

Eine spätglaziale Mikrovertebratenfauna aus der Großen Badlhöhle bei Peggau, Steiermark (Österreichischer Höhlenkataster Nr. 2836/17)

von Gerhard REINER

Mit 28 Abbildungen und 12 Tabellen

Summary

The Late Pleistocene microvertebrate fossil assemblage of the Große Badlhöhle near Peggau is rich in species (32) and individuals (MNI = 219). Differences in species composition with the recent local biocoenosis are attributed to a more arid paleoclimate which created a complex plaid of habitats previously described as mammoth steppe. The bone accumulation was produced mainly by owls and to some extent by other predators. *Sorex minutissimus* is recorded for the first time in Austria. A new method for the separation of *Microtus arvalis* and *M. agrestis* is introduced.

1. Zusammenfassung

Die spätpleistozäne Mikrovertebratenfauna aus der Großen Badlhöhle bei Peggau ist arten- (32) und individuenreich (MNI = 219). Die fossile Faunenassoziation zeigt im Vergleich mit lokalen rezenten Biozönosen eine unterschiedliche Artenzusammensetzung. Dies wird durch ein trockeneres Paläoklima, das stärker ökologisch gegliederte Landschaften (Mammutsteppe) erzeugte, erklärt. Die Tierreste stammen hauptsächlich aus Eulengewöllen, doch sind auch andere Predatoren an der Akkumulation beteiligt. *Sorex minutissimus* konnte erstmals auf österreichischem Gebiet nachgewiesen werden. Weiters wird eine Methode zur optimalen Trennung von *Microtus arvalis* und *M. agrestis* vorgestellt.

2. Einleitung

Die Große Badlhöhle bei Peggau (Österreichischer Höhlenkataster Nr. 2836/17) liegt rund 15 km nördlich von Graz am Südhang des Badlgrabens (Abb. 1) und durchzieht in mehreren Stockwerken den Schöckelkalk des Grazer Paläozoikums. Die Kalke sind graublau bis weiß, meist normal zur Schichtung gut geklüftet und neigen zu extremer Verkarstung (FLÜGEL 1984, MAURIN 1994).

Dieses Gebiet mit seinen zahlreichen Höhlen links und rechts der Mur wird von BOCK 1913 unter dem Begriff Mittelsteirischer Karst zusammengefaßt.

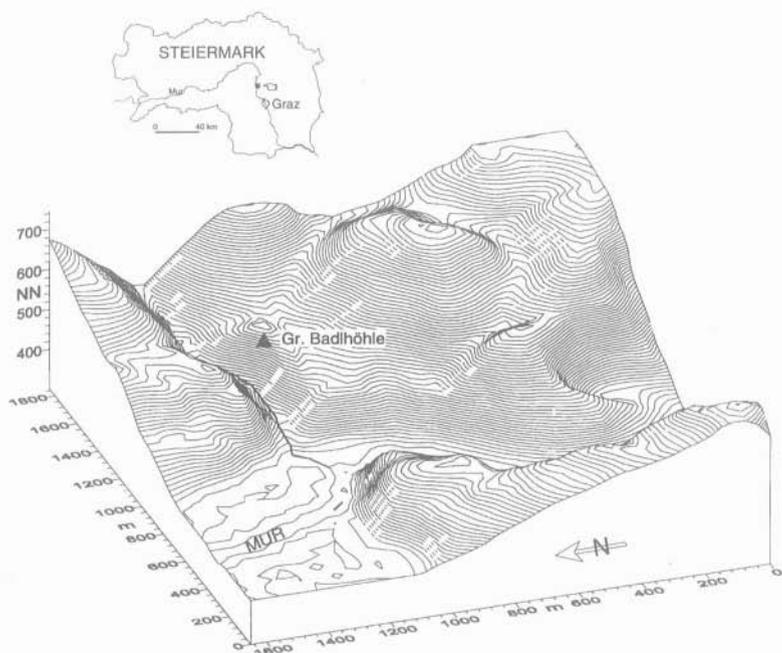


Abb. 1: Lageskizze der Großen Badlhöhle

Die Grabungsgeschichte reicht bis in das Jahr 1837 (UNGER 1838) zurück. Der Abbau von über 400.000 kg Phosphaterde in den Nachkriegsjahren des 1. Weltkrieges (KYRLE 1923) fügte der steirischen Quartärforschung unwiederbringlichen Schaden zu. 1929 wurde die Höhle unter Naturschutz gestellt und in den fünfziger und sechziger Jahren erfolgten mehrere Grabungen, die eine umfang- und artenreiche Fauna an den Tag brachten (MOTTL 1975). Zum Schutz gegen unbefugte Zugriffe wurde 1984 am unteren Eingang (495 m SH) eine massive Absperrung errichtet. An der engsten Stelle wurde ein Schnitt von 1 m Breite und 1 m Tiefe angelegt (FUCHS 1984). Es können 9 Schichten unterschieden werden, wobei die ersten drei rezentes bis subfossiles Material beinhalten. In der Schicht 4 wurden zahlreiche Tierreste, vor allem Kleinsäugerreste, gefunden. Nach einer ersten Durchsicht der Fauna (FLADERER 1993) und durch die Ergebnisse der ausführlichen Bearbeitung der Nixlochfauna (NAGEL & RABEDER 1992) zeigte sich die Notwendigkeit einer gründlichen Bearbeitung dieser spätglazialen steirischen Fauna. Die Schicht 5 enthält

zahlreiche fossile Knochen und Zähne (FLADERER 1993), während in den restlichen Schichten Bruchschutt und Schutt vorherrschen.

3. Fauna

Die Hauptmasse der Schicht 4 bilden Microtinen- und Soricidenreste. Daneben treten Fisch- (A.GALIK, Wien, mündl. Mitteilung), Vogel- (MLÍKOVSKÝ, in Vorbereitung), Froschreste, Schlangenwirbel und Mollusken (FRANK 1993) auf. Weitere Kleinsäugertaxa kommen in geringer Stückzahl vor.

Die Systematik basiert auf der phylogentischen Verwandtschaft (vgl. CHALINE 1991, cum lit.). Heterogene Gruppen (z.B. Reptilien, CARROLL 1988) werden aufgelöst und durch "natürliche" Systeme (HOHENEGGER 1988/89) ersetzt. Die Fauna umfaßt folgende Taxa :

Actinopterygii

Teleostei

Cyprinidae

Percidae

Perca fluviatilis L.

Salmonidae

Salmo trutta m. fario

Thymallidae

Thymallus thymallus L.

Leuciscus leuciscus (L.)

Amphibia

Anura (Gen. und Spec. indet.)

Lepidosauria

Serpentes

Colubridae

Natrix sp.

Archosauria

Aves

Anatidae

Anas crecca/querquedula

Tetraonidae

Lagopus lagopus (L., 1758)

Lagopus mutus (MONTIN, 1776)

Tetrao tetrix L.

Phasianidae

Coturnix coturnix (L.)

Prunellidae

Prunella collaris (SCOPOLI, 1769)

Strigidae

Asio flammeus (PONTOPPIDAN, 1763)

Mammalia

Carnivora

Mustelidae

Mustela erminea L. 1758

Mustela nivalis L. 1766

Insectivora

Erinacaeidae

Erinaceus sp.

Talpidae

Talpa europaea L. 1758

Soricidae

Sorex araneus L. 1758

Sorex minutus L. 1776

Sorex minutissimus ZIMMERMANN 1780

Neomys fodiens (PENNANT, 1771)

Lagomorpha

Ochotonidae

Ochotona pusilla PALLAS, 1769

Leporidae

Lepus timidus L. 1758

Rodentia

Cricetidae

Cricetus cricetus (L. 1758)

Arvicolidae

Arvicola terrestris (L. 1758)

Clethrionomys glareolus SCHREBER 1870

Microtus arvalis PALLAS, 1779

Microtus agrestis (L. 1761)

Microtus (Terricola) cf. multiplex (FATIO 1905)

Chionomys nivalis (MARTINS, 1842)

Zapodidae

Sicista betulina (PALLAS, 1778)

Muridae

Apodemus sp.

4. Altersbestimmung

Eine radiometrische Altersbestimmung (Eth-9655) postcranialer Skelettelemente von *Lagopus lagopus* und *L. mutus* aus der Schicht 4 ergab ein Alter von 12.430 ± 95 a BP.

5. Methodik

Die Messungen an Skelettelementen wurden mit einem Wild M5A-Mikroskop mit Okularmikrometer (Eichung mittels Objektmikrometer) und einem Wild M8 mit digitaler Mikrometerspindel ($\pm 3\mu\text{m}$ Meßfehler) durchgeführt. Die Zeichnungen erfolgten unter dem Wild M5A-Mikroskop mit Hilfe eines Zeichenspiegels. Für die statistische Auswertung wurde das Programm SPSS for Windows (Version 5.01) verwendet. Die Meßstrecken werden im Text gruppenspezifisch angegeben.

6. Systematisch-vergleichender Teil

Carnivora

Mustelidae

Mustela erminea L., 1758 - Hermelin

Material: Ba3/11 - Ulna dext.

Die Ulna ist proximal leicht beschädigt. Die Länge (größte Länge, sensu REICHSTEIN 1993) beträgt 32,7 mm und fällt in die Variationsbreite sowohl fossiler (JÁNOSSY 1955), als auch rezenter (REICHSTEIN 1986) Vergleichsstücke.

Mustela nivalis L. 1766 - Mauswiesel

Material: Ba3/2 - Mandibelfragment dext. mit M_1 , Ba3/3 - Mandibelfragment sin. mit M_1 , Ba3/4 - Humerus dext.

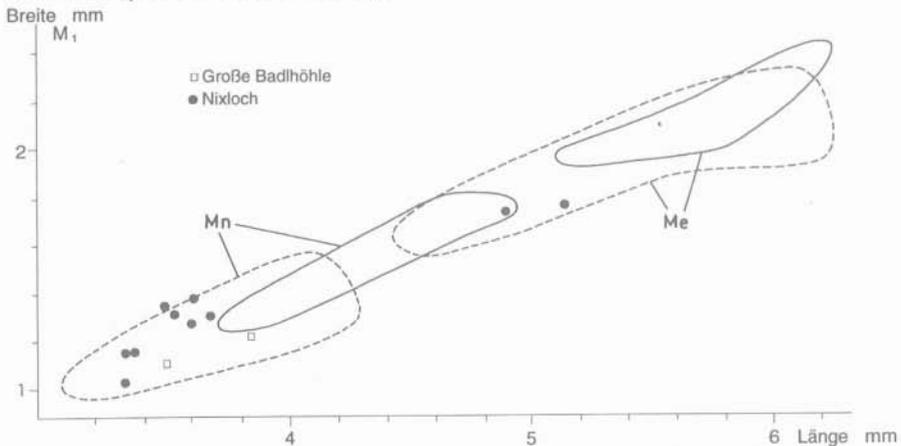


Abb. 2: Längen- und Breitenverteilung der M_1 von *Mustela nivalis* (Mn) und *Mustela erminea* (Me). Strichlierte Linie: Schweiz, rezent; punktierte Linie: Frankreich, rezent; Punkte: Nixloch, fossil (KUNST 1992), nach HUGUENEY (1975),

Die Dimensionen der beiden ersten Unterkiefermolaren aus der Großen Badlhöhle betragen 3,86 (Länge) x 1,2 (Breite) und 3,45 x 1,1 mm (Abb. 2). Der Humerus ist 27,4 mm lang.

Die beiden Mandibel gehören aufgrund der unterschiedlichen Dimensionen nicht zum selben Individuum. Die Kieferhöhe konnte nur bei einer Mandibel (Ba 3/2 - 7,6 mm) gemessen werden und eine Mandibellängenmessung wurde durch den bei beiden Stücken abgebrochenen Symphysenbereich unmöglich. Die M_1 von *Mustela nivalis* und *M. erminea* sind morphologisch ident (MILLER 1912), aber in der Länge verschieden. Beide Arten sind polymorph und besitzen einen ausgeprägten Sexualdimorphismus (REICHSTEIN 1993). Die Dimensionen variieren bei verschiedenen Populationen innerhalb jeder Art stark. Es kann vorkommen, daß die Fähen einer Population einer Art einen bis zu 20% längeren M_1 besitzen als die Rüden einer anderen Population derselben Art. Deshalb überschneiden sich die Dimensionen der M_1 beider Arten, doch ist bei Sympathrie der beiden Arten stets eine eindeutige Größenunterscheidung gegeben ("strategy of body size", ROSENZWEIG 1968). Die Ausgeprägtheit der geographischen Variation hängt mit der Dauer der Schneedecke zusammen (KING 1989). FRANK (1985) führt die Kleinwüchsigkeit des Mauswiesels in bestimmten Verbreitungsarealen auf die Koexistenz mit *Mustela erminea* zurück. Populationen von *Mustela nivalis* mit geringeren Dimensionen kommen in kühleren kontinentalen Gebieten und in höheren Lagen (HUGUENEY 1975) vor.

Pleistozäne und rezente Funde von sehr kleinen Formen wurden als *Mustela minuta* (z.B. MOTTIL 1953) bezeichnet. Dieser Name ist obsolet und nur ein Synonym für das Mauswiesel, wie Untersuchungen an rezenten Populationen (HUGUENEY 1975, KRATOCHVIL 1977) gezeigt haben.

Der Humerus ist länger als der Maximalwert (24,3 mm), der bei REICHSTEIN (1986) für *Mustela nivalis* angegeben wird und liegt gering unter dem Minimalwert (29 mm) für *Mustela erminea*. Allerdings handelt es sich um eine Population aus Schleswig Holstein und KRATOCHVIL (1977) weist darauf hin, daß nördliche Populationen kleiner sind als südliche. Im Vergleich mit einer spätpleistozänen Population aus Ungarn (JÁNOSSY 1955) fällt die Länge des Humerus in die Variationsbreite des Mauswiesels.

Insectivora

Erinacaeidae

Erinacaeus sp.

Material: Ba3/99 - P₃ dext.

Der P₃ (Länge = 0,24 mm, Breite = 0;2 mm) ist oval und das Cingulum bildet distal einen zusätzlichen Höcker aus. Der Zahn ist einwurzelig. Die Wurzel steht im spitzen Winkel zur Occlusalfäche und zeigt nach disto-ventral.

Talpidae

Talpa europaea L., 1758 - Maulwurf

Material: Ba3/5 - Schädelfragment mit P¹, P², P⁴, M¹, Ba3/6 - Mandibel dext. mit P₁, P₂, P₄, Ba3/7 - Humerus sin., Ba3/8 - M² dext., Ba3/9 - M₁ dext., Ba3/10 - M₂ dext.

Der proximale Teil des Humerus ist abgebrochen. Die Diaphysenbreite und die Breite der distalen Epiphyse (nach KÖNIGSWALD 1970) fallen in die Variationsbreite von *Talpa europaea* und sind sowohl von "jungeiszeitlichen Riesenmaulwürfen" (STORCH 1973) als auch von mittelpleistozänen Kleinformen (*Talpa minor*) gut abgrenzbar (Tab. 1). Die übrigen Stücke stimmen morphologisch und dimensionell mit rezemtem Vergleichsmaterial überein.

	<i>Talpa minor</i> (KÖNIGSWALD 1970)	Ba3/7 Große Badlhöhle	<i>Talpa europaea</i> (NIETHAMMER 1990)
Epiphysenbreite	2,7 - 3,3	4,4	3,3 - 4,7
Diaphysenbreite	5,4 - 6,5	8,9	6,57 - 9,9
<i>Talpa europaea magna</i> (WOLDRICH, 1893), nach STORCH (1973)			
kleinste Epiphysenbreite	4,8	größte Breite dist.	12,6

Tab. 1: Humeruswerte (in mm) bei verschiedenen *Talpa* - Arten.

Soricidae

Insgesamt standen 97 Mandibel zur Verfügung, wobei 93 der Gattung *Sorex* und vier der Gattung *Neomys* zugeordnet werden konnten. Bei den Mandibeln der Gattung *Sorex* lassen sich aufgrund der Kronenhöhe zwei Gruppen unterscheiden (Abb. 3). Die zahlenmäßig (88 %) bedeutendere weist Werte zwischen 4,2 und 5,15 mm auf, mit einem Mittelwert von 4,75 mm. Dimensionell gut abtrennbar ist die zweite Gruppe mit wesentlich geringeren Coronoidhöhen.

Sorex araneus L., 1758 - Waldspitzmaus

Material: Ba3/S 1 - 78 und Ba4/S 1-5, insgesamt 83 Mandibel

Der Ramus horizontalis ist unter den M₁ und M₂ von buccal gesehen leicht eingebaucht. Alle Zähne weisen eine Pigmentierung im typischen "araneus-Muster" (DANNELID 1989) auf, der Incisivus inferius ist tricuspulat (REUMER 1984). Der Abkauungsgrad ist sehr unterschiedlich, es kommen kaum bis sehr stark usierte Zähne vor. Teilweise ist die Abkautung so stark, daß die durch Eisen (STORCH & NOBLE 1975, DÖTSCH & KÖNIGSWALD 1978) rot gefärbten Schmelzpartien, die nach VOGEL (1984) resistenter als der weiße Schmelz sind,

fast nicht mehr sichtbar sind. Das Foramen mentale liegt stets unter dem Trigonid des M_1 . Der Processus coronoideus ist gerade oder schwach nach vorn geneigt mit einem Spiculum coronoideus (Terminologie nach DÖTSCH 1982, 1983; diese wird bei allen hier beschriebenen Soriciden-Arten verwendet.) und weist Längen zwischen 4,2 und 5,15 mm auf. Die Fossa temporalis interna ist dreieckig. Der Processus articularis ist schwach linguo-ventral geneigt, die Facies condylaris superior weist schräg zum Rostrum. Die Facies condylaris inferior steht dagegen fast senkrecht zur Kieferachse. Die Area intercondylaris ist flach und weist buccal eine seichte Ausbuchtung auf. Der untere Gelenkkopf ist breit (Abb. 8), dadurch besitzen die Condylusindices hohe Werte (Tab. 3). Der Processus angularis ist stets abgebrochen.

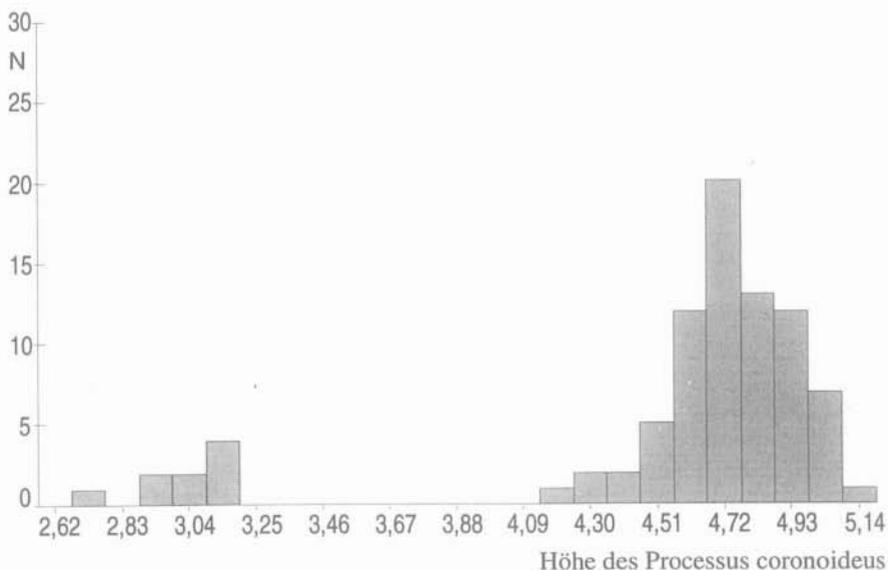


Abb. 3: Häufigkeitsverteilung der Kronenhöhe (in mm) der Gattung *Sorex* aus der Großen Badlhöhle.

Vergleich: Die von HOFFMANN (1971) aufgrund von morphologischen Untersuchungen abgegrenzte *Sorex araneus - tundrensis - arcticus* Gruppe wurde durch HAUSSER et al. (1985) mittels Chromosomenanalyse weiter unterteilt. Die Europäische Gruppe umfaßt *Sorex araneus*, *S. coronatus* und *S. granarius*. Diese Arten sind sowohl genetisch als auch morphologisch sehr ähnlich und allopatrisch. *Sorex granarius* ist aufgrund der Dimensionen und der Morphologie gut abgrenzbar (HAUSSER & al. 1975, GISBERT & al. 1988). Mit der Beschreibung von *Sorex cf. coronatus* aus dem Nixloch (RABEDER 1992) wurde es notwendig,

auch östlich der rezenten Verbreitungsgrenze (siehe HAUSSER 1990) von *Sorex coronatus* ein mögliches fossiles Vorkommen zu überprüfen. Das Histogramm der X-Werte (Abb. 4) der Diskriminatenfunktion, die sich aus vier Meßstrecken (α , β , γ und δ , Abb. 5) zusammensetzt, entspricht der normalen Gauss-Verteilung mit einem Gipfel (Abb. 5), die eine einzige Art charakterisiert. Die Extremwerte von X liegen mit -1,04 und 3,14 innerhalb der Variationsbreite der Waldspitzmaus (HOMOLKA 1981).

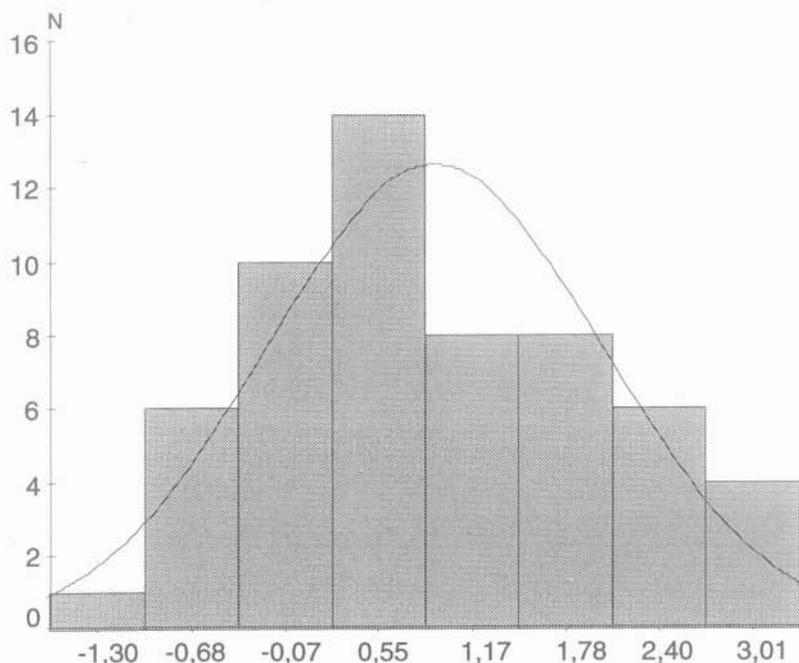
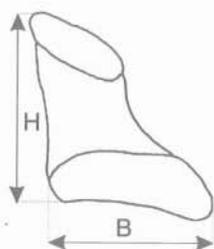
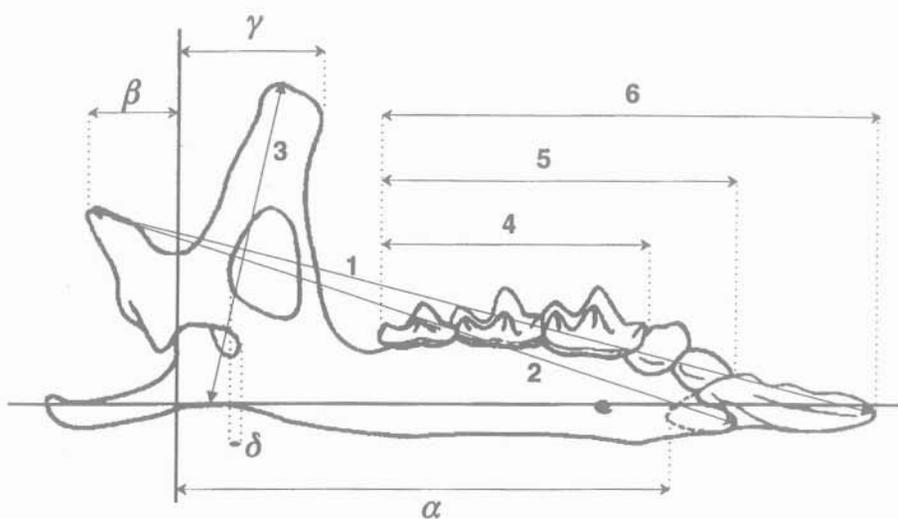


Abb. 4: Histogramm der X-Werte der Diskriminatenfunktion von *Sorex araneus* aus der Großen Badlhöhle.

	HAUSSER & JAMMONT (1974)		LOCH (1977)		Große Badlhöhle		
	<i>S.araneus</i>	<i>S.coronatus</i>	<i>S.araneus</i>	<i>S.coronatus</i>	$\bar{x} \pm s$	min	max
α	7,15	6,79	6,75	6,44	$6,79 \pm 0,153$	6,48	7,14
β	1,16	1,28	1,16	1,24	$1,15 \pm 0,088$	0,95	1,33
γ	1,99	2,11	1,86	1,99	$1,85 \pm 0,132$	1,54	2,22
δ	0,30	0,17	0,28	0,18	$0,30 \pm 0,093$	0,11	0,51
X	1,67	-1,67	0,66	-2,09	$0,92 \pm 1,105$	-1,04	3,20

Tab. 2: Mittelwerte und Standardabweichung (s) der Meßstrecken α , β , γ , δ und X (nach HAUSSER & JAMMONT 1974) von *Sorex araneus* aus der Großen Badlhöhle im Vergleich mit Werten von HAUSSER & JAMMONT (1974) und LOCH (1977).



- 1 Gesamtlänge
 - 2 Kardinallänge (x_1 BÜHLER 1964)
 - 3 Höhe des Processus coronoideus (x_2 BÜHLER 1964)
 - 4 Länge M_1 - M_3
 - 5 Länge A_1 - M_3
 - 6 Länge I inf.- M_3
 - H Höhe des Processus condyloideus (x_{19} HANDWERK 1987)
 - B Breite des Facies articularis inferior (x_{20} HANDWERK 1987)
- $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ Meßstrecken für die Diskriminationsfunktion X
(HAUSSER & JAMMONT 1974)

Abb. 5: Meßstrecken bei Soricidenmandibeln.

Die fossilen Arten *Sorex kennardi* HINTON, 1910 aus dem Jungpleistozän von Ponders End in England (nach HARRISON 1994 conspezifisch mit *Sorex runtonensis*) und *Sorex hundsheimensis* RABEDER, 1972 aus dem Mittelpleistozän von Hundsheim in Niederösterreich beschrieben, besitzen einen schmalen Processus articularis und einen niedrigeren Processus coronoideus.

Die Dimensionen der Kronenhöhe (Abb. 6 und Tab. 3) fallen in die Variationsbreite, die für Rezentmaterial von der Waldspitzmaus angegeben wird : 4,0 mm (RUPRECHT 1971) bis 5,3 mm (SCHMIDT 1972). SPITZENBERGER (1964) gibt sogar Maximalwerte bis 5,5 mm an. Aufgrund der Höhe des Processus coronoideus ist ein weiterer Vergleich mit rezenten und fossilen mittelgroßen bis großen Arten aus der *Sorex araneus*-Gruppe notwendig. Die Dimensionen stimmen mit *Sorex isodon* überein, zeigen aber dort eine geringere Variationsbreite (SULKAVA 1990b). Bei den Formen aus der Großen Badlhöhle liegt weder das Foramen mentale unter dem P₄, noch der Hinterrand des A₁ hinter dem Hinterrand des I. inf. Bei keinem A₁ konnte eine rudimentäre zweite hintere Spitze festgestellt werden. *Sorex runtonensis* HINTON, 1911 weist sowohl eine kürzere Zahnreihe als auch eine im Mittel niedrigere Kronenhöhe (Abb. 7) auf, hat aber starke Affinitäten zu *Sorex helleri* n. nom. KRETZOI 1959 (= *Sorex aranoides* HELLER, 1930) und zu *Sorex arcticus* KERR, 1792. SCHAEFER (1975) hält es für möglich, daß es sich bei *Sorex kennardi* und *Sorex arcticus* um Synonyme handelt.

Aufgrund der ausgeführten Untersuchungen ist eine Schreibweise wie bei STORCH (1987), Artnamen der Waldspitzmaus in Anführungszeichen, nicht notwendig.

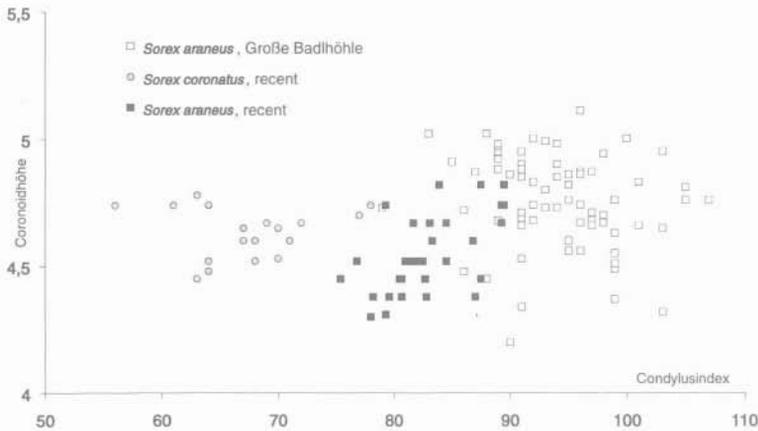


Abb. 6: Coronoidehöhe (in mm) und Condylusindex von *Sorex araneus* aus der Großen Badlhöhle im Vergleich zu rezenten *Sorex araneus* und *Sorex coronatus* (nach RABEDER 1992).

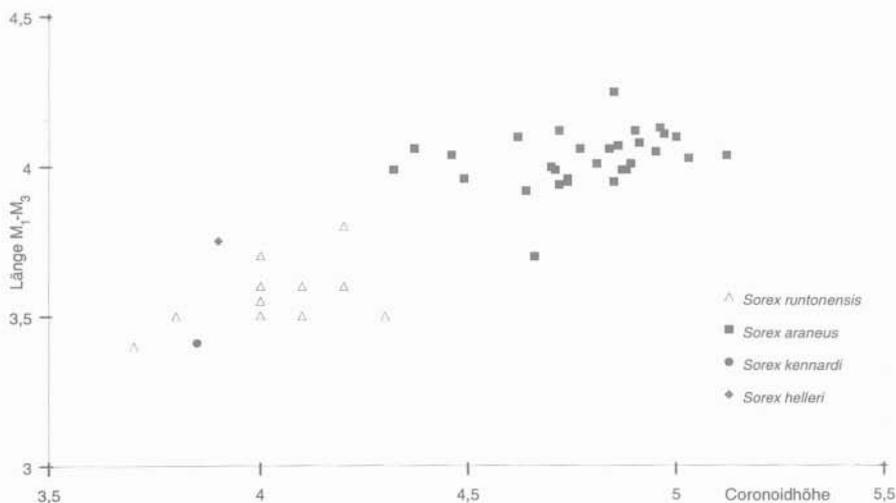


Abb. 7: Zwei charakteristische Mandibelmaße (in mm) zur Unterscheidung von *Sorex runtonensis* aus Ungarn (JÁNOSSY 1965), *Sorex kennardi* aus West-Runton (HINTON 1911) und *Sorex helleri* aus Sackdilling (HELLER 1930) von *Sorex araneus* aus der Großen Badlhöhle.

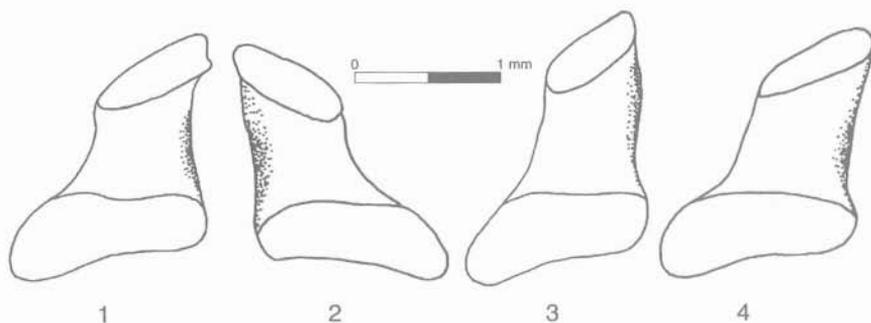


Abb. 8: Form des Processus articularis bei vier Individuen von *Sorex araneus* (Ba3/S 60, Ba3/S 42, Ba3/S 56, Ba3/S 50) aus der Großen Badlhöhle.

Sorex minutus L., 1766 - Zwergspitzmaus

Material: Ba/S 79 - 89, 11 Mandibel

Die langgestreckten Mandibel sind auf der ventralen Seite des Ramus horizontalis unter den M_1 und M_2 seicht eingebuchtet. Das Foramen mentale liegt unter dem anterioren Teil des M_1 , also weiter mesial als bei *Sorex araneus*. Der Processus coronoideus ist schlank, vor allem der dorsale Teil, und nach vorne gerichtet. Die Fossa temporalis interna ist tief, die Fossa temporalis externa ist flach und teilweise schlecht ausgebildet. Die Ansatzstellen für den Musculus pterygoideus externus dorsalis sind deutlich ausgebildet. Der Processus articularis ist stets höher als breit (Tab. 3) und leicht linguo-ventral geneigt (Abb. 9). Die Facies articularis dorsalis des Capitulum mandibulae ist weniger stark geneigt als bei der Waldspitzmaus, dafür ist die Facies articularis ventralis stärker geneigt, steht also schräger zur Kieferachse. Die Fossa intercondylaris ist flach und mäßig breit. Der I. inf. ist tricuspulat, ansatzweise tetracuspulat (REUMER 1984) und besitzt dreieckige Spitzen. Die A_1 und M_3 , sowie der Processus angularis, fehlen immer. Die Höhe des Ramus liegt zwischen 2,8 mm und 3,1 mm, fällt in die Variationsbreite der Zwergspitzmaus (RUPRECHT 1971, SCHAEFER 1975).

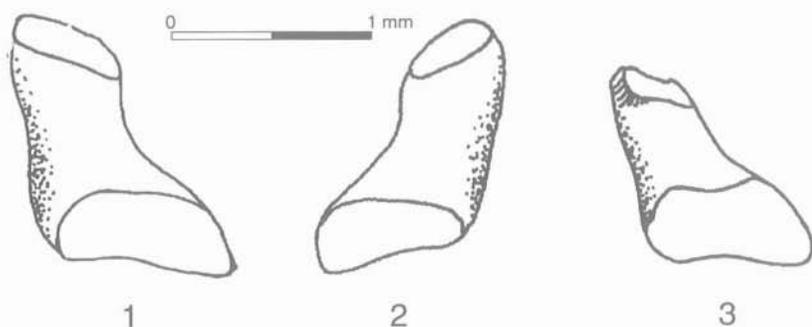


Abb. 9: Form des Processus articularis bei *Sorex minutus* (1, 2) und *Sorex minutissimus* (3) aus der Großen Badlhöhle.

Sorex minutissimus ZIMMERMANN, 1780 - Knirpsspitzmaus

Material: Ba3/S 90, Mandibel sin. mit I. inf., A_1 , M_1

Der Ramus horizontalis ist kürzer, wirkt daher kräftiger als bei *Sorex minutus*. Der Corpus ist an seiner ventralen Seite unter den M_1 und M_2 eingebuchtet. Das Foramen mentale befindet sich unter dem Trigonid/Talonid-Übergang des M_1 . Der Processus coronoideus ist schlank und leicht nach vorn geneigt. Das Spiculum coronoideum ist kurz, breit und wirkt gedrungen und ist nicht so

deutlich ausgebildet wie bei der Waldspitzmaus. Die Fossa temporalis interna ist tief, aber deutlich kleiner als bei der Zwergspitzmaus. Die Fossa temporalis externa ist flach und läuft parallel zum hinteren Rand des Processus coronoideus. Die Ansatzstellen für den Musculus pterygoideus externus dorsalis sind gut ausgebildet. Der Processus articularis ist niedrig und nach caudo-dorsal gekrümmt, ist aber in seiner Gesamtheit linguo-ventral geneigt. Die Facies articularis dorsalis ist schmaler und geneigter als bei *Sorex minutus*, während die Facies articularis ventralis zuerst horizontal zur Kieferachse verläuft und dann nach linguo-ventral umbiegt (Abb. 10). Die Area intercondylaris ist mäßig breit. Der I. inf. ist tricuspulat mit abgerundeten Spitzen und weist eine starke, dunkelrote Pigmentierung, die alle 3 Spitzen und mehr als 50% des Zahnes, sowohl lingual, als auch buccal umhüllt, auf. Auch die anderen Zähne sind stark pigmentiert. Insgesamt ist der I. inf. rund 10% kürzer als bei der Zwergspitzmaus und wirkt kräftiger. Aufgrund der Vielzahl (Tab. 3 und 4) der Merkmale kann eine artliche Zuweisung zu *Sorex minutissimus* trotz des geringen Materials als sicher gelten. Es handelt sich somit um die Erstbeschreibung dieser Art in Österreich. Bisherige fossile Funde außerhalb des rezenten Verbreitungsgebietes (siehe SULKAVA 1990a) gab es in England (RZEBIK-KOWALSKA 1968), Frankreich (HEIM DE BALSAC 1940, JAMMONT 1974), Deutschland (KÖNIGSWALD 1973a), Polen (STACH 1964), Tschechien (SCHAEFER 1975) und Bulgarien (POPOV 1989). Dies zeigt eine weite Verbreitung der Knirrspitzmaus im Pleistozän von Europa.

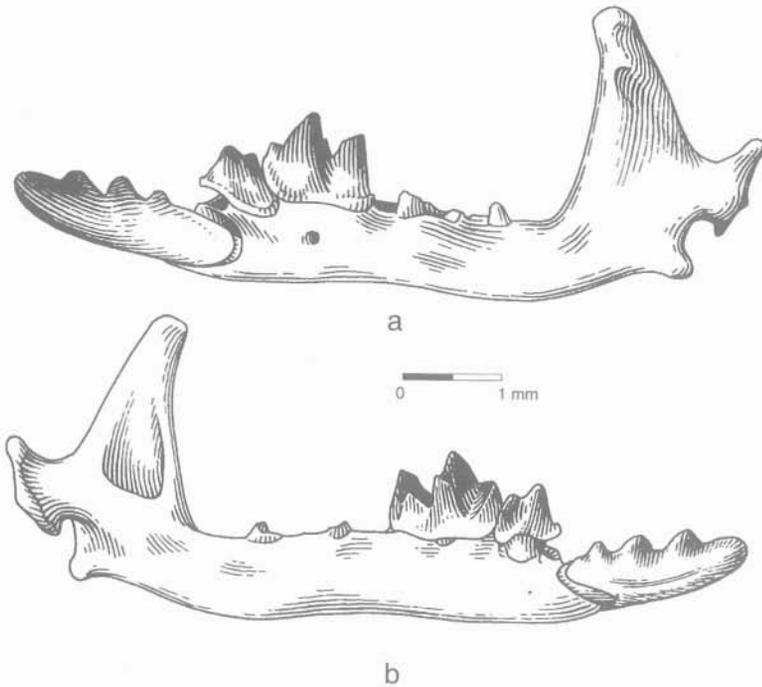


Abb. 10: *Sorex minutissimus* aus der Großen Badlhöhle; Mandibel: a von buccal, b von lingual.

	<i>Sorex araneus</i>			<i>Sorex minutus</i>			<i>Sorex minutissimus</i>
	n	min-max	x	n	min-max	x	
Totale Länge	41	10,7-12,1	11,79	1	8,7	7,6	
Cardinallänge	51	8,9-9,8	9,51	4	7,3-7,8	7,64	6,3
Länge A ₁ -M ₃	16	5,4-6,0	5,66				
Länge M ₁ -M ₃	30	3,9-4,25	4,01				
Kronenhöhe	75	4,2-5,15	4,75	10	2,85-3,15	3,03	2,65
Condylusindex	74	79-107	94	10	77-88	80	93

Tab. 3: Dimensionen der *Sorex*-Mandibel aus der Großen Badlhöhle (in mm, Condylusindex dimensionslos).

	<i>Sorex minutus</i>	<i>Sorex minutissimus</i>	Referenz
Kronenhöhe	höher (2,7 - 4,1) (in mm)	niederer (2,5 - 3,6)	RUPRECHT 1971 HUTTERER 1990 STROGANOV 1957
Cardinallänge	länger (6,9-7,8)	kürzer (6,0-? ¹)	RUPRECHT 1971 BRUNNER 1953
Pigmentierung	heller	dunkler	DANNELID 1989 BRUNNER 1953
Länge des I. inf.	länger	kürzer	HUTTERER 1990 SULKAVA 1990a
Lage des Foramen mentale	unter A ₂ /M ₁ unter vorderem Teil des Trigonids des M ₁	unter Trigonid/ Talonid des M ₁ unter M ₁	DANNELID 1989 SULKAVA 1990a,c KÖNIGSWALD 1973a RZEBIK-KOWALSKA 1968 BRUNNER 1953
Proc. articularis	höher	niederer	KÖNIGSWALD 1973a BRUNNER 1953

Tab. 4: Unterscheidungsmerkmale von *Sorex minutus* und *Sorex minutissimus*, mit Referenzliste.

SULIMSKI (1962) grenzt *S. subminutus* aufgrund folgender Merkmale von *S. minutissimus* ab: Lage des Foramen mentale (unter dem M₁), Struktur des I. inf., Form des Processus articularis und seiner Gelenkfacetten, Länge des Ramus horizontalis und Größe des A₁. Die Lage des Foramen mentale stimmt mit rezentem Material (SULKAVA 1990a), das die Variationsbreite dieses Merkmals (siehe DANNELID 1989) zeigt, überein. Große Differenzen der Form des I. inf. zu rezentem Material (siehe SIIVONEN 1965, SULKAVA 1990a) bestehen nicht. Die Gestalt des Processus articularis kann variieren (KÖNIGSWALD 1973a), doch ist die Form meistens quadratisch (Höhe = ± Breite) und weist durchschnittlich

¹Hier konnten keine Maximalwerte ermittelt werden, da entweder keine Meßwerte oder keine Definierung der Meßstrecken angegeben wurden.

einen höheren Condylusindex als alle anderen europäischen *Sorex*-Arten auf (vgl. DANNEID 1990, Tab. 2). JUDIN (1964) beschreibt die Knirpspitzmaus als polymorph und führt dies auf die unterschiedliche ökologische (eurytopisch) und geographische Verbreitung zurück. Alle bei SULIMSKI (1962) angegebenen Meßwerte fallen in die Variationsbreite von *Sorex minutissimus*, der A_1 ist auch bei rezenten Formen klein (BERGSTRÖM 1967). Somit ist die artliche Eigenständigkeit von *Sorex subminutus* nicht haltbar (siehe RZEBIK-KOWALSKA 1991).

Neomys fodiens SCHREBER, 1777 - Wasserspitzmaus

Material: Ba3/S 91 - 94, 4 Mandibel.

Der Unterkiefer wirkt massiv, das Foramen mentale liegt unter dem Übergang Trigonid/Talonid des M_1 . Der Processus coronoideus ist leicht nach vorn geneigt und sein zentraler Teil ist schwach konkav. Der untere Teil der Fossa temporalis interna ist tief, der obere flach. Das Spiculum coronoideum superior ist kleiner und schwächer ausgebildet als das Spiculum coronoideum inferius. Der Processus articularis ist neomyid, mit schmaler Area intercondylaris. Der I. inf. besitzt keine Höcker (acuspulat) und die Zahnsipitzen sind rot gefärbt.

Die Höhe des Processus coronoideus liegt zwischen 4,57 und 4,91 mm. Die Höchstwerte für *Neomys anomalus* überlappen sich stark mit den Niedrigstwerten der Wasserspitzmaus (SCHMIDT 1969, SPITZENBERGER 1990a,b). MILLER (1912) und später LEHMANN (1963) weisen darauf hin, daß die Zähne der Sumpfspitzmaus zarter und kleiner sind. Bei den vorliegenden Zähnen liegen alle Längenwerte des M_1 (1,89 - 2,05 mm) innerhalb der Variationsbreite der Wasserspitzmaus (1,81 - 2,12 mm, HEINRICH 1983).

Lagomorpha

Ochotonidae

Ochotona pusilla PALLAS, 1769 - Steppenpfeifhase, Steppenpika

Material: Ba3/1 - linkes Maxillarfragment mit P^4 , M^1 , Ba11/1 - Mandibel sin. mit M_2 .

Die obere Alveolarlänge weist einen geringen Wert (6,6 mm) auf. Dieser fällt nach HILLSON (1986), der Werte zwischen 6 mm und 10 mm angibt, in den unteren Bereich der Variationsbreite. Es zeigen sich dimensionelle Übereinstimmungen mit anderen Steppenpikafunden aus dem Jungpleistozän von Österreich (Abb. 11).

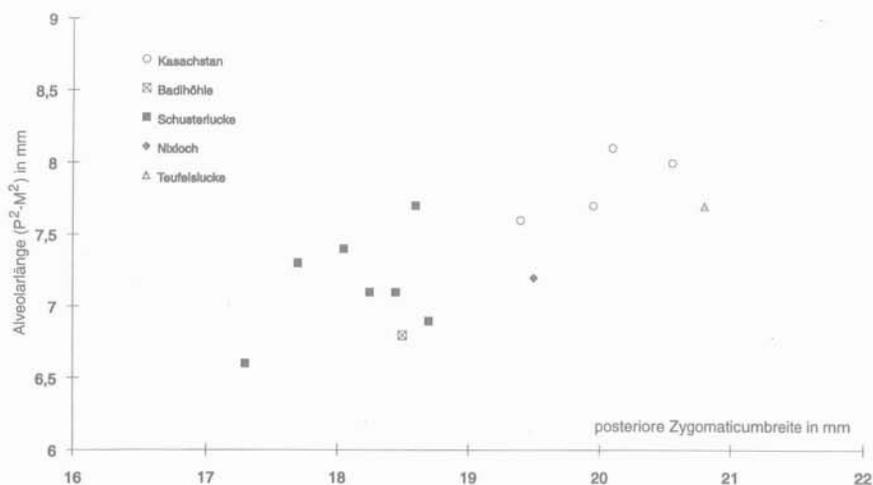


Abb. 11: Schädelmessungen von *Ochotona pusilla*, rezent (Kasachstan) und fossil (Badlhöhle, Nixloch, Teufelslucke und Schusterlucke). Nach FLADERER (1992), umgezeichnet.

Die Mandibel ist unvollständig erhalten. Der Corpus mandibulae ist ab der Alveole des P₃ vorhanden, der caudale Teil des Ramus mandibulae mit dem Processus articularis fehlt. Es fällt die geringe Alveolarlänge (7 mm) auf, die im Einklang mit anderen jungpleistozänen Funden aus Österreich (Abb. 12) steht.

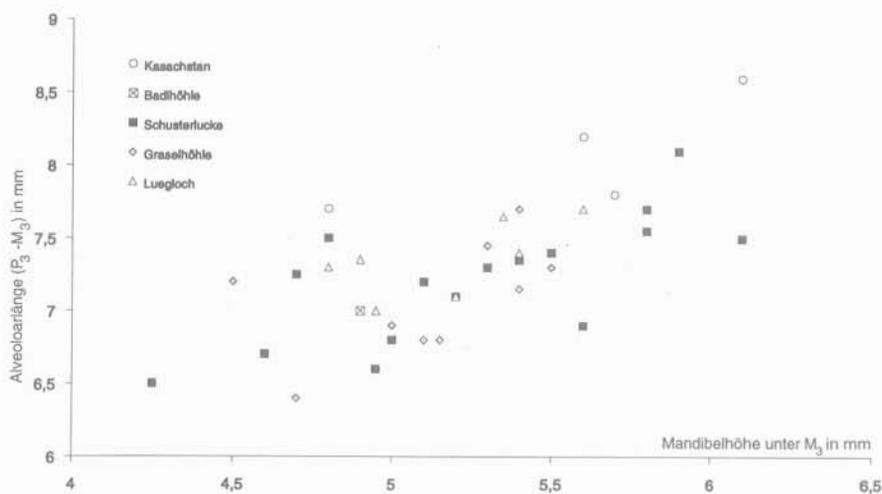


Abb. 12: Mandibelmessungen bei *Ochotona pusilla*, rezent (Kasachstan) und fossil (Badlhöhle, Schusterlucke, Grasslhöhle und Luegloch). Nach FLADERER (1992), umgezeichnet und verändert.

Leporidae

Lepus timidus L., 1758 - Schneehase

Material: Ba3/12 - P² dext., Ba3/13 - P² sin.

Der Schmelz des P² wird durch die mediane Hauptfalte (Terminologie nach FLADERER, 1987) in einen Linguallobus und ein Buccalrhomboid gegliedert. Der Linguallobus wird durch die linguale Nebenfalte, das Buccalrhomboid durch die buccale Nebenfalte weiter unterteilt. Dadurch entstehen mesial 4 Schmelzloben, die von lingual nach buccal mit 1 bis 4 durchnummeriert, oder nach PALACIOS & LOPÉZ-MARTÍNEZ (1980) distaler, mesialer Hyperconus und Lagiconus, der 4. Lobus wird nicht benannt, genannt werden. Die linguale Nebenfalte ist deutlich gerundet, aber nicht sehr tief. Die 1. Lobus zeigt nach mesio-lingual, ebenso der mesiale Hyperconus, der stärker als der distale entwickelt ist. Die mediane Hauptfalte ist tief, steht schräg zur Kieferachse und biegt mit ihrem posterioren Ende nicht nach buccal um. Die buccale Nebenfalte ist flacher als die linguale, zeigt aber einen größeren Radius (Abb. 13). Die Schmelzdicke ist am 3. Lobus am größten, sie beträgt 0,21 mm. Die Länge der P² ist 1,89 mm, die Breite 3,2 mm. Der P²-Index hat einen Wert von 58.

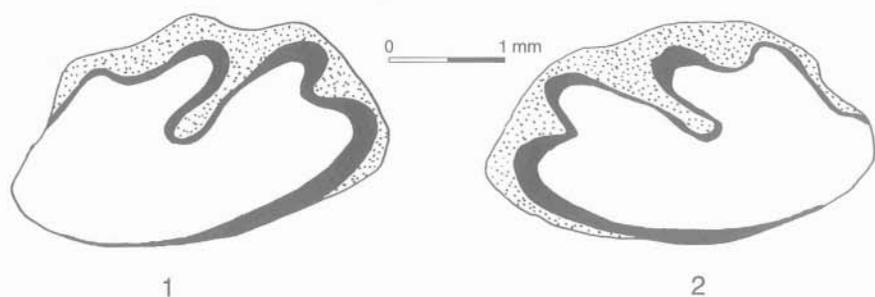


Abb. 13: Rechter (1) und linker (2) P² von *Lepus timidus* aus der Großen Badlhöhle.

Seit BLASIUS (1857) ist der P² als Unterscheidungsmerkmal von *Lepus europaeus* und *Lepus timidus* bekannt. Aufgrund der Variationsbreite des Schmelzschlingenmusters traten Zweifel an der Bestimmung anhand dieses Merkmals auf (z.B. HAUSER 1921). KOPY (1959, 1960) zeigte, daß die P² sehr wohl zur Artunterscheidung geeignet sind. Die Loben 1 und 2, sowie die Form der linguale Nebenfalte sind wichtige Merkmale. Nach PALACIOS & LOPÉZ-MARTÍNEZ weisen nur 5,6% der Feldhasen einen mesialen Hyperconus auf, der größer als der distale ist. Diese Autoren beschrieben die Variabilität der P² des

Schneehasen und des Feldhasen mittels Morphotypen. Die ersten oberen Praemolaren aus der Großen Badlhöhle sind fast ident mit dem Morphotyp H' an einem schottischen Individuum von *Lepus timidus*, die linguale Nebenfalte ist etwas flacher als dort. Es zeigt sich, daß die pleistozänen Schneehasen mehr morphologische Ähnlichkeiten mit mitteleuropäischen Feldhasen (siehe GAFFREY 1953, Abb. 35) und mit rezenten Populationen des nordischen Schneehasen, was FLADERER (1984) für postcraniale Skelettelemente andeutete, aufweisen. Weiters verweist MILLER (1912) auf den größeren linguo-buccalen Durchmesser des P² des Feldhasen. Doch ist stets das jeweilige ontogenetische Stadium des Individuums zu berücksichtigen, da die Werte des linguo-buccalen Durchmessers am P² am Zahnprisma eines Individuums bis zu 0,8 mm (KOPY 1959) differieren können. Diese Aussage wurde durch einen P²-Index (SYCH 1965) überprüft. Die linguo-buccale Breite (B) wurde senkrecht zur Kieferachse und die mesio-distale Länge (L) senkrecht zu B zwischen der 3. Schmelzschlinge und dem distalen Schmelzrand gemessen. Als Vergleichsmaterial dienten Schneehasenzähne aus dem Nixloch und rezente Stücke. Bei den Schneehasen beträgt der P²-Index zwischen 54 und 63, beim Feldhasen um 41. Allerdings konnten aufgrund des geringen Materials (n=13) keine populationsspezifischen und ontogenetisch bedingten Variationenspektren untersucht werden.

Rodentia

Cricetidae

Cricetus cricetus (L. 1758) - Hamster, Feldhamster

Material: Ba2/1 - Humerus sin., Ba3/14 - Humerus sin., Ba3/15 - Humerus sin., Ba3/16 - Femur sin., Ba3/17 - Femur dext., Ba3/18 - Femur sin., Ba3/19 - Tibia sin., Ba3/20 - Tibia sin., Ba 3/21 - Tibia dext., Ba3/22 - Ulna sin., Ba3/23 - Ulna dext., Ba3/24 - Ulna sin., Ba3/25 - Mandibel dext. mit M₂, Ba3/26 - Mandibel dext. mit M₂, M₃, Ba3/27 - Maxillarfragment dext. mit M², M³, Ba3/28 - Maxillarfragment sin. mit M¹, M², M³, Ba3/29 - Maxillarfragment dext. mit M¹, Ba3/30 - M³ sin., Ba3/31 - Maxillarfragment, Ba4/2 - Femur dext., Ba4/3 - Humerus dext.

Die Zähne zeigen die typische Trichterbildung, besonders die M³. Der M² weist zwischen dem vorderen Cingulum und dem Paraconus einen kleinen Trichter auf. Am M₂ ist kein Mesoloph entwickelt. Die Maxillarfragmente Ba 3/27 und Ba 3/31 gehören aufgrund des Abnutzungsgrades der Zähne und der Bruchstellen der Schädelreste zu einem Individuum. Dadurch konnte an 2 Stücken die Länge der oberen Zahnreihe gemessen werden. Der sich daraus ergebende Index (1,24:1:0,83) stimmt mit dem Wert (1,23:1:0,85) von PRADEL (1988) überein.

Die Langknochen zeigen keine morphologischen und quantitativen (Tab.5) Differenzen zu rezentem Material. Die Ulnae und Femora sind ohne distale, die Humeri und Tibiae ohne proximale Epiphyse erhalten. Dies stimmt mit anderen Funden (SCHAUB 1930, JÁNOSSY 1955) überein und ist auf das lebenslange

Wachstum (VOHRALIK 1975) der Tiere zurückzuführen. MOTTL (1951) beschreibt aus der Repolusthöhle, die sich im Nordhang des Badlgrabens auf 525 m SH befindet (Abb. 1), "Jungeiszeitliche Riesenhamster" (STORCH 1974). Diese Funde werden ins letzte Interglazial gestellt, wo sie nach JÁNOSSY (1964) in ganz Mitteleuropa auftreten. Sie sind daher wesentlich älter, als die Hamsterfunde aus der Großen Badlhöhle. Im Spätglazial treten auch in der Repolusthöhle Hamster mit rezenten Dimensionen auf.

	JÁNOSSY (1955)	Große Badlhöhle	n
Humerus, ohne prox. Epiphyse	25,5 - 35,7	26,3 - 32,5	6
Ulna, ohne dist. Epiphyse	28,8 - 40,5	31,1 - 35,2	6
Femur, ohne dist. Epiphyse	30,0 - 37,1	29,6 - 33,8	4
Tibia, ohne prox. Epiphyse	28,0 - 42,5	32,3 - 38,4	4

Tab. 5: *Cricetus cricetus*. Längenangaben der Extremitätenknochen der Großen Badlhöhle im Vergleich mit Werten von JÁNOSSY (1955).

Arvicolidae

Die Diskussion über die systematische Stellung spiegelt die Komplexität dieser Gruppe wider. Sie wird als Unterfamilie zu den Cricetiden (z.B. DAWSON & KRISHTALKA 1984, SAVAGE & RUSSEL 1983) oder zu den Muriden (z.B. CARLETON & MUSSER 1984, HONACKI et al. 1982) gestellt, als eigene Familie (z.B. TULLBERG 1899, CHALINE et al. 1977, THENIUS 1979) oder polyphyletische Gruppe (KRETZOI 1955, REPENNING 1968, MARTIN 1979) betrachtet.

Die Arvicoliden sind eine der besten Marker im Pleistozän. Durch die Entwicklung von Samen- und Fruchtfressern zu Rinden- und Grasfressern kommt es zu Veränderungen im Gebiß. Aus einer einfachen bunodonten entwickelt sich eine komplexe hypsodonte Bezahnung. Die Kaufläche ist aus Dentindreiecken (Triangel) zusammengesetzt, die geschlossen (=Deltodontie) oder offen (=konfluent) sein können. Die Terminologie der Kauflächenmorphologie ist unterschiedlich (siehe auch THENIUS 1989, Abb. 351) und soll anhand von *Microtus agrestis* (Abb. 14) erläutert werden. Die Vorderkappe (=gerundeter, mesialer Abschluß der Kaufläche, Vk) bildet mit den Triangeln (T) 5 und 4 den Vorderlobus (=Anteroconid, Ac). Es folgen drei Dentindreiecke und ein Lobus posterior (distaler, gerundeter, transversal stehender Teil der Kaufläche, Lp). Aufgrund der Homologisierungsmöglichkeit mit cricetiden Molaren (STEHLIN & SCHAUB 1951) werden diese Elemente als Trigonid-Talonid Komplex (TTK, VAN DER MEULEN 1973) bezeichnet. Linguale oder buccale Schmelzvorsprünge werden als Antiklinalen (salient angles, A), gegen die Kauflächenmitte gerichtete Einbuchtungen des Schmelzbandes als Synklinalen (reentrant angles, S) bezeichnet. Beide werden von distal nach mesial durchnummeriert, wobei man buccal (b) und lingual (l) unterscheidet. Die

Synklinalen können äquilateral, mit gleich langen Schenkeln, oder provergent (RABEDER 1981), nach mesial gekrümmt, sein. Die Oberkiefermolaren zeigen ein umgekehrtes Kauflächenmuster, die Synklinalen sind postvergent (RABEDER 1981), nach distal gekrümmt. Der M^3 besteht somit aus einem Lobus anterior (mesialer, gerundeter, transversal stehender Teil der Kaufläche, La), mehreren Dentindreiecken und einer Hinterkappe (distaler, gerundeter Teil der Kaufläche, Lp).

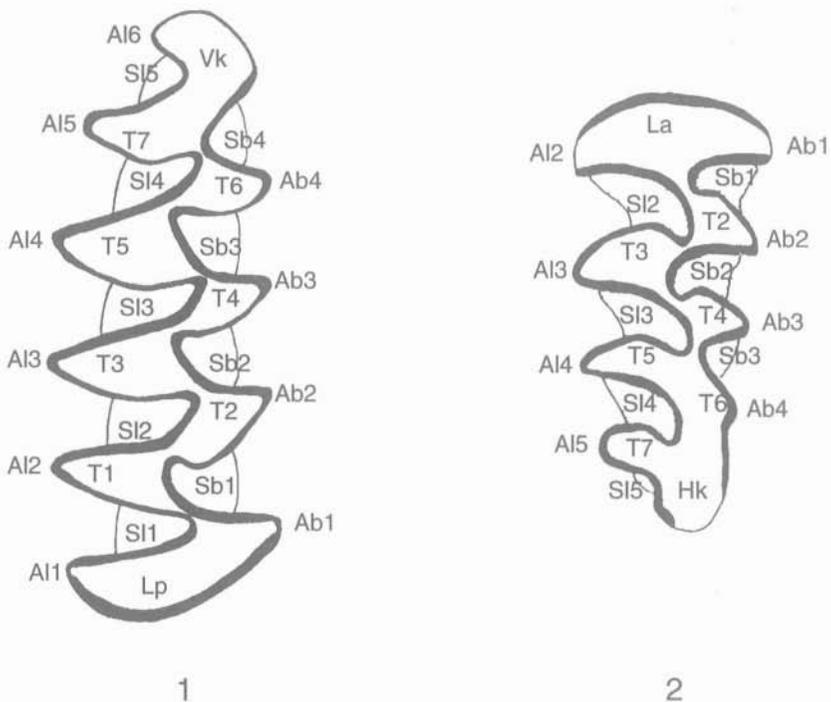


Abb. 14: Terminologie der Kauflächen-Morphologie der Arvicoliden-Molaren. Dargestellt an Molaren ($M_1 = 1$ und $M^3 = 2$) von *Microtus agrestis*.

Phylogenetisch wurden bei den Unterkiefermolaren mesial und bei den Oberkiefermolaren distal zusätzlich neue Elemente (Syn- und Antiklinalen) hinzugefügt, sodaß Arten mit größerer Triangelzahl (Polyisomerie) entstanden. Bei allen Zähnen gab es Veränderungen im Kauflächenmuster, aber die Form der Vorderkappe des M_1 und die Hinterkappe des M^3 ist sowohl intra- als auch interspezifisch am variabelsten (GUTHRIE 1965). Neben hochevolvierten Arten gibt es aber auch phylogenetische Relikte, die periphere Habitate bewohnen (GUTHRIE 1971). So gibt es sowohl fossil als auch rezent ein generisches Kontinuum von einfachen bis zu komplexen hypsodonten Molaren (GUTHRIE 1965).

Durch die komplexe Molarenform kann die Nahrung in kleinere Partikel zerlegt werden, wodurch eine höhere Effizienz der Verdauung erreicht wird. Diese ist bei den Arvicoliden höher als bei großen Huftieren (LEE & HOUSTON 1993) und macht wiederkauen unnötig. Mit Zunahme der Schergröße (Länge des Schmelzbandes/Länge des Zahnes) werden die Nahrungspartikel kleiner zerkaut (SHEINE & KAY 1977). Es kommt bei evoluierten Arvicoliden zu einer Reduktion des leeseitigen (dem Kaudruck abgewandte Teile des Schmelzbandes) Schmelzbandes, sodaß nur die Luvseite (dem Kaudruck zugewandte Teile des Schmelzbandes) eine Schneidekante aufweist (Profiltyp B, nach KOENIGSWALD 1980). Dies wird durch die Ausbildung von hypsodonten, lebenslang wachsenden Zähnen und durch eine Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit mehr als kompensiert. So konnten KOENIGSWALD & GOLENISHEV (1979) zeigen, daß *Clethrionomys*, ein bewurzelter Arvicolidae, nur 5-10% des Zahnmaterials einer wurzellosen Wühlmaus ausbildet und daß ein ständig wachsender, hypsodenter Molar von *Dicrostonyx* 6-7 Wochen braucht um den gesamten Zahn zu erneuern.

		M ¹		M ²		M ³		M ₂		M ₃	
		L	B	L	B	L	B	L	B	L	B
PRADEL (1988)	Min	3,15	1,97	2,52	2,11	2,09	1,86	2,3	1,93	2,51	2,01
	Max	3,41	2,3	2,81	2,38	2,4	2,25	2,91	2,39	3,25	2,49
FAHLBUSCH (1976)	Min	2,85	1,7	2,4	1,98	2,2	1,97	2,3	2,12	1,9	1,75
	Max	3,12	1,95	2,72	2,22	2,85	2,26	2,6	2,35	2,45	2,18
CHALINE (1972)	Min	2,89	1,92	2,17	1,88	1,99	1,77	2,19	1,95	2,5	1,93
	Max	3,22	2,2	2,7	2,35	2,18	1,98	2,74	2,18	2,98	2,26
Ba3/27				2,34	2,06	2,23	1,78				
Ba3/25								2,71	2,09		
Ba3/26								2,6	2,09	2,73	2,02
Ba3/28		3,07	2,07	2,34	2,04	2,27	1,97				
Ba3/29		3,04	1,95								
Ba3/30						2,27	1,78				

Tab. 6: Zahnängen (L) und -breiten (B, in mm) von *Cricetus cricetus* aus der Großen Badlhöhle im Vergleich mit Werten verschiedener Autoren.

Im Laufe der Evolution wird bei einigen Gruppen der Arvicolidae die Wurzelbildung auf ein immer späteres ontogenetisches Stadium verschoben, bis sie schließlich ganz unterbleibt (KOENIGSWALD 1982). Durch die Hypsodontie bleibt der Zahn zeitlebens hoch, sodaß der sich nicht in Funktion befindliche mittlere und untere Teil des Zahnes die Rolle der Wurzel übernimmt (PHILLIPS 1985). Weiters gibt es an der Seitenwand des Zahnes schmelzfreie Stellen ("major points of attachment", OXBERRY 1975), die mit einer dicken Lage zellulären Zements bedeckt sind. Dieser Zement ist mit dem Alveolarknochen durch ein periodontales Ligament verbunden und ist seiner Entstehung nach die Fortsetzung des Wurzelzements (SICHER & BHASKAR 1972, PHILLIPS & OXBERRY 1972). Die schmelzfreien Stellen werden auf der Kaufläche vom Schmelzband

(= der aus Schmelz bestehende Anteil der Occlusalfläche) und an der Seitenfläche von der Linea sinuosa begrenzt (RABEDER 1981). Der Schmelz ("minor points of attachment", OXBERRY 1975) wird von einem dünnen azellulären Zement umgeben, der eine Befestigung von Faserbündeln des periodontalen Ligamentes ermöglicht. In den Synklinalen kann sich auch Schmelz anlagern, der den Zahn stützt (PHILLIPS & OXBERRY 1972, OXBERRY 1975, PHILLIPS 1985). Das ständige, lebenslange Weiterwachsen der Zähne kann als Anpassung an eine faserige und silikathaltige Pflanzennahrung gesehen werden (ROMER 1966, BATZLI 1985). Das zeigen auch Nahrungsspektrenuntersuchungen. Mesodonte Arten (z.B. *Clethrionomys glareolus*) verzehren einen deutlich größeren Anteil an Früchten und Samen als hypsodonte (z.B. *Microtus agrestis*, LARSSON & HANSSON 1977), wobei innerhalb dieser Gruppe Unterschiede aufgrund der Kauflächenkomplexität (Schergröße) herrschen.

Das Schmelzmuster (= räumliche Anordnung der Schmelztypen in der Kaufläche) der Arvicolidenmolaren wurde von KOENIGSWALD (1980) untersucht. Danach werden drei Schmelztypen (= Schmelzbereiche mit einheitlichem Verlauf von Prismen und interprismatischer Substanz) unterschieden. Der Radialschmelz besitzt geradlinig gegen die Zahnaußenseite ansteigende Prismen, die durch die interprismatische Substanz, deren Kristallite senkrecht auf die Prismen stehen, verflochten werden. Der Tangentialschmelz besteht aus parallel zur Kaufläche stehenden Prismen und liegt in der gleichen Ebene wie die Interprismatische Substanz. Der Lamellenschmelz (= uniseriale Hunter-Schreger-Bänder) wird aus Lagen bildenden Prismen, die einen Winkel von 90° einschließen, aufgebaut. Die interprismatische Substanz steht senkrecht darauf und verstärkt die dritte Raumrichtung. Diese Schmelztypen können in unterschiedlicher Zusammensetzung bei einem Zahn auftreten. Zur Untersuchung der Schmelzstruktur wurde die lichtmikroskopische Dünnschliffmethode (RABEDER & SATTLER 1984) angewendet.

Clethrionomys glareolus (SCHREIBER, 1780) -Rötelmaus

Material: Ba3/C1-56, 7 M₁, 5 M₂, 9 M₃, 8 M¹, 15 M², 13 M³, Ba3/32-Mandibelfragment sin. mit M₁, M₂, M₃, Ba3/33-Mandibelfragment dext. mit M₁, M₂, Ba3/34-Mandibelfragment dext. mit M₁, M₂, Ba3/35-Mandibelfragment sin. mit M₁, M₂, Ba3/36-Mandibelfragment sin. mit M₁, M₂, Ba3/37-Mandibelfragment sin. mit M₁, M₂, Ba3/38-Mandibelfragment sin. mit M₁, M₂, Ba3/39-Mandibelfragment sin. mit M₁, M₂, Ba3/40-Mandibelfragment sin. mit M₁, M₂, Ba3/47-Mandibelfragment dext., Ba3/48-Mandibelfragment sin.

In der Occlusalansicht erscheinen die Syn- und Antiklinalen abgerundet. In den Synklinalen befindet sich reichlich Zement. Außer bei juvenilen Individuen sind alle Molaren bewurzelt. Die Linea sinuosa ist hoch evoluiert und besitzt schlitzförmige Hauptsinusbildungen. Aufgrund der Ausbildung von Wurzeln

kommt es zu ontogenetischen Veränderungen der Kaufläche und des Schmelzbandes (PRYCHODKO 1951). Die Antiklinalen sind bei juvenilen Individuen nicht gerundet, die Synklinalen U-förmig äquilateral und das Schmelzband ist schmal. Mit zunehmender Usierung werden die Antiklinalen gerundeter, die Synklinalen provergent (das Maß der Provergenz betrifft die einzelnen Synklinalen unterschiedlich) und das Schmelzband dicker. Nach SIKORSKI & BERNSHTEIN (1984) wird außer bei juvenilen Exemplaren eine auftretende Konfluenz zwischen Triangeln nicht ontogenetisch beeinflusst. Das Schmelzband ist pachyknem (RABEDER 1981).

M₁

Die Anzahl der Syn- und Antiklinalen ist konstant, eine A15 ist nie entwickelt. Die Triangel 1 und 2 sind stets konfluent, T2 und T3 meistens geschlossen. Die buccalen Synklinalen sind provergent, die lingualen äquilateral bis provergent, doch weniger provergent als die buccalen. T4 und T5 sind stets konfluent, doch schwankt die Breite der Dentinverbindung zwischen den Triangeln erheblich. Es gibt Übergänge von sehr breiten (Ba3/C-6 und Ba3/36) bis zu schmalen (Ba3/35 und Ba3/37) intertriangulären Dentinverbindungen (Abb. 15). Diese Kauflächenmuster entsprechen *C. hintonianus* KRETZOI 1958 und *C. acrorhiza* KORMOS 1933, fallen jedoch in den Variationsbereich der rezenten Rötelmaus. Daher ist mit STORCH & FRANZEN & MALEC (1973) übereinzustimmen, daß diese

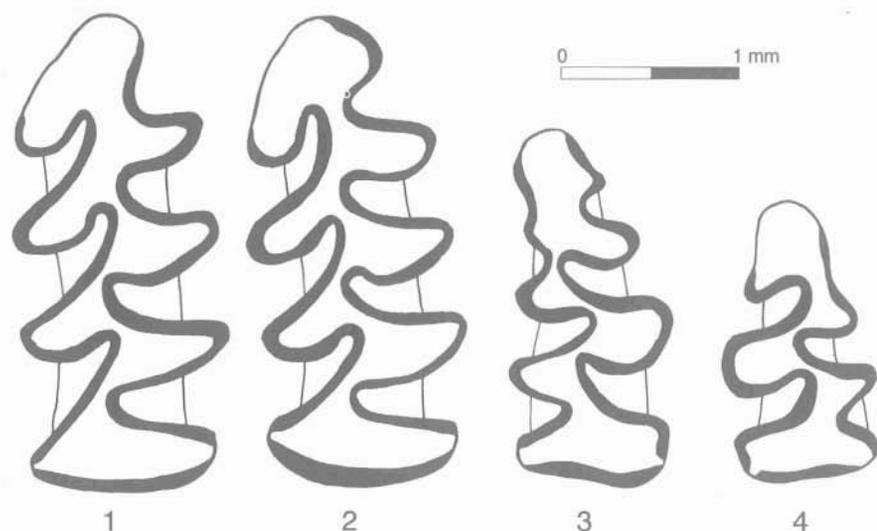


Abb. 15: M₁ (Ba3/C6, Ba3/36) und M³ (Ba3/C51, Ba3/C54) von *Clethrionomys glareolus* aus der Großen Badlhöhle.

Taxa nur Synonyme für *C. glareolus* sind. Diese Autoren beschreiben mit *C. rofucanoides* eine neue Art, die eine verrundet dreieckige Vorderkappe, 5 gleichwertige Dentindreiecke mit Tendenz zur Konfluenz, außer bei T1/T2 und T4/T5, und ein dickes Schmelzband besitzt. Es handelt sich aber um keine zur Graurötelmaus (*C. rofucanus* SUNDEVALL 1846) überleitende Art, sondern um den Zahn einer Rötelmaus. Wie schon oben erwähnt, nimmt die Schmelzbanddicke mit zunehmender Abkautung zu. Die Abbildung des Holotypus bei STORCH & FRANZEN & MALEC (1973) zeigt einen bereits brachyodonten Zahn, daher ist das Schmelzband dick. Die Occlusalfläche stimmt in allen Einzelheiten mit rezenten *C. glareolus* überein (siehe RABEDER 1981, Abb. 154., NAGEL 1992, Abb. 19). RABEDER (1981), CARLS & RABEDER (1988) und NAGEL (1992) stellten eine Zunahme von Morphotypen mit geschlossenen T4/T5 (Morphotyp *glareolus*) im Laufe der Phylogenie der Rötelmaus fest. Somit ist *C. rofucanoides* ein moderner Zahntyp und keine Reliktform (STORCH & FRANZEN & MALEC). Allerdings spiegelt dies nicht die Phylogenie sondern nur einen regionalen Trend wider, wie auch die M_1 aus der Großen Badlhöhle zeigen (vgl. SCHANKER 1981). Rezente Zahnmorphologiebeschreibungen weisen auf eine starke regionale Gliederung dieses Merkmales hin. SIKORSKI & BERNSTEIN (1984) beschreiben bei 65-84% der M_1 von *C. glareolus* im europäischen Teil der ehemaligen Sowjetunion eine Konfluenz der T4/T5 ("Triangles T4 and T5 of M_1 joined").

	Große Badlhöhle			Nixloch			VIRO & NIETHAMMER (1982) rezent		
	Variationsbreite	x	n	Variationsbreite	x	n	Variationsbreite	x	n
M_1	2,3-2,6	2,46	16	2,09-2,76	2,33	35	1,94-2,31	2,2	30
M_2	1,42-1,63	1,54	14	1,31-1,57	1,45	18	1,13-1,5	1,3	30
M_3	1,3-1,48	1,4	10	0,90-1,39	1,27	12	1,31-1,59	1,46	30
M^1	1,98-2,28	2,12	8	1,86-2,19	2,04	29	1,63-2,25	1,97	30
M^2	1,5-1,72	1,59	15	1,30-1,52	1,42	27	1,19-1,5	1,39	30
M^3	1,54-1,98	1,79	12	1,52-1,8	1,66	12	1,31-1,81	1,56	30

Tab. 7: Längenmaße (in mm) der Molaren von *Clethrionomys glareolus* aus der Großen Badlhöhle und aus dem Nixloch in Oberösterreich (NAGEL 1992) im Vergleich mit rezenten Werten (VIRO & NIETHAMMER 1982).

Die Längenmaße der M_1 der Rötelmaus aus der Großen Badlhöhle (Tab. 7) fallen in die rezente Variationsbreite, deren Maximalwert MAZÁK (1962) mit 2,9 mm angibt. Die große Schwankungsbreite der Meßwerte ergibt sich (abgesehen von ökologischen Einflüssen) aus der individuellen ontogenetischen Variabilität. Die Länge des M_1 nimmt im Laufe der Ontogenie zu, nur bei sehr stark abgekauten Zähnen kommt es wieder zu einer Verringerung der Zahnlänge.

Die Hauptsinuide sind schlitzförmig entwickelt. Die Linea sinuosa konnte aber bei keinem Zahn metrisch erfaßt werden, da das Hyposinuid (RABEDER 1981) bereits von der Abkautung erfaßt wird, obwohl keine Wurzeln ausgebildet sind. Die M_1 -Alveole einer Mandibel (Ba3/47) ist dreiwurzellig (vgl. ZIMMERMANN 1937).

M^3

Bei diesem Zahn treten starke ontogenetische Veränderungen auf, wie ZEJDA (1960) anhand von artifizieller Usierung zeigen konnte. Die S14 wird mit zunehmender Abkautung flacher und verschwindet schließlich ganz, wodurch eine einheitliche Hinterkappe entsteht. Dies ist einfach an der lingualen Seitenwand des Zahnes beobachtbar. Durch die Krümmung des M^3 wird die hintere Wurzel früher ausgebildet, weshalb die S14 entsprechend früher geschlossen wird als die S12 und S13. Deshalb ist die S14 von der Occlusalfläche gesehen stets kürzer (um wieviel kürzer ist individuell sehr verschieden), als die übrigen S1. Mit zunehmender Abkautung entsteht aus einer "simplex" eine "komplex Form", doch geschieht dies meist erst bei stark usierten Zähnen mit deutlicher Wurzelbildung. Die buccale Seitenwand kann zusätzliche Elemente aufweisen : Sb3, Ab4, Sb4. Diese Elemente sind ebenfalls ontogenetischen Veränderungen (GRUBER & KAHMANN 1968) unterworfen, die individuell stärker variieren als die der lingualen Zahnwand.

Bei den untersuchten M^3 aus der Großen Badlhöhle ist eine S14 stets vorhanden und die S12 und S13 sind provergent. Eine dritte buccale Synklinale tritt bei allen M^3 auf. Morphologisch interessant sind vor allem zwei Zähne. Ba3/C51 ist stark usiert mit niederer Krone, doch sind die S14 und Sb3, weniger von der Occlusalfläche als von der Seitenwand gesehen, sichtbar. Ba3/C54 besitzt neben der S14 noch eine S15, die zwar flach, doch deutlich erkennbar ist. Buccal sind noch eine zusätzliche Antiklinale (Ab4) und Synklinale (Sb4) vorhanden (Abb. 15).

Arvicola terrestris (L. 1758) - Schermaus

Material: Ba2/10-Mandibularfragment dext. mit M_1 , Ba2/11-Tibia dext., Ba3/41-Mandibularfragment dext. mit M_2 , Ba3/42-Mandibularfragment dext. mit M_1 , M_2 , Ba3/42-Ulna sin., Ba3/43-Femur sin., Ba3/44-Femur sin., Ba3/45-Humerus sin., Ba3/46-Humerus dext., Ba3/A 1-8, $1M_1$, $2M_2$, $1M_3$, $1M^1$, $1M^2$, $2M^3$.

Es handelt sich um eine polymorphe Art (REICHSTEIN 1982), die in der Körpergröße und Form der Kaufläche des M_1 stark variiert. Die Molaren sind wurzellos und größer als bei den europäischen *Microtus*-Arten (Tab. 8). In den Synklinalen wird Zement ausgebildet. Die Ulna und die Femora sind ohne distale, die Tibia und die Humeri ohne proximale Epiphyse erhalten. Die Längen der Humeri (19 bzw. 21 mm) und der Ulna (26 mm) stimmen mit den

Meßwerten von SCHICH (1971) überein. Die Femora sind länger (27 bzw. 29 mm) als der Maximalwert (27 mm), der bei SCHICH angegeben wird, fallen aber in die Variationsbreite (16-29 mm), die JÁNOSSY (1955) für spätpleistozänes Material aus Ungarn angibt. Die Tibia ist mit 31 mm deutlich länger als bei SCHICH (24 - 28 mm).

M ₁	M ₂	M ₃	M ₁	M ₂	M ₃
4,6	2,3	2,3	3,3	2,3	2,6
4,0	2,4				2,6
3,9	2,4				

Tab. 8: Länge der Molaren (in mm) von *Arvicola terrestris* aus der Großen Badlhöhle.

M₁

Die Occlusalfäche besteht aus einem Lp, drei geschlossenen Triangeln und einem unterschiedlich gestalteten Anteroconidkomplex. Die T4 und T5 sind breit konfluent, die S14 und Sb3 liegen auf gleicher Höhe und die S14 und Sb3 schneiden ungefähr gleich tief ein (bei Ba3/42). Dadurch ist das Ac annähernd symmetrisch und die Vorderkappe nimmt eine rundliche Form an (Abb. 16). Es kann auch eine seichte Sb4 ausgebildet sein (bei Ba2/10). Die dadurch auftretende A14 besitzt zwei schmale Kanten. Die S14 ist stark eingebuchtet, wodurch die Vorderkappe (bzw. ihre Syn- und Antiklinalen) lingual stärker entwickelt ist als buccal (Abb. 16). Das Schmelzmuster ist pityknem (RABEDER 1981).

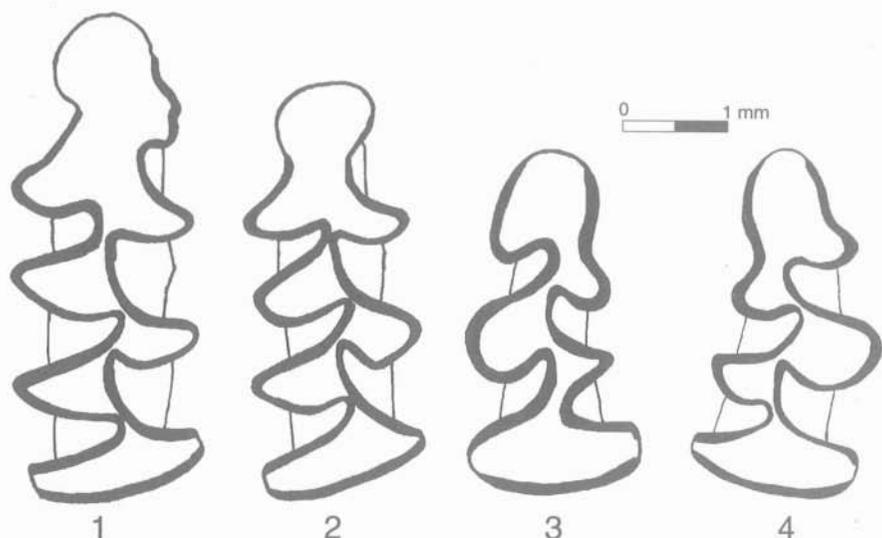


Abb. 16: M₁ (Ba2/10, Ba3/42) und M³ (Ba3/A 7, Ba3/A 8) von *Arvicola terrestris* aus der Großen Badlhöhle.

Neben dem Lobus anterior sind noch zwei Triangel und eine Hinterkappe vorhanden. Die Triangel können konfluent (Ba3/A 7) oder geschlossen (Ba3/A 8) sein. Eine Sb3 kommt bei beiden M³ vor, während eine Sl3, wenn auch seicht, nur bei Ba3/A 8 auftritt (siehe Abb.16).

Diskussion: Aufgrund der Verschiedenheit des M₁ wurden zahlreiche Arten unterschieden (HINTON 1910, 1923, 1926, HELLER 1931/32). Dies betraf sowohl fossiles, als auch rezentes Material. Doch bereits VINGRADOV (1933, nach REICHSTEIN 1963) vereinigte alle rezenten asiatischen und osteuropäischen Formen zu *Arvicola terrestris*, während in Europa erst durch die Arbeiten von MATTHEY (1955, 1956) akzeptiert wurde, daß nur zwei Arten eine taxonomische Gültigkeit haben, *A. terrestris* und *A. sapidus*. Für fossile Formen setzt die Tendenz der Artenreduktion mit KOENIGSWALD (1970, 1972, 1973b) ein. Hier werden alle frühen *Arvicola* Formen zu *A. cantiana* zusammengefaßt und eine "cantiana-terrestris" Gruppe wird als Übergangsform zu *A. terrestris* beschrieben. Diese "Arten" sind durch einen unterschiedlichen Schmelzband-Differenzierungs-Quotienten (SDQ, HEINRICH 1978) charakterisiert. Doch die Arbeiten von KRATOCHVIL (1980, 1981, 1983) und RÖTTGER (1987) zeigten die Unzulässigkeit einer Artunterscheidung durch dieses Merkmal. Somit ist mit KOLFSCHOTEN (1990) übereinzustimmen, daß alle fossilen nordwest- und südosteuropäischen *Arvicola*-Formen zu derselben Art gehören. Fossile asiatische *Arvicola*-Arten (MALEEVA & ELKIN 1986) können als Chronospezies betrachtet werden und haben keine taxonomische Gültigkeit (A.TESAKOV, mündl. Mitteilung). Der Ursprung von *A. sapidus* und die Beziehungen zur Schermaus sind noch unklar. Einige Modelle werden von KOLFSCHOTEN (1993) diskutiert.

Microtus SCHRANK, 1798

Das Schmelzband ist microtoknem bis pityknem (RABEDER 1981). In den Synklinalen ist Zement abgelagert.

Aufgrund paläontologischer, morphologischer und biochemischer Arbeiten der letzten Jahre erfuhrt die Gattung *Microtus* eine ausführliche systematische Revision. CHALINE, BRUNET-LECOMTE & GRAF (1988) weisen aufgrund paläontologischer (CHALINE 1987) und biochemischer (GRAF 1982) Untersuchungen auf die Polyphyly der Untergattung *Pitymys* McMURTRIE, 1831 hin, weshalb *Terricola* FATIO, 1867 der gültige Name für die paläarktische Untergattung ist. Weiters zeigten morphologische (GROMOV & POLYAKV 1992, PIETSCH 1980) und biochemische (GRAF 1982) Befunde die Notwendigkeit einer Ausgliederung der Gattung *Chionomys* MILLER, 1908 aus dem System der Gattung *Microtus* SCHRANK, 1798.

Untergattung *Microtus* SCHRANK, 1798

Die Meßstrecken (Abb. 17) am M_1 wurden nach GUTHRIE (1965), VAN DER MEULEN (1978), MARTIN (1993) und NADACHOWSKI (1984) genommen. In keinem Fall ist eine bimodale Klassenbildung erkennbar, alle metrischen Merkmale zeigen eine unimodale Verteilung (Abb. 18). Durch Anwendung unterschiedlicher numerischer Klassifikationsmethoden (Methode von Ward, Multidimensionale Skalierung, Diskriminanzanalyse) soll nun die Möglichkeit einer Unterteilung der Individuen in diskrete Klassen untersucht werden.

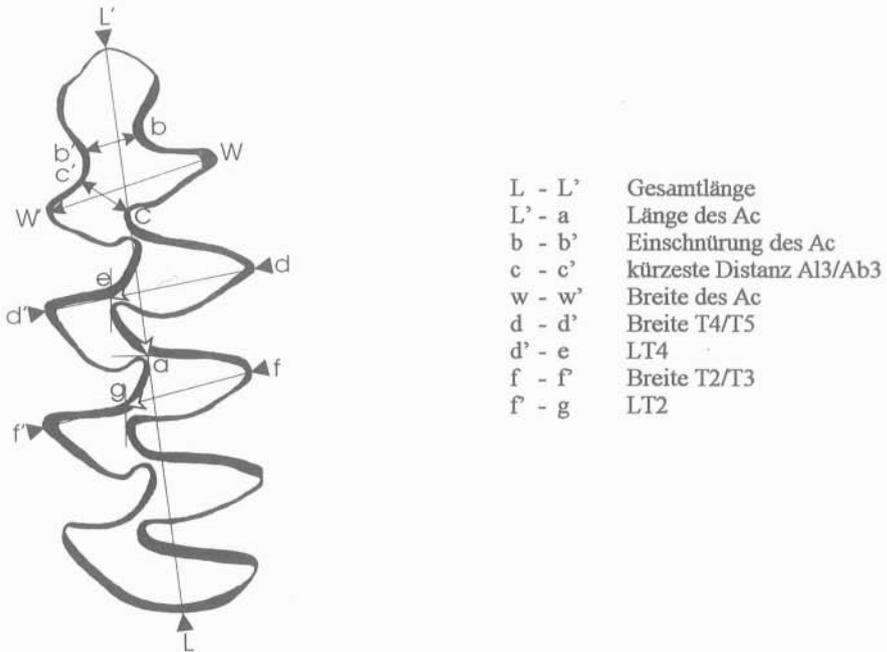


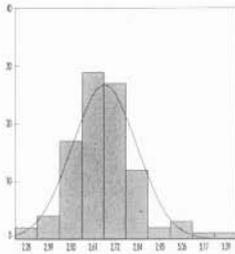
Abb. 17: Meßstrecken am M_1 von *Microtus* (*Microtus*). L-L', L'-a, b-b', c-c' und w-w' nach VAN DER MEULEN (1978), d-d' und f-f' nach GUTHRIE (1965), LT4 nach NADACHOWSKI (1984) und LT2 nach MARTIN (1993).

Bei einer automatischen Standardisierung der Merkmalswerte gehen Informationsvorsprünge verloren. Diese sind in der von einer Normalverteilung abweichenden Häufigkeitsverteilung der Merkmale enthalten. Um diesen Informationsverlust auszugleichen, werden die standardisierten Merkmalswerte durch den zweiten Koeffizienten von HOHENEGGER (1986) gewichtet:

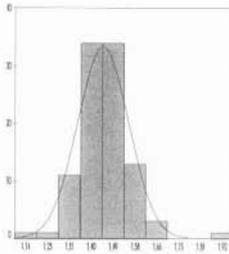
$$W_k^2 = S_k^2 \sum_{j=1}^m p_{jk}/S_{jk}^2$$

Gesamtlänge

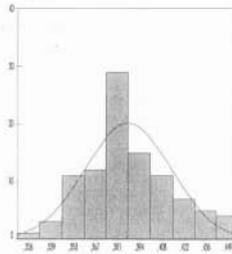
Gewichtungsfaktor = 1,163

**Länge des Ac**

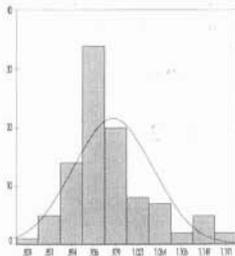
Gewichtungsfaktor = 1,334

**LT4**

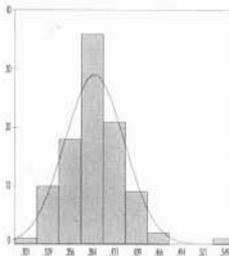
Gewichtungsfaktor = 2,010

**Breite T4/T5**

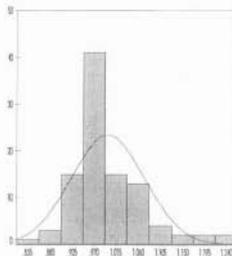
Gewichtungsfaktor = 1,926

**LT2**

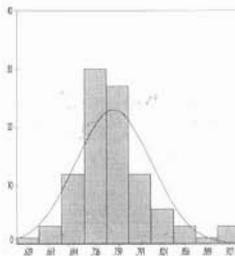
Gewichtungsfaktor = 1,153

**Breite T2/T3**

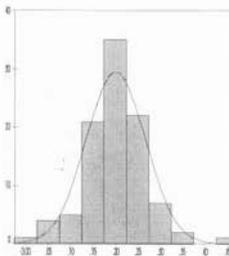
Gewichtungsfaktor = 1,503

**Breite des Ac**

Gewichtungsfaktor = 1,368

**Einschnürung des Ac**

Gewichtungsfaktor = 1,520

**Kürzeste Distanz AI3/Ab3**

Gewichtungsfaktor = 1,441

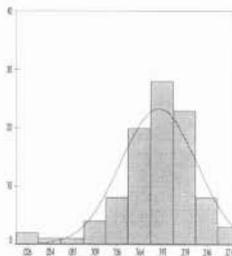


Abb. 18: Univariate Häufigkeitsverteilungen der Merkmale mit Normalverteilungskurve.

W ist der Gewichtungskoeffizient, S^2 die Varianz, k ein Merkmal, j eine Komponente und p ihre relative Häufigkeit. Das Programm WEIGHT_STAND (HOHENEGGER, unpubliziert) wurde verwendet.

Die Methode von Ward (WARD 1963, ORLOCI 1967) ist eine agglomerative Clusteranalyse. Jene Cluster werden schrittweise zusammengefügt, die bei einer Fusion den geringsten Zuwachs an "Informationsverlust" aufzuweisen haben (EVERITT 1993). Informationsverlust im Ward'schen Sinne wird durch den Quadratabstand der Stichproben vom Klassenzentrum definiert (HOHENEGGER 1974). Die multidimensionale Skalierung ist eine Ordinationsmethode und zeigt im Gegensatz zur Clusteranalyse, wo stets Klassen errichtet werden, Beziehungen zwischen multivariaten Individuen in einem niedrigdimensionalen Merkmalsraum. Die Ähnlichkeitsmatrix basiert auf quadrierten Euklidischen Distanzen. Die Methode der nichtmetrischen multidimensionalen Skalierung (SHEPARD 1962, KRUSKAL 1964) wurde verwendet. Der Stress als Güte der Skalierung ist durch die Übereinstimmung der Distanzen im reduzierten Merkmalraum mit den Originaldistanzen (SNEATH & SOKAL 1973) gegeben.

Die Reduktion der Variablen durch multidimensionale Skalierung (Abb. 20) auf zwei Dimensionen (Stress = 0.133) mit Hilfe des Gewichtungskoeffizienten führte zu einem weit besseren Ergebnis als die Anwendung einfacher standardisierter Daten, wo keine Klassenbildung zu erkennen ist (Abb. 19). Eine Differenzierung der gewichteten Daten in zwei Gruppen aufgrund von Inhomogenitäten ist deutlich erkennbar. Diese Klassenbildung wurde durch die Diskriminanzanalyse (Abb. 22) überprüft und zeigt eine deutliche Einteilung der Individuen (=100%) in zwei Klassen (Wilk's Lambda = 0,287, Chi-Quadrat = 114,072, Signifikanz = 0,0000). Die Ward'sche Methode (Abb. 21) ist die Clusteranalyse mit den besten interpretierbaren Ergebnissen, doch werden hier vier Individuen unterschiedlich zur multidimensionalen Skalierung klassifiziert.

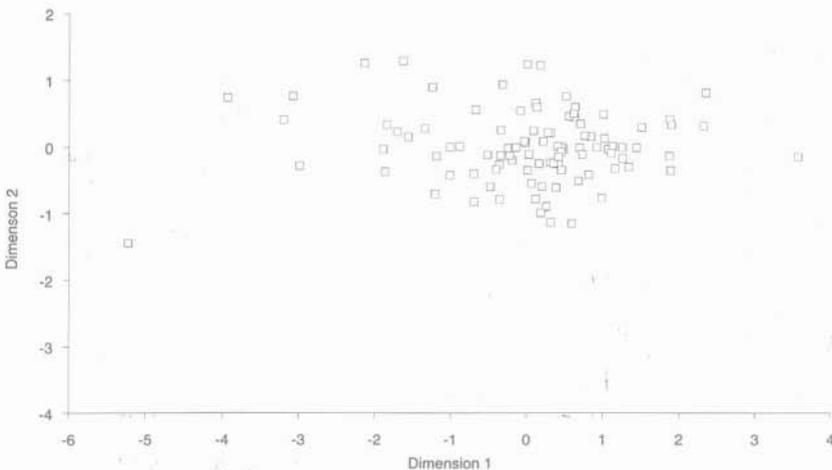


Abb. 19: Zweidimensionale Darstellung von 9 ungewichteten Variablen basierend auf der nicht metrischen multidimensionalen Skalierung.

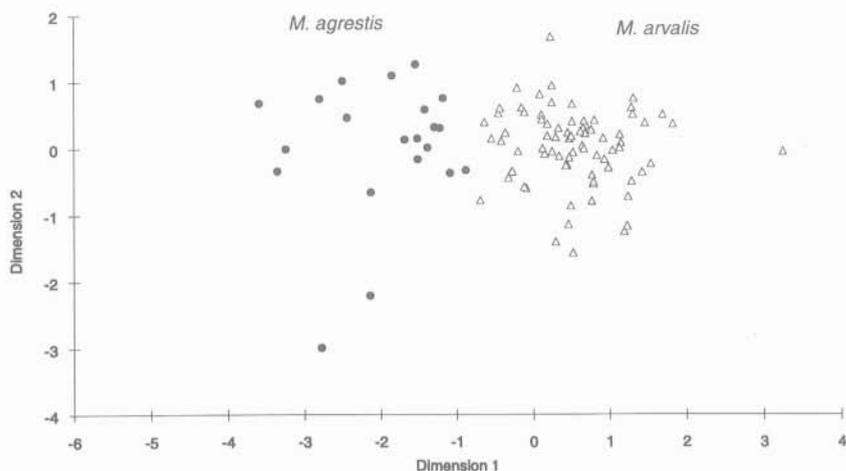


Abb.20: Zweidimensionale Darstellung von 9 gewichteten Variablen basierend auf der nicht metrischen multidimensionalen Skalierung.

Die Gruppierung dieser Phänotypen wird als Auftreten zweier Arten, *M. arvalis* und *M. agrestis*, gewertet, da die Extremwertunterschiede der Meßstrecken (Tab. 9) weder durch Sexualdimorphismus noch durch zyklische Populationsschwankungen erklärt werden können. *M. agrestis* ist bei sympatrischem Vorkommen größer als *M. arvalis* (FEYDIK & RUPRECHT 1971).

<i>Microtus</i>										
	<i>agrestis</i> (n=21)				<i>arvalis</i> (n=77)					
Merkmal	x	s	Min	Max	x	s	Min	Max	F	S (F-T)
Gesamtlänge	2,87	0,174	2,61	3,32	2,61	0,112	2,24	2,85	64,2628	0,0000
Länge des Ac	1,56	0,117	1,37	1,92	1,42	0,075	1,13	1,58	43,8572	0,0000
LT4	0,42	0,018	0,39	0,45	0,38	0,019	0,33	0,42	81,9482	0,0000
Breite T4/T5	1,09	0,068	0,99	1,19	0,94	0,040	0,81	1,03	184,7477	0,0000
LT2	0,42	0,036	0,36	0,56	0,38	0,027	0,30	0,45	38,7296	0,0000
Breite T2/T3	1,11	0,072	1,01	1,25	0,97	0,041	0,83	1,04	138,6814	0,0000
Breite des Ac	0,81	0,066	0,68	0,93	0,74	0,041	0,64	0,89	39,6654	0,0000
Einschnürung des Ac	0,22	0,063	0,09	0,34	0,20	0,067	0,02	0,43	2,4745	0,1225
Distanz Ab3/Al3	0,20	0,060	0,03	0,28	0,18	0,040	0,06	0,28	2,1350	0,0956

Tab. 9: Statistische Parameter der einzelnen Merkmale; x = arithmetisches Mittel, s = Standardabweichung, Min = Minimum, Max = Maximum, F-Test, S=Signifikanz, fett gedruckt bedeutet signifikante Unterschiede.

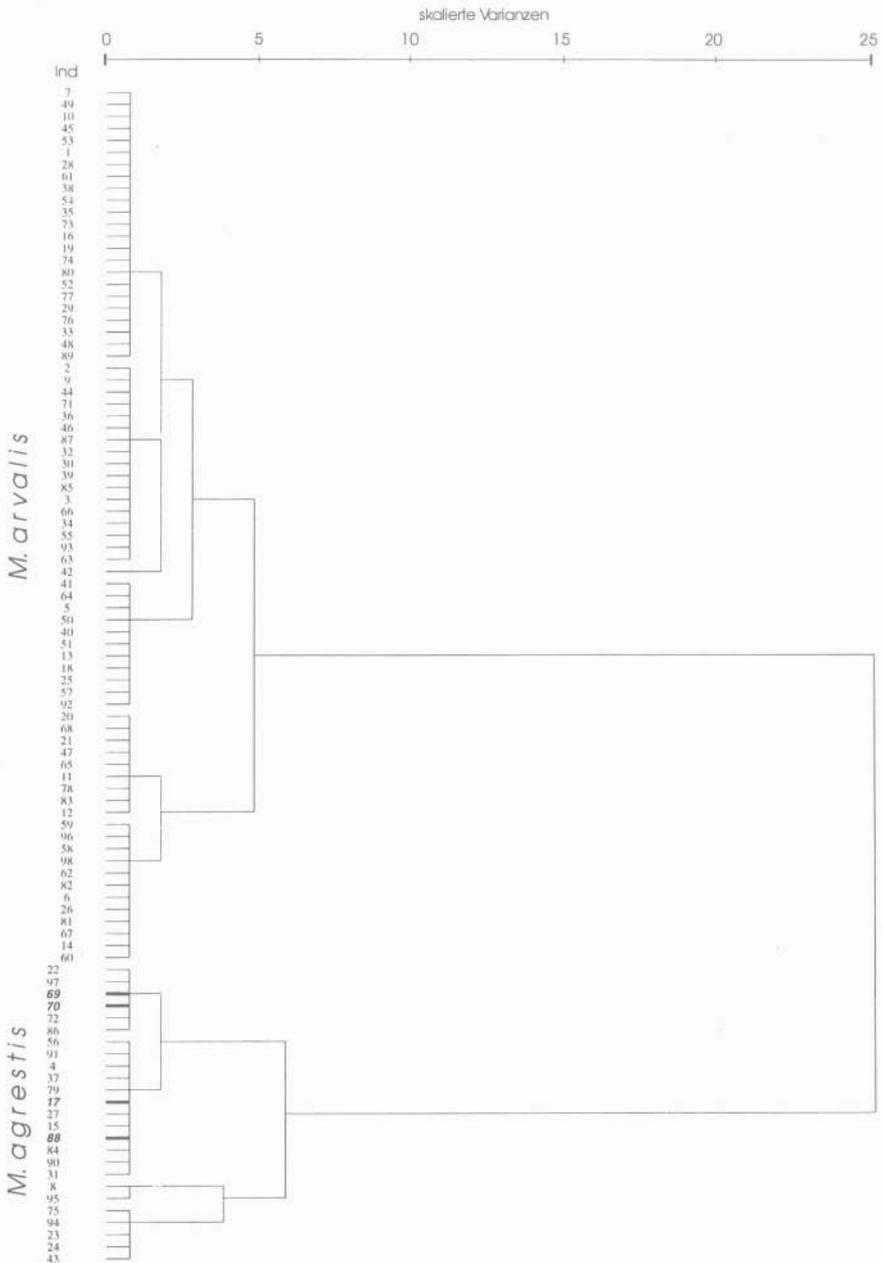


Abb. 21: Dendrogramm nach der WARD'schen Clusteranalyse von 98 Individuen basierend auf 9 gewichteten Variablen. Fett gedruckte Individuen werden von der nichtmetrischen multidimensionalen Skalierung und der Diskriminanzanalyse unterschiedlich klassifiziert.

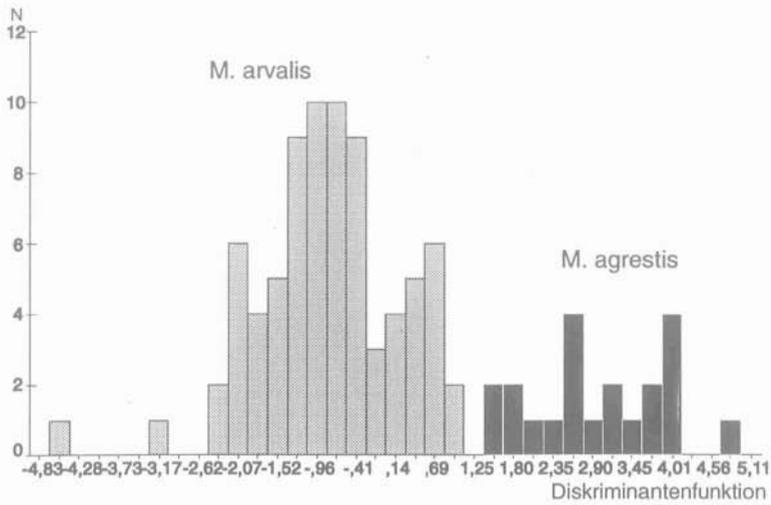


Abb. 22: Histogramm der Diskriminantenfunktion basierend auf 9 Meßwerten.

Microtus (Microtus) arvalis PALLAS, 1779 - Feldmaus

Material: Ba3/M/M₁ 1-3, 5-7, 9-14, 16-21, 25, 26, 28-30, 32-36, 38-42, 44-55, 57-71, 73, 74, 76-78, 80-83, 85, 87-89, 92, 93, 96, 98.

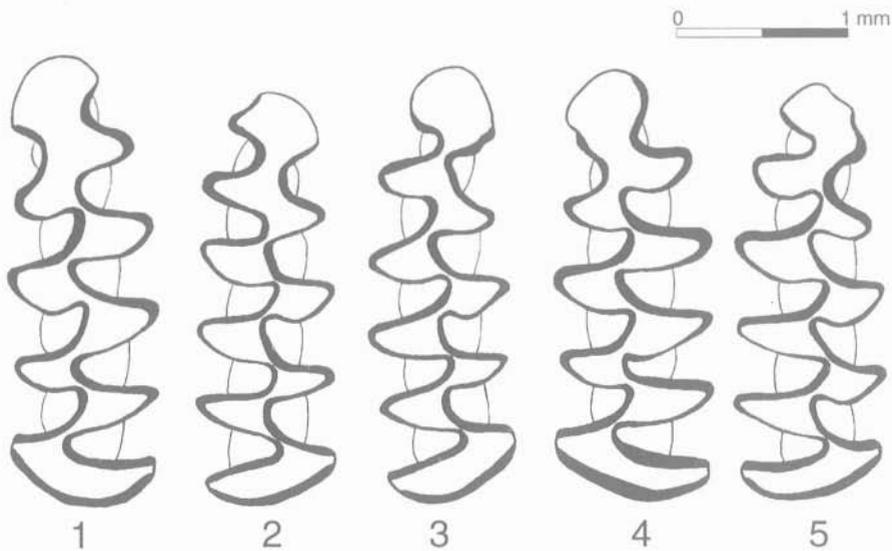


Abb. 23: *M. arvalis* aus der Großen Badlhöhle. M₁-Morphotypen; 1 „arvalis“ (Ba3/M57), 2 „agrestis“ (Ba3/M61), 3 „maskii“ (Ba3/M60), 4 „coronensis“ (Ba3/M59), 5 „extratriangulatus“ (Ba3/M62).

“arvalis” (ar): T5/T6 getrennt, Ab4, A15, Sb4 und S15 stark ausgebildet.

“gregalis”: T5 und T6 getrennt, Ab4 schwach, A15 und S15 gut entwickelt, Sb4 seicht bis fehlend.

“maskii”: T5 und T6 getrennt, T6 und T7 konfluent, Abtrennung eines zweiten Halses am Ac.

“agrestis”(ag): T5 und T6 getrennt, Ab4, A15, Sb4 und S15 stark ausgebildet, A16 vorhanden.

“coronensis”(cor): T5 und T6 getrennt, T6 und T7 schwach konfluent, aber nicht getrennt, Ab4 und A15 stark entwickelt.

“extratriangulatus”(extr): T5/T6/T7 getrennt.

Die Merkmale LT4 (Gewichtungsfaktor = 2,01) und Breite LT4/LT5 (Gewichtungsfaktor = 1,926) enthalten die meiste Information und bestätigen morphologische (CHALINE 1972) und metrische (NADACHOWSKI 1984) Untersuchungen am M_1 . Die Morphotypenfrequenz (Abb. 24) zeigt eine breite Überlappung, die jeweilige “Normalform” (Modalklasse) ist bei jeder Art am häufigsten.

Bei den M_1 , die nicht vollständig metrisch erfassbar waren (n=80), tritt der Morphotyp “gregalis” an zwei Individuen (~1% des Gesamtmaterials) auf. Dieser Morphotyp kommt sowohl bei *M. arvalis* (RÖRIG & BÖRNER 1905, JÁNOSSY & SCHMIDT 1965, 1975) als auch bei *M. agrestis* (RÖRIG & BÖRNER 1905, NADACHOWSKI 1982) in geringer Häufigkeit vor und impliziert nicht das Auftreten von *Microtus gregalis* PALLAS 1779.

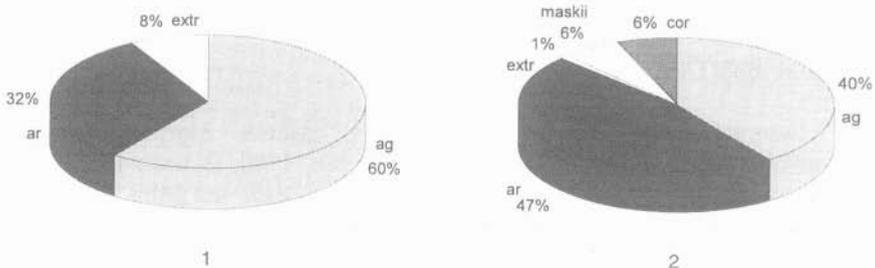


Abb. 24: Morphotypenverteilung der M_1 von *M. agrestis* (1) und *M. arvalis* (2) aus der Großen Badlhöhle.

Microtus (Microtus) agrestis L., 1761 - Erdmaus (Tab. 9)

Material: Ba3/M/M₁ 4, 8, 15, 22-24, 27, 31, 37, 43, 56, 72, 75, 79, 84, 86, 90, 91, 94, 95, 97.

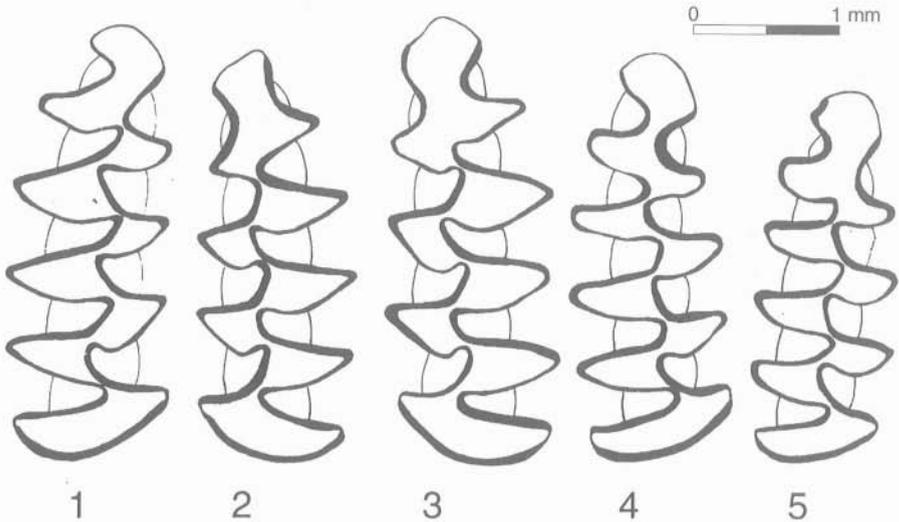


Abb.25: *M. agrestis* aus der Großen Badlhöhle, M₁-Morphotypen; 1 „extratriangulatus“ (Ba3/M95), 2 „arvalis“ (Ba3/M94), 3 „arvalis“ (Ba3/M86), 4 „arvalis“ (Ba3/M 75), 5 „agrestis“ (Ba3/M15).

Untergattung *Terricola* FATIO, 1867

Microtus (Terricola) cf. multiplex (FATIO, 1905) -
Alpen-Kleinwühlmaus

Material: Ba3/T/M₁ 1-14

Die Gesamtmorphologie des M₁ wurde mittels Morphometrie der Occlusaloberfläche erfaßt (BRUNET-LECOMTE 1988, 1990, BRUNET-LECOMTE & NADACHOWSKI 1994). Die Messungen V1-V13 und V15-V22 (Abb. 26) dienen als Grundlage für die kanonische Diskriminanzanalyse, die Variablen 14 und 23 wurden aufgrund der Meßschwierigkeiten bei abgenutzten Zähnen nicht berücksichtigt (BRUNET-LECOMTE & KRSTUFEK 1993). 35 Populationen von *M. (T.) subterraneus* und *M. (T.) multiplex* (BRUNET-LECOMTE pers. Mitteilung) wurden mit den *Terricola*-M₁ aus der Großen Badlhöhle verglichen (insgesamt 619 Individuen). Die Verteilung der Schwerpunkte der Populationen von *M. (T.) subterraneus* und *M. (T.) multiplex* durch die erste Achse der kanonischen

Diskriminanzanalyse (34% totale Varianz zwischen den Klassen) zeigt die deutliche Trennung dieser Arten, die Achsen 1 und 2 (Abb. 27) zeigen 48% totale Varianz zwischen den Klassen. Neben der Gesamtmorphologie des M_1 wurden die totale Länge (V6), die Länge des Anteroconids ((V6-V3)/V6), die Neigung des Pitymys-Rhombus (V4-V3) und der Grad der Abschnürung des Vorderlobus (V20-V18) der einzelnen Populationen verglichen (BRUNET-LECOMTE 1988, 1990, BRUNET-LECOMTE & CHALINE 1991, BRUNET-LECOMTE & VOLOBUEV 1994). Die Variation dieser Merkmale, basierend auf der Diskriminanzanalyse, wurde durch die einfache Varianzanalyse untersucht und durch die Scheffé Methode ergänzt (Tab. 10). Die Gesamtlänge und der Grad der Abschnürung des Vorderlobus der Population der Großen Badlhöhle liegt zwischen der von *M. (T.) subterraneus* und *M. (T.) multiplex*, doch signifikant näher bei *M. (T.) subterraneus*. Die Neigung des Pitymys-Rhombus und die Länge des Anteroconids ist bei allen 3 Gruppen unterschiedlich. Die Analyse der Gesamtmorphologie (Abb. 27) zeigt, daß die Population der großen Badlhöhle nur geringfügig außerhalb des Bereiches von *M. (T.) multiplex* liegt. Somit deuten sich Parallelen zu *M. (T.) grafi* BRUNET-LECOMTE & NADACHOWSKI 1992 an. Ein Auftreten beider Arten (*M. (T.) subterraneus* und *M. (T.) multiplex*) mit geringer Individuenanzahl von *M. (T.) subterraneus* ist aufgrund der Beschreibung der Einzelmerkmale (s. o.) möglich.

Variable	Klasse	N	$x \pm s$	Scheffé Test		
V6	<i>M. (T.) subterraneus</i>	310	248,3 ± 10,1		B	
	<i>M. (T.) multiplex</i>	295	261,8 ± 21,4	A		
	Große Badlhöhle	14	251,0 ± 13,5		B	
LAc	<i>M. (T.) subterraneus</i>	310	0,523 ± 0,013		B	
	<i>M. (T.) multiplex</i>	295	0,514 ± 0,017			C
	Große Badlhöhle	14	0,533 ± 0,012	A		
NPR	<i>M. (T.) subterraneus</i>	310	-0,5 ± 3,7			C
	<i>M. (T.) multiplex</i>	295	2,6 ± 4,5		B	
	Große Badlhöhle	14	9,5 ± 5,0	A		
AVL	<i>M. (T.) subterraneus</i>	310	16,2 ± 6,2		B	
	<i>M. (T.) multiplex</i>	295	21,8 ± 8,3	A		
	Große Badlhöhle	14	17,2 ± 6,55		B	

Tab.10: Beschreibung und Vergleich der Gesamtlänge (V6), der Länge des Anteroconids (LAc), der Neigung des Pitymys-Rhombus (NPR) und des Grades der Abschnürung des Vorderlobus (AVL) von *M. (T.) subterraneus*, *M. (T.) multiplex* und der Population aus der Großen Badlhöhle. Scheffé-Test: gleiche Buchstaben bedeuten keine signifikanten Unterschiede ($p \geq 0,05$) zwischen den Arten.

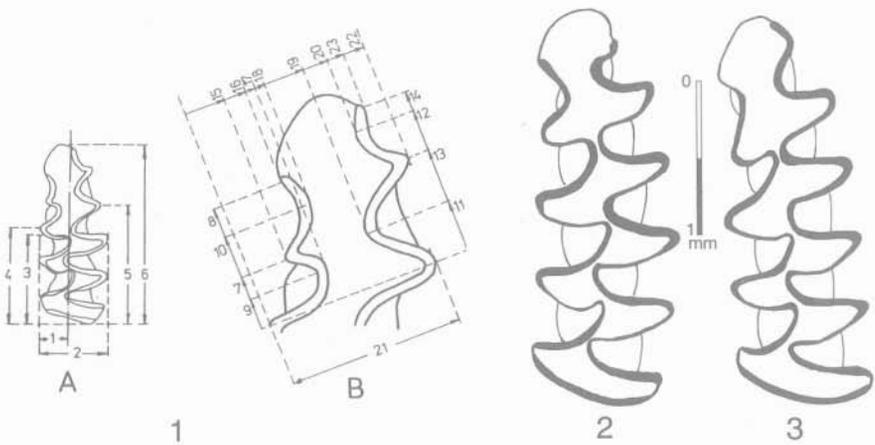


Abb. 26: 1 A,B Meßstrecken von 23 Variablen am M_1 von *Microtus (Terricola)*. 2 und 3 M_1 von *Microtus (Terricola)* cf. *multiplex* (Ba3/T 1, Ba3/T 2) aus der Großen Badlhöhle.

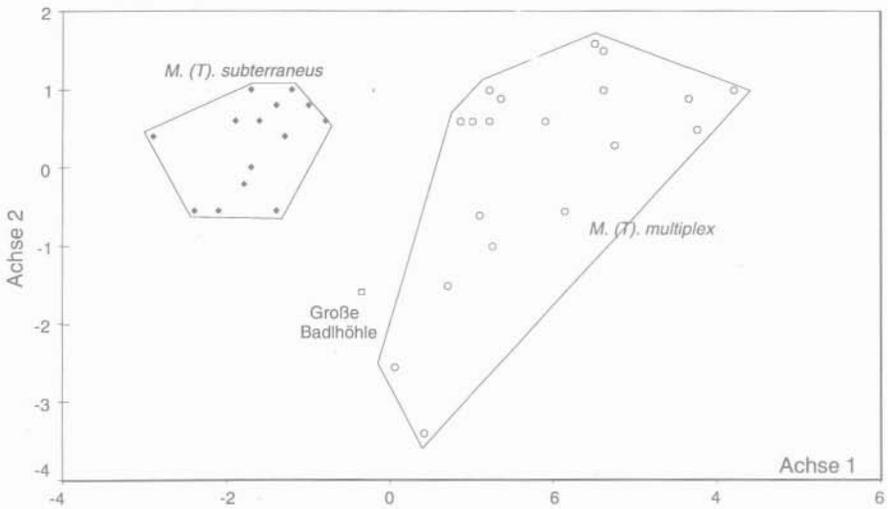


Abb. 27: Kanonische Diskriminantenanalyse verschiedener Populationen von *M. (T.) subterraneus* und *M. (T.) multiplex* im Vergleich mit der Population aus der Großen Badlhöhle.

Chionomys nivalis (MARTINS 1842) - Schneemaus

Material: Ba3/Ch 1 - 61

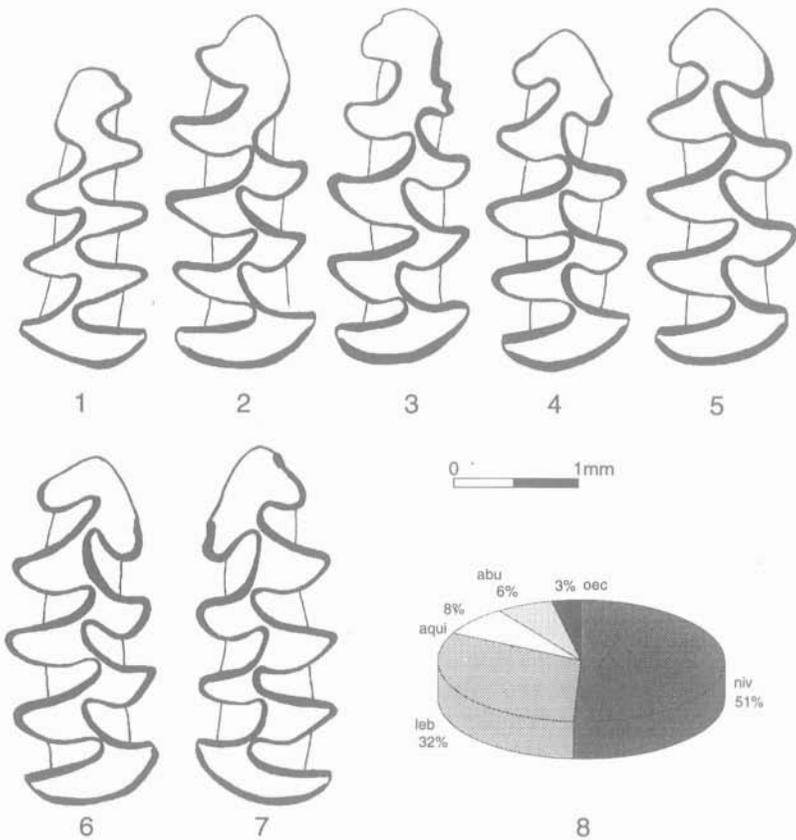


Abb. 28: *Chionomys nivalis* aus der Großen Badlhöhle: M1-Morphotypen: 1 „oconomus“ (Ba3/Ch48), 2 „oconomus“ (Ba3/Ch19), 3 „lebrunii“ (Ba3/Ch42), 4 „lebrunii“ (Ba3/Ch34), 5 „abulescens“ (Ba3/Ch41), 6 „aquitanius“ (Ba3/Ch45), 7 „nivalis“ (Ba3/Ch39) und Morphotypenfrequenz (8).

“oconomus”(oec): T4/T5 getrennt, T5/T6 breit konfluent, Ab4 fehlt oder seicht, S15 stets vorhanden.

“abulescens”(abu): T4/T5 konfluent oder getrennt, Ab4 ausgebildet, A15 schwach entwickelt oder fehlend.

“lebrunii”(leb): T4/T5 getrennt, T5/T6 konfluent, Ab4 und A15 ausgebildet, A14 und S15 schwach entwickelt bis fehlend.

“aquitanius”(aqui): T5/T6 getrennt, Ab4 und A15 ausgebildet, Sb4 und S15 fehlend.

“nivalis”(niv): T4/T5/T6 getrennt, Ab4 und A15 ausgebildet, Sb4 und S15 vorhanden, vordere Kappe kurz, S14 kann sehr stark provergent sein.

Der Morphotyp “nivalis” (51 %) ist am häufigsten, gefolgt von “lebrunii” (31 %, Abb. 28). Die Länge der M_1 liegt zwischen 2,6 und 3,0 mm ($x = 2,84$, $s = 0,10$, $SE = 0,14$) und der A/L Wert zwischen 45,6 und 54,1 ($x = 4,9$, $s = 0,01$, $SE = 0,02$).

Diskussion: Die Frequenz der Morphotypen entspricht der rezenten Subspecies *Ch. n. nivalis* und zeigt starke Anklänge an die Population der Niederen Tauern (NADACHOVSKI 1991). Die geringe Häufigkeit der “oconomus” - Morphe (3,2 %) impliziert nicht das Vorkommen von *Microtus oconomus* (siehe Diskussion bei NADACHOVSKI 1982 über die Schneemaus), da diese Morphe durchaus bei *Ch. nivalis* (ANGERMANN 1974, Tab. 1a, NADACHOVSKI 1991) auftritt. Auch zeigt die Nordische Wühlmaus (*M. oconomus*) eine unterschiedliche Morphotypenfrequenz (RÖRIG 1909, SCHAEFER 1935, EHIK 1953, KRATOCHVIL & ROSICKY 1955, REICHSTEIN 1970, JORGA 1974, ANGERMANN 1984). Aufgrund der Interaktion der Nordischen Wühlmaus und der Schneemaus (CORBET 1966, GUTHRIE 1971 allopatric complementary) kommen diese beiden Arten nicht sympatrisch vor (GAUSE 1934, 1935, Ausschlußprinzip).

Zapodidae

Sicista GRAY, 1827

Sicista betulina (PALLAS, 1778) - Waldbirkenmaus

Material: Ba3/Sic1-Mandibularfragment dext. mit M_1 , Ba3/Sic2-Maxillarfragment sin. mit M^1 , M^2 , Alveolen des M^3 , Ba3/Sic3-Maxillarfragment mit M^1 , M^2 , Ba3/Sic4- M^2 sin, Ba3/Sic5- M_1 dext., Ba3/Sic5-Mandibularfragment dext. mit M_1 , M_2 , M_3 , Ba3/Sic6-Mandibularfragment dext. mit M_1 , M_3 , Ba3/Sic7-Mandibularfragment dext. mit M_1 (beschädigt).

Die Mandibularfragmente weisen das für *Sicista* typische Foramen (PUCEK 1982) auf. Die Occlusalflächen der Molaren sind im Vergleich zu *Sicista subtilis* komplexer. Es gehen zusätzliche Sporne von den Haupthöckern aus und die lingualen Höcker werden durch Grate verbunden. Die Dimensionen (Tab. 11) stimmen mit fossilem und rezemtem Material (KOWALSKI 1979) überein.

M ₁		M ₂		M ₃		M ¹		M ²	
Länge	Breite								
1,13	0,82					0,90	0,96	0,98	0,91
1,08	0,82					1,01	0,97	1,00	0,91
1,01	0,78			0,72	0,67			1,01	0,89
1,06	0,79	1,15	0,82	0,77	0,72				

Tab. 11: Dimensionen (in mm) der Molaren von *Sicista betulina* aus der Großen Badlhöhle.

Muridae

Apodemus sp. KAUP, 1829

Material: Ba3/Ap1-M₁dext., Ba3/Ap2-M₁dext., Ba3/Ap3-Mandibularfragment mit M₁, Ba3/Ap4-Maxillarfragment mit M¹, M².

Die M₁ sind zweiwurzelig. Ba3/Ap2 weist labial einen zusätzlichen Cingulumgrat auf, der das Endoconid (nach VANDEBROEK 1960/1961) fast auf seiner gesamten Länge begleitet. Dieser M₁ ist deutlich länger (1,94 mm) als die beiden anderen (1,56, 1,62 mm), die disto-buccal des Endoconids einen kleinen Cingulumhöcker besitzen. M¹ (Länge = 2,02 mm) und M² (L = 1,34 mm) haben kein t₁₂ (nach TVRTKOVIC 1976).

Alle Zähne liegen in der Variationsbreite von *A. flavicolis*, doch überlappen sich die Variationsbreiten von *A. flavicolis* und *A. sylvaticus* stark (vgl. JÁNOSSY 1964), sodaß aufgrund der Länge nur ein M₁ (Ba3/Ap2) eindeutig als *A. flavicolis* bestimmt werden könnte. Dieser Zahn zeigt jedoch ein komplexes (s.o.) Kaumuster, das an *A. mystacinus* erinnert. *A. mystacinus* ist jedoch größer (NIETHAMMER 1978). Es ist zu überprüfen, ob es sich bei *A. krkensis* MIRIC 1968, die kleiner als *A. mystacinus* ist, um eine eigene Art oder um eine Inselform der Felsenmaus, was eine große Variationsbreite der Molarenlänge anzeigen würde, handelt. Die Zahnvariation verschiedener *Apodemus*-Arten zeigt somit beträchtliche quantitative und qualitative Überschneidungen, sodaß aufgrund der geringen Individuenzahl keine artliche Zuordnung möglich ist.

7. Taphonomie

Die Proben wurden geschlämmt (0,5 mm), getrocknet und unter dem Binokular ausgesucht. Zur Darstellung der Skelettelementverteilung werden in der Literatur verschiedene Termini verwendet. Ein Fragment (VOORHIES 1969, = "specimen" GRAYSON 1984 und BADGLEY 1986) ist ein Zahn oder ein Knochen oder ein Teil davon, während ein Skelettelement (GRAYSON 1984 und BADGLEY 1986, = "elements or bones" VOORHIES 1969) ein einzelner, vollständiger Zahn oder Knochen eines Tierskelettes ist. Bei der prozentuellen Häufigkeitsverteilung der Skeletteile (hier Skelettelemente und/oder Fragmente) wird von verschiedenen Autoren (z.B. KORTH 1979, DODSON & WEXLAR 1979) die verschiedene Anzahl der Skelettelemente pro Individuum im Gegensatz zu ANDREWS (1990) nicht berücksichtigt. ANDREWS (1990) wiederum beschreibt nicht, ob er von Fragmenten oder Skelettelementen spricht. Bei der vorliegenden Untersuchung werden die oben ausgeführten Erläuterungen berücksichtigt. Skeletteile, die nicht von Kleinsäugetern stammten (z.B. Fischwirbel, etc., MNI = 23) wurden getrennt.

Die Kalkulation der relativen Frequenzen von Skeletteilen erfolgte durch die Formel von ANDREWS (1990):

$$R_i = N_i / (MNI \cdot e_i)$$

wobei R_i die prozentuelle Häufigkeit des Skelettelementes i , N_i die beobachtete Häufigkeit des Elementes i , MNI die Mindestanzahl der Individuen basierend auf der MNE (Mindestanzahl der Skelettelemente) und e_i die Häufigkeit des Skelettelementes i in einem einzigen Individuum ist. Die Fragmentierung der Skelettelemente wird durch die Formel (LYMAN 1994)

$$(Nisp - eG) / (MNE - eG)$$

berechnet. Durch die Entfernung der ganzen Skelettelemente wird eine Herabsetzung der NISP/MNE-Verhältnisse verhindert (LYMAN 1994). Mittels dieser Formel werden die Fraktionierungskoeffizienten der Mandibulae (1,75), Humeri (1,57), Radii (1,6), Femora (1,69) und Tibiae (2,6) bestimmt. Scapulae und Ulnae werden nicht einbezogen, da die distalen Fragmente dieser Skelettelemente schwer zuordbar sind und dadurch die NISP-Werte künstlich gedrückt werden. ANDREWS (1990) unterscheidet fünf Verdauungsgrade an den Molaren und Incisiven. Die untersuchten Incisiven fallen in die erste Kategorie (10%), während die Molaren zwischen der zweiten und dritten Kategorie (15%) liegen. Die hohe Korrosionsrate der Molaren betrifft die Arvicoliden, speziell die Gattung *Microtus*, während die Zähne der restlichen Taxa geringe Korrosionsspuren zeigen. Rund ein Viertel der korrodierten Molaren zeigen starke Korrosionsspuren. Der Zement ist teilweise, der Schmelz an den Antiklinalen der ganzen Länge nach gelöst, teilweise sogar das darunterliegende Dentin. Der Zahn hat einen rundlichen Umriß. 9% der Femoraköpfe zeigen Korrosionsspuren.

Aufgrund der Erhaltung und der relativen Häufigkeit (Tab. 12) der Skelettelemente (vgl. DODSON & WEXLAR 1979, ANDREWS 1990) kann geschlossen werden, daß der größte Teil der Knochenansammlung von Eulengewöllen stammt. Gebrochene Skeletteile zeigen zu einem geringen Prozentsatz die Andeutung von Kantenrundung. Skelettelemente, die ein deutlich unterschiedliches Transportverhalten (DODSON & WEXLAR 1979) zeigen, sind proportional gut vertreten (Tab. 12). Daher ist ein aquatischer Transport nicht wahrscheinlich. Die Fragmentierungswerte sind für Eulengewölle zu hoch (vgl. LYMAN 1994), sodaß eine postdepositionale Beeinflussung (z.B. Zertretung) anzunehmen ist. Die Häufigkeit und Stärke der Molarenkorrosion stehen im Widerspruch zu jener der Incisiven und zur Erhaltung des restlichen Materials, was auf Einbringung von Skelettstücken durch andere Prädatoren hindeutet (vgl. MLÍKOVSKÝ, in Vorbereitung). Canidae z. B. (ANDREWS & EVANS 1983) verdauen einen Großteil der Incisiven und die Fragmentierung der Knochen ist sehr stark, wodurch sie in der Nisp verschwinden. Durch die postdepositionale Fragmentierung wird die Feststellung des Hauptlieferanten der Knochenansammlung erschwert. Aufgrund der Incisivenkorrosion ist die Sumpfohreule, die durch Fossilmaterial belegt ist, als Akkumulator nicht auszuschließen. Daneben kommen noch die Schneule und die Schleiereule in Frage (vgl. ANDREWS 1990).

	Nisp	MNE	MNI	gE	%Nisp	%MNE	R _i	R _i	D
Mandibulae	592	365	183	63	6,9	5,0	151,0	93,1	57,9
Crania	454	112	112	0	5,3	1,5	231,6	57,1	174,5
Molares	1572	1505	126	1505	18,4	20,8	66,8	63,9	2,9
Femura	499	391	196	235	5,8	5,4	127,3	99,7	27,5
Tibiae	655	307	154	90	7,6	4,2	167,1	78,3	88,8
Pelvices	378	324	162	0	4,4	4,5	96,4	82,6	13,8
Calcanei	192	192	96	192	2,2	2,7	49	49	0
Astragali	92	92	46	92	1,1	1,3	23,5	23,5	0
Humeri	487	388	194	221	5,7	5,4	124,2	99	25,2
Radii	264	203	102	102	3,1	2,8	67,3	51,8	15,5
Ulnae	364	361	182	149	4,3	5	92,9	92,1	0,8
Scapulae	264	264	162	0	3,1	3,7	67,3	67,3	0
Costae	280	280	12	189	3,3	3,9	6,2	5,9	0,3
Vertebrae	1605	1524	35	1327	18,8	21,1	15,2	14,4	0,8
Metapodia	685	685	35	533	8	9,5	17,5	17,5	0
Phalanges	245	245	5	211	2,9	3,4	2,2	2,2	0
Gesamt	8493	7164	196	4909	100	100			

Tab. 12. Skeletteile von Kleinsäufern und ihre absoluten und relativen Frequenzen. MNI, MNE, Nisp, gE (ganze Skelettelemente), %Nisp (prozentuelle Häufigkeit der einzelnen Fragmente), %MNE (prozentuelle Häufigkeit der einzelnen Skelettelemente), R_i, R'_i (=R_i/Nisp, basiert aber auf Nisp), D (=R'_i-R_i). Erläuterungen im Text.

8. Palökologie

Durch die taphonomischen Daten sind folgende Punkte bei der Rekonstruktion der Palökologie zu berücksichtigen:

1. Eulengewölle zeigen den Geschmack (ANDREWS 1990) und die vorhandenen Möglichkeiten (Jagdstrategie, Jagdzeiten, zyklische Populationsschwankungen der Beute und jahreszeitlich bedingte Unterschiede der Beutearten usw., KOWALSKI 1990, cum lit.) des Tieres und nicht tatsächliche quantitative Faunenzusammensetzungen (MAYHEW 1977). So sind diurnale, arboreale, fossoriale und sehr kleine Arten in den Gewöllen unterrepräsentiert (JAKSIC & MARTI 1984).
2. Unterschiedliche Eulenarten haben unterschiedliche Reviergrößen (WEBSTER 1973, SOUTHERN in KOWALSKI 1990). Bei größerer Reichweite können mehr und unterschiedliche Biotope bejagt werden, wodurch es ohne klimatische Veränderung zu einer anderen Artenzusammensetzung in den Gewöllen kommen kann.
3. Bei Berücksichtigung der ersten zwei Punkte sind bedingte Aussagen über die qualitative Faunenzusammensetzung und über klimatische Änderungen im Laufe der Zeit möglich (MAYHEW 1977, KOWALSKI 1990).

Sorex araneus, *Talpa europaea*, *Mustela nivalis*, *M. erminea*, *Microtus arvalis*, *M. agrestis*, *Arvicola terrestris* und *Clethrionomys glareolus* kommen rezent im Umkreis der Großen Badlhöhle vor (WETTSTEIN-WETTERSHEIMB 1965). Die nächsten bekannten rezenten Fundpunkte von *Sicista betulina* liegen rund 40 km westlich der Höhle (HABLE & SPITZENBERGER 1989). *Sorex minutissimus* kommt von Finnland über die Nordmongolei bis nach Japan (JUDIN 1989), *Ochotona pusilla* von der Trans-Wolga-Steppe bis zum 85. Längengrad (OGNEV 1966) vor. Von *Sorex minutus* gibt es Fundangaben aus Graz (HUTTERER 1990), wobei zu überprüfen ist, ob es sich um ein durchgehendes Verbreitungsareal (N-S) handelt. *Cricetus cricetus*, *Lepus timidus* (WETTSTEIN-WETTERSHEIMB 1965), *Microtus (Terricola) multiplex* (KRAPP 1982) und *Chionomys nivalis* (NADACHOWSKI 1991) treten rezent nicht in der Umgebung der Höhle auf.

Ochotona pusilla fehlt in Waldgebieten (OGNEV 1966), ebenso wie *Chionomys nivalis* (KRYSTUFEK & KOVACIC 1989). Die Schneemaus ist troglophil und verträgt deshalb keine geschlossenen Vegetationsdecken. Ebenso bevorzugen Hamster und Feldmäuse eine offene Vegetation. Rezent ist das Gebiet um die Höhle bis auf Kulturflächen bewaldet. Um das Vorhandensein einer offenen Vegetation (vgl. auch FRANK 1993) zu erklären, ist eine höhere Aridität zu fordern. Durch die erhöhte Aridität käme es zu einer auffälligeren ökologischen Diversität, wobei an Flüssen (Mur, Abb. 1) und topographisch begünstigten

Stellen (z.B. feuchtere Nordhänge) durchaus Baumbewuchs möglich wäre. Dies würde auch das Vorkommen von feuchtigkeitsbevorzugenden (*Neomys fodiens*, *Sicista betulina*) und "Wald" - Arten (z.B. *Clethrionomys glareolus*) erklären. Das mittelsteirische Karstgebiet würde unter diesen Klimaverhältnissen optimale Voraussetzungen für ein Vorkommen der Schneemaus bieten. Die Temperatur kann nur als grober Richtwert dienen und dementsprechend schwierig ist es eine Beziehung zwischen Tierverbreitung und Temperatur herzustellen (REMMERT 1992). Alle diese Ergebnisse zeigen jungpleistozäne Biozönosen ohne jegliches rezentes Äquivalent (POPLIN 1979), was auf das Vorhandensein eines einmaligen Ökosystems hinweist: die "Mammutsteppe" sensu GUTHRIE (1990a, 1990b, cum. lit.). Vor rund 10000 Jahren (ZAHN 1994, McCAVE et al. 1995, Greenland Ice-core Project (GRIP) Members 1993, STAUFER 1993) kam es durch klimatische Veränderungen zur Zerstörung dieses Ökosystems und zur Herausbildung der heutigen Verhältnisse.

Danksagung

Für die wissenschaftliche Unterstützung gilt mein Dank folgenden Herren: Univ.-Prof.Dr.Walter Gräf (Graz), Univ.-Prof.Dr.Gernot Rabeder (Wien), Norbert Frotzler (Wien), Dr.Patrick Brunet-Lecomte (Dijon), Prof.Dr.A.Hohenegger (Wien), Dr.A.Tesakow (Moskau), Dr.F.A.Fladerer (Wien). Das untersuchte Material wird an der Abteilung für Geologie und Paläontologie des Landesmuseums Joanneum aufbewahrt.

Diese Arbeit wurde im Rahmen des Projektes P 8246-GEO „Höhlensedimente im Grazer Bergland“ des Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung durchgeführt.

9. Literaturverzeichnis

- ANDREWS, P., 1990: Owls, caves and fossils. -231 S., Chicago (University of Chicago Press).
- ANDREWS, P. & NESBIT EVANS, E.M., 1983: Small mammal bone accumulations produced by mammalian carnivores. - Paleobiology, 9(3):289-307.
- ANGERMANN, R., 1974: Die Zahnvariabilität bei Microtinen im Lichte von Vavilov's "Gesetz der homologen Serien". - Symp. Theriol, II, 1971, 61-73, Praha.
- ANGERMANN, R., 1984: Intraspezifische Variabilität der Molarenmuster bei der Nordischen Wühlmaus (*Microtus oeconomus* (Pallas, 1776)). - Zool. Abh., 39:115-136.
- BADGLEY, C., 1986: Counting individuals in mammalian fossil assemblages from fluvial environments. - Palaios, 1:328-338.

- BATZLI, G.O., 1985: Nutrition. - In: TAMARIN, R.T. (ed.): Biology of New World *Microtus*. - Special Publications No. 8:779-811.(The American Society of Mammalogists).
- BERGSTRÖM, U., 1967: Mindre Dvärgnäbbmusen (*Sorex minutissimus*) ny art för Sverige. - Fauna Flora, 62:279 - 287.
- BLASIUS, J.H., 1857: Naturgeschichte der Säugetiere Deutschlands. - Braunschweig.
- BOCK, H., 1913: Charakter des mittelsteirischen Karstes. - Mitt.f.Höhlenkunde, 6(4):5-19, Graz.
- BRUNET-LECOMTE, P., 1988: Les campagnols souterrains (Terricola, Arvicolidae, Rodentia) actuels et fossils d'Europe occidentale. Ph. D. thesis, Université de Bourgogne. -:1-146.
- BRUNET-LECOMTE, P., 1990: Evolution morphologique de la première molaire inférieure des campagnols souterrains d'Europe (Arvicolidae, Rodentia). - Z. Säugetierk., 55:371-382.
- BRUNET-LECOMTE, P. & CHALINE, J., 1991: Morphological evolution and phylogenetic relationships of the European ground voles (Arvicolidae, Rodentia). - Lethaia, 24:45-53, Oslo.
- BRUNET-LECOMTE, P. & KRYSSTUFEEK, B., 1993: Evolutionary divergence of *Microtus lichtensteini* (Rodentia, Arvicolidae) based on the first lower molar. - Acta Ther., 38(3):297-304.
- BRUNET-LECOMTE, P. & NADACHOWSKI, A., 1992: *Microtus (Terricola) grafi* nov. sp. du Pléistocène de Bacho Kiro (Bulgarie). - Geobios, 25(4):505-509.
- BRUNET-LECOMTE, P. & NADACHOWSKI, A., 1994: Comparative analysis of the characters of the first lower molar in *Microtus (Terricola) thomasi* (Rodentia, Arvicolidae). - Acta zool. cracov., 37(1):157-162, Kraków.
- BRUNET-LECOMTE, P. & VOLOBOUEV, V., 1994: Comparative morphometry and cytogenesis of *Microtus (Terricola) multiplex* (Arvicolidae, Rodentia) of the western French Alps. - Z. Säugetierk., 59:116-125.
- BRUNNER, G., 1953: Das Abri "Wasserstein" bei Betzenstein (Ofr). - Geol. Bl. NO-Bayern, 3(3):94-104, Erlangen.
- BÜHLER, P., 1964: Zur Gattungs- und Artbestimmung von Neomys-Schädeln - Gleichzeitig eine Einführung in die Methodik der optimalen Trennung zweier systematischer Einheiten mit Hilfe mehrerer Merkmale. - Z.Säugetierk., 29:65-93.
- CARLETON, M.D. & MUSSER, G.G., 1984: Muroid rodents. - In: ANDERSON, S. & JONES K.J, Jr (ed.). Orders and Families of Recent Mammals of the World. -:237-288, New York (Wiley).
- CARROLL, R. L., 1988: Vertebrate Paleontology and Evolution. - 698 S., New York (W.H. Freeman & Company).
- CHALINE, J., 1972: Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France. - Cah. Paléont.:1-410, Paris.
- CHALINE, J., 1987: Arvicolid Data (Arvicolidae, Rodentia) and Evolutionary Concepts. - Evolutionary biol. 21:237-310.
- CHALINE, J., 1990: Paleontology of Vertebrates. - 186 S., Berlin Heidelberg (Springer-Verlag).

- CHALINE, J., BRUNET-LECOMTE, P. & GRAF, J.D., 1988: Validation de *Terricola Fatio*, 1867 pour les Campagnols souterrains (Arvicolidae, Rodentia) paléarctiques actuels et fossiles. - C. R. Acad. Sci. Paris, 306(Série III):475-478.
- CHALINE, J., MEIN, P. & PETTER, F., 1977: Les grandes lignes d'une classification évolutive des Muroidea. - *Mammalia*, 41:245-252.
- CORBET, G.B., 1966: The terrestrial mammals of western Europe. - 264 S., London (G. T. Foulis)
- DANNELID, E., 1989: Medial tines on the upper incisors and other dental features used as identification characters in European shrews of the genus *Sorex* (Mammalia, Soricidae). - *Z. Säugetierk.*, 54:205-214.
- DANNELID, E., 1990: Principal component and PLS discriminant analysis applied on skulls of European shrews of the genus *Sorex* (Mammalia, Soricidae). - *Bonn. zool. Beitr.*, 41(2):141-156, Bonn.
- DAWSON, M.R. & KRISHTALKA L., 1984: Fossil History of the Families of recent Mammals. - In: ANDERSON, S. & JONES K.J., Jr. (ed.): *Orders and Families of Recent Mammals of the World.*, 11-58, New York (Wiley).
- DODSON, P. & WEXLAR, D., 1979: Taphonomic investigations of owl pellets. - *Paleobiology*, 5:275-284.
- DÖTSCH, C., 1982: Der Kauapparat der Soricidae (Mammalia, Insectivora). Funktionsmorphologische Untersuchungen zur Kaufunktion bei Spitzmäusen der Gattungen *Sorex* Linnaeus, *Neomys* Kaupp und *Crociodura* Wagler. - *Zool. Jb. Anat.*, 108:412-484.
- DÖTSCH, C., 1983: Das Kiefergelenk der Soricidae (Mammalia, Insectivora). - *Z. Säugetierk.*, 48:65-77.
- DÖTSCH, C. & KOENIGSWALD, W. von, 1978: Zur Rotfärbung von Soricidenzähnen. - *Z. Säugetierk.* 43:65-70.
- EHIK, J., 1953: Ergänzende Angaben zur Kenntnis der Nordischen Wühlmaus, *Microtus ratticeps mehelyi* EHIK, 1928, in Ungarn. - *Säugetierkd. Mitt.*, 1:28-29.
- EVERITT, B.S., 1993: *Cluster Analysis*. - 170 S., New York (John Wiley & Sons Inc.).
- FAHLBUSCH, V., 1976: *Cricetus major* WOLDRICH (Mammalia, Rodentia) aus der mittelpleistozänen Spaltenfüllung Petersbuch 1. - *Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol.*, 16:71-81, München.
- FEDYK, A. & RUPRECHT L., 1971: Taxonomic value of M_1 measurements in *Microtus agrestis* (LINNAEUS, 1761) and *Microtus arvalis* (PALLAS, 1779). - *Acta Theriol.*, 16(19-25):403-407.
- FLADERER, F.A., 1984: Das Vordergliedmaßenskelett von *Hypolagus beremendensis* und *Lepus* sp. (Lagomorpha, Mammalia) aus dem Altpleistozän von Deutsch-Altenburg (Niederösterreich). - *Beitr. Paläont. Österr.*, 11:71-148, Wien.
- FLADERER, F.A., 1987: Beitrag zur Entwicklung von *Hypolagus* und *Lepus* (Lagomorpha, Mammalia) im Pliopleistozän von Mitteleuropa. - *Sitzber. Österr. Akad. Wiss., Mathem.-naturw. Kl., Abt. 1*, 196(4):123 - 138, Wien.

- FLADERER, F.A., 1992: Neue Funde von Steppenhasen (*Ochotona pusilla* PALLAS) und Schneehasen (*Lepus timidus* L.) im Spätglazial der Ostalpen. - Mitt. Komm. Quartärforsch., 8:189-209, Wien.
- FLADERER, F.A., 1993: Neue Daten von jung- und mittelpleistozänen Höhlensedimenten im Raum Peggau-Deutschfeistritz, Steiermark. - Fundber. aus Österr., 31:369-374, Wien.
- FLÜGEL, H.W., 1984: Das Grazer Paläozoikum: in : FLÜGEL, H.W. & NEUBAUER, F.R., 1984: Geologische Karte der Steiermark 1:200.000.- Mitt. Abt. Geol. Paläont. Bergb. Landesmus. Joanneum, 45, Graz.
- FRANK, C., 1993: Mollusca aus der Großen Badlhöhle bei Peggau (Steiermark). - Die Höhle, 44(2):6-22, Wien.
- FRANK, F., 1985: Zur Evolution und Systematik der kleinen Wiesel (*Mustela nivalis* Linnaeus, 1766). - Z. Säugetierk., 50:208 - 225.
- FUCHS, G., 1984: Große Badlhöhle. - Unveröffentlichter Grabungsbericht. - Abt. f. Vor- und Frühgeschichte, Landesmus. Joanneum Graz.
- GAFFREY, G., 1953: Die Schädel der mitteleuropäischen Säugetiere. - Abh. Ber. staatl. Mus. Tierk. Forschungsinst., 21:1-123, Dresden.
- GAUSE, G. F., 1934: Über die Konkurrenz zwischen zwei Arten. - Zool. Anz., 105:219-222.
- GAUSE, G. F., 1935: Vérifications expérimentales de la théorie mathématique de la lutte pour la vie. - Paris.
- GISBERT, J., LÓPEZ-FUSTER, M.J., GARCÍA-PEREA, R. & VENTURA, J., 1988: Distribution and biometry of *Sorex granarius* (MILLER, 1910) (Soricinae: Insectivora). - Z. Säugetierk., 53:267-275.
- GRAF, J.-D., 1982: Génétique biochimique, zoogéographie et taxonomie des Arvicolidae (Mammalia, Rodentia). - Revue suisse Zool. 89(3): 749-787, Genève
- GRAYSON, D.K., 1984: Quantitative Zooarchaeology. - 202 S., Orlando (Academic Press).
- GREENLAND ICE-CORE PROJECT (GRIP) Members, 1993: Climate instability during the last interglacial period recorded in the GRIP ice core. - Nature, 364:203-207.
- GROMOV, I.M. & POLYAKOV, I.Ya., 1977: Polevki (*Microtinae*), Fauna SSSR, Mlekopitayushchic. - Acad. Sc. SSSR, Inst.zool. Leningrad, 3(8):4-504. Moskwa
- GRUBER, U. & KAHMANN, H., 1968: Eine biometrische Untersuchung an alpinen Rötelmäusen (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) - Säugetierk. Mitt., 16:310-338.
- GUTHRIE, R.D., 1965: Variability in characters undergoing rapid evolution, an analysis of *Microtus* molars. - Evol., 19:214-233.
- GUTHRIE, R.D., 1971: Factors Regulating the Evolution of Microtine Tooth Complexity. - Z.Säugetierk., 36:37-54.
- GUTHRIE, R.D., 1990a: Frozen fauna of the Mammoth Steppe - the story of Blue Babe. -:1-277, Chicago (University of Chicago Press).
- GUTHRIE, R.D., 1990b: Late Pleistocene Faunal Revolution--A New Perspective on the Extinction Debate. - In: AGENBROAD, L.D., MEAD, J.I. & NELSON, L.W.

- (ed.): Megafauna and Man: Discovery of America's heartland. - Hot Springs, South Dakota.
- HABLE, E. & SPITZENBERGER, F., 1989: Die Birkenmaus, *Sicista betulina* PALLAS, 1779 (Mammalia, Rodentia) in Österreich. - Mitt. Abt. Zool. Landesmus. Joanneum, 43:3-22, Graz.
- HANDWERK, J., 1987: Neue Daten zur Morphologie, Verbreitung und Ökologie der Spitzmäuse *Sorex araneus* und *Sorex coronatus* im Rheinland. - Bonn. zool. Beitr., 38:273-297.
- HANSSON, L., 1971: Small rodent food, feeding and population dynamics and comparison between granivorous and herbivorous species in Scandinavia. - Oikos, 22:183-198.
- HARRISON, D.L., 1994: Systematic status of Kennard's shrew (*Sorex kennardi* HINTON, 1911, Insectivora; Soricidae). A study based on British and Polish material. - Neogene and Quaternary Mammals of the Palaearctic. Abstracts of the conference in honour of Professor Kasimierz Kowalski Kraków.
- HAUSER, W., 1921: Osteologische Unterscheidungsmerkmale der schweizerischen Feld- und Alpenhasen (*Lepus europaeus* Pall. und *Lepus medius varronis* MILLER). - Z. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, 26:32 - 108, Leipzig.
- HAUSSER, J., 1990: *Sorex coronatus* - Schabrackenspitzmaus. - In: NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (ed.): Handbuch der Säugetiere Europas, 3(1):279 - 286, Wiesbaden (Aula-Verlag)
- HAUSSER, J. & JAMMONT, D., 1974: Etude biométrique des mâchoires chez le *Sorex* du groupe *araneus* en Europe continentale (Mammalia, Insectivora). - Mammalia, 38:324-343, Paris.
- HAUSSER, J., CATZFELIS, F., MEYLAN, A. & VOGEL, P., 1985: Speciation in the *Sorex araneus* complex (Mammalia, Insectivora). - Acta zool. Fennica, 170:125-130.
- HAUSSER, J., GRAF, D.-J. & MEYLAN, A., 1975: Données nouvelles sur les *Sorex* d'Espagne et des Pyrénées (mammalia, Insectivora). - Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat., 348:241-252.
- HEIM DE BALSAC, H., 1940: Un soricidae nouveau du Pleistocène. - C. R. Acad. Sc. Paris, 211:808 -810, Paris
- HEINRICH, W.D., 1978: Zur biometrischen Erfassung eines Evolutionstrends bei *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) aus dem Pleisozän Thüringens. - Säugetierkundliche Information, 2:3-21.
- HEINRICH, W.D., 1983: Untersuchungen an Skelettresten von Insectivoren (Insectivora, Mammalia) aus dem fossilen Tierbautensystem von Pisede bei Malchin. Teil 1: Taxonomische und biometrische Kennzeichnung der Fundgutes. - Wiss. Z.Humboldt-Univ. Berlin, Math.-Nat.R., 32:681-698.
- HELLER, F., 1930: Eine Forest Bed Fauna aus der Sackdillinger Höhle (Oberpfalz). - N. Jb. Min. etc. Beil.Bd 63 B:247-298, Stuttgart.
- HELLER, F., 1931/32: Die Wühlmäuse der Mosbacher Sande. - Notizbl. Ver. Erdkd. u. Ress. Geol. Landesanst., 5, 14 H, Darmstadt.
- HELLER, F., 1958: Eine neue altquartäre Wirbeltierfauna von Erpfingen (Schwäbische Alp). - Neues Jb. Geol. u. Paläont., Abh., 107:1-102, Stuttgart.
- HILLSON, S., 1986: Teeth. - Cambridge (Cambridge University Press).

- HINTON, M.A.C., 1910: Some new Late Pleistocene Voles and Lemmings. - Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 8, 6:34-39.
- HINTON, M.A.C., 1911: The British fossil shrews. - Geol. Mag. N. S. Decade V, 8(12):529-539, London.
- HINTON, M.A.C., 1923: Diagnosis of species of *Pitimys* and *Microtus* in the Upper Freshwater Bed of West Runton, Norfolk. - Ann. Mag. hist. Natur. Ser. 9, 12:541-542.
- HINTON, M.A.C., 1926: Monograph of the Voles and Lemmings (Microtinae) living and extinct. - Vol. 1:488, London.
- HOFFMANN, R.S., 1971: Relationship of certain Holarctic shrews genus *Sorex*. - Z. Säugetierk., 36:193 - 200.
- HOHENEGGER, J., 1974: Über einfache Gruppierungsmethoden von Fossilvergesellschaftungen am Beispiel obertriadischer Foraminiferen. - N.Jb. Geol. Paläont. Abh., 1974, 146:263-297, Stuttgart.
- HOHENEGGER, J., 1986: Weighted standardisation-a general data transformation method preceding classification procedures. - Biometrical Journal, 28:295-303.
- HOHENEGGER, J., 1988/89: Klassifikation von Organismen und das "Natürliche" System. - Sitzber. Österr. Akad. Wiss., Mathem.-naturw. KL., Abt.1, 197 (1-4):135-181, Wien.
- HOMOLKA, M., 1981: Zur Frage des Vorkommens von *Sorex coronatus* in der CSSR. - Folia zool., 30(4):301-310.
- HONACKI, J.H., KINMAN, K.E. & KEOPPL, J.W., 1982: Mammal species of the world. - 694 S., Lawrence, Kansas (Allen Press and Association of Systematics Collections).
- HUGUENEY, M., 1975: Les Mustélides (Mamm., Carnivora) du gisement pléistocène moyen de la Fage (Corrèze). - Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon, 13:29-46, Lyon.
- HUTTERER R., 1990: *Sorex minutus* - Zwergspitzmaus. - In: NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (ed.): Handbuch der Säugetiere Europas, 3(1):183 - 206, Wiesbaden (Aula Verlag).
- JAKSIC, F.M. & MARTI, C.D., 1984: Comparative food habitats of *Bubo* owls in Mediterranean-type ecosystems. - The Condor, 86:288-296.
- JAMMONT, D., 1974: Les insectivores de Cagny (Somme) *Soricidae* (Insectivora, Mammalia). - Bull. Assoc. Franc. Etud. Quat.:187-189.
- JÁNOSSY, D., 1955: Die Vogel- und Säugetierreste der spätpleistozänen Schichten der Höhle von Istállóskő. - Acta Arch. Acad. Scient., 5:149 - 181, Budapest.
- JÁNOSSY, D., 1964: Letztinterglaziale Vertebraten-Fauna aus der Kálmán Lamprecht-Höhle (Bükk-Gebirge, NO-Ungarn) II. - Acta zool. Acad. scient. Hungaricae, 10:139-197.
- JÁNOSSY, D. & SCHMIDT, E., 1960: Extreme Varianten des M_1 der Feldmaus (*Microtus arvalis* Pall.) in Ungarn. - Vertebr. Hung., 2(1):137-142, Budapest.
- JÁNOSSY, D. & SCHMIDT, E., 1975: Extreme Varianten des M_1 der Feldmaus (*Microtus arvalis* Pallas) in Ungarn. - Z. Säugetierk., 40(1):34-36.
- JORGA, W., 1974: Zur Variabilität des Molaren-Schmelzschlingenmusters der Nordischen Wühlmaus, *Microtus oeconomus* (PALLAS, 1776). - Z. Säugetierk., 39:220-229.

- JUDIN, B.S., 1964: The geographical distribution and interspecific taxonomy of *Sorex minutissimus* ZIMMERMANN, 1870 in West Siberia. - Acta theriol., 8:167-179.
- JUDIN, B.S., 1989: Insectivores of Siberia (in Russian). - Nauka, Siber. Otdel.: 360 S., Novosibirsk.
- KING, C.M., 1989: The advantages and disadvantages of small size to weasels, *Mustela* species. - In: GITTLEMAN, J.L. (ed.): Carnivore behavior, ecology and evolution. - London.
- KOBY, F.E., 1959: Contribution au diagnostic ostéologique différentiel de *Lepus timidus* Linné et *L. europaeus* Pallas. - Verh. Naturf. Ges. Basel, 70(1):19-44, Basel.
- KOBY, F.E., 1960: Contribution à la connaissance des lièvres fossiles, principalement de ceux de la dernière glaciation. - Verh. Naturf. Ges. Basel, 71(1):149 - 173, Basel.
- KOENIGSWALD, W. von, 1970: Mittelpleistozäne Kleinsäugerfauna aus der Spaltenfüllung Petersbuch bei Eichstätt. - Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 10:407-432, München.
- KOENIGSWALD, W. von, 1972: Sudmer-Berg-2, eine Fauna des frühen Mittelpleistozäns aus dem Harz. - N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 141(2):194-221, Stuttgart.
- KOENIGSWALD, W. von, 1973(a): Husarenhof 4, eine alt- bis mittelpleistozäne Kleinsäugerfauna aus Württemberg mit *Petauria*. - N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 143(1):23 - 38, Stuttgart.
- KOENIGSWALD, W. von, 1973(b): Veränderungen in der Kleinsäugerfauna von Mitteleuropa zwischen Cromer und Eem (Pleistozän). - Eiszeitalter und Gegenwart, 23/24:159-167.
- KOENIGSWALD, W. von, 1980: Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren der *Arvicolidae* (Rodentia). - Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges., 539:1-94, Frankfurt/M.
- KOENIGSWALD, W. von, 1982: Zum Verständnis der Morphologie der Wühlmausmolaren (*Arvicolidae*, Rodentia, Mammalia). - Z. geol. Wiss., 10:951-962, Berlin.
- KOENIGSWALD, W. von & GOLENISHEV, F. N., 1979: A method for determining growth rates in continuously growing molars. - J. Mammal., 60:397-399.
- KOLFSCHOTEN, T. van, 1990: Review of the Pleistocene Arvicolid Faunas of The Netherlands. - International Symposium on the Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids:255-274.
- KOLFSCHOTEN, T. van, 1993: On the origin of the middle Pleistocene larger voles. - In: CHALINE, J. & WERDELIN, L. (ed.): Modes and Tempo of Evolution in the Quaternary. - Quaternary International, 19:47-50.
- KORTH, W.W., 1979: Taphonomy of microvertebrate fossil assemblages. - Ann. Carnegie Mus. Nat. Hist., 48:235 - 285, Pittsburgh.
- KOWALSKI, K., 1979: Fossil *Zapodidae* (Rodentia, Mammalia) from the Pliocene and Quaternary of Poland. - Acta zool. cracov., 23(9):199-210, Kraków.
- KOWALSKI, K., 1990: Some problems of the taphonomy of small mammals. - Int. Symp. Evol. Phyl. Biostr. Arvicolids:285-296, Praha.

- KRAPP, F., 1982: *Microtus multiplex* - Alpen-Kleinwühlmaus. - In: NIETHAMMER, J. und KRAPP, F. (ed.): Handbuch der Säugetiere Europas, 2/1(Rodentia II):419-428, Wiesbaden (Akademische Verlagsgesellschaft).
- KRATOCHVIL, J., 1977: Sexual dimorphism and status of *Mustela nivalis* in Central Europe (Mamm., Mustelidae). - Acta Sci. Nat. Brno, N.S., 11(10):1-42.
- KRATOCHVIL, J., 1980: Zur Phylogenie und Ontogenie bei *Arvicola terrestris* (Rodentia, Arvicolidae). - Folia zool., 29(3):209-224.
- KRATOCHVIL, J., 1981: *Arvicola cantiana* vit-elle encore? - Folia zool., 30:289-300.
- KRATOCHVIL, J., 1983: Variability of some criteria in *Arvicola terrestris* (Arvicolidae, Rodentia). - Acta Sc. Nat. Brno, N.S., 17:1-40.
- KRATOCHVIL, J. & ROSICHKY, B., 1955: Die sibirische Wühlmaus *Microtus oeconomus*, ein Eiszeitrelikt in der CSR. - Acta Acad. Scie. Ceskoslov. Akademie VED, 27:33-72.
- KRETZOI, M., 1955: *Dolomys* und *Ondatra*. - Acta geol., 3(1-3):347-355, Budapest
- KRETZOI, M., 1959: Insektivoren, Nagetiere und Lagomorphen der jüngstpleistozänen Fauna von Csarnota im Villanyer Gebirge (Südungarn). - Vertebrata Hungarica, 1(2):237 - 246, Budapest.
- KRUSKAL, J.B., 1964: Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method. - Psychometrika, 29:115-131.
- KRYSTUFEK, B. & KOVACIC, D., 1989: Vertical distribution of the Snow vole *Microtus nivalis* (Martins, 1842) in Northwestern Yugoslavia. - Z. Säugetierk., 54:153-156.
- KUNST, G.K., 1992: Hoch- und spätglaziale Großsäugerreste aus dem Nixloch bei Losenstein-Ternberg (O.Ö.). - Mitt. Komm. Quatärforsch., 8:83-127, Wien.
- KYRLE, G., 1923: Grundriss der theoretischen Spelaeologie. - Spelaeologische Monographien, 1:353, Wien.
- LARSSON, T.B. & HANSSON, L., 1977: Vodaton experimentally manged afforestation areas in northern Sweden. - Oikos, 28:242-249, Copenhagen.
- LEE, W.B. & HOUSTON, D.C., 1993: Tooth wear pattern in voles (*Microtus agrestis* and *Clethrionomys glareolus*) and efficiency of dentition in preparing food for digestion. - J. Zool. Lond., 231:301-309.
- LEHMANN, E. von, 1963: Die Säugetiere des Fürstentums Lichtenstein. - Jb. Hist. Ver. Fürstentum Lichtenstein, 62:159 - 362.
- LOCH, R., 1977: A biometrical study of karyotypes A and B of *Sorex araneus* Linnaeus, 1758 in the Netherlands (Mammalia, Insectivora). - Lutra, 19:21-35.
- STORCH, D.A. & NOBLE, H.W., 1975: Nature of pigment in teeth of pigmy shrew *Sorex minutus*. - J. dent. Res.(51):1087.
- LYMAN, R. L., 1994: Relative Abundances of Skeletal Specimens and Taphonomic Analysis of Vertebrate Remains. - Palaios, 9:288-298.
- MALEEVA, A.G. & ELKIN Yu.A., 1986: The Water vole of Middle and Late Pleistocene in the localities of Transural and the systematic connection of Latepleistocene, Middlepleistocene and recent forms of the genus *Arvicola* (Rodentia, Microtinae). - Trudy zool. Inst. an SSSR, 156:59-97.(I).

- MARTIN, A.M., 1993: Patterns of variation and speciation in Quaternary rodents.
- In: MARTIN, A. M. & BARNOSKY, A. D. (ed.): Morphological change in Quaternary mammals of North America, 226-280.(Cambridge University Press).
- MARTIN, L.D., 1979: The biostratigraphy of arvicoline rodents in North America.
- Trans. Nebraska Acad. Sci., 7:91-100.
- MATTHEY, R., 1955: Nouveaux documents sur les chromosomes des *Muridae*. Problèmes de cytologie comparée et de taxonomie chez les Microtinae. - Rev. suisse zool., 62:163-206.
- MATTHEY, R., 1956: Cytologie chromosomique comparée et systématique des *Muridae*. - Mammalia, 20:93-123.
- MAYHEW, D. F., 1977: Avian predators as accumulators of fossil mammal material. - Boreas, 6:25 - 31, Oslo.
- MAZÁK, V., 1963: Notes on the dentition in *Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780 in the course of postnatal life. - Säugetierk. Mitt., 11:1-11.
- MCCAVE, I.N. , MANIGHETTI, B. & BEVERIDGE, N.A.S., 1995: Circulation in the glacial North Atlantic inferred from grain-size measurements. - Nature, 374:149-152.
- MEULEN, A.J. van der, 1973: Middle Pleistocene Smaller Mammals from the Monte Peglia (Orvieto, Italy) with Special Reference to the Phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia). - Quaternaria, 17:1-144, Roma.
- MEULEN, A.J. van der, 1978: *Microtus* and *Pitymys* from Cumberland Cave, Maryland, with a comparison of some New and Old World species. - Ann. Carn. Mus. Nat. Hist., 47:101-145.
- MILLER, G. S., 1912: Catalogue of the Mammals of Western Europe (Europe exclusive Russia) in the collection of the British Museum (Nat. Hist.). - 1019 S., London.
- MIRIC, D., 1968: Eine neue Apodemus-Art (Muridae, Mammalia) von der Insel Krk/Jugoslawien. - Z. Säugetierk., 33:368-376.
- MOTTL, M., 1951: Die Repolust-Höhle bei Peggau (S^teiermark) und ihre eiszeitlichen Bewohner. - Arch. Austriaca, 8:1-76.
- MOTTL, M., 1953: Die Erforschung der Höhlen. - In: MURBAN, K. & MOTTL, M. (ed.): Eiszeitforschungen des Joanneums in Höhlen der Steiermark. - Mitt. Mus. Abt. Bergb. Geol. Techn. Landesmus. Joanneum, 11:7-58, Graz.
- MOTTL, M., 1975: Die pleistozänen Säugetierfaunen des Grazer Berglandes. - In: FLÜGEL, H. W. (ed.): Die Geologie des Grazer Berglandes. - Mitt. Abt. Geol. Paläont. Bergb. Landesmus. Joanneum, SH. 1:159 - 179, Graz.
- NADACHOWSKI, A., 1982: Late Quaternary rodents of Poland with special reference to morphotype dentition analysis of voles. - Panstw. Wyd. Nauk.: 1-108. Warszawa-Kraków.
- NADACHOWSKI, A., 1984: Taxonomic Value of Anteroconid Measurements of M_1 in Common and Field Voles. - Acta Ther., 29(10):123-127.
- NADACHOWSKI, A., 1991: Systematics, geographic variation, and evolution of snow voles (*Chionomys*) based on dental characters. - Acta Ther., 36(1-2):1-45.
- NAGEL, D., 1992: Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Nixloch bei Losenstein-Ternberg (O.Ö.). - Mitt. Komm. Quartärforsch., 8:153-187, Wien.

- NAGEL, D. & RABEDER, G. (Hrsg.), 1992: Das Nixloch bei Losenstein - Ternberg. - Mitt. Komm. Quatärforsch., 8 Wien.
- NIETHAMMER, J., 1978: *Apodemus mystacinus* - Felsenmaus. - In: NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (ed.): Handbuch der Säugetiere Europas, 1:306-324, Wiesbaden (Akademische Verlagsgesellschaft).
- NIETHAMMER, J., 1990: *Talpa europaea* - Europäischer Maulwurf. - In: NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (ed.): Handbuch der Säugetiere Europas, 3(1):99 - 133, Wiesbaden (Aula Verlag).
- OGNEV, S. I., 1966: Mammals of the U.S.S.R. and Adjacent Countries. - Rodents(IV):2-90, Jerusalem (Israel Program for Scientific Translations).
- ORLOCI, L., 1967: An agglomerative method for classification of plant communities. - J. Ecol., 55:193-206, Oxford.
- OXBERRY, B. A., 1975: An anatomical, histochemical, and autoradiographic study of the ever-growing molar dentition of *Microtus* with comments on the role of structure in growth and eruption. - J. Morph., 147:337-354.
- PALACIOS ARRIBAS, F. & LÓPEZ MARTÍNEZ, N., 1980: Morfología dentaria de las liebres europeas. - Acta Vertebrata, 7(1):61-81, Donana.
- PIETSCH, M., 1980: Biometrische Analyse an Schädeln von neun Kleinsäugerarten aus der Familie Arvicolidae (Rodentia). - Z. zool. Systematik Evolutionsforsch., 18:196-211.
- PHILLIPS, C.J., 1985: Microanatomy. - In: TAMARIN, R.H. (ed.): Biology of New World *Microtus*. - Special Publication No. 8:176-253.(The American Society of Mammalogists).
- PHILLIPS, C.J. & OXBERRY, B.A., 1972: Comparative histology of molar dentitions of *Microtus* and *Clethrionomys*, with comments on dental evolution in microtine rodents. - J. Mammal., 53:1-20.
- POPLIN, F., 1979: Le destin de la grande faune européenne à la fin de temps glaciaire: le changement de nature et l'appel de la domestication. - Colloques internationaux C.N.R.S. La fin de temps glaciaires en Europe, 271:77-83, Paris.
- POPOV, V.V., 1989: Middle Pleistocene small mammals (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) from Moravitsa Cave (North Bulgaria). - Acta zool. cracov., 32(13):561-588.
- PRADEL, A., 1988: Fossil hamsters (Cricetinae, Rodentia) from the Pliocene and Quaternary of Poland. - Acta zool. cracov., 31(6):235-296.
- PRYCHODKO, W., 1951: Zur Variabilität der Graurötelmaus (*Clethrionomys glareolus*) in Bayern. - Zool. Jb., Syst., 80:482-506.
- PUCEK, Z., 1982: *Sicista subtilis* - Steppenbirkenmaus. - In: NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (ed.): Handbuch der Säugetiere Europas, 2(1):501-515, Wiesbaden (Akademische Verlagsgesellschaft).
- RABEDER, G., 1972: Die Insectivoren und Chiropteren (Mammalia) aus dem Altpleistozän von Hundsheim (Niederösterreich). - Ann. Naturhist. Mus., 76:375-474, Wien.
- RABEDER, G., 1981: Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich. - Beitr. Paläont. Österr., 8:1-373, Wien.

- RABEDER, G., 1992: Die Soriciden (Insectivora, Mammalia) aus dem jüngsten Pleistozän des Nixloches bei Losenstein-Ternberg (Oberösterreich). - Mitt. Komm. Quartärforsch., 8:143-151, Wien.
- RABEDER, G. & SATTLER, F., 1984: Eine neue und rationelle Methode zur Untersuchung von Schmelzstrukturen bei Wühlmauszähnen. - Der Präparator, 30(2):275-281, Bochum.
- REICHSTEIN, H., 1963: Beitrag zur systematischen Gliederung des Genus *Arvicola* Lapécède 1799. - Z. zool. Syst. Evolut.-forsch., 1:155-204.
- REICHSTEIN, H., 1970: Zum Vorkommen der Nordischen Wühlmaus, *Microtus oeconomus* (PALLAS, 1776) in historischer Zeit in Schleswig-Holstein (Norddeutschland). - Z. Säugetierk., 35:147-159.
- REICHSTEIN, H., 1982: *Arvicola terrestris* - Schermaus. - In: NIETHAMMER, J. & KRAPP F. (ed.): Handbuch der Säugetiere Europas, 2(1):217-252, Wiesbaden (Akademische Verlagsgesellschaft)
- REICHSTEIN, H., 1986: Beitrag zur Kenntnis der Sexualdimorphismus von *Mustela nivalis* LINNÉ, 1766 und *M. erminea* LINNÉ, 1758 nach Untersuchungen an postcranialen Skeletten aus Schleswig-Holstein. - Ann. Naturhist. Mus. Wien, 88/89(B):293 - 304.
- REICHSTEIN, H., 1993: *Mustela nivalis* - Mauswiesel. - In: NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (ed.): Handbuch der Säugetiere Europas, 5(2):571 - 626, Wiesbaden (Aula Verlag)
- REMMERT, H., 1992: Ökologie. - 363 S., Berlin Heidelberg (Springer Verlag).
- REPENNING, C.A., 1968: Mandibular musculature and the origin of the subfamily *Arvicolinae* (Rodentia). - Acta zool. cracov., 13(3):1-72.
- REUMER, J.W.F., 1984: Ruscinian and early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (The Netherlands) and Hungary. - Scripta Geol., 73:1 - 173, Leiden.
- ROMER, A.S., 1966: Vertebrate Paleontology. - 3d edit.:IX-468, Chicago (Univ. Press Chicago).
- ROSENZWEIG, M.L., 1968: The strategy of body size in Mammalian Carnivores. - Am. Midl. Nat., 80:299 - 315.
- RÖRIG, G., 1909: Die nordische Wühlratte, *Arvicola ratticeps* Keys. et Blas., in Deutschland und ihre Verwandtschaft mit den russischen Arvicoliden. - Arb. a. d. Kais. Biol. Anst. f. Land- und Forstwirtschaft, 7:429-472, Berlin.
- RÖRIG, D. & BÖRNER, C., 1905: Studien über das Gebiss mitteleuropäischer recenter Mäuse. - Arb. a. d. Kais. Biol. Anst. f. Land- und Forstwirtschaft, 5(2):37-89, Berlin.
- RÖTTGER, U., 1987: Schmelzbandbreiten an Molaren von Schermäusen (*Arvicola* Lapécède, 1799). - Bonn. zool. Beitr., 38(2):95-105.
- RUPRECHT, A.L., 1971: Taxonomic value of mandible measurement in Soricidae (Insectivora). - Acta Ther., 16:341-357, Białowieża.
- RZEBIK-KOWALSKA, B., 1968: *Crociodura* Wagler and other Insectivora (Mammalia) from the Quaternary Deposits of Tornewton Cave in England. - Acta. zool. cracov., 13(10):251-263, Kraków.
- RZEBIK-KOWALSKA, B., 1991: Pliocene and Pleistocene Insectivora (Mammalia) of Poland. VIII. *Soricidae*: *Sorex* LINNAEUS, 1758, *Neomys* KAUP, 1829,

- Macroneomys* FEJFAR, 1966, *Paenelimnoecus* BAUDELOT, 1972 and *Soricidae* indeterminata. - Acta zool. cracov., 34(2):323-424.
- SAVAGE, D.E. & RUSSELL, D.E., 1983: Mammalian Paleofaunas of the World. - :432.(Addison-Wesley).
- SCHAEFER, H., 1935: Studien an mitteleuropäischen Kleinsäugetern, mit besonderer Berücksichtigung der Rassenbildung. - Arch. Naturgesch. (N.F.), 4:533-590.
- SCHAEFER, H., 1975: Die Spitzmäuse der Hohen Tatra seit 30000 Jahren (Mandibularstudie). - Zool. Anz., 195:89-111.
- SCHANKLER, D.M., 1981: Local extinction and ecological re-entry of Early Eocene mammals. - Nature 293, 135-138.
- SCHAUB, S., 1930: Quartäre und jungtertiäre Hamster. - Abh. Schweiz. Pal. Ges., 49:1-49, Basel.
- SCHICH, J., 1971: Funktionelle Deutung anatomischer Baumerkmale am Achsen- und Gliedmaßenskelett der Schermaus, *Arvicola terrestris schermann* (Shaw, 1801). - Säugetierk. Mitt., 19:305-338.
- SCHMIDT, E., 1969: Über die Koronoidhöhe als Trennungsmerkmal bei den *Neomys*-Arten in Mitteleuropa sowie über neue *Neomys*-Fundorte in Ungarn. - Säugetierk. Mitt., 13:132-136.
- SCHMIDT, E., 1972: Einiges über die Variabilität der Koronoidhöhe von ungarischen Waldspitzmäusen (*Sorex araneus* L.). - Z. Säugetierk., 37: 52-55.
- SHEINE, W.S. & KAY, R.F., 1977: An analysis of chewed food and its relationship to molar structure in the primates *Cheirogaleus medius* and *Galago senegalensis* and the insectivoran *Tupaia glis*. - Am. J. phys. Anthrop., 47:15-20.
- SHEPARD, R.N., 1962: The analysis of proximities: multidimensional scaling with an unknown distance function. - Psychometrika, 27(I und II):125-139, 219-246.
- SICHER, H. & BHASKAR, S.N., 1972: Orban's Oral Histology and Embryology. - St. Louis (The C. V. Mosby Co.).
- SIIVONEN, L., 1965: *Sorex isodon* Turov (1924) and *S. unguiculatus* Dobson (1890) as independent shrew species. - Aquilo, Ser. Zool., 4:1 - 34.
- SIIVONEN, L., 1977: Pohjolan Nisäkäät. - 4. Aufl. Helsinki.
- SIKORSKI, M.A. & BERNSTEIN, A. D., 1984: Geographical and intrapopulation divergence in *Clethrionomys glareolus*. - Acta theriol., 29:219-230.
- SNEATH, P.H.A. & SOKAL, R.R., 1973: Numerical Taxonomy. - 573 S., San Francisco (Freeman and Company).
- SPITZENBERGER, F., 1964: Zur Ökologie und Binomie der Spitzmäuse (Mammalia, Soricidae) der Donauauen oberhalb und unterhalb Wiens. - Diss, 207 S., Wien.
- SPITZENBERGER, F., 1990a: *Neomys anomalus* - Sumpfspitzmaus. - In: NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (ed.): Handbuch der Säugetiere Europas, 3/I:317-333, Wiesbaden (Aula-Verlag).
- SPITZENBERGER, F., 1990b: *Neomys fodiens* - Wasserspitzmaus. - In: NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (ed.): Handbuch der Säugetiere Europas, 3/I:334-374, Wiesbaden (Aula-Verlag).

- STACH, B., Remains of insectivores and bats from the Late Pleistocene of Poland. Kraków. - (unpublizierte Diplomarbeit).
- STAUFFER, B., 1993: Ist ein über mehrere Jahrtausende stabiles Klima die Ausnahme? - Spektrum d. Wiss., 11:16-18.
- STEHLIN, H. G. & SCHAUB, S., 1951: Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager. - Schweiz.- Pal. Abh., 67:1 bis 385, Basel.
- STORCH, G., 1973: Jungpleistozäne Kleinsäugerfunde (Mammalia : Insectivora, Chiroptera, Rodentia) aus der Brillenhöhle. - In: RIEK, G. (ed.): Das Paläolithikum der Brillenhöhle bei Blaubeuren (Schwäbische Alp). Teil II. - Forsch. u. Ber. Vor- u. Frühgesch. Baden-Württemberg, 4(II):106 - 123, Stuttgart.
- STORCH, G., 1974: Zur Pleistozän-Holozän-Grenze in der Kleinsäugerfauna Süddeutschlands. - Z.Säugetierk., 39:89-97.
- STORCH, G., 1987: Das spätglaziale und frühholozäne Kleinsäugerprofil vom Felsdach Felsställe in Mühlen bei Ehingen, Alb-Donau-Kreis. - In: KIND, C.-J. (ed.): Eine jungpaläolithisch-frühmesolithische Abri Station bei Ehingen-Mülen. - Forsch. u. Ber. Vor- u. Frühgesch. Baden-Württemberg, 23:275-285, Stuttgart (Kommissionsverlag-Konrad Theiss Verlag)
- STORCH, G. & FRANZEN, J.L. & MALEC, F., 1973: Die altpleistozäne Säugerfauna (Mammalia) von Hohensülzen bei Worms. - Senckenbergiana lethaea, 54(2/4):311-343, Frankfurt.
- STROGANOV, S. U., 1957: Die Säugetiere Sibiriens, Insectivora. - 1-265, Moskwa (Akademia Nauk SSSR)
- SULIMSKI, A., 1962: Supplementary studies on the insectivores from Weze 1 (Poland). - Acta palaeont. pol., 7(3-4):441-502.
- SULKAVA, S., 1990a: *Sorex minutissimus* Zimmermann, 1780 - Knirpsspitzmaus. - In: NIETHAMMER, J. & KRAPP F. (ed.): Handbuch der Säugetiere Europas. Bd 3(1). - 207 - 214, Wiesbaden (Aula Verlag)
- SULKAVA, S., 1990b: *Sorex isodon* - Taigaspitzmaus. - In: NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (ed.): Handbuch der Säugetiere Europas, 3(1):225-236, Wiesbaden (Aula Verlag)
- SYCH, L., 1965: Fossil Leporidae from the Pliocene and Pleistocene of Poland. - Acta zool. cracov., 10:1-86.
- THENIUS, E., 1979: Die Evolution der Säugetiere. - 294 S., Stuttgart, New York (Fischer Verlag)
- THENIUS, E., 1989: Zähne und Gebiß der Säugetiere. - Handbuch der Zoologie 8 (Teilband 56), 513 S., Berlin, New York (Walter de Gruyter)
- TULLBERG, T., 1899: Ueber das System der Nagethiere, eine phylogenetische Studie. - Nova Acta R. Soc. Scient. Upsaliensis, Ser. 3, 18, 514 S.
- TVRTKOVIC, N., 1976: The variability of the postero-external supplemental tubercle (t₁₂) on the first and second upper molars in the species *Apodemus sylvaticus* (LINNÉ, 1758) and *Apodemus flavicolis* (MELCHIOR, 1834) from western Yugoslavia. - Period. biol. Zagreb, 78(2):91-100.
- UNGER, F., 1838: Geognostische Bemerkungen über die Badelhöhle bei Peggau. - Steierm. Zeitschrift, N.F. 5(2):5-16, Grätz
- VANDEBROEK, G., 1960, 1961: The Comparative Anatomy of the Teeth of Lower and non Specialised Mammals. - 2 Bd., Brüssel.

- VIRO, P. & NIETHAMMER, J., 1982: *Clethrionomys glareolus* - Rötelmaus. - In: NIETHAMMER, J. & KRSAPP, F. (ed.): Handbuch der Säugetiere Europas, 2(1):109-146, Wiesbaden (Akademische Verlagsgesellschaft)
- VOGEL, P., 1984: Verteilung des roten Zahnschmelzes im Gebiß der Soricidae (Mammalia, Insectivora). - Rev. suisse Zool., 91:699 - 708.
- VOHRALIK, V., 1975: Postnatal development of the Common hamster *Cricetus cricetus* (L.) in captivity. - Rozpravy Československé Akad. ved. Rada Matem. Prirod. Ved, 85:1-48, Praha.
- VOORHIES, M.P., 1969: Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna. - University of Wyoming, Contributions to Geology Special Papers No. 1:1-69, Nebraska.
- WARD, J.H., 1963: Hierarchical grouping to optimize an objective function. - J. Amer. Stat. Assoc., 58:236-244, Washington.
- WEBSTER, J.A., 1973: Seasonal variation in mammal contents of Barn owl castings. - Bird study, 20:185-196.
- WETTSTEIN-WETTERSHEIMB, O., 1963: Die Wirbeltiere der Ostalpen.
- ZAHN, R., 1994: Core correlations. - Nature, 371:289-290.
- ZEJDA, J., 1960: The influence of Age on the Formation of Third Upper Molar in the Bank Vole *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) (Mamm.: Rodentia). - Folia zool., 9:159-166.
- ZIMMERMANN, K., 1937: Die märkische Rötelmaus, Analyse einer Population: - Märkische Tierwelt, 3:24-40.

Anschrift des Autors:

Mag. Gerhard REINER, Institut für Paläontologie, Geozentrum, Althanstraße 14, A-1090 Wien.

Eingegangen am 10.5.1995