

Veränderungen in der Kleinsäugerfauna von Mitteleuropa zwischen Cromer und Eem (Pleistozän) ¹⁾

Von WIGHART V. KOENIGSWALD, Tübingen

Mit 2 Abbildungen

Zusammenfassung. Die von JÁNOSY für Ungarn erarbeitete Gliederung der Kleinsäugerfaunen wird auf Grund von in jüngster Zeit bearbeiteten Kleinsäugerfaunen auf die Verhältnisse in Deutschland übertragen. Dabei ist es möglich, zwischen Cromer- und Eem-Interglazial vier Faunentypen auszugliedern, die durch die Vergesellschaftung verschiedener Arten gekennzeichnet sind.

Die „*Mimomys savini* Fauna“ vertritt das Cromer und einen Teil des Elster (= Mindel) Glazials. Die „*Arvicola* Fauna, Typ 1“ entspricht weitgehend dem Elster (= Mindel) Glazial. Die „*Arvicola* Fauna, Typ 2“ umfaßt das Holstein und möglicherweise das faunistisch noch sehr wenig bekannte Riß-Glazial. Die „*Arvicola* Fauna, Typ 3“ ist dem Eem gleichzusetzen.

S u m m a r y. JÁNOSY's classification of the small-mammalian faunas of Hungary is extended to include Germany; this study is based on recent investigations into small-mammalian faunas. It is thus possible to distinguish four faunal types between the Cromerian- and the Eemian-Interglacial. Each of these is characterised by an association of various species.

The „*Mimomys savini* Fauna“ represents the Cromerian as well as a part of the Elster (= Mindel) glaciation. The „*Arvicola* Fauna Type 1“ covers more or less the Elster (= Mindel) glaciation. The „*Arvicola* Fauna Type 2“ includes the Holsteinian and possibly the as yet faunistically little known Riss glaciation. The „*Arvicola* Fauna Type 3“ can be equated with the Eemian.

Einleitung

Lange Zeit hindurch hat eine Kenntnislücke zwischen den alt- und jungpleistozänen Faunen bestanden. JÁNOSY (1969) gelang es, diese Lücke durch die Bearbeitung mittelpleistozäner Faunen für Ungarn zu schließen und damit für ganz Europa Anhaltspunkte für die Interpretation von Neufunden und bereits bekannten Faunen zu geben. Hier soll nun versucht werden, auf Grund von Kleinsäugerfaunen, die in jüngerer Zeit bearbeitet wurden, zu überprüfen, wie weit die Ergebnisse von JÁNOSY auf Deutschland übertragbar sind. Dies ist notwendig, da sich hier durch die geographische Lage die Unterschiede zwischen Glazial und Interglazial weit stärker ausgewirkt haben als in dem südlich des Karpatenbogens liegenden Ungarn.

Es soll hier nicht versucht werden, eine neue Pleistozän-Gliederung in Konkurrenz zu den vielen bereits bestehenden zu entwerfen, sondern vielmehr Kriterien zusammenzustellen, nach denen eine grobe stratigraphische Einstufung möglich ist. Aus diesem Grunde werden hier auch keine Faunenphasen mit Typlokalitäten aufgestellt, sondern rein beschreibende Bezeichnungen für einzelne Faunentypen verwendet.

Sicher lassen sich in einigen Einzelfällen feinere Eingliederungen anwenden, aber diese können noch nicht allgemein angewendet werden. Deswegen bevorzuge ich hier eine relativ großzügige Gliederung.

¹⁾ Diese Studie ist im Rahmen des Sonderforschungsbereiches 53, „Paläontologie unter besonderer Berücksichtigung der Palökologie“, Tübingen, entstanden.

Die „*Mimomys savini*-Faunen“

Von den alt- und ältestpleistozänen *Mimomys*-Faunen sollen hier nur die allerjüngsten berücksichtigt werden, nämlich die, die ausschließlich *Mimomys savini* enthalten, da sie zu den *Arvicola*-Faunen hinüberleiten, die das eigentliche Thema dieser Betrachtung sein sollen. Am Anfang dieser Zusammenstellung soll die Fauna aus dem Upper Freshwater Bed von West Runton (England) stehen, da dies die Typuslokalität des Cromerium s. str. ist. Diese artenreiche Fauna enthält verschiedene Formen, deren zeitliches Auftreten hier näher verfolgt werden soll. Es sind dies neben den Gattungen *Microtus* und *Pitymys* besonders *Mimomys savini*, *Sorex (Drepanosorex) savini* und *Sorex runtonensis*.

Aus der im Altpleistozän oft recht artenreichen *Mimomys*-Fauna ist hier allein *Mimomys savini* erhalten und zwar in einem recht evoluierten Stadium. Der Zeitpunkt der Wurzelbildung hat sich in der Ontogenie schon so weit verzögert, daß Zähne noch wurzellos sein können, auch wenn sie die volle Länge erreicht haben. Diese geben sich aber nach den von FEJFAR (1969a) erarbeiteten Kriterien als noch sehr junge Zähne zu erkennen, während alle älteren deutliche Wurzeln zeigen. Die Verzögerung des Zeitpunktes der Wurzelbildung zeigt aber, daß diese *Mimomys*-Form nicht mehr fern vom Übergang zu *Arvicola* steht, der eben durch den völligen Verlust der Wurzelbildung gekennzeichnet ist. Zeitlich vertritt das Upper Freshwater Bed die ersten beiden Pollenzonen des Cromer-Interstadials (WEST 1968). Es handelt sich um die Ablagerungen eines Flusses, der nach der Fauna und Flora durch ein zumindest weitgehend bewaldetes Gebiet geflossen ist. (Die West Runton benachbarten Fundstellen Bacton und Ostend von denen *Arvicola*-Funde beschrieben worden sind, Hinton (1926), können hier wegen der ungeklärten Stratigraphie nicht berücksichtigt werden).

Vom Kontinent kennen wir bisher keine Fundstellen, die in der Kleinfaua exakt diesem Upper Freshwater Bed entsprechen. In die Nähe ist sicher die Hauptfauna von Voigtstedt zu stellen, in deren Kleinfaua *Mimomys savini* dominiert (KRETZOI 1965). Die Spitzmäuse zeigen aber nach JÁNOSSY (1965 b) gewisse Unterschiede gegenüber dem Upper Freshwater Bed. Im ganzen liegt aber der gleiche Faunentyp vor. Jünger als Voigtstedt ist die nicht fern davon liegende Fundstelle Süßenborn, in deren Kleinfaua FEJFAR (1969 b) ebenfalls *Mimomys savini* nachweisen konnte. Süßenborn wird aber im Gegensatz zu Voigtstedt, das in das späte Cromerium gestellt wird, wegen der „kalten“ Elemente in der Großfauna, *Ovibos* und *Rangifer*, schon als eiszeitliche Fauna interpretiert (KAHLKE 1965, 1969) und in das beginnende Elster-Glazial gestellt.

Zwei Faunen mit *Mimomys savini* seien aus der Tschechoslowakei angeführt. Aus Přebetice berichtet FEJFAR (1969a) im Zusammenhang mit einem möglichen Menschenfund von einer Fauna, die wie das Upper Freshwater Bed durch *Mimomys savini*, *Sorex (D.) savini* und *Sorex runtonensis* gekennzeichnet ist. Eine weitere Fauna dieses Typs aus der ČSSR ist Koněprusy (FEJFAR 1961). Hier handelt es sich um eine Höhlenfüllung und nicht um eine fluviatile Ablagerung wie in West Runton, dennoch zeigt sich ein vergleichbares Faunenbild. Von den großen Wühlmäusen ist allein *Mimomys savini* vertreten; die Erwähnung von *Arvicola* hat keine Bestätigung gefunden (freundl. briefl. Mitteilung von Dr. O. Fejfar vom 8. 1. 1973). Unter den Insektivoren sind *Sorex savini* und *Sorex runtonensis* belegt. In dieser Fauna ist neben *Microtus* und *Pitymys* noch besonders auf *Pliomys* hinzuweisen, da England in das Verbreitungsgebiet dieser Wühlmaus allem Anschein nach nicht eingeschlossen war. In Koněprusy sind beide Arten *P. lenki* und *P. episcopalis* vertreten. In dem über 13 Schichten aufgestellten Faunenspektrum zeichnet sich deutlich eine Klimaverschlechterung ab. Die Zeitstellung von Koněprusy ist noch nicht klar. Es werden sowohl das Ende des Cromer-Interglazials als auch das Ende einer Wärmeschwankung im Mindel-(=Elster)Glazial diskutiert (FEJFAR 1961).

Während die Fauna von Koněprusy einem Faunentyp angehört, enthält die Höhlenfauna von Sackdilling (HELLER 1930, 1933; BRUNNER 1934) Elemente, die verschiedenen Perioden anzugehören scheinen. Zunächst ist unter den *Mimomys*-Formen eine nahe verwandte oder gar identische Form der hier interessierenden Art *Mimomys savini*, nämlich *M. kormosi*, vertreten. *Sorex (D.) savini* wird ebenso wie *S. runtonensis* angeführt. Bei den Wühlmäusen ist neben *Microtus*, *Pitymys* und *Pliomys* vertreten. Fremd in dieser Fauna ist *Beremendia*, *Hypolagus* und *Mimomys pusillus*; diese Formen scheinen einer älteren Faunen-Vergesellschaftung anzugehören. Auf der anderen Seite verwundert das Auftreten von *Arvicola*, die sonst gerade nicht in den *Mimomys savini*-Faunen erscheint. Sie könnte eher aus einer jüngeren Beimengung stammen. Daher muß die Altersstellung dieser Fauna oder wohl besser Faunen von Sackdilling hier ungelöst bleiben, wenn auch ein wesentlicher Teil zu den hier besprochenen *Mimomys savini*-Faunen passen würde.

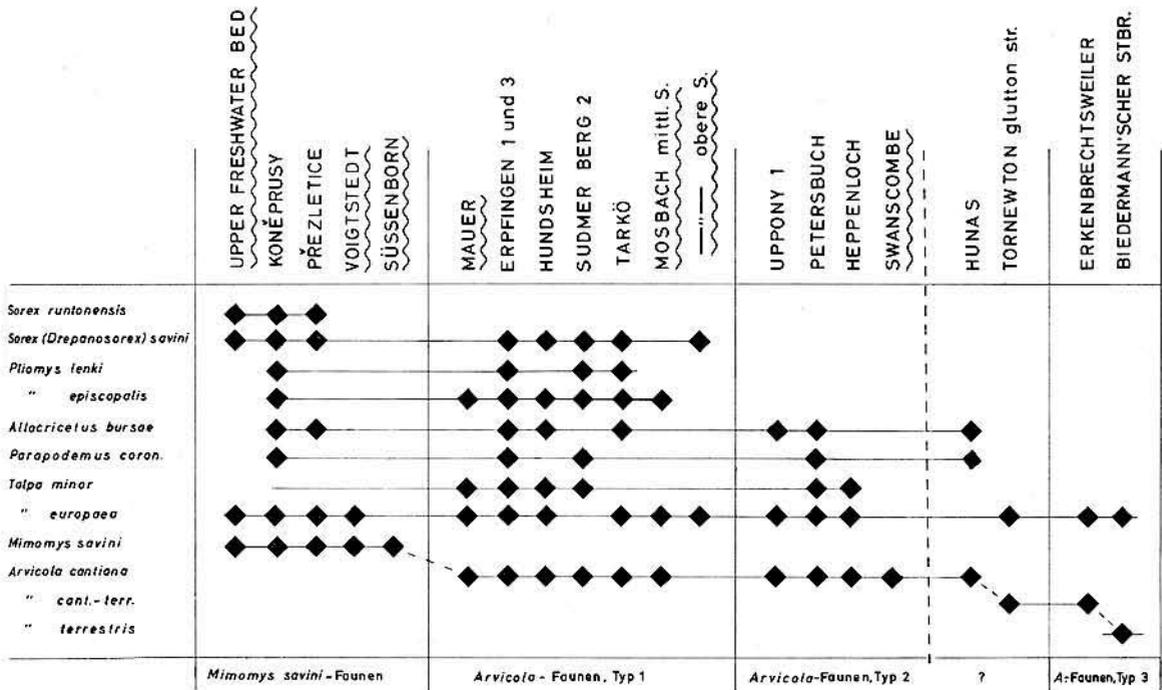


Abb. 1. Die zeitliche Verbreitung stratigraphisch wichtiger Kleinsäugerarten in europäischen Faunen des Pleistozäns. Fluviale Lagerstätten sind durch Wellenlinien gekennzeichnet, da sie meist ärmer an Kleinsäufern sind.

Damit ist eine Auswahl der Fundstellen angesprochen, die in der Kleinsäugerfauna ein ähnliches Bild zeigen wie das Upper Freshwater Bed. Als allgemeine Kennzeichen dieser „*Mimomys savini*-Faunen“ können gelten: Von den großen Wühlmäusen ist nur *Mimomys savini* vertreten. Die älteren *Mimomys*-Formen und *Arvicola* fehlen. In der Spitzmausfauna sind *Sorex runtonensis* und *Sorex (D.) savini* vorhanden. *Mimomys savini* und *Sorex runtonensis* kommen in keinen jüngeren Faunen mehr vor, während *Sorex (D.) savini* auch in dem nächst jüngeren Faunentyp vertreten ist.

Zeitlich umfassen die „*Mimomys savini*-Faunen“ das Cromer Interglazial und einen Teil des Elster (= Mindel) Glazials. Nach der Gliederung von KRETZOI (1965) handelt es sich wohl um die Templomhegy-Phase Ungarns.

Die „*Arvicola*-Faunen, Typ 1“
(*Arvicola*-*Pliomys*-Faunen)

Von den Faunen mit *Mimomys savini* hebt sich deutlich eine Faunengruppe ab, deren Artenbestand an Kleinsäugetern zwar ähnlich ist, aber statt *Mimomys* die evoluiertere Form, nämlich die wurzellose *Arvicola cantiana* enthält. Unter diesem Namen werden mehrere *Arvicola*-Formen zusammengefaßt, die früher als verschiedene Arten angesprochen wurden, da es sich gezeigt hat, daß bei dieser primitiven *Arvicola* die gleiche intraspezifische Variabilität des Vorderlobus vorkommt (KOENIGSWALD 1970), wie dies schon zuvor für *Miomys savini* erkannt wurde (KRETZOI 1965). Daß *Arvicola* die altertümliche *Mimomys* in den nun zu besprechenden Faunen abgelöst hat, kann nicht ökologisch gedeutet werden, da diese Faunen sowohl aus fluviatilen Ablagerungen wie aus Höhlen- bzw. Spaltenfüllungen stammen. Daher handelt es sich um eine stratigraphisch auswertbare phylogenetische Veränderung.

Die ungarische Fundstelle Tarkö (JÁNOSSY 1965, 1969) ist durch *Arvicola*, *Pliomys* und *Sorex (D.) savini* gekennzeichnet. In dieser Fauna, die ein Waldbiotop spiegelt, kommt ein kleiner Lemming vor (*Lemmus* vel *Myopus*), der auch in anderen Waldfaunen wiedergefunden wurde, infolgedessen darf er bei den weiteren Interpretationen von Faunen aus diesem Zeitbereich nicht als „Kälteanzeiger“ gewertet werden. Tarkö ist die Typlokalität der Tarkö-Phase bei KRETZOI (1965) und entspricht nach JÁNOSSY (1969) einem Mindel-Interstadial. Diese Tarkö-Phase, zusammen mit der wohl kaum davon abgrenzbaren Verteszöllös-Phase, läßt sich recht gut über die Grenzen von Ungarn hinaus verfolgen.

In Hundshheim (Niederösterreich) treten nach KORMOS (1937a) und RABEDER (1972) die gleichen kennzeichnenden Arten auf. Bei den Talpiden führt RABEDER neben *Talpa europaea* auch *T. minor* auf. Das Nebeneinander verschiedener Maulwurfarten läßt sich bei mehreren Faunen dieses Typs beobachten.

In Deutschland gehören Erpfingen 1 und 3 (HELLER 1936, 1958) sowie der Sudmer-Berg 2 (KOENIGSWALD 1972) zu diesem Faumentyp. In beiden Faunen von Erpfingen fehlen die Waldmäuse, was HELLER mit höherem Steppeneinfluß erklärt. Die Fauna vom Sudmer-Berg 2 scheint dagegen eine Waldfauna ohne spürbaren Steppeneinfluß zu sein. Daß in beiden Faunen der kleine Lemming vorkommt, widerspricht dieser Deutung nicht. Die geographische Lage vom Sudmer-Berg am Nordrand des Harz ist deswegen beachtenswert, da bis in unmittelbare Nähe die maximale Ausdehnung der Elstervereisung gereicht hat. Nach dem aus der Fauna zu erschließenden klimatisch anspruchsvolleren Wald muß zu dieser Zeit der skandinavische Gletscher wesentlich weiter im Norden gelegen haben. Es handelt sich also um eine recht warme Phase, während für die Faunen aus Erpfingen auch kühleres Klima denkbar wäre.

Die Fauna Dobrkovice II ČSSR zeigt nach der vorläufigen Faunenliste (FEJFAR 1965), die *Arvicola* und *Pliomys* enthält, einen erheblich stärkeren Steppenanteil. Dieser äußert sich in Vorkommen von *Citellus*, *Cricetus* und vor allem *Dicrostonyx*, dennoch sind ebenfalls *Apodemus* und *Glis* vorhanden. Dieses Nebeneinander scheint hier nicht auf einer nachträglichen Mischung zu beruhen, wie man es in jungpleistozänen Faunen bei einer derartigen Faunenassoziation annehmen würde.

Zu der gleichen Faunengruppe mit *Arvicola* und *Pliomys* gehören nach den Kleinsäugetern ebenfalls die klassischen Fundstellen Mauer und Mosbach. In beiden wurde *Arvicola* und *Pliomys* gefunden (HELLER 1939, 1969) und in den oberen Sanden von Mosbach ebenfalls *Sorex (D.) savini* (BAHLO & MALEC 1969). Bekannterweise ist der von Mauer und Mosbach repräsentierte Zeitraum recht groß. Darin zeigt sich, was schon durch die unterschiedlichen Klimabedingungen für Erpfingen 1 und 3 sowie Sudmer-

Berg 2 und Dobrkovice II angedeutet wurde, daß die Faunen mit *Arvicola* und *Pliomys* keineswegs aus einem eng begrenzten Zeitabschnitt stammen, sondern über einen recht umfangreichen Zeitraum existierten.

Die Zeitstellung ist in der Terminologie der Glazialstratigraphie noch nicht eindeutig geklärt. Nach den Kleinsäufern sind diese Faunen jünger als die *Mimomys savini*-Faunen, die wohl bis in das beginnende Elster (=Mindel) Glazial reichten. Weiter unten wird gezeigt, daß mit dem Holstein ein anderer Faunentyp in Verbindung gebracht wird, demnach müßten diese Faunen in den Elster-(=Mindel-)Komplex gestellt werden. Es ist auffallend, daß die Faunen aus Deutschland nun im allgemeinen bewaldete Biotope vertreten (Mauer, Sudmer-Berg 2) und nur in sehr geringem Umfang auch Steppeneinflüsse verraten (Erpfingen 1 und 3, Mosbach ?), obwohl die Zuordnung zu einem Glazial-Komplex wahrscheinlich ist. Die Möglichkeit, daß hier nur interstadiale Phasen belegt sind, fordert eine Begründung heraus, die nicht gegeben werden kann. Ebenso unklar ist noch, wie eine Kleinf fauna dieses Zeitabschnittes aussehen würde, die volle glaziale Verhältnisse repräsentiert. Denn daß in Dobrkovice II keine echten glazialen Bedingungen gespiegelt sind, besagt eine als interglazial angesprochene Schneckenfauna (FEJFAR 1965).

Die „*Arvicola* Faunen, Typ 1“ sind in ihrem Artenbestand allgemein gekennzeichnet durch das gemeinsame Auftreten von *Arvicola cantiana* mit *Pliomys* und *Sorex (Drepanosorex) savini*. Der kleine Lemming (*Lemmus* vel *Myopus*) ist mehrfach belegt. Während *Arvicola cantiana* in diesem Faunentyp auftritt und in der kommenden Phase weiter existiert, sind *Pliomys* und *Sorex (D.) savini* schon in der vorigen Phase vertreten gewesen, kommen aber in der folgenden nicht mehr vor.

„*Arvicola*-Faunen, Typ 2“ (*Arvicola cantiana*-Faunen ohne *Pliomys*)

Der Fortgang der Entwicklung zeigt sich weniger im Auftauchen neuer Formen oder in phylogenetisch faßbaren Veränderungen, sondern vielmehr im Ausbleiben — im Fehlen — von altertümlichen Faunenelementen bei neuen Fauneneinwanderungen, wie sie wohl immer wieder in wärmeren Perioden anzunehmen sind.

Von der Fränkischen Alb ist die Fauna von Petersbuch (KOENIGSWALD 1970) bekannt, die wie die früheren Faunen *Arvicola cantiana* enthält. Ebenfalls sind hier zwei unterschiedlich große Maulwurfsarten nebeneinander und der kleine Lemming (*Lemmus* vel *Myopus*) sowie *Parapodemus* und *Allocrietus bursae* belegt. Trotz einer reichen Wühlmaus- und Insektenfresserfauna fehlen sowohl *Pliomys* als auch *Sorex (D.) savini*. *Microtus* und *Pliomys* kommen etwa gleich häufig vor. Das steht in gewissem Gegensatz zu der ungarischen Fauna von Uppony I (JÁNOSY 1962, 1969), wo *Microtus* schon deutlich beginnt, *Pitymys* zu verdrängen. Das Faunenbild von Uppony gleicht dem von Petersbuch. *Sorex (D.) savini* fehlt ebenso wie *Pliomys lenki* und *episcopalis*, nur ist hier eine deutlich veränderte *Pliomys*-Form, *P. posterior* vertreten, die möglicherweise zu den „*Dolomys*“-Formen Italiens Beziehung hat. JÁNOSY stellt die nach dieser Fauna benannte Uppony-Phase in das Holstein Interglazial.

Kleinsäugerfaunen aus diesem Interglazial sind bisher äußerst selten. ADAM (1959) stellt die Fauna aus dem Heppenloch in dieses Interglazial. Die Kleinf fauna (KORMOS 1937a) ist zum Vergleich nur bedingt geeignet, weil sie zu arm ist, aber dennoch enthält sie nichts, was im Widerspruch zu dieser Einstufung steht.

Ebenfalls in das Holstein dürfte, nach kontinentaler Terminologie, die englische Fundstelle Swanscombe zu stellen sein. Von hier ist ebenfalls *Arvicola cantiana* und der kleine Lemming (SCHREUDER 1950; KOWALSKI in Vorbereitung) belegt.

Damit rundet sich auch das Bild der „*Arvicola*-Fauna, Typ 2“. Dieser Typ ist gekennzeichnet durch *Arvicola cantiana* und das Nebeneinander von verschiedenen Maulwurfarten. In Deutschland sind *Pitymys* und *Microtus* etwa gleich häufig. *Allocricetus bursae* und *Parapodemus* sind vorhanden, während *Pliomys episcopalis* und *P. lenki* sowie *Sorex (D.) savini* im Gegensatz zum früheren Faunentyp fehlen.

Sicher tritt dieser Faunentyp im Holstein auf, ob er auch noch das folgende Glazial umfaßt, kann wegen fehlender Faunenbeschreibungen bisher noch nicht gesagt werden. HUNAS wird von HELLER (1966) zum Teil in das Riß gestellt. Nach den spärlichen Vorberichten kommen hier noch *Allocricetus bursae*, *Parapodemus* und wohl auch *Arvicola cantiana* vor.

Arvicola-Faunen, Typ 3 (jüngere *Arvicola* Faunen ohne *Talpa minor*)

Eine weitere jüngere Faunengruppe läßt sich sowohl durch phylogenetische Veränderungen bei *Arvicola* als auch durch eine weitere Verarmung der Artenzahl warmzeitlicher Faunenvergesellschaftungen kennzeichnen. Die Fauna von ERKENBRECHTSWEILER (KOENIGSWALD & SCHMIDT-KITTLER 1972) zeigt gegenüber Petersbuch eine veränderte *Arvicola*. Während bei *Arvicola cantiana* noch wie bei *Mimomys* das Schmelzband an der konvexen Prismenkante verstärkt ist, ist bei den Funden der würmzeitlichen *Arvicola terrestris* stets das konkave Schmelzband verstärkt. In Erkenbrechtsweiler liegt nun gerade der Übergang vor: Das Schmelzband ist auf beiden Seiten nahezu gleich stark. Dieses *Arvicola cantiana-terrestris*-Übergangsstadium scheint sich schon im Riß anzubahnen, denn es wurde in England im gutton-stratum der Tornewton-Cave gefunden, das in das vorletzte Glazial gestellt wird (SUTCLIFFE 1962). Es ist aber ebenso in den verschiedenen *Hippopotamus*-Faunen, die dem letzten Interglazial zugeordnet werden, belegt. Von den beiden Maulwürfen, die in Petersbuch nebeneinander vorkamen, ist in Erkenbrechtsweiler nur noch der größere *Talpa europaea* vorhanden. Der kleinere *T. minor* taucht in keiner jüngeren Fauna nördlich der Alpen mehr auf. RABEDER (1972) meint, daß dieser kleine Maulwurf in *Talpa caeca*, der am Südrand des Verbreitungsgebietes von *T. europaea* vorkommt, weiterlebt. Zumindest sind aber die ökologischen Ansprüche beider Formen recht unterschiedlich. Auch der kleine Lemming (*Lemmus* vel *Myopus*) ist aus dem Faunenbild verschwunden. Es ist möglich, daß er sich erst während des zwischen Petersbuch und Er-

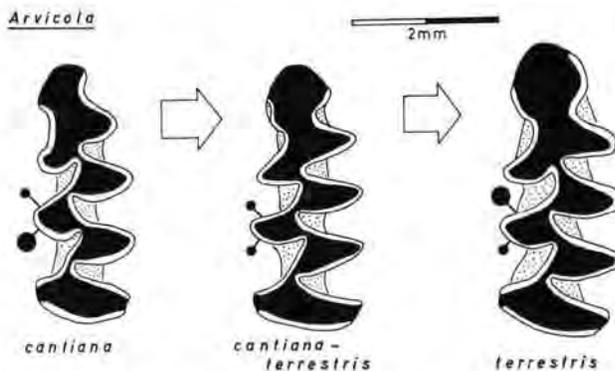


Abb. 2. Die Entwicklung der Schmelzbandverhältnisse bei den *Arvicola*-Formen in Mitteleuropa. *Arvicola cantiana* (Elster-Riß), *Arvicola cant. terr.* Übergangsform (Riß-Eem); *Arvicola terrestris* (Eem-Holozän).

kenbrechtsweiler liegenden Glazials an sein heutiges arktisches Milieu angepaßt hat. Die Gattung *Pitymys* ist durch *P. subterraneus* vertreten. *P. gregaloides*, den HELLER (1966) im Vorbericht über Hunas erwähnt, fehlt. *Pitymys* ist allerdings wesentlich seltener als *Microtus*. War in Petersbuch das Verhältnis zwischen beiden Gattungen noch 1 : 1, so ist es hier auf 1 : 10 abgesunken. Die Fauna von Erkenbrechtsweiler ist wegen des Vorkommens von *Dicerorhinus kirchbergensis*, *Capreolus* und besonders *Crocidura* in ein Interglazial zu stellen, allerdings sind sehr deutliche Steppeneinflüsse spürbar, die sich im Auftreten von *Citellus*, *Cricetus* und *Ochotona* abzeichnen.

Mit einer ähnlichen ökologischen Gegensätzlichkeit ist auch die Fauna aus dem letztinterglazialen Travertin des Biedermannschen Steinbruchs in Stuttgart-Untertürkheim (HELLER 1934) gekennzeichnet. Hier schiebt sich, ähnlich wie in Weimar-Ehringsdorf, ein Horizont mit kälterer Fauna, der „Steppennagerhorizont“, in den Interglazialen Travertin ein. Die *Arvicola* dieser Fundstelle ist übrigens schon moderner und zeigt die gleiche Ausbildung der Schmelzbänder wie *Arvicola terrestris*. Somit sind die Übergangsformen von *A. cantiana* zu *A. terrestris* auf das ausgehende Riß-Glazial und einen Teil des letzten Interglazials beschränkt und damit von gewissem stratigraphischen Wert.

Da es im Jungpleistozän leichter fällt, den Faunen glazialen oder interglazialen Charakter zuzuschreiben, kommt bei der Beurteilung dieser Faunen der ökologische Aspekt hinzu. Demnach kann man die „*Arvicola*-Faunen, Typ 3“ als warmzeitliche Faunenvergesellschaftung charakterisieren, in der die *Arvicola cantiana-terrestris* Übergangsform oder bereits *A. terrestris* auftritt. In diesen Faunen fehlen *Talpa minor* und *Parapodemus* sowie der kleine Lemming (*Lemmus* vel *Myopus*), die alle in den klimatisch anspruchsvolleren Faunen des vorigen Typs anzutreffen waren. In diesen Faunen, die zeitlich in das letzte Interglazial (Eem) zu stellen sind, fehlt ebenfalls *Allocricetus bursae*, der aber im Gegensatz zu den anderen genannten Formen zu Beginn des folgenden Glazials noch einmal kurz auftritt.

Diese eben besprochenen eemzeitlichen „*Arvicola*-Faunen, Typ 3“ gehen in die Kleinsäuger-Assoziationen des letzten Glazials über, wobei sich die ökologischen Veränderungen durch das Einwandern der großen Lemminge (*Lemmus* und *Dicrostonyx*) abzeichnen. Zur gleichen Zeit treten die Waldformen *Glis*, *Apodemus* und *Clethrionomys* zurück oder verschwinden ganz. Da diese Faunen recht gut bekannt sind und häufig beschrieben wurden, soll auf sie hier nicht näher eingegangen werden.

Schl u ß

Die Veränderungen in der Kleinsäugerfauna sind also zum Teil phylogenetisch bedingt, wie etwa die Aufeinanderfolge der verschiedenen *Arvicola*-Formen. Dies sind aber im Grunde seltene Fälle. Wesentlich auffälliger ist die Verarmung im Artenbestand (siehe Abb. 1). Hierbei handelt es sich nicht um ein Aussterben am Ort. Vielmehr ist anzunehmen, daß bei dem mehrfachen Wechsel zwischen Glazial und Interglazial bzw. Stadial und Interstadial die klimatisch anspruchsvolleren Arten bei einer Abkühlung abwanderten, sich aber nicht alle an der Neueinwanderung bei einer späteren Wiedererwärmung beteiligten. Im einzelnen werden die Gründe hierfür sehr heterogen sein. Der Zeitpunkt des endgültigen Aussterbens kann wesentlich später liegen. So ist *Pliomys*, der in Mitteleuropa spätestens nach dem Elster-Glazial verschwindet, im Mittelmeergebiet bis ins Würm nachgewiesen (CHALINE 1970) und kommt mit einer nahe verwandten Form *Dolomys* in Jugoslawien noch rezent vor. Da es sich hier also primär nicht um ein Aussterben handelt, sondern um eine klimabedingte Arealverschiebung, sind die Faunentypen auch durch das Fehlen von einzelnen Arten charakterisierbar, obwohl man sonst in der Palä-

ontologie wohlweislich wegen der mangelnden ökologischen Kontrollmöglichkeit vermeidet, mit dem Fehlen von Arten zu argumentieren.

Während man die jüngeren Faunen nach einem glazialen oder interglazialen Charakter der zu Grunde liegenden Biotope unterscheiden kann, fehlen bei den älteren Faunen bisher solche mit glazialen Gepräge. Obwohl die Funde aus den „*Miomys savini*-Faunen“ und den „*Arvicola-Pliomys*-Faunen“ nicht selten sind, belegt keine einzige glaziale Bedingungen, wenngleich das Elster-Glazial zeitlich in diesen Komplex fällt. Es kann sich dabei aber kaum um eine mangelnde ökologische Differenzierung in den Faunen handeln, weil eine solche in der Faunenfolge von Koněprusy (FEJFAR 1961) sehr wohl zu beobachten ist. Daher müssen wir zum derzeitigen Kenntnisstand noch mit Fundlücken in diesem Bereich rechnen.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die Faunenentwicklung in Deutschland etwa parallel zu der in Ungarn, wie sie JÁNOSSY (1969) beschrieben hat, verläuft. Allerdings erscheint es mir noch nicht möglich, die auf ungarische Fundstellen begründete Phasenbezeichnung auf Deutschland anzuwenden, da zu viele Fragen der genauen Korrelierung erst durch weitere Untersuchungen geklärt werden müssen.

Literatur

- ADAM, K. D.: Mittelpleistozäne Caniden aus dem Heppenloch bei Gutenberg (Württ.). — Stuttgarter Beitr. Naturk., **27**, 1—46, 10 Abb., 6 Taf., 4 Tab., Stuttgart 1959.
- BAHLO, E. & MALEC, F.: Insectivoren (Mammalia) aus den Oberen Mosbacher Sanden (Mittelpleistozän) bei Wiesbaden-Biebrich/Hessen. — Mainz. naturw. Arch., **8**, 56—76, 5 Abb., 2 Taf., Mainz 1969.
- BRUNNER, G.: Eine präglaziale Fauna aus dem Windloch bei Sackdilling (Oberpf.). — N. Jb. Min. B **71**, 303—328, 9 Abb., 2 Taf., Stuttgart 1934.
- CHALINE, J.: *Pliomys lenki*, forme relique dans la Microfaune du Würm ancien de la Grotte de Lezetxiki (Guipúzcoa-Espagne). — Munibe, **22**, 1/2, 43—49, 11 Abb., San Sebastian 1970.
- FEJFAR, O.: Review of Quaternary Vertebrata in Czechoslovakia. — Prace Inst. Geol., **34**, INQUA, 109—118, 3 Abb., 1 Taf., Warschau 1961.
- : Die unter-mittelpleistozäne Mikromammalier Fauna aus Dobrkovice, Südböhmen. — Ber. geol. Ges. DDR, **10**, 1, 57—65, 6 Abb., Berlin 1965.
- : Human remains from the early Pleistocene in Czechoslovakia. — Current Anthropol., **10**, 170—173, 9 Abb. 1969 (a).
- : Die Nager aus den Kiesen von Süssenborn bei Weimar. — Paläontol. Abh. A **3**, 761—770, 5 Abb., Berlin 1969 (b).
- HELLER, F.: Eine Forest-Bed Fauna aus der Sackdillinger Höhle (Oberpf.). — N. Jb. Min. etc. Beibd., **63** B, 247—298, 27 Abb., 5 Taf., Stuttgart 1930.
- : Ein Nachtrag zur Forest-Bed Fauna der Sackdillinger Höhle (Oberpf.). — Cbl. Min. etc. **1933**, B, 60—68, 4 Abb., Stuttgart 1933.
- : Die Kleinsäugerreste aus dem Travertin des Biedermann'schen Steinbruchs von Untertürkheim-Bad Cannstatt. — Jber. Ver. vaterl. Naturk. Württbg., **90**, Stuttgart 1934.
- : Eine Forest-Bed Fauna aus der Schwäbischen Alb. — S.-B. Heidelberger Akad. Wiss. math.-nat. Kl., **1936**, 1—29, 15 Abb., Heidelberg 1936.
- : Neue Säugerierfunde aus den altdiluvialen Sanden von Mauer a. d. Elsenz. — S.-B. Heidelb. Akad. Wiss. math.-nat. Kl., **8**, 23 S., Heidelberg 1939.
- : Eine neue altquartäre Wirbeltierfauna von Erpfingen (Schwäb. Alb.). — N. Jb. Geol. u. Paläontol. Abh., **107**, 1—102, 75 Abb., 3 Taf., Stuttgart 1958.
- : Eine Kleinsäugerfauna aus den mittleren Mosbacher Sanden bei Biebrich-Wiesbaden. — Mainz. naturw. Arch., **8**, 25—55, 3 Abb., 2 Taf., Mainz 1969.
- HINTON, M. A. C.: Monograph of the Voles & Lemmings (Microtinae) living and extinct., 488 S., 110 Abb., 15 T., London 1926.
- JÁNOSSY, D.: Vorläufige Mitteilung über die Mittelpleistozäne Vertebratenfauna der Tarkö-Felsnische (NO-Ungarn, Bükk-Gebirge). — Ann. Hist.-natur. Mus. Nat. Hungar., **54**, 155—176, 2 Abb., 2 T., Budapest 1962.
- : Die Insectivoren-Reste aus dem Altpleistozän von Voigtstedt in Thüringen. — Paläontol. Abh. A., **2**, 664—679, 2 Abb., 1 Taf., Berlin 1965 (a).
- : Nachweis einer jungmittelpleistozänen Kleinvertebratenfauna aus der Felsnische Uppony I (Nordungarn). — Karszt-éz Barlangkutató, **4**, 55—68, 6 Abb., Budapest 1965 (b).

- JÁNOSSY, D.: Stratigraphische Auswertung der europäischen mittelpleistozänen Wirbeltierfauna. — Ber. deutsch. Ges. geol. Wiss. A. Geol. Paläontol., **14**, Teil I, 367-438, 8 Abb., Teil II, 573-643, 20 Abb., 7 Taf., Berlin 1969.
- KAHLKE, H. D.: Die stratigraphische Stellung der Faunen von Voigtstedt. — Paläontol. Abh. A., **2**, 691—692, Berlin 1965.
- : Die stratigraphische Stellung der Kiese von Süssenborn bei Weimar. — Paläontol. Abh. A., **3**, 787—788, Berlin 1969.
- KOENIGSWALD, W. v.: Mittelpleistozäne Kleinsäugerfauna aus der Spaltenfüllung Petersbuch bei Eichstätt. — Mitt. Bayer. Staatssammlung, Paläontol. hist. Geol., **10**, 407—432, 40 Abb., München 1970.
- : Sudmer-Berg-2, eine Fauna des frühen Mittelpleistozäns aus dem Harz. — N. Jb. Geol. Paläontol. Abh., **141**, 194—221, 19 Abb., Stuttgart 1972.
- KOENIGSWALD, W. v. & SCHMIDT-KITTLER, N.: Eine Wirbeltierfauna des Riß/Würm-Interglazials von Erkenbrechtsweiler (Schwäbische Alb, Baden-Württemberg). — Mitt. Bayer. Staatssammlung, Paläontol. hist. Geol., **12**, 143—147, 2 Abb., München 1972.
- KORMOS, T.: Über die Kleinsäuger der Heppenlochfauna. — Jber. u. Mitt. Oberrh. geol. Ver., **26**, 88—97, Stuttgart 1937 (a).
- : Revision der Kleinsäuger von Hundsheim in Niederösterreich. — Földtani Közlöny, **67**, 1, 23—37, Budapest 1937 (b).
- KRETZOL, M.: Die Nager und Lagomorphen von Voigtstedt in Thüringen und ihre chronologische Aussage. — Paläontol. Abh., A **2**, 585—661, 2 Abb., 2 Taf., Berlin 1965.
- RABEDER, G.: Die Insectivoren und Chiropteren (Mammalia) aus dem Altpleistozän von Hundsheim (Niederösterreich). — Ann. naturhist. Mus., Wien, **76**, 375—474, 8 Abb., 14 Taf., Wien 1972.
- SCHREUDER, A.: Microtinae from the Middle Gravels of Swanscombe. — Ann. Mag. Natur.Hist., 12. Ser., **3**, 627—635, 6 Abb., London 1950.
- SUTCLIFFE, A. J. & ZEUNER, F. E.: Excavation in the Torbryan Caves, Devonshire. I. Tornewton Cave. — Proc. Devon Archeol. Explor. Soc., **1957/58**, 5/5—6, 127—145, 3 Taf., 1962.
- WEST, R. G.: Pleistocene Geology and Biology. — London 1968.

Manuskript eingeg. 27. 2. 1973.

Anschrift des Verf.: Dr. Wighart v. Koenigswald, Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen, Sonderforschungsbereich 53, 74 Tübingen 1, Sigwartstraße 10.