

Zur Pleistozän-Holozän-Grenze in der Kleinsäugerfauna Süddeutschlands

VON GERHARD STORCH

Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt a. M.

Eingang des Ms. 18. 8. 1973

Einleitung

Dieser Bericht bezieht sich auf Material aus dem Raum zwischen oberer Donau und Nordhessen. Die im folgenden als jungpleistozän bezeichneten Funde stammen aus dem Hoch- und ganz vorwiegend dem Spätwürm. Auf Grund seiner Lage zwischen alpiner und nordischer Vereisung erfuhr dieses Periglazialgebiet eine extreme Auswirkung der jungpleistozänen Kaltphasen. Offene, durch Trockenheit und Kälte gekennzeichnete Kaltsteppen bestimmen die Landschaft während dieser Abschnitte (auch für das folgende vgl. FIRBAS 1952; FRENZEL 1967, 1968; LANG 1952). Es fehlen Gebirge mit starker Reliefgliederung, die verschiedenartige Geländeklimate und damit ausgedehntere Standorte eines anspruchsvolleren Pflanzenwuchses hätten bedingen können.

In Warmzeiten und bei kleineren Wärmeschwankungen machte sich die Lage unseres Gebietes im mehr ozeanischen Klimabereich bemerkbar, so daß es hier zu einschneidenden Veränderungen an der Pleistozän-Holozän-Wende kommen mußte. Das Klima und auch der Pflanzenwuchs kontinentaler Bereiche Eurasiens wie etwa Sibiriens oder der innerasiatischen Steppengebiete lassen hingegen eine viel größere Stabilität erkennen.

Die biostratigraphische und paläoklimatische Pleistozän-Holozän-Grenze wird allgemein an das Ende der Jüngeren Dryas-Zeit vor etwa 10 000 Jahren gelegt, denn später kommen keine Kaltzeiten mehr in den Tieflagen der mittleren Breiten vor. In diesem Übergangsbereich werden in den Gebieten heutiger Laubwaldklimate der kühlgemäßigten Breiten die spätglazialen Kaltsteppen durch Wälder — zunächst aus Kiefer und Birke, später in zunehmendem Ausmaß aus edleren Laubhölzern — abgelöst. Dieser Wechsel nahm in unserem Gebiet einen dramatischen, weil schnellen und einschneidenden Verlauf. In Verbindung hiermit läßt sich die Kleinsäugerfauna grundsätzlich in drei Gruppen aufteilen: 1. Arten der jungpleistozänen Kaltsteppen, 2. Arten unserer gemäßigten Holozänfauna und 3. „durchgehende Arten“, die sich gleichermaßen in den Gemeinschaften 1 und 2 vorfinden.

Eine Kleinsäugerfauna kann auf Umweltveränderungen durch Aussterben, Wanderungen und stammesgeschichtliche Änderungen einzelner Arten reagieren. Im folgenden soll gezeigt werden, daß beim Zustandekommen unserer heutigen Fauna an der Pleistozän-Holozän-Wende die beiden erstgenannten Punkte ausschlaggebend sind. In einigen Beispielen soll dargestellt werden, daß dies auch für viele der — anscheinend — durchlaufenden Formen gilt, für die vielfach stammesgeschichtliche Vorgänge im Bereich der Pleistozän-Holozän-Wende in Anspruch genommen wurden.

1. Arten der jungpleistozänen Kaltsteppen

Sie bestehen zum weitaus größten Teil noch heute, aber sie leben nicht mehr wie im Jungpleistozän alle nebeneinander, sondern in geographisch und auch ökologisch ge-

schiedenen Gebieten. Die jungpleistozänen Kaltsteppen stellten für sie alle einen „Kompromiß“ dar und können mit keinem ihrer heutigen Lebensräume direkt verglichen werden (vgl. STORCH 1969). Diese Arten besiedeln jetzt ganz überwiegend oder ausschließlich Tundren wie der Halsbandlemming (*Dicrostonyx torquatus*) oder der Lemming (*Lemmus lemmus*), Steppen wie der Zwergpfeifhase (*Ochotona pusilla*), der Große Pferdespringer (*Allactaga jaculus*) oder der Dshungarische Zwerghamster (*Phodopus sungorus*) und schließlich Hochgebirge wie die Schneemaus (*Microtus nivalis*) oder das Alpenmurmeltier (*Marmota marmota*). Das Kennzeichnende an ihren Biotopen – Fehlen geschlossener Wälder und große Winterkälte – war entsprechend auch im Jungpleistozän unseres Gebiets verwirklicht.

Das Nebeneinander dieser Tiere in Mitteleuropa ist das Ergebnis von Wanderungen. Die Hochgebirgsarten, die in den Alpen ihre heutigen Lebensbereiche spätestens seit dem letzten Interglazial eingenommen hatten (vgl. STEHLIN 1932, 1933), mußten und konnten während kalter Phasen ihre Areale auf periglaziale Tieflagen ausdehnen. Tundren- und Steppentiere drangen von Osten her vor. Ihr teilweise gemeinsames Erscheinen kann dadurch erleichtert worden sein, daß der Waldgürtel, der ihre heutigen Verbreitungsgebiete in Osteuropa und Sibirien trennt, während kalter Phasen etwas aufgelockert wurde (WOLDSTEDT 1969) und ein Waldgürtel in Mittel- und Westeuropa dann überhaupt fehlt. Daraus und aus der postglazialen Wiederschließung des Waldes kann auch das im wesentlichen zweigeteilte paläarktische Areal der Schmalschädlichen Wühlmaus (*Mirotus gregalis*, Verbreitungskarte bei BOBRINSKIJ et al. 1965) resultieren. Die jungpleistozänen Expansionsphasen betrafen aber nicht alle Arten in gleicher Weise, sondern sie waren abhängig von den jeweils herrschenden ökologischen und Konkurrenzverhältnissen und der ökologischen Valenz der Tiere. So lassen sich beim Großen Pferdespringer (*Allactaga jaculus*) zeitlich begrenzte Vorstöße in Europa nachweisen (CHALINE 1972; JÁNOSSY 1961), wohingegen andere Arten während des Jungpleistozäns unser Gebiet sehr viel länger besiedelten und sich sogar in Europa artlich gegenüber ihren asiatischen Herkunftspopulationen differenzieren konnten wie z. B. im Subgenus *Colobotis* die Zieselart *Citellus superciliosus* (vgl. GROMOV et al. 1965).

Es wurde eingangs darauf hingewiesen, daß sich die Klimaschwankungen des gesamten Quartärs im Untersuchungsgebiet sehr viel stärker ausprägten als in den kontinentalen Gebieten Osteuropa, Sibirien oder Innerasien (vgl. auch MOREAU 1955). In diesen Gebieten muß die hier betrachtete Kleinsäugergruppe ihren ökologischen Charakter erworben haben: ihre heutigen offenen, durch große Winterkälte gekennzeichneten Lebensräume bestanden dort seit dem Pliozän ohne die einschneidenden Veränderungen wie in Mittel- und Westeuropa während der Interglaziale. Und sie waren sicherlich auch während des älteren Pleistozäns dort viel mehr verwirklicht als in unserem Untersuchungsgebiet, wo glaziale Kleinsäugerfaunen im Gegensatz zu den jungpleistozänen eher gemäßigten, „Misch“charakter besaßen.

Im ausgehenden Pleistozän bestimmten Tierarten der Kaltsteppen das Bild unserer Kleinsäugerfauna. Das auffälligste Ereignis des Faunenwechsels im Bereich der Pleistozän-Holozän-Wende ist ihr rasches, weitgehend gemeinsames Verschwinden. Die schnell voranschreitende Bewaldung vernichtete ihre Biotope. Diejenigen Populationen der Hochgebirgstiere, die während kalter Phasen in der Nachbarschaft ihrer ehemaligen Lebensräume gelebt hatten, konnten sich wieder dorthin zurückziehen, während Tundren- und Steppenarten im westlichen Europa eliminiert wurden. Für die beiden letztgenannten Gruppen ist sicherlich kein „Nachhauselaufen“ in ihre jetzigen Areale anzunehmen, denn die Bewaldung schritt nicht langsam von West nach Ost voran. Ihr Aussterben bei uns konnte dadurch beschleunigt werden, daß sich bei stetiger Reduktion der Lebensräume bestehende Konkurrenzverhältnisse verschärften oder neue entstanden, daß in Jahren mit Populationstiefs die Geburtenraten den Zoll an

den erhöhten Umweltdruck unterschritten und daß eine Art natürlich von einer Klimaänderung zunächst und entscheidender an ihrer Arealperipherie betroffen wird (vgl. GUILDAY 1967; GUTHRIE 1968). Es entfiel schließlich auch die Möglichkeit, den Umweltwechsel auf Grund stammesgeschichtlicher Veränderungen zu überdauern, denn dazu vollzog er sich zu schnell. Aus dieser Gruppe überlebte die Nordische Wühlmaus (*Microtus oeconomus*) länger — im Untersuchungsgebiet mindestens bis ins Neolithikum (STORCH, im Druck), und isolierte Reliktorkommen bestehen noch heute in Nord- und dem südöstlichen Mitteleuropa. Sie meidet zwar geschlossenen Wald, ihr eurasischer Verbreitungsschwerpunkt ist aber geographisch mit dem Waldgürtel der kühlgemäßigten Breiten verbunden. Entsprechend blieben ihr sicher nasse, unbewaldete Biotope an Gewässern oder in Brüchen über die Pleistozän-Holozän-Grenze hinaus im Untersuchungsgebiet erhalten.

2. Arten unserer gemäßigten Holozänfauna

Einige von ihnen wie z. B. Rötelmaus (*Clethrionomys glareolus*) und Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis*) lassen sich — wenn auch quantitativ meist nicht bedeutend — auch im Jungpleistozän nachweisen. Während kalter Phasen fehlten sie allerdings in weiten Gebieten völlig; im Süden des Untersuchungsgebiets haben ihnen zusagende waldigere Biotope an lokalen Kleinstandorten wie Steilufeln von Flüssen aber wahrscheinlich auch dann bestanden. Besonders die Vegetationsentwicklung während der Interstadiale — etwa die Wärmeschwankungen des Spätglazials — haben ihre Ausbreitung aber sicher gefördert. Wald drang in diesen Abschnitten vor allem entlang der Flüsse von Süden her vor, und es bildete sich ein den heutigen Waldsteppen oder Parktundren ähnlicher Landschaftstyp aus. Diese aufgelockerten Waldbestände bestanden in der Regel aus Baumbirken und -kiefern, nicht aber aus anspruchsvolleren Arten (vgl. auch Beiträge des Vegetationsgeschichtlichen Symposiums, Innsbruck 1971). Dies und die auch während dieser Wärmeoszillationen weiter herrschende Winterkälte und die Trockenheit verhinderten wohl das Erscheinen einer größeren Zahl von Kleinsäugerarten aus dieser Gruppe.

Mit dem Verschwinden der Kaltsteppengesellschaften etablierte sich das Gros der Arten unserer heutigen Fauna. Letzteres läßt im Gegensatz zu ersterem eine zeitliche Staffelung erkennen: Ein Klimarückschlag macht sich in einem Gebiet mehr pauschal bemerkbar, während sich eine Klimaverbesserung differenzierter offenbart. Hierbei hängt das zeitliche Erscheinen von Pflanzen- und Tierarten ab von der geographischen Lage ihrer kaltzeitlichen Refugien, ihrer Ausbreitungsgeschwindigkeit, den Konkurrenzverhältnissen zu ihren Mitwanderern und schließlich von ihrer ökologischen Valenz. Zudem könnte sich die postglaziale Erwärmung im Norden unseres Untersuchungsgebiets später durchgesetzt haben, da hier vielleicht ein abkühlender Einfluß restlicher Eiskappen vorhanden war (FRENZEL 1967; LANG 1952; SOERGEL 1940). Während die Arten der Kaltsteppen von Osten her in das Untersuchungsgebiet vordrungen waren, ist für die Holozänfauna eine Einwanderung ganz überwiegend aus südlicher Richtung anzunehmen.

3. „Durchgehende Arten“

Ihren Populationen müßte während der biologischen Caesur an der Pleistozän-Holozän-Wende eine sehr beachtliche ökologische Valenz unterstellt werden. Soweit ihre Überreste Unterschiede erkennen lassen, werden im Schrifttum die jungeszeitlichen Tiere gegenüber den holozänen vielfach als eigene Unterart gekennzeichnet. Da die eiszeitlichen Reste gewöhnlich die größeren sind, wird zur Interpretation dieses Unterschieds vielfach die BERGMANNsche Klimaregel herangezogen. Sie soll ihren Ausdruck



Abb. 1 (links). Oberarmknochen des Jungeiszeitlichen Riesenmaulwurfs (*Talpa magna*, Würmeiszeit) — Abb. 2 (rechts). Oberarmknochen des Europäischen Maulwurfs (*T. europaea*, Neolithikum).

sowohl in räumlich während der Pleistozän-Holozän-Wende einander ablösenden als auch direkt in ansässigen Populationen einer Art finden.

Im folgenden soll jedoch an Hand einiger Beispiele gezeigt werden, daß der Faunenwechsel an der Pleistozän-Holozän-Grenze noch weitreichender war als es die Leitformen der beiden erstgenannten Gruppen erkennen lassen und auch anscheinend durchlaufende Arten betraf. Es wird hier auf die ausführliche Beschreibung morphologischer Details verzichtet (für die Schermäuse [*Arvicola*] wurde dies schon an anderer Stelle ausgeführt [STORCH 1971]). Die Abbildungen 1—6 zeigen einige der wesentlichen Unterschiede bei den hier ausgewählten Beispielen Maulwürfe (*Talpa*), Waldspitzmäuse (*Sorex*), Schermäuse (*Arvicola*), Hamster (*Cricetus*) und Feld-/Erdmäuse (*Microtus arvalis/agrestis*). Die Unterschiede zwischen den jungpleistozänen und den holozänen Tieren sind besonders auffällig in den folgenden drei Punkten.

a. *Größe*: Jungpleistozäne Maulwürfe zeichnen sich im Untersuchungsgebiet gegenüber holozänen durch ihre außerordentliche Körpergröße aus (Abb. 1—2). Beim rezenten Europäischen Maulwurf (*Talpa europaea*) besteht ein ausgeprägter Größendimorphismus der Geschlechter und eine sehr große individuelle ökologische Größenvariabilität. Bei großer Nahrungskapazität des Bodens sind die Tiere in der Regel großwüchsig, ohne jedoch die Ausmaße der eiszeitlichen zu erreichen, und entsprechend sind sie am Nordrand ihres heutigen eurasischen Verbreitungsgebiets, wo härtere Winter herrschen, relativ klein (STEIN, z. B. 1963). Hätte sich der Größensprung an der Pleistozän-Holozän-Grenze nur auf ökologischer Grundlage vollzogen, so müßte man trotz der holozänen Aufwärmung eine rapide und einschneidende Verschlechterung der Lebensverhältnisse für den Maulwurf annehmen. Dagegen spricht auch die gesamte übrige Kleinsäugerfauna! Weiterhin vollzieht sich der Größenübergang in meinem Material sprunghaft und zum gleichen Zeitpunkt wie die Ablösung der Kaltsteppenfauna durch die gemäßigte. Diese Beobachtung beantwortet allerdings noch nicht die Frage, ob hierbei verschieden große Populationen einer Art oder verschiedene Arten im Untersuchungsgebiet einander ersetzen. Es lassen sich hierzu aber zusätzliche Befunde aus anderen Gebieten heranziehen wie z. B. aus dem Jungpleistozän von Niederösterreich (WOLDŘICH 1893; WETTSTEIN 1938): Dort liegen beide Größenkategorien ohne Übergangsformen in der gleichen Fundschicht vor. Die große metrische Variationsbreite der Maulwurfreste in manchen süddeutschen jungpleistozänen Fundstellen (z. B. HELLER 1955) könnte auch hier auf das Vorhandensein beider hinweisen.

Ich sehe in diesem jungpleistozänen Riesenmaulwurf eine eigene, an die extremen Bedingungen der Kaltsteppe angepasste Art, *Talpa magna* Woldrich, die zusammen mit Lemmingsen, Pfeifhasen usw. durch die holozäne Klimaverbesserung eliminiert wurde. Das Nebeneinander mit dem Europäischen Maulwurf war im Jungpleistozän dort möglich, wo die lokalen Verhältnisse für letzteren einigermaßen günstig waren. Auf mögliche morphologische Unterschiede weist HELLER (1955) hin (vgl. auch in Abb. 1–2 die Einziehungen unter den Epicondyli).

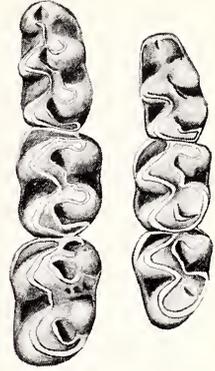


Abb. 3 (links). Kauflächen der unteren Molarenreihen des Jungpleistozänen Riesenhamsters (*Cricetus major*) — Abb. 4 (rechts). Kauflächen des rezenten Hamsters (*Cricetus*). (Zeichn. A. HELFRICHT)

Auch beim Hamster zeichnen sich jungpleistozäne gegenüber rezenten Tieren durch ihre beträchtliche Größe aus (Abb. 3–4). Hier ist die Frage nach dem Zeitpunkt der Ablösung im Untersuchungsgebiet aber schwierig zu beantworten. Darauf soll am Beispiel von Funden aus dem Gebiet der oberen Donau hingewiesen werden. Dort sind Reste des Riesenhamsters in jungpleistozänen Ablagerungen recht häufig. Spärliche Hamsterreste, die über die Dimensionen der Tiere weniger aussagen, liegen auch aus altholozänen Fundkomplexen vor (für das Mesolithikum s. TOBIEN 1939; STORCH, im Druck). WERTH (1936) und VOGEL (1940) nehmen nun an, daß sich die heutigen Hamsterpopulationen dieses Raums direkt von den jungpleistozänen ableiten. Für altholozäne Tiere könnte diese Annahme meines Erachtens gerechtfertigt sein: Das Gebiet der oberen Donau zeigte im Mesolithikum das Bild einer mehr oder weniger geschlossenen Waldlandschaft, und Hamstervorkommen gehen daher wahrscheinlich eher auf ein Überdauern an geeigneten unbewaldeten Kleinstandorten etwa auf der Alb als auf Einwanderung in eine solche grundsätzlich nicht zusagende Waldlandschaft zurück.

Die Ableitung des rezenten *Cricetus cricetus* von der jungpleistozänen Riesenform ist nach FAHLBUSCH (1970:426) nicht möglich. Hiergegen spricht das kompliziertere Kronenmuster und auch die relative Größe der dritten Molaren bei den eiszeitlichen Riesenhamstern (s. Abb. 3–4). Die jungpleistozänen Tiere klassifiziere ich als *C. major* Woldrich. Es bleibt zu belegen, ob der heutige Feldhamster erst nach dem Einsetzen der starken Rodung der Wälder und der Ausbreitung des Getreideanbaus von Osten her vordrang.

b. *Morphologie*: Andeutungsweise wurde schon auf morphologische Unterschiede bei Maulwürfen und Hamstern hingewiesen.

Die Schermaus aus jungpleistozänen Kaltsteppenfaunen unterscheidet sich von der holozänen *Arvicola terrestris* vor allem durch: 1. Sehr starke und regelmäßige Proodontie der oberen Schneidezähne (Abb. 5–6). Dies ist ein Merkmal von weitgehend subterran lebenden Wühlmausarten. 2. Relativ breite Nasenbeine. Dieses Maß ist gerade in der Gattung *Arvicola* von großem diagnostischem Wert (REICHSTEIN 1963). 3. Gestreckten Rostralteil des Schädels, was z. B. im relativ langen Oberkiefer-

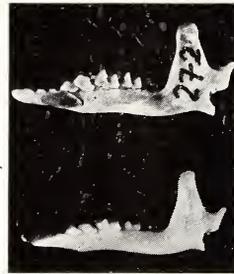


Abb. 5 (oben). Seitliche Schädelansicht der Jungpleistozänen Schermaus (*Arvicola antiquus*) — Abb. 6 (unten). Seitliche Schädelansicht der rezenten Schermaus (*Arvicola terrestris*).

diastema seinen Ausdruck findet. 4. Sehr starke Aufblähung des Endes der Schneidezahnalveole an der Außenseite des Unterkiefers. Die Ausprägung dieses Merkmals hängt bei rezenten Schermäusen zwar vom Lebensalter und der absoluten Größe der Tiere ab, jedoch erreicht sie hier nicht das Ausmaß wie bei jungpleistozänen Exemplaren. — Diese Form endet in meinem Material gemeinsam mit Ziesel, Lemmings usw. am Ende des Spätglazials, und sie scheint während des Jungpleistozäns den Häufigkeitsschwankungen von *Lemmus* und *Dicrostonyx*, nicht aber von „temperierteren“ Wühlmausarten oder Steppenformen zu folgen (STORCH 1973). Unsere heutige Schermaus *Arvicola terrestris* kann gebietsweise im Spätglazial vorliegen (STORCH, im Druck), so daß in manchen Fundkomplexen zwei *Arvicola*-formen nebeneinander auftreten; z. B. ohne taxonomische Bewertung bei MANDACH 1927 und 1930: Kanton Schaffhausen und badischer Hegau. Morphologisch zwischen beiden vermittelnde Funde fehlen sowohl beim zeitlichen Hinter- als auch Nebeneinander.

Diese Fakten bezeugen gemeinsam die artliche Eigenständigkeit der jungpleistozänen Schermaus — entsprechendes gilt auch gegenüber der zweiten rezenten Art dieser Gattung, *A. sapidus* aus SW-Europa. Auf die jungpleistozäne Art ist der Name *A. antiqus* Pomel zu beziehen.

Abb. 7. Außenansicht des Unterkiefers von *Sorex* sp. (Jungpleistozän) (oben) — Abb. 8 (unten): Außenansicht des Unterkiefers der rezenten Waldspitzmaus (*Sorex araneus*). Alle Aufn. Senck.Mus. (E. HAUPT)



Taxonomisch nicht abschließend zu bewerten ist hingegen das in Abb. 7–8 dargestellte Beispiel aus der auch im Rezenten nicht unproblematischen Waldspitzmausgruppe. Mit wenigen Ausnahmen wie z. B. STEHLIN (1932) werden im Schrifttum *Sorex*-Funde aus dem jüngeren Pleistozän Mitteleuropas, die morphologisch und auch metrisch der rezenten Waldspitzmaus (*S. araneus*) ähneln, dieser zugeordnet. Im Untersuchungsgebiet lassen sich aber auch hier Verhältnisse erkennen, die an diejenigen bei *Arvicola* erinnern. Ein Großteil der „Waldspitzmäuse“ aus jungpleistozänen Kaltsteppenfaunen läßt sich vom rezenten *S. araneus* durch deutlich robustere untere Schneidezähne und vordere Vorbackenzähne unterscheiden. Im übrigen fallen sie metrisch in den Variationsbereich heutiger Populationen (Abb. 7–8). Die rezente Art läßt sich lokal auch in Kaltsteppengemeinschaften belegen, und vermittelnde Fundstücke scheinen auch dann zu fehlen.

Es spricht manches dafür, daß es sich um verschiedene Arten handelt. Ich wähle für die jungeszeitliche, robust bezahnte Form die indifferente taxonomische Kennzeichnung *Sorex* sp., denn auf Grund des verfügbaren rezenten Vergleichsmaterials und des Erhaltungszustandes des Fossilmaterials kann ich nicht abklären, ob sie heute außerhalb des Untersuchungsgebiets — etwa in Sibirien — noch besteht oder wie *Talpa magna* und *Cricetus major* mit Beginn des Holozäns eliminiert wurde.

c. *Variabilität*: Es liegen zahlreiche Beobachtungen vor, daß die Variabilität des Kauflächenmusters von Wühlmausmolaren in würmeiszeitlichen Kaltphasen erheblich ist. In Abbildung 9 ist ein Beispiel aus der Feld-/Erdmausgruppe (*Microtus arvalis/agrestis*) an dem bei Arvicoliden diagnostisch wichtigsten ersten unteren Molaren dargestellt. Die Formenmannigfaltigkeit betrifft im wesentlichen die Vorderloben der Zähne. Die Anzahl und Ausprägung von Varianten und der quantitative Anteil ein-

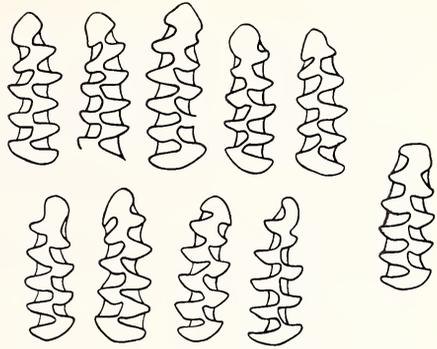


Abb. 9. Kauflächenmuster der ersten unteren Molaren von Feld-/Erdmäusen (*Microtus cf. arvalis* / *cf. agrestis*) aus einem jungpleistozänen Fundkomplex

zelter Varianten sind in diesem Fall beachtlich (STORCH 1973). Im Übergangsbereich Pleistozän-Holozän wird diese Situation häufig von einer erstaunlichen Einheitlichkeit abgelöst: Der in Abbildung 9 rechts gezeigte Typ („neolithicus“) wird z. B. in Fundstellen des Kantons Schaffhausen nun ganz beherrschend (MANDACH 1927). Zu diesem Sachverhalt seien zwei Befunde als Diskussionsbeitrag angeführt. 1. Die jungpleistozäne Schermausart *Arvicola antiquus* zeichnet sich durch eine beachtliche M_1 -Kauflächenvariabilität aus (Abb. 10, Fig. 1–5 von links), während die sie ablösende Schermaus *Arvicola terrestris* im Altholozän relativ einheitlich ist (Abb. 10, rechte Fig. in \pm deutlicher Ausprägung). Allein auf Grund des M_1 -Musters lassen sich jedoch in der Feld-/Erdmausgruppe keine systematischen Folgerungen – etwa auf gleiche Verhältnisse wie bei *Arvicola* – ziehen. 2. In isolierten Wühlmauspopulationen kann eine bestimmte Kauflächenvariante bestimmend werden (z. B. STORCH 1972). Die mehr oder weniger geschlossene Bewaldung im Altholozän konnte die Isolierung von Feld-/Erdmauspopulationen und damit die Ausprägung eines bestimmten Musters sicherlich mehr als die offene Kaltsteppe begünstigen.

Auch in dieser Gruppe der „durchlaufenden“ Arten wurde demnach die Pleistozän-Holozän-Grenze vielfach nicht mit der ökologischen Valenz einer Art überbrückt, sondern an die extremen Verhältnisse der Kaltsteppen angepaßte Arten wurden von den heute hier lebenden abgelöst. Dies zeigen insbesondere die Beispiele der Gattungen *Talpa*, *Arvicola* und *Cricetus*. Daneben gibt es aber auch Arten wie die Zwergspitzmaus (*Sorex minutus*), deren Reste in diesem Zeitbereich keinerlei Veränderungen erkennen lassen.

Die jungpleistozänen *Talpa magna*, *Arvicola antiquus* und *Cricetus major* scheinen rezent nirgends mehr zu bestehen und sind so kaum der Gruppe der Kaltsteppentiere zuzuschlagen, die ja nur ihre jungeszeitlichen Arealgewinne wieder preisgaben. Dies führt zu der Arbeitshypothese, daß diese Arten auf den Westen der Palaearktis beschränkt waren und so nicht über den Klimawechsel an der Pleistozän-Holozän-

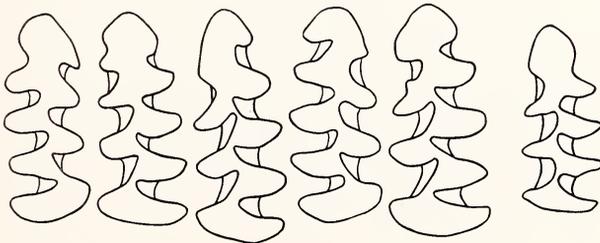


Abb. 10. Kauflächenmuster der ersten unteren Molaren der Jungeszeitlichen Schermaus (*Arvicola antiquus*; Fig. 1–5 von links) und der rezenten Schermaus (*A. terrestris*; rechte Fig.) (Abb. 9–10 nach STORCH 1973)

Wende hinaus in den annähernd unverändert, d. h. kontinental gebliebenen Gebieten Eurasiens fortleben konnten. *Arvicola antiquus* ist z. B. bisher in England, Frankreich, Süddeutschland und vielleicht auch Niederösterreich nachgewiesen worden (HEIM DE BALSAC u. GUISLAIN 1955; HINTON 1926; WETTSTEIN 1938). Das bedeutet gleichzeitig, daß diese Arten ihren ökologischen Charakter im Jungpleistozän hier bei uns erworben haben müssen. Bei Maulwürfen und Hamstern liegen schon in älteren Abschnitten des Pleistozäns Riesenformen (*Talpa episcopalis*, *Cricetus runtonensis*) neben "normalwüchsigen" vor. Ihre stammesgeschichtlichen Beziehungen zu den jungpleistozänen Großformen sind noch in der Diskussion, doch könnte man gegebenenfalls in ihrer Körpergröße eine Präadaptation an die kaltzeitlichen Bedingungen des Hoch- und Spätwürm vermuten.

Abschließend sei noch folgendes betont: Die im vorstehenden erörterte biologische Caesur am Ende der Eiszeit ist nur lokal zu betrachten. Auch innerhalb des Untersuchungsgebiets wird sie – etwa im Süden und Norden – nicht absolut zeitgleich gewesen sein und offenbart sie sich z. B. im Auftreten einzelner Arten differenziert in den verschiedenen Fundstellen. Eine Verknüpfung mit der glazialgeologischen Gliederung schließlich ist sehr problematisch, denn Gletscher und Tiere können bei Klimaschwankungen ganz unterschiedlich schnell reagiert haben.

Zusammenfassung

Der Klimawechsel an der Pleistozän-Holozän-Grenze war im Untersuchungsgebiet besonders schnell und einschneidend. Die Kleinsäugerfauna dieses Zeitbereichs läßt sich in drei Gruppen aufteilen:

1. Arten der jungpleistozänen Kaltsteppen. Sie bestehen in kontinentalen Gebieten der Holarktis noch heute. Von dort aus wanderten sie bei uns ein und dort hatten sie ursprünglich ihren Klimacharakter erworben. Sie wurden im Untersuchungsgebiet mit der holozänen Aufwärmung rasch und annähernd gleichzeitig eliminiert.
2. Arten der gemäßigten Holozänfauna. Sie erscheinen zeitlich gestaffelt im Holozän, einige wenige lassen sich auch im Jungpleistozän nachweisen.
3. „Durchgehende“ Arten. An Beispielen wird gezeigt, daß zumindest einige davon nicht, wie meist angenommen wird, durch ihre ökologische Valenz die biologische Caesur an der Pleistozän-Holozän-Grenze überdauerten, sondern kaltsteppengepaßte Arten von den heutigen abgelöst wurden. Im Gegensatz zur Gemeinschaft der Gruppe 1 waren die jungpleistozänen Arten der Gruppe 3 wahrscheinlich auf den Westen der Palaearktis beschränkt und mußten dementsprechend hier im Jungpleistozän ihren Klimacharakter erworben haben. Sie bestehen heute nicht mehr.

Summary

The small mammal fauna of southern Germany during the pleistocene-holocene-boundary

The climatic change at the pleistocene-holocene-boundary was very sudden and severe in the region under study. The small mammal fauna of this period can be arranged in three groups:

1. Species of the upper pleistocene cold steppes. They persist in their continental holarctic areas where they acquired their ecological characters, and from where they penetrated our region. They became extinct very rapidly and nearly all rather contemporarily.
2. Species of the temperate holocene fauna. They appear successively during the lower holocene: few of them have been found also during the upper pleistocene.
3. Species which were often thought to be identical as well in upper pleistocene as in holocene faunas. But examples demonstrate that at least some of them have not persisted the severe biological cut: cold adapted species were replaced by the recent ones in these cases. Contrarily to the species of group 1 the upper pleistocene species of group 3 were restricted to the western palaearctic. Here they must have acquired their ecological characters. They did not survive to recent times.

Literatur

BOBRINSKIJ, N. A.; KUSNEZOV, B. A.; KUSJAKIN, A. L. (1965): Bestimmungsschlüssel der Säugetiere der UdSSR. Moskau.

- CHALINE, J. (1972): Le Quaternaire — L'Histoire humaine dans son environnement. Paris.
- FAHLBUSCH, V. (1970): In KOENIGSWALD, W. v.: Mittelpleistozäne Kleinsäugerfauna aus der Spaltenfüllung Petersbuch bei Eichstätt. Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 10, 407—432.
- FIRBAS, F. (1952): Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. 2, Jena.
- FRENZEL, B. (1967): Die Klimaschwankungen des Eiszeitalters. Wissenschaft 129, Braunschweig. — (1968): Grundzüge der pleistozänen Vegetationsgeschichte Nord-Eurasiens. Erdwiss. Forschung 1, Wiesbaden.
- GROMOV, I.; BIBIKOV, D.; KALABUCHOV, N.; MEIER, M. (1965): Fauna SSSR: Säugetiere 3, Marmotinae. Moskau, Leningrad.
- GUILDAY, J. E. (1967): Differential extinction during late-pleistocene and recent times. In MARTIN, P. S.; WRIGHT, H. E. (ed.): Pleistocene extinctions. The search for a cause. New Haven and London.
- GUTHRIE, R. D. (1968): Paleocology of a Late Pleistocene small Mammal Community from Interior Alaska. Arctic 21, 223—244.
- HEIM DE BALSAC, H.; GUISLAIN, R. (1955): Evolution et spéciation des campagnols du genre *Arvicola* en territoire Français. Mammalia 19, 367—390.
- HELLER, FL. (1955): Die Fauna. In ZOTZ, L. F.: Das Paläolithikum in den Weinberghöhlen bei Mauern. Quartär-Bibl. 2, 220—307.
- HINTON, M. A. C. (1926): Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct. Vol. I. London.
- JÁNOSSY, D. (1961): Die Entwicklung der Kleinsäugerfauna Europas im Pleistozän (Insectivora, Rodentia, Lagomorpha). Z. Säugetierkunde 26, 1—11.
- LANG, G. (1952): Zur späteiszeitlichen Vegetations- und Florengeschichte Südwestdeutschlands. Flora 139, 243—294.
- MANDACH, E. v. (1927): Die kleineren Wirbeltiere der prähistorischen Station „Bsetzi“ bei Thayngen (Kanton Schaffhausen) Schweiz. Ber. naturforsch. Ges. Freiburg i. Br. 27, 97—143.
- (1930): Die kleineren Wirbeltiere. In PETERS, E.: Die altsteinzeitliche Kulturstätte Petersfels. Augsburg.
- MOREAU, R. E. (1955): Ecological changes in the Palaearctic Region since the Pliocene. Proc. zool. Soc. London, 125, 253—295.
- REICHSTEIN, H. (1963): Beitrag zur systematischen Gliederung des Genus *Arvicola* LACEPEDE 1799. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 1, 155—204.
- SOERGEL, W. (1940): Zur biologischen Beurteilung diluvialer Säugetierfaunen. Sb. Heidelberg. Akad. Wiss., math.-nat. Kl. 1940 4, 1—39.
- STEHLIN, H. G. (1932, 1933): In DUBOIS, A.; STEHLIN, H. G.: La grotte de Cotencher, station moustérienne. Mém. Soc. pal. suisse 52, 1—178 (T. I), 53, 179—292 (T. II).
- STEIN, G. (1963): Unterartengliederung und nacheiszeitliche Ausbreitung des Maulwurfs, *Talpa europaea* L. Mitt. zool. Mus. Berlin 39, 379—402.
- STORCH, G. (1969): Über Kleinsäuger der Tundra und Steppe in jungeszeitlichen Eulengewöhlen aus dem nordhessischen Löß. Natur und Museum 99, 541—551.
- (1971): Die Pleistozän-Holozän-Grenze bei *Arvicola* in Süddeutschland. Vortrag, gehalten auf dem Symposium theriologicum, Brno CSSR.
- (1972): In BESENECKER, H.; SPITZENBERGER, F.; STORCH, G.: Eine holozäne Kleinsäuger-Fauna von der Insel Chios, Ägäis. Senckenbergiana biol. 53, 145—177.
- (1973): Jungpleistozäne Kleinsäugerfunde (Mammalia: Insectivora, Chiroptera, Rodentia) aus der Brillenhöhle. Forsch. u. Ber. Vor- u. Frühgesch. Baden-Württemberg 4.
- TOBIEN, H. (1939): Die Kleinsäugerreste aus der Falkensteinhöhle im oberen Donautal. Bad. Geol. Abh. 10, 126—130.
- Vegetationsgeschichtliches Symposium im Rahmen der Tagung der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Innsbruck 1971. Ber. deutsch. botan. Ges. 85, H. 1—4.
- VOGEL, R. (1940): Die alluvialen Säugetiere Württembergs. Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ. 96, 89—112.
- WERTH, E. (1936): Der gegenwärtige Stand der Hamsterfrage in Deutschland. Arb. biol. Reichsanst. Land- u. Forstwirt. Berlin 21, 201—253.
- WETTSTEIN, O. v.; MÜHLHOFER, F. (1938): Die Fauna der Höhle von Merkenstein in N.-Ö. Arch. Naturgesch., N.F. 7, 514—558.
- WOLDRICH, J. N. (1893): Reste diluvialer Faunen und des Menschen aus dem Waldviertel Niederösterreichs. Denkschr. kaisl. Akad. Wiss., math.-nat. Kl. 60.
- WOLDSTEDT, P. (1969): Quartär. Handb. stratigr. Geol. 2. Stuttgart.

Anschrift des Verfassers: Dr. G. STORCH, D—6000 Frankfurt a. M., Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberganlage 25

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mammalian Biology \(früher Zeitschrift für Säugetierkunde\)](#)

Jahr/Year: 1973

Band/Volume: [39](#)

Autor(en)/Author(s): Storch Gerhard

Artikel/Article: [Zur Pleistozän-Holozän-Grenze in der Kleinsäugerfauna Süddeutschlands 89-97](#)