

Amphibienfaunen aus jungpleistozänen und holozänen Fundstellen Österreichs inklusive Knochenatlas der aufgefundenen Anurenarten

von

Martina Marinelli*)

MARINELLI, M., 2001. Amphibienfaunen aus jungpleistozänen und holozänen Fundstellen Österreichs inklusive Knochenatlas der aufgefundenen Anurenarten. — Beitr. Paläont., 26:97–110, Wien.

Inhalt

1. Einleitung	97
1.1. Fundstellen	98
1.2. Methodik	99
2. Systematische Beschreibung	101
3. Ergebnisse	105
4. Danksagung	109
5. Literatur	109

Zusammenfassung

Ziel dieser Arbeit ist es, anhand der bis dato nicht bearbeiteten, aus vier österreichischen Fundstellen (Rabenmauerhöhle, Rotes Loch im Rabenstein, Windener Bärenhöhle, Sommerein) stammenden Anurenreste einen Beitrag zu Paläoökologie und Paläoklimatologie zu leisten und einen für die dort vorkommenden Amphibienarten verwendbaren Knochenatlas als Bestimmungshilfe für Anuren anhand des aufgefundenen Materials in Wort und Bild zu erstellen.

Es erfolgt der Versuch, die bei BÖHME (1977), als mit artcharakteristischen Merkmalen ausgestattet beschriebenen Knochelemente (Frontoparietale, Sphenethmoid, Sacrum, Ilium) durch Hinzunahme von Scapula und Humerus zu erweitern, zu beschreiben, zu vergleichen und anhand der Humeri einen erkennbaren Geschlechtsdimorphismus darzustellen.

Schlüsselwörter: Amphibia, Anura, Skelettmorphologie, Österreichische Fundstellen, Jungpleistozän – rezent.

Abstract

Four Austrian vertebrate localities are presented and described by means of recently determined anuran bones – there had not been any further groups of amphibia

among the material studied – in respect to paleoecology and paleoclimatology. In addition to all these studies the most informative bones of anuran species detected are represented and compared by means of descriptions and illustrations. Further it is tried to make out and to illustrate a sexual dimorphism with the aim of the humeri.

Key words: Amphibia, anura, morphology, Austrian localities, Upper Pleistocene, Holocene.

1. Einleitung

Amphibien-Reste sind generell selten in österreichischen pleistozänen Höhlenfaunen. Auf Grund ihrer ökologischen Aussagekraft verdienen sie trotzdem Beachtung. Für die vorliegende Bearbeitung stand Material aus 4 Fundstellen zur Verfügung (Abb.1). Zwei Fundstellen (Rabenmauerhöhlen, Windener Bärenhöhle) wurden bereits ausführlich in DÖPPES & RABEDER (1997) beschrieben und deshalb wird hier nur auf die wichtigsten Fakten eingegangen. Die zeitliche Einstufung der Fundstellen siehe Tab.1.

Die Rabenmauerhöhle (FRANK & RABEDER, 1997, NAGEL, 1992, 1994, RAUSCHER, 1992, WEICHENBERGER, 1991) in Oberösterreich enthielt Reste des Höhlenbären aus dem Jungwürm, sowie eine reiche Mikrovertebraten- und Molluskenfauna ohne kaltzeitliche Elemente. Die Amphibien stammen aus denselben Schichten wie die Kleinsäuger und sind ebenfalls ins Holozän einzustufen. Es konnten in der vorliegenden Arbeit weitere Elemente von *Bufo bufo* sowie *Rana temporaria* bestimmt werden.

Die zahlreichen Funde der Windener Bärenhöhle im Burgenland sind schon länger in der Literatur bekannt (BARB, 1928, BAUER, 1964, 1996 a und b, BOUCHAL & WIRTH, 2000, EHRENBERG, 1930, 1931, 1932, MÜHLHOFER, 1927, SCHWENGBAUER, 1988, TRIMMEL, 1959, ZIMMERMANN, 1976). Die Reste des Höhlenbären sind nach dem Evolutionsniveau ins jüngere Mittelwürm zu stellen, siehe auch WITHALM, dieser Band. Weiters fand man Reste eines großen Braunbären, der mit 17.680 ± 238 a B.P. ^{14}C -AMS datiert ist. Neben diesen beiden Taxa stammen nur noch *Crocota* und *Marmota* eindeutig aus dem Pleistozän. Alle anderen Elemente aus der Windener Höhle,

*) Mag. Martina Marinelli, Institut für Paläontologie der Universität Wien, Althanstr. 14, A-1090 Wien. e-mail: a9503238@unet.univie.ac.at

inklusive der Amphibien, sind ins Frühholozän bzw. Holozän einzustufen.

Das **Rote Loch im Rabenstein** liegt auf 440 m Seehöhe in der Gemeinde Lavamünd (polit. Bezirk Wolfsberg, Kärnten; Österr. Katastrnr.: 2772/6; ÖK 50-Blattnr.: 205, St. Paul im Lavantal). Sie liegt am linken Hang des Drautales im Westhang des Rabensteins. Geologisch gesehen liegt die Höhle in den Gosau Schichten der Oberkreide und ist entlang einer nach Osten streichenden und steil gegen Süden einfallenden Kluft entstanden (MAIS, 1975). Der Eingang ist ca. 1,5m hoch und an der weitesten Stelle fast ebenso breit. Der anschließende Gang ist nur mehr 70cm hoch und wird nach innen zu immer niedriger. Die Gesamtlänge beträgt 8m. Nach 2,5m zeigt sich rechts eine Nische, nach der sich eine Engstelle befindet. In dieser Nische befanden sich Anuren-Reste. Sie sind durch den für diese Höhle typischen roten Höhlenlehm gefärbt. Die Sedimente der Höhle wurden angeblich durch die Bewohner des Gutshofes ausgeräumt. Eine Aufsammlung der Knochen erfolgte 1975 durch K. Mais (Höhlenkundliche Abteilung des Naturhist. Mus. Wien) und G. Rabeder (Inst. f. Paläont. Wien). Das Material enthält keine eiszeitlichen Elemente.

Faunenliste vom Roten Loch im Rabenstein

Mollusca (det. Frank)

Vallonia pulchella (Glatte Grasschnecke)

Chondrina arcadica clienta (Rippenstreifige Haferkornschnecke)

Chaspentieria ornata (Geschmückte Schließmundschnecke)

Fruticicola fruticum (Gemeine Strauchschnecke)

Chilostoma illyricum (Illyrische Felsenschnecke)

Cepaea vindobonensis (Gerippte Bänderschnecke)

Vertebrata

Anura (det. Marinelli)

Bufo viridis (Wechselkröte)

Reptilia (det. Frotzler)

Elaphe longissima (Äskulapnatter)

Aves (indet.)

Mammalia (det. Marinelli & Pinter)

Lepus europaeus (Feldhase)

Microtus arvalis (Feldmaus)

Arvicola terrestris (Schermaus)

Apodemus sylvaticus (Waldmaus)

Soricidae (Spitzmäuse)

Die Fundstelle **Sommerein** liegt auf 280 m Seehöhe in der Gemeinde Sommerein (polit. Bezirk Bruck an der Leitha, Niederösterreich; ÖK 50-Blattnr.: 78 Rust). Die Spalte befindet sich am Fuß eines Kalkfelsens am Nordhang des Kolmberges in der Nähe eines kleinen Steinbruches am Ortsrand von Sommerein (Abb. 2). Sie liegt im typischen Leithakalk und verläuft kurz und schräg westwärts. Die Spalte ist maximal 80 cm hoch und verengt sich rasch. Das Fundmaterial wurde im Jänner 1984 von H. Schwengersbauer und H. Schutzbier zur Begutachtung ins Institut für Paläontologie der Universität Wien gebracht. Bis auf die Amphibien- und Reptilreste bearbeitet wurde es retourniert und ist heute im Museum Mannersdorf aufbewahrt. Neben den Amphibien fand man auch Kleinsäuger sowie zahlreiche Mollusca. Alle Reste stammen aus dem Frühholozän bis Holozän.

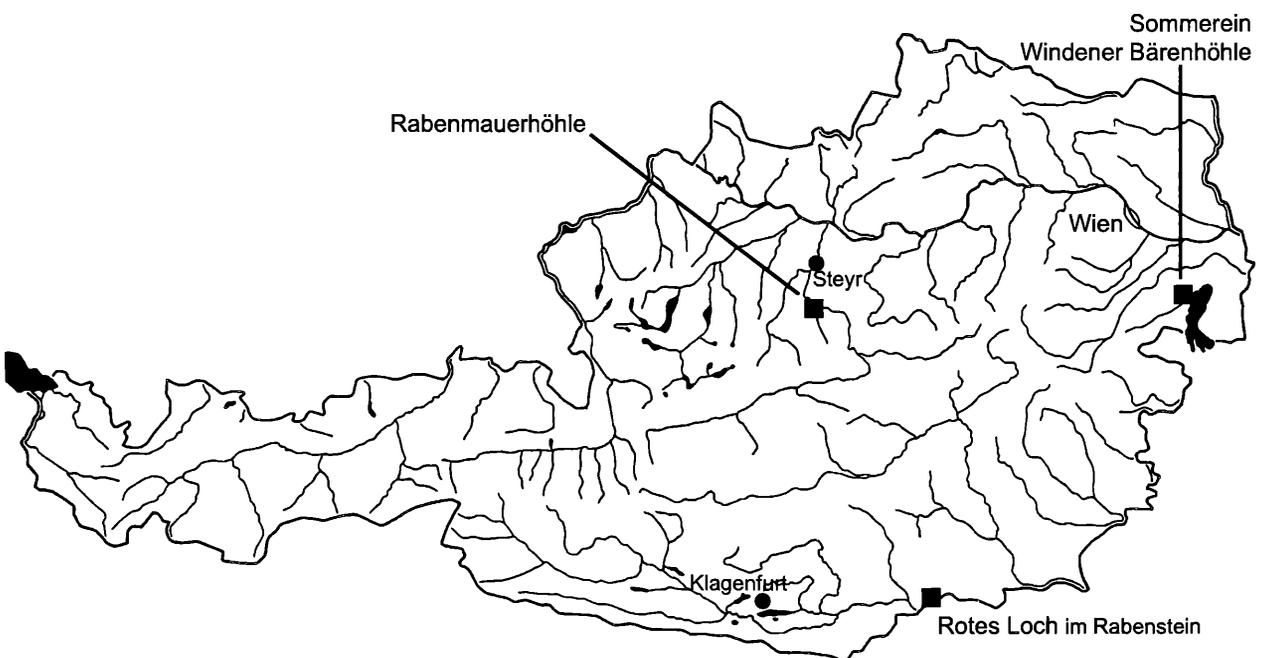


Abbildung 1: Übersicht über die Lage der bearbeiteten Fundstellen, nicht maßstäblich.

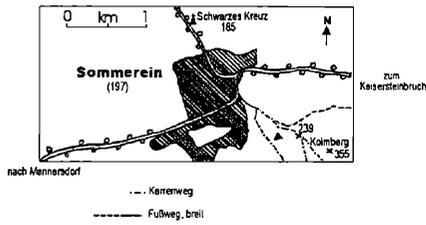


Abbildung 2: Lageplan der Fundstelle Sommerein, ÖK 50-Blattnr. 78, Rust, nachbearbeitet.

Faunenliste der Fundstelle Sommerein

Mollusca (det. Frank)

Limacidae indet.

Euomphalia strigella (Große Laubschnecke)

Helix pomatia (Operculum) (Weinbergsschnecke)

Oxychilus cellarius (Keller-Glanzschnecke)

Oxychilus (Riedelius) inopinatus

Helicella obvia (Weiße Heideschnecke)

Aegopinella nitens (Weitmündige Glanzschnecke)

Perforatella (Monachoides) umbrosa (Schatten-Laubschnecke)

Vallonia costata (Gerippte Grasschnecke)

Daudebardia brevipes (Kleine Daudebardie)

Daudebardia rufa (Rötliche Daudebardie)

Vitrea (Crystallus) contracta (Weitgenabelte Kristallschnecke)

Balea (Alinda) biplicata (Gemeine Schließmundschnecke)

Clausiliidae indet. (Schließmundschnecke)

Cecilioides acicula (Blindschnecke)

Cochlicopa lubricella (Kleine Achatschnecke)

Granaria frumentum (Wulstige Kornschnecke)

Pupilla muscorum (Moospuppenschnecke)

Vertebrata

Amphibia (det. Marinelli)

Bombina bombina (Rotbauchunke)

Bufo bufo (Erdkröte)

Bufo viridis (Wechselkröte)

Reptilia (det. Frotzler)

Elaphe longissima (Äskulapnatter)

Natrix natrix (Ringelnatter)

Mammalia (det. Pinter)

Crocidura russula (Hausspitzmaus)

Sorex sp. (Rotzähnlige Spitzmaus)

Talpa europaea (Maulwurf)

Glis glis (Siebenschläfer)

Muscardinus avellanarius (Haselmaus)

Clethrionomys glareolus (Rötelmaus)

Microtus arvalis (Feldmaus)

Microtus (Pitymys) sp. (Wühlmäuse)

Apodemus sp. (Echte Mäuse)

1.2. Methodik

Allgemein zeichnen sich die Knochen anurer Amphibien durch ihre geringe Größe und hohe Zerbrechlichkeit aus. Man kann sie – wie folgt – charakterisieren: Vom Schädel, der ein stark reduziertes Spangenwerk darstellt, bleiben meist nur die massiven, blattförmigen Frontoparie-

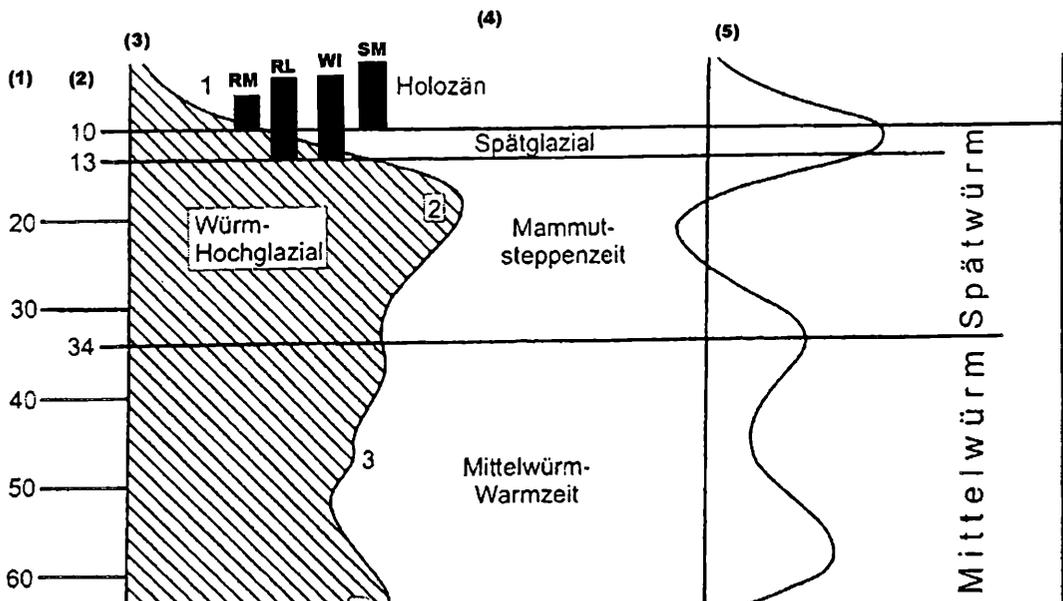


Abbildung 3: Gliederung des österreichischen Jungpleistozäns nach klimatologischen Kriterien. Die einzelnen Spalten bedeuten: (1) = Jahreszahlen in Tausend Jahren (ka) vor heute. (2) = Jahreszahlen der Grenzen in ka. (3) = globale Eiskurve mit den numerierten Isotopenstufen. (4) = Untergliederung. (5) = Sonneneinstrahlungskurve (HILLE & RABEDER, 1986) des Sommers für die geographische Breite von 47°, die senkrechte Linie markiert den heutigen Mittelwert. RM = Rabenmauerhöhle, RL = Rotes Loch im Rabenstein, WI = Windener Bärenhöhle, SM = Sommerein (nach FRANK, NAGEL & RABEDER, 1997, verändert).

talia; das Sphenethmoid (Abb. 4) mit den ant- und posterioren Öffnungen für den Nervus olfactorius; das bei Säugetieren nur mehr als Presphenoid vorhandene kreuzförmige Parasphenoid, das das Gaumendach bildet und die im Gegensatz zu Säugetieren schmal und spangenartig ausgebildeten Kieferelemente, die im Oberkiefer bezahnt oder unbezahnt sein können, erhalten. Die Zähne selbst sind, wenn vorhanden, alle sehr klein, stiftartig, pedizellat und homodont.

Bei den Schultergürtelelementen sind nur die sehr kleinen, länglich ausgebildeten Scapulae (Abb. 5), die im Gegensatz zu Säugetieren keine Blattform und Zweiteilung durch die Spina scapulae zeigen, von taxonomischem Wert. Der größere, knorpelige Teil der Elemente bleibt nicht erhalten. Der ventrale Teil ist stets durch den Sinus interglenoidalis in die mehr oder weniger stark betonte Pars acromialis und den Processus glenoidalis mit dem Acetabulum geteilt.

Das bei Säugetieren nicht mehr vorhandene Coracoid ist zur Bestimmung nicht geeignet. Vögel besitzen zwar ein Coracoid, doch läßt hier Größe und Form eine Verwechslung nicht zu. Auch die Überreste des Cleithrums können in Form eines Spans vorhanden sein, sind aber nicht erhaltungsfähig.

Die Beckengürtelelemente sind miteinander verbunden, zerfallen aber bald nach dem Tod. Das Foramen obturatum der Säugetiere fehlt. Die bei Raniden knorpelig ausgebildete Pubis bleibt nicht erhalten. Im Gegensatz zu Säugetieren und Reptilien ist das Ischium oval bis rundlich und eher blattartig geformt. Von diesem Blatt erheben sich nach lateral die Acetabula für die beiden Iliä. Das Ilium (Abb. 7) anurer Amphibien ist lang, schmal und stabförmig. Wie bei Säugetieren weist es nach cranial.

Der Sacralwirbel (Abb. 6) kommt in dieser Form nur bei anuren Amphibien vor. Bei Säugetieren, Reptilien und Vögeln fehlt sowohl ein doppelter Condylus posterior als Ansatzstelle für die Coccyx, die ebenfalls nur bei anuren Amphibien vorkommt als auch eine flügelartige Verbreiterung und Verlängerung nach lateral oder röhrenförmige Ausbildung der Processi transversi.

Die Wirbel anurer Amphibien lassen sich leicht von Schlangewirbeln unterscheiden, da sie keine halbkugelige Aufwölbung des Gelenkkopfes zeigen. Dafür sind die Processi transversi spießartig nach lateral verlängert. Für die in dieser Arbeit behandelten Familien gilt, daß die Wirbelkörper von Discoglossiden opisthocoele, bei Bufoniden, Raniden und Hyliden procoele ausgebildet sind. Artliche Unterscheidungen waren bislang nicht möglich. Es werden 5 – 9 Wirbel ausgebildet. Die Postsacralia verschmelzen zur Coccyx (Urostyl), die zur Aussteifung des Beckens dient. Bei Hyliden ist sie gelenkig mit dem Sacrum verbunden. Dieses Element eignet sich ebenfalls nicht für Unterscheidungszwecke. Eine Ausbildung der Rippen wie bei Säugetieren, Reptilien und Vögeln gibt es nicht. Rudimentäre Überbleibsel freier Rippen sind jedoch z.B. bei der Familie Discoglossidae (Scheibenzünger) möglich. Die in dieser Arbeit behandelten Pelobatiden zeigen sie im adulten Zustand allerdings nicht mehr.

Bei den Langknochen sind als wichtigste die Humeri (Abb. 8) zu nennen. Auffällig ist das im Gegensatz zu Säugetieren, Reptilien und Vögeln bei allen Arten hohle proximale Ende und die sehr dünne Wand der röhrenförmigen Knochen. Außerdem ist der Gelenkkopf nach distal gerichtet und rastet im Acetabulum des Antebrachiums, dem Radius und Ulna der Säugetiere, Reptilien und Vögel entsprechen, ein. Das letztgenannte Element zeigt distal zwei entlang einer Naht verwachsene Röhren, die sich nach proximal verschmälern, bis sie zu einer einzigen zusammenlaufen, die im konkaven Acetabulum endet.

Eine Unterscheidung nach Gattungen oder Arten anhand des Antebrachiums ist nicht möglich, da charakteristische, trennende Merkmale fehlen. Deshalb wird es hier nur der Vollständigkeit halber erwähnt. Dasselbe gilt für Femora und Tibiofibulare.

Die Femora enden, sofern gut erhalten, mit einer plumpen Verbreiterung an beiden Enden. Fehlt diese, zeigt sich die Röhrenform der Knochen mit sehr dünnen Wänden. Eine Gelenkkugel wie bei Säugetieren ist nicht vorhanden. Außerdem verläuft der Knochenschaft glatt und zeigt keinerlei Fortsätze.

Tibia und Fibula der Säugetiere und Reptilien sind zum Tibiofibulare verwachsen, das sich, von einer Röhre, die den Mittelteil des Elements bildet, ausgehend, sowohl nach proximal als auch nach distal in zwei entlang einer Naht verbundene Röhren teilt. Alle anderen Knochen wie z.B. Tibiale, Fibulare und Phalangen sind untereinander und sogar mit Phalangen von Kleinsäugetern verwechselbar.

Zur Bestimmung verwendbare Skelettelemente und deren Terminologie

Welche Knochenelemente der anuren Amphibien für eine Unterscheidung auf Gattungs- oder sogar Artniveau geeignet sind, richtet sich, wie schon BÖHME (1977) erwähnt, nach verschiedenen Faktoren: die Ausbildung typischer Merkmale am jeweiligen Element, der Grad der Ossifikation und der Erhaltungszustand.

Da sich weiters die Ausbildung arttypischer Merkmale bei einzelnen Familien und Gattungen auf unterschiedliche Elemente verteilt, ist kein einziges Element für eine auf alle Gruppen und Arten verwendbare Diagnose geeignet.

Das Wachstum anurer Amphibien währt laut BÖHME (1977) das ganze Leben hindurch und führt nur bei wenigen Elementen, bedingt durch die fortschreitende Ossifikation, zu gravierenden Veränderungen der Merkmale. Durch die Fossilisation werden meist fragile Teile des Skeletts zerbrochen, korrodiert oder gänzlich zerstört, so daß oft nur Bruchwerk und robustere Teile erhalten bleiben. So verlieren viele Skelettelemente ihren an unbeschädigtem Material sehr wohl vorhandenen diagnostischen Wert. Darum ist es vorzuziehen, eine Artbestimmung nur anhand mehrerer eindeutig bestimmbarer Teile vorzunehmen. Die hier benützte Terminologie richtet sich nach VERGNAUD-GRAZZINI (1966); ŠPINAR (1972); BÖHME (1977) und SANCHIZ (1998).

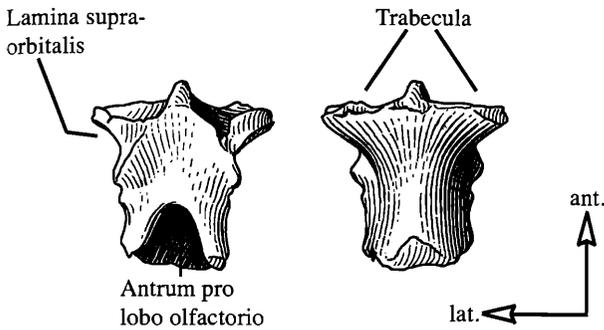


Abbildung 4: Sphenethmoid, Facies dorsalis – Facies ventralis von *Rana kl. esculenta*.

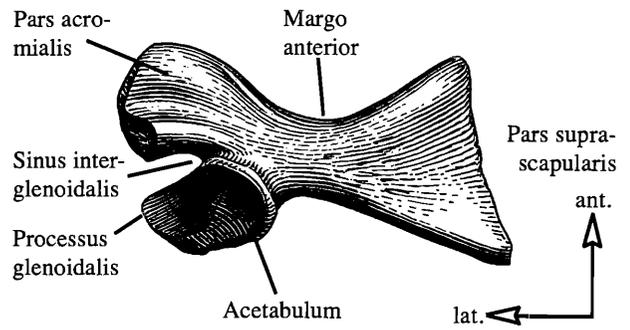


Abbildung 5: Scapula sin., Facies dorsalis von *Bufo viridis*.

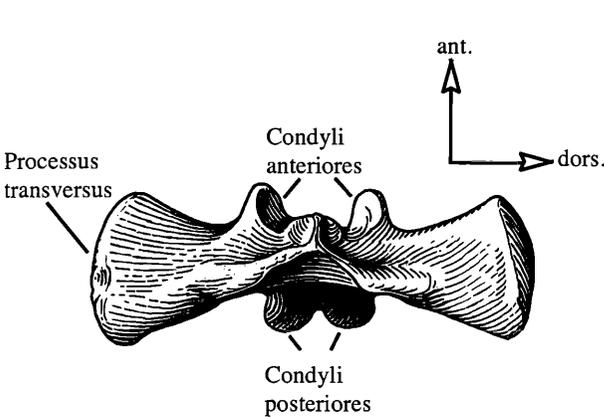


Abbildung 6: Sacrum, Facies ventralis von *Bufo bufo*.

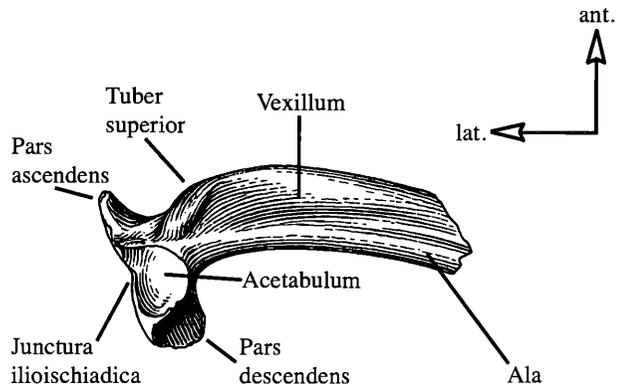


Abbildung 7: Ilium dext., Facies lateralis von *Rana arvalis wolterstorffi*.

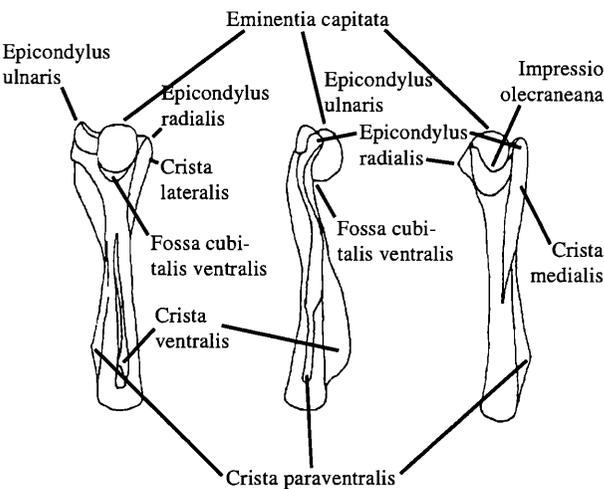


Abbildung 8: Humerus dext., Facies ventralis – lateralis – dorsalis von *Bufo bufo* (Männchen).

2. Systematische Beschreibung

Systematische Auflistung der aufgefundenen Arten

Klasse Amphibia LINNAEUS, 1758

Superordo Salientia LAURENTI, 1768

Ordo Anura RAFINESQUE, 1815

Subordo Archaeobatrachia REIG, 1958

Superfam. Discoglossoidea GÜNTHER, 1858

Fam. Discoglossidae GÜNTHER, 1859

Subfam. Bombinatorinae GRAY, 1825

Bombina OKEN, 1816

***Bombina bombina* (LINNAEUS, 1761)**

Superfam. Pelobatoidea BONAPARTE, 1850

Fam. Pelobatidae BONAPARTE, 1850

Subfam. Pelobatinae BONAPARTE, 1850

Pelobates WAGLER, 1830

***Pelobates fuscus* (LAURENTI, 1768)**

Subordo Neobatrachia REIG, 1958

Superfam. Hyloidea WIED, 1856

Fam. Bufonidae GRAY, 1825

Bufo LAURENTI, 1768

***Bufo bufo* (LINNAEUS, 1758)**

***Bufo viridis* LAURENTI, 1768**

Fam. Hylidae GRAY, 1825 (1815)

Subfam. Hylinae RAFINESQUE, 1815

Hyla LAURENTI, 1768

***Hyla arborea* (LINNAEUS, 1758)**

Superfam. Ranoidea GRAY, 1825

Fam. Ranidae GRAY, 1825

Subfam. Raninae GRAY, 1825

Rana LINNAEUS, 1758

***Rana arvalis wolterstorffi* FEJÉRVÁRY, 1919**

***Rana temporaria* LINNAEUS, 1758**

***Rana kl. esculenta* LINNAEUS, 1758**

2.1. Schädelemente

Frontoparietalia waren in keinem vergleichsfähigen Zustand vorhanden.

Zu den **Kieferelementen** ist zu bemerken, daß die Oberkiefer bei Pelobatiden und Raniden stets Bezahnung aufweisen, bei Bufoniden aber eine solche fehlt. Außerdem zeigen die Kieferelemente bei Pelobatiden im Gegensatz zu Bufoniden, Raniden und Hyliden in der Facies buccalis eine starke Körnelung.

Sphenethmoid

Das Sphenethmoid ist ziemlich gut zur Bestimmung geeignet. Man sollte allerdings das jeweilige Alter des Individuums einkalkulieren. Am Beispiel der *Rana temporaria* wird versucht, aufzuzeigen, daß zwei optisch verschiedene Elemente trotzdem zur selben Art gehören.

Pelobates

Das Element weist eine charakteristische Form auf. In der Facies dorsalis und ventralis heben sich die Trabecula deutlich vom Corpus nach lateral hin ab. Das Antrum pro lobo olfactorio nimmt in der Facies dorsalis fast die Hälfte der Länge des Knochens ein. Zu beachten ist, daß sich das rostrale Ende des Elements bis zu einem beidseitigen markanten Einschnitt hin verschmälert und anschließend wieder stark verbreitert. Die komplizierten Fortsätze und Skulpturen lassen laut BÖHME (1977) selbst artliche Unterscheidung zu.

Bufo

Das Element wirkt bei *Bufo bufo*, im Vergleich zu *Bufo viridis* fast rechteckig und ist massiv und gedrungen ausgebildet. Die Trabecula sind in der Facies ventralis deutlich abgesetzt. Das Antrum pro lobo olfactorio ist in der Facies dorsalis nicht besonders stark ausgeprägt und reicht nur bis etwa zur Hälfte des ersten Drittels des Elements. Im Vergleich dazu ist das Sphenethmoid von *Bufo viridis* mit viel stärkeren Kanten abgesetzt. In der Facies dorsalis ist das Antrum pro lobo olfactorio gut erkennbar und nimmt ca. 1/3 der Gesamtlänge des Knochens ein. Ein sicheres Zeichen für die *Bufo viridis* im Vergleich zu allen anderen Arten ist die knorrige Ausbildung des Elements. Arteigene Fortsätze wie bei Pelobatiden sind nicht entwickelt.

Rana

In der Facies anterior kann man erkennen, daß die Öffnungen für den Nervus olfactorius bei *Rana temporaria* juvenil und adult nahezu identisch ausgebildet sind, während sich vorallem in der Länge des Elements Unterschiede ergeben. Durch die Gedrungenheit des juvenilen Exemplares kann man leicht Gefahr laufen, es anders zuzuordnen.

Bei *Rana* kl. *esculenta* zeigt sich ca. in der Mitte des Elements auf beiden Seiten ein gut ausgebildeter Höcker,

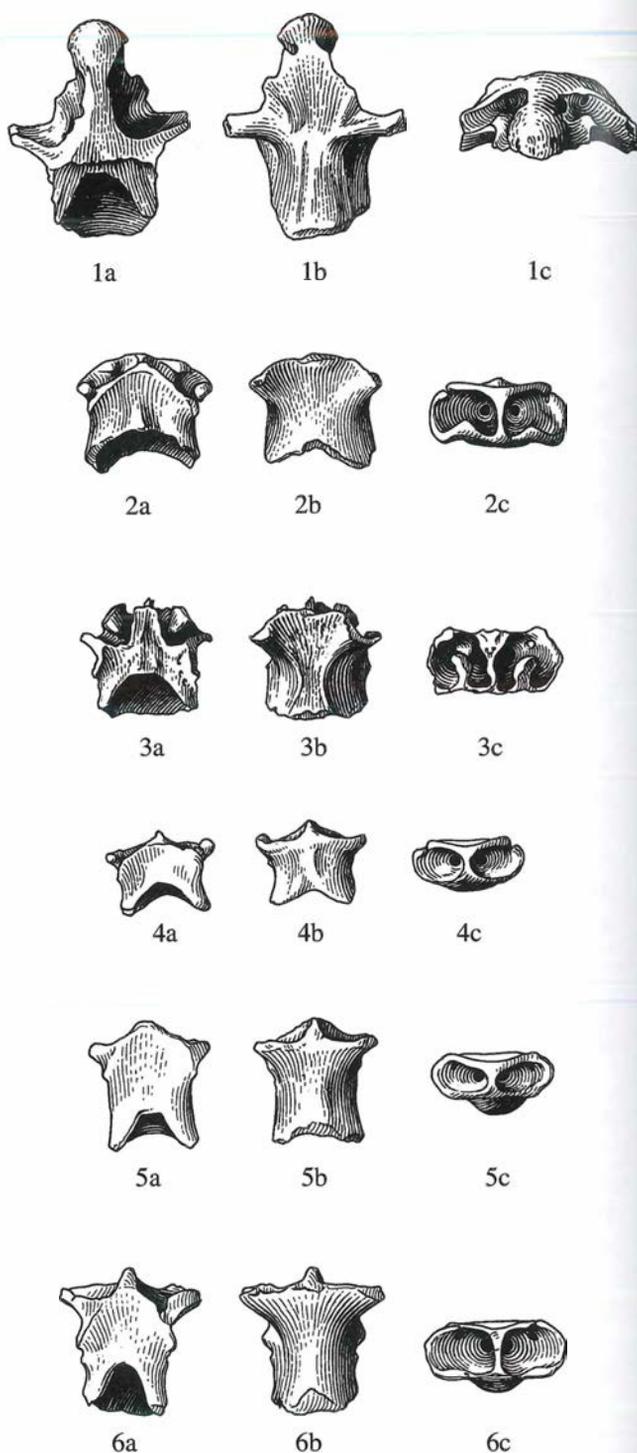


Abbildung 9: Sphenethmoid — Fig. 1 *Pelobates fuscus* (LAURENTI, 1768); WI II/AO 4, a – Facies dorsalis, b – Facies ventralis, c – Facies anterior; Fig. 2 *Bufo bufo* (LINNAEUS, 1758); RM III/AO 11, a – Facies dorsalis, b – Facies ventralis, c – Facies anterior; Fig. 3 *Bufo viridis* LAURENTI, 1768; RL IV/AO 22, a – Facies dorsalis, b – Facies ventralis, c – Facies anterior; Fig. 4 *Rana temporaria* LINNAEUS, 1758 (juvenil); RM VII/AO 32, a – Facies dorsalis, b – Facies ventralis, c – Facies anterior; Fig. 5 *Rana temporaria* LINNAEUS, 1758 (adult); RM VII/AO 31, a – Facies dorsalis, b – Facies ventralis, c – Facies anterior; Fig. 6 *Rana* kl. *esculenta* LINNAEUS, 1758; WI VIII/AO 37, a – Facies dorsalis, b – Facies ventralis, c – Facies anterior. Vergrößerung: 3-fach.

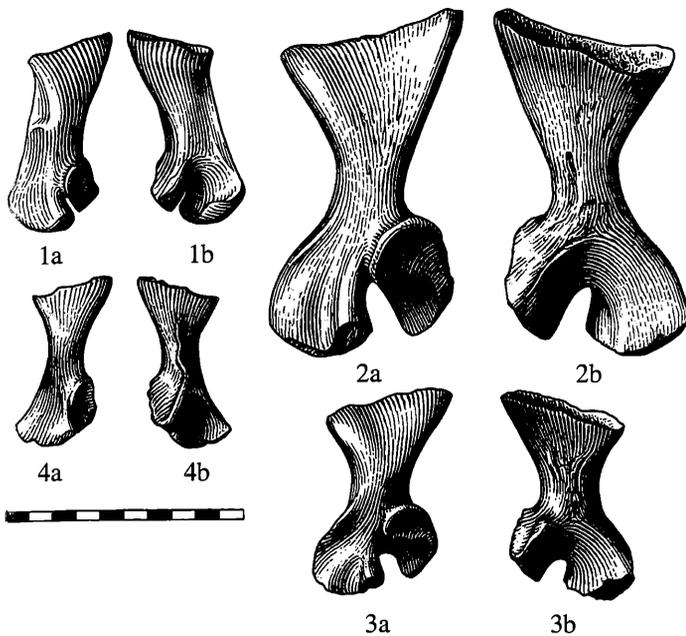


Abbildung 10: Scapula sin. — Fig. 1 *Pelobates fuscus* (LAURENTI, 1768), WI II/AO 5, a – Facies dorsalis, b – Facies costalis; Fig. 2 *Bufo bufo* (LINNAEUS, 1758), RM III/AO 18, a – Facies dorsalis, b – Facies costalis; Fig. 3 *Bufo viridis* LAURENTI, 1768, RL IV/AO 23, a – Facies dorsalis, b – Facies costalis; Fig. 4 *Rana arvalis wolterstorffi* FEJÉRVÁRY, 1919, WI VI/AO 29, a – Facies dorsalis, b – Facies costalis.

Eine Skalenteilung entspricht 1 mm.

der bei den anderen beschriebenen Arten fehlt. Allgemein ist der Bogen des Antrum pro lobo olfactorio bei Raniden viel spitzer zulaufend als bei Bufoniden und Pelobatiden.

2.2. Schultergürtelelemente

Scapula

Dieses Element zeigt bei Pelobatiden, Bufoniden und Raniden keine Crista anterior. Ebenso ist eine Cavitas glenoidalis nicht vorhanden. Unterscheidungen sind anhand der Morphologie gegeben.

Pelobates

Bei Pelobatiden hat das Element keine starke Krümmung des Margo anterior wie bei *Bufo viridis* und verläuft langgezogen und gerade ohne besondere Betonung der Pars acromialis oder suprascapularis. Jedoch ist die Pars acromialis weitaus größer als der Processus glenoidalis mit dem Acetabulum. Der Sinus interglenoidalis ist vorhanden, aber sehr schmal. Ein markanter Längsfortsatz in der Facies costalis wie bei Raniden ist nicht vorhanden.

Bufo

Bei Bufoniden ist der Margo anterior im Gegensatz zu Pelobatiden unterschiedlich stark eingebuchtet, wodurch die Scapula optisch in zwei Teile getrennt wird, denen unterschiedliche Betonung wiederfährt.

Das Acetabulum ist in jedem Fall deutlich ausgebildet. Ein markanter Längsfortsatz in der Facies costalis wie bei Raniden fehlt. Die Scapula der *Bufo viridis* ist gedrungenere und breiter ausgebildet, als die der *Bufo bufo*.

Rana

Bei Raniden ist in der Facies costalis ein markanter Längsfortsatz ausgebildet. Der Margo anterior verläuft bogig. Außerdem ist das Element im Vergleich zu Bufoniden sehr schlank.

2.3. Becken und Sacrum

Nach BÖHME (1977) sind besonders die Sacralwirbel für eine Abgrenzung der Familien und Gattungen zu verwenden, wobei eine genaue Artbestimmung allerdings nur bei den Bufoniden möglich ist, weil häufig auftretende Wirbelverwachsungen, z.B. bei den Raniden, zu vorsichtiger Beurteilung raten lassen.

Am besten für eine Artbestimmung eignen sich die Iliä, wobei die jeweilige Ausbildung des Tuber superior, des Vexillum, des Acetabulum und der Verbindungsfläche zum Ischium, der Juntura ilioischadica, die bei BOLKAY (1919) „Synchondrosis ilioischadica“ genannt wird – die hier benützte gleichbedeutende Bezeichnung stammt von BÖHME (1977) – maßgeblich sind.

Sacrum

Bombina

Sacrum und Coccyx (Urostyl) sind im Gegensatz zu Pelobatiden nicht miteinander verwachsen. Wichtig ist der schmale Ansatz der Processus transversi am Corpus, dem eine starke, fast plötzliche Verbreiterung folgt.

Pelobates

Cranial weist das Sacrum eine konkave Gelenkgrube auf. Die Processus transversi sind im Gegensatz zu Bufoniden und Raniden flügelartig nach caudal verlängert und stark

verbreitert. Außerdem ist das Sacrum meist mit der Coccyx zu einem sog. „Synsacrum“ verwachsen. Eine artliche Unterscheidung anhand des Sacrums allein ist nicht möglich. Eine artcharakteristische Skulptur am Neuralbogen wie bei Bufoniden ist nicht vorhanden.

Bufo

Das Sacrum zeigt eine konkave Gelenkgrube wie bei Pelobatiden und Raniden. Der caudale Condylus ist doppelköpfig wie bei Raniden. Artcharakteristisch sind die Breite der Processus transversi und die dorsale Skulptur am Neuralbogen, die bei Pelobatiden und Raniden fehlt. Eine flügelartige Verlängerung nach caudal wie bei Pelobatiden ist nicht vorhanden. So ist bei *Bufo bufo* die langgezogene Form, bei *Bufo viridis* der weite Schwung der Processi transversi besonders auffällig. Kurze röhrenartige Bildungen der Processus transversi wie bei Raniden werden nicht ausgebildet.

Rana

Der Sacralwirbel der Raniden hat cranial einen einfachen, caudal einen doppelten Condylus. Die Processus transversi sind nicht verbreitert, sondern im Gegensatz zu Discoglossiden, Pelobatiden und Bufoniden kurz und röhrenförmig ausgebildet. Eine Artunterscheidung allein anhand der Sacra ist nicht sicher möglich. Nach BÖHME (1977) treten bei den Raniden häufig Verwachsungen des Sacrums mit einem oder mehreren Prä-sacralwirbeln oder Verwachsungen anderer Abschnitte der Wirbelsäule auf.

Ilium

Die Identifikation anhand des Iliums, die als relativ sicher gilt, ist nur bei solchen Überresten möglich, deren Erhaltungszustand ein gewisses Maß an Anforderungen erfüllt. Sind zuviele charakteristische Teile weggebrochen, ist eine Zuordnung nur noch insofern möglich, alsdaß man vom Vorhandensein der Anuren in der Fundstelle sprechen kann. Dazu kommt noch die Verschiedenheit der Ausbildung des Tuber superior innerhalb der gleichen Art, wie z.B. bei Bufoniden oder Raniden. Auch das jeweilige Altersstadium dürfte eine nicht unwesentliche Rolle spielen.

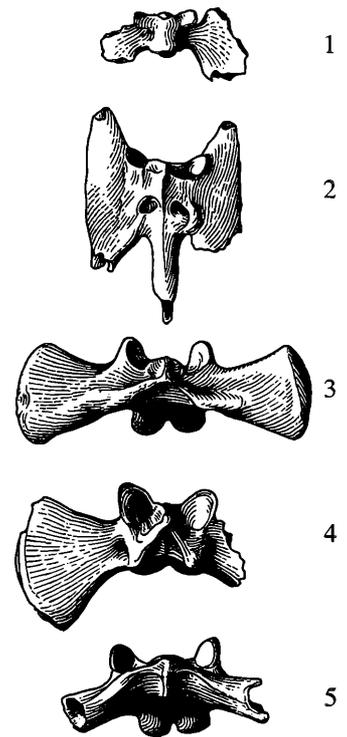
Pelobates

Ein Vexillum wie bei Raniden und ein Tuber superior wie bei Bufoniden und Raniden sind nicht ausgebildet. Eine gut ausgebildete dorsale rinnenartige Einschnürung der Ala am Übergang zum Corpus ist charakteristisch. Nach BÖHME (1977) sind die Arten weder am Sacrum, noch am Ilium unterscheidbar. Die hier erfolgte artliche Zuordnung ergibt sich durch die Funde anderer artcharakteristische Merkmale aufweisende Elemente, wie z.B. des Sphenethmoids.

Bufo

Am Ilium fehlt das für Raniden charakteristische Vexillum. Der Tuber superior ist dorsal über dem Acetabulum

Abbildung 11: Sacrum:
Fig. 1 – *Bombina bombina* (LINNAEUS, 1758), SM I/AO 1; Fig. 2 – *Pelobates fuscus* (LAURENTI, 1768), WI II/AO 8; Fig. 3 – *Bufo bufo* (LINNAEUS, 1758), RM III/AO 16; Fig. 4 – *Bufo viridis* LAURENTI, 1768, WI IV/AO 26; Fig. 5 – *Rana* sp., RM/AO 39. Vergrößerung: 3-fach.



gelegenen, meistens gut entwickelt und kann unterschiedlich ausgebildet sein: Bei *Bufo bufo* kann er mehrspitzig oder – wie hier – gerundet sein, bei *Bufo viridis* ist nach BÖHME (1977) der vorderste Spitz am höchsten.

Wichtig für die Artunterscheidung ist der Übergang der Ala zum Corpus und der jeweilige Verlauf des Dorsalrandes der Pars ascendens ilii. Bei *Bufo bufo* ist die Pars ascendens ilii schwächer ausgebildet als die Pars descendens ilii und bildet stets einen spitzen Winkel mit dem dorsalen Rand der Ala. Bei *Bufo viridis* verläuft der dorsale Rand der Pars ascendens ilii nahezu auf gleicher Ebene mit der Ala. Außerdem ist die Ala am ventralen Übergang zum Corpus stark eingeschnürt, was artcharakteristisch ist. Das Acetabulum zeigt bei der *Bufo viridis* „Ohrmuschelform“

Hyla

Am Ilium ist wie bei Pelobatiden und Bufoniden kein Vexillum ausgebildet. Dafür ist der Tuber superior gut ausgebildet und liegt oberhalb des Acetabulums. Am Übergang des Pars descendens ilii zur Ala ist ein artcharakteristisches relativ breites Übergangsfeld ausgebildet.

Rana

Allgemein kann man die Iliä der Raniden durch das Vorhandensein eines Vexillums von denen der Pelobatiden, Bufoniden und Hyliden unterscheiden. Weiters findet sich ein vor dem Vorderrand des Acetabulums gelegener, kräftig, aber sehr variabel ausgebildeter Tuber superior. Bei *Rana temporaria* läßt sich die Variabilität

der Ilia am besten durch die Beispiele 5 – 8 demonstrieren. Wichtig ist hier der gerade Verlauf der Ala, ihr runder Querschnitt und das sehr niedrige Vexillum. Der Tuber superior ist stets mit einer Furche versehen, die ihn optisch verdoppelt und neigt sich nach lateral. Die Pars ascendens ilii ist stets durch einen weiten Bogen vom Tuber superior abgesetzt.

Bei *Rana arvalis wolterstorffi* ist das Vexillum immer gut entwickelt und erreicht am Tuber superior seinen höchsten Punkt.

Nach BÖHME (1977) lassen sich die Braun- von den Grünfröschen („Wasserfröschen“) anhand der Proportionen von Corpus und Acetabulum (kenntlich an der Fläche der Junctura) unterscheiden. Bei den Grünfröschen – siehe Fig. 10a – ist der Corpus gedrungener (Verhältnis vom Durchmesser des Acetabulums zur Dicke des Corpus im Zentrum des Acetabulums) und die Pars descendens ilii relativ kurz. Dafür sind aber Vexillum und Tuber superior kräftig entwickelt. Bei den Braunfröschen – siehe Fig. 5a – 9a – ist die Junctura schlanker.

Für eine artliche Trennung kann zusätzlich der von BÖHME & GÜNTHER (1979) festgestellte Winkel α – siehe Abb. 12 – hinzugefügt werden, der bei *Rana „esculenta“* und *Rana ridibunda* meistens weniger als 55° ($43 - 55^\circ$), bei *Rana lessonae* aber hauptsächlich mehr als 55° ($52 - 58^\circ$) beträgt.

2.4. Langknochen

Humerus

Die Humeri wurden zwar als mit artcharakteristischen Merkmalen ausgestattete Elemente erwähnt, z.B. von BÖHME (1977), allerdings nicht abgebildet, da ihr Erhaltungszustand meist zu wünschen übrig läßt. Daher erfolgt hier der Versuch, diese Lücke für die aufgefundenen Anurenarten zu schließen. Außerdem erfolgt der Versuch, den Geschlechtsdimorphismus aufzuzeigen.

Sowohl bei Bufoniden als auch bei Raniden zeigen die Humeri männlicher Tiere, bedingt durch ihr Klammerverhalten an die Weibchen beim Paarungsakt, eine auffallend stark entwickelte Crista medialis als Muskelansatzstelle. Bei Männchen und Weibchen derselben Art hat die Impressio olecraneana dieselbe Form.

Die Ausbildung der Eminentia capitata kann unterschiedlich sein und hat ausschließlich mit dem Alter des Tieres und der damit fortschreitenden Verknöcherung zu tun. Es handelt sich um kein gattungs- oder gar artspezifisches Merkmal.

Pelobates

Das Element fällt besonders durch seine Kleinheit, den im Vergleich winzigen Epicondylus ulnaris und den fast gänzlich fehlenden Epicondylus radialis auf. Die Form des Knochens ist schlank und leicht gebogen.

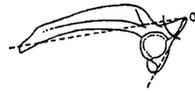


Abbildung 12: Winkel α bei Grünfrosch-Ilia.

Bufo

Die Humeri von *Bufo bufo* haben im Vergleich zu *Bufo viridis* eine glatte Oberfläche. Der Epicondylus ulnaris ist stark betont, überragt die Eminentia capitata und ist deutlich von ihr abgesetzt. Der Epicondylus radialis ist schwächer ausgebildet, hebt sich aber stark seitlich ab. Der Rand der Crista medialis beim Weibchen hat einen glatten Rand und verläuft, am Epicondylus ulnaris ansetzend, in immer flacher werdendem Bogen bis zum ersten Drittel des Humerusschaftes. Die Impressio olecraneana verläuft in unregelmäßigem Bogen.

Die Humeri von *Bufo viridis* sind nahezu knorrig ausgebildet – ein Adjektiv, das auch auf alle ihre anderen Knochen zutrifft. Der Epicondylus ulnaris überragt wie bei *Bufo bufo* die Eminentia capitata, ist aber viel spitzer angelegt. Auch ist der gesamte Caput humeri viel schmaler als der der *Bufo bufo*. Der Epicondylus radialis ist verschwindend klein. Die Crista medialis hat einen gekerbten Rand und verläuft fast gerade. Die Impressio olecraneana zeigt im Gegensatz zu *Bufo bufo* ein glatt verlaufendes „U“

Rana

Bei *Rana temporaria* überragt der Epicondylus ulnaris die Eminentia capitata sehr stark. Die ansetzende Crista medialis verläuft im Gegensatz zu Pelobatiden und Bufoniden in mehrfachen Schwüngen und Einschnitten bis fast zur Hälfte des Humerusschaftes. Der Epicondylus radialis ist nur angedeutet. In der Facies dorsalis ist gut erkenntlich, daß beim Männchen Crista medialis und Crista lateralis fast eine Rinne bilden. Der Knochen selbst wölbt sich nach innen. Beim Weibchen ist letzteres ebenfalls in schwachem Ausmaß festzustellen. Etwas derartiges findet sich weder bei Bufoniden noch bei Pelobatiden.

3. Ergebnisse

Da das rezente, bestimmte und ausgeborgte Vergleichsmaterial nur in sehr geringer Zahl vorhanden war, ist es derzeit noch nicht möglich, weitere Aussagen zu treffen. Es wären wahrscheinlich noch weitere Elemente für eine Bestimmung verwendbar. Auch zeichnet sich eine Wachstumsreihe in der Ausbildung der Eminentia capitata am Humerus weiblicher Individuen ab, die man anhand größerem Vergleichsmaterials darstellen könnte. Die unterschiedliche Textur der Ilia könnte vielleicht ebenso zu Unterscheidungszwecken herangezogen werden. Eine Untersuchung der Auswirkungen der Magensäure auf die Anurenknochen und dadurch bedingte allfällige Veränderungen erscheint vielversprechend.

Die bearbeiteten Fundstellen zeigen ein unterschiedliches Profil und können daher nicht direkt miteinander vergli-

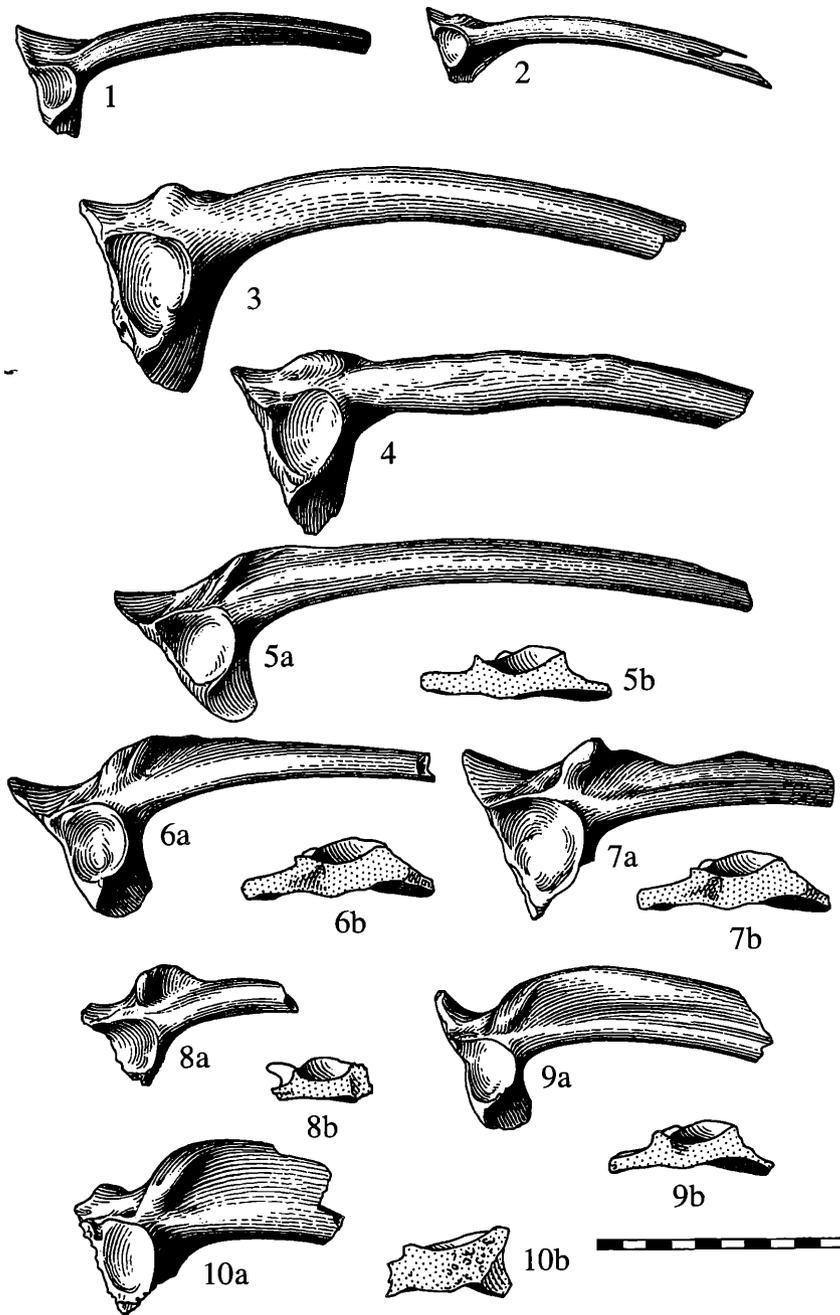


Abbildung 13: Ilium, dext. — Fig. 1 *Pelobates fuscus* (LAURENTI, 1768), WI II/AO 9; Fig. 2 *Hyla arborea* (LINNAEUS, 1758), WI V/AO 28; Fig. 3 *Bufo bufo* (LINNAEUS, 1758), RM III/AO 17; Fig. 4 *Bufo viridis* LAURENTI, 1768, RL IV/AO 27; Fig. 5–8 *Rana temporaria* LINNAEUS, 1758, RM VII/AO 35, a – Facies lateralis, b – Junctura ilioischiadica; Fig. 9 *Rana arvalis wolterstorffi* FEJÉRVÁRY, 1919, WI VI/AO 30, a – Facies lateralis, b – Junctura ilioischiadica; Fig. 10 „Grümfrosch“, RM/AO 38, a – Facies lateralis, b – Junctura ilioischiadica.

Eine Skalenteilung entspricht 1 mm.

chen werden. Da die Arten- und Individuenanzahl meistens sehr gering ausfiel, kann nur für die Windener Bärenhöhle ein sinnvolles Kreisdiagramm angelegt werden. Die Ökologie wurde nach NÖLLERT (1992), die Klimatologie nach BÖHME (1996) interpretiert.

Rabenmauerhöhle

Die Anhäufung der Microvertebratenreste im Eingangsbereich der Höhle, laut FRANK & RABEDER (1997) aus Gewöllen stammend, wurde wahrscheinlich durch Rauhuß- und Waldkauz verursacht. Damit kann auch die Vielzahl der Anurenelemente erklärt werden, wobei hauptsächlich adulte Individuen zur Beute gehört haben. Interessant ist der ausgezeichnete Erhaltungszustand der Humeri anhand derer eine Trennung in männliche und weibliche Individuen möglich ist, deren Darstellung im

Atlasteil erfolgt. Da nur zwei Arten, nämlich *Bufo bufo* in großer Zahl und *Rana temporaria* vorkommen, dürfte es sich schon damals um einen kühleren Temperaturbereich gehandelt haben. Laut der Verbreitungskarten von CABELA & TIEDEMANN (1985), sind beide Arten auch heute noch in dieser Gegend präsent. (Tab. 2)

Rotes Loch im Rabenstein

Da die *Bufo bufo* in der Lage ist, über mehrere Kilometer zu Laichplatz oder Quartier zu wandern und das Ufer der Drau nicht weit entfernt ist, läßt sich schließen, daß die Tiere selbst in die Höhle gelangt sein könnten um dort zu überwintern. Es wäre allerdings auch ein Verschleppen durch Raubtiere möglich, für deren Nutzung der Höhle als Fraßplatz die Überreste eines Feldhasen sprechen, der ebenfalls gefunden wurde.

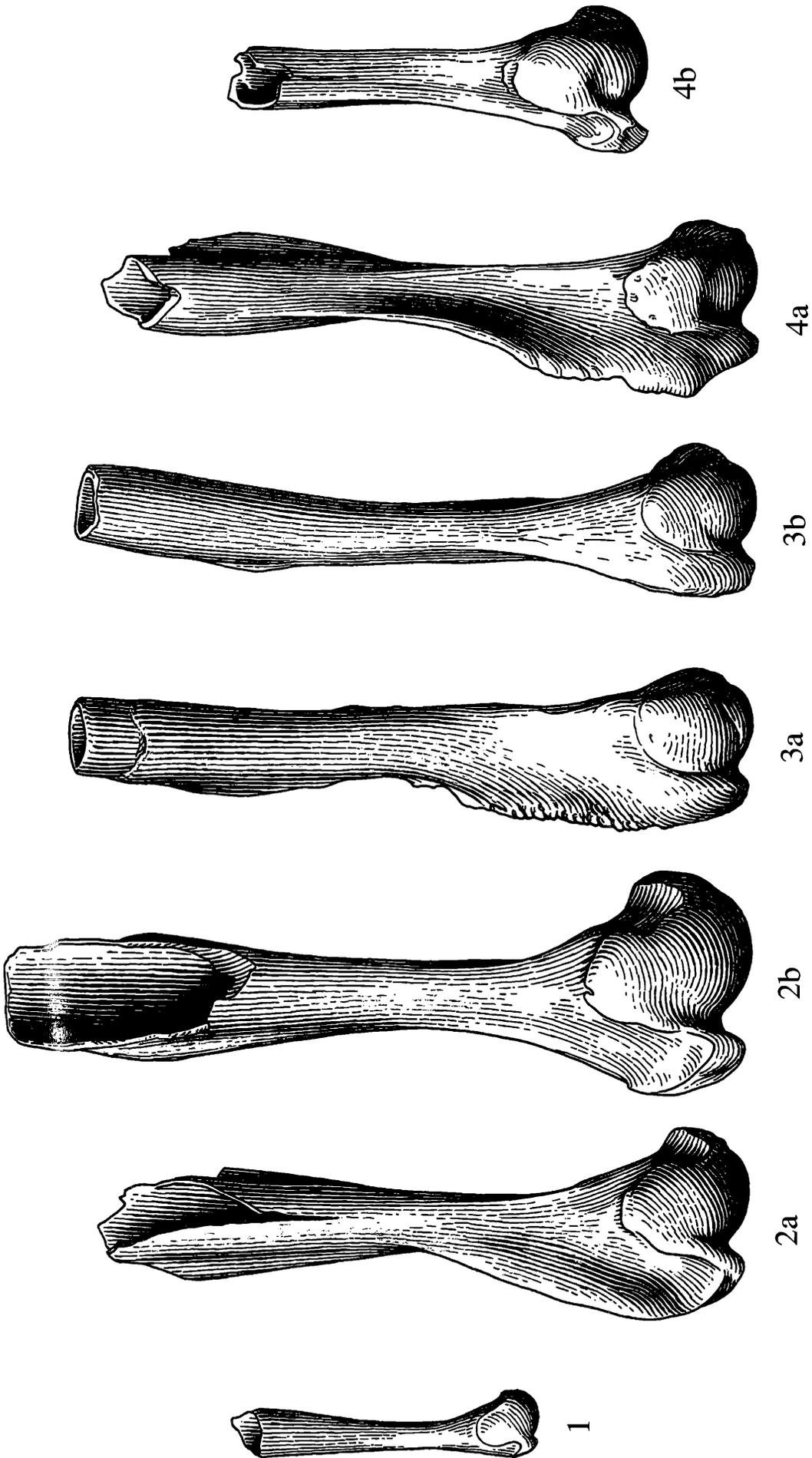


Abbildung 14: Humerus, dext., Facies dorsalis — Fig. 1 *Pelobates fuscus* (LAURENTI, 1768), WI II/AO 7; Fig. 2 *Bufo bufo* (LINNAEUS, 1758), a — männlich, RM III/AO 14, b — weiblich, RM III/AO 15; Fig. 3 *Bufo viridis* LAURENTI, 1768, a — männlich, RL IV/AO 24, b — weiblich, RL IV/AO 25; Fig. 4 *Rana temporaria* LINNAEUS, 1758, a — männlich, RM VII/AO 33, b — weiblich, RM VII/AO 34. Vergrößerung: 4,5-fach.

Das Auftreten von *Bufo viridis* spricht für Offenland mit einem großen Flußlauf nebst Schotterflächen. Sie benötigt vegetationsarme Gewässer, deren Wasserqualität eher unbedeutend ist. Sie tritt erst in den späteren Abschnitten einer Warmzeit auf. Heute ist sie dort laut der Verbreitungskarten von CABELA & TIEDEMANN (1985) nicht mehr anzutreffen. (Tab. 2)

Windener Bärenhöhle

Durch die Grabtätigkeit von Dachs und Fuchs kam es nach DÖPPES & RABEDER (1997) zu einer Vermischung fossiler, subfossiler und rezenter Überreste. Zwar läßt sich so ein genaues Alter nicht mehr feststellen, ein ökologischer Überblick kann aber gegeben werden, schon allein deshalb, weil die Windener Bärenhöhle über ein großes Anurenartenspektrum, das nach DÖPPES & RABEDER (1997) aus Raubvogelgewöllen stammt und durchaus aussagekräftig ist, verfügt.

Auch ist damit das Vorhandensein des Neusiedler Sees belegt, dessen Gebiet nach KLAMPFER (1963) einst höher gelegen war als der Seewinkel. Durch eine Senkung nach der Eiszeit vor ca. 10.000 Jahren bildete sich seine Mulde, deren Wasser nicht ins Meer abfließen konnte, da das Gefälle zwischen See und den nahen Abschnitten der Urdonau zu gering war.

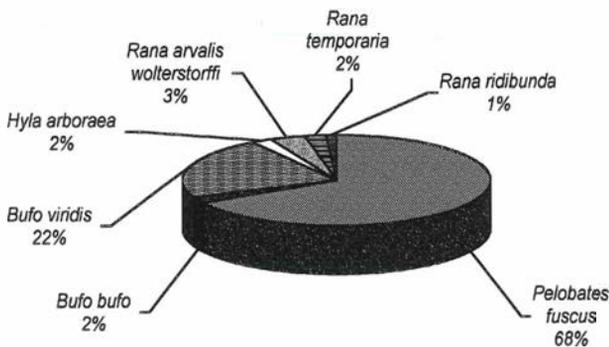


Abbildung 15: Anurenartenverteilung in der Windener Bärenhöhle.

Betrachtet man Abb. 15, so fällt sofort der hohe Prozentanteil von *Pelobates fuscus* und *Bufo viridis* auf. Beide Arten sind eindeutige Anzeiger einer offenen Landschaft und salztolerant. Das Auftreten des *Pelobates fuscus* geht außerdem meist mit der Lößverbreitung sowie einer späteren Phase der Auflichtung der Wälder nach den intensiven Bewaldungsphasen zu Beginn der Warmzeiten einher. Die *Bufo viridis* tritt überhaupt erst in späteren Abschnitten einer Warmzeit auf. Beide Arten kamen und kommen nach wie vor gemeinsam vor.

Die *Rana temporaria* läßt sich beinahe als Gebirgsart titulieren, die immerhin bis zu einer Höhe von 2500 m vorkommt und sogar in Schmelzwassertümpeln überwintert. Sie ist eine Form, die selbst in hochglazialen Vereisungsphasen als einziger Froschlurch noch vorkommt und gilt nebenher als Vertreter einer Waldfauna.

Art	RM	RL	WI	SM
<i>Bombina bombina</i>	—	—	—	1
<i>Pelobates fuscus</i>	—	—	58	—
<i>Bufo bufo</i>	139	—	2	1
<i>Bufo viridis</i>	—	19	19	3
<i>Hyla arborea</i>	—	—	x	—
<i>Rana arvalis wolterstorffi</i>	—	—	x	—
<i>Rana temporaria</i>	20	—	x	—
<i>Rana ridibunda</i>	—	—	x	—

Tabelle 1: Individuenzahl in den bearbeiteten Fundstellen. x – 1–2 zuordenbare Überreste, weitere nicht mehr sicher bestimmbar; RM – Rabenmauer Höhle, OÖ.; RL – Rotes Loch im Rabenstein; WI – Windener Bärenhöhle, Bgld.; SM – Sommerein, NÖ.

Im Pleistozän findet man sie oft gemeinsam mit der *Bufo bufo*, die im Spätglazial relativ früh erscheint und an vielen Fundstellen dominiert. Ihr geringer Anteil an der Fauna von Winden läßt sie als wahrscheinlich fossiles Überbleibsel eines kühleren Klimaabschnittes erscheinen. Heute fehlt die *Rana temporaria* in dieser Gegend. Es tritt außerdem *Rana kl. esculenta* auf, deren Überreste spärlich, aber doch vertreten sind.

In der Windener Bärenhöhle überwiegen die Wärme liebenden Faunenelemente. Bis auf die *Rana temporaria* (siehe oben) treten alle aufgefundenen Arten laut CABELA & TIEDEMANN (1985) heute noch in diesem Gebiet auf. (Tab. 2)

Sommerein

In der genannten Spalte fanden sich die spärlichen und durchwegs juvenilen Überreste von *Bufo bufo* und *Bufo viridis*, sowie ein Sacrum von *Bombina bombina*. Zahlreich vorhanden waren die Überbleibsel von Äskulap- und Ringelnattern, nämlich Wirbel, Kopf- und Kiefertile in

Art	RM	RL	WI	SM
<i>Bombina bombina</i>	—	—	—	x
<i>Pelobates fuscus</i>	—	—	x	—
<i>Bufo bufo</i>	x	—	x	x
<i>Bufo viridis</i>	—	x*	x	x
<i>Hyla arborea</i>	—	—	x	—
<i>Rana arvalis wolterstorffi</i>	—	—	x	—
<i>Rana temporaria</i>	x	—	x*	—
<i>Rana ridibunda</i>	—	—	x	—

Tabelle 2: Vergleich des Anurenartenvorkommens in den Fundstellen (* – nur fossil vorhanden).

der gesamten Spalte. Daneben fanden sich auch Kleinsäugerreste und zahlreiche Molluskenarten.

Das Auftreten von *Bombina bombina* und das Fehlen kaltzeitlicher Arten spricht bereits für ein warmes Klima. Ebenso zählt die *Bufo viridis* zu den Späteinwanderern. Die genannten Anurenarten kommen laut der Verbreitungskarten von CABELA & TIEDEMANN (1985) heute noch in dem Gebiet vor. (Tab. 2)

4. Danksagung

Mein Dank gilt Hrn. o. Univ. Prof. Mag. Dr. Gernot Rabeder und Hrn. Ass.-Prof. Lektor Mag. Dr. Karl Rauscher (beide Inst. für Paläontologie, Wien) für die Vergabe dieses interessanten Diplomarbeitsthemas sowie Herrn Norbert Frotzler für die Anfertigung der Tafeln und für seine wesentlichen fachlichen Anregungen. Weiters habe ich in alphabetischer Reihenfolge zu nennen:

Gernot Florian, Univ.-Doz. Dr. Christa Frank (beide Inst. f. Paläontologie, Wien), Dr. Hans Frey (Inst. f. Zoologie, Veterinärmedizin, Wien), Dr. Margit Gerstner (Wien), a. o. Univ. Prof. Dr. Johann Hohenegger, Mag. Andreas Kroh (beide Inst. f. Paläontologie, Wien), Ing. Dr. Rudolf Pavuza (NHMW - Abt. f. Karst- u. Höhlenkunde), Dr. Manfred Pintar (Inst. f. Zoologie, Universität für Bodenkultur, Wien), Mag. Doris Pinter (Wien), Heribert Schutzbier, Hans Schwengersbauer (beide Museumsverein Mannersdorf u. Umgebung), Christian Stocker (Inst. f. Geologie, Wien), a. o. Univ. Prof. Dr. Norbert Vávra, Ass.-Prof. Mag. Dr. Reinhard Zetter (beide Inst. f. Paläontologie, Wien). Ihnen allen sei an dieser Stelle für jedwede Hilfe herzlich gedankt.

5. Literatur

- BARB, A., 1928: Grabungen in der Bärenhöhle bei Winden. — in Burgenland, Vierteljahresheft für Landeskunde, Heimatschutz und Denkmalpflege 1/4:99, Eisenstadt.
- BAUER, K., 1964: Bestimmungsprotokoll H 1964-31. — Säugetiersammlung, Nat.-Hist. Mus., 1. S., Wien.
- BAUER, K., 1996 a: Bestimmungsprotokoll H 1996-42. — Säugetiersammlung, Nat.-Hist. Mus., 1. S., Wien.
- Bauer, K., 1996 b: Schriftl. Mitt. vom 14.10.1996, Säugetiersammlung, Nat.-Hist. Mus., Wien.
- BÖHME, G., 1977: Zur Bestimmung quartärer Anuren Europas an Hand von Skelettelementen. — Wiss. Z. Humboldt- Univ. Berlin, Math.- Nat. R., XXVI:283-300, Berlin.
- BÖHME, G., 1996: Zur historischen Entwicklung der Herpetofauna Mitteleuropas im Eiszeitalter (Quartär). — in GÜNTHER, R., ed., 1996: Die Amphibien und Reptilien Deutschlands. — p. 30-39, Gustav Fischer-Verlag, Stuttgart.
- BÖHME, G. & GÜNTHER, R., 1979: Osteological studies in the European Water Frogs *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and *Rana „esculenta“* (Anura, Ranidae). — Mitt. Zool. Mus. Berlin, 55/1:203-215, Berlin.
- BOLKAY, ST. J., 1919: Elements of the comparative Osteology of the tailless Batrachians. — Glas. zemaljs museja Bosni Herzeg. 31:277-358, Sarajevo.
- BOUCHAL, R. & WIRTH, J., 2000: Österreichs faszinierende Höhlenwelt. — p.12-15, Pichler Verlag GmbH & CoKG, Wien.
- CABELA, A. & TIEDEMANN, F., 1985: Atlas der Amphibien und Reptilien Österreichs. — Neue Denkschrift Nat.-Hist. Mus. Wien, 4, Wien.
- DÖPPES, D. & RABEDER, G., 1997.: Windener Bärenhöhle. — in DÖPPES, D. & RABEDER, G. (eds.), 1997: Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs. — Mitt. Komm. Quartärforsch. Öst. Akad. Wiss., 10:280-283, Wien.
- EHRENBERG, K., 1930: Die diesjährigen Ausgrabungen in der Bärenhöhle bei Winden und ihre Ergebnisse. — in Burgenland, Vierteljahresheft für Landeskunde, Heimatschutz und Denkmalpflege, 3/2:33-36, Eisenstadt.
- EHRENBERG, K., 1931: Über weitere Ergebnisse der Ausgrabungen in der Bärenhöhle bei Winden im Burgenland. — Sitzber. math.-naturw. Kl., Österr. Akad. Wiss., 10, Wien.
- EHRENBERG, K., 1932: Über die letzten Ergebnisse der Windener Grabungen und einige Probleme der Diluvial-Paläontologie. — Verh. Zool.-Botan. Ges., 82:41-52, Wien.
- FRANK, CH., NAGEL, D. & RABEDER, G., 1997: Chronologie des österreichischen Plio- Pleistozäns. — in DÖPPES, D. & RABEDER, G. (eds.), 1997: Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs. — Mitt. Komm. Quartärforsch. Öst. Akad. Wiss., 10:364-267, Wien.
- FRANK, CH. & RABEDER, G., 1997: Rabenmauerhöhle. - in DÖPPES, D. & RABEDER, G. (eds.), 1997: Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs. — Mitt. Komm. Quartärforsch. Öst. Akad. Wiss., 10:207-208, Wien.
- FRANK, CH., 1992: Mollusca (Gastropoda: Stylommatophora) aus der Rabenmauerhöhle, Reichraminger Hintergebirge (Oberösterreich). — in WEICHENBERGER, J.: Höhlen Transekt Sengengebirge — p. 141-152, Unveröffentlichte Forschungsarbeit im Auftrag des Vereins Nationalpark Kalkalpen:148-152, Linz.
- HILLE, P. & RABEDER, G., 1986 (eds.): Die Ramesch-Knochenhöhle im Toten Gebirge. — Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss., 6:1-6, Wien.
- KLAMPFER, J., 1963: Das Land um den Neusiedlersee - Natur/Geschichte/Kunst. — p:8-10, Berglandverlag, Wien.
- MAIS, K., 1975: Begehung der Höhle "Rotes Loch im Rabenstein" beim Landsmannhof nahe Lavamünd/ Ktn. am 15. und 16. 09. 1975. — unpubl. Bericht Naturhistorisches Museum Wien, 4 p., Wien.
- MÜHLHOFER, F., 1927: Das Ludl-Loch bei Winden am See im Burgenland und seine Erforschung. — Mitteilungen des burgenländischen Heimatschutzvereins, 1/4:26-28, Eisenstadt.
- NAGEL, D., 1992: Die Rabenmauerhöhle im Reichraminger Hintergebirge, OÖ. — in WEICHENBERGER, J.: Höhlen Transekt Sengengebirge:141-152, Unveröffentlichte Forschungsarbeit im Auftrag des Vereins Nationalpark Kalkalpen:142-143, Linz.
- NAGEL, D., 1994: Die Rabenmauerhöhle, eine fossil-führende Bärenhöhle im Reichraminger Hintergebirge. — Jb. Oberösterreich. Mus.-Ver., 139/1: 11-125, Linz.
- NÖLLERT, A. & Ch., 1992: Die Amphibien Europas, Bestimmung - Gefährdung - Schutz. — Franckh-Kosmos Verlags-GmbH & Co., Stuttgart.

- RAUSCHER, K. L., 1992: Die Herpetofauna aus der Rabenmauerhöhle im Reichraminger Hintergebirge, Oberösterreich. — in WEICHENBERGER, J.: Höhlen Transekt Sengsengebirge — unveröffentlichte Forschungsarbeit im Auftrag des Vereins National-park Kalkalpen: 147, Linz.
- SANCHIZ, B., 1998: Saliencia — Handbuch der Paläoherpetologie, 4. — Dr. Friedrich Pfeil Verlag, München.
- SCHWENGBAUER, H., 1988: Die Unterwelt des Leithagebirges. — Perlmöser-Betriebszeitung, 128:11, Wien.
- SPINAR, Z. V., 1972: Tertiary Frogs from Central Europe. — Academia 1972, Prag.
- TRIMMEL, H., 1959: Das Ludlloch (Bärenhöhle) bei Winden (Burgenland). — Landschaft Neusiedlersee, Wissenschaftliche Arbeiten aus dem Burgenland, 23: 32–33, Burgenländisches Landesmuseum, Eisenstadt.
- VERGNAUD-GRAZZINI, C., 1966: Les amphibiens du miocène de Beni-Melall. — Not. et Mém. Serv. géol. Maroc., 27(198):43–72, Rabat.
- WEICHENBERGER, J., 1991: Systematische Dokumentation der unterirdischen Karstformen im Sengsengebirge und Reichraminger Hintergebirge. — Unveröffentlichte Forschungsarbeit im Auftrag des Vereins Nationalpark Kalkalpen, Jahresber. 4.7/1991:121–124, Linz.
- WITHALM, G., 2001. Die Evolution der Metapodien in der Höhlenbären-Gruppe. — Beitr. Paläont., 26:x-x, Wien.
- YOUNG, J. Z., 1962: The Life of Vertebrates. — 2nd ed., Oxford Univ. Press.
- ZIMMERMANN, E., 1976: Die vorgeschichtliche Zeit im Burgenland. — Volk und Heimat, 29/8, Eisenstadt.