

Jungpleistozäne Murmeltiere (Rodentia, Sciuridae) vom Mittelrhein (Deutschland) und ihre verwandtschaftlichen Beziehungen zu den beiden rezenten europäischen Arten

D.C. KALTHOFF

Abstract

This is a study of rich new finds of the genus *Marmota* from Late Pleistocene loess deposits of the Neuwied and Mainz basins. For the first time these finds represent an adequate basis to evaluate the taxonomic status of Late Pleistocene marmots outside the Alps. In the Middle Rhine Region two species could be distinguished: firstly the relatively big and well documented *M. primigenia* which is closely related to the Alpine Marmot, and secondly scarce finds of the Steppe Marmot *M. bobak*. The latter is an immigrant from the east which migrated as far west as the Mainz basin. These results show that a taxonomic separation of the two

recent European species was already established in the Late Pleistocene. Consequently, this separation was not a result of an amelioration of the climate linked to a geographic partition at the end of the Pleistocene.

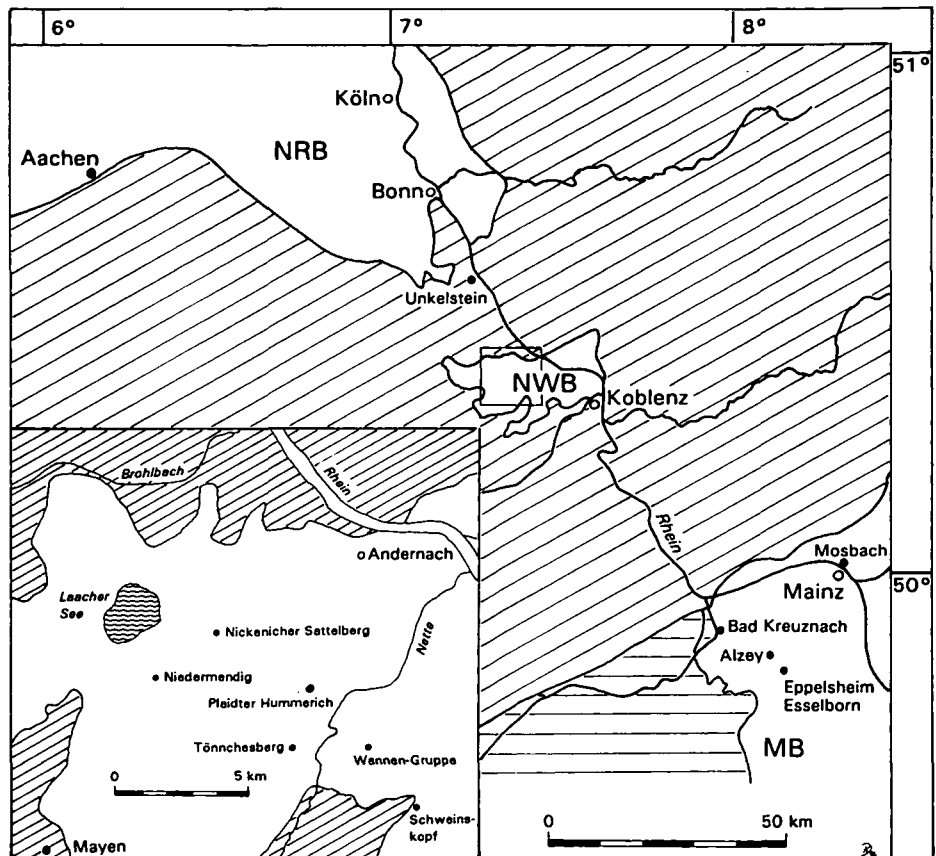
Preliminary studies of fossil material from the Alps suppose that the today's Alpine Marmot descended from these Late Pleistocene alpine populations and not from *M. primigenia* from the Middle Rhine Region. With the reforestation at the end of the last glaciation period *M. primigenia* became extinct in its habitats north of the Alps.

Einleitung

Bei dem Begriff „Murmeltiere“ fallen einem spontan die neugierigen und verspielten Nager aus dem letzten Wanderurlaub in den Alpen ein, die man dort vielerorts beobachten kann. Die Alpen sowie die nordöstlich gelegene Hohe und Niedere Tatra sind jedoch Reliktareale eines sehr viel ausgedehnteren,

Arten *Marmota marmota* (LINNAEUS 1758), Alpenmurmeltier (Abb. 2b), oder *Marmota bobak* (MÜLLER 1776), Steppenmurmeltier (Abb. 3b), angehören, oder ob sie eine oder mehrere ausgestorbene Spezies darstellen. Seit Mitte des letzten Jahrhunderts bis in die 30er Jahre dieses Jahrhunderts sind im deutschsprachigen Raum viele, teils ausführliche Arbeiten über Murmeltiere erschienen. Sie

Abb. 1: Übersichtskarte des Rheinischen Schiefergebirges mit Kennzeichnung der Fundstellen des jungpleistozänen *Marmota*-Materials (ausgefüllte Punkte). Schräg schraffiert Rheinisches Schiefergebirge, horizontal schraffiert Perm des Saar-Nahe-Beckens, weiß die Niederrheinische Bucht (NRB), das Neuwieder Becken (NWB) und das Mainzer Becken (MB). Die Detailkarte (Kasten) zeigt einen Ausschnitt des linksrheinischen Neuwieder Beckens, aus dem der Großteil des untersuchten Fossilmaterials stammt. (Verändert nach MEYER unveröff., BOSINSKI et al. 1986).



pleistozänen Verbreitungsgebietes, das den mitteleuropäischen Periglazialraum zwischen dem skandinavischen Eispanzer bis zu den eisfreien Gebieten des Alpenraumes umfaßte. Die zweite auch in Europa vorkommende Art, das Steppenmurmeltier oder der Bobak, lebt in den Steppen und Hochsteppen vom westlichen Rußland bis in die Gegend von Novosibirsk.

Schon seit der ersten Hälfte des 19. Jh. werden fossile Murmeltierreste aus jungpleistozänen Ablagerungen, meist Lössen, osteologisch untersucht. Seither besteht aber auch zwischen den Bearbeitern Uneinigkeit darüber, ob diese Reste einer der beiden rezenten

basieren aber meist auf wenigen Fundstücken, so daß die artliche Zugehörigkeit dieser pleistozänen Hörnchen bisher nicht befriedigend geklärt werden konnte. Abgesehen von einigen Publikationen aus den 1970er Jahren (MICHEL 1971, 1972, 1974) ist über diese Tiergruppe kaum noch gearbeitet worden.

Der Darmstädter Zoologe J.J. KAUP beschreibt 1839 Schädel- und Knochenmaterial aus einer Sandgrube bei Eppelsheim als *Arctomys* (= *Marmota*) *primigenia* und stellt damit eine eigene, pleistozäne Murmeltierart auf. Er macht metrische und morphologische Unterschiede zum heutigen Alpenmurmeltier geltend. Viele seiner Kollegen jedoch (z.B.

NEHRING 1876, 1887; SCHWARZE 1879; SCHÄFF 1887; WEHRLI 1935 a, b) schreiben eiszeitliche *Marmota*-Reste einer der beiden rezenten Arten zu. Andere (z.B. LIEBE 1878; STUDER 1888; WOLDRICH 1888, 1897; HAGMANN 1909) vertreten die Ansicht, daß es sich bei dem pleistozänen Murmeltier um einen sogenannten Kollektivtypus handelt, der Merkmale beider europäischer Arten vereinigt und deren gemeinsame Ursprungsform sein sollte.

Eine Lösung dieser taxonomischen Problematik versprachen die reichen Funde fossiler Murmeltiere, die bei archäologischen Grabungen des Forschungsbereichs Altsteinzeit vom Museum Schoß Monrepos in Neuwied seit Anfang der 1980er Jahre in den Lößfüllungen der quartären Basaltschlackenkegel im Neuwieder Becken gemacht werden konnten. Der frühe Mensch hat im ausgehenden Mittel- und im Jungpleistozän diese exponierten Stellen wiederholt aufgesucht, wovon zahlreiche Steinwerkzeuge und Reste seiner Jagdbeute Zeugnis abgeben. Eine der Kraterfüllungen in der Wannenvulkangruppe ist jüngst einer breiteren Öffentlichkeit durch den sensationellen Fund einer Schädelkalotte eines Neandertalers bekannt geworden (WEGNER 1997). Im Gegensatz zur Jagdbeute lagen die Murmeltierreste jedoch nicht im Speiseabfall der Jäger. Nach Auskunft der Ausgräber wurden viele der Tiere in ihren Bautensystemen gefunden. Vereinfachte Profilschnitte der Sedimentfolgen in den Kratern finden sich in BOSINSKI et al. (1986).

Durch die zahlreichen jungpleistozänen Murmeltierfunde aus dem Neuwieder Becken, ergänzt durch Sammlungsmaterial, bestand nun erstmals eine ausreichende Untersuchungsgrundlage für eine osteologische Analyse auf Populationsebene.

Bei der Bearbeitung des Knochenmaterials standen folgende Fragen im Vordergrund:

- Ist das Knochen- und Schädelmaterial einheitlich oder gehören die pleistozänen Murmeltierfunde zu mehreren Spezies?
- Ist oder sind diese mit den rezenten Arten identisch oder gibt es ausgestorbene pleistozäne Spezies?

Daraus ergibt sich eine weitere Fragestellung:

- Waren die beiden Arten *M. marmota* und *M. bobak* schon im Pleistozän getrennt, oder ist die Artbildung eine Folge der nacheiszeitlichen Klimaverbesserung und der damit einhergehenden Zurückdrängung und geographischen Trennung?

Material und Methoden

Der weitaus größte Teil der analysierten Knochen und Zähne stammt aus den Lössen der Schlackenkegel im Neuwieder Becken. Weiteres, meist bereits publiziertes Museumsmaterial kommt aus dem Raum Aachen, Remagen sowie aus dem Mainzer Becken (Abb. 1). Insgesamt standen an Fossilmaterial ca. 100 Schädel und Teilschädel, 200 Unterkiefer und 150 Humeri für die Untersuchung zur Verfügung. Parallel wurden auch entsprechende Vergleichsmessungen an *M. marmota* und *M. bobak* durchgeführt. Die genauen Herkunftsdaten und die Fundumstände der pleistozänen Murmeltiere sowie die Sammeldaten des Rezentmaterials sind KALTHOFF (im Druck) zu entnehmen.

Die Knochen, nahezu ausschließlich von adulten Tieren, wurden konventionell mit einer Schublehre mit einer Meßgenauigkeit von 0,1 mm vermessen und statistisch ausgewertet. Die Wurzelzahl der P4 inf. konnte zerstörungsfrei mit Hilfe von Serienschnittbildern mit dem Computertomographen ermittelt werden. Die Meßstrecken und deren statistische Verteilung sind in KALTHOFF (im Druck) ausführlich dargestellt.

Der paläontologische Populationsbegriff wird im Sinne von FAHLBUSCH (1970: 94f.) verwendet.

Ergebnisse und Diskussion

Wie oben bereits angedeutet wurden pleistozäne Murmeltierfunde, vor allem aus dem nördlichen Rheinland, bisher als *M. marmota*, als *M. bobak* oder als angeblicher „Kollektivtypus“ *M. primigenia* bestimmt. Vor allem fiel auf, daß die fossilen Murmeltiere ein Mosaik aus *marmota*- und *bobak*-Merkmalen zeigten,

wobei die metrische und morphologische Variabilität dieser „artcharakteristischen“ Merkmale jedoch nur ungenügend untersucht war. Hinzu tritt die Problematik, daß sich die beiden rezenten europäischen Arten osteologisch außerordentlich ähnlich sind. Morphologische Unterschiede treten vor allem am Schädel, untergeordnet auch am Unterkiefer

und am Humerus auf, jedoch können nur typisch ausgebildete Tiere sicher spezifisch zugeordnet werden.

Die Auswertung der Daten des umfangreichen *Marmota*-Materials hat gezeigt, daß es im Jungpleistozän des Rheinlandes tatsächlich zwei Murmeltierspezies gegeben hat. Die Kennzeichen dieser beiden Spezies sowie ihre

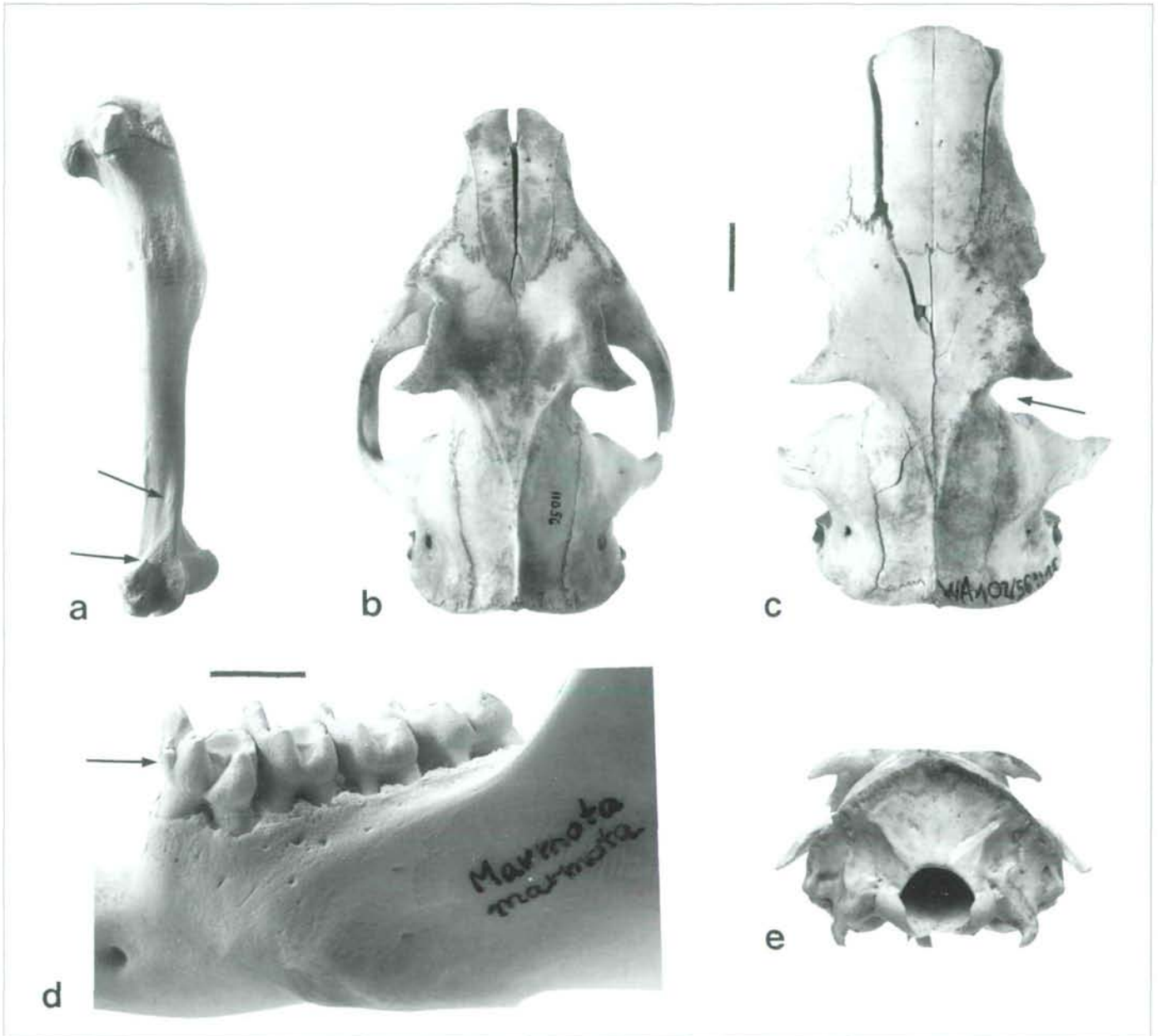


Abb. 2: Fossile und rezente Vertreter der Alpenmurmeltier-Verwandtschaft. a Humerus eines rezenten *M. marmota* von schräg lateral-medial. Eine knöcherne Foramenspanne ist nicht mehr ausgebildet, ihre Ansatzstellen kann man noch durch Rauigkeiten (oberer Pfeil) und ein winziges Knochenspitzen (unterer Pfeil) nachvollziehen. b Schädel eines modernen Alpenmurmeltiers von dorsal im Vergleich zu c Schädel einer jungpleistozänen *M. primigenia* von dorsal. Der signifikante Größenunterschied ist gut erkennbar, außerdem bei beiden der breite, abgerundete Umriß (Pfeil) des freien Raumes zwischen dem Hinterrand des Proc. postorbitalis und der Gehirnkapsel. d Unterkieferzahnreihe von *M. marmota* von lateral. Der Pfeil weist auf das deutlich ausgebildete Erkerchen am P4 inf. e Occipitalregion von *M. primigenia* von caudal mit einem kreisrunden For. magnum. Vertikaler Maßstab für a, b, c, e: 1 cm, horizontaler Maßstab für d: 0,5 cm.

Beziehungen zu den rezenten *M. marmota* und *M. bobak* sollen im folgenden erläutert werden. Dabei muß bemerkt werden, daß eine zeitliche Differenzierung der einzelnen Fundstücke und -bereiche aufgrund mangelhafter Sammeldaten nicht vorgenommen werden kann. Es ist zu hoffen, daß die in Zusammenarbeit mit dem Wiener Institut für Paläontolo-

gie (Univ.-Prof. Dr. G. RABEDER) geplanten ^{14}C -Datierungen hier genauere Informationen liefern werden.

Räumlich und zahlenmäßig dominiert eine Art, die hier als *M. primigenia* (KAUP 1839) bezeichnet wird (Abb. 2c, e). *M. primigenia* gehört ohne Zweifel in die Verwand-

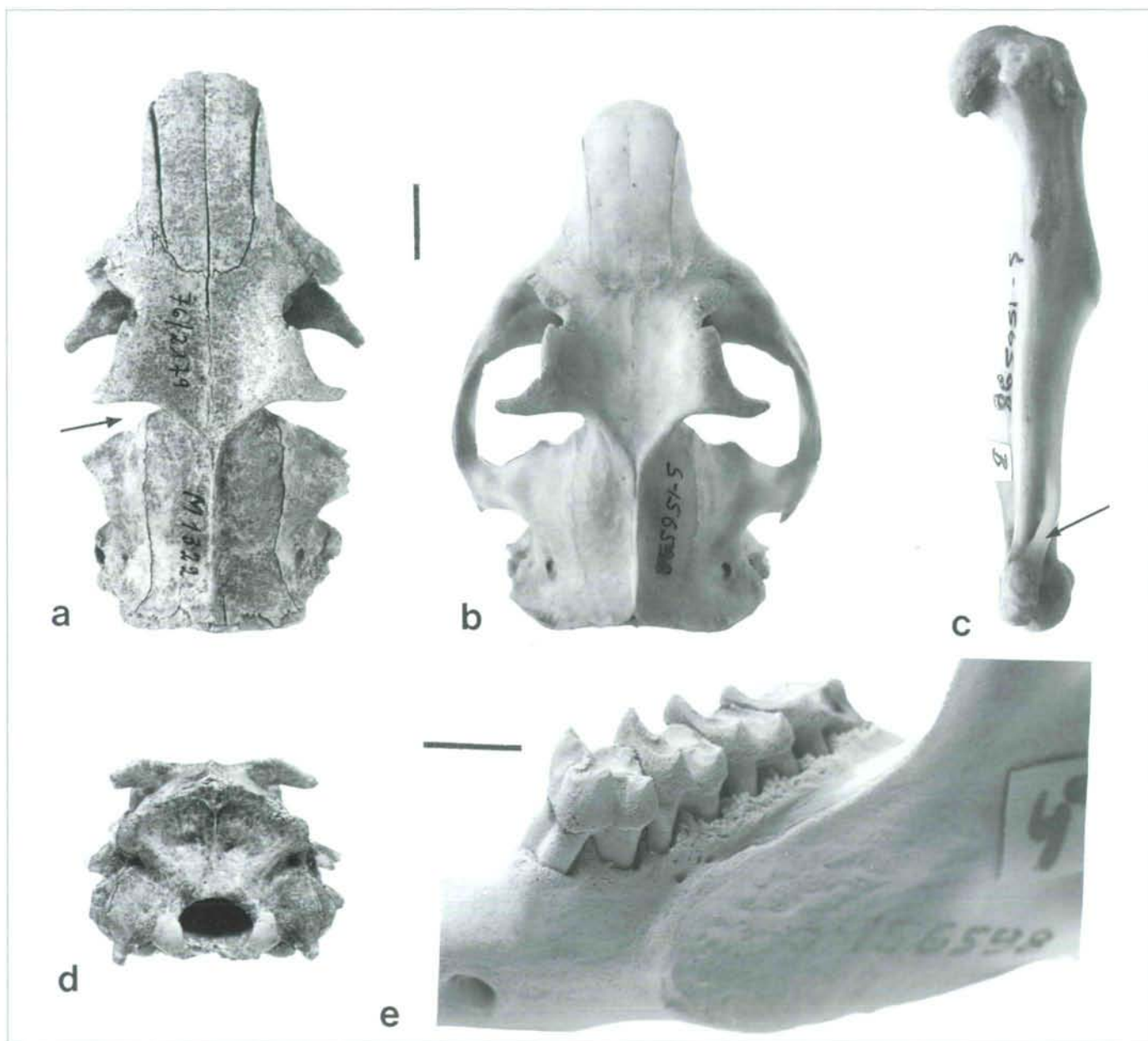


Abb. 3: Fossile und rezente Steppemurmeltiere. a) Schädel eines jungpleistozänen *M. bobak* von dorsal im Vergleich zu b) Schädel eines modernen Bobaks von dorsal. Beide Schädel sind etwa gleich groß, außerdem ist bei beiden der enge, schlitzförmige Umriß (Pfeil) des freien Raumes zwischen dem Hinterrand des Proc. postorbitalis und der Gehirnkapsel gut erkennbar. c) Humerus eines rezenten *M. bobak* von lateral-medial. Am distalen Ende ist typischerweise eine kräftige knöcherne Foramenspanne ausgebildet (Pfeil). d) Occipitalregion des fossilen *M. bobak* von caudal mit einem flachovalen For. magnum. e) Unterkieferzahnreihe eines modernen *M. bobak* von lateral. Am P4 inf. ist kein Erkerchen ausgebildet. Vertikaler Maßstab für a-d: 1 cm, horizontaler Maßstab für e: 0,5 cm.

schaft des modernen Alpenmurmeltieres, ist aber nicht mit diesem identisch. Für eine Verwandtschaft spricht vor allem, daß bei beiden Gruppen die Postorbitalfortsätze deutlich vor der postorbitalen Verengung gelegen sind, so daß von dorsal der Umriß des freien Raumes zwischen dem Hinterrand des Processus postorbitalis und der Gehirnkapsel breit und abgerundet erscheint (Abb. 2b, c). Während alle anderen Merkmale des Schädels teils beträchtlich variieren, und ein Cranium nur aus der Kombination mehrerer typisch ausgebildeter Merkmale spezifisch zugeordnet werden kann, besitzt der oben genannte Umriß die größte artliche Trennschärfe. Auch in allen anderen morphologischen Kennzeichen ist *M. primigenia* dem Alpenmurmeltier außerordentlich ähnlich. Unterschiede ergeben sich jedoch im prozentualen Anteil derjenigen Tiere, die apomorphe Merkmale aufweisen. So liegen beispielsweise wesentlich weniger pleistozäne als rezente Schädel vor, die einen deutlich bogenförmigen Verlauf der Lineae temporales zeigen (plesiomorph: kein Bogen). Ebenso verhält es sich mit einem ausgeprägten Erkerchen (Abb. 2d; plesiomorph: kein Erkerchen, Abb. 3e) bzw. der Wurzelzahl des P4 inf. (primitiv: dreiwurzig, Zwischenstadien: zweieinhalb-wurzig, abgeleitet: zweiwurzig). Hier zeigt sich die zu erwartende Tendenz, daß die stratigraphisch älteren, also jungpleistozänen Murmeltiere eine ursprünglichere Merkmalsverteilung aufweisen als die rezenten Vergleichs-Exemplare. Bemerkenswert ist jedoch, daß die Ausbildung der knöchernen Foramenbrücke am distalen Humerus nicht in dieses Schema paßt. Im primitiven Zustand ist medial oberhalb der Trochlea humeri eine knöcherne Spange über dem For. entepicondyloideum ausgebildet, durch die der Nervus medianus und die Arteria brachialis verlaufen (Abb. 3c). Phylogenetisch wird diese Knochenspange zurückgebildet und vermutlich durch Knorpelgewebe und/oder Sehnen ersetzt. Am distalen Humerus sind dann nur noch kleine Knochenspitzen und/oder Rauigkeiten erkennbar (Abb. 2a), bei vollständiger Rückbildung ist die Stelle glatt. Die Ursache für die Reduktion ist bisher unklar. Bei den mittelrheinischen *M. primigenia* konnte nun bei rund zwei Dritteln der überprüften Oberarmknochen (n=118) ein sehr hoher

Anteil an Tieren mit reduzierter oder fehlender Foramenbrücke festgestellt werden. Damit sind sie gegenüber rezenten *M. marmota*, für die MICHEL (1974) einen Anteil von 88 Prozent mit knöcherner Brücke angibt, eindeutig fortschrittlicher. Ein weiteres wichtiges Unterscheidungskriterium der beiden verwandten Arten ist die Körpergröße: Wie bei eiszeitlichen Arten oft üblich, übersteigt diese bei *M. primigenia* diejenige von *M. marmota*, und zwar um etwa 10 Prozent.

Als zweite pleistozäne Art ist im Rheinland ein Steppenmurmeltier vertreten, das hier als *M. bobak* angesprochen wird (Abb. 3a, d). Es ist sowohl metrisch als auch morphologisch nicht vom modernen Bobak zu unterscheiden. Die Reste von *M. bobak* kommen ausschließlich aus dem Mainzer Becken, wobei ein Cranium sogar aus Eppelsheim, der Fundstelle des KAUP'schen Typus für *M. primigenia*, stammt. Der eiszeitliche Bobak ist mit nur 10 untersuchten Schädeln stark unterrepräsentiert, so daß die statistische Schwankungsbreite der Merkmale damit nur ungenügend erfaßt werden konnte. Die analysierten Fundstücke zeigen eine erstaunliche Stetigkeit der *bobak*-typischen Merkmale wie einen engen, schlitzförmigen Umriß des freien Raumes zwischen dem Hinterrand des Proc. postorbitalis und der Gehirnkapsel (Abb. 3a, b), den Verlauf der Lineae temp. ohne Bogen, ein flachovales For. magnum (Abb. 3d; im Gegensatz zum meist kreisrunden der Alpenmurmeltier-Linie), das fehlende Erkerchen (Abb. 3e) sowie zwei Wurzeln am P4 inf. und eine dicke Knochenspange an distalen Humerus (Abb. 3c).

Die Ergebnisse belegen, daß im Untersuchungsgebiet Mittelrhein zwei verschiedene Murmeltier-Typen auftreten. Dominierend ist ein großes Murmeltier, das von KAUP 1839 als *M. primigenia* beschrieben wurde und dem Eppelsheimer Typusmaterial entspricht, und das dem Alpenmurmeltier *M. marmota* sehr ähnlich ist. Daneben gibt es eine zweite Spezies, *M. bobak*, die nur aus dem Mainzer Becken von zwei Fundstellen (Mosbach und Eppelsheim) mit 10 Schädeln belegt ist. Metrisch und morphologisch ist dieses pleistozäne Steppenmurmeltier identisch mit der rezenten Art.

Es stellt sich nun die Frage nach den verwandtschaftlichen Beziehung der mittelrheinischen Funde von *M. primigenia* zu heutigen *M. marmota*. Sie läßt sich zum jetzigen Stand der Untersuchungen noch nicht endgültig beantworten, die bereits vorliegenden Resultate und erste, nur auf einer kleinen Datenmenge beruhende Hinweise sollen hier aber schon diskutiert werden. Faktum ist, daß sich *M. primigenia* mit einer um 10 Prozent höheren Körpergröße signifikant vom Alpenmurmeltier unterscheidet. Daneben zeigen wesentlich mehr Individuen von *M. primigenia* eine fortgeschrittene oder gar vollständige Reduktion der knöchernen Foramenbrücke am Humerus, als das bei den rezenten Tieren beobachtet werden kann. Vor allem letzteres Merkmal ist ein wichtiges Argument für die Annahme, daß sich das heutige Alpenmurmeltier nicht aus den *M. primigenia*-Populationen des Untersuchungsgebietes entwickelt hat. Erste Vergleiche mit Fossilmaterial aus der Steiermark haben gezeigt, daß dort bei nahezu allen untersuchten Tiere eine gut ausgebildete Knochenspanne auftritt.

In diesem Zusammenhang ist auch das regionale und stratigraphische Auftreten von Murmeltieren im nördlichen Mitteleuropa von Bedeutung. Die Gattung *Marmota* kann als Einwanderer aus dem asiatischen Raum nach Mitteleuropa erstmals im Villafranchium mit zwei Einzelfunden aus Österreich (Deutsch-Altenburg) und Kroatien nachgewiesen werden (RABEDER 1976; MALEZ & RABEDER 1984). Es folgt eine lange Lücke bis zum obersten Mittelpleistozän. Erst im Jungpleistozän werden Murmeltiere auf einmal recht häufig und sind regelmäßig in Faunen mit kühl angepaßten Arten vertreten. Ist die beobachtete fehlende Kontinuität nur eine Lücke im Fossilbericht oder sind Murmeltiere im oberen Alt- und fast während des gesamten Mittelpleistozäns tatsächlich nicht in Mitteleuropa vorgekommen? Unter der Annahme, daß die Gattung *Marmota* seit ihrem Erscheinen im Villafranchium im Alpenraum kontinuierlich verbreitet war, ist es denkbar, daß Murmeltiere auch während des Mittelpleistozäns nach Norden vorgedrungen sind, und in diesen nördlichen Habitaten in den verschiedenen Wärmeschwankungen sowie im Eem lokal wieder ausstarben. Leider kennt man im nördlichen Mitteleuropa nur sehr wenige mittelpleistozäne

Faunen, die durch kühle Klimaverhältnisse anzeigende Säugertaxa gekennzeichnet sind, wie beispielsweise Ariendorf, Süßenborn, Mosbach oder Hunas (KOENIGSWALD & HEINRICH im Druck). Die Gattung *Marmota* ist in den genannten Fundstellen bisher nur durch wenig Material in Hunas bei Nürnberg nachgewiesen (HELLER et al. 1983). Bisher fehlen Murmeltiere im oberen Alt- und Mittelpleistozän des Alpenraumes. Es sollte erwähnt werden, daß die Altersstellung der bei KALTHOFF (im Druck) als ausgehendes Mittelpleistozän eingestuft Funde aus dem Neuwieder Becken nicht gesichert ist.

Faßt man die Ergebnisse zusammen, könnte man folgendes, noch hypothetisches Bild entwerfen: Ausgehend von Populationen aus dem alpinen Raum besiedeln Murmeltiere ein- oder mehrmalig vergleichbare Habitate im Mittelgebirgsraum und dringen im Jungpleistozän nach Norden bis an den Mittelrhein (KALTHOFF im Druck) und die Niederlande (z.B. MOL 1992) vor. Morphologisch machen sie dort eine geringfügige, eigenständige Weiterentwicklung durch und erlöschen an der Pleistozän/Holozän-Grenze. Die rezenten *M. marmota* sind aus den im Alpenraum angestammten Populationen hervorgegangen, von denen angenommen wird, daß sie hier seit dem Altpleistozän verbreitet sind. Ebenfalls ein- oder mehrmalig sind im Jungpleistozän Steppenmurmeltiere aus dem Osten bis nach Deutschland vorgedrungen. Während sie beispielsweise in Böhmen oder im östlichen Deutschland die einzige vorkommende Art sind, treten sie am Mittelrhein gemeinsam mit *M. primigenia* auf. Aufgrund mangelhafter stratigraphischer Auflösung des Fossilmaterials sind jedoch weder Aussagen über eine Gleichzeitigkeit noch über eine zeitliche Staffelung des Auftretens möglich.

Die noch anstehenden Vergleichsuntersuchungen werden ebenso wie die ¹⁴C-Datierungen helfen, den obigen Evolutionsgang zu prüfen und zu verfeinern. Solange hier noch keine bessere Datenlage vorliegt, möchte ich es für die mittelrheinischen Murmeltiere bei dem KAUPschen Namen *M. primigenia* belassen, obwohl die beobachteten Verschiedenheiten zu *M. marmota* vielleicht nur auf dem Unterart-Level anzusiedeln sind.

Zusammenfassung

Reiche Neufunde von jungpleistozänen Murmeltierknochen aus dem Neuwieder und Mainzer Becken ermöglichen erstmals eine eingehende osteologische Analyse zur Klärung der artlichen Zugehörigkeit dieser großen Erdhörnchen außerhalb des Alpenraumes. Die Ergebnisse zeigen, daß im Untersuchungsgebiet zwei unterscheidbare Murmeltierspezies vorkommen: *M. primigenia* als großes, gut belegtes Murmeltier, das eng mit dem rezenten Alpenmurmeltier verwandt ist, sowie wenige Nachweise einer zweiten Art, *M. bobak*, die von Osten eingewandert ist und bis ins Mainzer Becken vordringen konnte. Daraus folgert, daß zumindestens im Jungpleistozän zwei Murmeltierspezies nebeneinander auftreten und eine Trennung der beiden rezenten europäischen Arten zu diesem Zeitpunkt schon bestanden hat. Sie ist somit nicht eine Folge der Klimaverbesserung und der damit verbundenen geographischen Separation zum Ende der letzten Kaltzeit.

Vorläufige Ergebnisse der Untersuchung von Fossilmaterial aus dem Alpenraum lassen vermuten, daß die modernen Alpenmurmeltiere auf diese eiszeitlichen alpinen Populationen zurückzuführen sind und nicht auf die mittlrheinischen *M. primigenia*. Im Zuge der Wiederbewaldung zum Ende des Pleistozäns sind letztere im Mittelgebirgsraum ohne Nachkommen ausgestorben.

Danksagung

Für die Möglichkeit zur Bearbeitung des Fossilmaterials danke ich vor allem dem Museum Schloß Monrepos in Neuwied sowie dem Forschungsinstitut und Museum Senckenberg in Frankfurt, dem Museum Alexander Koenig in Bonn, der Universität Düsseldorf, dem Geologischen Museum der Universität Münster, dem Schloßparkmuseum Bad Kreuznach, dem Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart, dem Hessischen Landesmuseum Darmstadt, dem Museum Wiesbaden, dem Naturhistorischen Museum Mainz, dem Institut für Paläontologie in Bonn und den Herren Th. KELLER (Wiesbaden), W. VON KOENIGSWALD (Bonn), M. POSCHMANN (Koblenz), Th. SCHINDLER (Essenheim) und

K. WÜRGES (Mühlheim-Kärlich). Einige der genannten Institutionen sowie die Naturhistorischen Museen in Bern und Wien und die Zoologischen Institute in Zürich, Kiew und Moskau stellen rezentes Vergleichsmaterial zur Verfügung. Für kritische Diskussion und Anregungen möchte ich Herrn Prof. Dr. W. VON KOENIGSWALD und Dr. Th. MÖRS (beide Bonn) meinen Dank aussprechen, ebenso Herrn Dr. med. H. SCHÜLLER, der mir die Untersuchung mit dem Computertomographen der Universitätsklinik Bonn-Venusberg ermöglichte. Herrn Dr. K. BAUER (Wien) sei für die kritische Durchsicht des Manuskripts gedankt. Herrn G. OLESCHINSKI (Bonn) gebührt Dank für die bewährten guten Photos.

Literatur

- BOSINSKI G., KRÖGER K., SCHÄFER J. & E. TURNER (1986): Altsteinzeitliche Siedlungsplätze auf den Osteifel-Vulkanen. — Jb. Röm.-Germ. Zentralmus. Mainz **33**: 97-130.
- FAHLBUSCH V. (1970): Populationsverschiebungen bei tertiären Nagetieren, eine Studie an oligozänen und miozänen Eomyiden Europas. — Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl. NF. **145**: 136 pp.
- HAGMANN G. (1909): Über die diluvialen Murmeltiere im Rheingebiet und ihre Beziehung zu den lebenden Murmeltieren Europas. — Mitt. Geol. Landesanst. Elsaß-Lothringen **6**: 369-394.
- HELLER F., BRUNNACKER K., FREUND G., GROISS J.T., JÁNOSSY D., SCHOCH W., SCHWEINGRUBER F., STADIE C. & R. STREIT (1983): Die Höhlenruine Hunas bei Hartmannshof (Landkreis Nürnberger Land). Eine paläontologische und urgeschichtliche Fundstelle aus dem Spät-RiB. — Bonn, 407 pp.
- KALTHOFF D.C. (im Druck): Ist *Marmota primigenia* (KAUP) eine eigenständige Art? Osteologische Variabilität pleistozäner *Marmota*-Populationen (Rodentia: Sciuridae) im Neuwieder Becken (Rheinland-Pfalz, Deutschland) und benachbarter Gebiete. — *Kaupia* **9**.
- KAUP J.J. (1839): Description d'ossements fossiles de Mammifères inconnus jusqu'à présent qui se trouvent au Museum grand-ducal de Darmstadt. — Darmstadt, Bd. **5**: pp. 110-112.
- KOENIGSWALD W.V. & W.D. HEINRICH (im Druck): Mittelpleistozäne Säugetierfaunen aus Mitteleuropa - der Versuch einer biostratigraphischen Zuordnung. — *Kaupia* **9**.
- LIEBE K.T. (1878): Das diluviale Murmeltier Ostthüringens und seine Beziehungen zum Bobac und zur Marmotte. — *Der Zoologische Garten* **19/2**: 1-7.
- MALEZ M. & G. RABEDER (1984): Neues Fundmaterial von Kleinsäugetern aus der altpleistozänen Spaltenfüllung Podumci 1 in Norddalmatien (Kroati-

- en, Jugoslawien). — Beitr. Paläont. Österr. **11**: 439-510.
- MICHEL F. (1971): Beiträge zur Osteologie der Murmeltiere. Die Ausbildung einiger Eigenschaften des Schädels des rezenten Alpenmurmeltieres *Marmota marmota marmota* (LINNÉ, 1758) und deren Abhängigkeit von Alter und Geschlecht. — Mitt. Naturforsch. Ges. Bern, NF **28**: 23-37.
- MICHEL F. (1972): Beiträge zur Osteologie der Murmeltiere. Weitere Studien an den Schädeln des pleistozänen und rezenten Murmeltieres *Marmota marmota marmota* (LINNÉ, 1758). — Mitt. Naturforsch. Ges. Bern, NF **29**: 55-62.
- MICHEL F. (1974): Beiträge zur Osteologie der Murmeltiere. Die Gestalt des Humerus, besonders des Foramen entepicondyloideum, und deren Veränderung vom Pleistozän bis zur Gegenwart bei *Marmota marmota* (L.). — Mitt. der Naturforsch. Ges. Bern, NF **31**: 25-48.
- MOL D. (1992): Een Pleistocene steenbok in de laagvlakke van de Beneden-Rijn. — Grondboor & Hamer, **4/5/6**: 93-98.
- NEHRING A. (1876): Beiträge zur Kenntnis der Diluvialfauna. 3. *Arctomys bobac fossilis*. — Z. f. ges. Naturwiss. **14** (47 u. 48): 231-236.
- NEHRING A. (1887): Ueber fossile *Arctomys*-Reste vom Süd-Ural und vom Rhein. — Sitzber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin **1**: 1-7.
- RABEDER G. (1976): Die Carnivoren (Mammalia) aus dem Altpleistozän von Deutsch-Altenburg 2. — Beitr. Paläont. Österr. **1**: 5-119.
- SCHÄFF E. (1887): Beitrag zur genaueren Kenntnis der diluvialen Murmeltiere. — Archiv f. Naturgesch.: **53**: 118-130.
- SCHWARZE G. (1879): Ueber das Vorkommen fossiler Knochen am Unkelstein. — Verh. naturhist. Ver. preuß. Rheinld. Westf. **36**: 107-142.
- STUDER T. (1888): Ueber die *Arctomys*-reste aus dem Diluvium der Umgegend von Bern. — Mitt. naturforsch. Ges. Bern 1888: pp. 71-80.
- WEGNER H.-H. (Hrsg.) (1997): Die Schädelkalotte eines Neandertalers aus dem Wannenvulkan bei Ochtenburg, Kreis Mayen-Koblenz. — Berichte zur Archäologie am Mittelrhein und Mosel **5**, Trierer Zeitschr. Beih. **23**: 11-28.
- WEHRLI H. (1935a): Zur Osteologie der Gattung *Marmota* BLUMENBACH (*Arctomys* SCHREB.). — Z. Säugetierk. **10** (1): 1-32.
- WEHRLI H. (1935b): Die diluvialen Murmeltiere Deutschlands. — Palaeont. Zschr. **17**: 204-243.
- WOLDRICH J.N. (1888): Steppenfauna bei Außig in Böhmen. — Verh. k. k. geol. Reichsanst. Wien 1888 (4): 108-109.
- WOLDRICH J.N. (1897): Fossile Steppenfauna aus der Bulowka nächst Kosir bei Prag und ihre geologisch-physiographische Bedeutung. — N. Jb. f. Min., Geol. und Paläont. 1897 (II Bd.): 170-176.

Anschrift der Verfasserin

Dr. Daniela C. KALTHOFF
Institut für Paläontologie der Uni-
versität Bonn
Nussallee 8
D-53115 Bonn
Germany
Email: d.kalthoff@uni-bonn.de