

Hoch- und spätglaziale Wirbeltierfaunen aus vier Höhlen der Steiermark

Florian A. FLADERER & Gerhard REINER, Wien

Mit 1 Abbildung und 2 Tabellen

Zusammenfassung

Anhand von Daten aus jüngst durchgeführten Ausgrabungen und Revisionen alter Funde aus vier steirischen Höhlen (Luegloch bei Köflach, Große Badlhöhle bei Peggau, Große Ofenbergerhöhle, Knochenhöhle bei Kapellen) werden in Kombination mit Radiocarbon-Datierungen Veränderungen in der Faunenzusammensetzung während des Hoch- und Spätglazials aufgezeigt und mit dem rezenten Status verglichen. Dabei kann gezeigt werden, daß die fossilen Faunengemeinschaften - zumindest in einigen Organismengruppen - durch eine höhere Artendiversität als die heutige charakterisiert sind. Bis über 50% der fossil nachgewiesenen Taxa, sogar unter Berücksichtigung der durch den Menschen ausgerotteten Arten, fehlen heute in der Umgebung der in der unteren subalpinen oder Mischwaldstufe zwischen 500 m und 860 m Seehöhe gelegen Höhlen.

Abstract

Combining data from recent excavations in Styria and new radiocarbon dates with revisions of former investigations and thus providing a basis to show faunal changes from the Peniglacial and Late Glacial to the extant fauna. Four sites, now located in the submountain zone dominated by deciduous forests, are introduced with their specific Pleistocene assemblage and their taxa frequency: Knochenhöhle near Kapellen (860 m a.s.l.), Große Ofenbergerhöhle near St. Lorenzen (766 m), Große Badlhöhle near Peggau (495 m) and Luegloch near Köflach (550 m). The sites geographical situation and taphonomic processes biasing the faunal composition are considered. All together they consist of five fish taxa, one amphibian, one reptile, 32 bird species and at least 46 mammalian taxa. The composition of the fossil assemblages demonstrates a distinct higher species diversity in several groups compared to the present situation. Up to more

than 50% of the taxa do not occur in the surroundings of the sites today - not added the species extinct from the local fauna by man.

Einleitung

Das Pleistozän gilt als Zeit rascher Evolution, speziell holarktischer Säugetiere. Von GUTHRIE (1995) werden Morphologie, Physiologie und Verhalten mancher Säugetierarten sogar als Vermächtnis (legacy) der Eiszeit angesehen.

Besonders spätpleistozäne Faunenassoziationen zeigen deutliche Abweichungen von den rezenten. Kleinsäugergruppen, die heute geographisch getrennt sind kommen in charakteristischer Artenzusammensetzung vor (POPLIN 1979). Die großen Pflanzenfresser, die im Jungpleistozän das Landschaftsbild Europas prägten, nehmen in der Häufigkeit ab - Mammut, Wollnashorn und Riesenhirsch sterben letztlich aus. Die Verbreitungsareale beispielsweise von Rentier, Mammut und Eisfuchs, die Standwild in Mitteleuropa waren, verschieben sich immer weiter nach Norden. Rund 4000 Jahre vor heute sterben im Refugialgebiet auf der Wrangel Insel die Mammuts aus (VARTANYAN et al. 1993). Jenes Herbivorenschicksal ereilt auch den Höhlenbären, nur deutlich früher. Durch den Rückgang der Bestandsdichte der Huftier- und Elefantenpopulationen ist auch eine der Nahrungspyramide entsprechende Rückläufigkeit der Häufigkeit der großen Beutegreifer zu beobachten. Von diesen sterben Höhlenlöwe, Hyäne und Rothund in Europa gänzlich aus. Aufgrund seiner geringen Populationsdichte kommt der eiszeitliche Mensch als Ursache für das globale und lokale Artensterben in unseren Breiten nicht in Frage. Die Gründe liegen in klimatischen Veränderungen und deren Auswirkungen auf die Vegetation als spezifische Habitatgrundlage der Gemeinschaften. Intensitätsschwankungen der Sonneneinstrahlung durch die Erdbahnparameter Perihel, Exzentrizität und Ekliptik reichen als Erklärung für diese markante Klimaänderung nicht aus. Dieser Effekt ist zu gering, er muß durch andere Mechanismen wie Änderungen von Meeresströmungen und der Luftzirkulation verstärkt werden (STAUFER 1993). Rückkoppelungseffekte zwischen Ozeanen, Atmosphäre und Kontinenten (z.B. HUSEN 1987 cum lit.) führten zum Ende der eiszeitlichen Umwelt vor rund 10.000 Jahren und zur Herausbildung der holozänen stabileren Verhältnisse (MCMANUS et al. 1994).

Obwohl die wissenschaftliche Grabungsgeschichte der Steiermark bis in das Jahr 1837 zurückreicht (UNGER 1838), sind jungsteiszeitliche Faunen noch kaum untersucht. Neue Grabungen und Revisionen früherer Untersuchungen veranlassen zu einer zusammenfassenden Darlegung und kritischen Standortbestimmung bei der Interpretation und Rekonstruktion lokaler paläoklimatischer und paläoökologischer Verhältnisse des letzten Abschnitts des Pleistozäns der Steiermark.

Als jüngeres Hochglazial wird hier mit FRENZEL et al. (1992) die Zeit nach der maximalen Inlandvereisung ab 18.000 Jahren vor heute (BP) bezeichnet. Das Hochglazial endet mit der Dryas I oder ältesten Dryas, die durch arktisches Klima bis ins nördlichste Mitteleuropa gekennzeichnet ist. Der Beginn des Spätglazials wird oft mit der deutlichen Erwärmung zum Bölling-Interstadial bei 13.000 Jahren BP angesetzt. Zur Diskussion dieser unteren Grenze, der oberen Grenze bei 11.500 Jahren BP und der Klimaschwankungen innerhalb des Spätglazials wird auf STREET et al. (1994) und die dort gegebene Datenfülle verwiesen.

Lokalitäten

Alle vier Höhlen liegen in der unteren subalpinen oder Mischwaldstufe zwischen 500m und 860m im steirischen Randgebirge (Abb. 1, Tab. 1). Die beiden südlichen gehören zum Mittelsteirischen Karst im Grazer Bergland: das Luegloch bei Köflach (Österr. Höhlenkatasternr. 2782/26) und die Große Badlhöhle bei Peggau (Kat.Nr. 2836/17). Die beiden nördlichen gehören zum Karst der Mürzalpen in der Obersteiermark: die Große Ofenbergerhöhle (Kat.Nr. 1733/1) und die Knochenhöhle bei Kapellen (Kat.Nr. 2861/51).



Abb. 1: Lageskizze der vier steirischen Höhlen: Luegloch bei Köflach (1), Große Badlhöhle bei Peggau (2), Große Ofenbergerhöhle (3) und Knochenhöhle bei Kapellen (4).

	See- höhe in m	Geographische Koordinaten	Expo- sition	Speläologische Charakteristik	Forschungs- daten	Taphono- mische Charakteristik	Zeitstellung der Schichten
Luegloch bei Köflach	550	47°4'4" N 15°4'36" E	NW	Halbhöhle mit weitem Portal	1920, 1951, 1952, 1954	Bärenhöhle, paläolithische Höhlenstation, Raubvogelhorst	Jungpleistozän, Hoch- bis Spätglazial, Jungpaläolithikum
Große Badlhöhle	495	47°14'40" N 15°20'58" E	N	verzweigtes Höhlensystem mit mehreren Etagen	1837/38, 1951/52, 1984	Bärenhöhle, paläolithische Höhlenstation, Raubvogelhorst	Jungpleistozän, Hoch- bis Spätglazial (ETH-9655: 12.430 ± 95a BP)
Große Ofenber- gerhöhle	766	47°30'23" N 15°21'59" E	S	verzweigtes Höhlensystem mit zwei Etagen	1870, 1902, 1952, 1976	Raubvogelhorst	Spätglazial (GrN-22332: 13.690 + 100a BP)
Knochen- höhle bei Kapellen	860	47°39'18" N 15°40'36" E	NW	höhlenartiger Vorräum mit kurzen Gängen	1984, 1986, 1994	Schneeeulen- horst	Spätglazial (GrN-22333: 14.070 + 100 a BP)

Tabelle 1. Basisdaten und Charakteristik von vier steirischen Höhlen mit spätpleistozänen Vergesellschaftungen.

Klimatisch liegen die Höhlen heute im Übergangsbereich der im Verlauf des Pleistozäns wiederholt vergletscherten Alpen zu submediterranen und pontisch-kontinentalen Bereichen (vgl. WAKONIGG 1978, MAURER 1981).

Bei einer Grabung im unmittelbaren Eingangsbereich des komplexen Systems der **Großen Badlhöhle** wurde eine Schicht mit zahlreichen Kleinsäugerresten angetroffen (FUCHS 1984). Ein radiometrisches Datum postcranialer Skelettelemente von Schneehühnern ergab ein Alter von 12.430 ± 95 Jahren BP (ETH-9655), das die Sedimentationsphase zwischen Dryas I und II datiert. Die Tierreste stammen hauptsächlich von Eulengewöllen, doch waren auch andere Predatoren an der Akkumulation beteiligt (REINER 1995).

Das **Luegloch** ist heute eine domartige Halbhöhle mit großem trichterförmigen Portal. Das Inventar wurde zwischen 1951/1952 (MOTTL 1953) und 1954 ergraben. In ihren Sedimenten muß mit zahlreichen Umlagerungen gerechnet werden, wodurch es zu heterochronen Fossilvergesellschaftungen kommt. Die oberen Schichten werden aufgrund stratigraphischer und faunistischer Überlegungen ins Hoch- bis Spätglazial eingestuft (FLADERER, in Vorbereitung).

Die **Große Ofenbergerhöhle** ist ein kluftgebundenes Höhlensystem mit zwei Etagen im Bereich eines ehemaligen Steinbruches. Aufgrund der weiten Übereinstimmung der Kleinsäuger- und Vogelvergesellschaftung mit jener der Großen Badlhöhle wurde ein ähnliches Datum (siehe oben) angenommen (FLADERER, in Vorbereitung). Die hauptsächlichlichen Beutegreifer dürften in den Schneeukenresten repräsentiert sein. In der Avifauna treten Arten auf, die typisch für den Zeitraum zwischen dem oberen Pleniglazial und dem Atlantikum sind (BOCHENSKI & TOMEK 1994). Ein Radiokarbondatum von Kollagen von Schneehasenknochen (GrN-22332) lautet auf $13.690 + 100$ Jahre vor heute.

Die Taphozönose aus der **Knochenhöhle bei Kapellen** zeigt große Übereinstimmung (FLADERER, in Vorbereitung) mit den hoch- bis spätglazialen Anteilen des Nixloches (NAGEL & RABEDER 1992). Frachtsortierung ist erkennbar. Der Hauptanteil der Wirbeltierfauna wurde durch Schneeuken eingebracht. Knochen von Schneehasen wurden auf $14.070 + 100$ Jahre vor heute datiert (GrN-22333).

Ergebnisse

Insgesamt konnten aus den Sedimenten der vier Höhlen mindestens vier Fischarten, 32 Vogel- und 44 Säugetierarten bestimmt werden.

Tab. 2, S. 48-51: Liste der Wirbeltierarten aus vier steirischen Höhlen (Luegloch bei Köflach, Große Badlhöhle bei Peggau, Knochenhöhle bei Kapellen, Große Ofenbergerhöhle). Rezentes Vorkommen der Vogelarten nach HÖPFLINGER & SCHIEFSTEINER (1990).

Tabelle 2 + rezent vorkommend - rezent fehlend (+) durch den Menschen ausgerottet s sehr selten	Luegloch			Große Badhöhle	Große Ofenberghöhle		Knochenhöhle	rezent
	Schicht 2	Schicht 3	Schicht 4	Schicht 4	nicht strati- fiziert	1976		
<i>Salmo trutta</i> (Bachforelle)	.	.	.	1	.	.	.	+
<i>Thymallus thymallus</i> (Äsche)	.	.	.	1	.	.	.	+
<i>Leuciscus leuciscus</i> (Hasel)	.	.	.	1	.	.	.	+
Cyprinidae indet.	2	+
<i>Perca fluviatilis</i> (Flußbarsch)	.	.	.	1	.	.	.	+
Pisces indet.	.	.	1	
<i>Rana</i> sp. (Frosch)	1	6	2	+
Anura indet.	.	.	.	2	.	.	.	
<i>Natrix</i> sp. (Natter)	.	.	.	1	.	.	.	+
<i>Anser erythropus</i> (Zwerggans)	1	.	s
<i>Anas platyrhynchos</i> (Stockente)	1	.	+
<i>Anas crecca/querquedula</i> (Krick/Kräkente)	.	.	.	1	.	.	.	+
<i>Falco tinnunculus</i> (Turmfalke)	1	3	.	+
<i>Falco</i> sp. (kleine Art)	1	.	+
<i>Lagopus lagopus</i> (Moorschneehuhn)	11	43	19	2	.	1	5	-
<i>Lagopus mutus</i> (Alpensneehuhn)	2	3	4	2	.	2	2	-
<i>Tetrao tetrix</i> (Auerhahn)	1	.	1	1	.	.	.	+
<i>Coturnix coturnix</i> (Wachtel)	.	.	.	1	.	.	.	+
<i>Tetrastes bonasia</i> (Haselhuhn)	.	.	1	.	.	1	.	+
<i>Prunella collaris</i> (Alpenbraunelle)	.	.	.	1	.	.	.	s
cf. <i>Gallinula chloropus</i> (Teichhuhn)	1	1	s
<i>Crex crex</i> (Wachtelkönig)	1	+
<i>Scolopax rusticola</i> (Waldschnepfe)	1	.	+
<i>Gallinago media</i> (Doppelschnepfe)	1	.	s

Tabelle 2 + rezent vorkommend - rezent fehlend (+) durch den Menschen ausgerottet s sehr selten	Luegloch			Große Badhöhle	Große Ofenberghöhle		Knochenhöhle	rezent
	Schicht 2	Schicht 3	Schicht 4	Schicht 4	nicht strati- fiziert	1976		
<i>Lymnocyptus minimus</i> (Zwergschnepfe)	1	.	s
<i>Tringa</i> sp. (Wasserläufer)	1	.	+
<i>Nyctea scandiaca</i> (Schneeule)	.	1	.	.	.	1	4	s
<i>Asio flammeus</i> (Sumpfohreule)	.	.	1	1	.	1	.	+
<i>Strix uralensis</i> (Habichtskauz)	.	.	1	s
<i>Aegolius funereus</i> (Raufußkauz)	1	+
<i>Eremophila alpestris</i> (Ohrenlerche)	1	.	s
<i>Hirundo rustica</i> (Rauchschwalbe)	1	.	+
<i>Delichon urbica</i> (Mehlschwalbe)	2	.	+
<i>Cinclus cinclus</i> (Wasseramsel)	1	.	+
<i>Phoenicurus ochrurus</i> (Gartenrotschwanz)	1	.	+
cf. <i>Oenanthe oenanthe</i> (Steinschmätzer)	1	.	+
<i>Acrocephalus arundinaceus</i> (Drosselrohrsänger)	1	.	+
<i>Emberiza</i> sp. (Ammer)	5	.	+
<i>Montifringilla nivalis</i> (Schneefink)	14	.	+
<i>Pyrrhonorax pyrrhonorax</i> (Alpenkrähe)	1	.	s
<i>Pyrrhonorax graculus</i> (Alpendohle)	1	1	3	.	.	7	1	s
<i>Erinaceus europaeus</i> (Braunbrüstigel)	.	1	+
<i>Erinaceus</i> sp.	.	.	.	1	.	.	.	
<i>Talpa europaea</i> (Europäischer Maulwurf)	5	6	2	1	.	1	.	+
<i>Sorex araneus</i> (Waldspitzmaus)	.	.	.	42	.	2	.	+
<i>Sorex alpinus</i> (Alpenspitzmaus)	1	.	+

Tabelle 2 + rezent vorkommend - rezent fehlend (+) durch den Menschen ausgerottet s sehr selten	Luegloch				Große Badlhöhle		Große Ofenbergerhöhle		Knochenhöhle	rezent
	Schicht 2	Schicht 3	Schicht 4	Schicht 4	nicht strati- fiziert	1976				
<i>Sorex minutus</i> (Zwergspitzmaus)	.	.	.	6	+	
<i>Sorex minutissimus</i> (Knirpspitzmaus)	.	.	.	1	-	
<i>Neomys fodiens</i> (Wasserspitzmaus)	.	.	.	3	.	1	.	.	+	
<i>Myotis myotis</i> (Großes Mausohr)	1	.	.	+	
<i>Myotis bechsteini</i> (Bechsteinfledermaus)	8	.	.	+	
<i>Myotis aff. nattereri</i> (Fransenfledermaus)	3	.	.	+	
cf. <i>Vespertilio murinus</i> (Zweifarbige Fledermaus)	1	.	.	+	
<i>Eptesicus serotinus</i> (Breitflügel-Fledermaus)	1	.	.	+	
<i>Barbastella barbastellus</i> (Mopsfledermaus)	2	.	.	+	
<i>Plecotus auritus</i> (Braunes Langohr)	3	.	.	+	
<i>Marmota marmota</i> (Alpenmurmeltier)	1	4	2	.	1	3	2	.	-	
<i>Glis glis</i> (Siebenschläfer)	1	3	.	.	.	1	.	.	+	
<i>Cricetus cricetus</i> (Hamster)	.	.	1	3	-	
<i>Apodemus</i> sp. (Waldmaus)	.	.	.	2	+	
<i>Clethrionomys glareolus</i> (Rötelmaus)	.	.	.	10	+	
<i>Arvicola terrestris</i> (Schermaus)	2	6	.	3	.	6	4	.	+	
<i>Microtus arvalis</i> (Feldmaus)	.	.	.	78	+	
<i>Microtus agrestis</i> (Erdmaus)	.	.	.	23	+	
<i>Microtus arvalis/agrestis</i>	2	15	2	.	.	116	60	.		
<i>Microtus gregalis</i> (Schmalschädelige Wühlmaus)	1	.	.	-	

Tabelle 2 + rezent vorkommend - rezent fehlend (+) durch den Menschen ausgerottet s sehr selten	Luegloch			Große Badhöhle	Große Ofenberghöhle		Knochenhöhle	rezent
	Schicht 2	Schicht 3	Schicht 4	Schicht 4	nicht strati- fiziert	1976		
<i>Microtus cf. multiplex</i> (Alpenkleinwühlmaus)	·	·	·	8	·	·	·	-
<i>Microtus nivalis</i> (Schneemaus)	·	6	2	25	·	275	180	·
<i>Dicrostonyx cf. gulielmi</i> (Halsbandlemming)	·	·	·	·	·	·	1	-
<i>Sicista betulina</i> (Waldbirkenmaus)	·	·	·	4	·	1	·	?+
<i>Ochotona pusilla</i> (Steppenpfeifhase)	·	6	2	1	·	3	1	-
<i>Lepus timidus</i> (Schneehase)	3	2	2	1	·	5	45	-
<i>Lepus europaeus</i> (Feldhase)	·	·	·	·	·	·	1	+
<i>Canis lupus</i> (Wolf)	1	1	·	·	2	·	1	(+)
<i>Cuon alpinus</i> (Rothund)	·	·	·	·	1	·	·	-
<i>Vulpes vulpes</i> (Rotfuchs)	1	·	·	·	·	1	2	+
<i>Alopex lagopus</i> (Eisfuchs)	·	1	1	·	·	1	1	-
<i>Mustela erminea</i> (Hermelin)	1	1	2	1	·	1	3	+
<i>Mustela nivalis</i> (Mauswiesel)	1	1	·	2	·	5	7	+
<i>Martes martes</i> (Baummarder)	1	·	·	·	·	·	·	+
<i>Ursus arctos</i> (Braunbär)	·	·	1	·	·	·	1	(+)
<i>Ursus spelaeus</i> (Höhlenbär)	6	2	4	·	2	·	·	-
<i>Cervus elaphus</i> (Rothirsch)	1	·	·	·	·	·	·	+
<i>Rangifer tarandus</i> (Ren)	1	2	2	·	·	·	1	-
<i>Bos/Bison</i> (Ur/Bison)	·	·	·	·	1	·	1	(+)
<i>Rupicapra rupicapra</i> (Gemse)	1	1	1	·	2	·	·	+
<i>Capra ibex</i> (Alpensteinbock)	1	·	1	·	8	·	3	s
Anzahl der Taxa	24	21	22	32	55		24	83
holozäne Taxa (exclusive sehr seltene)	15	10	9	23	35		11	57
im Holozän im Fundgebiet fehlend / sehr selten	9	11	13	9	18		13	24
in % der Vergesellschaftung	37,5	52,4	59,1	28,1	32,7		54,2	28,9

(A) Vögel und Großsäugetiere (F.A. FLADERER)

Die fossilen Avifaunen sind vom paläoökologischen Blickpunkt gesehen sehr divers. Feuchte Niederungen, Torfmoore und Sümpfe sind charakteristische Bruthabitate der Doppelschnepfe (*Gallinago media*). Nur sehr selten bleibt die in Skandinavien und Nordosteuropa heimische Art als Durchzügler nach Afrika in Österreich (vgl. PETERSON et al. 1965, STRESEMANN 1985). Neben den Schwimmvögeln sind auch die Sumpfohreule, die Wasserramsel, der Rohrsänger, der Wasserläufer und das Teichhuhn Bewohner von gewässernahen- und Sumpfhabitaten. Die Zwerggans ist eigentlich ein nordeuropäischer und asiatischer Brutvogel, der für das Untersuchungsgebiet als sehr seltener Durchzügler gilt (HÖPFLINGER & SCHLIEFSTEINER 1990).

Typische Waldbewohner sind Haselhuhn (*Tetrastes bonasia*), Auerhahn (*Tetrao tetrix*) und Waldschnepfe (*Scolopax rusticola*).

Schneeeule, Schneefink, Alpendohle und -krähe sowie die beiden Schneehuhnarten sind Vertreter borealer und alpin-montaner Habitate. Alle 6 gehören nicht zur lokalen Standfauna. Hauptsächlicher Lebensraum der Schneeeule ist die Tundra des Hohen Nordens; nur in manchen Jahren streift sie weiter und kann dann als Wintervogel auch in Österreich verweilen. Der Schneefink und die beiden *Pyrrhocorax*-Arten sind Jahresvögel in der Felsregion oberhalb der Baumgrenze, streichen allerdings im Winter in tiefere Lagen (HÖPFLINGER & SCHLIEFSTEINER 1990). Lebensraum des Alpenschneehuhns (*L. mutus*) sind Alpenmatten, Karrenfelder und Zwergstrauchheiden oberhalb der Baumgrenze. Moorschneehühner (*L. lagopus*) fehlen der mitteleuropäischen Fauna - sie sind in Nordeuropa zwischen Irland und über den Ural hinaus verbreitet.

Als weiterer Habitattyp sind Wiesen und Steppen durch die Wachtel (*Coturnix coturnix*) repräsentiert.

Disjunkte Brutgebiete hat heute die Ohrenlerche (*Eremophila*). Sie nistet in der trockeneren Tundra Skandinaviens und über der Baumgrenze in den Gebirgen der Balkanhalbinsel (PETERSON et al. 1965). Als Zugvogel aus Nordeuropa durchstreift die Art allerdings ganz Mitteleuropa und gilt für Österreich als seltener Wintergast (HÖPFLINGER & SCHLIEFSTEINER 1990). Die „Vereinigung“ des periglazialen Hohen Nordens und südlicher felsensteppenartiger Biotope im Nutzungsanspruch als Brutgebiet der Vogelart gibt einen Eindruck von den spätpleistozänen Klimaverhältnissen im mitteleuropäischen Untersuchungsgebiet.

Großsäugerreste treten, wohl faziell bedingt, stark zurück: Huftiere liegen besonders fragmentarisch vor - vor allem als Verbißreste von Carnivoren oder untergeordnet als Schlachtreste paläolithischer Wildbeuter. Als häufigste Arten

in den vier Lokalitäten im steirischen Randgebirge lassen sich Rentier, Steinbock und Gemse beobachten. Danach folgen der Rothirsch und die großen Wildrindarten Bison bzw. Ur. Von den Huftieren müssen das heute circumarktisch verbreitete Rentier und in der Höhenlage der Fundplätze eigentlich auch der Steinbock als 'ausgestorben' betrachtet werden.

Höchstens in Reliktpopulationen dürfte der Höhlenbär den Vereisungshöhepunkt überlebt haben. Die Häufigkeit von Knochen des Höhlenbären im Luegloch in der Weststeiermark resultiert aus Umlagerung tieferliegender Schichten. Dieses typische Faunenelement jungpleistozäner Karstlandschaften starb im späten Hochglazial in der Steiermark aus (FLADERER 1995). POHAR (1995) meldet aus Slowenien Funde in epigravettezeitlichem Kontext, der mit Vorbehalt auf rund 14.000 Jahren BP datiert wird. Die häufigsten großen Raubtiere waren Wolf, Eisfuchs und Rotfuchs. Kaum bezweifelt wird, daß auch der Rothund oder Dhole - heute aufs mittlere, östliche und südliche Asien begrenzt - noch im Spätglazial zur Fauna Ostösterreichs gehört hat (vgl. KUNST 1992). Der Fund eines Unterkiefers aus einer der Ofenbergerhöhlen stammt aus nicht stratifizierter Aufsammlung (TEPPNER 1914). Der rezente asiatische Wildhund ist eine klimatisch sehr anpassungsfähige Art, die sehr große saisonale Temperaturschwankungen toleriert. Im Gebirge ist er überwiegend ein Waldbewohner, besonders im Winter, der aber seinen Beutetieren bis in die hochalpine Region folgt (MÜLLER-USING 1979). Das rezente Areal der Art erstreckt sich vom Altai und der Manschurei bis nach Süd- und Ostasien. Im kontinentalen Klima Zentralasiens sind die Wildhunde in Steppen und Wäldern zu beobachten, während sie im subtropischen Klima das offene Land meiden (DAVIDAR 1975).

Noch kein sicherer Nachweis konnte im Spätglazial von den noch im Mittelwurm häufigen Höhlenlöwen, Hyänen und Leoparden erbracht werden. Von den belegten Carnivoren gelten Wolf, Rotfuchs, die Marder und der Braunbär als eurytopisch und können nicht zur Rekonstruktion eines vom rezenten abweichenden Klimagangs herangezogen werden. Dagegen kann der Eis- oder Polarfuchs als Bewohner der arktischen bis subarktischen Tundra und der Gebirge oberhalb der Baumgrenze als 'Klimaindikator' bezeichnet werden (THENIUS 1976).

Die fossilen Vergesellschaftungen zeigen im Rezentvergleich ein größeres Artenspektrum und eine ökologisch größere Diversität an.

(B) Kleinsäuger (G. REINER)

Die Taphozöosen der Höhlen werden von Kleinsäugerresten dominiert. Unter den Insektivoren konnte *Sorex minutissimus* erstmals in Österreich nachgewiesen

werden (REINER 1995). Diese kleinste *Sorex*-Art ist im Pleistozän Europas weit verbreitet (RZEBIK-KOWALSKA 1995), polymorph und eurytopisch (JUDIN 1964). Die Knirpsspitzmaus bevorzugt trockene Standorte (SIIVONEN 1977) und kann Habitate mit extremen Verhältnissen bewohnen. Das rezente Verbreitungsgebiet erstreckt sich von Finnland bis Japan (JUDIN 1989). Die Lagomorphen sind durch *Ochotona pusilla* und *Lepus timidus* vertreten, beides Bewohner offener Habitate.

Die Rodentier sind durch Arten, die unterschiedliche Habitate bewohnen, gekennzeichnet. *Sicista betulina* und *Clethrionomys glareolus* sind Waldbewohner. Die Schneemaus ist heterotherm, troglphil (KRYSTUFEK & KOVACIC 1989) und zeigt Anpassungen an eine petricole Lebensweise (NADACHOWSKI 1991, cum lit.) - die Art verträgt keine geschlossenen Vegetationsdecken und fehlt in Waldgebieten (KRYSTUFEK & KOVACIC 1989). *Microtus agrestis* ist eurytop und *Microtus arvalis* bevorzugt wie der Hamster offene Vegetation. Aus der Knochenhöhle stammt der Erstdnachweis des Halsbandlemmings in der Steiermark. Diese Art bewohnt aufgrund der Nahrungsbevorzugung trockenere Habitate als der Berglemming *Lemmus* (BATZLI 1993). Der Halsbandlemming hat heute eine zirkumpolare Verbreitung, außer Fennoskandien, und bewohnt die Tundra (STENSETH & IMS 1993). Während der Eiszeit kommt er bis England und Frankreich vor. Sogar aus einer Höhle bei Granada wird ein Nachweis gemeldet (RUIZ BUSTOS & GARCIA SANCHEZ 1977).

(C) Quantitative Analyse (F.A. FLADERER)

Um den Faunenwechsel vom Spätpleistozän zum Holozän im steirischen Randgebirge quantifizierend darzustellen, werden die fossilen Taxaspektren mit ihrer holozänen Präsenz verglichen (Tab. 2). Die durch den Menschen ausgerotteten Arten, Wolf, Braunbär und die beiden großen Wildrindarten werden zur rezenten Fauna hinzugerechnet. Bezüglich der Diversität der Avifauna werden alle jene Arten zum holozänen Spektrum gezählt, die regelmäßig im Probengebiet vorkommen, d.h. als Jahres-/Standvögel, als Sommer- und Zugvögel oder als Wintergäste. Sehr seltene Erscheinungen und Irrgäste, wie beispielsweise die Schneule, werden nicht als holozäne Vorkommen beurteilt. Insgesamt sind aus den vier Höhlen 83 Taxa bekannt, von welchen 57 auch zur holozänen Lokalfauna gehören. Der Rest von 24 (das sind 28,9%) hat sein Verbreitungsareal aus dem Untersuchungsraum zurückgenommen. Der Höhlenbär, dem Reliktpopulationen im jüngeren Hochglazial in der Steiermark noch 'zugestanden' werden, ist als einzige Art holarktisch ausgestorben (s.o.). Die größte Artenfülle ergab die Ofenbergerhöhle mit 55 Taxa; von diesen haben sich über 30% aus dem Gebiet zurückgezogen. Ein Anteil von über 50% 'pleistozänen' Arten ist in den Taphozöosen der Kapellener Knochenhöhle und des Lueglochs zu beobachten (Tab. 2).

Diskussion

Die bisherigen Ergebnisse über die späteiszeitliche Tierwelt in Südostösterreich unmittelbar vor dem Holozän müssen aufgrund der geringen Datendichte und den teilweise mangelnden Aufsammlungsmethoden als sehr fragmentär betrachtet werden. Die älteren Aufsammlungen aus spätpleistozänen Höhlensedimenten erfolgten ohne wissenschaftliche Aufsicht und ohne Feinsiebung des Sediments, wodurch unzählige kleine Skelettelemente verloren gingen. Ebenso wie die Individuenzahlen reduziert eine unsachgemäße Ausgrabung auch die Anzahl der Arten der ursprünglichen Taphozönose, insbesondere jene, die in geringen Individuenzahlen vorkamen. Damit korrelieren die errechneten Verhältnisse nur bedingt mit jenen, wie sie im Sediment vor der Grabung bestanden haben.

Die Anreicherung und Erhaltung von Fossilvergesellschaftungen in Höhlensedimenten hängen von der Karstentwicklung und den sich daraus ergebenden Konsequenzen ab (z.B. KÜHTREIBER & KUNST 1995 cum lit.). Die meisten Anhäufungen von Kleinsäugerresten werden auf Eintrag durch Eulen zurückgeführt. Diese fossilen Gewölkaneicherungen zeigen nicht die tatsächliche quantitative Faunenzusammensetzung der Umgebung. Sie werden selbstverständlich bestimmt durch die gerade vorkommenden Beutetierarten, aber noch viel mehr durch die individuellen Möglichkeiten der Beutegreifer, wie jahreszeitlich bedingte Unterschiede der Beutearten, Jagdstrategie und Reviergröße der Greifvogelarten (ANDREWS 1990).

Die Rekonstruktion des Paläoklimas wird weiters erschwert durch die Möglichkeiten auch vieler Säugetierarten, sich verschiedenen Umweltbedingungen anzupassen und große Temperatur- und Feuchtigkeitsunterschiede zu tolerieren (z.B. KOLFSCHOTEN 1995). Homoiotherme Tiere sind im allgemeinen keine guten Anzeiger abiotischer Parameter, während heterotherme oft von solchen Faktoren wie z.B. minimale Wintertemperaturen abhängen (KOWALSKI 1995). Daß unter Berücksichtigung all dieser Faktoren bedingte Aussagen über die qualitative Faunenzusammensetzung und über klimatische Änderungen im Laufe der Zeit möglich sind, besteht kein Zweifel (z.B. MAYHEW 1977, KOWALSKI 1990).

Zu den besprochenen vier Höhlen der Steiermark treten weitere Fundstellen mit spätpleistozänen Vergesellschaftungen, die allerdings deutlich weniger ergiebig waren oder deren Bearbeitung noch nicht abgeschlossen ist: die Vergesellschaftung aus der Ofenberger Südwesthöhle entspricht nach K. BAUER (pers. Mitteilung) weitestgehend jener der Großen Ofenbergerhöhle. Kleine Inventare sind bekannt aus der Drachenhöhle bei Mixnitz (WETTSTEIN-WESTERSHEIM 1931), aus der Steinbockhöhle bei Peggau (FLADERER, in Vorbereitung), der Lurgrotte bei Peggau (FLADERER 1994a) und von der

Tropfsteinhöhle und Tunnelhöhle am Kugelstein bei Deutschfeistritz (FLADERER 1993, 1995). Eine schematisierte Chronologie mittelsteirischer Höhlen mit den Ergebnissen der jüngsten Grabungen wurde an anderer Stelle gegeben (FLADERER 1994b, 1995).

Ergänzung finden die vorliegenden Ergebnisse durch malakologische und palynologische Untersuchungen. Demnach war der heute bewaldete Nordhang des Lerchenkogels, in welchem die Knochenhöhle liegt, ein weitgehend offener Felsenhang (FRANK 1995) mit alpinen bis subnivalen Rasengesellschaften, Flechten, einzelnen Büschen und anspruchslosen Baumarten - Fichte und Kiefer sind nach DRAXLER (1996) palynologisch nachgewiesen. In einer Gegenüberstellung der Gastropodenfauna aus der Kleinsäugerschicht der Großen Badlhöhle mit rezenten lokalen Proben ist analog zu den Wirbeltieren eine sehr hohe Diversität bei sehr deutlichem Zurücktreten von Waldbewohnern und gleichzeitig hohem Anteil von Offenlandformen zu beobachten (FRANK 1994). Als Ergebnis wird in allen drei Untersuchungen auch auf Unterschiede zu hochkaltzeitlichen Verhältnissen hingewiesen und dadurch die spätglaziale Einstufung bekräftigt.

Zusammenfassung

In einem bedingt möglichen Rezentvergleich stellen sich die vier spätpleistozänen Faunen als deutlich artenreichere (Tab. 2) und ökologisch diversere Gemeinschaften dar. Bis über 50% der im späteren Hoch- und Spätglazial auftretenden Vogel- und Säugetiertaxa kommen heute in der oberen Hügel- und der unteren Mischwaldstufe des steirischen Randgebirges nicht mehr vor. Erforderlich ist die Rekonstruktion deutlich gegliederter Lebensräume mit einem hohen Anteil an offenen, steppenartigen Flächen, felsigen Hängen, eher vereinzelt Bäumen, Buschgruppen und nur lokalen Au- und Galleriewäldchen in Talböden - ein Vegetationsbild, wie es sich unter kontinental geprägten Klimaverhältnissen mit generell geringeren Niederschlägen und Temperaturen bei zum Teil beträchtlich größeren Tages- und saisonalen Schwankungen entwickelt.

Dieser Zeitabschnitt stellt einen sehr wesentlichen Zeitraum zum Verständnis des gegenwärtigen faunistischen Erscheinungsbildes dar. Es gibt noch kaum absolute Daten - und paläozoologisch sind in den Ostalpen die beiden feuchteren Klimaphasen des Spätglazials Bölling und Alleröd noch nicht erfassbar. Der Höhlenbär stirbt im späten Hochglazial aus, viele Groß- und Kleinsäugerarten verschwinden aus der lokalen Fauna - es kommt zu einer tiefgreifenden Umorientierung der bis dahin auftretenden Faunengemeinschaften. So gut wie unbekannt ist der Einfluß des altsteinzeitlichen Menschen auf die Umwelt. Von

dessen Landschafts- und Ressourcennutzung im betrachteten Raum ist - in erster Linie wohl aufgrund einer Forschungslücke - so gut wie nichts bekannt.

Dank

In der vorliegenden Studie werden Ergebnisse der durch den Fonds zur Förderung der Wissenschaft und Forschung in Österreich finanzierten Projekte P8246 (Höhlensedimente im Grazer Bergland) und P9320 (Pleistozäne Faunen von Österreich) präsentiert. Wir danken Dr. K. BAUER, Säugetierkundliche Abteilung am Naturhistorischen Museum in Wien, für die Anregung zur Bearbeitung der Tierreste von der Knochenhöhle und der Ofenbergerhöhle.

Literatur

- ANDREWS, P.: Owls, Caves and Fossils.- Chicago (University of Chicago Press), 1990.
- BATZLI, G. O.: Food selection by lemmings. - In: STENSETH, N.Ch. & IMS, R.A., The biology of lemmings. - Linnean Society Symposium Series, 15: 281-303, London (Academic Press) 1993.
- BOCHENSKI, Z. & TOMEK, T.: Fossil and subfossil bird remains from five Austrian caves. - Acta zool. cracov., 37(1): 347-358, Kraków 1994.
- DAVIDAR, E. R. C.: Ecology and behaviour of the dhole or Indian wild dog *Cuon alpinus* (Pallas). - In: FOX, M. W. (Ed.), The Wild Canids. Their Systematics, Behavioral Ecology and Evolution: 109-119, New York (Van Nostrand) 1975.
- DRAXLER, I.: Eine spätglaziale Mikroflora aus den Sedimenten der Knochenhöhle bei Kapellen. - Unveröffentl. Manuskript., 2 S., Wien (Geol. Bundesanst.) 1996.
- FLADERER, F.A.: Neue Daten aus jung- und mittelpleistozänen Höhlensedimenten im Raum Peggau-Deutschfeistritz, Steiermark. - Fundberichte aus Österreich, 31: 369-374, Wien 1993.
- FLADERER, F.A.: Die jungpleistozänen Tierreste aus der Lurgrotte, Peggau-Semriach, Mittelsteirischer Karst. - In: BENISCHKE, R., SCHAFFLER, H., WEISSENSTEINER, V. (Red.), Festschrift Lurgrotte 1894-1994: 183-200, Graz (Landesver. Höhlenkunde) 1994a..
- FLADERER, F.A.: Aktuelle paläontologische und archäologische Untersuchungen in Höhlen des Mittelsteirischen Karstes, Österreich. - Český kras, 20: 21-32, Beroun 1994b.
- FLADERER, F.A.: Zur Frage des Aussterbens des Höhlenbären in der Steiermark, Südost-Österreich. - In: RABEDER, G. & WITHALM, G. (Hrsg.), Internationales Höhlenbären-Symposium in Lunz am Sec, Niederösterreich. Zusammenfassungen der Vorträge, Exkursionsführer: 1, Wien 1995.

- FLADERER, F.A.: Knochenhöhle bei Kapellen. Große Ofenbergerhöhle. Luegloch bei Köflach. Steinbockhöhle. - Jeweils in: RABEDER, G. (Hrsg.), Pliozäne und pleistozäne Faunen von Österreich, *Catalogus fossilium Austriae*, Wien (Akad. Wiss.) (in Vorbereitung)
- FRANK, Ch.: Mollusca aus der Großen Badlhöhle bei Peggau (Steiermark). - Die Höhle, **44** (2): 6-22, Wien 1994.
- FRANK, Ch.: Mollusca aus der Knochenhöhle bei Kapellen. - Unveröffentl. Manuskript, 2 S., Wien (Institut für Paläontologie) 1995.
- FRENZEL, B., PÉCSI, M., VELICHKO, A. A. (Eds.): Atlas of Paleoclimates and Paleoenvironments of the Northern Hemisphere. Late Pleistocene - Holocene. - Budapest/Stuttgart (Gustav Fischer) 1992.
- FUCHS, G.: Große Badlhöhle.- Unveröffentlichter Grabungsbericht.- Abt. f. Vor- und Frühgeschichte, Landesmus. Joanneum, 3 S., Graz 1984.
- GUTHRIE, R. D.: Mammalian evolution in response to the Pleistocene-Holocene transition and the brake-up of the mammoth steppe: two case studies. - *Acta zool. cravov.*, **38**(1): 139-145, Kraków 1995.
- HÖPFLINGER, F., SCHLIEFSTEINER H. (Hrsg.): Naturführer Österreich. Flora und Fauna. - Graz, Wien, Köln (Styria) 1990.
- HUSEN, D. van: Die Ostalpen in den Eiszeiten. - Populärwissenschaftliche Veröffentlichungen, Wien (Geol. Bundesanstalt) 1987.
- JUDIN, B. S.: The geographical distribution and interspecific taxonomy of *Sorex minutissimus* ZIMMERMANN, 1870 in West Siberia.- *Acta theriol.*, **8**: 167-179, Bialowieza 1964.
- JUDIN, B. S.: Insectivores of Siberia (in russisch).- *Nauka, Siber. Otdel.*: 1-360, Novosibirsk 1989.
- KOLFSCHOTEN, Th. van: On the application of fossil mammals to the reconstruction of the palaeoenvironment of northwestern Europe. - *Acta zool. cracov.*, **38**(1): 73-84, Kraków 1995.
- KOWALSKI, K.: Some problems of the taphonomy of small mammals.- *Int. Symp. Evol. Phyl. Biostr. Arvicolidis*: 285-296. Praha 1990.
- KOWALSKI, K.: Lemmings (Mammalia, Rodentia) as indicators of temperature and humidity in the European Quaternary. - *Acta zool. cracov.*, **38**(1): 85-94, Kraków 1995.
- KRYSTUFEK, B. & KOVACIC, D.: Vertical distribution of the Snow vole *Microtus nivalis* (Martins, 1842) in Northwestern Yugoslavia.- *Z. Säugetierk.*, **54**: 153-156, Hamburg, Berlin 1989.
- KÜHTREIBER, Th. & KUNST, G.K.: Das Spätglazial der Gamssulzenhöhle in Toten Gebirge (Oberösterreich) - Artefakte, Tierreste, Fundschichtbildung. - *Mitt. Komm. Quartärforsch. österr. Akad. Wiss.*, **9**: 83-119, Wien 1995.
- KUNST, G.K.: Hoch- und spätglaziale Großsäuerreste aus dem Nixloch bei Losenstein-Ternberg, OÖ. - *Mitt. Komm. Quartärforsch. österr. Akad. Wiss.*, **8**: 83-127, Wien 1992.
- MAURER, W.: Die Pflanzenwelt der Steiermark und angrenzender Gebiete am Alpen-Ostrand. Graz (Verlag für Sammler) 1981.

- MAYHEW, D. F.: Avian predators as accumulators of fossil mammal material.- *Boreas*, 6: 25 - 31, Oslo 1977.
- MCMANUS, J. F., BOND, G. C., BROECKER, W. S., JOHNSON, S., LABEYRIE, L. & HIGGINS, S.: High-resolution climate records from the North Atlantic during the last interglacial.- *Nature*, 371: 326-329, London 1994.
- MOTTL, M.: Die Erforschung der Höhlen. - In: MOTTL, M. & MURBAN, K., Eiszeitforschungen des Joanneums in Höhlen der Steiermark. - Mitt. Mus. Bergbau, Geol., Technik Landesmus. Joanneum, 11: 14-58, Graz 1953.
- MOTTL, M.: Die pleistozänen Säugetierfaunen und Kulturen des Grazer Berglandes. - In: FLÜGEL, H. (Hrsg.), Die Geologie des Grazer Berglandes (2. Auflage), Mitt. Abt. Geol. Paläont. Bergb. Landesmus. Joanneum, Sonderheft 1: 159-185, Graz 1975.
- MÜLLER-USING, D.: Der Rothund. - In: GRZIMEK, B. (Hrsg.), Grzimeks Tierleben, 12 (3): 267-269, München (DTV) 1979.
- NADACHOVSKI, A.: Systematics, geographic variation, and evolution of snow voles (*Chionomys*) based on dental characters.- *Acta theriol.*, 36(1-2): 1-45, Bialowieza 1991.
- NAGEL, D. & RABEDER, G. (Hrsg.): Das Nixloch bei Losenstein - Ternberg.- Mitt. Komm. Quartärforsch. österr. Akad. Wiss., 8, Wien 1992.
- PETERSON, R., MOUNTFORT, G., HOLLOW, P. A. D.: Die Vögel Europas. - Hamburg, Berlin (Parey) 1965.
- POHAR, V.: On cave bears and bear dens in Slovenia. - In: RABEDER, G. & WITHALM, G. (Hrsg.). Internationales Höhlenbären-Symposium in Lunz am See, Niederösterreich. Zusammenfassungen der Vorträge, Exkursionsführer: 6, Wien 1995.
- POPLIN, F.: 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 1979.
- REINER, G.: Eine spätglaziale Mikrovertebratenfauna aus der Großen Badlhöhle bei Peggau, Steiermark. - Mitt. Abt. Geol. Paläont. Landesmus. Joanneum, 52/53, 135-192, 28 Abb., 12 Tab., Graz 1995.
- RUIZ BUSTOS, A. & GARCIA SANCHEZ, M.: Las condiciones ecologicas del Musteriense en las Depresiones Granadinas. La fauna de Micromamíferos en la cueva de la Cariguela (Pinar, Granada). - Cuadernos Prehist. Granadinos, 2: 7-17, 1977.
- RZEBIK-KOWALSKA, B.: Climate and history of European shrews (family Soricidae). - *Acta zool. cracov.*, 38(1): 95-107, Kraków 1995.
- SIIVONEN, L.: Pohjolan Nisäkäät - 4. Aufl., Helsinki 1977.
- STAUFFER, B.: Ist ein über mehrere Jahrtausende stabiles Klima die Ausnahme?- *Spektrum d. Wiss.*, 11: 16-18, Heidelberg 1993.
- STENSETH, N.Ch. & IMS, R.A.: The evolutionary history and distribution of lemmings - an introduction. - In: STENSETH, N.Ch. & IMS, R.A. (Hrsg.). The

- biology of lemmings. - Linnean Society Symposium Series, 15: 37-44, London (Academic Press) 1993.
- STREET, M., BAALES, M. & WENINGER, B.: Absolute Chronologie des späten Paläolithikums und des Frühmesolithikums im nördlichen Rheinland. - Archäologisches Korrespondenzblatt, 24: 1-28, Köln 1994.
- STRESEMANN, E.: Exkursionsfauna - Band 3 (Wirbeltiere), 9. Aufl., Berlin (Volk und Wissen) 1985.
- TEPPNER, W.: Beiträge zur fossilen Fauna der steirischen Höhlen I. - Mitt. f. Höhlenkunde, 7 (1): 1-18, Graz 1914.
- THENIUS, E.: Pleistozäne Säugetiere als Klima-Indikatoren. - Archaeologia Austriaca, Beih. 13 (Festschrift R. Pittioni): 91-112, Wien 1976.
- Unger, F.: Geognostische Bemerkungen über die Badelhöhle bei Peggau. - Steierm. Zeitschrift, N.F. 5(2): 5-16, Grätz 1838
- VARTANYAN, S. L., GARUTT, V. E. & SHER, A.V.: Holocene dwarf mammoths from Wrangel Island in the Siberian Arctic. - Nature 362: 337-339, London 1993.
- WAKONIGG, H.: Witterung und Klima in der Steiermark. - Graz (Verlag Techn. Univ.) 1978.
- WETTSTEIN-WESTERSHEIM, G.: Die diluvialen Kleinsäugerreste. - In: ABEL, O. & KYRLE, G. (Hrsg.), Die Drachenhöhle bei Mixnitz., Speläolog. Monographien, 7-8: 769-789, Wien 1931.

Anschrift der Autoren:

Dr.F.A.FLADERER und Mag.G.REINER, Institut für Paläontologie, Universität Wien, Althanstraße 14 - Geozentrum, A-1090 Wien