. Bedeutung der Zahlen siehe Kap. 2.5 (\* = hypothetische Werte, ermittelt aus dem relativ konstanten Verhältnis von ‚größtem Caputdurchmesser‘ zu ‚physiologischer Länge‘ am rezenten Vergleichsmaterial, Mittelwert  $M = 0,223$  mit einfacher Standardabweichung,  $s = 0,006$  bei Stückzahl  $n = 10$ ).

	<i>H. beremendensis</i>				<i>Lepus</i> sp.				<i>L. timidus</i> <i>varronis</i>	<i>Lepus</i> <i>europaeus</i>	<i>Oryctolagus</i> <i>cuniculus</i>
	DA 2C <sub>1</sub> , 30		DA 4B		DA 2C <sub>1</sub> –D		DA 4B, 32				
gr. Durchm. der Cav. glenoidalis	74 8.5–10.45	9.58 .42	19 8.4–10.4	9.38 .51	12 9.9–11.9	10.92 .51	19 9.9–11.75	10.93 .46	9.97 1.20	12.33 .74	7.87 .35
größter Caputdurchm.	27 12.8–15.3	13.96 .58	12 12.3–14.4	13.53 .76	10 14.5–15.9	15.11 .47	5 14.5–15.8	15.33 .67	13.78 1.01	17.12 .88	11.15 .77
Coracoglenoi- dalabstand	24 3.3–4.8	3.80 .42	9 2.95–3.8	3.57 .26	11 2.8–3.5	3.07 .28	4 2.8–3.5	3.13 .29	2.86 .28	3.45 .40	2.98 .28
craniale Breite	69 3.95–5.2	4.65 .27	15 4.2–5.0	4.62 .22	14 5.15–6.4	5.80 .41	17 5.4–6.7	6.01 .42	4.70 .50	6.45 .22	3.45 .13
Collumbreite	68 5.5 7.1	6.06 .43	17 5.0–6.55	5.78 .55	14 5.8–7.15	6.67 .31	15 6.2–7.25	6.64 .33	6.02 .80	7.78 .38	4.63 .51
physiol. Länge	± 62.5*		± 60.6*		2 62.5; 67.0		1 62.0		62.2 2.7	77.0 3.6	42.1 .4
<hr/>											
craniale Breite x 100		33				13					
größter Caputdurchm.		28.4 – 36.9		33.1 1.8		35.2 – 42.9		39.4 2.0	34.9 2.0	37.7 1.1	31.3 1.2
<hr/>											
Coracoglenoidalabst. x 100		32				13					
größter Caputdurchmesser		22.3 – 34.2		27.3 2.5		15.6 – 23.0		20.0 2.2	20.9 3.4	20.1 1.6	26.8 1.5

*nis*. Der einheimische Feldhase ist deutlich größer. Das Tuberculum supraglenoidale hat aber zugespitzten Umriß wie bei *L. europaeus*; bei *L. timidus* ist dieser eher trapezförmig. In Breite und Form der Supraglenoidalbucht zeigt *Lepus* sp. aber Übereinstimmung mit diesem und nicht mit *L. europaeus*, wo sie schmaler zu sein scheint. Der jungpleistozäne *L. timidus* von Jaurens, Corrèze, Frankreich (LOPEZ MARTINEZ, 1980) hat einen trapezförmigen Supraglenoidalhöcker und eine breite Bucht.

Das Schulterblatt von *Oryctolagus* hat eine mit *H. beremendensis* vergleichbare konkave Fossa infra spinata; die Fossa supraspinata ist jedoch noch schmaler. Bemerkenswert ist die Ausbildung des Caudalrandes, die auf zumindest annähernd gleiche Ursprungsverhältnisse des Caput longum des Musculus triceps, des M. teres minor und des M. teres major schließen lassen. Die morphologische Affinität zwischen *Oryctolagus* und *Hypolagus* kommt auch an der schmalen, medial schwach entwickelten Cav. glenoidalis an der geringeren cranialen Breite und dem großen Coracoglenoidabstand zum Ausdruck (Tab. 1). Der Winkel zwischen Cranial- und Caudalrand liegt bei  $38.3 \pm 1.7^\circ$

### 3.2. Humerus

#### Messungen

1. Caputbreite: vom medialsten Punkt des Caput caudal des Tuberculum minus zum Scheitelpunkt der lateralen Krümmung vom Caput zum Tuberculum majus normal zur Schaftachse.
2. Caputdurchmesser: vom caudalsten Punkt der Epiphysennaht im Sulcus intertubercularis zum caudalsten des Caput normal zur Schaftachse.
3. Condylusbreite größte medio-laterale Breite parallel zur Trochleaachse und normal zur Schaftachse.
4. Trochlearsulcusbreite Abstand der distalsten Punkte der beiden Cristae parallel zur Trochleaachse.
5. Kleinster Trochleadurchmesser: cranio-caudal in der medianen Furche.
6. Höhe der medialen Trochlearcrista: vom distalsten Punkt (Scheitelpunkt) des Epicondylus medialis zum distalsten der Crista.
7. Größte Länge: in der Schaftachse.
8. Physiologische Länge: vom proximalsten Punkt des Caput zum proximalsten des Trochlearsulcus.

Der Oberarm von *H. beremendensis* hat geringere Länge als jener von *Lepus*. Kleiner sind generell auch die übrigen Maße (Tab. 2). Das größere Epiphysenbreiten-Längen-Verhältnis zeigt aber die masivere Ausbildung bei *Hypolagus*. Unter den verglichenen Lagomorphen hat *L. timidus* den schlanksten Humerus.

Im Gegensatz zu *Lepus*, wo der sagittale Durchmesser des Caput stets größer ist als dessen Breite, ist bei *Hypolagus* ersterer zum Teil deutlich kleiner (Caput-Breiten-Durchmesser-Verhältnis). Das Caput ist dadurch in der Proximalansicht rundlich (Abb. 3). Das Tuberculum majus überragt das Caput nur wenig; an einigen Exemplaren ist das Caput höher. Nach LYON (1904) sollte bei echten Hasen und bei Kaninchen – im Gegensatz zu den Ochotoniden – das Caput höchster Punkt sein. Die Pars cranialis ist niedriger als bei *Lepus*. Dadurch erhält das Tuberculum majus, an welchem der Musculus supraspinatus terminiert, einen trapezförmigen Umriß mit kurzer Proximalseite. Beim echten Hasen hat es tetragonale bis halbrunden Umriß. Die Vertiefung an der Lateralseite, in der die Facies für den M. infraspinatus liegt, ist bei *Hypolagus* kurz oval. Sie ist von der Lateralfläche des Caput deutlich abgesetzt. *Lepus* hingegen hat eine längliche, nierenförmige Vertiefung, die nach caudal meist direkt in das Caput übergeht (Abb. 4a).

Am Tuberculum minus reicht die rund 2 mm breite bandförmige Terminationsfläche für den Subscapularmuskel etwas weiter nach distal als bei *Lepus*. Der Sulcus intertubercularis, die „Bizepsfurche“ zieht meist nicht so weit caudal in das Caput.

An der Tricepslinie („Crista anconea“) ist die Pars proximalis der Tuberositas deltoidea kräftig entwickelt. In der Mehrzahl ist auch die Pars distalis sehr deutlich; sie ist häufig durch einen Knick vom distalen Corpus abgesetzt, der bei rund 39 % der Gesamtlänge von proximal aus gerechnet liegt. Am Humerus des biharischen *Lepus* ist die distale Tuberositas deltoidea nur schwach entwickelt und reicht bis rund 37 % der Länge. Elf rezente *Lepus* mit zum Teil sehr markantem Knick ergaben ein Mittel von 35 %. Die Tuberositas teretis majoris ist eine etwa 8 mm lange und 2 mm breite halbmondförmige Facette distal des Sulcus intertubercularis. Cranial überragt sie meist die Medialseite. Bei

*Lepus* ist sie meist nur eine Rauheit, die in der Mitte der Medialseite liegt. An der Schaftbreite im Verhältnis zur Länge ist kein Unterschied zwischen den beiden Arten festzustellen.

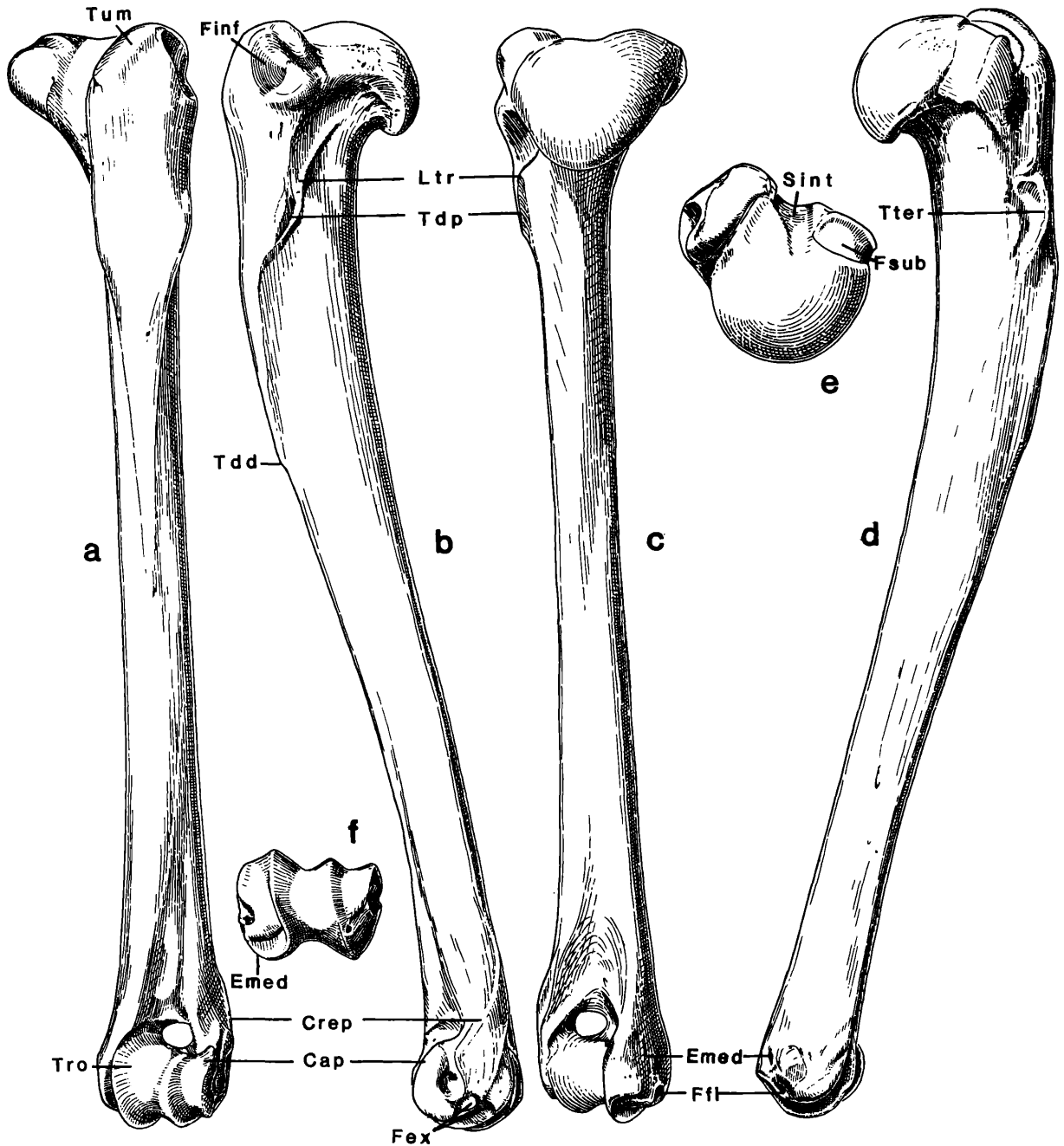
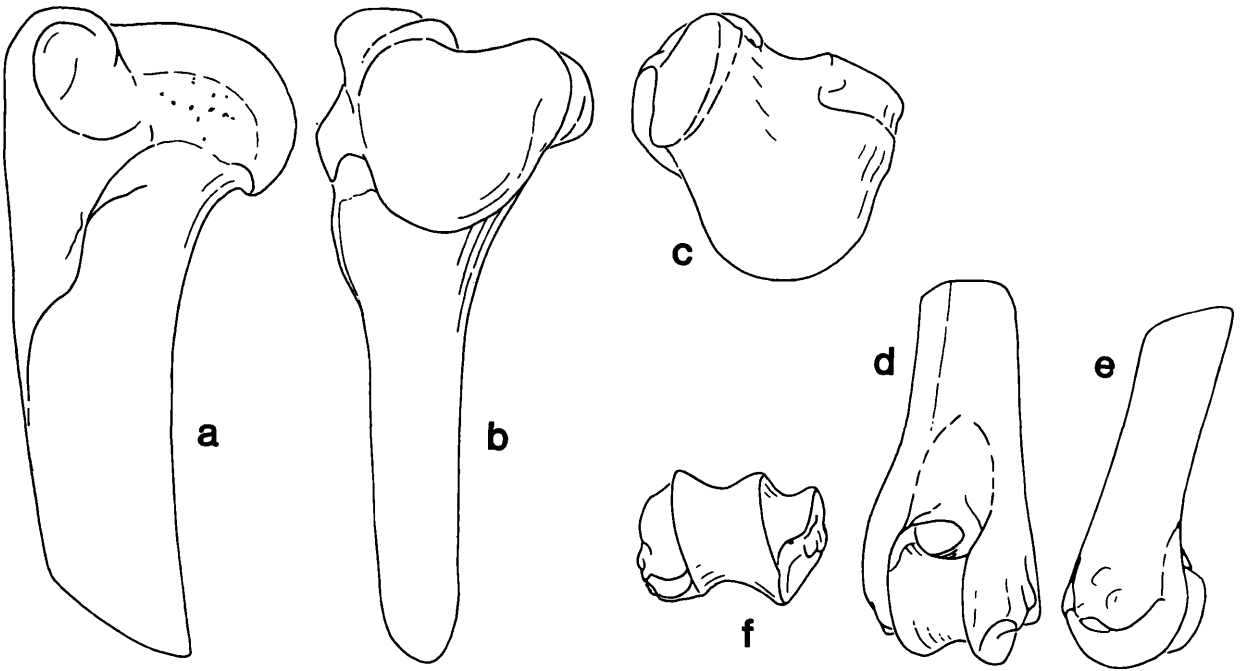


Abb. 3. Humerus sin. von *H. beremendensis* aus Deutsch-Altenburg; DA 2C<sub>1</sub>/62/3 (spiegelbildlich), distal geringfügig ergänzt nach DA 2C<sub>1</sub>/62/79. a) cranial, b) lateral, c) caudal, d) medial, e) proximal, f) distal. 2-fach. Cap Capitulum humeri, Crep Crista epicondylaris lateralis, Emed Epicondylus medialis, Fex Facies extensoria, Ffl Facies flexoria, Finf Facies musculi infrascapulari, Fsub Facies m. subscapularis, Ltr Linea m. tricipitis, Sint Sulcus intertubercularis, Tdd Tuberositas deltoidea (pars distalis), Tdp Tuberositas deltoidea (pars proximalis), Tro Trochlea humeri, Tter Tuberositas teretis majoris, Tum Tuberculum majus (pars cranialis).



Abb. 4. Proximal- und Distalende des Humerus sin. von *Lepus* sp. aus Deutsch-Altenburg; DA 4B/67/3. a) lateral, b) caudal, c) proximal; d) caudal, e) medial, f) distal.



Das Distalende – der Condylus – ist analog zum Caput bei *Hypolagus* massiver. Das Capitulum ist in der Lateralansicht halbkreisförmig, während es bei *Lepus* proximal abgeschrägt ist. Das innere, mit dem Radius gelenkende Element – die Trochlea – hat verglichen mit *Lepus* eine deutlich niedrigere mediale Crista (Abb. 3 d und Abb. 4 e; Tab. 2: Verhältnis zur Condylusbreite). Das Foramen supratrochleare hat nicht jene konstante Größe wie bei *Lepus*; es variiert von fehlend bis zu *Lepus*-Größe. Die große Distalbreite wird in erster Linie durch den massiven inneren Epicondylus bewirkt; er ist Ursprungsstelle vor allem von Flexoren der Hand, die an der Streckung des Unterarms maßgeblichen Anteil haben. An der Caudalseite bildet sein Distalende mit der Crista meist einen rechten Winkel. Sehr selten geht er in einem Bogen in sie über, wie es bei fossilem wie rezentem *Lepus* zu sehen ist (Abb. 4d). Die Crista epicondylus lateralis („Crista supinatoria“) ist meist als scharfe Kante vorhanden.

An beiden Condylusbreiten-Verhältnissen lassen sich *H. beremendensis* und *Lepus* sp. gut auseinanderhalten. Die jeweils geringeren Werte von ersterem sind auf die relativ große distale Breite des *Hypolagus*-Oberarms zurückzuführen.

Das europäische Wildkaninchen hat durch die kleinere Länge und die noch größeren Epiphysenbreiten den gedrungendsten Humerus. Er weist aber bemerkenswerte Übereinstimmungen mit *Hypolagus* auf: das Caput-Breiten-Durchmesser-Verhältnis, das niedere und rundliche Tuberculum majus, die kürzere Infraspinatus-Grube, die kräftige Tuberositas deltoidea – das Mittel von 7 Kaninchen liegt mit 43.6 % der Gesamtlänge allerdings noch weiter distal als bei *Hypolagus* – die Ausbildung des Condylus in Morphologie und Maßverhältnissen. Die Größe des Foramen supratrochleare dürfte stärker variieren, zumal es häufig überhaupt fehlt (CRAIGIE, 1948:202). Eine geschlossene Fossa supratrochlearis ist unter anderem auch beim jungtertiären nordamerikanischen *H. apachensis* im Gegensatz zu *H. vetus* – und dem rezenten fossorialen *Brachylagus* zu beobachten (DAWSON, 1958).

Tabelle 2. Maße des Humerus (° = rekonstruierte Längen an fast vollständigen Exemplaren).

<i>H. beremendensis</i>				<i>Lepus sp.</i>				<i>L. timidus timidus</i>	<i>L. timidus varronis</i>	<i>Lepus europaeus</i>	<i>Oryctolagus cuniculus</i>
DA 2C, 30		DA 4B		DA 2C <sub>1</sub> -E		DA 4B, 32					
Caputbreite	23 11.8-13.3 12.40 .39	18 11.4-13.3 12.21 .44	2 13.0, 13.4	8 13.0-13.5 13.19 .22	13.9	12.47 .76	14.67 .91	10.13 .33			
Caputdurchm.	22 11.9-13.1 12.57 .33	13 11.1-12.5 11.79 .40	2 14.2, 14.8	9 14.2-15.5 14.68 .44	15.0	13.15 .56	15.70 .72	10.22 .33			
Condylusbr.	76 10.6-12.1 11.37 .32	20 11.0-11.7 11.22 .25	11 11.1-12.2 11.54 .28	20 11.0-12.15 11.51 .35	12.2	11.07 .49	13.07 .31	9.20 .26			
Trochlearsulcusbreite	83 3.7-4.5 4.29 .14	21 4.0-4.5 4.27 .14	11 4.5-5.1 4.75 .19	19 4.4-5.1 4.68 .17	5.4	4.40 .18	5.30 .26	3.47 .08			
kl. Trochleadurchmesser	94 5.1-6.3 5.60 .22	27 5.0-5.8 5.36 .19	12 5.8-6.3 5.95 .19	22 5.6-6.3 5.90 .22	6.3	5.67 .56	6.45 .48	4.22 .19			
Höhe d. medial. Trochlearcrista	76 1.0-1.5 1.30 .10	21 1.1-1.4 1.23 .10	11 1.5-1.9 1.70 .11	19 1.3-1.9 1.70 .17	1.8	1.64 .20	2.15 .22	1.1			
größte Länge	7 + 2° 83.1-±91 86.4 2.2	12 83.1-89.0 85.35 1.9	1 100.0	3 94.9-104.2 98.27 5.15	104.5	94.8 5.28	104.68 2.82	64.72 2.71			
physiol. Länge	8 + 1° 82.2-89.4 84.82 2.75	12 80.7-86.8 83.04 1.92	1 96.2	3 91.5-101.0 95.17 5.11	99.4	92.4 5.17	101.38 2.83	62.50 2.98			
Caputbreite x 100	34 91.9 - 103.9	97.9 2.9	10 83.9 - 93.1	89.8 2.6	92.7	94.5 4.6	93.6 3.9	99.2 1.7			
Caputdurchmesser	13 26.9 - 29.7	28.9 .9	4 24.05 - 28.0	26.2 1.7	26.3	25.2 1.7	27.4 .7	31.1 .5			
(Caputbr. + Cond.br.) x 100 physiol. Länge	91 34.5 - 39.6	37.8 1.2	30 39.1 - 43.0	41.0 1.1	44.3	39.8 .8	40.5 1.3	37.7 1.9			
Trochlearsulcusbr. x 100 Condylusbreite	91 8.6 - 13.5	11.3 1.0	30 11.6 - 16.7	14.6 1.2	14.7	14.8 2.2	16.4 1.4	12.0 .4			
Höhe d. med. Crista x 100 Condylusbreite											

### 3.3. Antebrachium

#### 3.3.1. Radius

##### Messungen

1. Caputbreite zwischen dem lateralsten und dem medialsten Punkt des Caput normal zum medianen Sulcus in der Fovea und normal zur Collumachse.
2. Caputdurchmesser: cranio-caudal zur Caputbreite.
3. Collumbreite: kleinste Entfernung der lateralen von der medialen Kante parallel zur Caputbreite.
4. Corpusbreite: größte Entfernung der lateralen von der medialen Kante.
5. Corpusedurchmesser: normal zur Corpusbreite an der breitesten Stelle.
6. Distale Breite: zwischen dem lateralsten und dem medialsten Punkt normal zur Längsachse der Facies articularis carpea und normal zur Schaftachse.
7. Distaler Durchmesser: cranio-caudal normal zur distalen Breite.
8. Größte Länge

9. Physiologische Länge: vom proximalsten Punkt der Gelenkfläche zum Capitulum humeri bis zum proximalsten der Facies articularis carpea an der Caudalseite.

Längenermittlung bei Radius und Ulna:

Für die vorliegende Untersuchung standen nur zwei vollständige Radien und eine vollständige Ulna zur Verfügung. Aufgrund der hohen Korrelation der beiden Unterarmelemente (Antebrachiumquotient  $\frac{U}{R}$ ), wie sie am rezenten Vergleichsmaterial von *Lepus* und *Oryctolagus* ermittelt werden kann, können zusätzliche Daten für Variationsbreite und Längenverhältnisse erhalten werden (Tab. 3a und 4a). Der Vergleich mit juvenilen Radien verdeutlicht die Variationsbreite (Tab. 3b und 4b).

Tabelle 3 a. Längen adulter Radii und Ulnae von *H. beremendensis*. Hochgestellte Kreise kennzeichnen am Objekt konstruierte, Sternchen rechnerisch ermittelte Daten; M = Mittelwert, s = Standardabweichung, R = größte Länge des Radius, r = physiologische Länge des Radius, U = größte Länge der Ulna, u = physiologische Länge der Ulna.

	R	r	$\frac{R}{r}$	U	$\frac{U}{u}$	$\frac{U}{R}$
DA 4B/63/48 (distal beschädigt)	81.2°	79.8	1.018	94.7*	84.2*	1.125*
2C <sub>1</sub> /63/10	82.1	80.6	1.019	95.8°	85.3°	1.123
2C <sub>1</sub> /64/144 (Olecranon fragmentär)	83.8°	82.3*	1.018*	97.2°	86.4	1.127
4B/63/8	85.6	84.1	1.018	100.0°	89.2°	1.121
2C <sub>1</sub> /64/63	88.2°	86.6*	1.018	103.0	91.3	1.128
M	84.2	82.7		98.2	87.3	1.166
s	2.8	2.75		3.35	2.9	

Tabelle 3 b. Rekonstruktive Längenbestimmung juveniler Radii von *H. beremendensis* durch Ansetzen einer juvenilen distalen Epiphyse unter Berücksichtigung des Epiphysenknorpels und Errechnung der zugehörigen Ulnalängen mit den aus Tab. 3 a erhaltenen Verhältnissen.

	R	r	U	
DA 2C <sub>1</sub> /63/36	77.5°	76.1*	90.4*	80.4°
2C <sub>1</sub> /63/86	80.1°	78.6*	93.3*	82.4°
4B/63/5	81.0°	79.5*	94.5*	84.0°
4B/63/1	83.0°	81.5*	96.8*	86.1°
2C <sub>1</sub> /63/5	84.0°	82.5*	98.0*	87.1°
2C <sub>1</sub> /63/107	85.0°	83.5*	99.1*	88.1°

Tabelle 4 a. Längen adulter Radii und Ulnae von *Lepus* sp. aus Deutsch-Altenburg. Abkürzungen siehe Tab. 3 a. Ulnalängen ermittelt unter Rezentvergleich ( $\frac{U}{r} = 1.051$ ;  $\frac{U}{u} = 1.107$ );  $\frac{U}{R}$  ist als Test zu werten.

	R	r	$\frac{R}{r}$	U	$\frac{U}{R}$
DA 4B/67/5	98.0	96.5	1.016	112.3*	101.4*
4B/63/9	99.6	98.0	1.016	114.0*	103.0*
4B/63/17	102.4	100.6	1.018	117.0*	105.7*
4B/63/35	113.4	111.8	1.014	130.1*	117.5*
M	103.35	101.7		118.35	106.9
s	6.94	6.9		8.07	7.3

Tabelle 4 b. Rekonstruktive Längenbestimmung juveniler Radii und Ulnae von *Lepus* sp. aus Deutsch-Altenburg. Abkürzungen und Methode siehe Tab. 3 b.

	R	r	$\frac{R}{r}$	U	$\frac{U}{R}$
DA 2C <sub>2</sub> /63/1	99.2*	97.6	1.016	113.6*	102.6*
4B/64/24	102.7*	101.0*	1.016*	117.6*	106.2°
4B/63/34	108.0°	106.3°	1.016	123.6*	111.6*

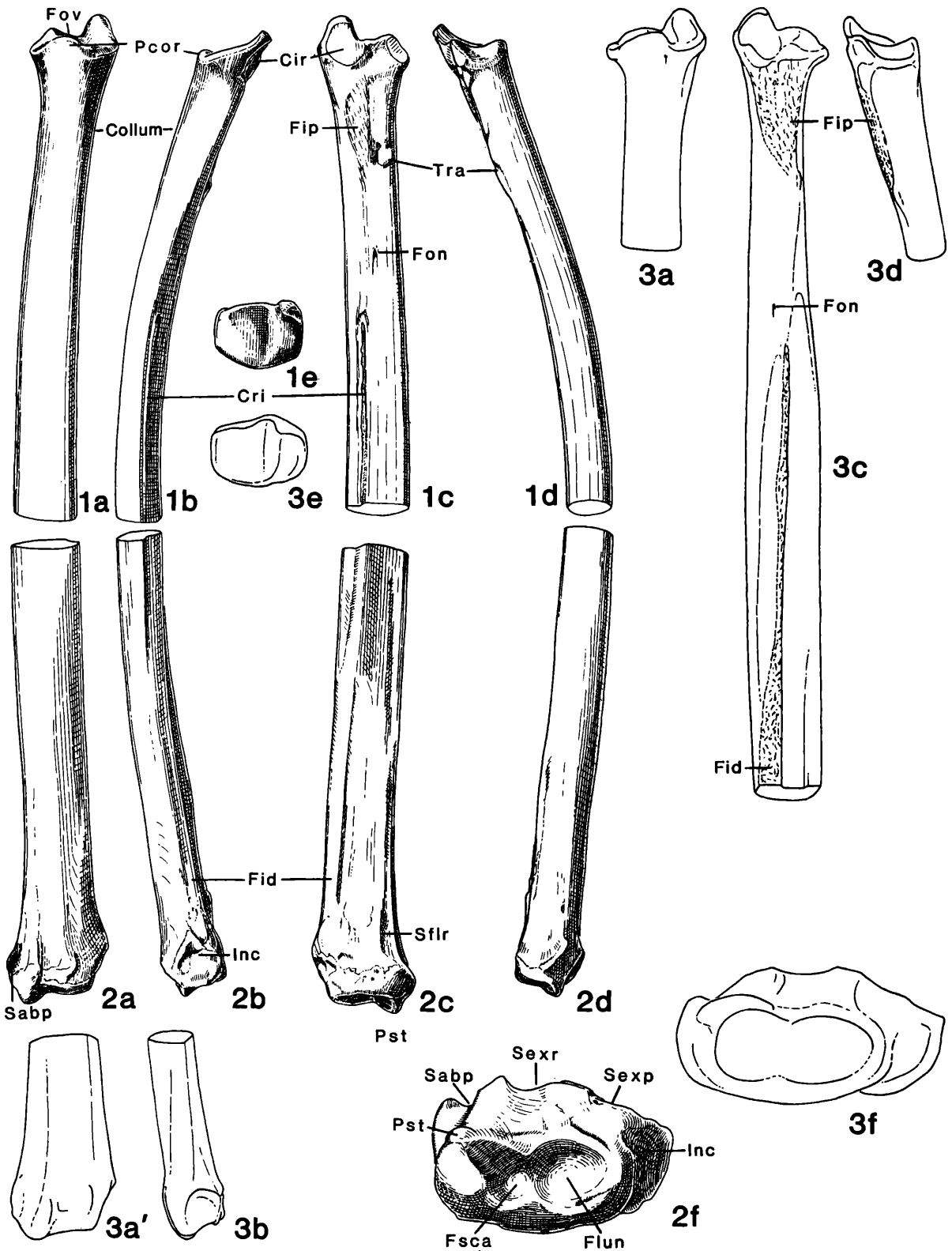
Abb. 5. Radius sin. von *Hypolagus* und *Lepus* aus Deutsch-Altenburg.

Fig. 1–2: *H. beremendensis*; Fig. 1 = DA 2C<sub>1</sub>/63/86, Fig. 2 = DA 4B/63/8. Fig. 3: *Lepus* sp., DA 4B/63/17. a) cranial, b) lateral, c) caudal, d) medial, e) proximal, f) distal. Vergrößerungen: a) – e) 2-fach, f) 4-fach. Cir Circumferentia articularis radii, Cri Crista interossea radii, Fid Facies interossea distalis, Fip Facies interossea proximalis, Flun Facies lunati, Fon Foramen nutricium, Fov Fovea capitis radii, Fscap Facies scapuloidei, Inc Incisura ulnaris, Pcor Processus coronoideus, Pst Processus styloideus radii, Sabp Sulcus tendinis abductoris pollicis longus, Sexr Sulcus tendinis extensoris pollicis et digiti II, Sexp Sulcus tendinis extensoris carpi radiales, Sflr Sulcus tendinis flexoris carpi radialis, Tra Tuberositas radii.

Selbst an Bruchstücken des cranialen Unterarmelements sind die beiden Leporidenarten gut zu unterscheiden. Die laterale Facette der Fovea capitis radii, die mit dem Capitulum humeri gelenkt, ist caudal meist geringfügig niedriger als bei *Lepus* sp. Dem Außenrand fehlt die bei *Lepus* in typischer Weise ausgebildete leichte Hochziehung, die die Gelenksfläche gesäumt erscheinen läßt (Abb. 5, Fig. 1e, 3a, 3e). Die Kante zum medianen Sulcus, in dem die laterale Crista der Humerus-Trochlea gelenkt, ist im Gegensatz zu *Lepus* gut gerundet. Der mediale sattelförmige Teil der Fovea ist schmaler und hat eine kontinuierliche, mediale Abdachung. Beim echten Hasen verflacht diese nach medial, wodurch sie leicht konkav wird. Der gesamte mediale Teil ist bei *Lepus* sp. aus dem Altpleistozän und bei *L. europaeus* breiter als bei *L. timidus*. Im Caput-Breiten-Durchmesser-Verhältnis ergibt sich keine Differenzierung zwischen *Hypolagus* und *Lepus* (Tab. 5).

Der stärker strukturierte Kontaktbereich zur Ulna distal der zweigeteilten Circumferentia articularis (Facies interossea proximalis) ist in der Medianen leicht eingetrogt (Fig. 1c). Er endet auf der Höhe der Tuberositas für die Bizeps-Termination, die kaum über die Medialkante hinausragt. Das Collum bei *Lepus* sp. ist in Relation zur Caputbreite schmaler, seine caudale Synarthrosenfläche eher konvex. Dadurch hat das Collum fast kreisrunden Querschnitt. Der fossile *Lepus* ist auch darin dem Feldhasen ähnlicher als dem Schneehasen mit konkaver Facies interossea. In proximalen Bruchstücken erweist sich die Position des Foramen nutricium als differentialdiagnostisches Merkmal; es liegt bei *H. beremendensis* weiter proximal.

Das Corpus radii hat vom Collum bis knapp vor das distale Ende subparallele Ränder. Die Facies cranialis ist stärker konvex. Im distalen Drittel treten beim adulten Tier zwei annähernd parallele Kanten in Erscheinung. Der dadurch gebildete laterale Streifen kann so wie der mittlere auch leicht konkav sein; der Querschnitt des Schaftes wird dadurch trapezförmig. Das Durchmesser-Breiten-Verhältnis ist generell größer als bei *Lepus* (Tab. 5). Das Verhältnis von Corpusbreite zu Länge scheint stärker zu variieren, erreicht aber doch größere Werte. Beim altpleistozänen *Lepus* wie bei den rezenten Arten nimmt die Diaphysenbreite nach etwa einem Drittel ihrer Länge sehr rasch an Breite zu, demzufolge ein flaschenförmiger Umriß der Cranialfläche entsteht. Zur Caudalseite: die Crista interossea des *Hypolagus*-Radius beginnt meist in einer medianen seichten Furche, biegt bei etwa halber Länge als schmaler Grat in leichter Krümmung zur Lateralkante ab (Abb. 5, Fig. 1c, 2c). Im Distaldrittel verläuft sie subparallel zu dieser. Durch die Crista entsteht eine nach außen abfallende oder auch konkave Fläche, sowie eine innere konvexe bis leicht konkave, die zunehmend die distale Facies caudalis einnimmt. Beim fossilen *Lepus* bildet die Crista interossea einen medianen schmalen Kamm in einer sonst ebenen bis leicht konkaven Facies caudalis (Abb. 5, Fig. 3c). Ab etwa der halben Länge wird der Querschnitt flach elliptisch – die Crista verbreitert sich zu einer 2–3 mm breiten Facies interossea distalis. Diese wird medial von einer etwa 1.5 mm breiten flachen Rinne begrenzt. Eine derartige Ausbildung findet sich eher bei *L. timidus* als bei *L. europaeus*. Letztere scheint allgemein einen größeren Corpusedurchmesser zu haben. Die Krümmung des Radius von *H. beremendensis* ist größer, da der distale annähernd gerade Querschnitt etwa 60 Prozent der Gesamtlänge beträgt, bei *Lepus* etwa 75 Prozent.

Im Bereich der distalen Epiphysennaht sind bei *Hypolagus* eine tiefe Furche für die Sehne des Abductor pollicis in medialer Position sowie zwei seichtere Extensoren-Sulci ausgebildet (Abb. 5, Fig. 2f).

Die Incisura ulnaris ist eine breite, verkehrt-u-förmige Delle. Sie liegt weiter lateral als bei *Lepus*, bei dem auch die distale Facies interossea eine eher caudale Fläche darstellt. Diese ist bei *L. europaeus* am deutlichsten begrenzt; die Incisura ist schmaler und höher. Am Durchmesser-Breiten-Verhältnis des distalen Endes (Trochlea radii) lassen sich *Hypolagus* und *Lepus* gut unterscheiden (Tab. 5). Die mediale Seite ist bei *Hypolagus* durch den inneren Kamm der Abductor-pollicis-Furche stark verbreitert, häufig leicht konkav. Die Facies articularis carpea ist schmaler und deutlich zweigeteilt (Abb. 5, Fig. 2f, 3f). Die laterale kurzovale Facette für das Lunatum (Os carpi intermedium) ist etwa gleich groß wie bei *Lepus* sp., aber etwas seichter. Von dieser ist durch eine Einziehung des cranialen Randes, oft auch durch einen schwachen Rücken, die kleine Facette für das Scaphoid (Os carpi radiale)

Tabelle 5. Maße des Radius (\* siehe Kap. 3.3.1, Längenermittlung bei Radius und Ulna', ° = rekonstruierte Längen).

	<i>H. beremendensis</i>				<i>Lepus</i> sp.				<i>L. timidus</i> <i>timidus</i>	<i>L. timidus</i> <i>varronis</i>	<i>Lepus</i> <i>europaeus</i>	<i>Oryctolagus</i> <i>cuniculus</i>
	DA 2C <sub>1</sub>		DA 4B		DA 2A–E		DA 4B					
Caputbreite	107 6.7–8.1	7.29 .30	22 6.7–7.8	7.19 .34	10 7.7–8.5	8.09 .24	15 7.5–8.7	8.13 .33	8.6	7.87 .68	9.39 .45	6.00 .20
Caputdurchm.	110 4.4–5.4	4.92 .24	22 4.4–5.5	4.82 .26	10 5.2–5.7	5.42 .15	15 5.2–5.7	5.55 .18	6.2	5.52 .41	6.37 .27	3.86 .30
Collumbreite	87 3.6–4.6	4.09 .22	20 3.5–4.6	4.11 .33	9 4.0–4.7	4.33 .24	17 4.0–4.9	4.47 .24	4.9	4.23 .33	5.10 .46	2.95 .31
Corpusbreite	30 4.2–6.3	5.40 .42	14 4.8–6.0	5.36 .37	3 6.0–6.5	6.23 .25	10 6.0–6.8	6.40 .26	7.0	5.66 .54	6.92 .77	3.84 .10
Corpusdurchm.	30 3.0–4.0	3.47 .27	14 2.8–3.9	3.39 .36	3 2.8–3.5	3.20 .36	12 3.0–3.7	3.26 .24	3.7	3.33 .22	4.37 .35	2.55 .44
dist. Breite	40 7.2–9.4	8.01 .42	7 7.7–8.8	8.33 .45	—	—	13 8.8–9.9	9.48 .31	10.1	9.25 .63	10.27 .42	5.95 .37
dist. Durchm.	40 5.1–7.0	5.71 .35	9 5.3–6.4	5.74 .39	—	—	13 4.8–6.2	5.42 .34	6.5	5.50 .52	6.20 .17	4.25 .24
größte Länge*	1 + 2° 82.1–88.2°	84.7 3.15	1 + 1° 81.2°; 85.6	—	—	—	3 + 1° 98°–113.4	103.4 6.9	110.0	99.6 4.6	112.7 5.0	60.2 2.4
physiol. Länge*	1 + 2° 80.6–86.6°	83.2 3.1	2 79.8; 84.1	—	—	—	3 + 1° 96.5°–111.8	101.7 6.9	108.4	98.1 4.6	111.1 4.8	58.9 2.4
<u>Corpusdurchm. x 100</u> Corpusbreite			48 53.6 – 85.7	64.5 6.4			15 43.1 – 56.5	51.3 3.6	52.9	59.1 3.6	62.9 4.2	66.3 10.0
<u>dist. Durchm. x 100</u> dist. Breite			46 62.5 – 82.1	71.0 3.9			13 54.5 – 63.9	57.1 2.5	64.4	59.0 1.9	60.0 1.0	71.5 .8
<u>Corpusbreite x 100</u> physiol. Länge			4 + 1° 5.21 – 7.38	6.58 .92			4 5.90 – 6.46	6.27 .26	6.5	5.77 .46	6.19 .44	6.52 .19
<u>(Caputbr. + dist. Br.) x 100</u> physiol. Länge			2 + 1° 18.4 – 19.6	19.2 .7			3 + 1° 16.5 – 18.4°	17.2 .9	17.2	17.2 .5	17.7 .7	20.2 .4

abgesetzt. Der Processus styloideus erreicht vom Cranialrand aus eine größere Höhe. Die Trennung der beiden Teilfacetten scheint beim Schneehasen noch deutlicher zu sein als beim biharischen und beim Feldhasen.

Im Gesamthabitus hat unter den verglichenen *Lepus*-Arten der Alpenschneehase bei geringster Länge den schlanksten Radius, gefolgt vom biharischen *Lepus*, vom Nordischen Schneehasen und vom Feldhasen. Dieser hat an seinem Radius ein deutlich kleineres Epiphysenbreiten-Längen-Verhältnis und ein im Mittel kleineres Corpusbreiten-Längen-Verhältnis als der kleinere *Hypolagus* (Tab. 5).

Größere Ähnlichkeiten zwischen *Oryctolagus* und *H. beremendensis* sind:

- ein nur wenig größeres Epiphysenbreiten-Längen-Verhältnis beim europäischen Wildkaninchen,
- die flache Facies caudalis des Halses,
- die Parallelrandigkeit und der Querschnitt des Schaftes,

- der Verlauf der Crista interossea,
- die Robustheit des distalen Endes,
- die distale Facettierung und der hohe Proc. styloideus.

Bei *Oryctolagus* ist die Krümmung etwas stärker; der distale gerade Schaftabschnitt beträgt etwa die halbe Radiuslänge. Die Sehnenfurchen an der Cranialseite sind noch ausgeprägter.

### 3.3.2. Ulna

#### Messungen

1. Proximaler Olecranon Durchmesser: zwischen dem cranialen und dem caudalen Scheitelpunkt der Kantenkrümmung in der Medianen der proximalen Sehnenfurchen (Sulcus tendinis tricipitis; Abb. 6, Fig. 1e).
2. Kleinster Olecranon Durchmesser: zwischen cranialer und caudaler Kante.
3. Olecranon diagonale („Länge des Proximalrandes des Processus olecrani“ bei DUERST, 1926): größte Entfernung zwischen dem distalsten Punkt des Processus anconeus und dem Tuber olecrani.
4. Olecranonlänge (Länge des Cranialrandes des Olecranons): sagittaler Abstand zwischen dem cranialen Scheitelpunkt der Krümmung zur proximalen Sehnenfurchen und dem distalsten des Proc. anconeus.
5. Breite der Incisura radialis: zwischen dem lateralsten und dem medialsten Punkt der Gelenkfacetten normal zur Längsachse.
6. Corpurchmesser an der Inc. radialis: zwischen der Verbindungslinie der beiden cranialsten Punkte der Inc. radialis und der Caudalkante.
7. Kleinste Corpurbreite: zwischen medialer und lateraler Kante.
8. Distaler Durchmesser: zwischen dem cranialsten Punkt der Circumferentia articularis und dem caudalsten des Processus styloideus normal zur Längsachse.
9. Caputlänge (größte Länge der distalen Epiphyse): von der Epiphysennaht zum distalsten des Proc. styloideus in der Längsachse.
10. Größte Länge
11. Physiologische Länge: vom distalsten Punkt der proximalen Artikulationsfacetten in der Incisura trochlearis zum distalsten des Proc. styloideus.

Zur Längenermittlung siehe Kap. 3.3.1.

Es ist nur eine einzige vollständige Ulna von *H. beremendensis* aus DA erhalten; es gibt jedoch reichlich proximale Bruchstücke, die ebenso wie die distalen eine eindeutige Zuordnung ermöglichen. Das Gesamterscheinungsbild der Ulna des biharischen *Lepus* kann ebenfalls mit Hilfe eines fast vollständigen subadulten Exemplares rekonstruiert werden; sie ist deutlich länger und im distalen Bereich viel stärker reduziert.

Das Olecranon der *Hypolagus*-Ulna ist in der Seitenansicht höher und schmaler (Abb. 6). Durch den zunehmenden cranio-caudalen Durchmesser zur Radiusfacette hin erscheint es leicht geknickt zur Achse des Corpus. Das Verhältnis zum Proximaldurchmesser ist generell größer. Der Tuber als Terminationsbereich des Triceps ist nach caudal nicht so kräftig entwickelt wie vergleichsweise bei *L. europaeus*. Bei *L. timidus* scheint dieser ebenfalls schwächer. Auffallend ist das mediale, die proximale Sehnenfurchen des Caput longum des Triceps begrenzende, bis etwa 1 mm hohe, lappenförmige Tuberculum laevigatum. Das 1 mm weiter caudal beginnende laterale ist generell etwas niedriger. Die mediale Seite des Olecranon ist abweichend und kaum so intensiv strukturiert wie bei *Lepus*: sie weist nicht jene proximale und caudale Umrahmung von Muskelterminationskämmen auf, sondern bildet mit dem medialen Tuberculum laevigatum eine meist glatte parallelogrammförmige Facies concava (Abb. 6, Fig. 1d). In Relation zur Gesamtlänge ist das Olecranon generell etwas länger als bei *Lepus* (Tab. 6). Der Processus anconeus ist meist etwas schwächer ausgeprägt, die Incisura trochlearis erscheint dadurch nicht so tief. Aus ihrem Außenrand entwickelt sich in konkaver Krümmung der Processus coronoideus lateralis. *Lepus* hat an dieser Stelle meist einen scharfen Knick, sodaß der Processus markanter aus der Lateralfläche hervortritt. Die distale Einbuchtung zwischen medialer und lateraler Radiusfacette ist bei *H. beremendensis* schmaler und tiefer. Die unmittelbar distal anschließende Facies interossea wölbt sich meist nach cranial. Dadurch ist die Medialkante abgerundet, bevor sie weiter distal den Margo interosseus bildet. In der Regel ist auch der laterale Rand nicht so kantig wie bei *Lepus*. Die Facies lateralis des Corpus verschmälert sich gegen distal stärker zugunsten der breit bleibenden Facies medialis. Die sichelförmige Terminationsfacette für die Biceps-Brachialis-

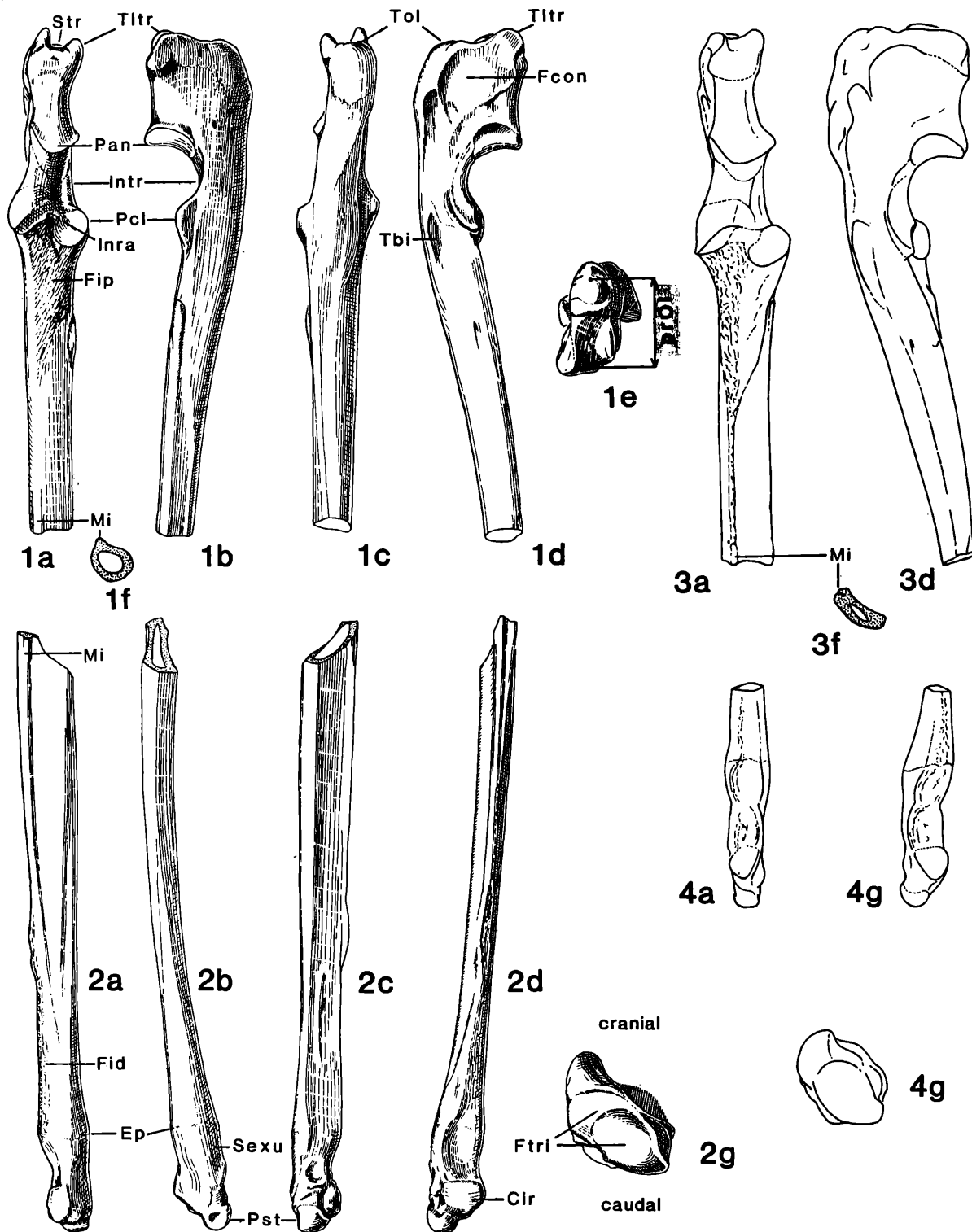


Abb. 6. Ulna sin. von *Hypolagus* und *Lepus* aus Deutsch-Altenburg.

Fig. 1–2: *H. beremendensis*; Fig. 1 = DA 2 C<sub>1</sub>/64/78, Fig. 2 = DA 2C<sub>1</sub>/64/63, geringfügig ergänzt nach DA 2C<sub>1</sub>/64/163. Fig. 3–4: *Lepus* sp.; Fig. 3 = DA 32/1/1, Fig. 4 = DA 4B/64/38. a) cranial, b) lateral, c) caudal, d) medial, e) proximal, f) Querschnitt am Beginn des Margo interosseus, g) distal. a) – f) 2-fach, g) 4-fach.

Cir Circumferentia articularis ulnae, Ep Epiphysennaht, Fcon Facies concava, Fid Facies interossea distalis, Fip Facies interossea proximalis, Ftri Facies triquetri, Inra Incisura radialis, Intr Incisura trochlearis, Mi Margo interosseus, Pan Processus anconeus, Pcl Processus coronoideus lateralis, prOl proximaler Olecranondurchmesser, Pst Processus styloideus ulnae, Sexu Sulcus tendines extensores digitorum laterales et carpi ulnaris, Str Sulcus tendinis tricipitis, Tbi Tuberositas tendinis bicipitis-brachialis Tltr Tubercula laevigata tricipitis, Tol Tuber olecrani.



Tabelle 6. Maße der Ulna (\* siehe Kap. 3.3.1 'Längenermittlung bei Radius und Ulna', \*\* = errechnet aus den Mittelwerten der beiden Einzelmaße, ° = rekonstruierte Längen).

<i>H. beremendensis</i>				<i>Lepus</i> sp.				<i>L. timidus</i> <i>timidus</i>	<i>L. timidus</i> <i>varronis</i>	<i>Lepus</i> <i>europaeus</i>	<i>Oryctolagus</i> <i>cuniculus</i>	
DA 2C <sub>1,30</sub>			DA 4B	DA 2A-E		DA 4B, 32						
proximaler	73		10									
Olecr.-Durchm.	6.5-8.7	7.74 .56	7.6-8.6	7.99 .29	8.5-9.5	9.13 .38	8.6-10.0	9.34 .45	8.7	8.34 .60	10.53 .32	5.71 .22
kleinster	77		11									
Olecr.-Durchm.	8.0-9.7	8.80 .36	8.4-9.6	8.77 .49	9.5-10.9	10.40 .43	10.1-11.0	10.57 .32	10.6	9.55 .67	11.97 .63	6.84 .26
Olecranon-	78		11									
diagonale	9.8-12.1	10.87 .51	9.7-11.6	10.75 .57	12.3-13.8	13.07 .52	12.5-14.2	13.45 .57	13.3	12.14 .50	14.90 .72	9.08 .50
Olecranon-	73		13									
länge	6.6-8.2	7.34 .43	6.5-7.9	7.26 .52	7.3-8.6	8.18 .48	7.4-9.4	8.48 .62	8.2	7.82 .51	8.73 .96	6.41 .66
Breite der	100		15									
Incis. radialis	6.3-7.4	68.3 .31	6.4-7.1	6.65 .27	7.1-7.9	7.42 .30	7.2-8.0	7.52 .22	8.0	7.38 .61	9.13 .25	5.94 .26
Corpusdurchm.	92		12									
bei der Incis.	5.1-6.25	5.61 .31	5.2-6.25	5.64 .40	5.8-6.35	6.06 .18	5.8-6.9	6.23 .35	6.4	5.57 .62	6.93 .89	4.60 .26
radialis												
kleinste	14		5									
Corpusbreite	2.95-4.0	3.49 .35	2.2-3.7	3.00 .54	---	---	2.1-3.0	2.57 .45	1.8	1.82 .38	2.2 .9	2.88 .27
gr. Durchm. bei	13		9									
d. dist. Epiph.-	4.1-5.3	4.52 .33	3.9-4.8	4.39 .34	4.3	---	3.7; 4.2	---	3.2	3.31 .40	3.43 .49	3.65 .31
naht												
Caputlänge	14		10									
	8.1-9.6	8.73 .44	8.2-9.4	8.73 .38	10.5	---	10.8; 11.3	---	10.4	10.70 1.13	10.77 .40	5.25 .64
dist. Durchm.	29		11									
	4.7-5.6	5.10 .22	4.6-5.1	4.82 .16	4.0-4.3	4.16 .15	4.0-4.5	4.31 .21	4.3	4.48 .47	4.63 .06	3.9 .21
gr. Länge*	1 + 2°		2°									
	95.8-103.0	98.7 3.8	94.7; 100.0	---	---	---	112.3-130.1	118.35 8.1	126.2	113.7 5.4	129.15 5.0	71.5 2.9
physiol. Länge*	2 + 1°		2°									
	85.3-91.3	87.7 3.2	84.2; 89.2	---	---	---	101.4-117.5	106.9 7.3	114.0	103.7 5.0	116.5 3.9	62.2 2.2
Corpusdurchm./Inc.rad. x 100				64	17							
proxim. Olecranondurchm.		62.4 - 86.4	72.0 5.6	60.0 - 75.6		66.0 3.8	73.6	66.3 5.0	65.5 6.5	81.5 3.6		
distaler Durchm. x 100				23	3							
Caputlänge		51.0 - 65.0	56.7 3.5	39.8 - 41.0		40.3 .6	41.3	42.0 3.1	43.1 1.1	73.9 6.6		
Olecranonlänge x 100				1								
physiol. Länge		8.54	8.4**			7.8**	7.2	7.5 .2	7.5 .6	10.3 1.0		
kleinste Corpusbr. x 100				2								
physiol. Länge		3.72; 3.94°	3.8**			2.4**	1.6	1.7 .4	1.9 .7	4.7 7		

Sehne auf der Höhe der Incisura radialis ist geringfügig schmaler und kürzer (Abb. 6, Fig. 1d, 3d). Der Schaftquerschnitt hat annähernd die Form eines rechtwinkligen Dreiecks, wobei der rechte Winkel von dem gut gerundeten Margo caudalis gebildet wird. Die craniale Fläche nimmt lanzettför-

mit der Breite des Schaftes ab. Die distale Facies interossea ist als maximal 3 mm breite Verbreiterung der Crista entwickelt (Abb. 6, Fig. 2a, 2d).

*Lepus* sp. hat eine stärker strukturierte immer konkave und spitzdreieckige proximale Facies interossea. Sie ist vom distal folgenden flach rinnenförmigen Teil der Cranialseite deutlich abgesetzt. Diese neigt sich distad nach lateral, wobei bei sehr stark abnehmender Schaftbreite diese zur Gänze von der distalen Facies interossea gebildet wird. Lateral wie medialer Rand sind scharfkantig. Bei den rezenten als Vergleichsmaterial zur Verfügung stehenden *L. europaeus* liegt der Margo caudalis als hervortretende Kante etwa in der Mitte der beiden caudalen Flächen, die zum Teil konkav sind. Der Querschnitt bei halber Corpuslänge ist rinnenförmig. An *Lepus* sp. aus Deutsch-Altenburg ist an dieser Stelle ein niedrig-rechtwinkliger Querschnitt zu beobachten, ähnlich wie bei *H. beremendensis*. Bezüglich der geringsten Schaftbreite, das heißt der Stärke der ulnaren Reduktion, zeigt sich eine relativ große Variationsbreite. In Relation zur Gesamtlänge wird allerdings der bei *Lepus* verwirklichte Grad von *H. beremendensis* nicht erreicht (Tab. 6).

Die distale Epiphyse (Caput ulnae) ist bei *Hypolagus* kürzer. Die Epiphysenfuge bzw. der Nahtquerschnitt ist subquadratisch. An der medialen Seite liegt nach einer gegenüber *Lepus* sp. viel schwächeren Konkavität eine kissenförmige Circumferentia articularis (Abb. 6, Fig. 2d). Sie hat einen Durchmesser von rund 2.5 mm und hebt sich mediocranial vom Caput ab. Ihre Hauptfläche liegt annähernd in der Sagittalebene der Ulna. Die Circumferentia hat eine ebene dreieckige Distalfläche, die caudal von einem breiten Processus styloideus bzw. der Facies triquetri begrenzt wird. Der cranio-caudale Durchmesser des Caput übertrifft jenen von *Lepus*; bei diesem liegt die Circumferentia als gerade bis leicht konvexe Fläche dem distalen Abschnitt der Konkavität an, in welche der Radius eingreift. Sie weist dadurch eher nach proximocranial (Fig. 4a). Ein gutes Unterscheidungsmerkmal an distalen Fragmenten ist die geringe Caputlänge bei *Hypolagus* und deren Verhältnis zum großen Durchmesser (Tab. 6).

Als besondere Ähnlichkeiten der Ulnae von *H. beremendensis* und *O. cuniculus* sind zu nennen:

- der elongate, parallelogrammförmige Umriß des Olecranon (möglicherweise als Folge sehr entsprechender Terminationen des Triceps brachii),
- die Relieferung der medialen Seite des Olecranon (Terminationen von Tensor fasciae antebrachii, des Anconeus minimus, des Articularis cubiti und Ursprung des Flexor carpi ulnaris),
- die Größe und Lage der Facies interossea,
- die Größe und Position der Circumferentia am Caput, deren breite Distalfläche bei Palmarflexion mit dem Triquetrum gelenkt. In der Breite dieser Facette nimmt bemerkenswerterweise das Wildkaninchen die Mittelstellung zwischen *Lepus* und *Hypolagus* ein.

Bei *Oryctolagus* ist die Ulna noch beträchtlich kürzer und die distale Schaftbreite in geringerem Maß reduziert als bei *Hypolagus*.

### 3.3.3. Rekonstruktion des Antebrachium von *H. beremendensis*

Die speziell ausgeprägten Facies interossea der beiden Einzelknochen sowie die Menge des Materials läßt eine Rekonstruktion des Unterarms von *H. beremendensis* vornehmen (Abb. 7). Die morphologischen Abweichungen von *Lepus* und Ähnlichkeiten mit *Oryctolagus* zeigen, daß das Corpus der Ulna über die gesamte Länge des Radius dieses lateral um annähernd die Hälfte seiner Breite überragt hat. Die dadurch gebildete Furche läßt eine *Lepus* gegenüber kräftigere Entwicklung des M. abductor pollicis als wahrscheinlich annehmen. Jene starke ulnare Verbreiterung bei halber Unterarmlänge, wie sie bei *O. cuniculus* auftritt, ist jedoch nicht vorhanden. Die distale Radioulnarjunktur nimmt eine etwas laterale Position als bei *Lepus* ein. An der Gelenkfläche zum Carpus zeigt sich durch den großen cranio-caudalen Durchmesser sowie durch die longitudinalen Strukturen der dorsalen Einziehung und der Facettentrennung eine deutlich geringere Betonung der Transversalachse. Diese ist bei *Lepus* sehr ausgeprägt (Abb. 5, Fig. 2f, 3f; Abb. 6, Fig. 2g, 4g). Die Beweglichkeit zwischen Unterarm und Carpus von *H. beremendensis* dürfte jener von *O. cuniculus* wenig nachgestanden sein.

Abb. 7. Rekonstruktion des linken Antebrachium von *H. beremendensis* nach einem vollständigen Radius (DA 4B/63/8) und drei Ulnafragmenten (DA 2C<sub>1</sub>/64/63, DA 2C<sub>1</sub>/64/68, DA 4B/64/35). a) cranial, b) lateral; 2-fach.

### 3.4. Carpus

Das bisherige Fundgut von Deutsch-Altenburg umfaßt Belege der neun Handwurzelknochen von unterschiedlicher Häufigkeit. Sie reichen aus, die Unterschiede von *H. beremendensis* und *Lepus* sp. zu analysieren und Rekonstruktionen der Handwurzel vorzunehmen.

#### 3.4.1. Scaphoid

##### Messungen

1. Durchmesser: größter dorso-palmarer Durchmesser.
2. Breite: medio-lateral, normal zur Facies lunati.
3. Größte Höhe: proximo-distal zwischen den Schiebellehrebalken.

Das Os carpi radiale hat dorso-palmar elongaten Umriss (Abb. 8); bei verhältnismäßig gleich großer medio-lateraler Breite hat es gegenüber dem rezenten *Lepus* einen größeren Durchmesser (Tab. 7). Dieser kommt besonders durch den breiten, massiven palmaren Processus carpi medialis zustande. Alle proximalen Kanten sind abgerundet. Die dorsale Höhe ist sehr gering; im Gegensatz zu *Lepus*, bei dem eine echte Dorsalseite entwickelt ist. Das Höhen-Durchmesser-Verhältnis ist bei *Hypolagus* kleiner als bei *L. europaeus*. Die Gelenkfacette für das Centrale ist sehr seicht und undeutlich ausgebildet.

Zwei kürzere Scaphoide aus Deutsch-Altenburg haben eine tiefe halbmondförmige Centrale-Facette wie die rezenten *Lepus*-Arten. Sie sind dem biharischen echten Hasen zuzuschreiben. Mit ihrem geringen Durchmesser und ihrer großen Höhe liegen sie dem Feldhasen näher als dem Schneehasen, dessen Facies centralis auch nicht so tief ist.

Das Scaphoid von *O. cuniculus* ist etwas höher, zeigt aber sonst große Übereinstimmung in Morphologie und Größenverhältnissen mit *Hypolagus*, jenes von einem dem Vergleich hinzugezogenen Zuchtkaninchen selbst in den absoluten Maßen.

#### 3.4.2. Lunatum

##### Messungen

1. Durchmesser: dorso-palmarer Durchmesser parallel zur Medialseite.
2. Breite: medio-lateraler Abstand der Dorsalränder normal zum Durchmesser.
3. Höhe: zwischen dem proximalsten Punkt der Radiusfacette und dem distalsten der Dorsalseite parallel zur Dorsalseite.



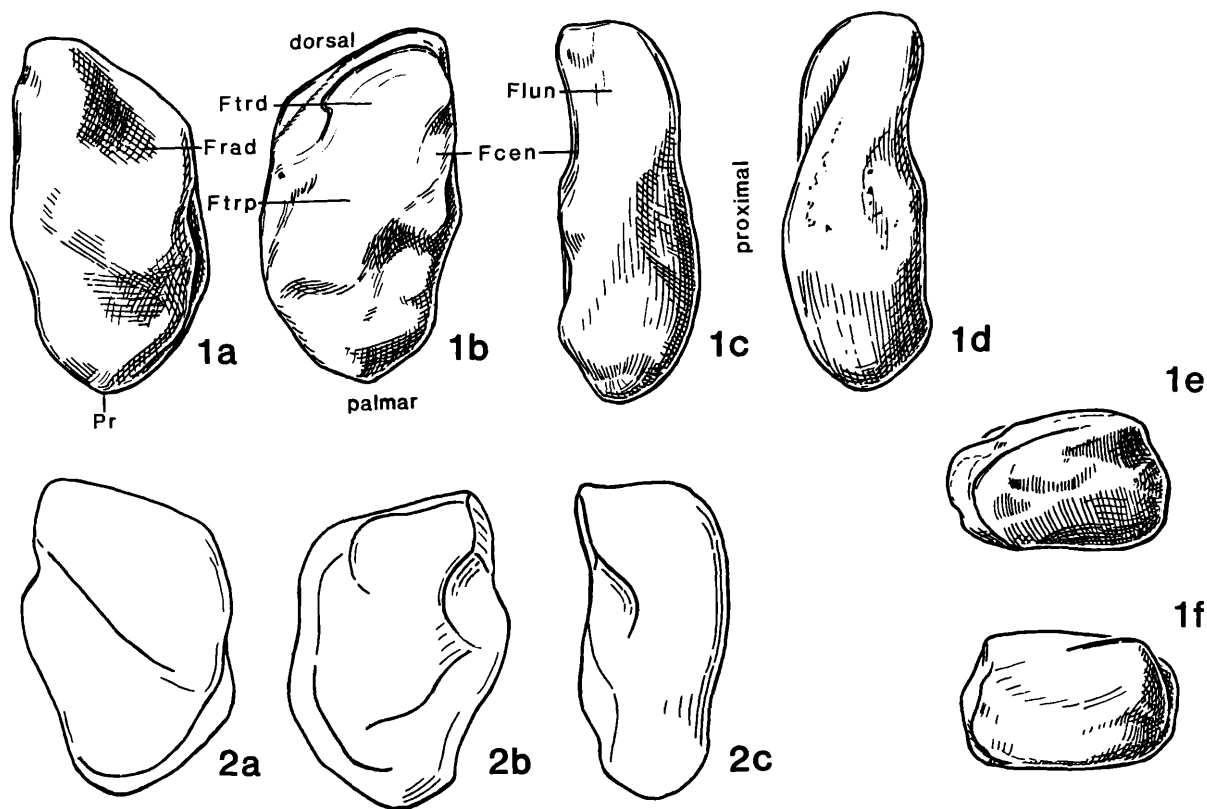


Abb. 8. Scaphoid sin. von *Hypolagus* und *Lepus* aus Deutsch-Altenburg.  
Fig. 1 : *H. beremendensis*, DA 2C<sub>1</sub>/65/1. Fig. 2: *Lepus* sp., DA 4B/65/1 (spiegelbildlich). a) proximal, b) distal, c) lateral, d) medial, e) dorsal, f) palmar. 7-fach.  
Fcen Facies centralis, Flun Facies lunati, Frad Facies radii, Ftrd Facies trapezoidei, Ftrp Facies trapezii, Pr Processus scaphoidei (Processus carpi medialis).

Tabelle 7. Maße des Scaphoids

	<i>H. beremendensis</i>				<i>Lepus</i> sp.	<i>L. timidus</i> <i>timidus</i>	<i>L. timidus</i> <i>varronis</i>	<i>Lepus</i> <i>europaeus</i>	<i>Oryctolagus</i> <i>cuniculus</i>
	DA 2C <sub>1</sub> , 22, 30		DA 4B		DA 4B				
Durchmesser	4 6.4–6.85	6.70 .20	3 6.4–6.95	6.68 .28	6.1; 6.15	6.8	6.12 .59	6.98 .38	4.80 .10
Breite	4 3.8–4.4	4.04 .25	3 3.8–4.45	4.20 .35	2 4.1	4.7	4.38 .43	4.78 .29	3.12 .10
Höhe	4 2.4–2.75	2.54 .15	3 2.5–2.8	2.65 .15	2 2.6	2.7	2.52 .21	3.12 .16	2.15 .09
<u>Breite x 100</u> Durchmesser	7 56.6 – 64.9		61.1 3.2		66.7; 67.2	69.1	71.1 2.3	68.6 3.3	65.2 2.3
<u>Höhe x 100</u> Durchmesser	7 35.6 – 42.2		39.0 2.6		42.3; 42.6	39.7	40.8 .9	44.7 2.6	44.9 2.8

Das Os carpi intermedium von *Hypolagus* ist im Vergleich zu *Lepus* etwas schmaler, es hat ein kleineres Breiten-Längen-Verhältnis (Abb. 9; Tab. 8). Das palmare Tuberculum ist schmaler, nicht so massiv und lateral weniger stark nach distal gekrümmt; die palmare Höhe ist viel geringer als die dorsale. Die distale Konkavität wird von einer meist etwas längeren, weniger tiefen Facette für das Centrale eingenommen. Dorsal von dieser liegt die annähernd dreieckige Facies capitati dorsalis. Lateral schließen die beiden Teilartikulationsflächen für das Hamatum an. Am *Lepus*-Lunatum ist der dorsale Anteil der Hamatum-Gelenkfläche stets schmaler als jene für das Capitatum. Wie bei *Lepus* kann auch bei *H. beremendensis* eine kleine Facies capitati palmaris auftreten.

Die Lateralseite zeigt den deutlichsten Unterschied (Abb. 9, Fig. 1c, 2c). Der Margo distalis ist stärker konkav, sodaß die ganze Seite niedriger und kleiner erscheint. Die vordere Triquetrumfacette erstreckt sich mit breiter distaler Basis pilzförmig bis an die Dorsoproximalecke. Bei *Lepus* bleibt sie meist lappenförmig bis subtrigonal niedrig; die Facettierung ist allgemein markant ausgeprägt. Generell ist das Intermedium von *Lepus* verhältnismäßig breiter und höher. *Lepus* sp. aus Deutsch-Altenburg steht morphologisch zu *L. europaeus* näher als zu *L. timidus varronis*, dessen Facies centralis seichter ist.

*Oryctolagus* hat ebenfalls ein schmales Lunatum. Wie bei *H. beremendensis* ist die Lateralseite niedrig und die Triquetrumfacette hoch. Die dorsalen Teilfacetten für Capitatum und Hamatum sind annähernd gleich groß.

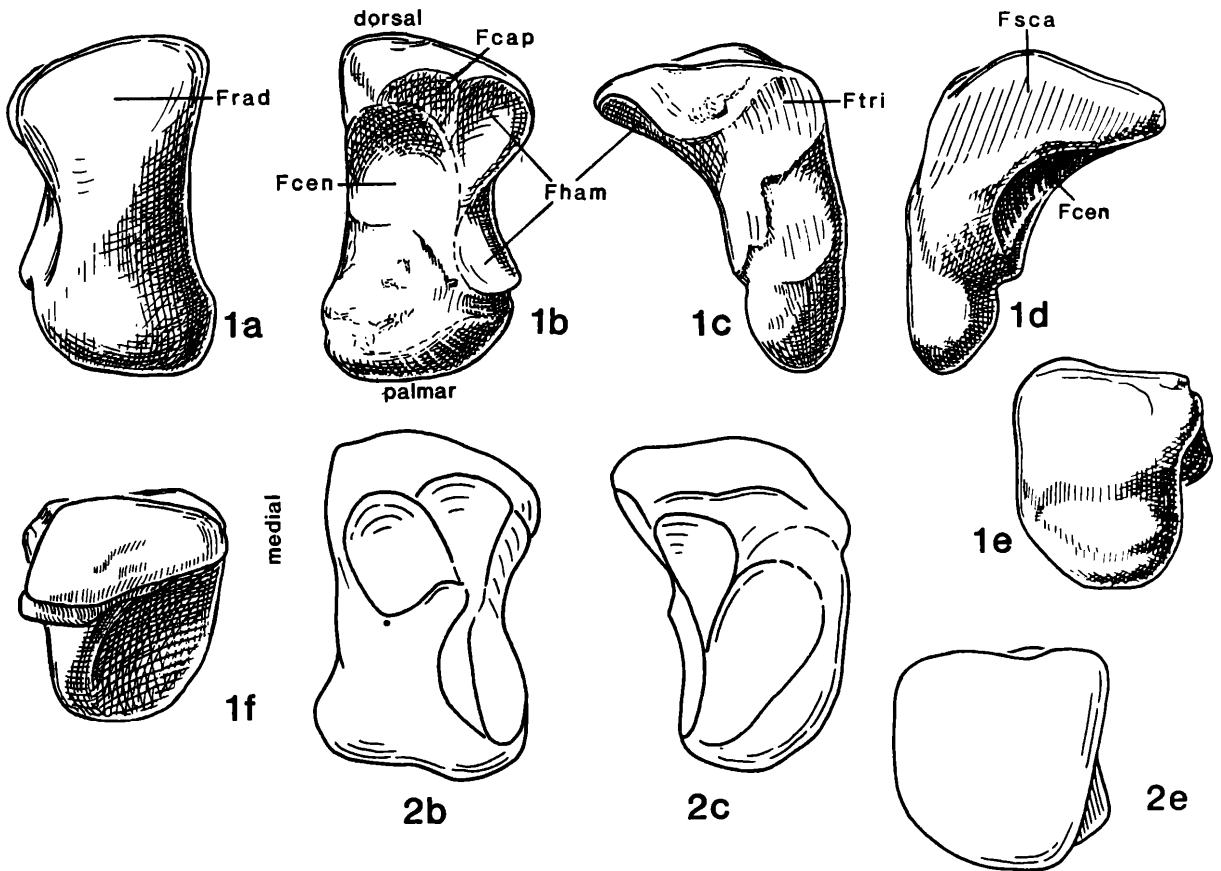


Abb. 9. Lunatum sin. von *Hypolagus* und *Lepus* aus Deutsch-Altenburg.

Fig. 1: *H. beremendensis*, DA 4B/65/8. Fig. 2: *Lepus* sp., DA 4B/65/14 (spiegelbildlich). a) proximal, b) distal, c) lateral, d) medial, e) dorsal, f) palmar. 7-fach.

Fcap Facies capitati, Fcen Facies centralis, Fham Facies hamati, Frad Facies radii, Fsca Facies scaphoidei, Ftri Facies triquetri.

Tabelle 8. Maße des Lunatum

	<i>H. beremendensis</i>				<i>Lepus sp.</i>		<i>L. timidus timidus</i>	<i>L. timidus varronis</i>	<i>Lepus europaeus</i>	<i>Oryctolagus cuniculus</i>
	DA 2C <sub>1</sub>		DA 4B		DA 4B, 32					
Durchmesser	8 5.6–6.05	5.91 .16	8 5.5–6.0	5.83 .18	5 5.75–6.2	5.97 .16	6.1	5.70 .42	6.47 .25	4.5 .2
Breite	7 3.0–3.5	3.33 .16	8 3.1–3.4	3.27 .10	5 3.45–3.7	3.61 .10	3.8	3.55 .21	3.87 .06	2.37 .15
Höhe	8 3.8–4.1	4.00 .09	8 3.7–4.1	3.91 .14	5 3.9–4.4	4.16 .21	4.55	4.20 .36	4.90 .17	3.05 .09
Breite x 100 Durchmesser		15 53.6 – 60.3		56.1 1.8	5 58.5–62.6	60.5 1.6	62.3	62.4 3.0	59.8 1.6	55.7 2.4

## 3.4.3. Triquetrum

## Messungen

1. D u r c h m e s s e r dorso-palmarer Durchmesser des Corpus normal zur langen Achse der Gelenkgrube für den Processus styloideus ulnae, parallel zur distalen Hamatum-Facette.
2. H ö h e kleinster Abstand zwischen den Proximalrändern der Ulnagrube (Balken der Schiebelehre liegt dorsalem und palmarem Rand auf) und der Hamatum-Facette.

Das Os carpi ulnare hat eine deutlich geringere proximo-distale Höhe als jenes von *Lepus*; besonders im Bereich der ovalen Gelenkgrube für den Processus styloideus der Ulna (Abb. 10; Tab. 9). Diese ist bei *Hypolagus* größer, besonders aber breiter. Der proximomediale Processus, der wie bei *Oryctolagus* bei Extension der Hand an die craniomedial des Caput ulnae liegende Facette gereicht haben dürfte, ist gut entwickelt. Die Artikulationsfläche zum Lunatum an der Medialseite ist meist gut erkennbar erhaben und pilzförmig. Die proximopalmare Pisiforme-Facette beginnt vom medialen Processus etwas abgesetzt und ist medio-lateral konkav. Auf der Distalseite ist die Gelenkfläche zum Hamatum palmar breiter als bei *Lepus*. Im medialen Bereich ist sie subangular. Das Tuberculum triquetri erscheint gegenüber dem Corpus eher nach distal als – wie bei *L. europaeus* – nach palmar geneigt.

Die Erkennung des biharischen *Lepus* am Ulnare ist aufgrund folgender Merkmale sehr gut möglich (Fig. 2): größere Höhe, kleine Ulnagrube, niedere Lunatum-Facette, breite und schwach konvexe Pisiforme-Facette, rundliche Hamatum-Facette bzw. tiefe, breite mediopalmare Einziehung zwischen Hamatum- und Metapale-V-Gelenkfläche an der Distalfäche; der palmare Fortsatz ist eher schmaler. *O. cuniculus* zeigt mit diesem Element größte Ähnlichkeiten mit *H. beremendensis*.

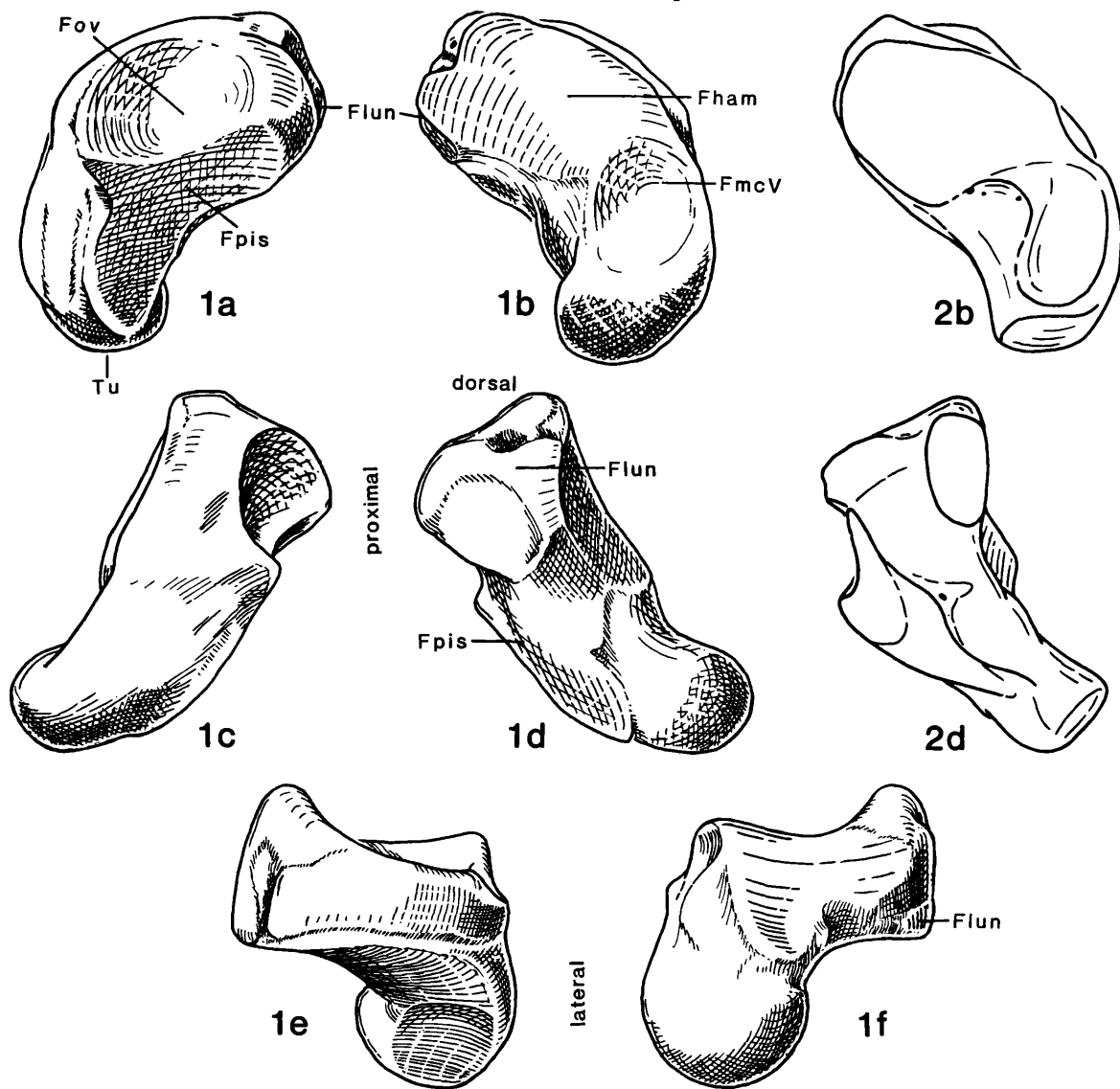
Tabelle 9. Maße des Triquetrum

	<i>H. beremendensis</i>				<i>Lepus sp.</i>		<i>L. timidus timidus</i>	<i>L. timidus varronis</i>	<i>Lepus europaeus</i>	<i>Oryctolagus cuniculus</i>
	DA 2C <sub>1</sub>		DA 4B		DA 4B					
Durchmesser	19 3.3–3.8	3.52 .14	10 3.3–3.9	3.57 .19	4 3.65–3.85	3.75 .08	4.1	3.65 .30	4.11 .23	2.80 .18
Höhe	19 2.05–2.5	2.27 .14	12 2.05–2.45	2.24 .12	4 2.6	2.60	2.8	2.48 .21	2.81 .17	1.47 .09
Durchmesser x 100 Höhe		30 57.9 – 69.0		63.8 3.5	4 67.5–71.2	69.3 1.5	68.3	68.0 .9	71.6 5.3	56.0 5.0

Abb. 10. Triquetrum sin. von *Hypolagus* und *Lepus* aus Deutsch-Altenburg.

Fig. 1: *H. beremendensis*, DA 2C<sub>1</sub>/65/18, geringfügig ergänzt nach DA 2C<sub>1</sub>/65/21. Fig. 2: *Lepus* sp., DA 4B/65/31. a) proximal, b) distal, c) lateral, d) medial, e) dorsal, f) palmar. 7-fach.

Fham Facies hamati, Flun Facies lunati, FmcV Facies metacarpalis V, Fov Fovea articularis capitis ulnae, Fpis Facies pisiformis, Tu Tuberculum palmare triquetri.



#### 3.4.4. Pisiforme

##### Messungen

1. Physiologische Länge: vom palmarsten Punkt der Kante zwischen Triquetrum- und Ulna-Facette zum palmarsten des Pisiforme.
2. Dorsale Breite: größte Breite, in der Längsachse der Facies triquetri.
3. Höhe: proximo-distal, normal zur Längsachse.

Als Sesambein variiert das Pisiforme etwas stärker in seinen Größendimensionen. Es erscheint jedoch kleiner als jenes von *Lepus*. In Deutsch-Altenburg 4 wird *H. beremendensis* deutlicher vom gleichalten *Lepus* übertroffen. In der Robustheit – ausgedrückt durch das Verhältnis der Höhe zur Länge – ist kein Unterschied festzustellen (Tab. 10). Der Processus styloideus medial der konkaven ovalen Ulna-Fovea ist bei *Hypolagus* niedrig breit (Abb. 11). Das Pisiforme ist dadurch angenähert hammerförmig. Die dorsodistale Facies triquetri ist schmaler, konvex und medio-lateral seicht gewellt. Medial endet sie abgerundet, ebenso palmar am Hals.

Abb. 11. Pisiforme sin. von *Hypolagus* und *Lepus* aus Deutsch-Altenburg.  
Fig. 1: *H. beremendensis*, DA 2C<sub>1</sub>/65/40. Fig. 2: *Lepus* sp., DA 4B/65/36. a) proximal, b) distal, c) lateral, d) medial, e) dorsal, f) palmar. 7-fach.  
Ful Facies ulnae, Ftri Facies triquetri, Pst Processus styloideus ossis pisiformis.

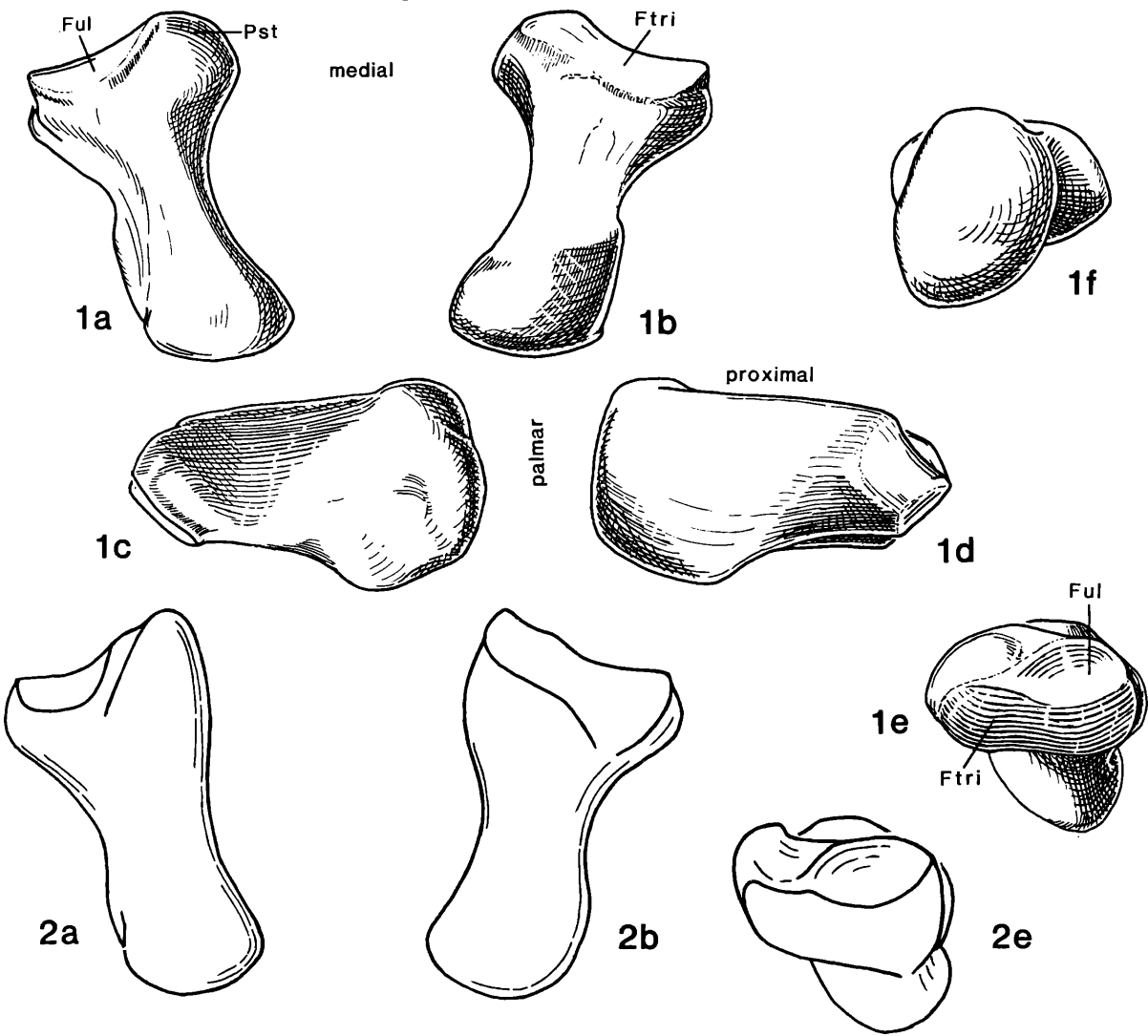


Tabelle 10. Maße des Pisiforme

	<i>H. beremendensis</i>				<i>Lepus</i> sp.		<i>L. timidus timidus</i>	<i>L. timidus varronis</i>	<i>Lepus europaeus</i>	<i>Oryctolagus cuniculus</i>
	DA 2C <sub>1</sub>		DA 4B		DA 4B					
physiol. Länge	23		4		5					
	5.8–7.0	6.40	5.45–6.4	5.96	6.35–7.05	6.63	7.0	5.90	7.50	4.28
		.27		.46		.26		.77	.41	.45
dors. Breite	23		3		4					
	3.8–4.45	4.09	3.4–4.15	3.78	4.0–4.4	4.20	4.6	4.19	4.48	3.03
		.18		.38		.18		.36	.23	.12
Höhe	23		4		6					
	3.0–4.2	3.68	3.3–3.6	3.45	3.65–4.1	3.86	3.75	3.60	4.45	3.12
		.28		.15		.17		.44	.39	.23
Höhe x 100	27				5					
physiol. Länge	51.4 – 66.1				54.4–60.6		53.6	61.3	59.5	73.0
								5.1	3.8	4.0



Beim rezenten wie beim biharischen *Lepus* nimmt die Triquetrum-Facette fast die gesamte craniale Breite ein; in medio-lateraler Richtung ist sie eben und normal dazu bei vier von sechs *Lepus*-Elementen aus Deutsch-Altenburg 4B – wie bei den rezenten – sogar leicht konkav. Medial spitzt sie sich zu, palmar gibt sie eine lappenförmige Verlängerung in den Hals ab (Fig. 2b). Der mediale Processus ist bei *Lepus* sp. schmal. Er überragt dorsal die Ulna-Facette und bildet mit dem Hals eine Gerade. Dadurch erhält das Pisiforme die Gestalt eines Y. Diese Ausbildung ist auch bei *L. europaeus* gegeben; der Alpenschneehase jedoch hat einen breiteren Processus, sein Pisiforme-Umriß vermittelt zwischen Y und T.

Der Dorsalabschnitt mit dem medialen runden Processus und der Ausbildung der Artikulationsflächen ist bei *Hypolagus* und bei *Oryctolagus* annähernd gleichgestaltig. Das Pisiforme des rezenten Kaninchens bildet jedoch eine massivere Palmareminencia, was sich im großen Höhen-Längen-Verhältnis ausdrückt (Tab. 10).

### 3.4.5. Trapezium

#### Messungen

1. Durchmesser: größter dorso-palmarer Durchmesser parallel zur Lateralseite.
2. Breite: medio-lateral normal zur Lateralseite.
3. Höhe: vom proximalsten zum distalsten Punkt der Dorsalseite, parallel zur Lateralseite.

Am Os carpal I zeigt sich im Detail das Problem der Zuordnung von kleinen Elementen nahe verwandter bzw. sehr ähnlicher Taxa, wenn diese nicht mit typischen Elementen in situ gefunden werden. Es sind insgesamt nur 6 Trapezia aus dem Biharium von Deutsch-Altenburg bekannt. Ihre unterschiedliche Größe und Ausbildung der Gelenkfacetten lassen von einer Klassifizierung absehen (Tab. 11). Die beiden Elemente DA 4B/65/55 und DA 4B/65/57 (Abb. 12) haben bei größerer dorso-palmarer Länge eine deutlicher konkave Proximalseite; sie artikuliert mit dem Scaphoid. Bei beiden ist medial eine große subtrigonale Metacarpale-I-Facette mit einer distalen Einziehung wie beim rezenten *L. europaeus* und *L. timidus* entwickelt. Die übrigen fünf kürzeren Elemente haben eine eher ovale Facette. Der distale gekrümmte Sulcus, der auf dem medialen Kiel des Metacarpale II gelenkt, ist bei allen Elementen – abgesehen von DA 4B/65/57 – schmal und tief. Bei letzterem ist er breiter

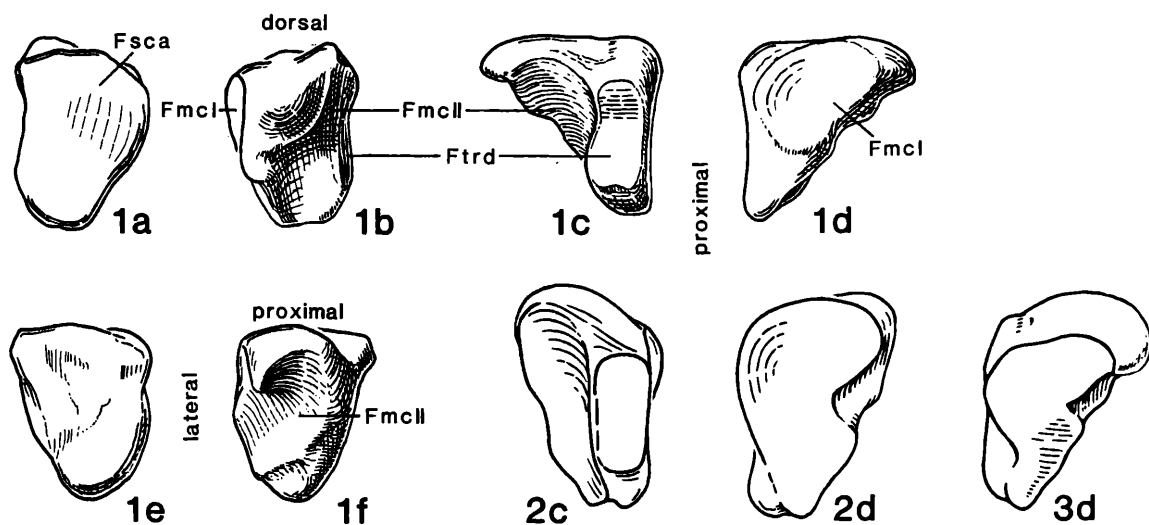


Abb. 12. Trapezium sin. von *Hypolagus* und cf. *Lepus* aus Deutsch-Altenburg.

Fig. 1: *H. beremendensis*, DA 2C<sub>1</sub>/65/59 (spiegelbildlich). Fig. 2–3: cf. *Lepus* sp.; Fig. 2 = DA 4B/65/57, Fig. 3 = DA 4B/65/55 (spiegelbildlich). a) proximal, b) distal, c) lateral, d) medial, e) dorsal, f) palmar. 7-fach.

Fmcl Facies metacarpalis I, Fmcll Facies metacarpalis II, Ftrd Facies trapezoidei, Fsca Facies scaphoidei.

Tabelle 11. Maße des Trapezium

	<i>H. beremendensis</i>				cf. <i>Lepus</i> sp.			<i>L. timidus</i> <i>timidus</i>	<i>L. timidus</i> <i>varronis</i>	<i>Lepus</i> <i>europaeus</i>	<i>Oryctolagus</i> <i>cuniculus</i>
DA 4B/65/ juvenil	56	58	54	59	53	55	57				
Durchmesser	(3.0)	3.2	3.4	3.4	3.7	3.9	4.0	3.6	3.62 .28	3.90 .20	2.53 .06
Breite	(2.3)	2.45	2.2	2.3	2.4	2.4	2.5	2.5	2.43 .30	2.80 .26	2.08 .15
Höhe	(2.4)	2.9	2.9	3.2	3.0	3.0	3.0	3.3	3.38 .20	3.77 .29	2.12 .13
Breite x 100 Höhe	(95.8)	84.5	75.9	71.9	80.0	80.0	83.3	74.2	71.7 4.6	74.3 1.8	93.8 9.1

und gegen lateral offen (Fig. 2c). Die Dorsalseite ist beim rezenten *Lepus* hoch und schmal. Der Winkel zwischen der Medialseite und der Facies trapezoidei scheint bei *L. timidus* kleiner zu sein als bei *L. europaeus*, bei dem die Dorsalseite subparallele Ränder hat. Die kleineren, zu *H. beremendensis* zu stellenden Trapezia aus Deutsch-Altenburg haben eine niedrigere und subtrigonale Dorsalseite.

*O. cuniculus* hat ein breiteres Trapezium; die Facies metacarpalis II ist schmal und tief. Die Mc-I-Gelenkfläche ist kaum eingezogen. Die Dorsalseite ist subtrigonal: die Mc-II-Facette bildet mit der Lateralseite einen größeren Winkel als bei *Lepus*.

### 3.4.6. Trapezoid

#### Messungen

1. Durchmesser: größter, dorso-palmar.
2. Breite: größte, normal zum Durchmesser.
3. Höhe: proximo-distal, normal auf die Proximalfläche.

Die beiden Ossa carpalia II, die aus Deutsch-Altenburg 2C<sub>1</sub> bekannt sind, sind bei geringer Länge schmaler und höher als jenes aus DA 4B, das zu *Lepus* sp. zu stellen wäre (Abb. 13; Tab. 12). Allen drei gemeinsam ist an der sattelförmigen Mc-II-Facette ein längerer lateraler und ein kürzerer medialer Anteil. Die Ausbildung der Artikulationsflächen ist an den Trapezoiden aus Deutsch-Altenburg 2 nicht so deutlich wie an dem aus DA 4B und jenem von *L. europaeus*.

Das *Oryctolagus*-Trapezoid ist verhältnismäßig schmal und hoch; auch in der Steilheit des Trapezoid-Metacarpal-Sattelgelenks läßt es sich besser mit *H. beremendensis* als mit *Lepus* vergleichen; die laterale Hälfte der Mc-II-Facette ist länger als die mediale.

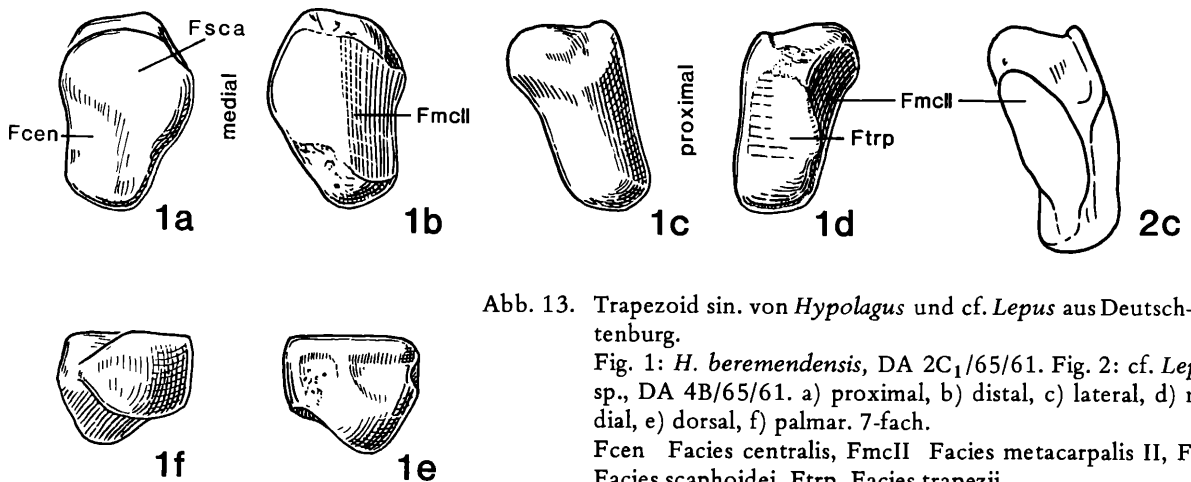


Abb. 13. Trapezoid sin. von *Hypolagus* und cf. *Lepus* aus Deutsch-Altenburg.

Fig. 1: *H. beremendensis*, DA 2C<sub>1</sub>/65/61. Fig. 2: cf. *Lepus* sp., DA 4B/65/61. a) proximal, b) distal, c) lateral, d) medial, e) dorsal, f) palmar. 7-fach.

Fcen Facies centralis, FmcII Facies metacarpalis II, Fscap Facies scaphoidei, Ftrp Facies trapezii.

Tabelle 12. Maße des Trapezoids

	<i>H. beremendensis</i> DA 2C <sub>1</sub>	<i>Lepus</i> sp. DA 4B	<i>L. timidus</i> <i>varronis</i>	<i>Lepus</i> <i>europaeus</i>	<i>Oryctolagus</i> <i>cuniculus</i>
Durchmesser	2 3.5; 3.55	1 4.15	3.73 .32	4.16 .12	2.5 .1
Breite	2.2; 2.45	2.5	2.42 .30	2.72 .08	1.4 .2
Höhe	1.9	1.9	1.87 .35	2.22 .17	1.4 .09
Breite x 100 Höhe	115.8; 128.9	131.6	130.5 8.8	122.4 1.6	98.2 5.2

3.4.7. Centrale

Messungen

- 1. Durchmesser: größter, dorso-palmar.
- 2. Breite: größte, normal zum Durchmesser.
- 3. Höhe: größte, am scheibenförmigen Corpus gemessen.

Von den drei bisher aus dem Biharium von Deutsch-Altenburg bekannten Elementen ist eines deutlich kleiner und niedriger (Abb. 14, Fig. 1). Die Proximalseite ist einheitlich flach konvex, mit schmalen dorsodistalem Fortsatz und fast symmetrisch. Das Höhen-Durchmesser-Verhältnis ist klein (Tab. 13). Es fehlt die am rezenten *Lepus* wie an den beiden weiteren Elementen aus dem Biharium vorhandene kalottenförmige Facies scaphoidei an der Medialseite. Auf der Distalseite ist die laterale angenähert halbkreisförmige Capitatum-Facette deutlich kleiner als bei *Lepus*. Die mediale Hälfte der Distalseite bildet eine schwach konkave Trapezoid-Facette.

*L. timidus* unterscheidet sich von *L. europaeus* in der geringeren Höhe und dadurch flacheren Scaphoid-Facette sowie in der eher subtrigonalen Gestalt (Tab. 13: kleineres Höhen-Durchmesser-Verhältnis).

*Oryctolagus*: Die Höhe ist gering, die Proximalseite flachkonvex, ohne Scaphoid-Kalotte, die Palmarkante aber sehr breit, sodaß der Umriß subtrigonal bis herzförmig ist.

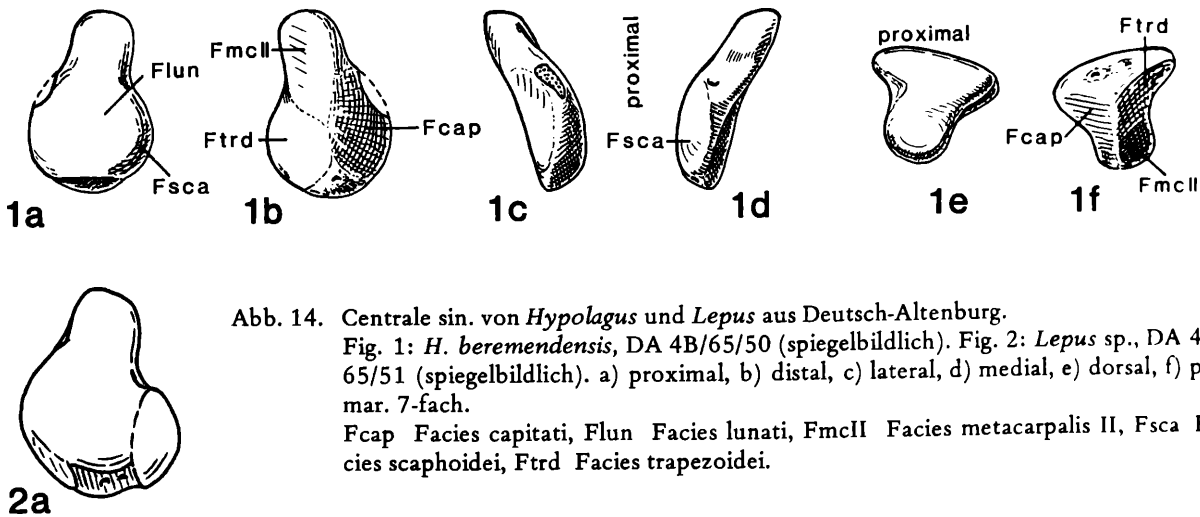


Abb. 14. Centrale sin. von *Hypolagus* und *Lepus* aus Deutsch-Altenburg. Fig. 1: *H. beremendensis*, DA 4B/65/50 (spiegelbildlich). Fig. 2: *Lepus* sp., DA 4B/65/51 (spiegelbildlich). a) proximal, b) distal, c) lateral, d) medial, e) dorsal, f) palmar. 7-fach.  
Fcap Facies capitati, Flun Facies lunati, FmcII Facies metacarpalis II, Fsca Facies scaphoidei, Ftrd Facies trapezoidei.

Tabelle 13. Maße des Centrale

	<i>H. beremendensis</i> DA 4B	<i>Lepus</i> sp. DA 4B	<i>L. timidus</i> <i>varronis</i>	<i>Lepus</i> <i>europaeus</i>	<i>Oryctolagus</i> <i>cuniculus</i>
Durchmesser	3.5	3.85; ± 4.3	3.58 .50	4.48 .08	2.75 .23
Breite	2.4	3.2	2.87 .42	3.35 .43	2.30 .23
Höhe	1.2	1.5; 1.6	1.22 .14	1.77 .29	1.07 .06
Höhe x 100 Durchmesser	30.1	33.3; 38.0	34.1 2.5	39.4 5.9	38.1 1.9

3.4.8. Capitatum

Messungen

- 1. Durchmesser: größter, dorso-palmar.
- 2. Dorsale Breite zwischen dem lateralsten Punkt des medialen Randes der Facies centralis und dem lateralsten der Facies hamati (Abb. 15, Fig. 1a).
- 3. Dorsale Höhe größter Abstand zwischen Lunatum- und Mc-III-Facette (Abb. 15, Fig. 1d).

Das Os carpal III hat geringere dorso-palmare Länge als bei *Lepus*; zwei große Elemente aus Deutsch-Altenburg 4 sind dieser Gattung zuzuordnen; ihre Breite ist in Relation zum Durchmesser kleiner als bei den übrigen, die zu *Hypolagus* zu stellen sind (Abb. 15; Tab. 14). Deren Proximalseite trägt eine meist längliche, etwa 1 mm breite Lunatum-Facette am Dorsalprocessus, der sich im Vergleich mit *Lepus* dorsad stärker verjüngt. Die halbmondförmige Facies centralis nimmt einen kleineren Raum ein. Nicht als Hohlkalotte wie bei *Lepus*, sondern als Furche erscheint die mediale Mc-II-Facette am *Hypolagus*-Capitatum. Die Distalseite wird dorsal von einer leicht konkaven, länglich ovalen Facies metacarpalis III eingenommen, die aber kürzer ist als jene bei *Lepus*. Palmar ist meist eine zweite, kleinere Mc-III-Artikulationsfläche zu erkennen. Die laterale Hamatum-Facette ist kürzer und

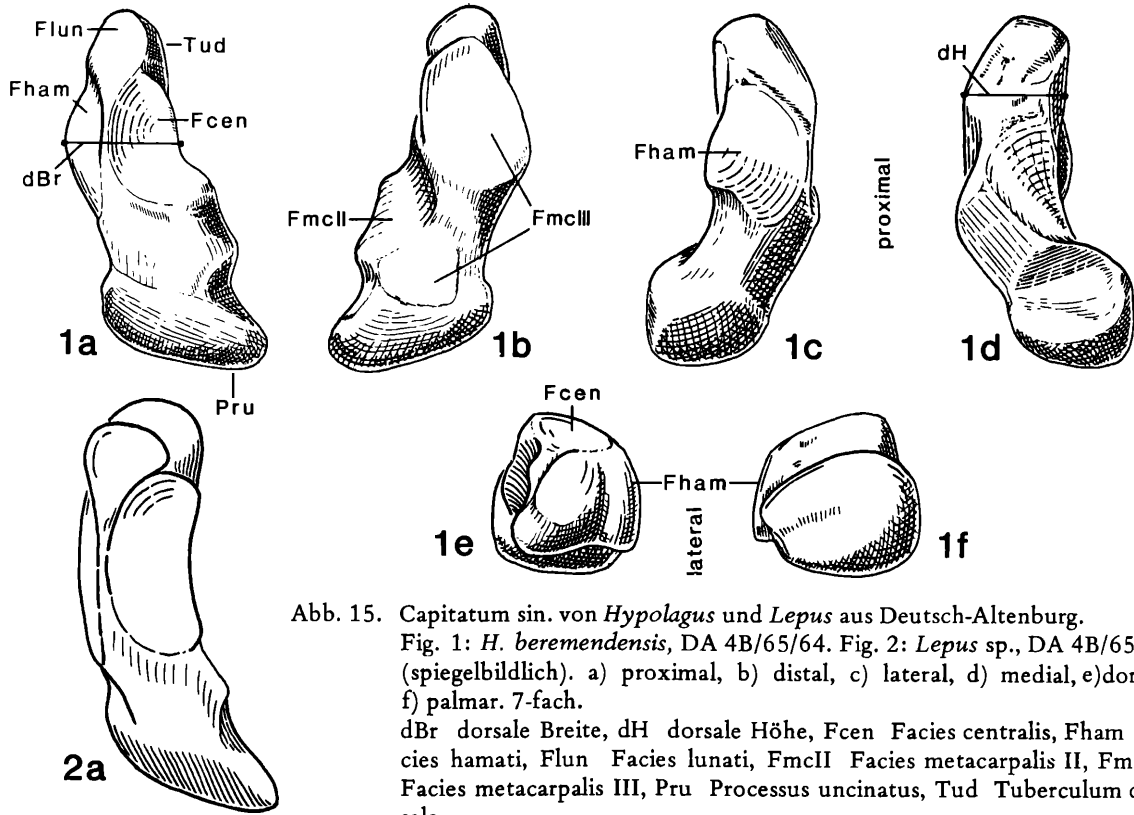


Abb. 15. Capitatum sin. von *Hypolagus* und *Lepus* aus Deutsch-Altenburg. Fig. 1: *H. beremendensis*, DA 4B/65/64. Fig. 2: *Lepus* sp., DA 4B/65/69 (spiegelbildlich). a) proximal, b) distal, c) lateral, d) medial, e) dorsal, f) palmar. 7-fach.  
dBr dorsale Breite, dH dorsale Höhe, Fcen Facies centralis, Fham Facies hamati, Flun Facies lunati, FmcII Facies metacarpalis II, FmcIII Facies metacarpalis III, Pru Processus uncinatus, Tud Tuberculum dorsale.

Tabelle 14. Maße des Capitatum

<i>H. beremendensis</i>					<i>Lepus</i> sp.	<i>L. timidus</i> <i>timidus</i>	<i>L. timidus</i> <i>varronis</i>	<i>Lepus</i> <i>europaeus</i>	<i>Oryctolagus</i> <i>cuniculus</i>	
	DA 2C <sub>1</sub>		DA 4B		DA 4B					
Durchmesser	5 5.9–6.75	5.32 .31	8 6.2–6.9	6.46 .24	2 7.5; 7.6	7.7	6.97 .70	7.75 .39	5.07 19	
dors. Breite	5 1.6–1.85	1.77 .10	7 1.8–2.0	1.88 .09	1.8; 1.85	2.1	1.87 .16	2.00 .26	1.48 18	
dors. Höhe	5 1.7–2.3	2.02 .22	8 1.8–2.15	2.00 .13	2.0; 2.15	2.0	1.80 .22	2.30 .28	1.63 .06	
13										
dors. Höhe x 100	27.3 – 37.1									
Durchmesser					31.4 2.5	26.7; 28.7	26.0	26.8 .9	29.6 2.7	28.4 1.1

stärker gewölbt als bei den untersuchten *Lepus*-Vertretern. Das Verhältnis der Höhe zum dorso-palmaren Durchmesser ist bei *H. beremendensis* größer als bei *Lepus* sp. Eine größere Höhe ist auch beim Feldhasen gegenüber dem Schneehasen zu beobachten.

Bei *Oryctolagus* ist die Hamatum-Facette ebenfalls etwas stärker gewölbt und das Dorsalende eher schmal.

3.4.9. Hamatum

Messungen

- 1. Durchmesser: größter dorso-palmarer Durchmesser parallel zum Margo medialis der Proximalseite.
- 2. Breite zwischen dem medialsten Punkt und dem lateralsten Punkt normal zum Margo medialis der Proximalseite.
- 3. Höhe: größter proximo-distaler Durchmesser (Distalseite auf Schiebelehbalken aufgelegt).

Am Os carpal IV lassen sich die beiden Leporidengattungen gut unterscheiden (Abb. 16). Die größere Breite im Verhältnis zum dorso-palmaren Durchmesser bei *Hypolagus* resultiert aus dem etwas spitzeren lateralen Hamulus (Tab. 15).

Die Proximalseite wird von zwei medial liegenden flachen bis leicht konvexen Lunatum-Teilfacetten und von der großen lateralen konkaven Triquetrum-Facette eingenommen. Letztere hat einen leicht gewellten palmaren Rand. An der mediopalmaren Ecke sitzt gut abgegrenzt durch eine Erhöhung die etwa 1 mm durchmessende ovale Facies lunati palmaris. Nach dorsal schließt sich eine bandförmige Facettierung an, die ebenfalls mit dem mittleren Proximalcarpale artikuliert. In der Medialansicht zeigt sich die verhältnismäßig größere Höhe gegenüber dem Durchmesser (Fig. 1d, 2d); der Margo proximalis ist im dorsalen Bereich konkav. Die „obere“ Artikulationsfläche für das Capitatum ist kurzoval und reicht nicht so weit nach dorsal, wohingegen die „untere“ für das Metacarpale III – im dorsalen stark konkaven Bereich mehr als die halbe Höhe einnimmt. Am Hamatum des biharieschen *Lepus* ist wie beim rezenten die Triquetrum-Facette palmar eingezogen (Fig. 2a). Seine Medialseite hat eine mehr oder minder einheitlich flachkonvexe Oberkante; die Facies capitati ist länglich oval und seicht; die Facies metacarpalis III ist ebenso weniger konkav. An der Distalseite ist bei *H. beremendensis* die Facettierung undeutlicher. Die Mc-IV-Gelenksfläche divergiert etwas stärker nach dorsal als bei *Lepus*, jene für das Metacarpale V bzw. einem möglichen Sesamoid (vgl. LYON, 1904:379) ist nach lateral stark verbreitert.

*Oryctolagus* nimmt in den Größenverhältnissen eine Zwischenstellung ein. Die Triquetrum-Facette ist palmar wie bei *H. beremendensis* nicht eingezogen. Auf der Medialseite ist die Facies capitati ebenso tief, die Mc-III-Gelenksfläche etwas kürzer als bei *Hypolagus*, aber ebenso wie bei diesem stärker nach distal konkav. Die Distalseite scheint deutlicher facettiert.

Abb. 16. Hamatum sin. von *Hypolagus* und *Lepus* aus Deutsch-Altenburg.

Fig. 1: *H. beremendensis*, DA 2C<sub>1</sub>/65/72. Fig. 2: *Lepus* sp., DA 4B/65/79 (spiegelbildlich). a) proximal, b) distal, c) lateral, d) medial, e) dorsal, f) palmar. 7-fach.

Fcap Facies capitati; Flun Facies lunati; FmcIII, IV, V Facies metacarpalis III, IV, V; Ftri Facies triquetri; Ham Hamulus; Pru Processus uncinatus.

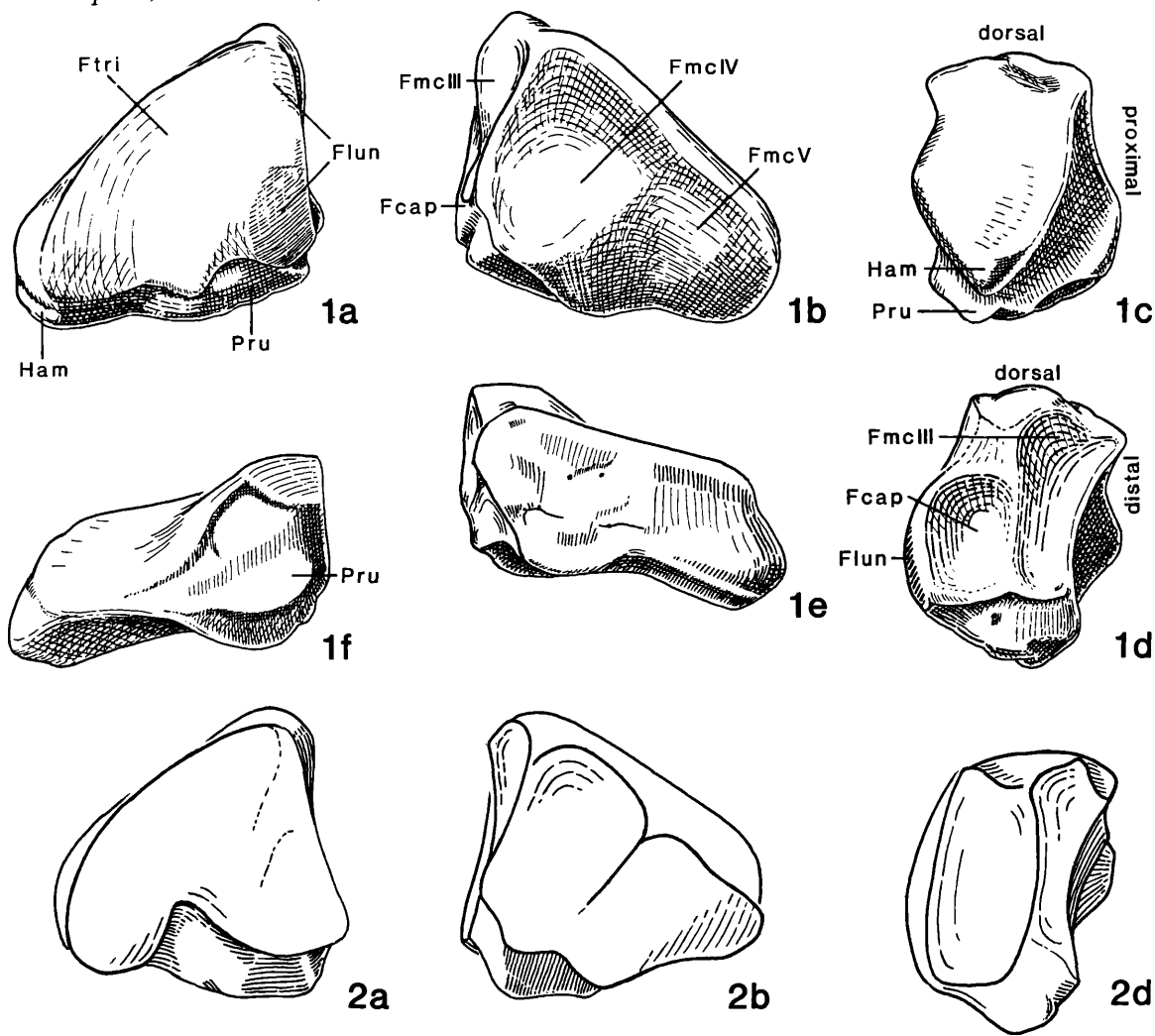


Tabelle 15. Maße des Hamatum

	<i>H. beremendensis</i>			<i>Lepus</i> sp.		<i>L. timidus timidus</i>	<i>L. timidus varronis</i>	<i>Lepus europaeus</i>	<i>Oryctolagus cuniculus</i>
	DA 2C <sub>1</sub>	DA 4B		DA 4B, 32					
Durchmesser	10 4.45–5.1	4.81 4.3–5.2	4.68 .23	4 4.9–5.3	5.14 .17	5.2	4.81 .37	5.63 .15	3.90 .09
Breite	10 5.3–6.3	5.76 5.25–6.2	5.73 .29	4 5.4–5.8	5.65 .17	6.5	5.40 .50	6.16 .52	4.43 .31
Höhe	10 3.1–3.5	3.30 3.0–3.45	3.21 .13	4 3.1–3.4	3.24 .12	3.3	3.10 .24	3.62 .42	2.63 .03
Höhe x 100 Durchmesser		21 61.2 – 75.0	68.7 3.5	4 59.6 – 66.3	63.0 2.9	63.5	64.4 1.8	64.1 5.8	66.7 2.2

### 3.4.10. Rekonstruktion des Carpus von *H. beremendensis*

Der Vergleich der Carpalia untereinander und Rekonstruktionsversuche der Handwurzel zeigen folgende Eigentümlichkeiten auf, die sie von *Lepus* sp. unterscheiden (Abb. 17):

- Die Gelenkfacetten sind generell weniger markant; sie sind nicht so scharfkantig begrenzt;
- Scaphoid und Lunatum sind im Verhältnis zu ihrer Breite dorso-palmar deutlich länger (Abb. 17, Fig. 1 und 4); sie dürften in dieser Richtung dennoch auf eine geringere Distanz miteinander artikuliert haben;
- das Triquetrum ist dorso-palmar schmaler; der proximomediale Processus ist höher, die Ulna-Grube größer;
- die gesamte proximale Carpalreihe ist in Relation zur dorso-palmaren Länge und zur Breite in proximo-distaler Richtung niedriger;
- die T-Gestalt des Pisiforme;
- Trapezium, Trapezoid und Capitatium sind dorso-palmar kürzer (Abb. 17, Fig. 2);
- die Dorsalseite des Trapezius überragt entsprechend ihrer geringen proximo-distalen Höhe kaum die lateralen Distalcarpalia (Abb. 12, Fig. 1e);
- die Scaphoid-Centrale-Artikulation hat eher den Charakter eines Eigelenks; aufgrund des kleinen Radius der kalottenförmigen Facies scaphoidei des Centrale von *Lepus* (Abb. 17, Fig. 5c) ist dessen Diarthrose eher in Richtung Zapfengelenk mit medio-lateraler Achse entwickelt;
- der Dorsalprocessus des Capitatium dürfte kaum größer als jener des sehr flachen Centrale sein.
- der Processus uncinatus des Capitatium bildet nicht jene kräftige Palmarprotuberanz im Sulcus carpi wie bei *Lepus*;
- die Capitatium-Hamatum-Artikulation ist dorso-palmar kürzer (Abb. 16, Fig. 1d);
- das Hamatum hat einen größeren Anteil an der Breite des Carpus;
- die Zweiteilung der Lunatum-Facette am Hamatum bildet eine zusätzliche Transversalstruktur;
- an der Carpo-Metacarpal-Artikulation zeigt sich generell eine kürzere dorso-palmar Facettierung in Relation zur Breite.

Die größere Ähnlichkeit mit *O. cuniculus*, wie sie in den Einzelbeschreibungen der Elemente hervor-gehoben wird, zeigt sich auch im Vergleich des gesamten Komplexes.

Der Carpus der untersuchten Leporiden – wie möglicherweise aller Lagomorphen – ist dem serialen Bautyp im Sinne von HOWELL (1944:148) zuzuordnen. Im Gegensatz zu den bei allen rezenten Ungulaten anzutreffenden versetzten (displaced) Typ, gelenkt beim serialen das Caputum in erster Linie mit dem Lunatum, zum Teil auch mit Centrale und Triquetrum, aber nicht mit dem Scaphoid.

## 3.5. Metacarpus

Proximalfragmente der Mittelhandknochen fallen meist in größerer Zahl an. Sie erlauben im konkreten Fall bereits eindeutige Zuordnungen. Vollständige Elemente können auch zu einer näherungsweise Größenbestimmung der Tiere nützlich sein.

Das innerste, kleinste und am stärksten abweichend gebaute Metacarpale der Leporiden scheint wichtiger funktionsmorphologischer Merkmalsträger für die Beweglichkeit in der Hand zu sein. Die Mittelhandknochen II bis V von *H. beremendensis* sind generell etwas kürzer als jene von *Lepus* sp. Ihr Schaftquerschnitt ist breit und abgeflacht. Die Basen sind verhältnismäßig breiter, ebenso wie vom Mittelstrahl abgesehen – die Capita. Der echte Hase aus Deutsch-Altenburg weicht bis auf den runden Schaftquerschnitt nicht vom rezenten Vergleichsmaterial ab; am Metacarpale III ist der Querschnitt in medio-lateraler Richtung am stärksten komprimiert.

In den Maßen zeigt sich eine Größenabnahme bei *H. beremendensis* und eine Größenzunahme bei *Lepus* sp. von DA 2 zu DA 4.

### 3.5.1. Metacarpale I

#### Messungen

1. Länge : größter proximo-distaler Durchmesser.
2. Breite : medio-lateral, normal zur Medialseite.
3. Durchmesser : dorso-palmar, normal zur Dorsalkante.

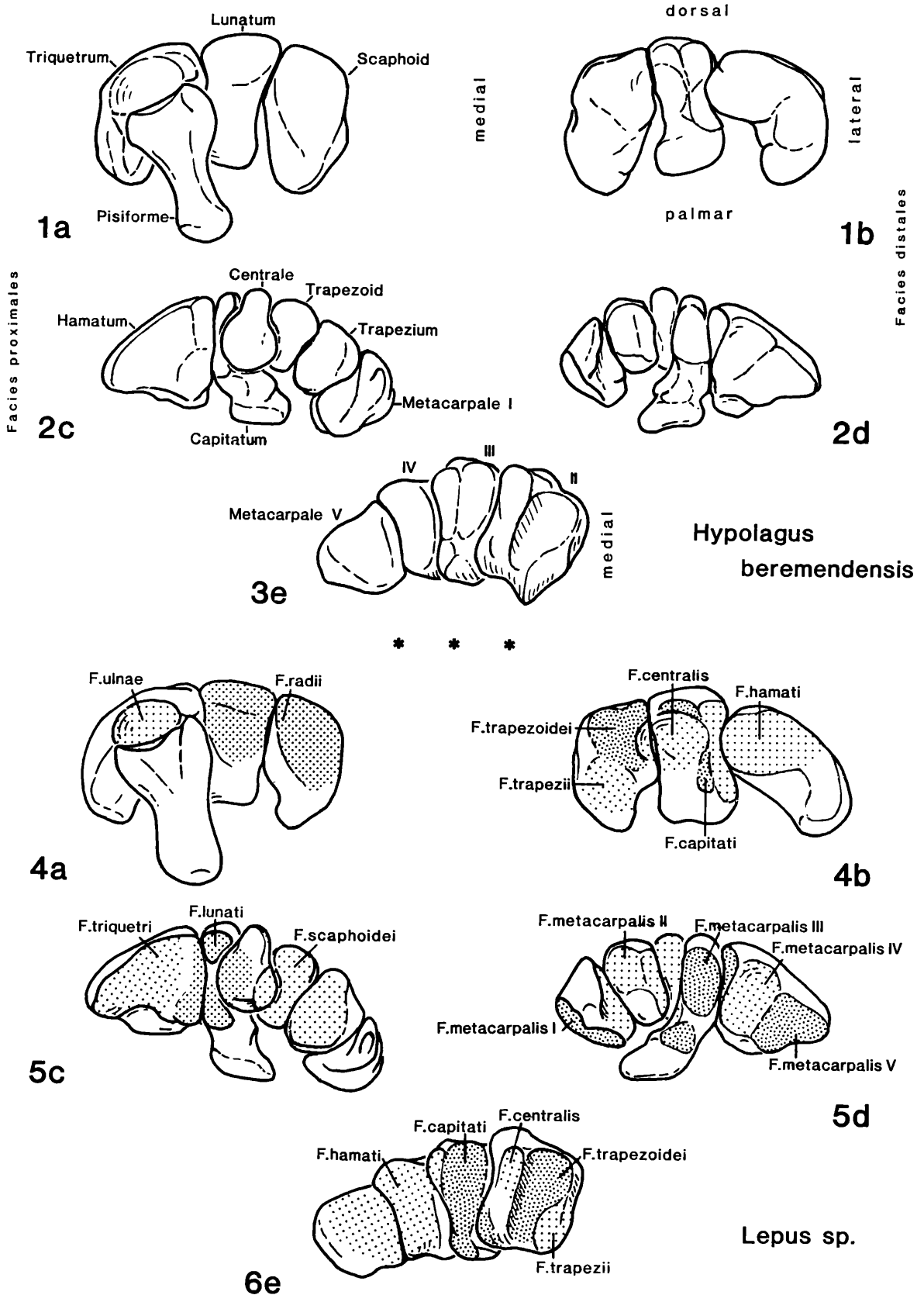




Abb. 17. Rekonstruktion des linken Carpus und der Metacarpalbasen von *Hypolagus* und *Lepus* aus Deutsch-Altenburg. In Fig. 1 bis 3 sind die Knochenelemente und die Richtungen bezeichnet, in Fig. 4 bis 6 die Artikulationsbereiche halbschematisch ausgeführt (F. = Facies articularis).

Fig. 1–3: *H. beremendensis*; Fig. 1 = DA 2C<sub>1</sub>/65/16 + 42, DA 4B/65/8 + 32; Fig. 2 = DA 2C<sub>1</sub>/65/76 + 68, DA 4B/65/50 (spiegelbildlich), DA 2C<sub>1</sub>/65/61, DA 4B/65/54 (spiegelbildlich), DA 2C<sub>1</sub>/66/3 (spiegelbildlich); Fig. 3 = DA 2C<sub>1</sub>/66/272 + 191 + 90 + 19.

Fig. 4–6: *Lepus* sp.; Fig. 4 = DA 4B/65/29 + 43 + 13 + 34 (alle spiegelbildlich), Fig. 5 = DA 4B/65/76 + 69 + 51 (alle spiegelbildlich) + 60 + 57, DA 4B/66/7; Fig. 6 = DA 4B/67/22 + 32 + 42 + 52 (spiegelbildlich, ein Individuum).

a) proximale Carpalreihe von proximal, b) proximale Carpalreihe von distal, c) distale Carpalreihe und Metacarpale I von proximal, d) distale Carpalreihe von distal, e) Metacarpalbasen II–V von proximal. 4-fach.

Das Os metacarpale I von *H. beremendensis* ist kürzer als jenes von *Lepus* sp. Es hat durch den basalen lateropalmar gerichteten Processus einen langen Proximalrand (Abb. 18). Die rundliche, etwa 1 mm durchmessende Vertiefung an der Medialseite erscheint dadurch im Vergleich zur Lage bei *Lepus* noch dorsal verschoben. An der Lateralseite liegt die Facies trapezii subparallel zum Proximalrand. Bei *Lepus* ist dieser stark konvex und überragt die Gelenkfläche. Die distale Artikulationsfacette zur Grundphalanx ist bei *Hypolagus* breiter und stärker gewölbt als bei *Lepus*. Im Breiten-Längen-Verhältnis zeigt sich die größere Breite bei *Hypolagus* gegenüber dem Bettfium-*Lepus* und bei *L. timidus* gegenüber *L. europaeus* (Tab. 16). Am großen Durchmesser-Längen-Verhältnis ist *Hypolagus* deutlich von den *Lepus*-Arten zu unterscheiden.

*Oryctolagus* zeigt bezüglich der Ausbildung des Proximalrandes und der distalen Facies phalangis Übereinstimmung mit *H. beremendensis*. Das kleinere Durchmesser-Längen-Verhältnis folgt aus dem geringeren Durchmesser.

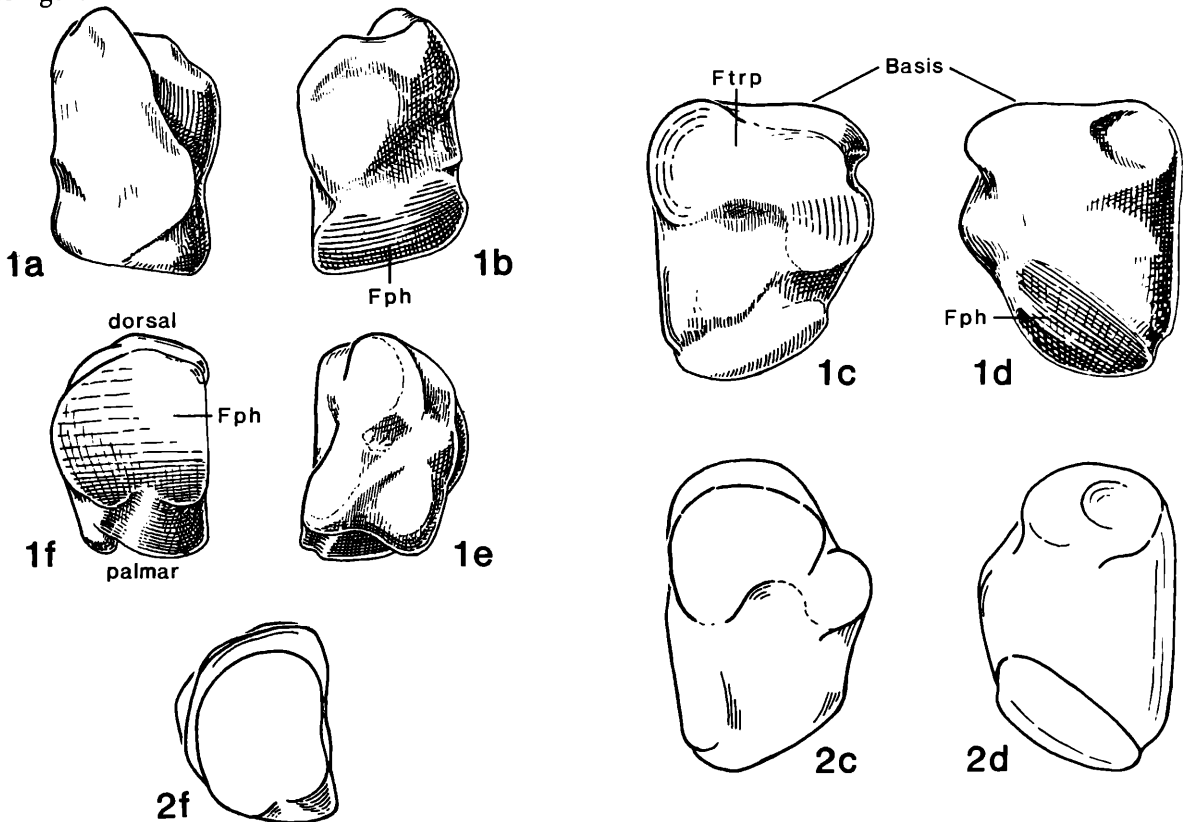


Abb. 18. Metacarpale I sin. von *Hypolagus* und *Lepus* aus Deutsch-Altenburg. Fig. 1: *H. beremendensis*, DA 2C<sub>1</sub>/66/4; Fig. 2: *Lepus* sp., DA 4B/66/7. a) dorsal, b) palmar, c) lateral, d) medial, e) proximal, f) distal. 7-fach.  
Fph Facies phalangis, Ftrp Facies trapezii.

Tabelle 16. Maße des Metacarpale I

	<i>H. beremendensis</i>				<i>Lepus</i> sp.	<i>L. timidus</i>	<i>L. timidus</i>	<i>Lepus</i>	<i>Oryctolagus</i>
	DA 2C <sub>1</sub>		DA 4B		DA 4B	<i>timidus</i>	<i>varronis</i>	<i>europaeus</i>	<i>cuniculus</i>
Länge	6 5.2–5.8	5.50 .24	6 5.5–5.9	5.64 .14	2 5.9; 6.1	5.8	5.91 .42	6.62 .19	4.42 .13
Breite	6 2.8–3.1	2.95 .11	6 2.8–3.15	2.91 .13	2.8; 3.0	3.1	3.14 .27	3.33 .13	2.23 .06
Durchmesser	6 3.9–4.3	4.12 .19	6 3.95–4.2	4.08 .09	3.9; 4.05	3.6	3.92 .31	4.33 .21	2.98 .19
<u>Breite x 100</u> Länge	12 50.0 – 56.6				2 47.5; 49.2	53.4	53.0 1.1	49.8 2.3	50.7 1.3
<u>Durchmesser x 100</u> Länge	12 69.5 – 76.9				66.1; 66.4	62.1	66.4 .9	65.0 2.1	68.9 2.7

3.5.2. Metacarpale II

Messungen

- 1. Länge vom proximalsten zum distalsten Punkt in der Schaftachse.
- 2. Basisdurchmesser: vom dorsalsten Punkt der Facies trapezoidei zum palmarsten der Basis in der Sagittalachse.
- 3. Basisbreite größte medio-laterale Breite proximal der Epiphysennaht normal zur Länge.
- 4. Kleinster Corpusedurchmesser: dorso-palmar.
- 5. Corpusbreite größte Breite an der Stelle des kleinsten Corpusedurchmessers.
- 6. Caputdurchmesser: größter sagittaler Durchmesser.
- 7. Caputbreite: größte Breite.

Der zweite Mittelhandknochen von *H. beremendensis* ist generell kürzer als jener des zeitgleichen *Lepus*. Die proximale Epiphyse (Basis) ist bei kleinerer Breite dorso-palmar gestreckt (Tab. 17). Der mediane Sulcus, in dem das Trapezoid gelenkt, ist schmaler (Abb. 19). Die 2 bis 2.5 mm länglich ovale Facies centralis liegt steiler am äußeren Abfall des lateralen Kiels und setzt sich manchmal auf die dorsale Tuberositas an der Epiphysennaht fort. Der konvexe Abfall nach palmar, mit dem das Capitatum gelenkt, ist meist etwas flacher als bei *Lepus* (Abb. 19c). Das Corpus ist nur sehr leicht nach medial gekrümmt. Sein Querschnitt ist im Anfangsviertel subtrigonal; er verflacht zunehmend nach distal. Der kleinste Durchmesser liegt ungefähr am Beginn des distalen Drittels. Das Querschnittsverhältnis ist im allgemeinen kleiner als bei *Lepus*. Das Caput erscheint vor allem durch den etwas geringeren sagittalen Durchmesser etwas breiter. Im Epiphysenbreiten-Längen-Verhältnis ist kein bemerkenswerter Unterschied festzustellen. Die *Lepus*-Elemente aus dem Altpleistozän sind aufgrund folgender Merkmale als solche zu erkennen:

- die Basis erscheint breiter, besonders palmar,
- die laterale Centrale-Facette zeigt sich in der Dorsalansicht flacher, sie endet dorsodistal deutlicher vor der breiteren Trapezoid-Gelenkfläche (Abb. 20c),
- die Facies capitati liegt steil am Abfall zum Processus uncinatus (Abb. 20a),
- der Schaft ist stark nach medial gekrümmt, sein Querschnitt bleibt eher rund, was *Lepus* sp. deutlich von *Hypolagus* unterscheidet. Am rezenten Vergleichsmaterial ist allerdings ein zum Teil sehr flacher Querschnitt festzustellen.

Das Metacarpale II von *O. cuniculus* ist gedrungen. Das hohe Epiphysenbreiten-Längen-Verhältnis wird vor allem durch die geringe Länge verursacht (Tab. 17). Die Basis ist palmar breit, die Facies trapezoidei schmal. Deutlicher als bei *Hypolagus* und *Lepus* ist die Trapezium-Facette. Die Schaftkrümmung ist etwas stärker als bei *Hypolagus*.

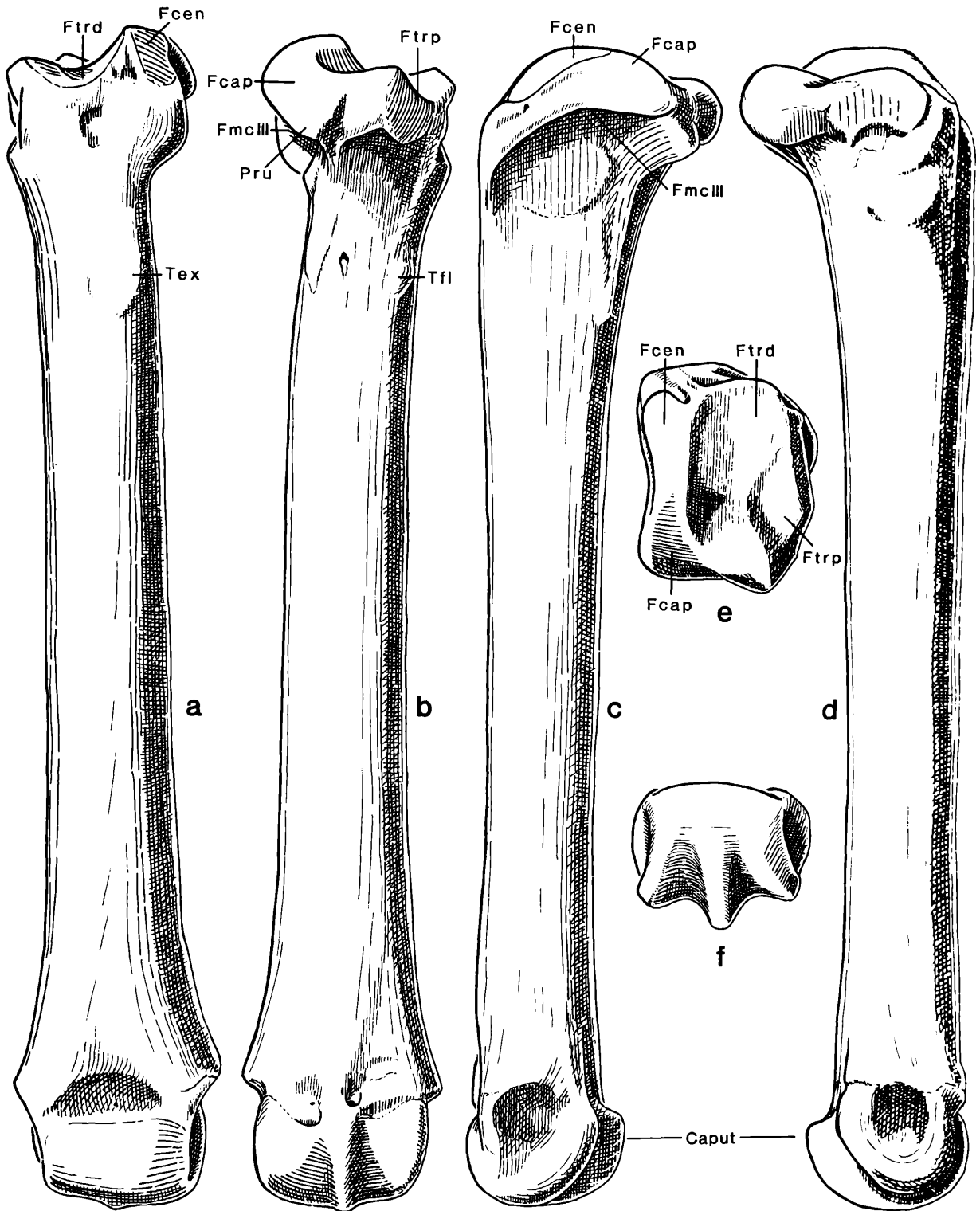


Abb. 19. Metacarpale II sin. von *H. beremendensis* aus Deutsch-Altenburg, DA 2C<sub>1</sub>/66/12.

a) dorsal, b) palmar, c) lateral, d) medial, e) proximal, f) distal. 7-fach.

Fcap Facies capitati, Fcen Facies centralis, Ftrd Facies trapezoidei, Ftrp Facies trapezii, Pru Proces- sus uncinatus, Tex Tuberositas extensoria, Tfl Tuberositas flexoria.

Tabelle 17. Maße des Metacarpale II

<i>H. beremendensis</i>					<i>Lepus</i> sp.				<i>L. timidus</i> <i>timidus</i>	<i>L. timidus</i> <i>varronis</i>	<i>Lepus</i> <i>europaeus</i>	<i>Oryctolagus</i> <i>cuniculus</i>	
	DA 2C <sub>1</sub> , 30		DA 4B		DA 2C <sub>1</sub> -E		DA 4B						
Länge	20		7		5		4						
	25.65-30.6	28.25 1.16	25.2-28.0	27.05 .96	26.9-29.2	27.83 .99	28.0-29.9	29.12 .94	32.2	29.91 1.14	31.52 1.73	18.47 1.14	
Basisdurchm.	53		11		8		13						
	4.65-5.6	5.11 .20	4.8-5.55	5.07 .23	4.75-5.35	4.99 .20	4.7-5.35	4.93 .18	5.1	4.90 .43	5.55 .13	3.81 .14	
Basisbreite	53		11		8		13						
	3.7-4.3	3.98 .16	3.7-4.0	3.85 .09	3.85-4.2	4.05 .12	3.85-4.35	4.02 .14	4.2	3.96 .43	4.53 .28	3.28 .13	
kleinster Corpusdurchm.	25		7		8		5						
	1.9-2.55	2.16 .16	1.9-2.3	2.12 .15	2.0-2.5	2.35 .18	2.3-2.4	2.37 .04	2.15	2.22 .31	2.35 .35	1.60 .13	
Corpusbreite	25		7		6		5						
	2.9-3.5	3.10 .16	2.75-3.3	3.09 .22	2.8-3.1	2.99 .12	3.05-3.2	3.13 .07	3.05	3.00 .29	3.22 .39	2.18 .13	
Caputdurchm.	15		4		5		3						
	3.45-4.0	3.73 .20	3.55-3.7	3.64 .07	3.6-4.1	3.85 .17	3.75-3.9	3.82 .08	4.1	3.81 .25	4.08 .15	2.95 .13	
Caputbreite	20		7		4		4						
	3.8-4.45	4.16 .16	3.6-4.3	4.01 .22	3.8-4.3	4.08 .17	3.95-4.25	4.06 .14	4.45	4.34 .28	4.47 .16	3.08 .18	
Basisbreite x 100 Basisdurchmesser					21 76.7 - 85.4				81.8 2.3	82.4	80.8 2.0	81.6 3.1	87.7 2.6
Corpusdurchm. x 100 Corpusbreite					12 70.2 - 88.0				78.3 4.9	70.5	74.1 5.0	73.0 4.6	75.5 3.7
(Basis- + Caputbr.) x 100 Länge					8 26.2 - 30.2				28.6 1.7	26.9	27.7 1.4	28.6 0.2	34.0 0.9

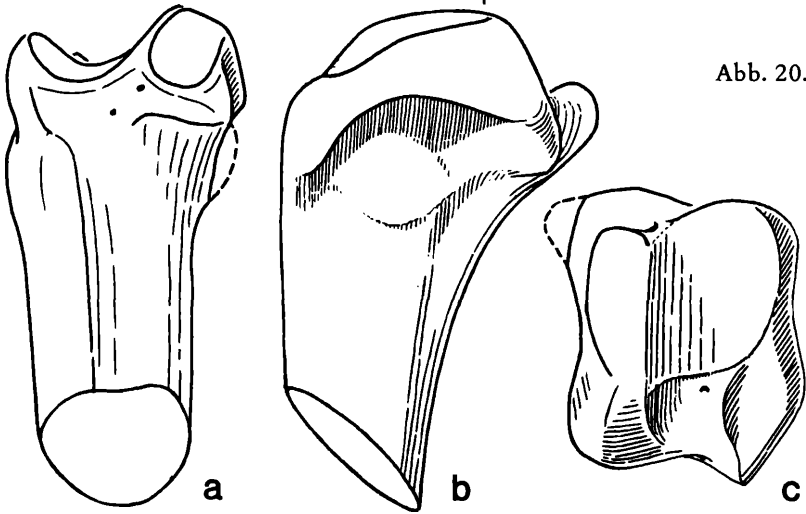


Abb. 20. Proximalende des Metacarpale II sin. von *Lepus* sp. aus Deutsch-Altenburg, DA 4B/66/21. a) dorsal, b) lateral, c) proximal. 7-fach.

3.5.3. Metacarpale III

Messungen

- 1. Größte Länge
- 2. Basisdurchmesser: vom dorsalsten Punkt der Mc-II-Facette zum palmarsten der Basis parallel zur Medialkante, normal zur Schaftachse.
- 3. Basisbreite: größte Breite normal zur Medialkante.
- 4. - 7. wie bei Mc II.

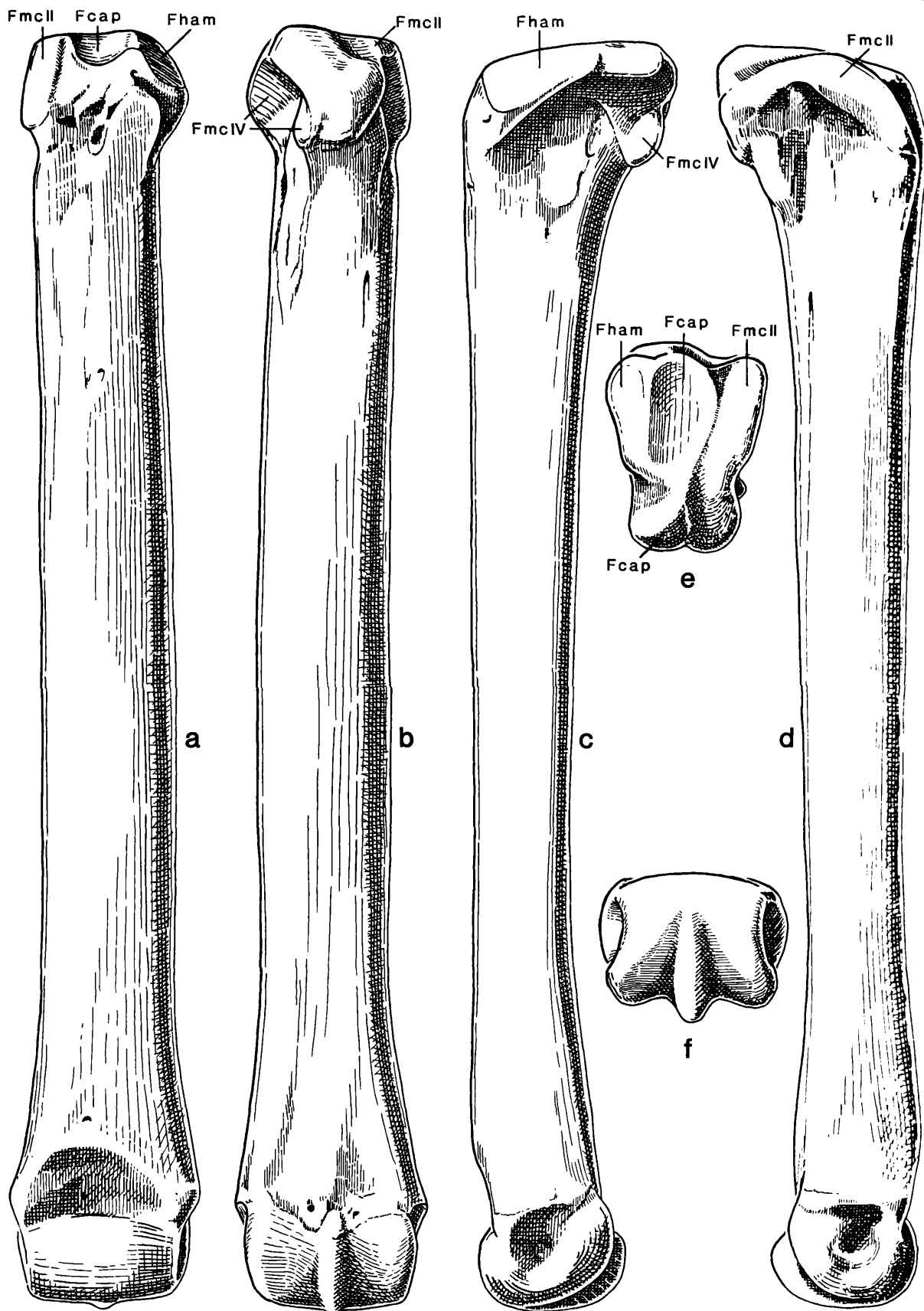


Abb. 21. Metacarpale III sin. von *H. beremendensis* aus Deutsch-Altenburg, DA 2C<sub>1</sub>/66/89.

a) dorsal, b) palmar, c) lateral, d) medial, e) proximal, f) distal. 7-fach.

Fcap Facies capitati; Fham Facies hamati; FmcII, IV Facies metacarpalis II, IV.

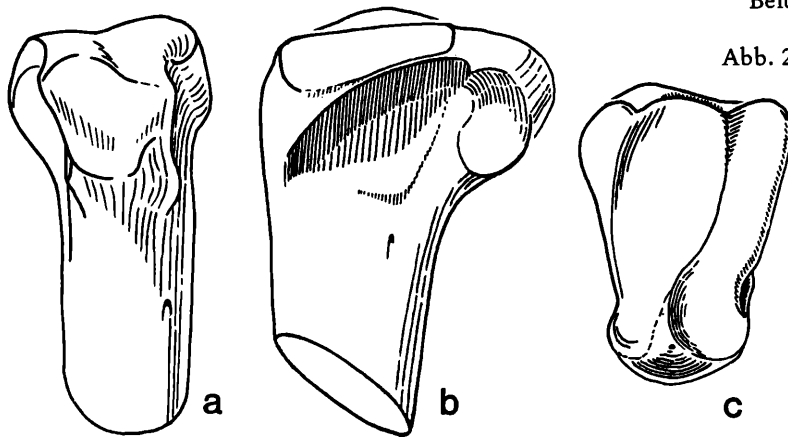


Abb. 22. Proximalende des Metacarpale III sin. von *Lepus* sp. aus Deutsch-Altenburg, DA 4B/66/50.  
a) palmar, b) lateral, c) proximal. 7-fach.

Tabelle 18. Maße des Metacarpale III

	<i>H. beremendensis</i>				<i>Lepus</i> sp.				<i>L. timidus timidus</i>	<i>L. timidus varronis</i>	<i>Lepus europaeus</i>	<i>Oryctolagus cuniculus</i>
	DA 2C <sub>1</sub>		DA 4B		DA 2A-E		DA 4B					
Länge	21 27.8–32.9	31.03 1.43	7 27.8–31.6	29.50 1.34	4 29.2–31.85	30.80 1.21	6 31.0–32.6	31.80 .68	34.6	32.35 1.46	33.77 1.63	20.25 1.42
Basisdurchm.	56 5.1–6.15	5.41 .19	14 4.5–5.45	5.04 .28	12 5.1–5.65	5.43 .21	10 5.35–5.95	5.67 .18	5.4	5.34 .43	6.03 .28	3.90 .13
Basisbreite	58 3.55–4.35	4.00 .17	12 3.4–4.15	3.85 .23	13 3.65–4.0	3.81 .10	11 3.6–4.05	3.77 .16	4.05	3.75 .35	4.03 .15	2.85 .05
kleinster Corpusdurchm.	28 1.95–2.6	2.19 .13	8 1.85–2.45	2.15 .20	7 2.15–2.4	2.27 .10	8 2.15–2.7	2.37 .16	2.4	2.14 .25	2.43 .32	1.63 .13
Corpusbreite	28 2.6–3.2	2.92 .15	8 2.5–3.2	2.88 .25	7 2.1–2.65	2.47 .18	8 2.3–2.9	2.61 .18	3.0	2.61 .23	3.15 .18	2.07 .13
Caputtdurchm.	20 3.55–4.0	3.72 .13	7 3.15–3.7	3.42 .19	4 3.5–3.9	3.61 .19	6 3.55–3.8	3.67 .08	3.9	3.61 .25	3.97 .16	2.73 .10
Caputbreite	21 3.85–4.35	4.14 .13	7 3.6–4.15	3.84 .19	4 3.85–4.3	4.05 .20	6 3.9–4.1	3.98 .08	4.45	4.11 .29	4.32 .12	2.98 .15
<u>Basisbreite x 100</u> Basisdurchmesser		68 68.2 – 79.8		74.1 2.9		22 63.2 – 74.5		68.6 3.2	73.0	70.2 1.4	66.9 0.9	73.6 2.3
<u>Corpusdurchm. x 100</u> Corpusbreite		36 67.2 – 84.9		75.2 4.9		15 79.3 – 104.8		91.7 6.7	80.0	81.7 2.5	77.1 5.8	77.8 2.2
<u>(Basis- + Corpusbr.) x 100</u> Länge		24 23.7 – 29.3		26.3 1.4		9 23.0 – 25.9		24.9 1.0	24.6	24.4 0.9	24.8 0.4	28.5 1.2

Der mittlere – der längste – Mittelhandknochen von *H. beremendensis* ist wie der zweite an seinem flachen Schaft von jenem von *Lepus* sp. zu unterscheiden. In der Länge umschließt wie beim Metacarpale II *Hypolagus* den zeitgleichen *Lepus* in Deutsch-Altenburg 2 im oberen Variationsbereich; er übertrifft ihn aber im Mittel (Tab. 18). Die jüngere *Lepus*-Form von DA 4B ist dagegen deutlich größer. Die Epiphysenbreiten sind in Relation zur Länge des Metacarpale bei *Hypolagus* etwas größer. Bei angenähert gleich großer Breite ist die Basis dorso-palmar kürzer; der palmare Processus ist breit. Die mediale bandförmige, gebogene Facies metacarpalis II ist kürzer, ebenso die mediane sattelförmige Facies capitati. Diese ist annähernd parallelrandig, im Vergleich mit *Lepus* dorso-palmar stärker gewölbt und – besonders dorsal – schmaler. Die Grenze zur lateralen, konvexen Hamatum-Facetten bildet den lateralen Kiel. Dieser ist bei *Hypolagus* aus DA 2C meist deutlich höher als die

Mc-II-Gelenkfläche (medialer Kiel, Abb. 21b). Bei drei *Hypolagus*-artig breitschaftigen Knochen aus DA 4B ist dagegen diese höher – ebenso wie bei *Lepus* sp. und den rezenten Arten (Abb. 22).

Charakteristisch für *Lepus* ist

- ein geringeres Breiten-Durchmesser-Verhältnis (bei *Lepus* sp. und *L. timidus* ist es größer als bei *L. europaeus*),
- ein schmaler abgerundeter Palmarfortsatz (Abb. 22c),
- eine an der Dorsalseite weiter nach distal gezogene Mc-II-Facette, die immer höher ist als der laterale Kiel,
- eine flachere, breite Capitatum-Facette;
- die Facies hamati ist steil laterad gerichtet.

Der Schaft hat bei *H. beremendensis* eine gerade Achse, ist breit und dorso-palmar komprimiert. Bemerkenswert ist der runde Querschnitt beim altpleistozänen *Lepus* gegenüber *L. europaeus*. *L. timidus* hat ebenfalls eine kleinere Schaftbreite. Am Caput lassen sich die beiden fossilen Arten nicht unterscheiden.

*Oryctolagus* hat ein Metacarpale III mit einem – aufgrund seiner Kürze – noch größeren Epiphysen-breiten-Längen-Verhältnis als *H. beremendensis* (Tab. 18). Basis- und Querschnittsverhältnis der beiden Arten zeigen Übereinstimmung. Die mediale Mc-II-Facette hat wie bei *Hypolagus* geringe dorso-palmar Länge. Sie ist niedriger als der laterale Kiel. Lage und Konvexität der Facies hamati entsprechen ebenfalls *Hypolagus*. Die Palmarseite des Corpus ist jedoch wie die Längsachse dorsad gewölbt.

### 3.5.4. Metacarpale IV

#### Messungen

1. Größte Länge
2. Basisdurchmesser: vom dorsalsten Punkt der Mc-III-Facette zum palmarsten der Basis parallel der Medialseite der Basis normal zur Schaftachse.
3. Basisbreite: größte Breite normal zur Medialseite.
4. – 7. wie bei Mc II.

Der vierte Mittelhandknochen von *H. beremendensis* hat etwa die gleiche Länge wie jener von *Lepus* sp. An der Basis zeigt sich aber bei ersterem die größere Breite im Verhältnis zum dorso-palmaren Durchmesser (Tab. 19). Beim rezenten wie beim altpleistozänen *Lepus* ist die Facies metacarpalis III ein schmaler, gekrümmter dorsomedialer Wulst (Abb. 23, Fig. 2); palmar ist sie höher als die laterale Hamatum-Facette. Bei *Hypolagus* ist der mediale Anteil der Mc-III-Facette als einspringende breite Fläche ausgebildet (Fig. 1d). Die Zweigliederung der Facies ist zum Teil an der Einziehung des Medialrandes der Basis erkennbar. Mc-III- und Hamatum-Gelenkfläche sind häufig gleich hoch. Letztere ist medio-lateral stärker gekrümmt und zieht weit in die Dorsolateral-Ecke der Basis. Bei *Lepus* ist sie flacher, subparallelrandig und dorsal deutlich abgesetzt.

Als brauchbares Unterscheidungsmerkmal dient die laterale Mc-V-Facette. Sie bildet bei *Hypolagus* einen dorsalen vordachartigen Teil und einen flachen bis leicht konvexen Palmarteil, der rundlich in die Palmarseite übergeht. Bei *Lepus* ist die Facies metacarpalis V insgesamt konvex, d. h. sie verflacht nur wenig gegen palmar und bildet mit dem Palmarfortsatz eine Kante. Die palmaren Teilfacetten der intermetacarpalen Gelenkflächen sind bei *Lepus* in proximo-distaler Richtung generell länger (Fig. 2c, d). Im Breiten-Durchmesser-Verhältnis zeigt sich die relativ größere Basisbreite beim biharischen *Lepus* und beim Feldhasen gegenüber dem Schneehasen (Tab. 19).

Das Corpus ist meist gerade und verbreitert nach distal. Selten ist es nach medial oder auch nach palmar gekrümmt. Es ist breiter und sein Querschnitt etwas flacher als jener von *Lepus* sp. aus Deutsch-Altenburg. Der Unterschied ist aber geringer als beim Metacarpale III. Der rundliche Querschnitt des Metacarpale ist aber kein Gattungsmerkmal von *Lepus*, wie die Vergleichszahlen zeigen. Der kleinste Durchmesser wie auch die kleinste Breite ist bei *L. timidus* anzutreffen. Das Durchmesser-Breiten-Verhältnis erreicht beim biharischen *Lepus* größere Werte als bei *L. europaeus*, besonders aber gegenüber dem Schneehasen. Die distale Trochlea von *Hypolagus* ist nur geringfügig breiter. Sie kann ebenfalls durch schwächere Ausbildung des lateralen Teils asymmetrisch sein.

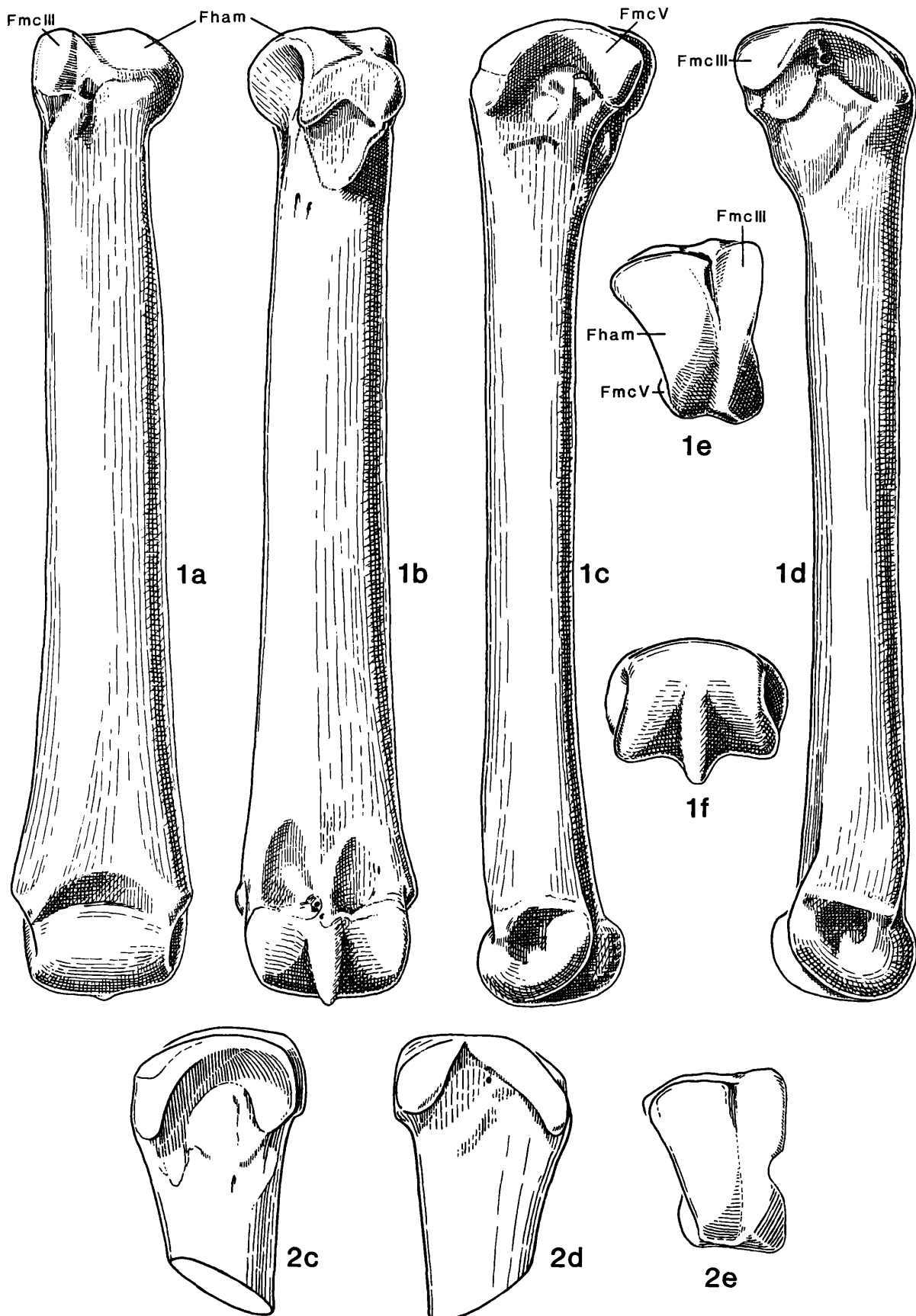


Abb. 23. Metacarpale IV sin. von *Hypolagus* und *Lepus* aus Deutsch-Altenburg.

Fig. 1: *H. beremendensis*, DA 2C<sub>1</sub>/66/188. Fig. 2: *Lepus* sp., DA 2D/6/41. a) dorsal, b) palmar, c) lateral, d) medial, e) proximal, f) distal. 7-fach.

Fham Facies hamati; FmcIII, V Facies metacarpalis III, V.



Tabelle 19. Maße des Metacarpale IV

	<i>H. beremendensis</i>			<i>Lepus</i> sp.			<i>L. timidus</i> <i>timidus</i>	<i>L. timidus</i> <i>varronis</i>	<i>Lepus</i> <i>europaeus</i>	<i>Oryctolagus</i> <i>cuniculus</i>
	DA 2C <sub>1</sub> , 30	DA 4B	DA 2D–E	DA 4B, 32						
Länge	32 21.9–26.05 24.43 1.09	8 22.85–25.4 24.00 .96	2 24.4; 25.1	8 23.95–26.85 25.30 1.00			28.05	25.78 1.3	26.98 1.41	15.52 .80
Basisdurchm.	63 4.1–4.85 4.52 .15	14 4.15–4.75 4.50 .17	3 4.4–4.55 4.47 .08	10 4.4–4.8 4.53 .17			4.8	4.55 .33	4.97 .08	3.45 13
Basisbreite	68 3.65–4.0 3.66 .14	16 3.4–3.8 3.64 .14	3 3.45–3.55 3.50 .05	9 3.4–3.75 3.57 .11			3.7	3.35 .24	3.87 .21	2.82 12
kleinster Corpusdurchm.	33 1.85–2.3 2.05 .11	8 1.8–2.15 2.01 .12	2 2.0; 2.1	8 2.0–2.35 2.18 .11			2.05	1.90 .17	2.20 .22	1.63 15
Corpusbreite	32 2.8–3.4 3.12 .16	8 2.95–3.4 3.20 .18	2 2.65; 2.9	8 2.85–3.2 3.03 .10			3.1	2.89 .27	3.25 .31	2.45 .05
Caputdurchm.	26 3.4–3.85 3.60 .12	7 3.2–3.65 3.50 .18	2 3.55; 3.7	8 3.4–3.7 3.57 .12			3.8	3.61 .27	3.97 .18	2.8 .1
Caputbreite	32 3.8–4.5 4.10 .16	8 3.9–4.35 4.11 .15	2 4.05; 4.2	8 3.8–4.2 4.05 .16			4.35	4.18 .29	4.40 .17	3.02 18
<u>Basisbreite x 100</u> Basisdurchmesser		79 74.2 – 89.5 81.0 2.9		12 75.0 – 85.2 78.5 2.8			77.1	73.6 1.1	77.8 3.2	82.5 3.2
<u>Corpusdurchm. x 100</u> Corpusbreite		40 56.9 – 72.9 65.5 3.6		11 66.7 – 80.3 73.2 5.0			66.1	65.8 1.7	67.7 2.5	68.2 4.3
<u>(Basis- + Caputbr.) x 100</u> Länge		40 29.4 – 35.7 32.0 1.2		10 27.8 – 31.8 30.3 1.2			28.7	29.2 0.9	30.6 0.4	36.8 1.8

Das Metacarpale IV des europäischen Wildkaninchens ist nach palmar gekrümmt und hat bei noch breiterem und kürzerem Schaft das größte Epiphysen-Längen-Verhältnis. In der Ausbildung von Mc-III- und Mc-V-Facette nimmt es die Mittelstellung zwischen *Hypolagus* und *Lepus* ein. Die Einziehung der Facies metacarpalis III ist an allen verglichenen Individuen festzustellen. Sie ist proximal nie höher als jene für das Hamatum, welche wie bei *H. beremendensis* stärker konvex und dorsolateral ausgezogen ist.

### 3.5.5. Metacarpale V

#### Messungen

1. Größte Länge
2. Basisbreite normal zur Medialkante und zur Schaftachse.
3. – 6. wie 4. – 7. bei Mc-II

Am äußersten, zweitkürzesten Metacarpale zeigen sich deutliche Unterschiede. Beim häufigeren, in DA 2C<sub>1</sub> mit über 95 % dominanten *Hypolagus*-Typ, ist anders als bei den *Lepus*-Arten die Basis in der Proximalansicht subtrigonal (Abb. 24, Fig. 1e). Die dorsomediale Teilfacette, die unter die Basis des Metacarpale IV eingreift, ist konvex. Die palmare, seitlich artikulierende ist dagegen weit eingedrückt: die Medialkante ist konkav. Die mediane sattelförmige Gelenkfläche für das Hamatum ist besonders dorsal etwas breiter. Der laterale Wulst, der an das Triquetrum reicht, trägt ebenso zur größeren Basisbreite bei (Tab. 20). Das *Lepus*-Metacarpale V hat eine trapezförmige bis subquadratische Basis. Die dorsale Mc-IV-Teilfacette ist konkav und dorsad ausspitzend nach distal gezogen. Ei-

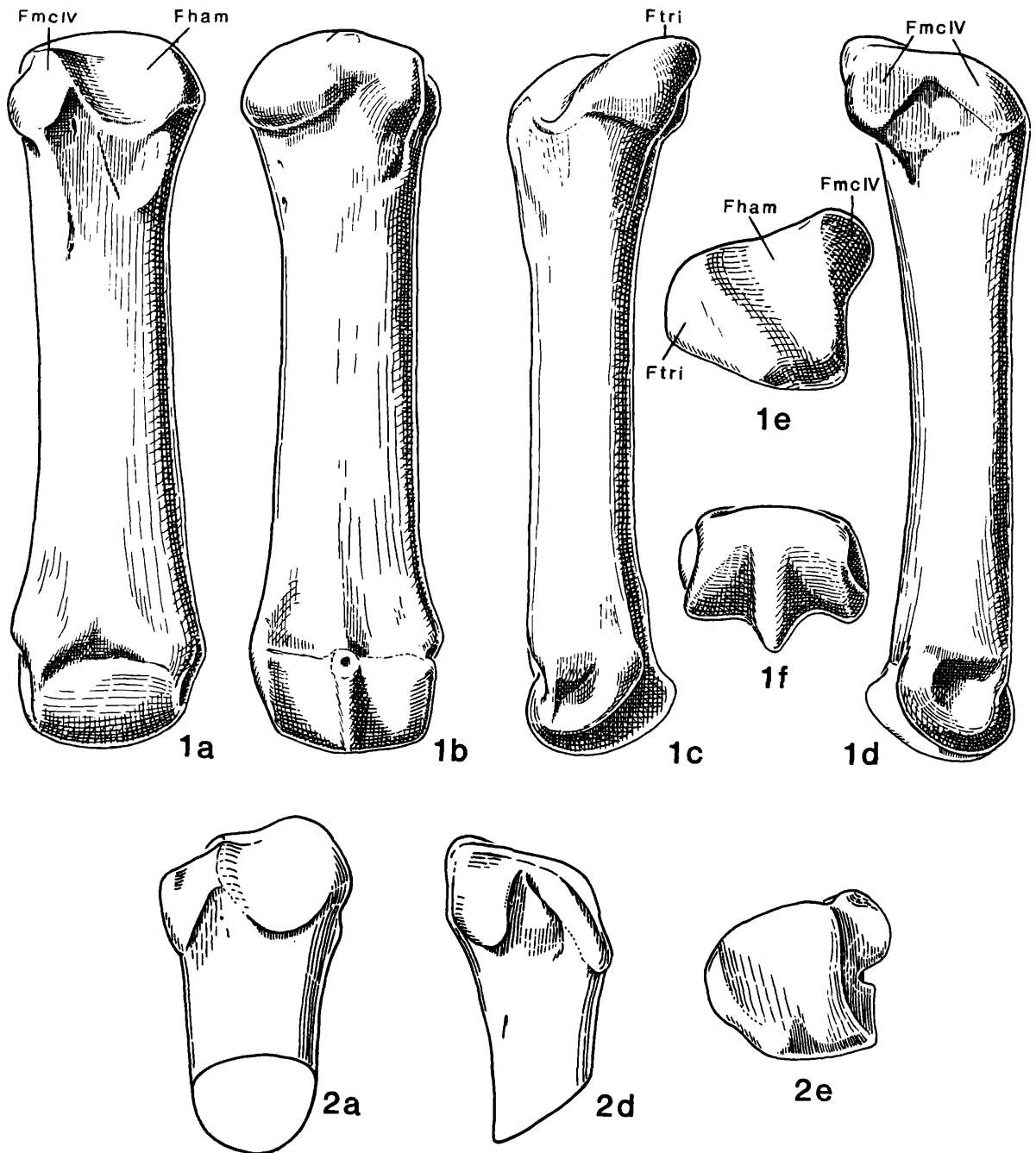


Abb. 24. Metacarpale V sin. von *Hypolagus* und *Lepus* aus Deutsch-Altenburg.

Fig. 1: *H. beremendensis*, DA 2C<sub>1</sub>/66/278. Fig. 2: *Lepus* sp., DA 4B/66/131. a) dorsal, b) palmar, c) lateral, d) medial, e) proximal, f) distal. 7-fach.

Fham Facies hamati, FmcIV Facies metacarpalis IV, Ftri Facies triquetri.

Tabelle 20. Maße des Metacarpale V

<i>H. beremendensis</i>					<i>Lepus</i> sp.				<i>L. timidus</i> <i>timidus</i>	<i>L. timidus</i> <i>varronis</i>	<i>Lepus</i> <i>europaeus</i>	<i>Oryctolagus</i> <i>cuniculus</i>
	DA 2C <sub>1</sub>		DA 4B		DA 2C–E		DA 4B, 32					
Länge	43 14.6–17.2	15.65 .76	11 14.0–17.15	15.34 1.18	4 16.3–16.8	16.53 .24	9 14.7–18.0	16.68 1.21	19.2	17.48 1.23	18.37 .72	9.87 .38
Basisbreite	48 3.7–4.45	4.04 .21	12 3.45–4.1	3.90 .24	4 3.75–4.0	3.88 .12	10 3.75–4.15	3.93 .14	4.4	4.01 .45	4.40 .18	3.08 .19
kleinster Corpusdurchm.	42 1.8–2.4	2.08 .12	12 1.75–2.35	2.06 .17	4 2.15–2.35	2.24 .09	7 2.15–2.3	2.24 .06	2.3	2.03 .31	2.4 .1	1.58 .10
Corpusbreite	42 2.7–3.6	3.20 .22	12 2.7–3.45	3.12 .22	4 2.95–3.3	3.08 .17	7 2.95–3.15	3.01 .07	3.25	3.19 .31	3.28 .14	2.42 10
Caputdurchm.	36 2.95–3.65	3.34 .17	10 3.05–3.4	3.23 .12	4 3.45–3.65	3.54 .09	7 3.25–3.6	3.45 .14	3.7	3.68 .31	3.92 .12	2.75 10
Caputbreite	43 3.6–4.5	3.98 .18	10 3.5–4.05	3.86 .19	4 3.8–4.0	3.90 .10	7 3.6–4.1	3.84 .19	4.25	4.13 .31	4.33 .15	3.0 1
<hr/>												
<u>Corpusdurchm. x 100</u>			54		11							
Corpusbreite			58.2 – 71.6	65.3 3.2	69.3 – 76.7			73.8 2.3	70.8	65.3 4.8	73.1 1.7	65.6 2.7
<hr/>												
<u>(Basis- + Caputbr.) x 100</u>			50		12							
Länge			45.0 – 55.7	51.1 2.4	42.2 – 50.0			46.2 2.0	45.0	46.5 1.5	47.6 0.2	58.6 3.9

ne schmale Einziehung trennt diese von der palmaren Teilfacette, die etwas erhöht ist: der Margo medialis der Basis ist gerade bis leicht konvex. Ein Grat bildet die Grenze zur Facies hamati. Diese ist ebenfalls weiter in den Schaft verlängert und hat eine deutliche dorsale Grenze. Der Schaft des *Hypolagus*-Mc-V ist bei größerer Breite und flacherem Querschnitt ebenso leicht tordiert wie jener von *Lepus*. Bei vergleichsweise ähnlicher Länge ist aber bei *H. beremendensis* der Epiphysenbreiten-Längen-Index größer. Im Schaftquerschnittsverhältnis zeigt *Lepus* sp. nähere Affinität zu *L. europaeus* als zu *L. timidus*, begründet durch die geringe Corpusticke bei letzterem.

Das Metacarpale V von *Oryctolagus*: noch kleinere Länge bei noch größerer Epiphysen- und Corpusbreite; die Basis subtrigonal wie bei *Hypolagus*, die Hamatum-Facette ebenso kurz. In der Ausbildung der Facies metacarpalis IV „vermittelt“ *Oryctolagus* zwischen *Hypolagus* und *Lepus*.

### 3.5.6. Rekonstruktion des Metacarpus von *H. beremendensis*

Im Vergleich mit *Lepus* sp. sind folgende Unterschiede zu erkennen:

- Die Basisbreiten der Mittelhandknochen sind – bezogen auf ihren dorso-palmaren Durchmesser – mit Ausnahme des II. Strahls größer;
- die Facetten der Carpo-Metacarpal-Artikulation sind generell kürzer bzw. breiter (Abb. 17, Fig. 3e). Bei *Lepus* sind sie deutlicher und sagittal subparallel begrenzt (Abb. 17, Fig. 6e).
- Das Metacarpale I weist mit seinem palmaren Fortsatz, seiner Carpus-Facette und seiner größeren Breite Merkmale auf, die auf eine in bezug zu *Lepus* geänderte Funktion schließen lassen (Abb. 18):
- die Gelenkflächen der Intermetacarpal-Artikulationen sind in sagittaler Richtung kürzer und ebenfalls weniger scharf umgrenzt. Auch hinsichtlich ihrer internen Morphologie sind sie von *Lepus* unterschieden, bei dem sie in viel stärkerem Maß in Richtung Radgelenke (Zapfengelenke) ausgebildet sind;
- der proximolaterale Wulst der Mc-V-Basis hat Gelenkflächencharakter;

- die Schaftbreiten sind größer, der Querschnitt ist dorso-palmar stark komprimiert, am stärksten am Metacarpale V;
- die Distalenden sind geringfügig breiter;
- die Länge der einzelnen Mittelhandknochen ist absolut etwas kleiner;
- im Verhältnis der Strahlen untereinander zeigt sich das Metacarpale V Prozentuell kleiner, während die übrigen im selben Längenverhältnis wie bei *Lepus* liegen.

Die genannten Merkmale zeigen sich am europäischen Wildkaninchen in zum Teil noch stärkerem Maß.

Der Vergleich der Längen der Metacarpalia untereinander bei den drei Gattungen zeigt nur geringe Unterschiede. Erwähnenswert ist, daß das Metacarpale des Daumens bei *Oryctolagus* geringfügig länger ist als bei *Hypolagus* und *Lepus*.

### 3.6. Phalangen der Hand

Die Phalangen lassen sich zum Teil nach ihrer Topographie schwer unterscheiden. Dies gilt besonders für den II. und IV. Strahl und die Endphalangen.

#### 3.6.1. Grundphalanx I

##### Messungen

1. Länge sagittaler kleinster Abstand zwischen der Fovea articularis und dem Sulcus des Caput.
2. Fovea durchmesser: größter dorso-palmarer Durchmesser der Facies articularis.
3. Fovea breite: normal zu 2.
4. Caput durchmesser: größter dorso-palmarer Durchmesser der Trochlea.
5. Caput breite: normal zu 4.

Das erste Fingerglied des I. Strahls von *H. beremendensis* hat subprismatische Gestalt (Abb. 25). Nach den Mittelwerten dürfte es die Länge des Metacarpale I gehabt haben. Die proximale Fovea articularis ist subquadratisch bis rundlich (großes Breiten-Durchmesser-Verhältnis) (Tab. 21). Häufig ist an ihrer leichten Konkavität noch eine Zweiteilung zu erkennen. An der Palmargrenze ist sie immer leicht eingebuchtet. Die Dorsalseite – von zwei Kanten begrenzt – ist eben bis leicht konkav. An der Lateralseite zieht die Tuberositas flexoris pollicis als schmaler Wulst von proximopalmar in leichter Krümmung nach dorsodistal. Palmar von diesem ist das Corpus leicht konkav, wodurch die Palmarseite gekielt erscheinen kann. Das Caput ist nur wenig schmaler als die Fovea und gegenüber der Schaftfläche nach medial gerichtet angesetzt.

*Lepus*-Phalangen aus Deutsch-Altenburg sind an ihrer gedrungenen Gestalt diagnostizierbar; großer Breiten-Längen-Index bei geringerer, aber breit variierender Länge. Ihre Metacarpalfacette ist schmal und oval (kleines Durchmesser-Breiten-Verhältnis; Fig. 2e). An der Dorsalseite des Corpus schließen die beiden Kanten proximal des Caput eine dreieckige Vertiefung ein. Der Durchmesser der Trochlea ist deutlich kleiner als jener der Fovea, wodurch die Palmarseite konvex erscheint (Fig. 2c). In diesem Merkmal zeigt der altpleistozäne *Lepus* Übereinstimmung mit dem Feldhasen, während die Grundphalanx I des Schneehasen ebenso wie die von *H. beremendensis* prismatische Gestalt hat. Die stark variierende Länge entspricht bei den *Lepus*-Arten nur zwei Drittel bis drei Viertel der Länge des Metacarpale.

Bei *Oryctolagus* ist die Grundphalange I länger als drei Viertel des Metacarpale. Wie bei *H. beremendensis* ist die Fovea articularis rundlich, die ebene Dorsalseite von zwei Kanten begrenzt, der laterale Wulst ebenso markant; die Trochlea hat eine entsprechend große Breite; die Gestalt ist subprismatisch.

#### 3.6.2. Grundphalangen II–V

Diese Grundphalangen können am rezenten *Lepus* nach folgenden Merkmalen voneinander unterschieden werden:

- III, die längste und schmalste, ist meist bilateral symmetrisch.
- V ist die kürzeste und zugleich dickste; die Medialkante ist stärker konkav als die laterale; die la-

Abb. 25. Phalanx proximalis I sin. von *Hypolagus* und *Lepus* aus Deutsch-Altenburg.

Fig. 1: *H. beremendensis*, DA 2C<sub>1</sub>/66/337. Fig. 2: *Lepus* sp., DA 4B/66/202. a) dorsal, b) palmar, c) lateral, d) medial, e) proximal, f) distal. 7-fach.

Fov Fovea articularis metacarpalis, Tfl Tuberositas flexoria.

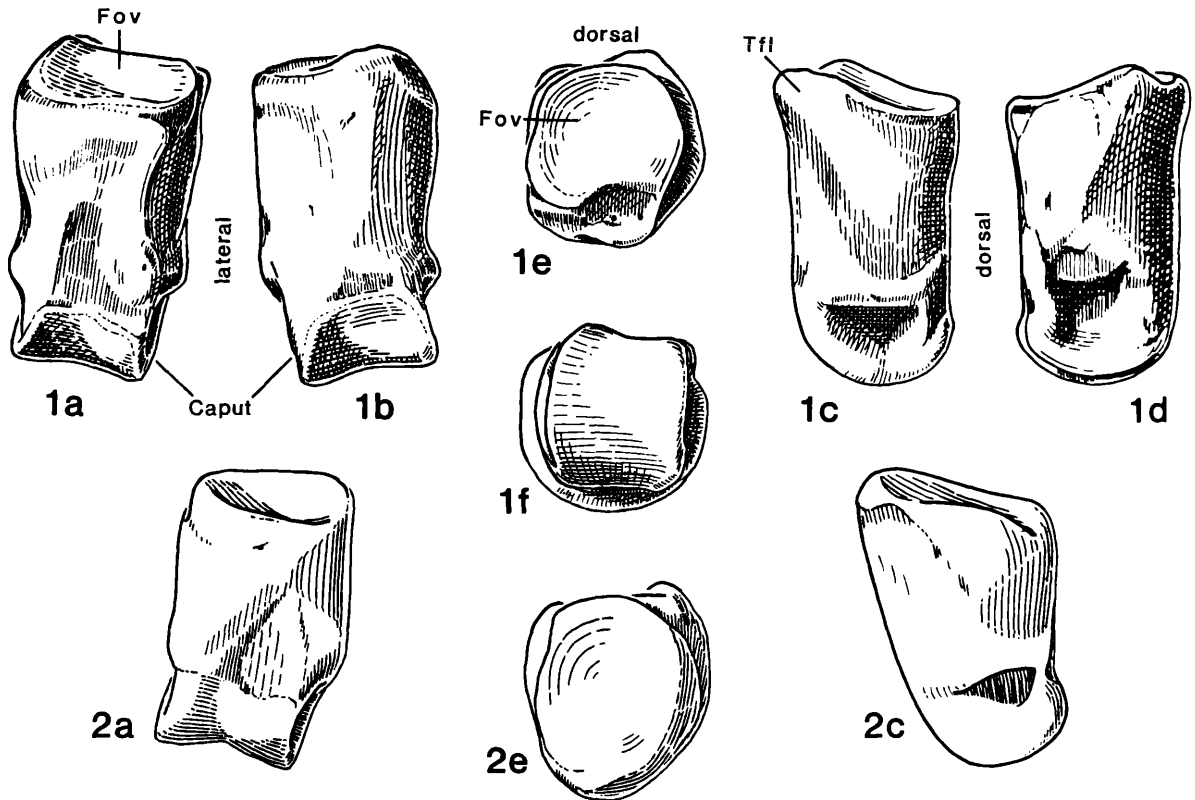


Tabelle 21. Maße der Grundphalanx I

<i>H. beremendensis</i>					<i>Lepus</i> sp.			<i>L. timidus</i> <i>timidus</i>	<i>L. timidus</i> <i>varronis</i>	<i>Lepus</i> <i>europaeus</i>	<i>Oryctolagus</i> <i>cuniculus</i>
	DA 2C <sub>1</sub>		DA 4B		DA 2	DA 4B, 32					
Länge	32 4.3–6.25	5.50 .36	6 4.5–5.7	5.36 .44	--	6 2.7–4.65	4.03 .76	4.5	3.98 .59	4.53 .28	3.38 .08
Foveadurchm.	27 2.3–3.1	2.71 .20	6 2.4–3.0	2.71 .21	--	6 2.8–3.2	3.00 .14	2.95	3.30 .17	3.10 .27	2.25 .09
Foveabreite	30 2.65–3.2	2.93 .12	6 2.7–3.0	2.81 .12	--	6 2.5–2.75	2.62 .12	3.0	3.04 .27	3.04 .16	2.2 .1
Caputdurchm.	31 2.5–2.95	2.73 .10	6 2.7–3.05	2.84 .12	--	6 2.5–2.8	2.60 .10	3.3	3.10 .21	3.3 .0	2.22 .13
Caputbreite	32 2.55–3.0	2.80 .13	6 2.55–2.9	2.75 .14		6 2.45–2.7	2.60 .10	3.15	3.10 .24	3.2 .1	2.20 .05
<u>Foveabreite x 100</u>		33 90.0 – 126.0		108.3 9.0	6 83.1 – 94.6		87.8 4.1	101.6	92.3 6.0	98.2 3.1	98.9 2.9
<u>(Fovea- + Caputbr.) x 100</u>		36 92.7 – 129.1		104.6 7.6	6 114.0 – 192.6		137.8 30.5	136.7	156.9 16.3	138.2 13.4	126.7 7.5
Länge											

Tabelle 22. Maße der Grundphalanx II

<i>H. beremendensis</i>					<i>Lepus</i> sp.				<i>L. timidus</i> <i>timidus</i>	<i>L. timidus</i> <i>varronis</i>	<i>Lepus</i> <i>europaeus</i>	<i>Oryctolagus</i> <i>cuniculus</i>
	DA 2C <sub>1</sub>		DA 4B		DA 2C-D		DA 4B, 32					
Länge	42 10.1-12.7	11.88 .53	10 10.1-11.8	11.17 .55	3 10.8-11.9	11.43 .57	9 10.15-11.6	11.14 .47	12.45	12.70 .27	11.80 .66	7.67 .64
Basisbreite	42 3.85-4.55	4.24 .17	10 3.7-4.35	4.00 .20	3 4.15-4.2	4.18 .03	9 4.0-4.35	4.18 .12	4.45	4.35 .33	4.53 .23	3.07 .21
kleinste Corpusbreite	41 2.05-2.5	2.37 .10	10 2.1-2.35	2.26 .08	3 2.3-2.55	2.40 .13	9 2.35-2.7	2.49 .12	2.6	2.64 .37	2.78 .15	1.78 .10
Caputdurchm.	41 2.2-2.8	2.44 .13	10 2.2-2.6	2.44 .12	3 2.8-3.0	2.93 .12	9 2.4-2.8	2.64 .12	2.85	2.43 .25	3.02 .25	2.08 .10
Caputbreite	41 2.75-3.35	3.07 .15	10 2.85-3.15	3.00 .09	3 3.25-3.35	3.30 .05	9 3.05-3.5	3.30 .13	3.5	3.31 .24	3.52 .13	2.52 .12
kl. Corpusbr. x 100					12							
Länge		17.5 - 23.1	20.0 1.1	19.7 - 24.3				22.1 1.8	20.9	20.8 2.5	23.6 0.2	25.7 1.6
(Basis- + Caputbr.) x 100					12							
Länge		57.6 - 66.7	61.7 2.2	62.8 - 70.9				66.8 2.9	63.4	61.5 3.4	68.2 1.4	74.5 2.9

Tabelle 23. Maße der Grundphalanx III

<i>H. beremendensis</i>					<i>Lepus</i> sp.				<i>L. timidus</i> <i>timidus</i>	<i>L. timidus</i> <i>varronis</i>	<i>Lepus</i> <i>europaeus</i>	<i>Oryctolagus</i> <i>cuniculus</i>	
	DA 2C <sub>1</sub>		DA 4B		DA 2C-D		DA 4B						
Länge	29 13.3-16.6	14.59 .82	6 13.4-15.55	14.35 .84	5 13.1-13.85	13.50 .30	6 13.0-14.45	13.78 .53	14.75	14.95 .30	13.88 .80	8.17 .83	
Basisbreite	28 4.15-4.7	4.37 .15	6 3.8-4.5	4.27 .28	5 4.0-4.35	4.25 .14	6 3.85-4.35	4.09 .20	4.45	4.28 .28	4.48 .23	3.07 .21	
kleinste Corpusbreite	29 1.9-2.35	2.13 .11	6 1.9-2.2	2.07 .10	5 1.85-2.05	1.96 .09	6 1.8-2.0	1.93 .13	2.1	2.09 .25	2.32 .20	1.78 .10	
Caputdruchm.	26 2.2-2.5	2.39 .09	6 2.1-2.6	2.37 .16	5 2.3-2.45	2.38 .06	6 2.25-2.45	2.38 .08	2.55	2.43 .25	2.52 .12	1.83 .08	
Caputbreite	26 2.9-3.2	3.05 .10	6 2.8-3.3	3.08 .19	5 3.0-3.2	3.08 .09	6 2.95-3.25	3.13 .13	3.25	3.31 .21	3.30 .09	2.42 .13	
kl. Corpusbr. x 100					11								
Länge					13.3 - 15.4				14.3 0.7	14.2	13.9 1.4	16.7 0.9	21.9 1.3
(Basis- + Caputbr.) x 100					11								
Länge					50.4 - 56.8				53.4 1.9	52.9	50.7 2.4	56.1 0.9	67.3 3.2

Tabelle 24. Maße der Grundphalanx IV

<i>H. beremendensis</i>					<i>Lepus</i> sp.			<i>L. timidus</i> <i>timidus</i>	<i>L. timidus</i> <i>varronis</i>	<i>Lepus</i> <i>europaeus</i>	<i>Oryctolagus</i> <i>cuniculus</i>	
	DA 2C <sub>1</sub>		DA 4B		DA 2C <sub>1</sub>	DA 4B						
Länge	49 11.0–13.65	12.69 .68	9 12.15–13.6	12.62 .46	1 12.05	10 11.8–13.0	12.25 .36	13.0	13.04 .39	12.20 .52	7.78 .58	
Basisbreite	49 3.65–4.55	4.23 .18	9 3.95–4.6	4.18 .20	3.75	9 3.95–4.2	4.09 .10	4.25	4.05 .23	4.25 .17	3.02 .21	
kleinste Corpusbreite	49 1.9–2.7	2.26 .14	9 2.05–2.3	2.25 .08	2.1	10 2.0–2.4	2.18 .12	2.35	2.28 .25	2.58 .20	1.83 .03	
Caputdurchm.	47 2.15–2.7	2.40 .13	9 2.2–2.7	2.46 .16	2.35	10 2.4–2.6	2.45 .11	2.5	2.50 .09	2.63 .15	1.9 .1	
Caputbreite	47 2.5–3.35	3.00 .18	9 2.85–3.3	3.07 .15	3.0	10 3.0–3.3	3.11 .11	3.35	3.28 .12	3.40 .13	2.45 .13	
Kl. Corpusbr. x 100					11							
Länge					16.8 – 19.1			17.8 0.7	18.1	17.4 1.4	21.2 0.9	23.6 1.5
(Basis- + Caputbr.) x 100					9							
Länge					56.0 – 60.8			58.3 1.7	58.4	56.2 1.5	62.7 0.3	70.3 1.0

Tabelle 25 a. Maße der Grundphalanx V

<i>H. beremendensis</i>					<i>Lepus</i> sp.			<i>L. timidus</i> <i>timidus</i>	<i>L. timidus</i> <i>varronis</i>	<i>Lepus</i> <i>europaeus</i>	<i>Oryctolagus</i> <i>cuniculus</i>	
	DA 2C <sub>1</sub>		DA 4B		DA 2	DA 4B						
Länge	44 8.4–10.0	9.21 .40	13 8.55–9.6	9.05 .31	--	10 8.6–9.6	9.05 .34	9.75	10.05 .25	9.60 .48	5.90 .35	
Basisbreite	44 3.7–4.25	4.06 .13	13 3.7–4.2	4.01 .12	--	9 3.7–4.05	3.83 .15	4.25	4.14 .18	4.25 .13	3.00 .13	
kleinste Corpusbreite	44 2.2–2.5	2.38 .08	13 2.0–2.7	2.40 .18	--	10 2.1–2.4	2.30 .10	2.85	2.70 .25	2.85 .15	1.97 .08	
Corpusdurchm.	44 2.1–2.5	2.26 .01	12 2.0–2.3	2.19 .09	--	9 2.0–2.6	2.34 .23	2.65	2.49 .14	2.77 .12	1.72 .13	
Caputbreite	44 2.7–3.25	2.96 .14	12 2.85–3.1	2.96 .07	--	9 2.7–3.3	2.96 .21	3.35	3.35 .17	3.45 .05	2.42 .12	
Kl. Corpusbr. x 100					10							
Länge					24.3 – 26.4			25.3 0.9	29.2	26.8 1.8	29.7 0.7	33.4 2.5
(Basis- + Caputbr.) x 100					9							
Länge					70.3 – 77.3			75.3 2.1	77.9	74.5 1.6	80.3 2.2	91.8 1.3

terale Ligamentgrube an der Trochlea ist seichter als die mediale; der Außendurchmesser der Trochlea ist größer als der innere.

- II ist etwas kürzer als IV, aber dicker und in höherem Maß asymmetrisch: Die Dorsalkante der Basis, der breitesten der Grundphalangen, ist zum III. Strahl hin leicht geneigt; die laterale Schaftkante ist stärker gekrümmt als die mediale; das Caput ist das breiteste der Grundphalangen und hat den größten Durchmesser (medial, mit seichter Seitenbandgrube). Bei
- IV ist der Unterschied am Caput geringer: entsprechend seiner Lage zur Medianen der Hand ist der laterale Trochleaanteil etwas größer.

#### Messungen

1. L ä n g e sagittaler kleinster Abstand zwischen der Dorsalkante der Fovea articularis und dem Sulcus des Caput.
2. Basisbreite (größte)
3. Kleinste Corpusbreite
4. Caputdurchmesser: dorso-palmar, Dorsalseite angelegt.
5. Caputbreite: größter medio-lateraler Abstand parallel der Trochleaachse.

Ein kompletter Phalangensatz von *Lepus* sp. aus dem Betfium von DA 4B läßt genannte Merkmale gut erkennen (Abb. 27). Bei *H. beremendensis* ist der Unterschied zwischen II und IV weniger ausgeprägt, wie ein Rekonstruktionsversuch des proximalen Phalangensegments zeigt (Abb. 26). Die größere Länge und die zum Teil größere Schaftbreite bewirken ein annähernd gleich großes Schaftbreiten-Längen-Verhältnis wie bei *Lepus* sp. (Tab. 22 und 24). Die Dorsalseite ist jedoch geradlinig – im Gegensatz zu *Lepus*, bei dem sie leicht konvex ist. Der Querschnitt – beim altpleistozänen *Lepus* in der gesamten Schaftlänge rundlich – verflacht zu den Epiphysen hin. Besonders deutlich zeigt sich dieser Unterschied an der Palmarseite unmittelbar proximal der Trochlea. Am rezenten Material ist jedoch ersichtlich, daß der runde Querschnitt kein Gattungsmerkmal ist. Das Caput ist bei *H. beremendensis* allgemein schmaler und dorso-palmar niedriger: abgesehen vom äußersten Strahl ist das Epiphysenbreiten-Längen-Verhältnis kleiner, was vor allem im schwächeren Caput seine Ursache hat. Die Furche, in der der mediane Rücken der Fovea articularis der Phalanx media artikuliert, ist beim rezenten wie beim altpleistozänen *Lepus* breiter und seichter.

In beiden Breiten-Längen-Verhältnissen zeigt *Hypolagus* nähere Affinität zu *L. timidus* an. *Lepus* sp. aus Deutsch-Altenburg liegt zwischen *L. timidus* und *L. europaeus* mit seinen breiten und relativ kurzen Proximalphalangen (Tab. 22–25).

Die Grundphalangen von *Oryctolagus* sind mit noch breiteren Basen und Schaft noch gedrungener. Das Caput ist eher schmal, aber tief gefurcht. Die Dorsalfläche und die Schaftachse sind dorsal konvex wie bei *Lepus*.

Die hypothetischen, aus den Mittelwerten errechneten Längenverhältnisse der Grundphalangen untereinander lassen eine stärkere Betonung der mittleren Strahlen bei *H. beremendensis* annehmen (Tab. 25 b). Der Vergleich mit dem vollständigen Phalangensatz eines Individuums von *Lepus* sp. aus Deutsch-Altenburg 4B und den rezenten Arten zeigt, daß *L. timidus timidus* den Verhältnissen von *Hypolagus* am nächsten kommt. Der fossile *Lepus* liegt dem Feldhasen näher.

Tabelle 25 b. Verhältnis der Längen der Proximalphalangen II, III und IV zu V. Erklärung im Text. M = Mittelwert.

	<i>H. beremendensis</i> DA 2C	DA 4B	<i>Lepus</i> sp. DA 4B/67	<i>L. timidus</i> <i>timidus</i>	<i>L. timidus</i> <i>varronis</i> (M)	<i>Lepus</i> <i>europaeus</i> (M)	<i>Oryctolagus</i> <i>cuniculus</i> (M)
$\frac{II}{V}$	1.29	1.23	1.21	1.28	1.26	1.24	1.31
$\frac{III}{V}$	1.58	1.59	1.41	1.51	1.49	1.45	1.39
$\frac{IV}{V}$	1.38	1.39	1.28	1.33	1.30	1.27	1.32



Tabelle 26. Maße der Mittelphalanx II

<i>H. beremendensis</i>					<i>Lepus</i> sp.				<i>L. timidus</i> <i>timidus</i>	<i>L. timidus</i> <i>varronis</i>	<i>Lepus</i> <i>europaeus</i>	<i>Oryctolagus</i> <i>cuniculus</i>
	DA 2C <sub>1</sub> , 30		DA 4B		DA 2C–D		DA 4B					
Länge	38		8		4		12					
	6.0–7.25	6.65	6.2–7.15	6.71	5.75–6.5	6.12	5.35–6.65	5.96	6.9	6.90	6.68	4.52
		.30		.32		.33		.39		.57	.40	.29
Basisbreite	37		8		4		12					
	3.2–3.8	3.44	3.1–3.6	3.36	3.3–3.75	3.57	3.35–3.9	3.66	3.7	3.73	4.02	2.60
		.14		.18		.19		.17		.41	.16	.26
Kleinste Corpusbreite	38		8		4		12					
	2.3–2.9	2.60	2.3–2.7	2.49	2.55–3.15	2.82	2.6–2.95	2.84	2.85	2.85	3.20	1.98
		.12		.14		.26		.10		.35	.26	.14
Caputdurchm.	35		8		4		11					
	2.2–2.55	2.35	2.2–2.55	2.31	2.2–2.75	2.60	2.35–2.7	2.58	2.7	2.78	2.83	1.97
		.10		.12		.27		.11		.24	.18	.15
Caputbreite	38		8		4		11					
	2.55–2.95	2.72	2.45–2.9	2.60	2.45–2.9	2.76	2.6–3.1	2.85	3.1	3.07	3.18	2.12
		.13		.15		.21		.15		.25	.19	0.8
Kl. Corpusbr. x 100		45			15							
Länge		34.8 – 42.9		38.8	42.4 – 50.0		47.3	41.3	41.2	47.9	43.9	
				1.9			2.7		2.0	1.8	0.4	
(Basis- + Caputbr.) x 100		45			15							
Länge		87.0 – 98.3		92.0	100.0 – 114.0		107.6	98.6	98.5	107.8	104.4	
				2.9			4.4		1.3	3.8	0.9	

Tabelle 27. Maße der Mittelphalanx III

<i>H. beremendensis</i>					<i>Lepus</i> sp.				<i>L. timidus</i> <i>timidus</i>	<i>L. timidus</i> <i>varronis</i>	<i>Lepus</i> <i>europaeus</i>	<i>Oryctolagus</i> <i>cuniculus</i>
	DA 2C <sub>1</sub>		DA 4B		DA 2C <sub>1</sub>		DA 4B					
Länge	37 7.6–9.8	8.49 .49	6 7.6–8.8	8.19 .39	3 6.85–7.2	6.98 .19	11 6.4–7.7	7.04 .47	8.0	8.23 .53	7.55 .40	5.28 .43
Basisbreite	37 3.05–3.65	3.35 .13	6 3.1–3.4	3.26 .11	3 3.2–3.45	3.32 .13	11 3.2–3.55	3.34 .11	3.55	3.35 .22	3.70 .15	2.52 .26
Kleinste Corpusbreite	37 1.8–2.4	2.20 .15	6 1.9–2.3	2.07 .14	3 2.0–2.3	2.18 .16	11 1.9–2.3	2.12 .10	2.25	2.16 .16	2.60 .10	1.73 .15
Caputdurchm.	36 1.9–2.35	2.18 .14	6 1.8–2.25	2.13 .17	3 2.0–2.2	2.08 .01	11 2.1–2.35	2.22 .09	2.4	2.39 .15	2.30 .10	1.72 .08
Caputbreite	36 2.45–2.9	2.67 .13	6 2.2–2.65	2.53 .17	3 2.5–2.75	2.60 .13	11 2.35–2.65	2.50 .11	2.75	2.75 .17	2.80 .13	1.98 .08
Kl. Corpusbr. x 100					14				28.1	26.3	34.5	32.8
Länge					27.3 – 34.4				30.4 2.4			
(Basis- + Caputbr.) x 100					14				78.7	74.2	81.4	85.2
Länge					75.3 – 89.2				83.5 4.1	74.2 1.9	81.4 6.2	85.2 1.5

Tabelle 28. Maße der Mittelfalanx IV

<i>H. beremendensis</i>					<i>Lepus</i> sp.			<i>L. timidus</i> <i>timidus</i>	<i>L. timidus</i> <i>varronis</i>	<i>Lepus</i> <i>europaeus</i>	<i>Oryctolagus</i> <i>cuniculus</i>
	DA 2C <sub>1</sub>		DA 4B		DA 2C-D	DA 4B					
Länge	42 6.7-7.85	7.32 .29	10 6.6-7.55	7.16 .29	2 6.6	8 5.95-6.8	6.55 .38	6.9	6.96 .46	6.87 .45	4.65 .36
Basisbreite	39 3.3-3.65	3.46 .09	10 3.2-3.65	3.39 .12	3.4; 3.55	3.4-3.75	8 3.57 .13	3.55	3.46 .24	3.93 .23	2.59 .18
Kleinste Corpusbreite	42 2.3-2.75	2.53 .12	10 2.25-2.6	2.44 .11	2.55; 2.7	2.4-2.65	8 2.53 .08	2.5	2.59 .15	3.05 .22	1.94 .17
Caputdurchm.	42 2.1-2.65	2.35 .12	10 2.2-2.6	2.34 .11	2 2.5	8 2.35-2.55	2.43 .08	2.5	2.58 .18	2.57 .13	1.84 .17
Caputbreite	42 2.5-2.95	2.70 .10	10 2.55-2.9	2.66 .14	2.65; 2.7	8 2.55-2.85	2.71 .09	2.9	2.80 .17	3.15 .17	2.08 .13
<hr/>											
Kl. Corpusbr. x 100		52			10						
Länge		31.4 - 37.5		34.5 1.7	35.5 - 42.9		39.0 2.5	36.2	36.7 0.7	44.5 2.3	42.4 2.9
<hr/>											
(Basis- + Caputbr.) x 100		49			10						
Länge		76.9 - 89.3		84.0 2.5	92.4 - 101.6		95.4 4.1	93.5	89.2 1.0	103.3 5.5	102.1 6.2

Tabelle 29. Maße der Mittelfalanx V

<i>H. beremendensis</i>					<i>Lepus</i> sp.			<i>L. timidus</i> <i>timidus</i>	<i>L. timidus</i> <i>varronis</i>	<i>Lepus</i> <i>europaeus</i>	<i>Oryctolagus</i> <i>cuniculus</i>
	DA 2C <sub>1</sub>		DA 4B		DA 2C <sub>1</sub>	DA 4B					
Länge	24 4.55-6.05	5.29 .35	10 4.65-5.7	5.07 .38	1 4.95	8 4.35-5.6	4.87 .38	5.6	5.53 .25	5.63 .20	3.53 .13
Basisbreite	24 3.1-3.7	3.30 .16	10 2.9-3.35	3.17 .14	3.35	8 3.1-3.6	3.36 .15	3.5	3.60 .16	3.87 .12	2.48 .10
kleinste Corpusbreite	24 2.3-2.9	2.66 .15	10 2.35-2.9	2.60 .17	2.8	8 2.6-2.95	2.81 .12	3.0	2.91 .20	3.27 .13	2.05 .13
Caputdurchm.	21 2.05-2.4	2.23 .10	10 1.95-2.4	2.18 .13	2.15	8 2.0-2.5	2.30 .15	2.4	2.58 .22	2.58 .15	1.82 .08
Caputbreite	24 2.2-3.0	2.55 .17	10 2.25-2.75	2.47 .15	2.5	8 2.4-2.75	2.57 .12	2.7	2.86 .23	3.05 .09	2.02 .06
<hr/>											
kl. Corpusbr. x 100		33			9						
Länge		45.8 - 57.1		50.7 3.1	50.0 - 64.4		57.7 3.8	53.6	52.7 2.1	58.0 1.3	58.0 1.8
<hr/>											
(Basis- + Caputbr.) x 100		34			9						
Länge		101.8 - 119.4		111.0 5.3	113.4 - 137.9		121.7 6.7	110.7	116.9 2.1	122.8 4.0	127.4 2.0

### 3.6.3. Mittelphalangen

An den Mittelphalangen läßt sich *Hypolagus* von den *Lepus*-Arten sehr gut unterscheiden (Abb. 26–28). Die topographische Bestimmung der Mittelphalangen beim rezenten *Lepus*:

- III ist die längste, annähernd bilateral symmetrisch,
- V ist asymmetrisch, die kürzeste und dickste;
- II und IV, ebenfalls asymmetrisch, lassen sich – abgesehen bei bekannter Seite – morphologisch kaum unterscheiden. Die Summe der beiden Epiphysenbreiten wie auch die Corpusbreite ist im Verhältnis zur Länge bei II allgemein größer.

#### Messungen

1. L ä n g e : sagittaler kleinster Abstand zwischen dem medianen Rücken der Fovea articularis und dem Sulcus des Caput an der Palmarseite.
2. Basisbreite normal zur medianen Leiste der Fovea articularis.
3. Kleinste Corpusbreite: normal zur Dorsalfläche des Corpus.
4. + 5. wie bei Grundphalangen.

Die **Mittelphalanx II** von *H. beremendensis* ist länger als jene von *Lepus* sp. Epiphysen und Schaft sind schmaler; in beiden Breiten-Längen-Verhältnissen zeigt sich dieser Unterschied (Tab. 26).

Der mediale Anteil der Fovea ist breiter und höher als der laterale. Der Processus extensorius ist gegenüber der Schaftachse weniger deutlich als bei *Lepus* nach medial gerichtet. Die beiden Kanten, die bei *Lepus* eine konkave Dorsalfläche begrenzen, liegen bei *H. beremendensis* enger beisammen; die Dorsalseite ist flach. An der Palmarseite ist die mediale Tuberositas flexoria kräftiger als die laterale; ihr Abstand voneinander ist kleiner als bei *Lepus*. Die Medialseite des Caput hat bei größerem, fast kreisrundem Umriß eine seichte, weit dorsal liegende Seitenbandgrube; die laterale Seite mit tiefer Grube ist niedriger.

Die **Mittelphalanx III** ist beträchtlich länger (Tab. 27). An ihrer Basis ist sie höher und schmaler als jene von *Lepus* sp. Nach distal nimmt das zum Teil sehr schmale Corpus trapezförmigen Querschnitt an. Das Caput ist in der Regel etwas niedriger, dorsal ist es von den Ligamenten stärker eingeschnürt. Die Mittelphalanx III des fossilen *Lepus* ist an ihrer geringen Länge, dem breiten Extensorenfortsatz, dem halbrunden Schaftquerschnitt und der dorsal breiten Trochlea zu erkennen.

Die Werte der **Mittelphalanx IV** lassen dem Rezentmaterial analoge Verhältnisse annehmen (Tab. 28): bei annähernd gleicher Breite wie die Mittelphalanx II ist IV länger. Die lateralen Hälften von Basis und Trochlea sind stärker ausgebildet.

An der **Mittelphalanx V**, der kürzesten, läßt sich *Hypolagus* vom echten Hasen gut unterscheiden (Tab. 29). Analog zu II und IV ist bei V die der Medianen der Vorderpfote zugewandte Seite niedriger; die Processus extensorius laterad gerichtet. Diese mit der Torsion der Fingerstrahlen in Zusammenhang zu bringende Asymmetrie ist bei *Lepus* in viel höherem Maß ausgebildet; das Corpus der Mittelphalanx V von *H. beremendensis* ist subprismatisch.

Die Breiten-Längen-Verhältnisse sind bei den zu *Hypolagus* zu stellenden Elementen deutlich kleiner als bei den zu *Lepus* sp. zu stellenden. *Hypolagus* liegt mit seinen langen schlanken Mittelphalangen dem Schneehasen näher als dem biharischen, der dieselbe Breitengröße wie die untersuchten Feldhasen hat: diese haben generell die höchsten Breiten-Längen-Verhältnisse; nur wenig kleiner sind sie bei *Lepus* sp. aus Deutsch-Altenburg.

*Oryctolagus* hat die gedrungensten Mittelphalangen; ihre Breiten-Längen-Verhältnisse sind allgemein die größten.

### 3.6.4. Endphalangen

Die topographische wie auch die generische Bestimmung der Krallenbeine erweist sich wegen der großen Variabilität teilweise sehr schwierig. Meist ist auch der Apex beschädigt. Vor allem in der Länge ist aber – wie die rezenten Individuen zeigen – eine größere Variationsbreite zu beobachten: so hat der größte Schneehase des Vergleichsmaterials kürzere Endphalangen als der kleinste.

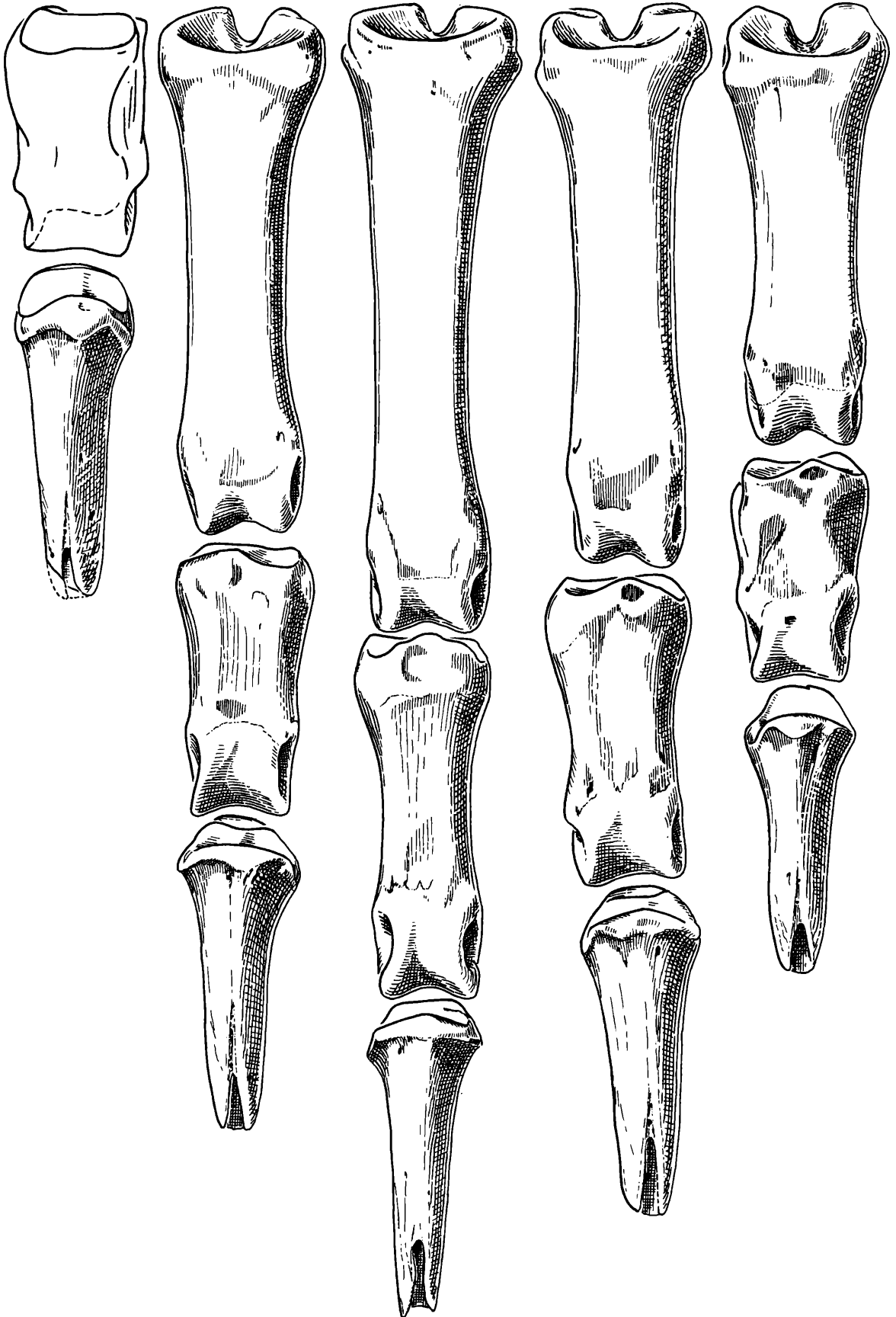


Abb. 26. Phalangen der linken Hand von *Hypolagus beremendensis* aus Deutsch-Altenburg, von dorsal. Zusammen-  
 gestellt nach den Mittelwerten der Einzelelemente. Grundphalangen auf eine Ebene gebracht.  
 Grundphalangen: DA 2C<sub>1</sub>/66/337, 380, 448, 495 (Länge nach 493), 561. Mittelphalangen: DA 2C<sub>1</sub>/66/  
 605, 677, 723, 763. Endphalangen: DA 2C<sub>1</sub>/66/808 (809), 881, 912, 980, 1006. 7-fach.

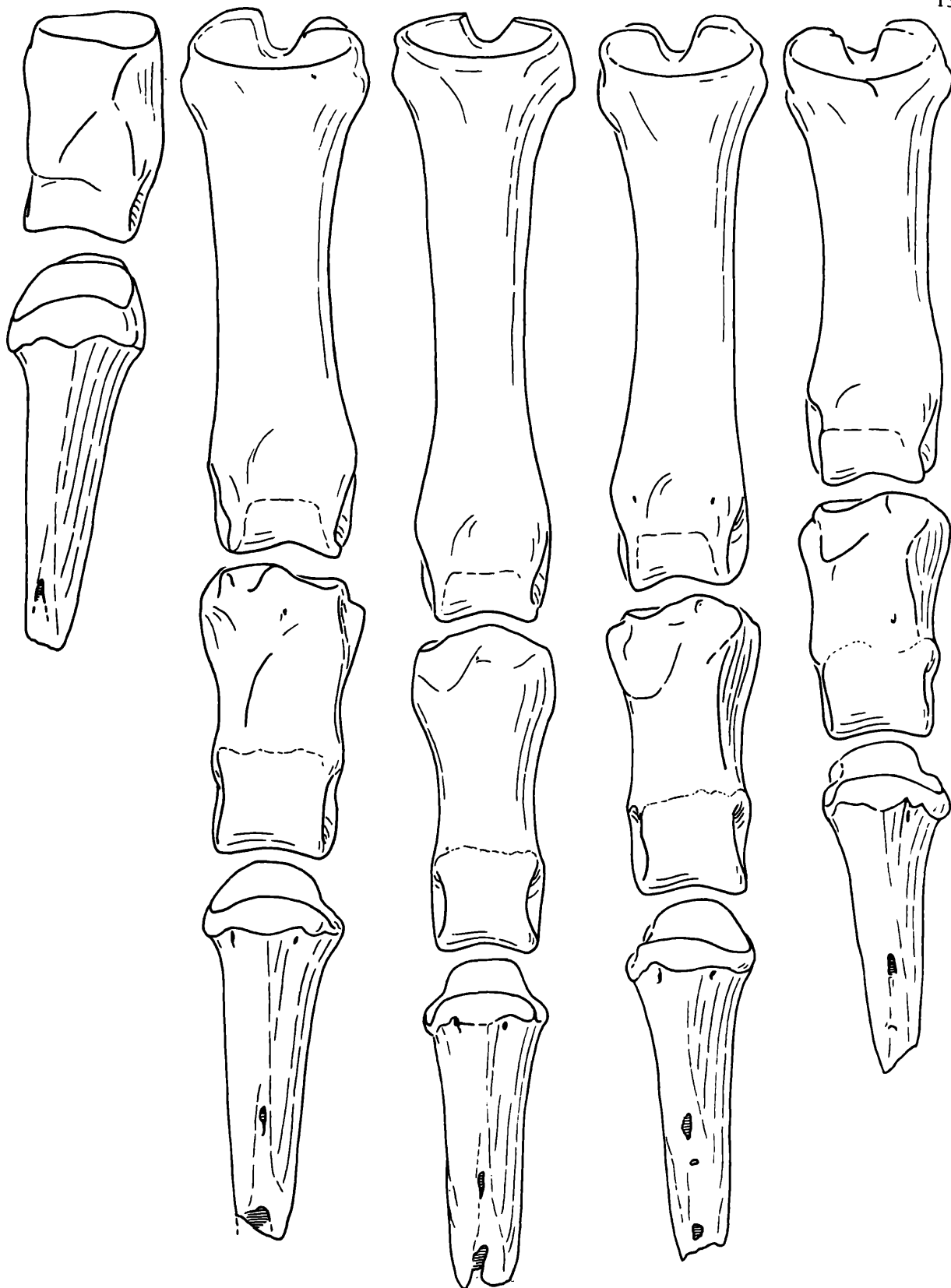


Abb. 27. Phalangen der linken Hand des Individuums von *Lepus* sp. aus Deutsch-Altenburg 4B (Phal. prox. I ergänzt) von dorsal. Grundphalangen auf eine Ebene gebracht.  
DA 4B/66/202; DA 4B/67/61, 63, 65, 67, DA 4B/67/71, 73, 75, 77, DA 4B/67/81, 83, 85, 87, 89. 7-fach.

## Messungen

1. *Länge* vom distalsten Punkt des medianen Rückens der Facies articularis bis zum distalsten des Apex (bei abgebrochenem Apex läßt sich zum Teil aus der Krümmung der Dorsalkante und der Sohlenfläche die ursprüngliche Länge abschätzen).
2. *Höhe* zwischen dem dorsalsten Punkt des Processus extensorius und dem palmarsten des Tuberculum flexorium normal zur Längserstreckung des proximalen Krallenbeins.
3. *Breite* größte, normal zur Sagittalebene der Phalanx.

Die Endphalanx des I. Strahls ist die kräftigste (Abb. 26 und 27). Die große Höhe entsteht durch die im Vergleich mit den übrigen Krallenbeinen große Gelenkfläche und den kräftigeren Extensoren- und Flexorenansatzstellen. Die Crista unguicularis ist lateral breiter als medial. Im distalen Drittel der freien Kralle ist der Dorsalrand leicht gespalten. In den Maßen zeigt sich bei *H. beremendensis* eine geringere Breite sowie ein größeres Höhen-Längen-Verhältnis (Tab. 30). Letzteres im Gegensatz zu den übrigen Strahlen.

Die beiden nächstlängeren, asymmetrischen Endphalangen II und IV lassen sich wieder schwer unterscheiden. *Lepus* sp. zeigt an II größere proximale Breite und Höhe als an IV. Bei allen vier Schneehasen wie auch im kompletten Phalangensatz von Deutsch-Altenburg ist II im Gegensatz zu den Feldhasen deutlich länger als IV. Die Durchsicht des fast ausschließlich von *Hypolagus* stammenden Materials von DA 2C<sub>1</sub> mit tief gespaltenem Margo dorsalis im Gegensatz zum weitgehend verknöchertem Spalt bei *Lepus* – ergibt folgendes: der Medialrand der Artikulationsfacette von II ist rundlich, der äußere – der Endphalanx III zugewandt – bildet häufig eine scharfe gerade Kante zur Krallenleiste. Das Tuberculum flexorium ist ebenso nach lateral geneigt. II ist breiter als IV – bei gleicher Höhe und annähernd gleicher Länge.

Endphalanx IV hat annähernd parallele Facettenränder. Der meist gerade Medialrand läßt auch hier eine Zuordnung zur Seite vornehmen. Der palmare Flexorenhöcker nimmt eher mediane Position ein. Beide Krallenbeine sind bei *H. beremendensis* schmaler, dorso-palmar niedriger und wahrscheinlich auch kürzer als bei *Lepus* sp.

Die meist bilateral symmetrische Endphalanx III von *Hypolagus* scheint dagegen in ihrer Länge von jener des zeitgenössischen echten Hasen nicht übertroffen, wohl aber deutlich in ihrer Höhe.

Endphalanx V, die kürzeste, zeigt deutlich Asymmetrie: der Proc. extensorius liegt über der medialen Facettenhälfte, die häufig durch eine gerade Kante vom Nagelansatz getrennt ist. In der Regel ist nur das laterale dorsale Foramen vorhanden.

Deutlicher als für II und IV ist für III und V das Höhen-Längen-Verhältnis bei *Hypolagus* kleiner als beim gleichalten *Lepus*: der Grund mag in der geringeren Höhe bei *Hypolagus* und der generell größeren Phalangenlänge bei *Lepus* sp. liegen. Relativ lange und hohe Krallenbeine sind beim Alpenschneehasen festzustellen.

*O. cuniculus*: Die Krallenbeine des fossorialen Wildkaninchens sind dorsal tief gespalten und relativ lange. Die Proximalbreiten erscheinen groß. Das Höhen-Längen-Verhältnis ist generell wenig niedriger als bei *Hypolagus* und somit höher als beim rezenten *Lepus* (Tab. 30). Die Furche an der Dorsalseite dürfte eine stärkere Verbindung mit den Hornkrallen ermöglichen. Sie wird in populärer Literatur häufig als Unterscheidungsmerkmal von Kaninchen und Feldhase angegeben; bei diesem soll die Furche fehlen oder weniger markant sein. Ihre Ausbildung dürfte bei beiden Arten stärkeren Schwankungen unterliegen (NACHTSHEIM, 1935:351).

## Sesamoide

Die in größerer Zahl anfallenden paarigen Sehnenverknöcherungen, die an der Palmarseite der Metacarpo-Phalangeal-Gelenke sitzen, werden aufgrund ihrer großen Variabilität nicht unterschieden. Bei den rezenten Leporidae ist auch ein unpaares Sesamoid am Gelenk zwischen Mittel- und Krallenphalanx zu finden.

### 3.6.5. Rekonstruktion des Phalangensegments von *H. beremendensis*

Die aus den Mittelwerten eruierten Längenverhältnisse bei *Hypolagus* (Abb. 26) können unmittel-

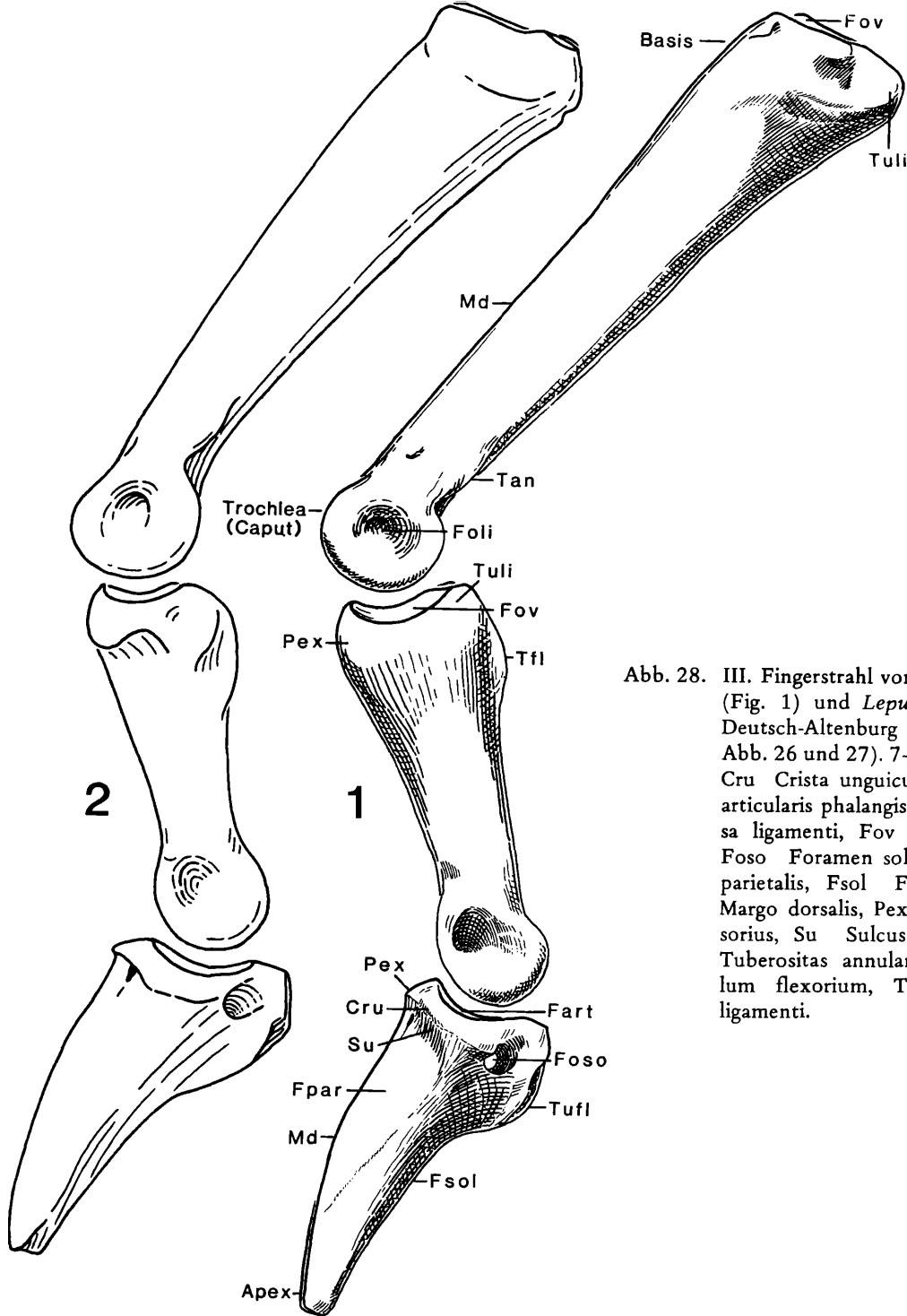


Abb. 28. III. Fingerstrahl von *H. beremendensis* (Fig. 1) und *Lepus* sp. (Fig. 2) aus Deutsch-Altenburg von lateral (aus Abb. 26 und 27). 7-fach.  
Cru Crista unguicularis, Fart Facies articularis phalangis distalis, Foli Fossa ligamenti, Fov Fovea articularis, Foso Foramen soleare, Fpar Facies parietalis, Fsol Facies solearis, Md Margo dorsalis, Pex Processus extensorius, Su Sulcus unguicularis, Tan Tuberositas annularis, Tfl Tuberculum flexorium, Tuli Tuberculum ligamenti.

Tabelle 31. Längenverhältnisse der Fingerstrahlen aus den Längensummen von Metacarpalia, Grund- und Mittelphalangen (III. Strahl = 100 %; M = Mittelwert, s = einfache Standardabweichung).

	<i>H. beremendensis</i>		<i>Lepus</i> sp.			<i>L. timidus</i> <i>timidus</i>	<i>L. timidus</i> <i>varronis</i> (M ± s)	<i>Lepus</i> <i>europaeus</i> (M ± s)	<i>Oryctolagus</i> <i>cuniculus</i> (M ± s)
	DA 2 (aus Mittelwerten)	DA 4B (aus Mittelwerten)	DA 2 (aus Mittelwerten)	DA 4B (aus Mittelwerten)	DA 4B/67 Individuum				
I	20.3	21.1		18.9	19.0	18.0	17.5 ± 1.1	20.3 ± 1.4	23.2 ± 1.3
II	86.5	86.3	89.0	87.8	89.4	89.9	89.3 ± 1.5	90.7 ± 0.6	91.3 ± 1.3
III			← 100 →						
IV	82.1	84.1	84.6	83.8	85.1	83.6	83.0 ± 1.5	83.4 ± 0.3	83.0 ± 1.5
V	55.7	56.6	59.4	58.2	62.7	60.2	57.4 ± 2.1	60.9 ± 0.6	57.5 ± 1.7

Tabelle 30. Maße der Endphalangen I – V. Längen zum Teil rekonstruiert.

		<i>H. beremendensis</i>			<i>Lepus</i> sp.			<i>L. timidus</i> <i>timidus</i>	<i>L. timidus</i> <i>varronis</i>	<i>Lepus</i> <i>europaeus</i>	<i>Oryctolagus</i> <i>cuniculus</i>
		DA 2C <sub>1</sub>	DA 4B		DA 2C	DA 4B, 32					
I	Länge	22 7.0–9.1 7.8 .6	3 7.0–8.0 7.6 .5		1 8.1	4 8.5–9.1 8.8 .2		9.4	10.5 .7	10.8 .8	6.9 .6
II	Länge	31 6.6–8.3 7.3 .5	5 6.8–8.2 7.4 .5		3 7.6–8.3 7.9 .4	5 7.0–8.6 8.0 .6		9.2	9.6 .4	9.7 .6	6.7 .9
III	Länge	17 6.6–8.4 7.4 .5	4 6.7–7.4 7.0 .3		1 7.2	4 6.7–7.5 7.2 .4		8.0	8.8 .5	8.6 .1	5.7 1.2
IV	Länge	26 6.6–8.7 7.4 .5	3 6.5–7.9 7.1 .7		1 7.5	3 8.0 8.0 .0		8.6	9.3 .5	9.8 .7	6.2 .5
V	Länge	27 5.5–7.0 6.4 .4	4 5.4–6.4 6.0 .5		3 5.7–7.6 6.3 1.1	6 5.9–7.2 6.4 .4		8.0	8.1 .3	8.5 .3	5.2 .7
I	Höhe	28 4.25–5.35 4.81 .36	4 4.45–4.95 4.65 .22		1 5.15	5 4.6–5.1 4.84 .25		5.15	5.40 .36	5.37 .51	3.93 .25
II	Höhe	47 3.35–4.0 3.65 .22	7 3.25–4.0 3.65 .24		3 3.8–4.0 3.90 .10	6 3.45–4.5 3.98 .41		4.05	4.27 .16	4.15 .33	3.02 .24
III	Höhe	30 3.1–3.75 3.51 .19	5 3.1–3.8 3.31 .28		1 3.45	4 3.85–4.2 4.00 .15		3.55	3.85 .23	3.72 .24	3.07 .30
IV	Höhe	50 3.2–4.3 3.64 .27	4 3.4–4.15 3.70 .35		1 3.95	5 4.05–4.25 4.16 .09		3.65	4.03 .21	4.08 .34	2.98 .13
V	Höhe	34 3.4–4.1 3.68 .17	4 3.1–3.75 3.45 .27		3 3.7–4.0 3.83 .15	6 4.0–4.3 4.09 .12		3.95	4.18 .28	4.18 .31	2.85 .10
I	Breite	28 2.7–3.4 3.05 .18	4 2.85–3.0 2.94 .07		1 3.25	5 3.05–3.35 3.19 .15		3.3	3.40 .33	3.75 .40	2.38 .10
II	Breite	48 2.65–3.25 2.92 .14	7 2.55–3.05 2.86 .18		3 2.95–3.1 3.00 .09	6 2.75–3.4 3.13 .25		3.3	3.37 .20	3.53 .32	2.42 .23
III	Breite	32 2.6–3.1 2.81 .16	5 2.6–2.95 2.79 .14		1 2.95	4 2.85–2.95 2.91 .05		2.95	3.03 .12	2.95 .26	2.25 .22
IV	Breite	48 2.4–3.05 2.72 .16	4 2.6–2.85 2.71 .11		1 2.95	5 2.85–3.15 3.01 .11		2.9	3.13 .25	3.38 .28	2.42 .08
V	Breite	34 2.5–3.0 2.73 .11	4 2.4–2.7 2.61 .14		3 2.65–2.9 2.78 .13	6 2.7–3.1 2.87 .17		3.0	3.00 .23	3.38 .32	2.28 .18
I	$\frac{\text{Höhe} \times 100}{\text{Länge}}$	25 58.1 – 68.9 62.4 3.6			5 54.1 – 63.6 57.4 3.9			54.8	51.4 5.8	49.6 3.2	56.9 2.8
II		33 42.2 – 56.0 49.9 3.3			8 45.6 – 54.2 49.9 2.9			44.0	44.3 2.9	43.0 2.7	45.5 3.1
III		21 43.5 – 57.6 47.8 3.8			5 47.9 – 57.5 53.9 4.0			44.4	43.7 4.8	43.2 2.9	52.1 5.2
IV		29 42.7 – 59.1 50.7 4.3			4 50.6 – 53.1 51.9 1.2			42.4	43.4 2.0	41.6 3.8	48.3 4.5
V		31 52.9 – 64.2 57.5 3.7			9 52.6 – 67.8 62.8 4.6			49.4	51.6 5.4	49.1 3.7	54.6 4.9



bar mit dem Phalangensatz von *Lepus* sp. aus Deutsch-Altenburg 4B verglichen werden (Abb. 27). Für *H. beremendensis* gilt:

- längere Grund- und Mittelphalangen,
- Grund- und Mittelphalangen sind an Enden und Schaft generell schmaler; der Durchmesser ist ebenfalls geringfügig kleiner,
- geradlinige Dorsalfläche der Grundphalangen,
- geringe Asymmetrie der seitlichen Mittelphalangen II, IV, V,
- die Krallenphalangen sind im Verhältnis zu den Mittelphalangen kürzer; sie sind schmal, relativ nieder, ihre Dorsalkante ist gespalten,
- im Daumen ist die Krallenphalanx kürzer als Metacarpale und Grundphalanx gemeinsam,
- II., IV. und besonders V. Strahl sind relativ kürzer, sodaß der Mittelfinger in seiner Länge stark betont ist (Tab. 31).

Am biharischen *Lepus* weichen die Verhältnisse der Strahlenlängen kaum von den rezenten Arten ab; der Daumen ist bei *Lepus* sp. und *L. timidus* relativ kürzer als bei *L. europaeus*.

Bei *Oryctolagus* sind die Grund- und Mittelphalangen kürzer, der Schaft breiter. Die trochlearen Sulci sind schmaler und tiefer. Die Grundphalangen sind zudem kräftig dorsad gewölbt. Die Krallenphalangen sind im Verhältnis zu den Mittelphalangen länger; sie sind tief gespalten. Der proximale Anteil des I. Strahls mit Metacarpale und Grundphalanx ist ebenso länger als das Krallenglied. Der Daumen insgesamt ist noch stärker betont als bei *H. beremendensis*. Der V. Strahl erscheint relativ verkürzt. Tab. 31 zeigt die nur wenig unterschiedlichen Längenverhältnisse der Fingerstrahlen untereinander. Verglichen werden die Längensummen von Metacarpalia und Phalangen.

### 3.7. Übersicht über die morphologischen Unterschiede im Vordergliedmaßenskelett

3.7.1.	<i>H. beremendensis</i>	<i>Lepus</i> sp. (aus Deutsch-Altenburg)
<b>Scapula</b>		
Hals	kürzer	länger
Tuberculum supraglenoidale	abgestumpft, trapezförmig, meist zweihöckrig	dreieckig, zugespitzt
craniale Breite	kleiner	größer
medialer Bereich der Cavitas glenoidalis	eher breiter	schmäler
Supraglenoidalbucht	breit	schmäler
Coracoglenoidalabstand	breit	kleiner
<b>Humerus</b>		
Gestalt	gedrungener	schlanker
Tuberculum majus	niedriger, kurzer Proximalrand, cranial abgestumpft	immer höher als Caput, cranial hoch, langer Proximalrand
Facies infraspinata	oval	länglich-nierenförmig
Tuberositas major	in cranialer Position	in der Mitte der Medialseite
Tuberositas deltoidea	weiter distal	weiter proximal
Capitulum	in Lateralansicht proximal rund	proximal abgeschrägt
mediale Crista der Trochlea	niedrig	hoher, scharfer Kamm
Foramen supratrochleare	variable Größe, auch fehlend	konstante Größe
Epicondylus medialis	breites, gerades Caudalende	schmäler, Caudalende geht in Bogen in Crista über
<b>Radius</b>		
Fovea capitis	lateral Teil meist niedrig; schmaler medialer Teil	Kante zwischen lateralem Teil und medianem Sulcus; breiter, „geknickter“ medialer Teil
proximale Facies ínterossea	konkav	eben bis konkav
Hals	kürzer; flacher Querschnitt	länger, schmaler; angenähert runder Querschnitt

<b>Corpus</b>	größerer cranio-caudaler Durchmesser; kantige Cranialseite auf der distalen Hälfte	„flaschenförmig“ flacher breiter Querschnitt, keine Kanten im Distalbereich
distale Facies interossea	angenähert lateral	angenähert caudal
Distalende	größerer cranio-caudaler Durchmesser; geringe Breite	kleinerer cranio-caudaler Durchmesser; größere Breite
Extensoren-Furchen	kräftiger	schwächer
Facies carpea	deutlicher zweigeteilt	transversal gestreckt; Zweiteilung undeutlicher
Processus styloideus	markant	schwächer, niedriger
<b>Ulna</b>		
Olecranon	hoch, schmal; mediales Tuberculum laevigatum tricipitis höher	breit, kürzer, subquadratisch; laterales Tuberculum laevigatum tricipitis höher
proximale Facies interossea	eben- bis leicht konkav; zum distalen Schaftabschnitt undeutlich abgegrenzt	konkav, spitz dreieckig; deutlich abgesetzt vom distalen Schaftabschnitt
Margo medialis	rundlich	echte Medialkante
Cranialseite	flach bis konvex	rinnenförmig
Lateralseite	breiter	sehr schmal
Caput	kurz; kissenförmige Circumferentia mit ebener Distalfläche	lang; anliegende „einspringende“ Circumferentia; keine ebene Distalfläche
<b>Carpalia</b>		
Scaphoid	dorso-palmar gestreckt; proximo-distal nieder; Facies centralis undeutlich	dorso-palmar kürzer; breiter; höher; tiefe Facies centralis
Lunatum	schmäler; seichte Facies centralis; hohe Facies triquetri	breiter; tiefe Facies centralis; niedere Facies triquetri
Triquetrum	niedrig; große Ulna-Grube; hohe F. lunati; mediolateral konkave F. pisiformis; breite, ovale F. hamati	hoch; kleinere Ulna-Grube; niedere F. lunati; ebene F. pisiformis; F. hamati mit palmarer Einziehung
Pisiforme	T-förmig; klobig-breiter Medialfortsatz; konvexe F. triquetri	Y-förmig; schmaler, hoher Medialfortsatz; relativ ebene F. triquetri
Trapezium	Dorsalseite niedriger	Dorsalseite höher
Trapezoid	schmäler	breiter
Centrale	flach; F. scaphoidei undeutlich	stärker gewölbt; mit deutlicher „Scaphoid-Kalotte“
Capitulum	dorso-palmar kürzer; F. hamati kürzer und stärker gewölbt	dorso-palmar länger; F. hamati länger und flach
Hamatum	breiter (nach lateral ausgezogen); kürzere F. capitati; konvex-konkave Proximomedialkante	medio-lateral schmaler; längere F. capitati; einheitlich konvexe Proximomedialkante
<b>Metacarpalia</b>		
I	langer Proximalrand; breitere F. phalangis	kurzer, runder Proximalrand; schmalere F. phalangis
II	Basis dorsopalmar gestreckt, dadurch schmaler; längere F. centralis; flachere F. capitati; gerader Schaft, flacher Querschnitt	breitere Basis, besonders palmar; kürzere F. centralis; steilere F. capitati; mediad gekrümmter Schaft, runder Querschnitt
III	breitere Basis; breiter Palmarfortsatz; flacher Schaftquerschnitt	dorso-palmar gestreckte Basis, dadurch schmaler; schmaler, runder Palmarfortsatz; runder Schaftquerschnitt
IV	Basis breiter; F. metacarpalis III medial schmal, mit einspringender Fläche nach distal	Basis schmaler; F. metacarpalis III bildet proximomedialen Wulst
V	lateral ausladende, subtrigonale Basis; konvexe F. metacarpalis IV	trapezförmige Basis; konkave F. metacarpalis IV
<b>Phalangen</b>		
Grundphalanx I	länger; subprismatisch (Dorsal- und Palmarseite parallel); breite, runde Fovea	kürzer; in Seitenansicht nach distal schmaler werdend (konvexe Palmarseite); schmale Fovea

Grundphalangen II – V	dorsal geradlinig; Caputdurchmesser und -breite allgemein kleiner; V-förmige, schmale Trochlearfurche	proximo-distal leicht gewölbter Margo dorsalis; Caputdurchmesser und -breite allgemein größer; flache, breite Trochlearfurche
Mittelpthalangen	länger, schmaler; kleinerer Caputdurchmesser; II, IV, V nur gering asymmetrisch	kürzer, breiter; größerer Caputdurchmesser; II, IV, V stark asymmetrisch
Endphalangen	offene dorsale Furche; niedriger (ausgenommen I) und schmaler	Dorsalkante lückenhaft ossifiziert; generell höher und breiter

3.7.2.	<i>Lepus</i> sp. (aus Deutsch-Altenburg)	<i>L. timidus varronis</i>	<i>L. europaeus</i>
<b>Scapula</b>			
Winkel zwischen Cranial- und Caudalrand	größer	kleiner	größer
craniale Breite	größer	kleiner	größer
Tub. supraglenoidale	dreieckig/zugespitzt	trapezförmig/abgestumpft	dreieckig/zugespitzt
<b>Humerus</b>			
Corpus	breiter	sehr schlank	breiter
mediale Trochlearcrista	hoch	hoch	am höchsten
<b>Radius</b>			
medialer Teil der Fovea capitis	breiter	schmal	breiter
proximale Facies interossea	eben bis konvex	konkav	eben bis konvex
distaler Corpus	kleiner Dorso-palmar-durchmesser (flacher Querschnitt),  z. T. undeutliche distale F. interossea	kleiner Dorso-palmar-durchmesser (flacher Querschnitt),  z. T. undeutliche distale F. interossea	größerer Dorso-palmar-durchmesser (weniger stark abgeflachter Querschnitt),  distale Facies interossea sehr deutlich
<b>Ulna</b>			
Olecranon	breit, subquadratisch	schmäler, höher	breit, subquadratisch
Schaftquerschnitt	rechtwinkelig bis rinnenförmig	rechtwinkelig bis rinnenförmig	fast gleichschenkelig durch rinnenförmige Cranialseite und ausgeprägte Caudalkante
<b>Caput</b>	kleinerer distaler Durchmesser	größerer distaler Durchmesser	kleinerer distaler Durchmesser
<b>Carpalia</b>			
Scaphoid	relativ größere proximo-distale Höhe; kleinerer Dorso-Palmar-Durchmesser; tiefe F. centralis	kleinere Höhe; größerer Dorso-Palmar-Durchmesser; seichtere F. centralis	relativ größere Höhe; kleinerer Dorso-Palmar-Durchmesser; tiefe F. centralis
Lunatum	größere Höhe; tiefe F. centralis	relativ kleinere Höhe; seichtere F. centralis	größere Höhe; tiefe F. centralis
Triquetrum	größere Höhe	relativ kleinere Höhe	größere Höhe
Pisiforme	Y-förmig	T-förmig	Y-förmig
Centrale	relativ hoch gewölbt; „Scaphoid-Kalotte“	flach; F. scaphoidei weniger deutlich	hoch; „Scaphoid-Kalotte“
Capitulum	dorsal relativ höher	dorsal niedriger	dorsal höher
<b>Metacarpalia</b>			
I	kleinere Breite	größere Breite	kleinere Breite
II – V	eher runder Schaftquerschnitt	flacherer Querschnitt	flacherer Querschnitt
III	kleinere Basisbreite	größere Basisbreite	kleinere Basisbreite
IV	relativ größere Basisbreite	relativ größerer Basisdurchmesser	relativ größere Basisbreite
V	kürzer	länger	kürzer

## Phalangen

Grundphalanx I	in Seitenansicht keilförmige Gestalt (konvexe Palmarseite)	prismatische Gestalt (gerade Palmarseite)	keilförmige Gestalt (konvexe Palmarseite)
Grundphalangen II – V	kürzer; größerer Caputdurchmesser	länger; kleinerer Caputdurchmesser	kürzer; größerer Caputdurchmesser
Grundphalanx III	weniger stark betont im Längenverhältnis zu den übrigen Strahlen	stärker betont	weniger stark betont
Mittelphalangen	eher kürzer und breit	länger und eher schmal	eher kürzer und breit

## 3.8. Längenverhältnisse im Vordergliedmaßenskelett

3.8.1. *H. beremendensis*

Von *H. beremendensis* liegt im Gegensatz zu *Lepus* sp. keine zusammengehörige Gliedmaße vor. Die aus den Mittelwerten der Einzelelemente von Deutsch-Altenburg 2C bzw. 4B errechneten Verhältnisse zeigen trotz der Größendifferenz nur geringe Abweichungen zwischen den beiden Fundstellenkomplexen (Abb. 29). Die Rekonstruktion der Vordergliedmaße von *H. beremendensis* aus dem Datenmaterial von Deutsch-Altenburg ist somit möglich. In den Längenverhältnissen zeigen sich folgende Unterschiede zu den anderen Leporiden-Arten:

- das Humerus-Radius-Verhältnis errechnet aus den beiden Mittelwerten ist größer als bei *Lepus*: 102.0 % bzw. 101.3 % gegenüber  $91,7 \pm 3.8$  (2-fache Standardabweichung) bei *L. europaeus*, 91.7 % bei *L. timidus timidus* und  $94.7 \% \pm 1.7$  bei *L. timidus varronis*. Die für die Untersuchung vorhandenen Langknochen lassen somit annehmen, daß das Zeugopodium etwa die Länge des Stylopodiums hatte bzw. sogar etwas kürzer war. Im Liniendiagramm (Abb. 29) zeigt sich die relativ größte Radiuslänge von *L. europaeus* in der größten Steigung;
- der Anteil des Humerus an der Gesamtlänge der Gliedmaße (36.0 % bzw. 36.1 %) ist ungefähr derselbe wie bei *L. europaeus* ( $35.9 \% \pm 1.0$ ), beim Schneehasen ist er etwas kleiner ( $35.4 \% \pm 0.7$ );
- in der relativen Humeruslänge sensu HOWELL, d. h. bezogen auf die Summe von Humerus-, Radius- und Metacarpale-III-Länge, zeigt sich mit 42.6 bzw. 42.7 % bei *Hypolagus* aus DA 2C bzw. DA 4B die größere Stylopodiumlänge; *L. europaeus*  $41.2 \% \pm 0.9$ , *L. timidus*  $41.4 \pm 0.8$ ;
- die Radiuslänge bezogen auf die Gesamtlänge der Gliedmaße ist kleiner (35.3 und 35.6 %) als bei den Hasen mit  $39.1 \% \pm 0.5$  (*L. europaeus*), 38.8 % (*L. timidus timidus*) bzw.  $37.4 \% \pm 0.9$  (*L. timidus varronis*);
- in der relativen Radiuslänge sensu HOWELL zeigt sich ebenso gut die Kürze des Unterarmes:

<i>H. beremendensis</i>	41.8 und 42.1 %,
<i>L. timidus varronis</i>	$43.9 \% \pm 0.65$
<i>L. timidus timidus</i>	44.7 %
<i>L. europaeus</i>	$45.2 \% \pm 0.7$ ;

- die Handlänge als Summe von Lunatum- und Capitatumhöhe und den Längen von Metacarpale III und den Phalangen des dritten Fingerstrahls übertrifft mit 28.7 (28.2) % Anteil an der Gliedmaßenlänge jene des Alpenschneehasen ( $27.2 \% \pm 1.5$ ) aber noch viel deutlicher jene des Nordschneehasen (25.7 %) und des Feldhasen ( $25.0 \% \pm 0.7$ ); die Handlänge in Verhältnis zum Radius gesetzt zeigt noch deutlicher die große Autopodiumlänge bei *H. beremendensis* (81.2 bzw. 79.2 %)

<i>L. timidus varronis</i>	$72.6 \% \pm 5.7$
<i>L. timidus timidus</i>	66.3 %
<i>L. europaeus</i>	$63.9 \% \pm 1.3$ ;

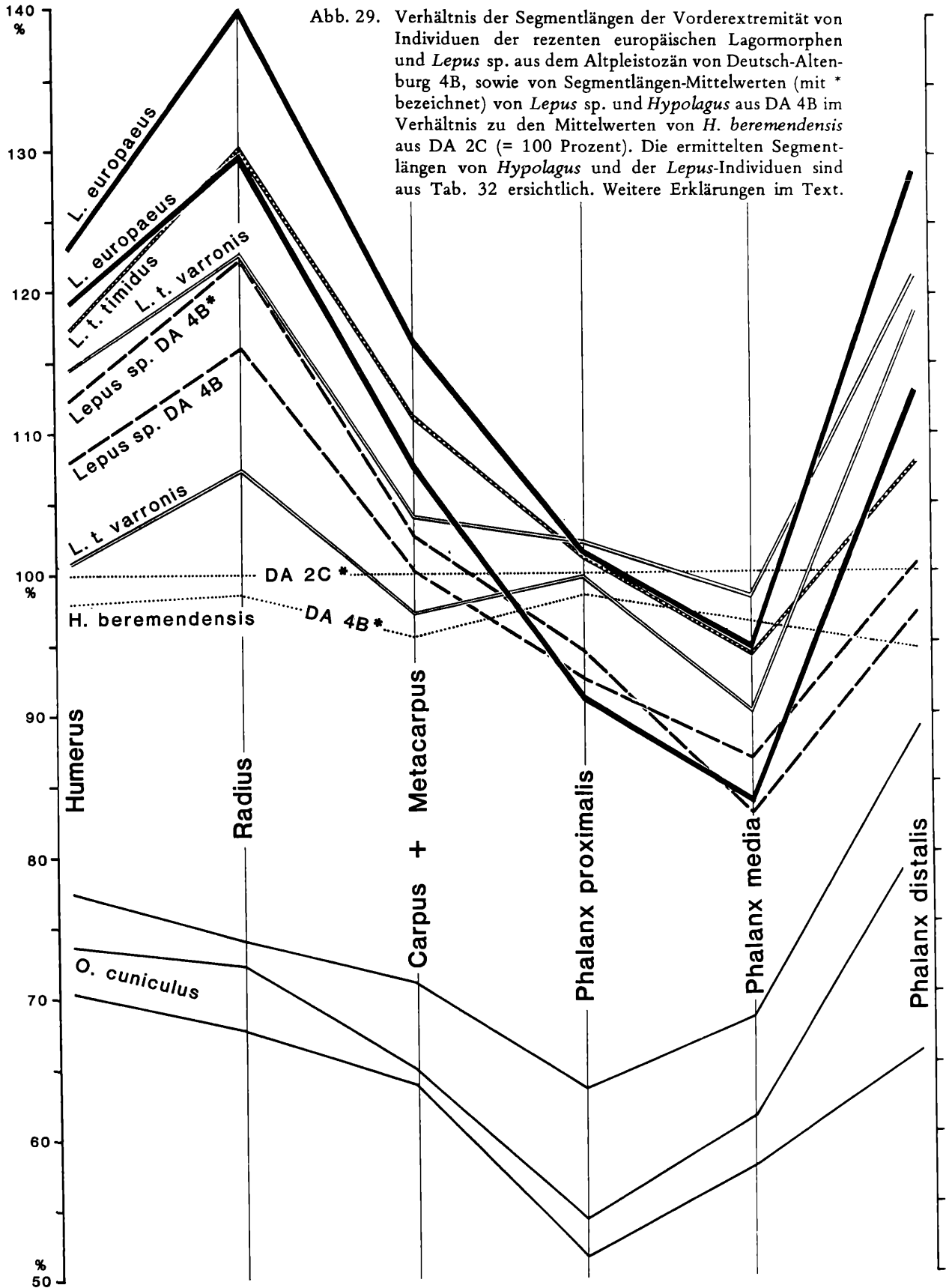


Tabelle 32. Segmentlängen in der Vordergliedmaße von *Hypolagus* und *Lepus* in Millimeter. Darstellung der Längenverhältnisse in Abb. 29 und im Text.

		<i>H. beremendensis</i>		<i>Lepus</i> sp.			<i>L. timidus</i>	<i>L. timidus</i>	<i>L. europaeus</i>				
		DA 2	DA 4B	DA 2	DA 4B	DA 4B/67	<i>timidus</i>	<i>varronis</i>					
		(aus Mittelwerten)		(aus Mittelwerten)		(Individuum; linke Seite)	(5 Individuen; jeweils eine Körperseite)						
physiol. Länge	Humerus	84.82	83.04	--	95.17	91.5	99.4	85.4	--	97.0	100.9	--	104.3
	Radius	83.17	81.95	--	101.7	96.5	108.4	89.25	--	102.0	107.75	--	116.5
Höhe	Lunatum	4.0	3.9	--	4.16	4.1	4.55	3.7	--	4.5	5.0		
	Capitatum	2.02	2.0	--	2.07	2.0	2.0	1.75	--	2.0	2.25	--	2.6
Länge	Metacarpale III	31.03	29.50	30.80	31.80	31.0	34.6	30.5	--	32.0	32.65	--	35.55
	Grundphalanx III	14.59	14.35	13.50	13.78	13.5	14.75	14.55	--	14.9	13.3	--	14.8
	Mittelphalanx III	8.49	8.19	6.98	7.04	7.4	8.0	7.65	--	8.35	7.1	--	8.05
	Endphalanx III	7.4	7.0	7.2	7.2	7.4	8.0	8.8	--	9.0	8.4	--	9.6
Gesamtlänge (Summe)		235.52	229.93	--	262.92	253.4	279.7	241.6	--	269.75	277.35	--	296.4
Handwurzelbreite (Mc-Basisbreiten-Summen)		18.6	18.1	--	18.2	18.7	19.45	16.05	--	18.05	19.8	--	20.95

- der Phalangenanteil an der Handlänge (45.1 und 45.5 %) ist etwa der gleiche wie beim Alpenschneehasen (45.5 %  $\pm$  1.4) und somit deutlich größer als beim Feldhasen (42.7 %  $\pm$  1.1) und beim Nordschneehasen (42.8 %). Diesbezügliche Ähnlichkeiten zeigen sich im Mittelbereich des Diagramms (Abb. 29): steiler Abfall von der Carpus- und Metacarpus-Ordinate bei letzteren, flacher Verlauf bei *Hypolagus* und *L. timidus varronis*.

Die Metacarpuslänge hat nur geringfügigen Anteil an der relativ größeren Handlänge. Sowohl im prozentuellen Anteil an der GliedmaßenGesamtlänge als auch im Verhältnis zum Stylopodium (Humerometacarpal-Index sensu HOWELL) zeigen sich größere Streubreiten bei kleinen Unterschieden zwischen den untersuchten Arten.

- Die große Handlänge wird vor allem durch die große Länge von Grund und Mittelphalangensegment bedingt. Ihr Anteil von 6.2 % bzw. 3.6 % an der Gesamtlänge der Extremität wird von den *Lepus*-Arten nicht erreicht:

*L. timidus varronis* 5.76 %  $\pm$  0.42 bzw. 3.17 %  $\pm$  0.33

*L. timidus timidus* 5.27 % bzw. 2.86 %

*L. europaeus* 4.9 %  $\pm$  0.1 bzw. 2.7 %  $\pm$  0.1

Im Diagramm (Abb. 29) sind diese Verhältnisse aus der tiefen Lage der *europaeus*-Linien und deren Höhendifferenz zu ihren Humerus- und Radiuswerten ersichtlich; geringe Höhendifferenz der *timidus-timidus*-Linien. Der steile Anstieg aller *Lepus*-Linien zur Endphalanx resultiert vor allem aus der geringeren Länge der *Hypolagus*-Krallenphalanx, wie sie an den Funden von Deutsch-Altenburg zu ermitteln ist. Entsprechend angeführter Fundumstände und Variabilität sollte dies vorerst nicht überbewertet werden.

- Die Handwurzelbreite ist im Verhältnis zur Gliedmaßenlänge mit 7.9 % größer als bei den *Lepus*-Arten, bei welchen diese bei geringen Abweichungen von einander stärker variiert (7.0 %  $\pm$  0.3). Als Handwurzelbreite wird ersatzweise die Summe der Basisbreiten der Metacarpalia ermittelt; sie läßt sich am Fossilfundgut als Summe der Mittelwerte bzw. am zerlegten Skelett von rezenten Tieren einfach eruieren.

In der Vordergliedmaße des kleineren, fossorialen *O. cuniculus* ist der Humerus immer länger als der Radius (105.7 %  $\pm$  2.7). Er hat mit 37.75 %  $\pm$  0.7 den deutlich größten Anteil an der Extremitätenlänge (44.1 %  $\pm$  0.3 relative Humeruslänge). Der Anteil des Radiussegments ist der gleiche wie bei *H. beremendensis* (35.7 %  $\pm$  1.0; relative Radiuslänge 41.75 %  $\pm$  0.9), die Hand ist etwas kürzer (26.5 %  $\pm$  1.4). Die kleinere Handlänge zeigt sich auch im Verhältnis zum Radius (74.3 %  $\pm$  5.7); die Grundphalangen sind nicht so stark verlängert (4.9 %  $\pm$  0.6) gegenüber den Mittelphalangen (3.2 %  $\pm$  0.2). Im Diagramm (Abb. 29) zeigt sich der gegenüber *Hypolagus* etwas größere Stylopodiumanteil

am absteigenden Linienverlauf, die noch immer relativ große Handlänge – eher bedingt durch Mittel- und Krallenphalangen – am ansteigenden im rechten Diagrammbereich. Die Handwurzelbreite ist noch größer als bei *H. beremendensis*:  $8.6\% \pm 0.5$  der Gesamtgliedmaßenlänge.

Nach BÖKER (1935:140) soll ontogenetischen Untersuchungen zur Folge die Kürze der Extremitätenabschnitte bei *Oryctolagus*, vor allem der Autopodien, sekundär sein: Die Längen der Segmente ließen bis zum Jungtier eine *L. europaeus* entsprechende Zunahme erkennen, würden aber bis zum Adultus in einer „Entwicklungsumkehr“ wieder abnehmen. Im vorliegenden Vergleich mit *H. beremendensis* wird allerdings festgestellt, daß die Handlänge im Verhältnis zum Radius bei *L. europaeus* von allen untersuchten Leporiden die kleinste ist. Es ist anzunehmen, daß sich BÖKER auf die Hinterextremität bezieht bzw. auf die relative Kürze des Radius beim Kaninchen.

### 3.8.2. *Lepus* sp. aus Deutsch-Altenburg

Vom altbiharischen *Lepus* liegt eine weitgehend vollständige Extremität aus DA 4B vor. Das gesamte Fundgut aus dem Komplex Deutsch-Altenburg 4B, welches der Gattung *Lepus* zuzuordnen ist, weicht in seinen Verhältnissen nur unbedeutend von diesem Individuum ab, welches sich in diesem Zusammenhang allerdings als eher kleinwüchsig herausstellt (Tab. 32). In Tab. 33 sind die Verhältnisse und die aus diesen sich ergebenden jeweils näheren Beziehungen zu Feldhase bzw. Schneehase dargestellt.

Tabelle 33. Längenverhältnisse in der Vorderextremität von *Lepus* sp. aus dem Altbiharium von Deutsch-Altenburg.

Verhältnisse	DA 4B (aus Mittelwerten)	DA 4B/67 (Individuum)	nähere Beziehung zu
(Humerus Radius) x 100	93.6	94.6	( <i>L. timidus</i> )
(Humerus : Gesamtgliedmaße) x 100	36.2	36.1	kein Unterschied
Relative Humeruslänge (HOWELL)	41.6	41.8	kein Unterschied
(Radius : Gesamtgliedmaße) x 100	38.7	38.1	<i>L. t. timidus</i>
Relative Radiuslänge	44.5	44.1	<i>L. t. timidus</i>
(Hand : Gesamtgliedmaße) x 100	25.1	25.8	{ <i>L. europaeus</i>
(Hand : Radius) x 100	64.9	67.8	{ <i>L. t. timidus</i>
(Phalanx-III Hand) x 100	42.4	43.3	{ <i>L. t. timidus</i>
(Grundphalanx III : Gesamtgliedmaße) x 100	5.2	5.3	{ <i>L. europaeus</i>
(Mittelphalanx III : Gesamtgliedmaße) x 100	2.7	2.9	{ <i>L. t. timidus</i>
(Handwurzelbreite : Gesamtgliedmaße) x 100	6.9	7.4	{ <i>L. t. timidus</i>
			kein Unterschied

Das H u m e r u s R a d i u s - V e r h ä l t n i s ist größer als bei *L. europaeus*, was im Diagramm am flacheren Anstieg der *Lepus* sp.-Linien ersichtlich ist. In diesen entspricht der altpleistozäne Hase noch eher *L. timidus*. Daß das Humerus-Radius Verhältnis beim Alpenschneehasen im allgemeinen größer ist als beim Feldhasen, stellt bereits HAUSER (1921) an umfangreichem Material als Unterscheidungsmerkmal fest.

Der A n t e i l d e r H a n d l ä n g e a n d e r E x t r e m i t ä t e n g e s a m t l ä n g e scheint bei *Lepus* sp. etwas größer zu sein als bei *L. europaeus*, ist aber deutlich kleiner als bei *L. timidus varronis*. An diesem beobachtet ebenfalls schon HAUSER die gegenüber *L. europaeus* große Handlänge; sie resultiert aus der großen P h a l a n g e n l ä n g e und nicht aus einer größeren Mittelhandlänge.

Auch in den Längen von Grund- und Mittelphalanx erreicht der fossile Hase nicht den langfingerigen Alpenschneehasen, übertrifft aber wieder ein wenig den Feldhasen.

In den Verhältnissen der distalen Segmente zeigt *Lepus* sp. aus Deutsch-Altenburg größere Ähnlichkeit mit dem Exemplar des nordischen Schneehasen (Abb. 29). Die H a n d w u r z e l b r e i t e läßt nach den bisherigen Untersuchungen keinen größeren Unterschied zwischen den *Lepus*-Arten erkennen.

### 3.8.3. Längenunterschiede zwischen linker und rechter Vorderextremität

An den rezenten Individuen von *L. europaeus* und *O. cuniculus* sowie auch am *Lepus* sp.-Individuum aus Deutsch-Altenburg 4B sind Längendifferenzen zwischen rechter und linker Vorderextremität bis zu 0,65 % festzustellen. Sie

sind vor allem auf unterschiedliche Längen von Humerus und Radius zurückzuführen. Dadurch entstehen auch unterschiedliche Humeroradial-Indizes. Das – bezogen auf die Gesamtlänge der Extremität (Längensumme der Segmente) – prozentuell längere Knochenelement, muß nicht der jeweils längeren Seite angehören. So zeigt ein Wildkaninchen bei 0.09 % längerer rechter Gliedmaße einen um 0.57 % längeren rechten Humerus, aber einen um 0.16 % längeren linken Radius: das Humerus-Radius-Verhältnis ist in der längeren rechten Seite mit 106.74 % größer als in der linken mit 106.08 %.

In der Literatur ist dem Längenunterschied bzw. einer verschieden kräftigen Ausbildung von Gelenkelementen und Muskelursprungs- und -terminationsstellen nach Intensität und Variationsbreite bei den Lagomorphen noch kaum Beachtung geschenkt worden. In einer Fußnote gibt LIEBE (1880) auf die Längen Bezugnehmend an, daß der linke Humerus wie das linke Femur „immer schwächer“ als das jeweilige rechte Stylopodium sei. Ein weiterer Hinweis ist bei KOENEN (1956) zu finden, daß einer älteren Beobachtung zufolge „beim Hasen die Länge der Beinknochen“ an den beiden Körperseiten verschieden sei und daß er – ähnlich wie ein Mensch – durch geringe Unterschiede in der Schrittlänge von der Geraden abweiche“. Der Autor selbst konnte den angeblichen Längenunterschied nicht feststellen.

Die für die Flucht ausschließlich eingenommene Fortbewegungsweise des Feldhasen ist der Sprunggalopp (KRÜGER, 1958). Es ist dies eine asymmetrische Gangart, bei welcher jeweils eine Hinterextremität weiter vorn aufgesetzt wird. Diese hat mit der diagonal liegenden Vordergliedmaße in der Bewegungsabfolge die Hauptarbeit zu leisten. Je nachdem, ob die linke oder rechte Hinterextremität dieser „Hauptdiagonalen“ angehört, spricht man von Links- oder Rechtsgalopp. Es ist anzunehmen, daß die individuell bevorzugte Verwendung von Links- oder Rechtsgalopp genetisch fixiert ist (KOENEN, 1956:27). Längenunterschiede hätten wohl Auswirkung auf die entsprechend dem ständigen Training des Tieres zustandekommende Kräftigung des jeweils stärker beanspruchten Gliedmaßenpaares. Es sind auch Unterschiede in den Mittelwerten einiger Maße an linken und rechten Extremitätenelementen von *H. beremendensis* festzustellen. Sie werden aber in den Tabellen nicht berücksichtigt, um deren Lesbarkeit nicht zu beeinträchtigen. Mit KRÜGER (1958:21) ist zu vermuten, daß die Bevorzugung einer Körperseite analog der Links- und Rechtshändigkeit des Menschen zu verstehen ist. Somit könnte sie als neurophysiologische Äußerung populationsgenetisch untersucht werden.

Bei einem Lauftier der offenen Landschaft wie dem Hasen fördert die Selektion besonders jene Merkmale, die in Richtung größerer Fluchtgeschwindigkeit und Ausdauer entwickeln (HOWELL, 1944; LLOYD Du BRUL, 1950 u.v. a.). Wenn ein Zusammenhang zwischen den unterschiedlichen Längen der Gliedmaßen und der Asymmetrie des Fluchtschritts besteht, könnten Längendifferenzen in bestimmter Toleranzbreite durchaus selektive Bedeutung haben – wenn sie nämlich über eine bestimmte Fluchtdistanz die Sprungweiten erhöhen. Diese als Modifikation am Individuum auftretende Spezialisierung müßte aber auch im Gleichgewicht mit den anderen Fähigkeiten der Vorderextremitäten stehen. Bei *L. europaeus* werden diese nachrangig zum Scharren und Kämpfen verwendet.

An den drei Individuen von *O. cuniculus* wurden mit 0.09 %, 0.21 % und 0.35 % Längendifferenz geringere Werte als bei *Lepus* festgestellt. Ob dies damit zusammenhängt, daß die Laufbeinausbildung nicht in dem Maß gefördert wird wie bei *Lepus*, kann in diesem Rahmen nur zur Diskussion gestellt werden: Die Fluchtdistanzen des Kaninchens sind gering, es entfernt sich zur Äsung nur wenig von seinem Bau; es verwendet häufig den symmetrischen „Kaninchensprung“, bei dem sowohl Vorder- als auch Hinterpfoten jeweils nebeneinander aufgesetzt werden (OLBERG, 1970); die Grabbefähigung ist ebenso wichtig wie die oberirdische schnelle Fortbewegungsweise.

#### 4. Struktur und Funktion der Vordergliedmaßen

##### 4.1. *H. beremendensis*

Längenverhältnisse und Morphologie der Einzelelemente lassen den Bau der Vorderextremität in seiner Gesamtheit mit jenem des fossorialen europäischen Wildkaninchens besser vergleichen als mit *Lepus*. An den untersuchten Arten dieser Gattung lassen sich in viel höherem Maß Eigentümlichkeiten qualitativer wie quantitativer Art gegenüber *Oryctolagus* und *Hypolagus* feststellen. Der Morphologie der Einzelknochen wird hierbei eine höhere Wertigkeit zugestanden, als den zwischen diesen herrschenden Größenverhältnissen. In der Diskussion über die Funktion der Vordergliedmaße von *H. beremendensis* wird nicht von der konstatierten größeren Ähnlichkeit mit dem rezenten Kaninchen ausgegangen, sondern von der Frage, welche Strukturen der *Hypolagus*-Extremität auf größere Grabfähigkeit gegenüber *Lepus* schließen lassen und welche auf größere Laufanpassung gegenüber *Oryctolagus*. Über die Anatomie der Kaninchen-Gliedmaßen informieren KRAUSE (1884), HAACK (1903), GERHARDT (1909), CRAIGIE (1948) und BARONE et al. (1973). Die Extremitätenmuskulatur von *L. europaeus* wird bei BOHMANN (1939) eingehend beschrieben.

Bei dem bei Säugetieren häufig vorkommenden supinatorischen Scharrgraben (BÖKER, 1935) lokalisieren die Vorderpfoten wechselseitig das Substrat vor dem Kopf auf. Mit der supinierten, das heißt,



der zur Grabschaukel geschlossenen, mit der Palma nach mediocaudal weisenden Hand wird das Losgescharrte unter den Bauch nach hinten geworfen. Die lateralen Fingerstrahlen werden stärker beansprucht als die medialen, wodurch der erste Strahl in Rückbildung begriffen oder überhaupt fehlen kann – wie bei *Marmota* und *Cricetus* (KRÜGER, 1958).

Nach eigenen Beobachtungen gräbt das Kaninchen mit gebücktem Vorderkörper, dorsalflektiertem Unterarm und fast horizontal gehaltener Hand. Da im Ellbogengelenk von *Lepus* wie von *Oryctolagus* nur Scharnierbewegungen möglich sind und die Unterarmelemente in Pronationsstellung fixiert sind, ist echte Supination verhindert. Die im Scharrgraben dennoch ausgeführte Bewegung im supinatorischen Sinn kann nur durch Abduktion bzw. Mediadrotation des Oberarms, durch die Beweglichkeit zwischen Unterarm und Handwurzel, die innere Beweglichkeit der Handwurzel und der Spreizbarkeit der Finger bewerkstelligt werden. Daß der zweite Fingerstrahl des Kaninchens für einen Scharrgräber relativ kräftig ist, ist wohl phylogenetisch bedingt und mit seiner besonderen Art zu graben verknüpft. Die Entwicklungsschritte von einem „unspezialisierten“ ambulatorischen Typ zum Scharrgräber sind zum Teil dieselben wie zur größeren Laufanpassung; zum Beispiel die zunehmende laterale Bewegungseinschränkung in Ellbogen- und Handgelenk. Nach BÖKER (1935) würden die Gliedmaßen subterranean Scharrgräber in ihrer Gesamtlänge verkürzt, wobei die proximalen Abschnitte eine Reduktion erfahren; die Hände vor allem durch längere Krallen eher verlängert. Die vorliegende Arbeit kann die Sekundäradaption des europäischen Wildkaninchens als semisubterranean lebenden Scharrgräber nicht begründen, zu ihrer Klärung vielleicht aber beitragen.

Aufgrund der ausschließlich gynglimischen (scharnierhaften) Beweglichkeit im Ellbogengelenk und der Starrheit im Unterarm, die fossorialem Kaninchen und cursorialem Hasen gemeinsam ist, müssen die morphologischen Unterschiede in Schulter- und Handgelenk, das heißt, in den an ihnen beteiligten Knochenelementen, zu finden sein. Die gebückte Haltung des grabenden Tieres wird durch das Nach-hinten-schwingen des Humerus im Schultergelenk ermöglicht. Zunehmende Spezialisierung wirkte sich formgebend besonders auf die Ursprungs- und Terminationsstellen der mediadrotierenden und beugenden Muskeln aus. Ebenso auf die Gestalt der ventralen Schulterblattregion und dem Oberarmkopf im Hinblick auf Leistungsförderung in der Hauptbewegungsrichtung. Die Morphologie des Schultergelenks wie die erkennbaren Fixationsstellen der bewegenden Muskulatur bei *O. cuniculus* sind am Fossilfundgut von *H. beremendensis* derart ähnlich, daß auf annähernd gleiche Beweglichkeit in dieser Region geschlossen werden kann: der *M. supraspinatus* – vor allem Lateradrotator des Humerus – von der Fossa supraspinata zum proximalen Rücken am Tuberculum majus, der *M. infraspinatus* mit gleicher Wirkungsweise zur Facies infraspinata am Tuberculum majus. Der *Teres major*, der vom caudalen Drittel des Caudalrandes der Scapula seinen Ursprung nimmt, vollzieht humerale Flexion, Adduktion und Mediadrotation – er terminiert an der bei *Oryctolagus* und *Hypolagus* markanten Tuberositas teretis majoris. Das Caput longum des Triceps – es geht vom ventralen Drittel des caudalen Schulterblattrandes aus – ist Beuger des Oberarms und Strecker des Unterarms; seine Sehne legt sich in die proximale Olecranonrinne. Die über ihre gesamte Erstreckung kräftige Tuberositas deltoidea, an welcher Deltoideus und die Pectoralis-Gruppe enden, weist auf sehr ähnliche Befähigung zu Adduktion, Extension und Mediadrotation des Oberarms hin. Auch an fossorialen Rodentia ist gegenüber ambulatorischen eine Zunahme der flexorischen Kräfte am Schultergelenk festzustellen, wodurch die longitudinale Bewegungsfähigkeit verstärkt wird (LEHMANN, 1963); Tuberositas teretis majoris und Tuberositas deltoidea sind kräftig entwickelt (vgl. auch KRÜGER, 1958:40).

Das Ellbogengelenk ist ein Scharniergelenk, in dem nur Dorsalflexion und Extension möglich ist. Bei der Grabtätigkeit der sich nach unten bewegenden Hand wird der Unterarm aus dorsalflektierter Position gegen den Widerstand des Substrats in Extension gebracht. Eine starre Verbindung von Radius und Ulna gegenüber dem frei supinierbaren Antebrachium bei einem weniger spezialisierten ambulatorischen Typ vermag diese ausschließlich longitudinale Bewegungsabfolge zu intensivieren. In der Mechanik der Kaninchenextremität wird der Triceps vom Tensor fasciae antebrachii und vom Anconeus bei der Streckung des Unterarms entscheidend unterstützt. Der Tensor, der von der Facies des *Teres major* und des *Latissimus dorsi* abgeht, wirkt auch am Rückwärtsschwingen des Oberarms

mit – er terminiert am hinteren Rand der medialen Olecranonfläche. Ebenfalls am Olecranon setzt der Anconeus an. *H. beremendensis* zeigt in der Morphologie des Olecranons, das als Hebelarm der Unterarmstrecker funktioniert, Übereinstimmung mit *O. cuniculus*. Auch sein prozentueller Anteil an der Gesamtlänge ist größer als bei *Lepus*. Am fossorialen Nager *Geomys* wird von LEHMANN (1963) die starre Verbindung im proximalen Antebrachium und die kräftige Entwicklung der Unterarmextensoren als grundsätzliche Anpassungserscheinung gegenüber dem ambulatorischen Genus *Rattus* betrachtet. In diesem Zusammenhang stellt sie auch eine relative Verlängerung des Olecranons fest. Ein „deutlicheres Hervortreten aller Hebelarme für die Streckmuskeln wie des Olecranon“ ist als Adaptionsmerkmal supinatorischer Scharrgräber anerkannt (KRÜGER, 1958). Die größere Breite des distalen Humerusendes bei *O. cuniculus* – sie ist bei *Hypolagus* noch deutlich größer als bei *Lepus* – entsteht in erster Linie durch die größere Breite des inneren Epicondylus. Er ist die Ursprungsstelle der Flexoren der Hand, die dem Widerstand des Substrats entgegenzuwirken haben. Sie erstrecken sich unter das Retinaculum flexorium zwischen Scaphoid und Pisiforme zur Palmarseite von Metacarpalia und Phalangen. Der zweiköpfige Flexor carpi ulnaris entspringt vom Epicondylus medialis des Oberarms und von der Facies concava des Olecranons. Seine Termination liegt am Pisiforme. Neben Streckung des Unterarms hat er durch lateral ansetzende Beugung und durch Abduktion der Hand einen wesentlichen Anteil an der Bewegung im supinatorischen Sinn. In der cranio-lateralen Furche zwischen Radius und Ulna liegt der M. abductor pollicis. Seine Sehne überquert distalwärts die Cranialseite des Radius, wird durch den innersten Sulcus an der Epiphysennaht geführt und terminiert an der Basis des kurzen, ersten Mittelhandknochens. In den osteologischen Manifestationen des Gesamtkomplexes zeigt *Hypolagus* größere Ähnlichkeit mit dem Kaninchen als mit dem Hasen; die Abduktion des Daumens ist ein Hauptelement der Spreizbarkeit der Hand und trägt wahrscheinlich zu der beim Graben ausgeführten Rotationsbewegung der Hand bei. Bei *L. europaeus* dürfte der zart entwickelte Muskel durch seine Termination am Scaphoid wirksamer die abfedernde Wirkung beim harten Aufsetzen der Extremität unterstützen, wie sie bei einem Lauftier der offenen Landschaft gefordert ist (vgl. BOHMANN, 1939). Den größten Anteil an der Beweglichkeit im Handgelenk hat die Antebrachio-Carpal-Artikulation. In dieser sind bei allen drei Leporidengattungen wohl nur Scharnierbewegungen mit medio-lateraler Achse – Palmarflexion und extensorische Rückbewegung – möglich; Dorsalflexion ist ausgeschaltet. Die relativ schmale, zweigeteilte Facies carpea radii, das breitere ulnare Artikulationselement und die besondere Formgebung der proximalen Carpalia bei *Oryctolagus* gegenüber *L. europaeus* dürften die speziellen Manifestationen der Teilbewegungen im supinatorischen Sinn beim Kaninchen sein. Diese Teile hat *Hypolagus* „kaninchenhaft“ ausgebildet. Die Breite seines Handgelenks im Verhältnis zur Gliedmaßenlänge liegt zwischen jener von *Lepus* und *Oryctolagus*. Die Carpo-Metacarpal-Facetten sind bei *H. beremendensis* wie beim europäischen Kaninchen nicht so scharf begrenzt; ebenso gemeinsam ist den beiden Arten, daß die Gelenkflächen zwischen den Metacarpalbasen in dorso-palmarer Richtung kürzer sind als beim Hasen. Wahrscheinlich hängt das mit der größeren internen Beweglichkeit der Finger zusammen. Das Gelenk zwischen den beiden äußersten Mittelhandknochen bei *Hypolagus* macht es wahrscheinlich, daß hier in verstärktem Maß Bewegungen um eine etwa dorso-palmar gerichtete Achse möglich waren. Ebenso wie beim Kaninchen könnte – aufgrund ihrer Gestalt – die Basis des Metacarpale V bei starker Palmarflexion mit dem Triquetrum artikuliert haben. Ein akzessorisches kleines Knöchelchen, wie es in einem einzigen als Sehnenpräparat zur Verfügung stehenden Gliedmaßenskelett von *L. timidus varronis* zwischen den beiden Elementen eingeschaltet ist, würde hier ein Berühren unmöglich machen.

Ein Knöchelchen, das lateral an der Mc-V-Basis liegt, wird als akzessorisches oder Os vesalium bezeichnet, aber auch mit dem Carpale V des primären Säugercarpus homologisiert. Es wurde – zum Teil allerdings nur indirekt an einer Facettierung am proximolateralen Rand der Mc-V-Basis – bei Ochotoniden, *Sylvilagus*, *Nesolagus* und *Oryctolagus* nachgewiesen (FORSYTH MAJOR, 1899). Bei *Lepus* wurde vom selben Autor nichts gefunden. Einer weiteren Notiz zufolge wäre es möglich, daß es bei allen Lagomorphen vorkommt, aber jeweils der Präparation zum Opfer fällt (LYON, 1904). Auf den Abbildungen beider Autoren liegt das betreffende Knöchelchen seitlich der Mc-V-Basis und nicht zwischen diesem und dem Triquetrum wie am Individuum von *L. timidus varronis*. Im Sehnenpräparat eines Wildkaninchens fehlt es – das Mc V reicht an das Os ulnare.

Eine vergleichende Untersuchung von Extremitätenbau und Lebensweise rezenter Lagomorphen steht bedauerlicherweise noch aus. Eine genaue Analyse wie sie am Carpus arctoider Carnivoren verschiedener Lebensweise angestellt wurde (LIPS, 1930) könnte auch die Frage nach der Mc-V-Triquetrum-Artikulation klären. LIPS nimmt an, daß am schargrabenden *Meles meles* eine Rollbewegung zwischen den beiden Elementen in Flexionsstellung der Hand stattfindet. Das Carpalsegment des cursorialen Hundes und des fossorialen Dachses veranschaulicht weitere Ähnlichkeiten in Morphologie und Funktion zum Vergleich zwischen *Lepus* und *Oryctolagus*: Bei *Canis* sind wie bei *Meles* in der Articulatio antebrachicarpea nur Palmarbeugungen um medio-laterale Achsen möglich, eine schraubenförmige Einwärtsbewegung im supinatorischen Sinn wird am Ende der radialen Flexion induziert. Diese erfolgt in zwangsläufiger Verbindung mit den gynglimischen Bewegungen, die vom ulnaren Artikulationsteil nur unterstützt werden. In der jeweils typischen Bewegungsabfolge sind an der cursorial wie an der fossorial adaptierten Vorderextremität keine reinen, sondern mediocaudad gerichtete Palmar-Dorsal-Flexionen zu erkennen. Die Bewegungsfähigkeit in supinatorischem Sinn ist beim fossorialen Typ jedoch stärker ausgebildet („Grabfaktor“ sensu LIPS). Auf Konvergenzen in der Morphologie der Einzelelemente von *Meles* und *Oryctolagus* sei nur hingewiesen: Dickeres, schmäleres Distale des Radius mit zweiteiliger Carpalfacette und höherem Processus styloideus, Einschnitt in der dorsalen Kante lateral des Processus; laterale Lage des relativ breiteren Caput ulnae; niedrigere proximale Carpalreihe; kräftigerer Daumen; proximolateraler Wulst am Metacarpale V.

Größenverhältnisse und Gelenkflächenausbildung an distalem Antebrachium, Carpus und Metacarpalbasen von *H. beremendensis* lassen eine Beweglichkeit annehmen, die jener des fossorialen Wildkaninchens wenig nachgestanden haben dürfte. In den Längenverhältnissen von Stylopodium und Zeugopodium und deren Anteile an der Gesamtlänge der Vordergliedmaße steht *Hypolagus* dem *O. cuniculus* ebenfalls näher als dem Feldhasen. Die relativ große Handlänge unterscheidet ihn aber von beiden. Die lange Hand beim Alpenschneehasen ist mit der durch Spreizung der Finger stark vergrößerten Auflagefläche auf Schnee und feuchtem Boden in Zusammenhang zu sehen. Eine relative Verkürzung von Stylo- und Zeugopodium wird bei Schargrabern gegenüber seinen weniger spezialisierten Verwandten beobachtet (KRÜGER, 1958:40). Möglicherweise ist auch bei *Hypolagus* die relativ große Handlänge durch verstärkte Grabtätigkeit bestimmt.

Die gespaltenen Endphalangen lassen auf kräftige Nägel wie bei *Oryctolagus* schließen. Harte Krallen und eine zumindest geringe Achsendrehung der Hand werden von KRÜGER ebenfalls als Anpassungsmerkmale an das Schargraben genannt.

Die vorgelegte osteologische Analyse der Vordergliedmaße von *H. beremendensis* zeigt geringere Unterschiede zum fossorialen europäischen Wildkaninchen als zu *L. europaeus* und *L. timidus*. Es ist anzunehmen, daß für die Beweglichkeit Entsprechendes gilt. Von der Möglichkeit einer semisubterranean Lebensweise – wie sie bei *Oryctolagus* zu beobachten ist – abgesehen, kann *H. beremendensis* durchaus als Kaninchen-Typ bezeichnet werden. Die Untersuchungen von SYCH (1965) an „*H. brachygnathus*“ werden in dieser Hinsicht bestätigt. Ein Anlegen weit verzweigter Wohnbaue ist den Größenverhältnissen zur Folge nicht anzunehmen. Es könnte sein, daß das „Beremend-Kaninchen“ die Bewegungsfähigkeit seiner Vordergliedmaßen zum Anlegen kürzerer Baue in trockenerem Boden verwendet hat. Allerdings muß darauf hingewiesen werden, daß selbst unter den rezenten Lagomorphen das Selbstgraben von Wohnbauten eine Seltenheit ist. Abgesehen vom Wildkaninchen wird es übereinstimmend nur für das nordamerikanische Zwergkaninchen *Sylvilagus (Brachylagus) idahoensis* und für das Riu-Kiu-Kaninchen *Pentalagus* bestätigt; das zentralafrikanische Buschkaninchen *Poelagus* soll in Bauten aufgezogen werden (ANGERMANN, 1972). *Caprolagus*, das seltene Borstenkaninchen Assams, soll nach Aussage Einheimischer doch nicht selbst Bauten graben (NOVAK & PARADISO, 1983).

Gliedmaßenanatomische Untersuchungen an rezenten Leporiden im Hinblick auf ihre Lebensweise sollten vermehrt betrieben werden. Ebenso wie weitere vergleichende Beschreibungen des postcranialen Skelettbaus fossiler Lagomorphen würden sie die im allgemeinen sehr unklaren phylogenetischen Beziehungen klären helfen.

#### 4.2. *Lepus* sp. aus Deutsch-Altenburg

Wie im Kapitel 3.8.2. festgestellt wird, hat *Lepus* sp. einen relativ kürzeren Radius als *L. europaeus*. Innerhalb der Leporidae dürfte das Humerus-Radius-Verhältnis signifikante Bedeutung für den Grad der Laufanpassung haben. Der Radius scheint mit zunehmender Fluchtgeschwindigkeit der Art gegenüber dem Stylopodium relativ länger zu werden: CAMPBELL (1969) gibt das Verhältnis von Humerus zur Ulna beim rezenten *Sylvilagus floridanus* mit 91.2 an und jenes des sehr schnellläufigen *L. californicus* mit 74.5. Am pliozänen *Hypolagus* sp. aff. *H. vetus* ermittelt er einen Wert von 86.5. Nach HOWELL ist der Brachial-Index (Radius x 100: Humerus) bei den "rabbits" („Kaninchen“) kleiner als 100, bei den "hares" (Arten der Gattung *Lepus*) größer als 100. Für den spezialisiert cursorialen mexikanischen Eselhasen *L. callotis* gibt HOWELL einen Wert von 117 an. Auch von GAMBARYAN (1974:269) wird die Radiusverlängerung als deutlichste Proportionsänderung im Zuge einer cursorialen Anpassung gewertet. Die von HAUSER (1921) verdeutlichte größere Radiuslänge bei *L. europaeus* gegenüber *L. timidus varronis* dürfte wohl ebenfalls mit der größeren Fluchtgeschwindigkeit des Feldhasen korrelierbar sein. Die größere Ähnlichkeit des altpleistozänen *Lepus* in den Längenverhältnissen zwischen Ober- und Unterarm läßt wohl wie die diesbezügliche Übereinstimmung im Kurvenverlauf im Diagramm (Abb. 29) auf ähnliche Laufanpassung schließen: Die Größe des Winkels bzw. die Steilheit des „Giebels“ als Funktion der Laufanpassung interpretiert, deutet darauf hin, daß *Lepus* sp. aus Deutsch-Altenburg noch nicht die Fluchtgeschwindigkeit des Feldhasen erreicht hat. Mit diesem zeigt er aber dennoch in der Morphologie der Einzelelemente und Gelenke größere Übereinstimmung als mit dem Schneehasen.

Als gegenüber dem fossilen *H. beremendensis* und besonders dem rezenten *O. cuniculus* signifikanteste Unterschiede in Richtung einer höheren Laufgeschwindigkeit sind besonders hervorzuheben:

- Verlängerung des Collum scapulae (vgl. SMITH & SAVAGE, 1956),
- höhere ausgeprägtere Kiele am distalen Humerusende,
- weiter fortgeschrittene Reduktion der distalen Ulna (HOWELL),
- Verbreiterung des distalen Radiusende und Verlagerung der Ulna nach hinten (HOWELL),
- zunehmende Fusion von Radius und Ulna (HOWELL),
- proximales Handgelenk noch deutlicher mit Scharniergelenk-Charakter (HOWELL),
- deutlicherer Scharniergelenkcharakter in den Carpo-Metacarpal-Gelenken.

Die große Handlänge bei *L. timidus varronis* – weniger bei *L. timidus timidus* – gegenüber dem Feldhasen ermöglicht eine vergrößerte Auflagefläche auf sehr weichem Substrat, wie zum Beispiel Schnee, und ist als sekundäre Anpassungserscheinung zu deuten, die dem altpleistozänen *Lepus* fehlt.

Die Hauptarbeit des Antriebs bei einer saltatorial-cursorialen Fortbewegungsart wie die bei *Lepus* wird von der Hinterextremität geleistet; die kräftige Rückenmuskulatur überträgt den Schwung nach vorn. Eine entscheidende Aufwertung der Aussagen über die Unterschiede in der Laufanpassung der Leporiden ist von einer vergleichenden Analyse der Hinterextremität und der Wirbelsäule zu erwarten.

Im Profil von Deutsch-Altenburg ist innerhalb des Altbihariums eine Abnahme der Größe der *Hypolagus*-Elemente zu beobachten. Die gegenläufige Größenzunahme bei *Lepus* sp. macht einen populationsdynamischen Zusammenhang möglich, zu dessen Klärung aber unmittelbare Vergleiche mit anderen Fundstellen notwendig sind. Auffallend ist im Fundgut von Deutsch-Altenburg die relativ große Variationsbreite der beiden fossilen Leporiden in der Länge von Ober- und Unterarm. Die geringe Größe des Datenmaterials läßt aber den Schluß noch nicht zu, daß diese ein Abbild von Populationen mit großen Größen-Variationsbreiten ist.

In Mitteleuropa zeigt sich wie in Asien und Nordamerika die zunehmende Häufigkeit der Gattung *Lepus* und das Fehlen von *Hypolagus* ab dem Mittelpleistozän. Diese „Ablösung“ wird vor allem mit den klimatischen Änderungen begründet, denen sich *Lepus* vielleicht besser anzupassen vermochte (vgl. SYCH, 1965). In Deutsch-Altenburg ist in der Gastropoden- und Kleinsäugerfauna ein Häufigkeitswechsel von Elementen einer trocken-warmen Waldsteppe in DA 2 zu typischen Waldtieren in DA 4 zu erkennen (BINDER, 1977; MAIS & RABEDER, 1984).

## Literatur

- ANGERMANN, R. 1972. Die Hasentiere. — In: GRZIMEK, B. (Hrsg.). Grzimeks Tierleben 12:419–465, Kindler Verl., Zürich.
- BARONE, R., PAVAUX, C., BLIN, P. C. & CUQ, P. 1973. Atlas d'anatomie du lapin. — 219 p., Masson & Cie, Paris.
- BINDER, H. 1977. Bemerkenswerte Molluskenfaunen aus dem Pliozän und Pleistozän von Niederösterreich. — Beitr. Paläont. Österr. 3:1–78, 2 Abb., 29 Tab., 6 Diagr., 14 Taf., Wien.
- BÖKER, H. 1935. Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere I. — 228 S., 225 Abb., Gustav Fischer Verl., Jena.
- BOHMANN, L. 1939. Die großen einheimischen Nager als Fortbewegungstypen. — Z. Morph. u. Ökol. Tiere, 35, 3:317–388, 55 Abb., Berlin.
- CAMPBELL, K. E. jr. 1969. Comparing postcranial skeletons of Pliocene rabbits. — Mich. Acad. 1, 1:99–115, 2 tabs., 2 pls., Ann. Arbor.
- COPE, E. D. 1884. The Vertebrata of the Tertiary formations of the West. — Rept. U. S. Geol. Surv. Terr. 3: XXV + 1009 p., 75 pls., Washington.
- CRAIGIE, E. H. 1948. Bensley's Practical Anatomy of the Rabbit. — 8. ed., 391 p., 124 figs., Univ. Toronto Press, Toronto.
- DAWSON, M. R. 1958. Later Tertiary Leporidae of North America. — Univ. Kansas Paleont. Contrib., Vertebrata 6:1–75, 39 figs., 15 tabs., 2 pls., Lawrence.
- DAWSON, M. R. 1967. Lagomorph history and the stratigraphical record. — In: TEICHERT, C. & YOCHELSON, E. L. (eds.). Essays in Paleontology & Stratigraphy. R. C. Moore Commemorative volume, Univ. of Kansas, Dept. of Geology, Spec. Publ. 2:287–316, 6 figs., Lawrence.
- DUERST, J. U. 1926. Vergleichende Untersuchungsmethoden am Skelett bei Säugern. — Handb. d. biol. Arbeitsmethoden (E. ABDERHALDEN, Hrsg.) Abt. VII, 1, Lfg. 200:125–530, Abb. 23–249, Verlag Urban & Schwarzenberg, Berlin u. Wien.
- ERBAEVA, M. A. & ANGERMANN, R. 1983. Das Originalmaterial von *Serengetilagus praecapensis* DIETRICH, 1941 — ergänzende Beschreibung und vergleichende Diskussion. — Schriftenr. geol. Wiss., Berlin 19/20 (1983):39–60, 8 Abb., 9 Tab., Berlin.
- FORSYTH MAJOR, C. I. 1899. On fossil and recent Lagomorpha. — Trans. Linn. Soc. London, 2. s., 7, 9, Zool.: 433–520, 40 figs., pls. 36–39, London.
- GAMBRARYAN, P. P. 1974. How mammals run: anatomical adaptations — A Halsted Press book. Translation from Russian of „Beg mlekopitayushchikh“ Leningrad, 1972. — 367 p., 217 figs., 37 tabs., Keter Publishing House, Jerusalem.
- GERHARDT, U. 1909. Das Kaninchen — zugleich eine Einführung in die Organisation der Säugetiere. — Monographien einheimischer Tiere (ZIEGLER, H. E. & WOLTERECK, R., Hrsg.) 2, 307 S., 60 Abb., 1 Taf., Verlag Dr. Werner Klinkhardt, Leipzig.
- HAACK, K. 1903. Vergleichende Untersuchungen über die Muskulatur der Gliedmassen und des Stammes bei der Katze, dem Hasen und Kaninchen. — Inaug. Diss., Vet.-med. Fak. Univ. Bern, Anat. Inst. Tierärztl. Hochschule Dresden (Hrsg.), 56 S., 3 Taf., Dresden.
- HAUSER, W. 1921. Osteologische Unterscheidungsmerkmale der schweizerischen Feld- und Alpenhasen. — Z. induktive Abstammungs- u. Vererbungslehre 26: 32–108, 33 Abb., Leipzig.
- HOWELL, A. B. 1944. Speed in animals. — XII + 270 p., 55 figs., Univ. Chicago Press.
- KADLETZ, M. 1932. Anatomischer Atlas der Extremitätengelenke von Pferd und Hund. — 71 + 30 S., 1 Abb., 56 Taf., Verlag von Urban & Schwarzenberg, Berlin u. Wien.
- KOENEN, F. 1956. Der Feldhase. — Neue Brehm-Bücherei 169, 80 S., 18 Abb., A. Ziemsen Verl., Wittenberg Lutherstadt.
- KRAUSE, W. 1884. Die Anatomie des Kaninchens in topographischer und operativer Rücksicht. 2. Aufl., 383 S., 161 Abb., Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- KRETZOI, M. 1962. Fauna und Faunenhorizont von Csarnóta. — Jber. Ungar. Geol. Anst., 1959:267–395, 10 Abb., Taf. 1–5, Budapest.
- KRÜGER, W. 1958. Bewegungstypen. — In: Handb. Zoologie 8, 15. Lfg., 6. Teil, 3:1–56, Abb. 1–59, W. de Gruyter Verl., Berlin.
- LEHMANN, W. 1963. The forelimb architecture of some fossorial rodents. — J. Morph. 113, 1:59–76, 5 figs., 2 tabs., Philadelphia.
- LEICHT, W. H. 1979. Tiere der offenen Kulturlandschaft. Feldhase, Wildkaninchen. — Ethologie einheimischer Säugetiere 1/1, 192 S., 48 Abb., Quelle & Meyer-Verl., Heidelberg.
- LIEBE, K. Th. 1880. Verschiedenheiten am Knochengerüst des Feld- und Schneehasen. — Der Zoologische Garten 21. Jg. (1880):231–237, Frankfurt am Main.
- LIPS, R. 1930. Modifikationen im Zusammenhang von Funktion und Gelenkflächenausbildung am Carpalsegment arctoider Carnivoren. — Z. Säugetierkde. 5: 105–240, 113 Abb., Taf. 15–19, Berlin.
- LLOYD DuBRUL, E. 1950. Posture, locomotion and the skull in Lagomorpha. — Amer. J. Anat. 87, 2: 277–313, 8 pls., Philadelphia.
- LOPEZ MARTINEZ, N. 1980. Les lagomorphs (Mammalia) du Pleistocene superieur de Jaurens. — Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon 18:5–16, 1 tab., 2 pls., Lyon.
- LYON, M. W. 1904. Classification of the hares and their allies. — Smithson. Misc. Coll. 45:321–447, figs. 44–45, pls. 74–100, Washington.
- MAIS, K. & RABEDER, G. 1984. Das große Höhlensystem in Pfaffenberg bei Bad Deutsch-Altenburg (Niederösterreich) und seine fossilen Faunen. — Die Höhle 35, 3/4:213–230, Wien.
- NACHTSHEIM, H. 1935. Das Leporidenproblem. — Z. Züchtg., Reihe B Tierzüchtg. u. Züchtgsbiol. 33, 3: 293–430, 18 Abb., 14 Tab., Parey-Verl., Berlin.

- Nomina Anatomica Veterinaria (N. A. V.) 1973. — Subm. by Int. Committee on Vet. Anat. Nomenclature, adopt. by General Assembly of the World Assoc. Vet. Anatomists — 2. Aufl., 218 S., Verlag Adolf Holzhausen, Wien.  
+ Changes in the N. A. V., 1975. — Reports of the World Assoc. Vet. Anatomists B (1975):83–90.  
(Erhältlich bei: Institut für Anatomie der Veterinärmed. Universität Wien, Linke Bahngasse 11, A-1030 Wien)
- NOWAK, R. M. & PARADISO, J. L. 1983. Walker's Mammals of the World I + II — 4. ed., 1362 p. + LXI p. + XXV p., John Hopkins, Baltimore & London.
- OLBERG, G. 1957. Die Fährten der Säugetiere. — Neue Brehm-Bücherei 419, 104 S., 60 Abb., A. Ziemsen-Verl., Wittenberg Lutherstadt.
- RABEDER, G. 1974. Fossile Schlangenreste aus den Höhlenfüllungen des Pfaffenberges bei Bad Deutsch-Altenburg (NÖ). — Die Höhle 25, 4:145–149, 1 Abb., Wien.
- RABEDER, G. 1976. Die Carnivoren (Mammalia) aus dem Altpleistozän von Deutsch-Altenburg 2. — Beitr. Paläont. Österr. 1:5–119, 1 + 35 Abb., 5 Diagramme, Taf. 1–13, Wien.
- RABEDER, G. 1978. Das fossilführende Pleistozän-Profil im Höhlensystem „Deutsch-Altenburg 2–4–16“ im Pfaffenberg bei Bad Deutsch-Altenburg (NÖ). — In: NAGL, H. Beiträge zur Quartär- und Landschaftsforschung. Festschr. 60. Geburtstag J. FINK: 449–458, 5 Abb., 1 Tab., Verl. F. Hirt, Wien.
- RABEDER, G. 1981. Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich. — Beitr. Paläont. Österr. 8: 1–373, 194 Abb., Taf. 1–15, Wien.
- SCHNEIDER, E. 1978. Der Feldhase: Biologie, Verhalten, Hege und Jagd. — 198 S., BLV, München.
- SMITH, J. M. & SAVAGE, R. J. G. 1956. Some locomotory adaptations in mammals. — J. Linn. Soc. (Zool) 42:603–622, figs. 1–14, London.
- SYCH, L. 1965. Fossil Leporidae from the Pliocene and Pleistocene of Poland. — Acta Zool. Cracov. 10, 1: 1–88, 30 figs., 23 tabs., pls. 1–7, Krakow.
- TEILHARD DE CHARDIN, P. 1940: The fossils from locality 18 near Peking. — Palaeont. sin., n. s. C. 9 (whole s. 124):1–94, 51 figs., pls. 1–3, Chungking.
- WOOD, A. E. 1940. The mammalian fauna of the White River Oligocene III, Lagomorpha. — Trans. Amer. Philos. Soc., n. s. 28:271–362, figs. 71–116, pls. 34–35, Philadelphia.
- ZÖRNER, H. 1981. Der Feldhase. — Neue Brehm-Bücherei 169, 172 S., 60 Abb., 40 Tab., A. Ziemsen-Verl., Wittenberg Lutherstadt.