

Die Zoolithenhöhle: Ein bedeutender Fundort für fossile und subfossile Fledermausknochen (*Chiroptera*)

Von HILDE RUPP, Celle

Mit 8 Abbildungen

Abstract

The Zoolithenhöhle: An important site of fossil and subfossil bat remains (*Chiroptera*)

A survey of the species composition of the fossil bat fauna (*Mammalia*, *Chiroptera*) from the Zoolithenhöhle near Burgaillenreuth (Franconia, Germany) is given. It comprises 19 species from seven genera, mainly from the genus *Myotis*. The age of the fauna ranges between recent and late Pleistocene. Evidence can be provided for *Myotis helleri* (KOWALSKI 1962) and *M. paradaubentonii* (TOPAL 1983), which had been described first from the Pliocene localities of Gundersheim (Germany) and Osztramos (Hungary) respectively. Hitherto neither had been found in Pleistocene faunas.

Zusammenfassung

Ein Überblick über die Artenzusammensetzung der Fledermausfauna (*Mammalia*, *Chiroptera*) der Zoolithenhöhle bei Burgaillenreuth (Oberfranken, Deutschland) wird gegeben. Chronologisch ist die Fauna teils als jungpleistozän, teils als holozän bis rezent einzuordnen. *Myotis helleri* (KOWALSKI 1962) und *M. paradaubentonii* (TOPAL 1983), deren Erstbeschreibungen aus den pliozänen Faunen von Gundersheim (Deutschland) bzw. Osztramos (Ungarn) erfolgte, können nachgewiesen werden. Die Zoolithenhöhle ist für diese beiden Arten der bisher einzige Fundort des Pleistozäns.

Key words

Chiroptera, *Myotis*, Late Pleistocene, Holocene, Southern Germany, Pliocene species.

Vorwort

Die Zoolithenhöhle bei Burgaillenreuth (Oberfranken, Deutschland) ist vor allen Dingen für Funde fossiler Großsäuger bekannt. Bereits im 18. Jahrhundert, nachdem der Uttenreuther Pfarrer Joh. Fr. Esper (1774) seine „Ausführliche Nachricht von neuentdeckten Zoolithen unbekannter vierfüßiger Thiere, und denen sie enthaltenden, so wie verschiedenen andern,

denkwürdigen Gräften der Obergebürgischen Lande des Marggrafthums Bayreuth“ veröffentlicht hatte, erlangte die Höhle Berühmtheit. Die Erstbeschreibung des Höhlenbären (*Ursus spelaeus*) als neue fossile Art durch ROSENMÜLLER (1794) erfolgte anhand von Fossilien der Zoolithenhöhle. In der Folgezeit wurde die Höhle vollständig ausgebeutet, ihre Fossilien an alle wichtigen Wissenschaftsstandorte Europas, aber auch an Naturalienkabinette, verkauft (HELLER 1972).

Erst nachdem 1971 neue Hallen der Zoolithenhöhle mit reichem Fundinhalt (NIGGEMEYER & SCHUBERT 1972) entdeckt wurden, erregte sie wieder öffentliches Aufsehen. Wieder wurden jedoch fast ausschließlich die Großsäugerfunde, insbesondere die Höhlenbären, bearbeitet. Kleinsäuger wurden nur in Form von Artenlisten (HELLER 1972; GROISS 1979; HILPERT et al. 2005) berücksichtigt. Die Autorin verfasste ihre Diplomarbeit über Chiropteren der Zoolithenhöhle (RUPP 1991).

Die Fledermausarten der Zoolithenhöhle

Material

Das bearbeitete Material umfasst bisher ca. 360 Schädel bzw. Rostren, ca. 1.000 Unterkiefer und 280 Oberarmknochen, teilweise in fragmentarischer Erhaltung aus verschiedenen Höhlenteilen (Große Halle, Bärenkammer, Säulenhalle, Guloloch, Wolfsschlucht).

Bisher konnten 19 Fledermausarten aus sieben Gattungen in der Zoolithenhöhle nachgewiesen werden. Der weitaus größte Anteil der Fauna geht auf die Gattung *Myotis* zurück. Zahlreich

sind auch Funde der Gattung *Plecotus*, die bisher aber noch nicht auf Artebene bestimmt wurden. Die Nachweise aus allen anderen Gattungen sind relativ selten und machen jeweils maximal zwei Prozent der Gesamtfauuna aus.

- Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber 1774)
- Große Hufeisennase
- R. hipposideros* (Bechstein 1800)
- Kleine Hufeisennase
- Eptesicus serotinus* (Schreber 1774)
- Breitflügelfledermaus
- E. nilssonii* (Keyserling & Blasius 1839)
- Nordfledermaus
- Plecotus* sp. (Geoffroy 1818)
- Langohrfledermäuse
- Barbastella barbastellus* (Schreber 1774)
- Mopsfledermaus
- Pipistrellus* cf. *pipistrellus* (Kaup 1829)
- Zwergfledermaus
- Miniopterus schreibersii* (Kuhl 1817)
- Langflügelfledermaus

Die Liste der *Myotis*-Arten muss als vorläufige Arbeitsgrundlage betrachtet werden, da bisher nicht alle Kiefer schlüssig eingeordnet werden können. Außerdem gibt es gerade in dieser Gattung für fast alle Arten alternative Bestimmungsmöglichkeiten, wenn man fossil beschriebene Arten hinzuzieht. Ob die Funde der Zoolithenhöhle jeweils den rezenten oder den fossilen Arten näherstehen, kann nach Literaturangaben oft nicht entschieden werden. Ausnahmen bilden hier *M. helleri* und *M. paradaubentonii*, zwei Arten, die aus pliozänen Faunen beschrieben wurden und deren Kieferbau so charakteristisch ist, dass eine Bestimmung nach den Originalbeschreibungen möglich ist.

Myotis helleri (KOWALSKI 1962): s. u.

M. paradaubentonii (TOPAL 1983): s. u.

M. dasycneme (Boie 1825) (Teichfledermaus) gehört zu den wenigen Arten, für die keine ähnliche Art des Pliozäns beschrieben wurde. TOPAL (1963) fand einige wenige Reste der Art im Material der altpleistozänen Fundstelle Kövesvrad in Ungarn.

M. brandtii (Eversmann 1845) (Brandtfledermaus) konnte eindeutig im Material der Zooli-

thenhöhle nachgewiesen werden. TOPAL (1983) beschrieb *M. janossyi* aus dem Pliozän von Osztramos und stellte eine verwandtschaftliche Beziehung zu *M. brandtii* fest.

M. mystacinus (Kuhl 1817) (Bartfledermaus): (TOPAL 1983) stellte Vergleiche zwischen *M. exilis* (HELLER 1936) aus Osztramos und *M. mystacinus* an und vermutete auch hier ein enges Verwandtschaftsverhältnis. Die Typuslokalität für *M. exilis* ist Gundersheim. Unter den rezenten europäischen Arten gehört außerdem *M. aurascens* KUZJAKIN 1935 in diesen Formenkreis.

M. alcathoe (HELVENSEN & HELLER 2001) (Nymphenfledermaus): Bestimmungshinweise für Schädel finden sich bei HELVENSEN et al. (2001), bei DIETZ et al. (2007) und bei JENRICH et al. (2012). Eine detaillierte Beschreibung mit Unterscheidungskriterien für *M. mystacinus* lieferte VIERHAUS (2013). Danach lassen sich einige gut erhaltene Schädel und Unterkiefer eindeutig auf diese Art beziehen. Die kleinste Art aus dem Mittelpliozän von Osztramos stellt *M. estramosensis* (TOPAL 1983) dar. Wegen ihres schlechten Erhaltungszustandes ist sie allerdings nur sehr lückenhaft dokumentiert.

M. nattereri (Kuhl 1818) (Fransenfledermaus) konnte in der Zoolithenhöhle nachgewiesen werden. In ihrer Häufigkeit tritt sie hinter der sehr ähnlichen *M. cf. schaubi* zurück. Eine weitere rezente kryptische Art, *M. escalerae* (Cabrera 1904), kommt in Südwesteuropa vor (IBÁÑEZ et al. 2006).

M. cf. schaubi (Kormos 1934) gehört in die *nattereri*-Gruppe und wurde erstmals aus dem Oberpliozän von Villány (Ungarn) beschrieben. Nach umfangreichen Vergleichsstudien stellten HORÁČEK & HANAK (1983/1984) fest, dass die bis dahin als rezente Unterart von *M. nattereri* geführte *M. n. araxenus* mit dieser übereinstimmt und zogen auch die von TOPAL (1981) aus dem Mittelpleistozän von Ungarn beschriebene *M. kretzoi* unter dem prioritären Namen *M. schaubi* ein. Im Gundersheimer Material stellt *M. prae-vius* (HELLER 1936) einen Vertreter der *nattereri*-Gruppe dar. Eine endgültige Bestimmung erfordert den direkten Vergleich mit den jeweiligen fossilen Typusmaterialien, bzw. mit sicher bestimmtem Rezentmaterial.

M. emarginatus (Geoffroy 1806) (Wimperfledermaus) stellt die zweithäufigste Art der Zoolithenhöhle dar. Sie ist etwas größer als die rezente Art und lässt sich in morphologischer Hinsicht sehr gut auch mit der Beschreibung von *M. gundersheimensis* in Einklang bringen, die HELLER (1936) ebenfalls aus der Gundersheimer Fauna beschrieb. Die Beziehungen zwischen der rezenten, der jungquartären und der pliozänen Form sind also auch hier zu klären.

M. bechsteinii (Kuhl 1818) (Bechsteinfledermaus) ist die häufigste Art der Zoolithenhöhle. TOPAL (1963) und RYBAR (1976) beschrieben als fossile „Chrono-Subspezies“ *M. b. robustus* aus dem Altleistozän von Kövesvárad (Ungarn) und *M. b. intermedius* aus dem Frühholozän der Zákocie-Höhle (Slowakei). Beide betonten in ihren Arbeiten die große morphologische Übereinstimmung der fossilen Funde mit der heutigen Art, weshalb sie auf Beschreibungen und Abbildungen der zugrunde liegenden Fossilien verzichteten. Die Neubeschreibungen der Unterarten beruhen auf rein metrischen Abweichungen, die sie als evolutiven Trend interpretierten. Die Art sei insgesamt kleiner geworden und das Rostrum durch fortschreitende Reduktion der vorderen Prämolaren verkürzt, der Hirnschädel dagegen verlängert worden (RYBAR 1976). Die Bechsteinfledermäuse der Zoolithenhöhle zeichnen sich nicht nur durch eine große metrische, sondern auch starke morphologische Variabilität aus. Welches Variationsspektrum durch die heutige Art abgedeckt wird, ist an Hand von Vergleichsmaterial zu klären. HELLER (1936) unterteilte diesen Formenkreis in der Gundersheimer Fauna gleich in drei verschiedene neue Arten, nämlich *M. kormosi*, *M. rapax* und *M. aemulus*, mit denen die Funde der Zoolithenhöhle verglichen werden sollten.

M. myotis (Borkhausen 1797) (Großes Mausohr) zählt zu den seltenen Fledermausarten der Zoolithenhöhle und kann auch nicht in allen Höhlenteilen nachgewiesen werden.

Myotis helleri (Kowalski 1962)

Von Heller (1936) stammt die Erstbeschreibung dieser Art, die er *Myotis insignis* nannte, die aber aus Prioritätsgründen später in *Myotis*

helleri (Kowalski 1962) umbenannt wurde. Der locus typicus ist Gundersheim in Rheinhessen. Anhand einer Untersuchung der *Cricetiden* (Hamster) des Heller'schen Originalmaterials von dieser Fundstelle konnten FEJFAR & STORCH (1990) zeigen, dass es in biostratigraphischer Hinsicht ins ältere Villanyium (Biozone MN17), evtl. ein Teil auch ins untere Villafranchium (MN16a) eingeordnet werden muss.

Bisher wurde *M. helleri* nur von drei Fundorten bekannt, von der Typuslokalität in Deutschland (HELLER 1936), aus Węże in Polen (KOWALSKI 1962) und aus Osztamos in Ungarn (TOPAL 1983). Alle diese Funde werden ins Pliozän eingeordnet, sodass man bisher davon ausgehen musste, die Art sei an der Grenze zum Pleistozän ausgestorben. Die Funde von *M. helleri* aus der Zoolithenhöhle beweisen jedoch ihr Fortbestehen im Quartär.

Als Holotyp bestimmte HELLER (1936) eine Mandibel mit den Zähnen $I_2 - M_3$ (Abb. 1). Eine Beschreibung von Schädelresten lieferte TOPAL (1983), auf die hier für die Bestimmung von Rostren verwiesen wird.

Bestimmung des Unterkiefers

M. helleri ist eine kleine *Myotis*-Art mit robustem Kieferbau (Abb. 2). Als wichtiges diagnostisches Merkmal hebt HELLER (1936) hervor: „[...] P_2 und P_3 haben nämlich annähernd gleiche Größe und Höhe und bleiben auch nur wenig hinter P_4 und dem Eckzahn zurück, so daß die Spitzen dieser 4 Zähne nahezu in gleicher Ebene liegen. [...]“. Da auch Hypo- und Entoconid an M_1 und M_2 kräftig ausgebildet sind, besteht also das Unterkiefergebiss aus einer Folge von annähernd gleich hohen Spitzen vom Caninus bis zum Trigonid des M_3 . Das Talonid des M_3 wird nur schwach reduziert. An 29 Kieferfragmenten der Zoolithenhöhle ist der außergewöhnlich große P_3 erhalten. Wegen der großen Prämolaren ist auch die Prämolarenreihe länger als bei anderen *Myotis*-Arten ähnlicher Größe. Ohne Angabe der Anzahl der untersuchten Fundstücke gibt HELLER (1936) die condylare Länge der Kiefer für das Gundersheimer Material mit 10,6 – 11,0 mm an. Bei 21 Kiefern der Zoolithen-

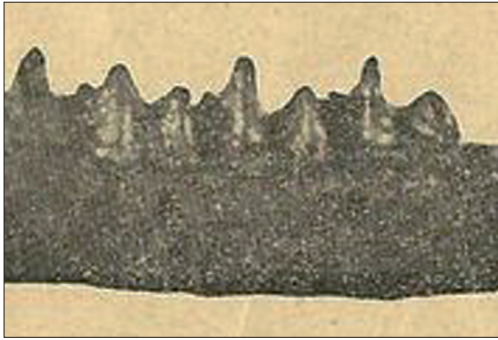


Abb. 1: *Myotis helleri*: Außenansicht des linken Unterkiefers (aus HELLER 1936).



Abb. 2: *Myotis helleri* aus der Zoolithenhöhle (WS80m/M. hel.1): linker Unterkiefer in a: Buccal-, b: Lingual- und c: Occlusalansicht. (Foto: H. RUPP)

höhle liegt dieses Maß zwischen 9,95 und 10,55 mm, sodass es einen beträchtlichen Größenunterschied zwischen den pliozänen Funden aus Gundersheim und denen aus dem Jungquartär der Zoolithenhöhle zu geben scheint. Allerdings erwähnt TOPAL (1985) „[...] misleading measurements given by HELLER (1936) [...]“ (hier im Zusammenhang mit *M. gundersheimensis*), weshalb das Typusmaterial von *M. helleri* neu vermessen werden sollte.

Bei allen rezenten europäischen *Myotis*-Arten liegt eine deutliche Reduktion des P_3 , meistens auch des P_1 vor. Verwechslungsgefahr besteht einzig mit *M. daubentonii*, die in etwa gleich groß ist und *M. helleri* auch im Bau des Caninus ähnelt. Der P_1 der Wasserfledermaus ist jedoch

im Verhältnis zum Caninus kräftig, aber trotzdem deutlich stärker reduziert als bei *M. helleri*, P_3 ist winzig. Ein sicherer Nachweis von *M. daubentonii* aus der Zoolithenhöhle liegt bisher nicht vor, sodass ein variationsstatistischer Vergleich noch aussteht. Wegen des viel kleineren P_3 bei der Wasserfledermaus ist aber auch von einer deutlich kürzeren Prämolarenreihe auszugehen. Bestimmungsmerkmale zur Unterscheidung der beiden Arten liefert außerdem der Ramus ascendens, wie z. B. die bei *M. helleri* viel tiefer einschneidende Incisura sigmoidea superior. Für eine detaillierte Beschreibung aller Bestimmungsmerkmale ist jedoch zunächst auch in morphologischer Hinsicht ein direkter Vergleich der beiden Arten erforderlich.

Myotis paradoubentonii (Topal 1983)

Der lokus typicus dieser Art befindet sich im nordost-ungarischen Osztramos. TOPAL (1983) stufte die Fauna der dortigen Lokalität 13 chronologisch ins Mittelplozän ein. Als Holotyp bestimmte er ein Rostrum, als Paratyp eine Mandibel, jeweils mit der vollen Bezahnung (Abb. 3 / 5). TOPAL (1983) stellte eine Verwandtschaft mit *M. daubentonii* fest, schloss aber aufgrund stärkerer Verkürzung des Vordergebisses und eines höheren Reduktionsgrades des M^3 bei *M. paradoubentonii* aus, dass es sich bei dieser um eine Vorläuferart von *M. daubentonii* handeln könnte.

Bestimmung

M. paradoubentonii ist etwas größer als *M. helleri*. Das Rostrum ist auffallend breit und hoch mit einem kurzen Gesichtsschädel (Abb. 3/ 4). Der Gaumeneinschnitt ist relativ flach. TOPAL gibt die Zahnreihenlänge $C-M^3$ von neun Indi-

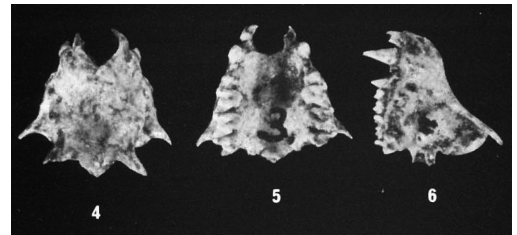


Abb. 3: Holotyp von *Myotis paradoubentonii* aus Osztramos: Rostrum in 4: Dorsalansicht, 5: Occlusalansicht, 6: linke Lateralansicht (aus TOPAL 1983).

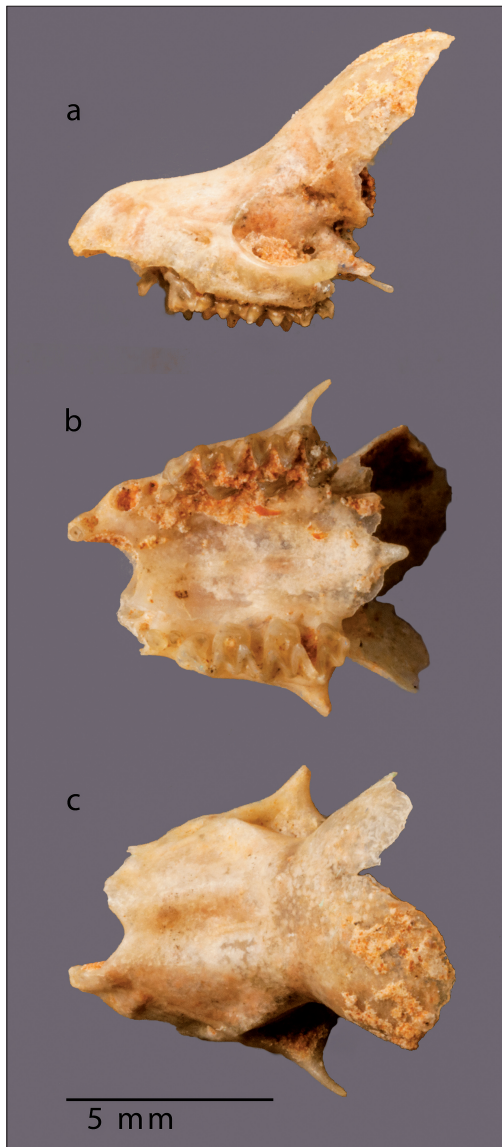


Abb. 4: *Myotis paradoubentonii* aus der Zoolithenhöhle (WS80/M.par.9): Rostrum in a: Lateral-, b: Occlusal- und c: Dorsalansicht. (Foto: H. Rupp)

viduen mit 4,98 – 5,46 mm an, in der Zoolithenhöhle liegt dieses Maß bisher bei 5,2 – 5,4 mm. Die Zähne I^1 bis C^{sup} fehlen. P^1 ist mindestens doppelt so groß wie P^3 , der stark reduziert und nach innen aus der Zahnreihe gedrängt wird. Seine Alveole zeichnet sich deshalb außen am Kiefer nicht ab. P^1 und P^4 berühren sich fast. An den Molaren werden deutliche Protoconuli ausgebildet; die Kanten von Para- und Metaloph werden von vorn nach hinten zunehmend stärker ausgeprägt.

Ausgehend von der Ausbildung der Protoconuli an den oberen Molaren kann man *M. paradoubentonii* unter den rezenten *Myotis*-Arten nur mit *M. daubentonii*, der sie auch in etwa in ihrer Größe entspricht, und *M. dasycneme* verwechseln. Beide besitzen aber einen tieferen Gaumeneinschnitt und eine flachere Profilinie. P^3 ist bei *M. daubentonii* ähnlich klein, steht aber in der Zahnreihe. *M. dasycneme* ist mit oberen Zahnreihenlängen über 6 mm (JENRICH et al. 2012) deutlich größer.

Auch der Unterkiefer von *M. paradoubentonii* wirkt kompakt. Die Masseterleiste ist leicht konkav, was dazu führt, dass der Coronoidfortsatz nach vorn geneigt zu sein scheint. Auffallend ist der extrem breite und plumpe Angularfortsatz. Unterschiede im Vergleich der Silhouetten der pliozänen und jungpleistozänen Form (Abb. 5 / 6) betreffen vor allem den ramus ascendens. Sie können aber einerseits durch evolutive Veränderungen im Laufe des Quartärs oder andererseits mit innerartlicher Variabilität erklärt werden. Während die Maße von Coronoidhöhe (CoH) und Zahnreihenlänge ($C-M_3$) der Materialien von Osztamos (O) und Zoolithenhöhle (ZH) gut übereinstimmen (CoH in O: 2,90 – 3,32 mm / ZH: 3,05 – 3,25 mm; $C-M_3$ in O: 5,52 – 5,78 mm / ZH: 5,50 – 5,85 mm), sind die Angaben TOPALS zur condylaren Länge des Unterkiefers (CdL) etwas geringer (O: 9,66 – 10,05 mm / ZH: 10,25 – 10,95 mm). Die Zähne I_3 und P_1 fehlen im Material der Zoolithenhöhle, C_{inf} liegt nur einmal vor (Abb. 6a). Er ragt steil auf und wird kaum gebogen. Charakteristisch ist auch hier die Stellung des winzigen P_3 , der zwar in der Zahnreihe steht, aber durch das Cingulum des P_4 leicht überlagert wird. Seine Alveole schließt in Labialansicht höher ab, als die der Nachbarzähne. Die Reduktion

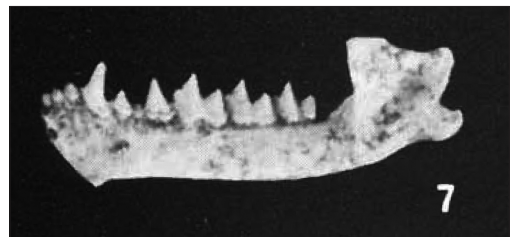


Abb. 5: Paratyp von *Myotis paradoubentonii* aus Osztamos: linker Unterkiefer in Buccalansicht (aus TOPAL 1983).

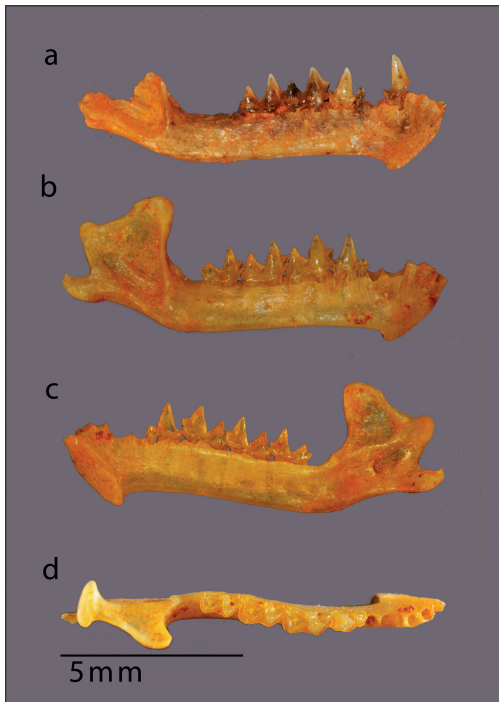


Abb. 6: *Myotis paradaubentonii* aus der Zoolithenhöhle; a und b: Unterkiefer (WS82/S6/M.par.1 und WS80/M.par.3) in Buccalansicht, c: in Lingual-, d: in Occlusalansicht. (Foto: H. RUPP)

des M_3 im Vergleich zu $M_{1/2}$ betrifft nicht nur das Talonid, sondern auch, in geringerem Maße, das Trigonid.

Unterscheidungskriterien für *M. paradaubentonii* und *M. daubentonii* liefern der bei der Wasserfledermaus kleinere Caninus und der verschiedenartige Bau des Ramus ascendens. *M. dasycneme* kann mit unteren Zahnreihenlängen von über 6,6 mm der Größe nach ausgeschlossen werden (JENRICH et al. 2012).

Chronologische Einstufung

Aus der Zoolithenhöhle liegen verschiedene Datierungen von Knochen und Sinter vor. Einen Überblick der Ergebnisse geben HILPERT et al. (2005). Das höchste bisher festgestellte Alter stammt aus einer TIMS-U/Th-Datierung von Sinter aus dem „Aufzugschacht“ (KEMPE et al. 2002) und beträgt 342.000 $\pm$ 71.400 a. Dieser stammt also aus einer Verkarstungsphase des Holstein-Interglazials. Datierungen von Hö-

lenbären- und Wolfsknochen weisen allerdings bisher auf ein maximal Eem-zeitliches Alter (= Riss-Würm-Interglazial; ca. 126.000 – 115.000 a vor heute) hin. Ältere Lockersedimente wurden wahrscheinlich durch Transportvorgänge während des Riss (= Saale)-Glazials ausgeräumt.

In der Chiropterenfauna ist die Bechsteinfledermaus die häufigste Art. Als Lebensraum benötigt sie voll entwickelte Laubwälder. BAAGØE (2001) nennt sie daher ein „Leitfossil quartärer Warmzeiten“. Nach dem Eem gab es geeignete Wälder nur noch im Früh-Würm (Brörup-Interstadial), als sich in den Mittelgebirgen Süddeutschlands noch einmal wärmeliebende Laubgehölze (Eiche, Ulme) ausbreiten konnten (FREUND & URZ 2000), und dann erst wieder im Holozän (ab 11.590 a v.h.). Auch im weiteren Verlauf des Würm konnten sich zum Teil Wälder regenerieren, die Entwicklung ging jedoch über ein Kiefern-Birkenwald-Stadium nicht mehr hinaus. Höhlenbär und Wolf sind in ihren ökologischen Ansprüchen weitaus genügsamer. Nach RABEDER et al. (2000) lebten Höhlenbären im Mittelwürm selbst in Hochgebirgslagen der Alpen, das Verbreitungsgebiet des rezenten Wolfes reicht bis in die Arktis hinein. Die anhand von Knochen dieser beiden Arten gewonnenen Altersdatierungen lassen sich deshalb nicht ohne Weiteres auf Fledermäuse aus den gleichen Fundkomplexen übertragen.

Bei den Ausgrabungen in den 1970er und 1980er Jahren wurde leider nicht im Einzelnen dokumentiert welche Funde oberflächlich abgesammelt und welche aus dem Sediment geschlämmt wurden. Nach mündlicher Auskunft (GROß 1990) konnten die Funde der „Großen Halle“ abgesammelt werden, während die aus dem „Guloloch“ und der „Wolfsschlucht“ ausnahmslos ausgeschlämmt wurden. Es handelt sich bei Letzteren um schachtartige Höhlenbereiche, die vollständig mit einem Gemisch aus Höhlenlehm und Knochen verfüllt wurden (Taphozönose). Eine Schichtung konnte nicht festgestellt werden (GROß 1979). Da es im Holozän nicht mehr zu nennenswerten Sedimentumlagerungen gekommen ist, ist das Material von diesen Fundpunkten also theoretisch vollständig ins Jungpleistozän einzustufen. Durch den Transport im Sediment wurden kleine Schädel

wie die der Fledermäuse größtenteils zerrieben. Nur wo Schädel verfüllt oder durch Sinter stabilisiert wurden, blieben bestimmbare Bruchstücke, vereinzelt sogar Reste der Schädeldecke, erhalten (Abb. 7). Gerade von diesen Fundorten stammen aber gut erhaltene Schädel der Nymphenfledermaus (*M. alcaethoe*), bei denen, obwohl sie hohl sind, zum Teil sowohl der Hirnschädel als auch die hauchdünnen Jochbögen erhalten sind (Abb. 8). Offensichtlich sind diese also erst nach dem Transport in das Material hineingelangt. VON HELVERSEN et al. (2001) weisen darauf hin, dass Nymphenfledermäuse, die in einer Voliere gehalten wurden, dazu tendierten, sich tagsüber in Spalten zwischen Steinen in Bodennähe zurückzuziehen. Obwohl sich die Fundsituation in der Zoolithenhöhle nicht mehr rekonstruieren lässt, könnte dieses Verhalten eine Erklärungsmöglichkeit für die Funde dieser Art im Schlammmaterial bieten.

Aus der „Großen Halle“, der „Wolfsschlucht“ und der „Säulenhalle“ liegen Funde des Großen Mausohrs (*M. myotis*) vor, für das es in Deutschland bisher keine Nachweise aus dem Pleistozän gibt. Im Holozän tritt es dagegen in ganz Mitteleuropa regelmäßig auf (RABEDER 1973; SCHAEFER 1973; HORACEK 1976; VIERHAUS 1982/1983; WOLOSZYN 1987; BAUER 1987 u. a.) und löste nach

BAAGØE (2001) ab dem Subatlantikum, also in etwa ab der Zeitenwende, *M. bechsteinii* als häufigste Art ab. Der Diskussionsstand zur Evolution der Art im Pleistozän wird bei GÜTTINGER et al. (2001) sowie bei TOPAL & RUEDI (2001) wiedergegeben. Die Funde aus dem ausgeschlammten Material der „Wolfsschlucht“ liegen in fragmentiertem Zustand vor. Einen Anhaltspunkt dafür, dass auch diese, ähnlich wie die der Nymphenfledermäuse, erst im Holozän abgelagert wurden, gibt es also nicht. Außerdem liegen von allen oben genannten Fundpunkten auch Nachweise von *M. helleri* und *M. paradoubentonii* vor, von *M. helleri* auch aus dem „Guloloch“, wo das Große Mausohr fehlt. Aus der Anwesenheit des Großen Mausohrs kann deshalb in keinem Bereich der Höhle automatisch auf ein holozänes Alter geschlossen werden. Olozän aa Datierungen, insbesondere von Knochenmaterial aus der „Wolfsschlucht“, wären von Interesse.

Neben den pleistozänen und holozänen Fledermausresten gibt es in der Zoolithenhöhle auch rezentes Material, das sich nicht immer leicht von Älterem unterscheiden lässt. Wahrscheinlich können auch heute noch Fledermäuse die Zoolithenhöhle als Quartier nutzen, obwohl sie 1971 nach Raubgrabungen fledermausdicht verschlossen wurde. Nach den Grabungen des



Abb. 7: Schädelrest von *Myotis brandtii* aus der Fundserie WS80 in Lateralansicht. Der Schädel wird innen und außen durch verbackenen Höhlenlehm stabilisiert. (Foto: H. RUPP)

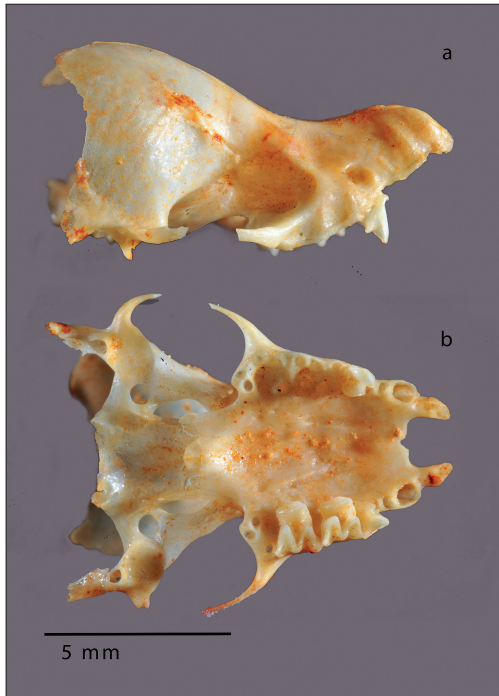


Abb. 8: Schädel von *Myotis alcathoe* aus der Fundserie WS80 in Lateral- und Occlusalansicht. Obwohl der Schädel nicht verfüllt ist, ist er weitaus besser erhalten, als der in Abbildung 7 gezeigte. (Foto: H. RUPP)

18. und 19. Jahrhunderts war der hintere Teil der damals schon bekannten Bereiche der Höhle durch Schuttmassen versperrt. Der Durchgang war nicht mehr zu erkennen. In ihrem „Tagebuch der Entdeckung“ vermerkten NIGGEMEYER & SCHUBERT (1972) nachdem sie sich durch den Schutt hindurchgegraben hatten: „[...] Aber an der Decke hängt eine Fledermaus, die auf einem anderen Weg als wir hereingekommen sein muß [...]“.

Fazit

Mit der Fledermausfauna der Zoolithenhöhle liegt eine relativ junge, aber archaisch anmutende Fauna vor. Sie gibt genaueren Aufschluss darüber, dass es am Übergang vom Pliozän zum Pleistozän offenbar keinen Faunenwechsel in der Gattung *Myotis* gegeben hat, sondern vielmehr dieselben Arten auch während der Warmphasen des Pleistozäns in Abhängigkeit der ökologischen Bedingungen wieder nach Mittel-

europa eingewandert sind, was am Beispiel von *M. helleri* und *M. paradaubentonii* sicher belegt werden kann.

Die Liste fossil beschriebener *Myotis*-Arten ist lang und unübersichtlich, eine Bestimmung nach der Originalliteratur oftmals unmöglich. Zu begrüßen wäre eine Revision der Typenmaterialien, um festzustellen, ob nach morphologischen und metrischen Kriterien eine Abgrenzung von rezenten eurasiatischen Arten möglich ist. Danach könnte auch eine endgültige Bestimmung der Arten der Zoolithenhöhle erfolgen, auf der die weitere Auswertung dieser Fauna basieren könnte.

Durch molekulargenetische Untersuchungen kann in etwa die Zeit bestimmt werden, in der die Aufspaltung der Arten stattgefunden hat. Nach RUEDI et al. (2013) war die Radiation der Gattung *Myotis* im Pliozän mit wenigen Ausnahmen bereits abgeschlossen. Da z. B. *M. mystacinus*, *M. brandtii* und *M. alcathoe* zwar morphologisch ähnlich, aber nach genetischen Analysen nicht eng verwandt sind, müsste in pliozänen Faunen Europas auch mit direkten Vorläufern dieser Arten zu rechnen sein. Um zu klären, ob diese von tatsächlich ausgestorbenen Linien unterscheidbar sind, ist eine umfassende variationsstatistische Untersuchung einzelner Skelettelemente rezenter kryptischer Arten die Voraussetzung.

Dank

Für die Überlassung dieses wertvollen Materials bedanke ich mich bei PROF. GROß und DR. HEINZE vom Institut für Paläontologie der Universität Erlangen-Nürnberg. Herzlichen Dank schulde ich F. GLOZA-RAUSCH vom Noctalis in Bad Segeberg, der mir durch das Überlassen eines Mikroskops die Arbeit an den Fledermäusen der Zoolithenhöhle ermöglichte. Auch die Fotografien für die Abbildungen sind am Noctalis entstanden. Für interessante Diskussionsbeiträge bedanke ich mich bei DR. VIERHAUS. Zu guter Letzt bedanke ich mich auch bei J. PEISKER und G. AUSCHRA.

Schrifttum

- BAAGØE, H. J., (2001): *Myotis bechsteinii* (Kuhl 1818) – Bechsteinfledermaus. In: F. Krapp (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas, **4**, Teil I: Chiroptera I, 443 – 471, AULA-Verlag, Wiebelsheim.
- BAUER, K. (1987): Die holozäne Fledermausfauna des Katerloches bei Weiz, Steiermark (*Mamm.*, *Chiroptera*). Mitt. Abt. Zool. Landesmus. Joanneum, **40**, 25 – 40, Graz.
- DIETZ, C., HELVERSEN, O. VON & NILL, D. (2007): Handbuch der Fledermäuse Europas und Nordwestafrikas. Hrsg. Franckh-Kosmos Verlag, 399 pp., Stuttgart.
- ESPER, J. F. (1774): Ausführliche Nachricht von neuentdeckten Zoolithen unbekannter vierfüßiger Thiere, und denen sie enthaltenden, so wie verschiedenen andern, denkwürdigen Grüften der Obergebürgischen Lande des Marggraffthums Bayreuth. VIII, 148 S., 14 illum. Kupfertaf., Nürnberg.
- FEJFAR, O. & STORCH, G. (1990): Eine pliozäne (ober-ruscinische) Kleinsäugerfauna aus Gundersheim, Rheinhessen. – 1. Nagetiere: *Mammalia*, *Rodentia*. *Senckenbergiana lethaea*, **71** (1/2), 139 – 184, Frankfurt a. M.
- FREUND, H. & URZ, R. (2000): Ein frühweichselzeitliches Profil aus der Niederterrasse der mittleren Lahn (Weimar-Niederweimar, Hessen) – geologische, pollenanalytische und makrorestandanalytische Untersuchungen. Eiszeitalter und Gegenwart, **50**, 107 – 123, Hannover.
- GROISS, J. T. (1979): Geologische und paläontologische Untersuchungen in der Zoolithenhöhle. Geol. Bl. NO-Bayern, **29** (1), 26 – 50, Erlangen.
- GÜTTINGER, R., ZAHN, A., KRAPP, F. & SCHÖBER, W. (2001): *Myotis myotis* (Borkhausen 1797) – Großes Mausohr, Großmausohr. In: F. Krapp (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas, **4**, Teil I: Chiroptera I, 123 – 207, AULA-Verlag, Wiebelsheim.
- HELLER, F. (1936): Eine oberpliozäne Wirbeltierfauna aus Rheinhessen. N. Jb. Min., Geol., Pal., Beilage-Band **76**, Abt. B, 99 – 160, Stuttgart.
- HELLER, F. (1972): Die Forschungen in der Zoolithenhöhle bei Burggailenreuth von ESPER bis zur Gegenwart. Erlanger Forschungen, Reihe B, **5**, 7 – 56, Erlangen.
- HELVERSEN, O. VON, HELLER, K.-G., MAYER, F., NEMETH, A., VOLLETH, M. & GOMBKÖTÖ, P. (2001): Cryptic mammalian species: a new species of whiskered bat (*Myotis alcathoe* n. sp.) in Europe. Naturwissenschaften **88**, 217 – 223, Springer-Verlag.
- HILPERT, B., KAULICH, B. & ROSENDAHL, W. (2005): Die Zoolithenhöhle bei Burggailenreuth (Fränkische Alb, Süddeutschland) Forschungsgeschichte, Geologie, Paläontologie und Archäologie. In: Neue Forschungen zum Höhlenbären, Hrsg. Naturhist. Ges. Nürnberg e. V., **45**, 259 – 288, Nürnberg.
- HORÁČEK, I. (1976): Review of Quaternary Bats in Czechoslovakia. Lynx, **18**, 35 – 58, Prag.
- HORÁČEK, I. & HANAK, V. (1983 / 1984): Comments on the Systematics and Phylogeny of *Myotis natterei* (Kuhl 1818). *Myotis*, **21-22**, 20 – 29, Bonn.
- IBÁÑEZ, C., GARCÍA, J. L., RUEDI, M., STADELMANN, B. & JUSTE, J. (2006): The Iberian contribution to cryptic diversity in European bats. *Acta Chiropterologica*, **8** (2), 277 – 297.
- JENRICH, J., LÖHR, P.-W., MÜLLER, F. & VIERHAUS, H. (2012): Fledermäuse – Bildbestimmungsschlüssel anhand von Schädelmerkmalen. Hrsg. Verein f. Naturkunde in Ostthessen, 103 pp., Fulda.
- KEMPE, S., ROSENDAHL, W., WIEGAND, B. & EISENHÄUER, A. (2002): New Speleotheme Datation from Caves in Germany and their importance for the Middle- and Upper Pleistocene Climate Reconstruction. *Acta Geol. Polonica*, **52** (1), 55 – 61, Warschau.
- KORMOS, T. (1934): Neue Insektenfresser, Fledermäuse und Nager aus dem Oberpliozän der Villányer Gegend. Földt. Közl., **44**, 296 – 321, Budapest.
- KOWALSKI, K. (1962): Fauna of Bats from the Pliocene of Weże in Poland. *Acta zool. Cracov.*, **7** (3), 1 – 51, Krakau.
- NIGGEMEYER, B. & SCHUBERT, D. (1972): Neuentdeckungen in der Zoolithenhöhle bei Burggailenreuth. Erlanger Forschungen, Reihe B, **5**, 57 – 62, Erlangen.
- RABEDER, G. (1973): Fossile Fledermausfaunen aus Österreich. *Myotis*, **11**, 3 – 14, 2 Tab., Bonn.
- RABEDER, G., NAGEL, D. & PACHER, M. (2000): Der Höhlenbär. Jan Thorbecke Verlag, Stuttgart.
- ROSENMÜLLER, J. C. (1794): Quaedam de ossibus fossilibus animalis cujusdam, historiam ejus et cognitionem accuratorem illustrantia. dissertatio, quam d. 22. Octob. 1794. ad disputandum proposuit Ioannes CHRIST. ROSENMÜLLER Heßberga-Francus, LL.AA. M. in Theatro anatomico Lipsiensi Prosector assumto socio Io. Chr. Aug. HEINROTH Lips. Med. Stud. Cum tabula aenea. 34 pp., 1 Kupfer, Leipzig.
- RUEDI, M., STADELMANN, B., GAGER, Y., DOUZERY, E. J. P., FRANCIS, C. M., LIN, L.-K., GUILLÉN-SERVENT, A., CIBOIS, A. (2013): Molecular phylogenetic reconstruction identify East Asia as the cradle for the evolution of the cosmopolitan genus *Myotis* (*Mammalia*, *Chiroptera*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*.
- RUPP, H. (1991) unveröff.: *Chiroptera* (*Mammalia*) aus dem Jungquartär der Zoolithenhöhle bei Burggailenreuth (Oberfranken). Dipl.-Arbeit Universität Erlangen-Nürnberg, 87 pp., Erlangen.
- RYBAR, P. (1976): Contribution to the Analysis of Quaternary Populations of *Myotis bechsteini*, With a Description of *M. bechsteini intermedius* ssp. nov. *Zoologické Listy*, **25** (1), 13 – 26, Pardubice.
- SCHAEFFER, H. (1973): Zur Faunengeschichte der Fledermäuse in der Hohen Tatra. *Bonn. Zool. Beitr.*, **4**, 342 – 354, Bonn.
- TOPAL, G. (1963): The Bats of a Lower Pleistocene Site from Mt. Kővesvár near Répáshuta, Hungary. *Ann. Hist.-Nat. Mus. Nationalis Hung.*, **55**, 143 – 153, Budapest.
- TOPAL, G. (1981): New fossil Mouse-eared Bat, *Myotis kretzoi* sp. n., from the Middle Pleistocene of Hungary (*Mammalia: Chiroptera*). *Fragm. Min. et Palaeont.*, **10**, 59 – 64, Budapest.
- TOPAL, G. (1983): New and rare fossil Mouse-eared Bats from the Middle Pliocene of Hungary (*Mammalia, Chiroptera*). *Fragm. Min. et Palaeont.*, **11**, 43 – 54, Budapest.

- TOPAL, G. (1985): Pliocene species of *Myotis* from Hungary. Acta Zool. Fennica, **170**, 153 – 155, Budapest.
- TOPAL, G. & RUEDI, M. (2001): *Myotis blythii* (Tomes 1857) – Kleines Mausohr. In: F. Krapp (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas, **4**, Teil I: Chiroptera I, 209 – 255, AULA-Verlag, Wiebelsheim.
- WOLOSZYN, B. W. (1987): Pliocene and pleistocene bats of Poland. Acta Palaeontologica Polonica, **32** (3 / 4), 207 – 325, Warschau.
- VIERHAUS, H. (1982/1983): Bemerkungen zu jungpleistozänen Fledermausfunden aus Rösenbecker Höhle und Ziegentempel (Briloner Hochfläche). In: W. Zygowski: Die Höhlen der Briloner Hochfläche, Karst und Höhle, 31 – 32.
- VIERHAUS, H. (2013): Holozäne Nymphenfledermäuse (*Myotis alcathoe* von Helversen & Heller 2001) aus Höhlen im Hochsauerland. Westfalen. Nyctalus (N.F.), **17**, 3-4, 329 – 337 Berlin.