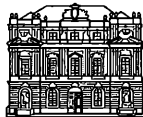


Klaus Unterholzner, Renate Willenig und  
Kurt Bauer

**Beiträge zur Kenntnis der Ährenmaus**  
***Mus spicilegus* Petényi, 1882**

(Mammalia austriaca 23)

Serienherausgeber:  
Wilfried Morawetz & Hans Winkler



Österreichische Akademie der Wissenschaften  
Wien 2000

**OÖLM LINZ**



+XOM833204

Titelbild: Ährenmaus *Mus spicilegus* Petényi, 1882  
(Photo: Klaus UNTERHOLZNER).

---

K. UNTERHOLZNER, R. WILLENIG und K. BAUER: Beiträge zur Kenntnis  
der Ährenmaus *Mus spicilegus* Petényi, 1882.

ISBN 3-7001-2940-8, Biosystematics and Ecology Series No. 17, Verlag  
der Österreichischen Akademie der Wissenschaften; Serienherausgeber:  
Wilfried Morawetz, Institut für Spezielle Botanik, Universität Leipzig,  
D-04103, Johannisallee 21-23, Deutschland, & Hans Winkler, Konrad-  
Lorenz-Institut für Vergleichende Verhaltensforschung, A-1160 Wien,  
Savoyenstraße 1a, Österreich.

---

I 93 125 | 17

Österreichisches  
Landesmuseum Linz/D.  
Bibliothek

K **Inv.Nr.** J 2000. 2147

Anschrift der Verfasser: Klaus UNTERHOLZNER, Liniengasse 2A/9,  
A-1060 Wien, Österreich; Dr. Renate WILLENIG, Barnabitingasse 12,  
A-1060 Wien, Österreich; Dr. Kurt BAUER, Säugetiersammlung,  
Naturhistorisches Museum Wien, Burgring 7, Postfach 417, A-1014 Wien,  
Österreich.



1A/B: Ährenmäuse *Mus spicilegus* Petényi, 1882 (alle Fotos auf dieser und den folgenden Seiten von K. Unterholzner).







# INHALT

Zu Ökologie, Verhalten und Morphologie der Ährenmaus <i>Mus spicilegus</i> Petényi, 1882 K. UNTERHOLZNER und R. WILLENIG .....	7
1 Einleitung .....	7
1.1 Aufgabenstellung .....	7
1.2 Untersuchungsgebiet und -zeitraum .....	8
1.3 Methodik .....	8
1.4 Dank .....	11
2 Verbreitung .....	12
2.1 Gesamtverbreitung .....	12
2.1.1 <i>Mus musculus</i> .....	12
2.1.2 <i>Mus spicilegus</i> .....	13
2.2 Verbreitung in Österreich .....	15
2.2.1 <i>Mus musculus</i> .....	15
2.2.2 <i>Mus spicilegus</i> .....	15
3 Ökologie .....	21
3.1 Ökologische Charakterisierung der Parndorfer Platte .....	21
3.2 Habitats .....	22
3.2.1 Habitats von <i>Mus musculus</i> .....	22
3.2.2 Habitats von <i>Mus spicilegus</i> .....	23
4 Vorratshügel und Bausysteme .....	33
4.1 Die Vorratshügel der Ährenmaus .....	33
4.1.1 Das Sammelgut .....	33
4.1.2 Entstehungszeit .....	35
4.1.3 Standorte und Verteilung der Hügel .....	37
4.1.4 Bau der Speicherhügel .....	38
4.1.5 Dimensionen der Speicherhügel .....	43
4.1.6 Hügelinhalte .....	44
4.1.7 Entwicklung der Speicherhügel nach ihrer Fertigstellung .....	45
4.1.8 Die Nutzung der Ährenmaushügel .....	46
4.2 Gänge und Bausysteme .....	47
4.2.1 <i>Mus musculus</i> .....	47
4.2.2 <i>Mus spicilegus</i> .....	48
5 Zum Verhalten von <i>Mus spicilegus</i> .....	50
5.1 Lokomotion, Raumnutzung, intraspezifische Kommunikation .....	50
5.2 Sozialverhalten .....	52
5.3 Abwehrverhalten .....	53
5.4 Sozialstruktur der hügelbauenden Wintergemeinschaft .....	54

6 Fortpflanzung.....	©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at	56
6.1 <i>M. spicilegus</i> .....		56
6.2 <i>Mus (m.) musculus</i> .....		59
7 Postnatale Entwicklung.....		59
7.1 Allgemeiner Entwicklungsverlauf.....		60
7.2 Wachstum und Gewichtszunahme .....		63
7.3 Ausbildung der Behaarung .....		65
7.4 Gebissentwicklung .....		65
8 Morphologie.....		67
8.1 Metrisch erfassbare Merkmale. ....		67
8.1.1 Körpermaße (Tab. 10).....		67
8.1.2 Schädelmaße .....		69
8.2 Nicht metrisch erfassbare Strukturmerkmale .....		72
8.2.1 Merkmale am Schädel.....		73
8.2.2 Merkmale am Gebiss.....		73
8.2.3 Schwanz .....		74
8.3 Färbung, Pigmentverteilung .....		74
8.3.1 Fellfärbung adulter Individuen .....		74
8.3.2 Weißfleckung .....		74
9 Diskussion.....		75
10 Zusammenfassung.....		78
11 Summary .....		79
12 Literatur .....		83

Evolution und Ausbreitungsgeschichte von *Mus spicilegus* Petényi, 1882 und *Mus musculus* Linnaeus, 1758

K. BAUER .....		89
1 Einleitung.....		89
2 <i>Mus spicilegus</i> .....		92
3 <i>Mus musculus</i> .....		95
4 <i>M. (m.) musculus</i> .....		97
5 Die Besiedlung Skandinaviens .....		98
6 Summary .....		100
7 Dank.....		102
8 Literatur .....		102

# Zu Ökologie, Verhalten und Morphologie der Ährenmaus *Mus spicilegus* Petényi, 1882

K. UNTERHOLZNER UND R. WILLENIG

Mammalia austriaca 23

## 1 Einleitung

### 1.1 Aufgabenstellung

*Mus spicilegus* wurde zwar in der Mitte des 19. Jhds. als eigene Art beschrieben, aber erst in den 70er-Jahren des 20. Jhds. endgültig als valide Art bestätigt (BONHOMME et al. 1978; ORSINI 1982). Für eingehendere Untersuchungen von Morphologie, individueller und geographischer Variation erwies sich das in den Sammlungen der Welt verfügbare Belegmaterial als völlig unzureichend. Da der Name *spicilegus* zeitweise auf in Südost- und Mitteleuropa und selbst bis Südkandinavien im Freien lebende Hausmäuse (*Mus musculus*) angewendet wurde, sind im Sammlungsmaterial als *M. spicilegus* etikettierte Hausmäuse ungleich häufiger als echte Ährenmäuse. Nach den Revisionen von SCHWARZ & SCHWARZ (1943) und ZIMMERMANN (1949) hatte sich der Name *Mus musculus spicilegus* als vermeintlich korrekte Bezeichnung für die Hausmauspopulationen Südosteuropas einschließlich des SE Mitteleuropas anscheinend endgültig gefestigt und wurde unwidersprochen so gebraucht. Die Kenntnis von Biologie und Ökologie der echten Ährenmaus beschränkte sich weitgehend auf erste Einblicke in das ungewöhnliche Überwinterungsverhalten in Gemeinschaftsbauten mit einem oberirdischen Nahrungsvorratsspeicher, das als ökoethologische Besonderheit einzelner *M. m. spicilegus*-Populationen aufgefasst, wenn nicht überhaupt in Zweifel gezogen wurde. Da die taxonomische Rehabilitation von *M. spicilegus* mittels biochemischer und molekulargenetischer Untersuchungen an Fänglingen aus dem Burgenland erfolgt war, bot sich hier eine vielversprechende Möglichkeit zu weiterführenden Untersuchungen.

Die Aufgabenstellung für ein eingehenderes Studium der Ährenmaus in Österreich ergab sich aus der hiemit knapp angedeuteten Vorgeschichte: Es galt,

- (1) die von ORSINI (1982) an relativ kleinen Stichproben gefundenen morphologischen Merkmale an größerem Material österreichischer Herkunft zu sichern und nach Möglichkeit zu erweitern;

- (2) das augenscheinlich sehr kleine österreichische Teilareal der Art *M. spicilegus* genauer abzugrenzen;
- (3) die Ökologie der Art aufzuklären, und
- (4) soweit im Rahmen dieser taxonomisch und feldzoologisch ausgerichteten Untersuchungen möglich, Beiträge zur Kenntnis von Fortpflanzungsbiologie, Ontogenese und Verhalten beizubringen.
- (5) Um diese Untersuchungen auf eine möglichst feste Basis zu stellen und direkte Vergleiche anstellen zu können, sollte parallel zu *M. spicilegus* die sympatrisch oder parapatrisch im Gebiet des Neusiedler Sees lebende Population der Östlichen Hausmaus *M. (m.) musculus* untersucht werden.

## 1.2 Untersuchungsgebiet und -zeitraum

Als Untersuchungsgebiet wurde, ausgehend von den bereits aus den Arbeiten von FESTETICS (1961) und ORSINI (1982) bekannten Vorkommen bei Halbturn und Mönchhof, die östliche Parndorfer Platte und der angrenzende nordöstliche Seewinkel gewählt. Wie sich im Laufe der Arbeit herausstellte, war damit auch schon die Kernzone des kleinen Verbreitungsgebietes von *Mus spicilegus* in Österreich erfasst. Von November 1982 bis Februar 1986 wurden dort die für die Untersuchung notwendigen Freilandarbeiten, Gehegeversuche und Laborzuchten durchgeführt.

## 1.3 Methodik

Die erforderlichen Tiere wurden in Fallen gefangen. In mit Erdnussbutter beköderten Schlagfallen der Marke „Luchs“ wurden in 6.400 trapnights 164 *M. spicilegus* und 4 *M. musculus* im Freiland und in weiteren 628 Schlagfalleneinheiten 26 *M. musculus* in Siedlungen gefangen. Dem Fang für die Terrarien und Freigehege sowie die Fang-Wiederfang-Aktionen dienten Lebendfallen. Da sich mehrere im Handel erhältliche Modelle nicht bewährten, wurden einige wenige taugliche Stücke der Säugetiersammlung des Naturhistorischen Museums Wien durch eigene Nachbauten ergänzt. Die Fallen wurden mit abnehmbaren Zusatzbehältern ausgestattet, um ein Überleben gefangener Tiere auch während der kalten Jahreszeit sicherzustellen. 45 derartige Fallen erbrachten in 5.450 trapnights 284 lebende *M. spicilegus* und 3 *M. musculus* aus dem Freiland; weitere 1.505 Lebendfalleneinheiten an und in Gebäuden und Höfen der Orte Neusiedl am See, Gols, Mönchhof, Halbturn und Zurndorf sowie den isoliert gelegenen Gutshöfen Wittmannshof, Edmundshof und Kleylehof erbrachten weitere 103 lebende *M. musculus*. Im Zuge von Fang-Wiederfang-Versuchen in der Dauer von jeweils 4-108 Tagen führten 2.678 Lebendfalleneinheiten zu Fang und Kennzeichnung von 100 Ährenmäusen, von denen einzelne bis 22-mal wiedergefangen werden konnten.

Das Gesamtfangergebnis bestand aus 448 *M. spicilegus*, davon 284 lebend, sowie 136 *M. musculus*, davon 106 lebend. Als Nebenfang lieferten die Schlagfallenfänge einzelne Waldmäuse der Arten *Apodemus sylvaticus*, *A. uralensis* (syn. *microps*) und *A. flavicollis*, Rötelmäuse *Clethrionomys glareolus*, Feldmäuse *Microtus arvalis* und Kleinwühlmäuse *M. subterraneus*. Tote Tiere wurden zu Studienbälgen mit Schädeln und Restskeletten präpariert und wie das *Mus*-Studienmaterial mit Dokumentation an der Säugetiersammlung des Naturhistorischen Museums Wien deponiert.

Die lebend gefangenen Tiere wurden unter Betäubung vermessen, gewogen, auf morphologische Besonderheiten untersucht und mit Ohrmarkierungen versehen. Ein von BERRY (1970) vorgeschlagenes System von Löchern und Doppellöchern, das die Unterscheidung von maximal 99 Individuen erlaubt, wurde dazu etwas weiterentwickelt: Für jedes Ohr wurden 4 Loci definiert, die jeweils entweder eine Randkerbe aufweisen können oder nicht, was je Ohr 16, für beide Ohren zusammen 256 Kombinationen zulässt. Da davon jene ohne Marken auf beiden Ohrmuscheln zur Unterscheidung von nichtmarkierten Tieren ausfällt, ergeben sich so 255 Möglichkeiten zu individueller Kennzeichnung. Den 16 Kombinationen pro Ohr wurden die ersten 16 Buchstaben des Alphabets zugeordnet, woraus sich für die einzelnen Individuen handliche „Namen“ aus jeweils zwei Buchstaben ergaben. Die Markierungen mit einem Durchmesser von 3 mm wurden mit einer einfachen Lochzange so angebracht, dass etwa 2/3 der Kreisfläche aus dem Ohr gestanzt wurde. Die Mäuse wurden vor der Markierung durch einen Aufenthalt von einigen Sekunden in einem Ätherglas leicht betäubt; sie konnten so bei Bedarf auch leichter und exakter gemessen und gewogen werden. Die Marken heilten ohne zu bluten und komplikationslos sehr rasch ab, zeigten auch nach mehreren Monaten im Freiland keine Veränderungen und blieben immer eindeutig von anderen Verletzungen der Ohren unterscheidbar. Keines der markierten Individuen zeigte länger anhaltende Auswirkungen von Narkose oder Markierung. So markierte Mäuse waren durch die Gitter der Lebendfallendeckel, in den Terrarien und oft auch in den Freigehegen ohne die Notwendigkeit zu direkter Berührung eindeutig identifizierbar. Im Rahmen von Fang-Wiederauffang-Versuchen gefangene und weitere nicht zu Haltung und Zucht in Terrarien und Freigehegen herangezogene Individuen wurden nach dieser kurzen Behandlung jeweils sofort wieder in Freiheit gesetzt.

739 Vorratshügel in verschiedenen Entwicklungsstadien wurden lokalisiert und untersucht, 78 davon zwei- und 66 drei- und mehrmals.

Zur kontrollierten Haltung der Tiere wurde auf einer ungestörten, nicht beschatteten Fläche innerhalb des Wittmannshofs ein Freigehege errichtet. Es umfasste eine Gesamtfläche von 100 m<sup>2</sup> und wurde in fünf Einzelgehege von zweimal 15 m<sup>2</sup>, einmal 20 m<sup>2</sup> und zweimal 25 m<sup>2</sup> aufgeteilt. Die Gehege wurden allseitig mit einer 85 cm hohen und 100 cm in den Boden reichenden Umfassung aus Stabilgitter mit 10 mm Maschenweite umgeben, die auf der Innenseite einen

20 cm hohen, für die Mäuse nicht überwindbaren Sicherungsstreifen aus glasfaserverstärktem Polyester erhielt und auf der Oberkante mit einer dachförmigen elektrischen Absicherung versehen war. Die elektrische Sicherung sollte vor allem ein Eindringen von bodengebundenen Raubfeinden verhindern, gleichzeitig bildete sie eine zweite Sperre gegen das Entkommen der Mäuse. Gegen Luftfeinde war das Gehege durch Überspannung mit einem Netz von 4 cm Maschenweite versehen, wie es in Fasanerien verwendet wird. In diesem Freigehege liefen von 1983-1986 49 Einzelversuche mit *M. spicilegus* und 12 Versuche mit *M. musculus* von jeweils wenigen Tagen bis zu acht Monaten Dauer.

In einem geschlossenen Raum des Wittmannshofs wurden 24 Terrarien mit Größen von 30 x 20 x 25 cm bis 150 x 50 x 100 cm für eine Haltung der Tiere unter kontrollierten Bedingungen aufgestellt. 88 *M. spicilegus* und 22 *M. musculus* wurden in Gefangenschaft geboren.

Die Direktbeobachtung im Freiland erwies sich als sehr schwierig. Das Dickicht der Futterpflanzen, in dem die meisten Hügel entstehen, ist für das Auge schon bei Tageslicht schwer zu durchdringen. Bei ungewohnten Geräuschen und Erschütterungen verschwanden die Tiere in ihren Löchern und ließen sich dann unter Umständen lange nicht mehr sehen. An unbeständige künstliche Lichtquellen gewöhnten sie sich nur sehr langsam. Relativ am erfolgreichsten verlief die Beobachtung aus einem Fahrzeug, nachdem die gesamte Vegetation auf einer Seite des Hügels entsprechend ausgedünnt worden war. Günstigere Bedingungen bot Beobachtung im Freigehege. Wurde die Beleuchtung schon während des Tages eingeschaltet, dann hatten die Mäuse Zeit, sich während der Dämmerung an das Licht zu gewöhnen, und ließen sich dann ohne erkennbare Beeinträchtigung oder Abweichung von ihrer täglichen Routine beobachten.

An den frischtoten Fängen wurden das (Brutto)Gewicht und 6 Körpermaße (8.1.1), an den skelettierten Schädeln 24 in der Muriden-Taxonomie übliche Schädel- und Zahnmaße (8.1.2) gewonnen. Gewogen wurde mit einer Federwaage, gemessen in der in Europa üblichen Form mit einer Schiebelehre (jeweils auf Zehntel g bzw. mm genau). Da alle Messungen am untersuchten Material von einer Person vorgenommen wurden, ist ihre Einheitlichkeit gut gewährleistet. Messungen an den Schädeln und Zähnen erfolgten (gleichfalls von einer Person) unter Verwendung einer Präzisions-Schiebelehre bzw. eines binokularen Stereomikroskops mit Messeinrichtung. Um altersbedingten Unterschieden in der Größe sowie der Ausbildung von Strukturmerkmalen Rechnung zu tragen wurden die einzelnen Belegstücke den von KELLER (1974) an Hand der Molarenabkautung bei *Mus (m.) domesticus* unterschiedenen Altersgruppen 1-5 zugeordnet. Nach KELLERS Vergleich mit Laborzucht-Tieren bekannten Alters werden in seinem Material damit etwa die folgenden Fraktionen gebildet: Gr. 1: frisch aus dem Nest entlassene Individuen von etwa 3 Wochen; Gr. 2: 1-2 Monate; Gr. 3: 3-5 Monate; Gr. 4: 6-10 Monate; Gr. 5: 11 und mehr Monate. Da es uns nicht um exakte Altersangaben, sondern um die Erfassung bzw. Ausschaltung wachstums- und



altersbedingter Unterschiede geht, ist die Anwendung des Schemas auch auf *M. musculus* und *M. spicilegus* problemlos möglich. Wie eine multiple Diskriminanzanalyse nach Altersklassen auf der Basis der 24 genommenen Schädel- und Zahnmaße ergab, erfolgen bei *Mus* (anders als z.B. bei *Apodemus*) Initialwachstum und Reifung so rasch, dass die relativ sehr geringen Unterschiede zwischen den Altersgruppen auf die Artentrennung ohne Einfluss sind (Abb. 11). Zur Berechnung der Körpermaße wurden deshalb bei beiden Arten die Altersgruppen 2-5, bei den Schädel- und Zahnmaßen die Gruppen 3-5 zusammengefasst.

Die von RENATE WILLENIG erarbeiteten Abschnitte über taxonomische Merkmalsanalyse, Fortpflanzungsbiologie und postnatale Entwicklung finden sich in einer ungedruckt gebliebenen Dissertation (WILLENIG 1987). Diese Ergebnisse werden je nach dem mittlerweile durch andere Bearbeitungen erlangten Kenntnisstand nachfolgend mehr oder weniger stark gestrafft präsentiert. Die in erster Linie KLAUS UNTERHOLZNER übertragenen Abschnitte zu Faunistik, Ökologie sowie Bau, Unterhalt und Nutzung der winterlichen Vorratshügel werden mit Ausnahme einer knappen vorläufigen Mitteilung (UNTERHOLZNER 1988) hiermit erstmals vorgelegt.

## 1.4 Dank

Den Vorschlag zu dieser Untersuchung verdanken wir Frau Dr. FRIEDERIKE SPITZENBERGER, Leiterin der Säugetiersammlung des Naturhistorischen Museums in Wien, die uns gemeinsam mit Herrn Dr. KURT BAUER und in Absprache mit Herrn Univ.-Prof. Dr. FRIEDRICH SCHALLER, unserem Betreuer am Zoologischen Institut der Universität Wien, während der gesamten Dauer der Feld- und Auswertungsarbeit fachlich anleitete und beriet. Dr. SPITZENBERGER überließ uns einen Arbeitsplatz an der Säugetiersammlung, gestattete uns freien Zugang zur deren Bibliothek, stellte ein Messmikroskop zur Verfügung und stattete uns aus Beständen der Säugetiersammlung mit Lebend- und Schlagfallen, Präpariergerät und -materialien aus. Ihre Vermittlung öffnete uns auch den Zugang zum Wittmannshof.

Zu ganz besonderem Dank sind wir auch den Eigentümern der Herrschaft Halbtürn, Herrn PAUL und Frau MARIETHERES WALDBOTT-BASSENHEIM verpflichtet, die uns auf Dauer unserer Feldarbeit vom November 1982 bis Februar 1986 unentgeltlich einen leer stehenden Trakt ihres Gutshofes Wittmannshof zur Verfügung stellten und uns damit Gelegenheit boten, im Zentrum unseres Untersuchungsgebietes zu wohnen und ein Feldlabor mit großzügiger Freigehegeanlage einzurichten.

Dank schulden wir schließlich dem Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, der auf Antrag der genannten wissenschaftlichen Betreuer das Projekt P.4356 bewilligte und uns mit dieser Finanzierung der Feldarbeit die

letzte fehlende Voraussetzung für die Durchführung eines zeit- und arbeitsaufwendigen Freilandprogrammes schuf.

Danken möchten wir zudem all jenen, die unsere Arbeit im Burgenland praktisch unterstützten, namentlich Herrn Oberverwalter JOSEF LUDWIG und dessen Sohn MICHAEL LUDWIG (Wittmannshof), Oberverwalter STEFAN HAIDER (Edmundshof) und den Familien STADLER, STEINER und KOHLHEIMER (Halbturn).

Prof. Dr. A. FESTETICS (Göttingen) machte uns mit der Überlassung einer sorgfältigen und sachkundigen deutschen Übersetzung von PETÉNYI'S Text diese noch nie voll gewürdigte Quelle zugänglich und Ing. EDMUND WEISS und Dr. HANNO BASCHNEGGER schließlich haben wir für Hilfe bei der Gestaltung von Tabellen und Abbildungen für den Druck zu danken.

## 2 Verbreitung

### 2.1 Gesamtverbreitung

Die europäische Artengruppe des Subgenus *Mus* umfasst drei weit gehend allopatrische nichtkommensale Arten im Mittelmeergebiet (*M. spretus*, *M. macedonicus*) und im Bereich der pannonisch-pontischen Ebenen (*M. spicilegus*) sowie zwei kommensale Hausmaus-Taxa (*musculus*, *domesticus*), die nicht ganz einheitlich entweder als Species, Semispecies einer Superspecies oder auch (Macro)Subspecies einer weitgefassten Art *M. musculus* interpretiert werden. Hauptgrund für die Unterschiede in der Bewertung des taxonomischen Ranges dieser kommensalen Formen ist deren regional unterschiedliches Verhalten, in dem sich sowohl Argumente für eine weitere wie engere Fassung des Artbegriffes finden lassen. Während *Mus (m.) musculus* und *M. (m.) domesticus* in der Westpaläarktis parapatriische Areale bewohnen und nur regional in (meist) schmalen Kontaktzonen in beschränktem genetischem Austausch stehen, sind die Verhältnisse in Zentral- und Ostasien komplizierter. Nach ihrer mitochondrialen DNA sind z.B. die Hausmauspopulationen Japans polyphyletischen Ursprungs mit Anteilen von *M (m.) musculus*, *M. (m.) domesticus* und des indischen *M. (m.) castaneus* (BONHOMME et al. 1989; MORIWAKI et al. 1990). Im Untersuchungsgebiet lebt wie im größten Teil des Verbreitungsgebietes von *M. spicilegus* als kommensale Form die Östliche Hausmaus *M. (m.) musculus*. Diese ist folglich in erster Linie zu Vergleichen heranzuziehen.

#### 2.1.1 *Mus musculus*

Die Östliche Hausmaus *Mus (m.) musculus* bewohnt einen Großteil Europas und Sibiriens, wird aber westlich und südlich einer Kontaktzone, die zunächst

quer durch Jütland, dann von der Südwestküste der Ostsee in Nord-Süd-Richtung zur Grenze zwischen West- und Ostalpen und schließlich den Alpensüdrand und die Dinariden entlang in West-Ost-Richtung zum Schwarzen Meer verläuft, von der Westlichen Hausmaus *Mus (m.) domesticus* abgelöst. Die weltweite Verbreitung kommensaler Hausmäuse geht vor allem auf die Westliche Hausmaus zurück, die aus einem autochthonen Areal im Vorderen Orient als die synanthrope Hausmaus seefahrender Nationen zunächst über den Mittelmeerraum und das atlantische Westeuropa, in der Folge auch über die Kontinente Nord- und Südamerika, Afrika und Australien sowie die meisten ozeanischen Inseln (Dokumentation dazu bei LAPSHOV 1989) verbreitet worden ist.

### 2.1.2 *Mus spicilegus*

Die Ährenmaus *Mus spicilegus* bewohnt ein relativ kleines Areal am Westrand des südpaläarktischen Waldsteppengürtels, das fast ganz auf die pannonischen und walachischen Tiefebene der Donaubecken sowie die Ebenen und Lößplateaus an Pruth, Dnjestr, Bug, Dnjepr und mittlerem Donetz zwischen Karpaten und den Mittlerrussischen und Donetz-Höhen beschränkt ist (Abb. 1).

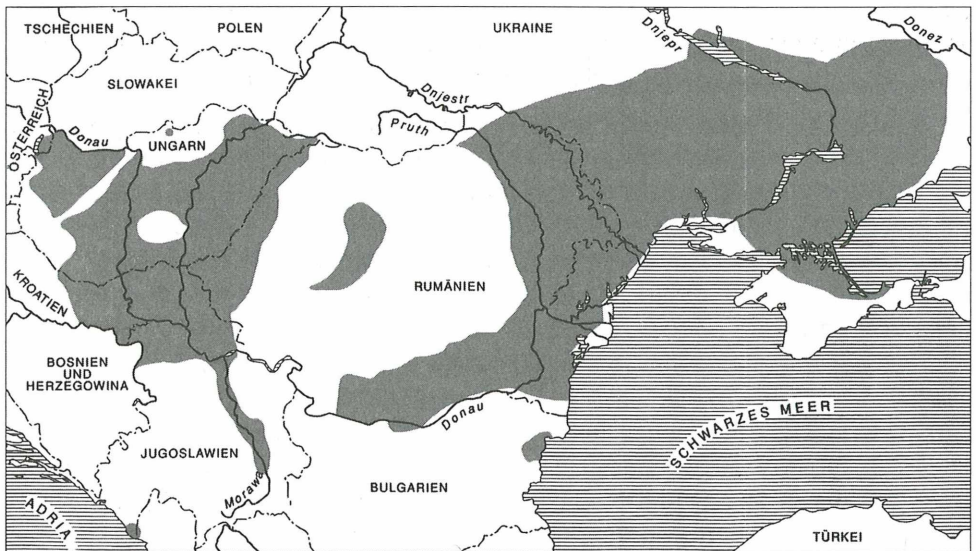


Abb. 1: Gesamtverbreitung von *Mus spicilegus* auf Grundlage regionaler Kartierungen (Quellen S. 14).

Der Don und damit die grossen südrussischen Steppen werden an keiner Stelle erreicht. Bei allen früher von dort und weiter östlich gemeldeten „Ährenmäusen“ handelt es sich um in Körpergröße und Färbung z.T. sehr ähnliche Populationen von *Mus musculus*. Über den umrissenen Raum hinausgreifende Verbreitungsinseln hügelbauender *M. spicilegus* wurden auf der nördlichen Krim

und deren östlicher Halbinsel Kertsch sowie, durch die Dinarischen Gebirge weit gehend von den Pannonischen Ebenen getrennt, im Ulcinjsko Polje an der Adria südlich des Skutari-Sees bestätigt (PETROV 1992; B. KRISTUFEK pers. Mitt.). Die Verbreitung im pannonischen Raum wurde schon durch den Entdecker der Art J.S. PETÉNYI (1882) auf Grund seiner Studien in den Jahren 1826-1853 bemerkenswert genau dargestellt. Nach dem Hinweis auf das Fehlen in der südlichen Mittelslowakei und der skizzenhaften Darstellung des Vorkommens in Siebenbürgen und im Osten und Süden der Großen Ungarischen Tiefebene heißt es (S. 136/7) „ferner an Donau, Drau, beim Neusiedlersee und Plattensee und in den vom Leithagebirge aus sich erstreckenden Gebieten, weil diese mehr oder minder reich an den für sie lebensnotwendigen Gegebenheiten sind“ Für diese (aus ungarischer Sicht) transdanubischen Gebiete vermochte er auch schon ein Häufigkeitsgefälle anzugeben, das trotz allem Strukturwandel in seinen wesentlichen Zügen wohl auch heute noch gilt: „In den Teilen ..., die rechts der Donau, zum Leithagebirge, d.h. zu (Nieder)Österreich und Steiermark hin gelegen sind, die wegen ihrer höheren Einwohnerzahl auch mehr kultiviert sind, wo jeder Fußbreit Boden genutzt und zerstört wird, wo größere Steppen und Weideländer praktisch fehlen, kommen sie seltener und nur in den größeren Niederungen von Moson, Sopron, Vas, Zala und Somogy vor und dort nicht in größerer Anzahl; meist sind sie nur einzeln zu sehen. In den Komitaten Győr und Veszprém werden sie schon häufiger, und am häufigsten sind sie (mit Ausnahme des Verbreitungszentrums zwischen Donau und Theiß) in den Komitaten Tolna und Fehér.“

Zumindest in großen Zügen ist die Verbreitung der Art gegenwärtig wohl für alle von ihr bewohnten Länder bekannt (Abb. 1): Österreich (weit gehend beschränkt auf einen kleinen Teil des nördlichen Burgenlandes, UNTERHOLZNER 1988; vgl. Abschnitt 2.2.2); Süd-Slowakei (nur lokal, so „Heidboden“ S Bratislava, BAUER et al. 1998, und Donauebene bei Komárno, STOLLMANN 1998); Ungarn (Kleine und Große Ungarische Tiefebene; P. KITAIBEL in HORVATH 1918; J.S. PETÉNYI in CHYZER 1882; A. DEMETER et al. 1993); Jugoslawien (Vojvodina, Baranja sowie Täler von Velika und Juzna Morava und Timok in Ost-Serbien; Inselvorkommen im Ulcinjsko Polje/Montenegro; PETROV 1992); Kroatien (lokale Vorkommen in Ost-Slawonien im Anschluss an das serbische Teilareal; PETROV 1992); Bosnien und Herzegovina (Save-Ebene zwischen den Unterläufen von Bosna und Kolubara/Nord-Bosnien; PETROV 1992); Bulgarien (Donauebene und Süd-Dobrudscha sowie Schwarzmeer-Küstenebene zwischen Varna und Burgas; PASPALAEV et al. 1950; BONHOMME et al. 1983, 1984); Rumänien (Siebenbürgen, Banat, West- und Ost-Walachei, Dobrudscha, Donaudelta und West-Moldau; HAMAR 1960; HELLWING & GHIZELEA 1963; PAPADOPOL & GHIZELEA 1965, MURARIU 1981a, 1981b); Moldau-Republik (LOSAN 1970; LYALYUKHINA et al. 1989); Ukraine (Steppen- und südliche Waldsteppenzone von der Küste des Schwarzen und Asowschen Meeres nordwärts bis in die Gebiete Cherkassy und Charkov; LYALYUKHINA et al. 1989; vergrößert und mit einer Korrektur auch in SOKOLOV et al. 1990). Im bulgarischen Schwarz-

meergebiet lebt *M. spicilegus* nicht nur mit einer mediterranen Subspecies der Westlichen Hausmaus *M. (m.) domesticus*, sondern auch mit einer ihr sehr nahe stehenden nichtkommensalen, aber nicht hügelbauenden Freiland-Art in Sympatrie, als deren gültiger Name *M. macedonicus* (syn. *M. abbotti*, „*spicilegus*-Süd“, *spretoides* und *tataricus*) zu gelten hat (AUFFRAY et al. 1990; MUSSER & CARLETON 1993). Aus geographischen und ökologischen Gründen würde schließlich in Zusammenhang mit der Verbreitungsinsel in Montenegro ein Übergreifen auf die Küstenebene zwischen Skutari-See und Adria in Nordalbanien nicht überraschen.

## 2.2 Verbreitung in Österreich

### 2.2.1 *Mus musculus*

Die Östliche Hausmaus *Mus (m.) musculus* ist die verbreitete Hausmaus-Art Österreichs. Sie bewohnt nahezu das gesamte Bundesgebiet vom Burgenland westwärts bis Tirol und wird nur in Vorarlberg von der Westlichen Hausmaus *Mus (m.) domesticus* abgelöst. Da die Areale der beiden Semi-Spezies dort durch für Hausmäuse unbewohnbares Bergland getrennt werden, kommt es im Gegensatz zum Alpenvorland und den anschließenden Niederungen in Deutschland nicht zu sekundärem Kontakt und Ausbildung einer Hybridisationszone. Auch nach Süden wird das österreichische Teilareal von *M. musculus* durch nur an wenigen Stellen durchbrochene, in den höheren Lagen hausmausfreie Gebirgsbarrieren gegen die norditalienischen Populationen von *Mus (m.) domesticus* abgeschirmt. Allein im Bereich des Reschenpasses/Tirol konnte *M. (m.) domesticus* ganz lokal und sporadisch knapp nördlich der Wasserscheide auf österreichischem Gebiet festgestellt werden. Angesichts des spärlichen und stark verinselten Vorkommens von Hausmäusen im Bereich des oberen Inntales gibt es jedoch auch dort bisher keine Anzeichen einer permanenten Kontaktzone (K. BAUER pers. Mitt.).

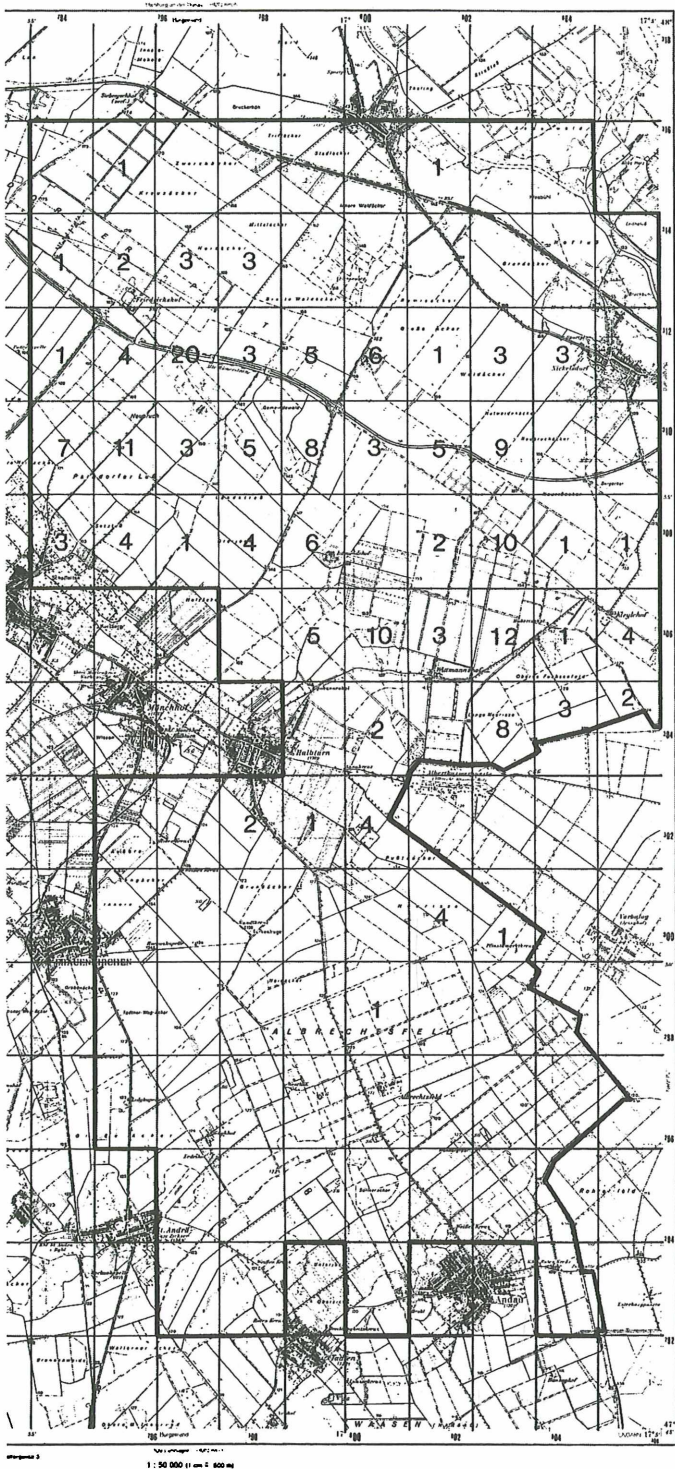
### 2.2.2 *Mus spicilegus*

Die Art erreicht in Österreich den Westrand ihrer Verbreitung und ist hier auf einen sehr kleinen Teilbereich des pannonischen Klimagebietes nördlich und östlich des Neusiedler Sees beschränkt. Als Entdecker dieses Vorkommens hat wohl J.S. PETÉNYI selber zu gelten, der sich mindestens in den Jahren 1824 und 1835 forschend am Neusiedler See aufhielt und der neben dem Seewinkel auch die (damals zum Komitat Moson gehörige) Parndorfer Platte kennen gelernt haben mag, auf die eine Textstelle (S. 136) „in den vom Leithagebirge aus sich erstreckenden Gebieten“ (des damaligen Ungarn) direkt Bezug zu nehmen scheint. Wie in der ersten Hälfte des 19. Jhds. hat dieses Vorkommen Anschluss an das

erst unvollständig kartierte Areal im slowakischen und ungarischen Teil der Kleinen Ungarischen Tiefebene (DEMETER et al. 1993; BAUER et al. 1998). Der erste dokumentierte Fund der charakteristischen Vorratshügel ist FESTETICS (1961) zu danken, der sie im November 1959 anlässlich einer Jagd im Bereich des Wittmannshofs nordöstlich von Halbturn fand. Ph. ORSINI bestätigte im Zuge eines weitgespannten chemotaxonomisch-evolutionsbiologischen Untersuchungsprogrammes des Institut des Sciences de l'Evolution in Montpellier im Juli 1981 *Mus spicilegus* in einer in der Säugetiersammlung des Naturhistorischen Museums in Wien aufbewahrten Gewöllausbeute aus Mönchhof. In einem anschließenden Feldeinsatz stieß er auf Ährenmausspuren auch im Bereich von Paula-, Edmunds- und Wittmannshof zwischen Zurndorf und Halbturn, und verzeichnete je einen weiteren Fundpunkt bei Potzneusiedl am Nordrand der Parndorfer Platte und im Gebiet der Lehnsdorfer Äcker SSE von Halbturn. Im Gebiet um den Wittmannshof wurde die Art auch lebend gefangen (Ph. ORSINI 1982 und pers. Mitt. an K. BAUER). Wie sich im Rückblick erkennen lässt, lagen die Sammelpunkte aller Hausmäuse für BAUER's Dissertation über die Säugetierfauna des Neusiedlersee-Gebietes (BAUER 1960) im Bereich der damals noch ausgedehnte naturnahe Trockenrasen aufweisenden Neusiedler und Parndorfer Heiden auf der Westhälfte der Parndorfer Platte, im nördlichen und östlichen Seevorgelände sowie im Seewinkel sämtlich außerhalb des lokalen Vorkommensgebietes von *M. spicilegus*. Die 53 in den Jahren 1951-1958 gesammelten Belegstücke der Gattung *Mus* wurden bei der Revision durch Ph. ORSINI denn auch sämtlich als *M. musculus* bestätigt. Auch HOI-LEITNER (1989), die in den Jahren 1984-1986 bei der Untersuchung der Auswirkungen des Landschaftswandels auf die Säugetierfauna ihre Fänge an vielen der 30 Jahre früher besammelten Stellen wiederholte, traf *M. spicilegus* dabei dort nirgends an. Die intensiven eigenen Bemühungen in den Jahren 1982-1985 schließlich ergaben, dass sich der Schwerpunkt des Vorkommens von *M. spicilegus* in Österreich weitgehend mit den von ORSINI (1982) sondierten Bereichen deckt und auf den Südostabschnitt der Parndorfer Platte zwischen Halbturn und Nickelsdorf konzentriert. Sowohl nach N als auch nach W und S nimmt die Frequenz des Auftretens sehr rasch ab.

Abb. 2: Ährenmausverbreitung auf der E Parndorfer Platte August—November 1983. Angegeben wird die Zahl von *M. spicilegus* besiedelter Parzellen je Minutenfeld (etwa 1,25 x 1,86 km = 2,312 km<sup>2</sup>). Wenig strukturierte „Kultursteppe“ (große Feldflächen, wenige Windschutzstreifen) sind spärlich, reich strukturierte Flächen (Streifenparzellen, Windschutz- und Aufforstungsstreifen, Raine, Brachen und vor allem Wildäcker) vergleichsweise dicht besiedelt. In Siedlungsnähe wird das Auftreten auch in strukturell günstigen Bereichen spärlich. Ursache dafür ist vermutlich der Predationsdruck durch die Hauskatze, die der Art als Ansitzjäger gefährlicher wird als die syntop vorkommenden autochthonen Suchjäger der Gattungen *Mustela* (4 Arten) und *Vulpes* und die nach eigenen Feststellungen die bei hoher Aktivität streng ortsgewundenen Hügelbaugemeinschaften sehr rasch aufzureiben vermag.





Um das besiedelte Areal exakter abzugrenzen und näheren Einblick in die Biotopwahl zu gewinnen, wurde in methodischen Befahrungen und Begehungen zwischen 2. August und 7. November 1983 ein Gebiet zwischen 47°46' und 47°59' N und 16°55' bzw. 56' und 17°05' E auf Ährenmaushügel kontrolliert. Nach Ausklammerung einzelner für eine Besiedlung durch *M. spicilegus* ungeeigneter (geschlossene Siedlungen, Weingartenflächen über seichtgründigen Schotterböden) Rastereinheiten von 1 x 1 geogr. Minuten (in der Folge als Minutenfelder bezeichnet) und des im Osten in einem breiten Keil in Richtung Halbturn einspringenden, zur Zeit der Untersuchung noch nicht frei zugänglichen ungarischen Gebietes wurden letztlich 89 ganze und 15 von der Staatsgrenze geschnittene und entsprechend nur zu (jeweils geschätzten) 10-95 % kontrollierbare Minutenfelder untersucht. Bei einer Rasterfeldgröße von etwa 1,25 x 1,86 km = 2,325 km<sup>2</sup> waren dies etwa 22.320 ha bzw. 223 km<sup>2</sup>. Infolge der raschen und tief greifenden Veränderungen, denen alle landwirtschaftlichen Nutzflächen in dieser Jahreszeit durch verschiedene Bewirtschaftungsschritte unterliegen, musste sich diese Erhebung weitgehend mit dem Nachweis des Vorkommens und der Feststellung des Habitattyps begnügen. Eine genauere Erfassung, Zählung und laufende Kontrolle der Hügel musste auf ein wesentlich kleineres Kerngebiet beschränkt bleiben. Insgesamt wurden 189 von Ährenmäusen bewohnte, oft sehr kleine Parzellen gefunden. Von den insgesamt 104 Minutenfeldern erwiesen sich 48 als von Ährenmäusen besetzt. Von lokalen Verschiebungen zwischen Nachbarfeldern und -parzellen abgesehen, ergaben Teilkontrollen in den folgenden beiden Speicherbauperioden ganz ähnliche Bilder. Wie die Karte (Abb. 2) zeigt, ist die Verteilung sehr ungleichmäßig. Auf 33 der 48 besetzten Minutenfelder bestanden 1-4, auf 10 weiteren 5-9, überdies zweimal 10 und je einmal 11, 12 und 20 ± disjunkte Vorkommen. Die Mehrzahl der bestätigten Vorkommen lag auf den 62 Minutenfeldern der östlichen Parndorfer Platte. Gut vertreten war die Art insbesondere im Bereich von Paula-, Schmidt-, Kleyle-, Wittmanns- und Edmundshof in den Gemeindegebieten von Nickelsdorf, Halbturn und Mönchhof, in der weiteren Umgebung des Friedrichshofes/Gem. Zurndorf und im Bereich der Parndorfer Luß/Gem. Gols. Nur noch sporadische Vorkommen gab es am Nordrand der Parndorfer Platte westlich des Bahnhofes Zurndorf und südlich des verfallenen Siebenjochhofes/Gem. Gattendorf. Von den 42 in die Kontrolle einbezogenen Minutenfeldern im nordöstlichen Seewinkel dagegen wiesen nur fünf im Bereich der „Grund-“ und „Pußtäcker“ sowie der „Neurisse“ S und SE des Ortes im Gemeindegebiet von Halbturn Ährenmaushügel auf. Ein einzelner vor Fertigstellung verlassener Hügel entstand Mitte August 1983 im Minutenfeld 47°49'/17°00' im nördlichen Randbereich des Gutsbetriebes Albrechtsfeld/Gem. Andau. Weder dort noch an einer anderen Stelle dieses sehr intensiv und unter kräftigem Chemieeinsatz wirtschaftenden Agrar-Großbetriebes konnte bei späteren Besuchen ein bestehendes Vorkommen bestätigt werden.

In der kleinen Kartenskizze bei UNTERHOLZNER (1988) wurde der ganze See-  
winkel schraffiert und das Verbreitungsgebiet damit ausgedehnter dargestellt als  
es ist. In Wahrheit gelangen Hügelfunde nur an wenigen Stellen außerhalb des  
genau kartierten Gebietes zwischen 47°48' und 47°59' bzw. 16°55' N und  
17°05' E. Durch diese und durch von K. BAUER determinierte oder revidierte  
Schädel aus Eulengewöllen (Belege in der Säugetiersammlung) wurde das  
gesicherte Vorkommensgebiet der Art in Österreich wie folgt erweitert:

- (1) 17°54' N/16°52' E: Windschutzstreifen am Nordrand der Zitzmannsdorfer  
Wiesen Gem. Neusiedl am See;  
M. Leitner, 20. Mai 1985 (G 85-27: 4 *Mus*, davon mindestens  
3 *M. spicilegus* unter 140 Beutetieren von *Asio otus*).
- (2) 47°48' N/16°49' E: Heidäcker NW Ochsenbrunnlacke, Gem. Illmitz;  
J. Reid, 29. Februar 1968 (G 77-46: 2 *M. spicilegus* unter 76 Beutetieren  
von *Tyto alba*).
- (3) 47°47' N/16°53' E: Ziegelhof am Zicksee, Gem. Frauenkirchen;  
M. Ganso, 16. April 1962 (G 62-7: 2 *M. spicilegus* und 4 *M. musculus* unter  
1.137 Beutetieren von *T. alba*).
- (4) 47°45' N/16°59' E: Hochstand E Tadtner Meierhof, Gem. Tadtten;  
F. Reither, 19. Sept. 1984 (G 84-11: 12 *Mus*, davon determinierbar  
4 *M. spicilegus* und 3 *M. musculus* unter 1.011 Beutetieren von *T. alba*).
- (5) 47°44' N/16°49' E: NE Ortsrand von Apetlon (Friedhof);  
M. Leitner, 20. Juni 1986 (G 85-36: 1 *M. spicilegus* unter 667 Beutetieren  
von *A. otus*).
- (6) 47°44' N/17°01' E: Hanság SE Tadtten, Gem. Tadtten;  
A. Ranner und M. Riesing, 20. November 1994 (17 Vorratshügel auf etwa  
500 x 300 m).
- (7) 47°45' N/16°45' E: Rohrlagerplatz E des Seebades, Gem. Illmitz;  
M. Ganso, 5. Jänner 1964 (G 71-9: 1 *M. spicilegus* unter 77 Beutetieren von  
*Asio flammeus*).

Die Fundpunkte 1-6 umreißen wohl die äußersten Grenzen des (potenziellen)  
Ährenmausvorkommens im Vorgelände des Neusiedler Sees. Wie aus dem Jagd-  
verhalten der als Predatoren genannten Eulenarten bekannt ist (GLUTZ & BAUER  
1994), wurden die an Eulenbrutplätzen gesammelten Ährenmäuse jeweils in  
einem Umkreis von unter 1.000 m erbeutet. Da auch viele negative Gewöll-  
befunde vorliegen, handelt es sich jedoch überall um sehr spärliche oder eventuell  
auch unbeständige Auftreten. Das letztgenannte winterliche Beutestück einer  
Sumpfohreule an einem völlig ungeeigneten Standort mit sehr hohem Grund-  
wasserspiegel (7) ist sicher aus größerer Entfernung zugetragen worden.

Nach Norden reichen schütterere Funde über das durch die Rasterkarte erfasste  
Hauptvorkommen bis an den Rand der Parndorfer Platte. Nur ganz wenige  
weitere Funde nördlich des Leithatales belegen darüber hinaus auch noch sehr  
sporadisches Vorkommen im Bereich des westlichen Heidbodens bis an die

burgenländisch-niederösterreichische Landesgrenze (Abb. 3). Diese vorgeschobenen Punkte stehen wohl mit den lokalen Vorkommen östlich der österreichisch-slowakischen Staatsgrenze in Zusammenhang (BAUER et al. 1998):

- (8) 47°48' N/16°51' E: Teichäcker SE Autobahnkilometer 4,5 Neusiedl am See;  
K. Bauer, F. Spitzenberger, K. Unterholzner, E. Weiß, 7. November 1997 (1 Hügel).
- (9) 48°02' N/16°56' E: Mekoteäcker S Potzneusiedl;  
(Orsini 1982: 73).
- (10) 47°59' N/17°03' E: N Aspenwald, Gem. Zurndorf;  
J. Reid, 23. Februar 1977 (G 77-70: 2 *M. spicilegus* unter 44 Beutetieren von *Tyto* oder *Asio*).
- (11) 47°48' N/17°04' E: Kleine Leitha N Nickelsdorf;  
J. Reid, 2. März und 23. Nov. 1977 (G 77-80 und G 77-94: jeweils 2 *M. spicilegus* unter 38 bzw. 53 Beutetieren von *Asio otus*-Schlafplätzen).
- (12) 48°05' N/16°17'01' E: Heidenturm SE Edelstal, Gem. Kittsee;  
F. Spitzenberger, E. Weiß, 28. Juni 1996 (G 97-91: 1 *M. spicilegus* unter 70 Beutetieren von *T. alba*).

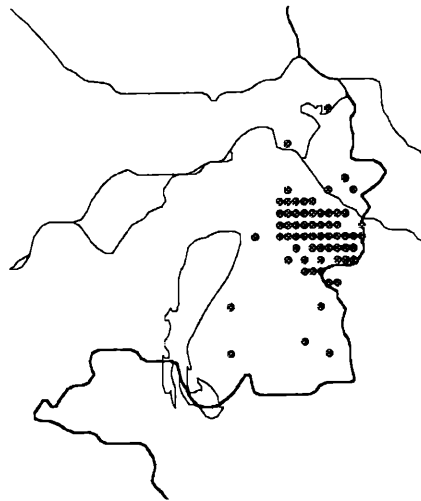


Abb. 3: Das österreichische Vorkommensgebiet von *Mus spicilegus* beschränkt sich auf die Osthälfte des Nordburgenlandes (Seewinkel, Parndorfer Platte, Heidboden), reicht N der Leitha aber bis an die Landesgrenze von Niederösterreich heran (Einzelheiten 2.2.2, Daten nach Faun. Archiv der Säugetiersammlung des Naturhistorischen Museums in Wien).

## 3 Ökologie

### 3.1 Ökologische Charakterisierung der Parndorfer Platte

Die Parndorfer Platte ist die höchste (und geologisch älteste) einer Reihe von mittelpleistozänen Schottertafeln zwischen Leithagebirge und Hainburger Bergen, die nach NE und E in Stufen in die jünger-mittelpleistozänen Schottertafeln des Heidbodens und nach SE in die jungpleistozänen Schotter des Seewinkels übergeht und an den übrigen Seiten in vor allem an der Südflanke bis 50 m hohen Steilrändern gegen das Umland abfällt. Das Klima ist stark kontinental getönt und dem Wein-, Weizen- und Mais-Klima des Wiener Beckens und Marchfeldes mit seiner langen Vegetationsperiode ähnlich. Besonderheiten gegenüber diesen Nachbarlandschaften und dem ähnlich klimabegünstigten Seevorgelände und Seewinkel sind die aus der flachwelligen Plateaulage resultierende Windhäufigkeit, das weit gehende Fehlen von Oberflächenwasser und die Grundwasserferne der seicht- bis wenig tiefgründigen (Wald)Braunerde- und Skelettartigen Steppenböden. Die im Vergleich zu den umliegenden Agrarlandschaften durchschnittlich recht geringe Güte der humusarmen Böden ist seit der Einführung chemischer Düngung von geringerer Bedeutung. Die Parndorfer Platte wurde bereits früh bis auf einzelne Waldrelikte entwaldet und trägt mit Ausnahme der Dörfer Parndorf und Neudorf am NW-Rand sowie mehrerer über das Zentrum und den Ostteil verstreuter Gutshöfe keine menschlichen Siedlungen. Zur Minderung der Gehölzarmut wurde seit dem 19. Jhd. im Bereich von Halbturn und den zugehörigen Gutshöfen mit Rot- und Schwarzkiefer, *Pinus sylvestris*, *P. nigra* aufgeforstet. Seit den 1930er-Jahren wurden zudem in der Regel von Robinie *Robinia pseudacacia* dominierte Windschutzstreifen gepflanzt. Nach einem nach dem Zweiten Weltkrieg einsetzenden und bis in unsere Beobachtungszeit andauernden weiteren Schub derartiger Wohlfahrtsaufforstungen ist jetzt das ganze Gebiet von einem Netz von Windschutzstreifen überzogen. Weinbau konzentriert sich auf die Randlagen vor allem entlang dem Südabfall (J.K. HOMMA, A.F. TAUBER et al. in BURGENLÄND. LANDESARCHIV 1954; SAUERZOPF & TAUBER 1959). Als Hauptkulturen der Plateaufläche verzeichnete die Landestopographie (BURGENLÄND. LANDESARCHIV 1954) Mais, Weizen und Roggen, im Abstand gefolgt von Gerste. Seither ist der Roggenanteil zu Gunsten von Sommergerste, Winter- und Sommerweizen stark zurückgegangen. Im Gegensatz zu Seewinkel, Mittel- und Südburgenland hat der Maisanbau wohl aus edaphisch-hydrologischen Gründen dagegen wenig zugenommen (ARNOLD 1979).

Für die Wirbeltierfauna einer waldarmen, insgesamt intensiv genutzten Agrarlandschaft sehr wesentliche Besonderheiten der Parndorfer Platte sind die relative Siedlungsferne weiter Teile sowie die regional stark unterschiedliche Besitz- und Agrarflächengliederung. In der Westhälfte und randlich dominieren streifenförmige Gewinnfluren in bäuerlichem Besitz, im Zentrum und Osten dagegen

große Herrschaftstafeln auf den Gutshöfen des Großgrundbesitzes. Wohl nicht zuletzt wegen der vergleichsweisen Störungsarmut zählt das Gebiet trotz intensiver Agrarwirtschaft zu den hochwertigsten Niederwildlandschaften des Burgenlandes, was der Jagd unter den Nutzungsformen einen relativ hohen Stellenwert sichert. Die Betriebsferne der von Höfen im Vorland aus bewirtschafteten bäuerlichen Felder sowie die weiträumige Anlage der meist aus dem 18. Jhd. stammenden Gutshöfe haben zudem die Bereitstellung von Teilflächen zu Sondernutzungen sicher erleichtert und dazu geführt, dass das Gebiet sowohl mit permanenten Windschutzpflanzungen als auch mit zum Teil jährlich wechselnden Wildäckern reicher ausgestattet ist als die Nachbarlandschaften (BAUER 1960; HOI-LEITNER 1989; unveröff. Gutachten zum Naturraumpotenzial der Parndorfer Platte anlässlich der Planung der Ostautobahn-A4 von K. BAUER & F. SPITZENBERGER 1985, M. HOI-LEITNER & H. HOI 1988 und E. ZWICKER & B. HERB 1989).

## 3.2 Habitate

### 3.2.1 Habitate von *Mus musculus*

*Mus musculus* ist im ganzen Untersuchungsgebiet als kommensaler Bewohner menschlicher Siedlungen verbreitet. Neben den Untersuchungen im Freiland erfolgten zur Beobachtung von *M. musculus* regelmäßige Fänge in Halbturn und auf dem Wittmannshof sowie stichprobenhafte Fänge in den Ortschaften Neusiedl, Gols, Mönchhof und Zurndorf und auf zwei weiteren Gutshöfen. Von April bis Ende Oktober fing sich *M. musculus* vor allem im Bereich der Hinterhöfe, in und um Scheunen und Tschardacken (den Burgenland-typischen luftigen Speichern zum Trocknen der Maiskolben) sowie in an Siedlungen angrenzenden Getreidefeldern, auf Brachflächen und in Weingärten. Zwischen November und März gab es dagegen nur vereinzelte Hausmäuse im Freien.

Innerhalb geschlossener Gebäude konnten Hausmäuse zu allen Jahreszeiten nachgewiesen werden, im Sommer wurden dort jedoch deutlich weniger gefangen als in der kalten Jahreszeit. Im Laufe von vier Jahren wurden 9 (6,6 %) von insgesamt 136 *M. musculus* gegenüber 379 (94,6 %) von insgesamt gefangenen 448 *M. spicilegus* weiter als 1.000 m von der nächsten menschlichen Ansiedlung entfernt erbeutet. Drei dieser Hausmäuse fanden sich Anfang Juni in jungen Getreidefeldern, eine im Frühjahr an einer über Winter erhalten gebliebenen Strohrüste und fünf im Herbst in *M. spicilegus*-Überwinterungshabitaten zwischen entstehenden Ährenmaushügeln. Die sehr geringe Zahl im offenen Freiland gefangener Hausmäuse unterstreicht die enge Bindung von *M. musculus* im Untersuchungsgebiet an menschliche Siedlungen (vgl. BAUER 1960; HOI-LEITNER 1989). Bei der Haltung im Freigehege zeigte sich aber die Fähigkeit von *M. musculus*, selbst in kalten Wintern im Freien zu überleben und sogar zu reproduzieren: In zwei aufeinander folgenden Jahren, 1984/85 und 1985/86,



überwinterte jeweils eine Gruppe Hausmäuse in einem Gehege. Die Tiere lebten in eigenen Erdbauen (vgl. 4.2.1). Nahrung war in Form von Maiskolben und Hirserispen in ausreichendem Maß vorhanden. Die Verhältnisse entsprachen bis auf das Fehlen von Feinden und Konkurrenten etwa denen auf einem Wildacker. Beide Winter waren kalt und schneereich. Von insgesamt 9 im November eingesetzten Individuen konnten Anfang April 6 wieder registriert werden, alle Weibchen waren zu dieser Zeit mit neu geborenen Würfen beschäftigt, aus vorangehenden Würfen wurden zusätzlich 8 juvenile respektive subadulte Individuen mit Gewichten zwischen 7,0 g und 14,5 g gefangen.

### 3.2.2 Habitate von *Mus spicilegus*

Bei den im Untersuchungsgebiet von Ährenmäusen besiedelten Flächen handelt es sich manchmal um kleine, vernachlässigte Zwickel von wenigen Aren (100-1.000 m<sup>2</sup>) zwischen Parzellen oder entlang von Wegrändern, öfters um 0,2-2 ha große, lange und schmale Acker- oder junge Aufforstungsstreifen und nur wenige Male um bis zu 20 ha große, gewöhnlich nur stellenweise besiedelte Felder.

Für P. KITAIBEL (1757-1817, zit. HORVÁTH 1918) und J.S. PETÉNYI (1799-1855, publ. 1882), die ihre Beobachtungen in der zweiten Hälfte des 18. bzw. ersten Hälfte des 19. Jhds. machten, war die Ährenmaus noch ein Tier, das auf den landwirtschaftlichen Nutzflächen lebte und sich zum großen Teil von den Feldfrüchten ernährte. Völlig übereinstimmend fanden auch alle späteren Beobachter die Art als ausgesprochenen Bewohner der Agrarlandschaft. PETÉNYI (1882) bezeichnete als Überwinterungsgebiet von *M. spicilegus* das Ackerland des vorigen Jahres. Diese Felder lagen zu seiner Beobachtungszeit in der ersten Hälfte des 19. Jhds., wie er ausdrücklich erwähnt, regelmäßig im folgenden Winter und Frühling brach. Die Ährenmäuse wanderten im Frühjahr von dort wieder ab, vorwiegend direkt in die in dem betreffenden Jahr mit Getreide bebauten Felder. *M. spicilegus* hatte im damaligen Ungarn den Status eines bedeutenden Schädlings. KITAIBEL (l.c.) schrieb: „Vor zwei Jahren sollen die Haufenmäuse allen Mohar (= Hirse) zusammengebissen und zusammengesleppt haben, von denen ihn die Bauern wieder zum Samen abnahmen. Die Maus Güzü (= *M. spicilegus*) war vor 2 Jahren um Káloz (= Kalocsa) so häufig, dass sie vom Mohar fast keinen Samen erhielten.“ (Iter slavonicum 1808, zit. HORVÁTH 1918). Auch PETÉNYI (1882) beschrieb, wie die Speicherhügel auf Weizenfeldern von armen Leuten abgetragen wurden. Beide setzten sich ausgiebig mit den volkstümlichen ungarischen Namen „Güzü“ und „Gözü“ für die Ährenmaus auseinander und bei PETÉNYI finden sich auch volkstümliche Redewendungen und abergläubische Geschichten über die damals unter ungarischen Landleuten allbekannte Ährenmaus. Auch noch nach Aufgabe der Dreifelderwirtschaft und anderer Fruchtwechselfolgen mit periodischer Brache blieben die ökologischen Bedingungen für die Ährenmaus wohl noch recht ähnlich. Für die südliche

Ukraine z.B. wies NAUMOV noch 1940 darauf hin, dass die Standorte der Ährenmaushügel auf Mais- und Hirsefeldern dort erst im darauffolgenden Frühjahr zerstört würden (NAUMOV 1940). Als FESTETICS (1961) die ersten Ährenmaushügel in Österreich fand, war die Intensivierung der Landwirtschaft mit Ablösung der Brache durch Kunstdüngung lange abgeschlossen und Maschineneinsatz in rascher Zunahme. FESTETICS betonte (1961: 116ff.) dementsprechend bereits die „zwangsbedingte Anpassung an die jährliche Bodenbearbeitung“ und wies auf die Bedeutung von „Feldern, die normalerweise weder im Sommer noch im Herbst gepflügt werden“ hin. Der größte Teil der landwirtschaftlichen Nutzflächen wurde schon damals spätestens bis zur Jahreswende umgebrochen und stand der Ährenmaus zum Überwintern dann nicht mehr zur Verfügung. Der verbleibende, nutzbare Restraum umfasste in seinem Beobachtungsgebiet „Kleefelder, Robini- und Schwarzkieferbaumschulen“, ferner „Streifen mit jungen Obstbäumen“, „die breiteren Stellen der grasigen Wegränder“ etc. „So lagen die Hügel vorwiegend — wenn wir den Großraum betrachten — entlang dieses Gitternetzes, das die weiten Felder der Kleinen Ungarischen Tiefebene in Form von Baumalleen oder Grasstreifen begrenzt“ (FESTETICS 1961). Bis zu den Jahren 1982-1986 hatte sich das Bild noch stärker verändert: Infolge der weiter fortgeschrittenen Intensivierung der Landwirtschaft mit Vergrößerung der Parzellen, Aufgebot von mehr und effizienteren Erntemaschinen und Einsatz größerer Dünger- und regelmäßiger Herbizidgaben waren die geeigneten Resthabitate für eine erfolgreiche Überwinterung noch weiter bis auf kleine Inseln zusammengeschrumpft. Die zum Teil sehr großen Stoppelfelder der Parndorfer Platte, die im Spätherbst auf Grund des Fehlens von Beikräutern gut zu überblicken sind, waren jetzt weitgehend frei von Ährenmaushügeln, das angesprochene Gitternetz bis auf die Wege und Windschutzgürtel (vorwiegend *Robinia pseudacacia*) ausgedünnt. Die „grasigen Wegränder“ und die Staudensäume der Wohlfahrtsaufforstungen waren weitgehend verschwunden und die durch selektiv wirkende „Pflanzenschutzmittel“ erfolgreich unkrautfrei gehaltenen Nutzflächen reichten zentimetergenau bis zum Sand, Schotter oder auch Asphalt der Güterwege. Einen eingehenden, wegen der vorherrschenden Bezugnahme auf administrative und nicht naturräumliche Einheiten leider nicht direkt auf das Untersuchungsgebiet übertragbaren Überblick über einen Teil der zugrundeliegenden sozio-ökonomischen Veränderungen zwischen 1945 und etwa 1977 lieferte ARNOLD (1979).

### 3.2.2.1 Überwinterungshabitate

Wie aus Vorstehendem und auch aus den Befunden zur Verbreitung (2.2.2) hervorgeht, kann die Ährenmaus in ihrem österreichischen Vorkommensgebiet gegenwärtig nur sehr kleine Ausschnitte aus der Agrarlandschaft nutzen. In erster Linie sind die Voraussetzungen für die Anlage der spezifischen Wintervorräte nur ganz lokal gegeben. Die Gründe liegen in den modernen agrarischen Bewirtschaftungstechniken. Getreidefelder werden jetzt bereits 2 Wochen vor Erlangen

der Vollreife, bevor noch die trockenen Ähren die Mäuse zum Sammeln anregen, abgeerntet und zudem wie Mais- und andere Hackfruchtäcker schon wenig später umgebrochen und für den nächsten Anbau vorbereitet. Ein für die rasche Anlage ansehnlicher Vorräte nötiges punktuelles Nahrungs-Großangebot kann daher nicht mehr entstehen, und wenn schließlich reiches Beikrautaufkommen die Mäuse zum Vorratsammeln veranlasst, dann wird der Hügelbau infolge der Feldbearbeitung abgebrochen oder es wird eine erfolgreiche Überwinterung durch die Zerstörung der Hügel unmöglich gemacht. Für *M. spicilegus* bewohnbar bleiben unter solchen Umständen nur Flächen, auf denen diese Bewirtschaftungseingriffe im Spätsommer, Herbst und Winter ganz oder weitgehend unterbleiben.

Zwischen 1982 und 1985 wurden im Untersuchungsgebiet 739 Hügel kartiert und in ihrer Entwicklung verfolgt. Die zur Anlage dieser Vorrathügel genutzten Flächen gehören mehreren Habitattypen an, denen allen gemeinsam ist, dass sie durch direktes menschliches Einwirken in jüngerer Vergangenheit geprägt waren (Abb. 4). Die Trockenrasenreste im Bereich der Abbruchränder der Parndorfer Platte, die wenigen noch bestehenden Hutweiden, die Strauch- und Staudensäume der Waldrelikte wie älterer, ungestörter Windschutzgürtel und andere relativ naturnähere Standorte, aber auch einzelne ältere, mehrere Jahre lang nicht veränderte Brachflächen blieben frei von Ährenmaushügeln.

Von den 739 kontrollierten Vorrathügeln entstand nur ein einziger auf einem Boden, der länger als drei Jahre nicht mehr mechanisch bearbeitet worden war. Über 90 % wurden auf maximal acht Monate vorher umgebrochenem Boden errichtet. Dies bezieht sich nicht nur auf landwirtschaftliche Nutzflächen, sondern auch auf Aufforstungsflächen. Damit wird die enge Abhängigkeit von *M. spicilegus* von schnellwüchsigen, fruchtreichen Primärbesiedlern unterstrichen, die ohne hemmende Eingriffe auf frisch umgebrochenem Boden rasch wuchern können und der Ährenmaus das für einen Hügelbau erforderliche, zumindest punktuell überreiche Angebot an speicherbarer Nahrung zur Verfügung stellen.

### 3.2.2.2 Die Habitattypen in der Reihenfolge ihrer regionalen Bedeutung

#### Wildäcker

In den vier Jahren wurden 69 von Ährenmäusen besiedelte Wildäcker mit insgesamt 231 Vorrathügeln untersucht. Auf Wildäckern waren Ährenmäuse zumindest in der Kernzone des Verbreitungsgebietes jedes Jahr regelmäßig in großer Dichte anzutreffen (Abb. 4). Das gilt auch schon für erst in dem betreffenden Jahr neu angelegte Wildäcker. In Lage und Vegetation unterschieden sich die Wildäcker im Untersuchungsgebiet beträchtlich voneinander. Ihrer Zielsetzung entsprechend war etwa die Hälfte der betreffenden Flächen im Umfeld von Gehölzen angelegt: auf angrenzendem freien Land wie um den Mönchhofer

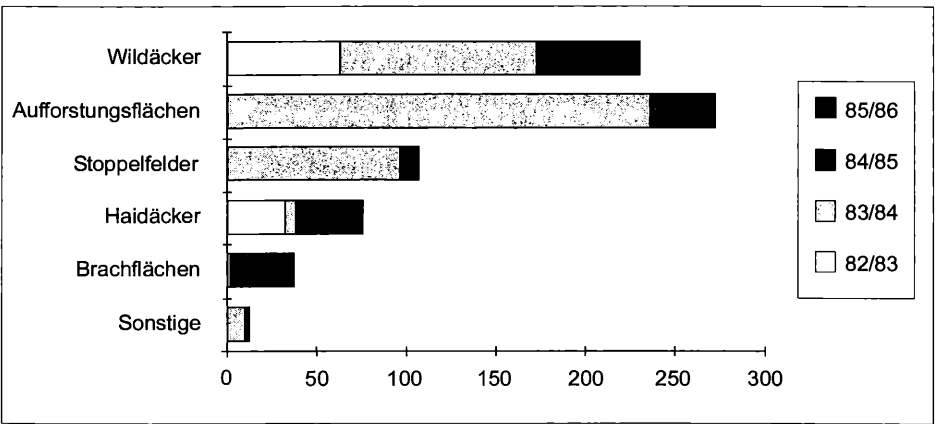
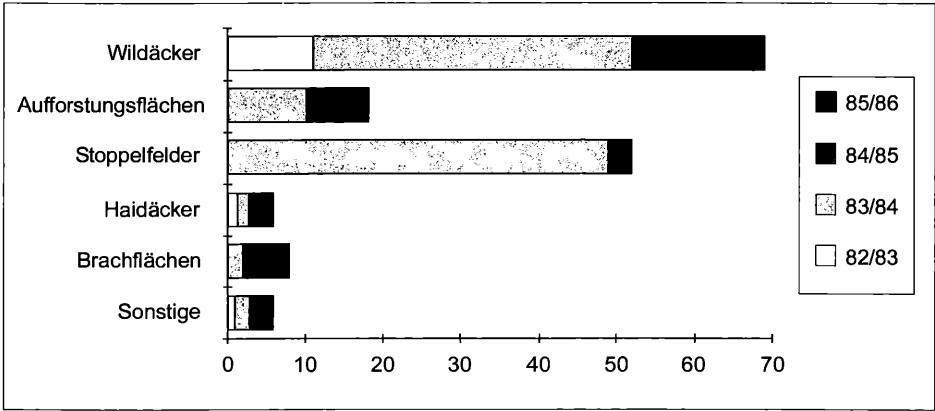


Abb. 4: Anzahl (Abszisse) der besiedelten Parzellen (oben) bzw. der errichteten Speicherhügel (unten) auf einer Kontrollfläche zwischen Wittmann- und Paulahof nach Habitaten (Ordinate) in den Jahren 1982-1986. Die vor allem vom wechselnden Habitatangebot bestimmten Änderungen von Jahr zu Jahr zeichnen sich ab. Stoppelfelder blieben auf Grund langhaltender Trockenheit im Herbst 1983 lange unbearbeitet; manche entwickelten auch noch eine üppige Chenopodiaceen-Tracht und wurden deshalb stark besiedelt. Dem noch vor Jahresende erfolgenden Umbruch fielen nahezu alle diese Hügel zum Opfer.

Gemeindewald, auf nach einer Seite offenen Lichtungen wie im Zurndorfer Eichenwald oder auch ganz von Waldstreifen umschlossen wie im Karlwald auf Halbturner und Zurndorfer Gebiet. Die übrigen waren, meist in Form schmaler, nur 5-10 m breiter Streifen, entlang von Feldgrenzen oder Buschzeilen über die landwirtschaftliche Nutzfläche verteilt. Auf der Parndorfer Luß nördlich von Gols erstreckten sich große, etwa 10 m breite Wildäcker jeweils über mehr als 1.000 m hinweg entlang dreier neu angelegter Windschutzgürtel. Die meisten Wildäcker wurden nur einmal jährlich im Frühling gepflügt, locker mit Mais oder Hirse

besät und weiter sich selbst überlassen. Zwischen dem Getreide wuchs dann nach dem kurzlebigen Flor zarter Frühjahrsannueller im Laufe des Sommers 1 (-2) m hohes Dickicht aus sommerannuellen Ackerbeikräutern heran, das in der Regel von dem Fuchsschwanz *Amaranthus retroflexus* dominiert wurde. Die Voraussetzungen für einen Hügelbau waren unter diesen Umständen etwa ab Anfang Oktober erfüllt, die Ährenmaushügel enthielten vor allem *Amaranthus*-Fruchtstände. Wenn auf den Wildäckern Hirse angebaut war, wurde auch sie eingelagert, während Mais sich in den Speicherhügeln nur ausnahmsweise dann fand, wenn er den Mäusen, wie etwa in der Nähe von Wildfütterungsstellen, in Form bereits ausgelöster Körner zur Verfügung stand. Die meisten Wildäcker behielten ihre Struktur bis in das darauf folgende Frühjahr. Oft blieben dabei auch Mais und Hirse stehen, bei anderen wurden diese Körnerfrüchte zu Wildfütterungszwecken geerntet, nur selten erfolgte ein Umbruch bereits vor Wintereinbruch. Im Gemeindegebiet von Gols blieben einige Wildäcker im Jahr 1983 überhaupt unbearbeitet, was Gelegenheit gab, die Entwicklung unter den Bedingungen einer Sukzession im zweiten Jahr zu beobachten. In der Regel wurden die *Amaranthus*- und Chenopodiaceenarten dann durch eine von der Geruchlosen Kamille *Tripleurospermum inodorum* dominierte Folgegesellschaft abgelöst. An solchen Stellen entstanden bereits ab Anfang August Ährenmaushügel, die fast ausschließlich die Fruchtköpfchen von *T. inodorum* enthielten.

### Aufforstungsflächen

Noch mehr Ährenmaushügel als auf den Wildäckern fanden sich auf frischen Gehölzpflanzungen, jedoch war deren Zahl mit 18 gegenüber den Wildäckern deutlich geringer. In 17 der 18 Fälle handelte es sich dabei um neu angelegte Windschutzgürtel, in einem um eine kleine Aufforstungsfläche, die den Verlauf eines Waldrandes begradigte. Die neu angelegten Windschutzgürtel waren im ganzen Gebiet sehr ähnlich strukturiert. Sie bestanden aus 5-7 Reihen Robinien *Robinia pseudacacia* mit jeweils 2 m breiten Abstandstreifen. Bei einer Breite von 10-15 m zogen sich diese Streifen oft über mehr als 1.000 m Länge durch die Agrarlandschaft. Während der ersten 2-3 Jahre nach dem Aussetzen wurden die Abstandstreifen in der Regel zwei- bis dreimal im Jahr umgebrochen, was die krautige Vegetation niederhielt, aber gleichzeitig immer wieder die Voraussetzungen für eben diese primäre Sukzessionsstufe schuf. Da die letzte Bearbeitung im Jahr in der Regel vor September stattfand, stand den Ährenmäusen bis November bereits wieder ein ausreichendes Angebot an speicherbarer Nahrung zur Verfügung. Auf Grund der späteren Bodenbearbeitung dominierten auf diesen Flächen im Herbst in der Regel Chenopodiaceenarten. Daneben spielten hier vor allem *Amaranthus hybridus* sowie *Setaria*- und verwilderte Kulturhirsearten eine Rolle für die Überwinterung der Ährenmaus. Wenn die mechanische Unkrautbekämpfung zwei oder drei Jahre nach dem Aussetzen der Robinien eingestellt wurde, traten Ährenmäuse mit der fortschreitenden Sukzession der Bodenvegetation von annuellen Hackfruchtbegleitern und

Ruderalpflanzen zu mehrjährigen Gras- und Staudenfluren nach spätestens drei weiteren Jahren auf den betreffenden Fläche nicht mehr auf. Das erste Folgestadium nach der initialen Chenopodiaceenflur, das meistens von Kamille, seltener von Cruciferen-Arten geprägt war, bot *M. spicilegus* noch die erforderlichen Voraussetzungen. Späteren Sukzessionsstufen mangelte es in der Regel an ausreichenden Nahrungsmengen und in dem sich schließlich unter dem nun geschlossenen Blätterdach der Baumschicht einstellenden Kurzgrasbewuchs fehlten Ährenmäuse völlig. Da in den letzten Jahrzehnten im Untersuchungsgebiet ein Programm zur Ausweitung der Windschutzpflanzungen lief (z.B. HOI-LEITNER 1989) dürfte dem Habitattyp Aufforstungsfläche im Untersuchungszeitraum 1982-1986 größere Bedeutung für *M. spicilegus* zugekommen sein als auf Dauer zu erwarten.

### Stoppelfelder

Hier werden nur jene Getreidefelder gezählt, auf denen während der ersten Monate nach der Ernte Vorrathshügel aus den Resten verstreuter Feldfrüchte entstanden. An Flächenzahl lagen sie zwar an zweiter Stelle, wiesen aber nur relativ wenige Speicherhügel auf (Abb. 4). Fast alle Nachweise stammen zudem aus einem Jahr mit ungewöhnlichen meteorologischen Bedingungen. In diesem Sommer (1983) verhinderte eine monatelang anhaltende Trockenheit die sonst übliche Bearbeitung der Getreidefelder unmittelbar nach der Ernte. So hatten die Ährenmäuse Gelegenheit, bei der Ernte verstreute Getreideähren zusammenzutragen. Die Flächen waren sehr gut zu überblicken und die Hügel folglich leicht zu kartieren. So konnte zweifelsfrei festgestellt werden, dass nur auf einem kleinen Prozentsatz der Stoppelfelder, und zwar vermutlich auf solchen, auf denen ungenau geerntet wurde, Hügel entstanden. Keiner der dort zusammengetragenen Hügel erfüllte jedoch seine Funktion als Vorratslager für den Winter, da alle Stoppelfelder nach dem Ende der Trockenperiode noch vor Winterbeginn umgebrochen wurden. In den übrigen Jahren gab es nur sehr vereinzelt Ährenmaushügel auf Stoppelfeldern (Abb. 4).

### Haidäcker

Als Haidäcker bezeichnen die Bauern im Nordburgenland Felder, die nach der Ernte nicht oder nur einmal oberflächlich umgebrochen werden und dann bis in oder auch über den Winter in diesem Zustand liegen bleiben. Bis November hatte sich dort meist ein bis 50 cm hoher Bewuchs vor allem aus Chenopodiaceen-Arten gebildet, der der Ährenmaus die Anlage von Speicherhügeln ermöglichte. Derartige Flächen dürften in Struktur und Nahrungsangebot den von PETÉNYI und KITAIBEL zu Ende des 18. und in der ersten Hälfte des 19. Jhds. beschriebenen Überwinterungsstandorten der Ährenmaus unter den Bedingungen eines extensiven Feldbaues am nächsten kommen. Sie wären für *M. spicilegus* sehr



günstig (76 Hügel auf nur 6 Feldern). Da sie unter den heutigen landwirtschaftlichen Bedingungen im Untersuchungsgebiet jedoch selten sind und ziemlich ausnahmslos noch vor der Jahreswende weiterbearbeitet wurden, fielen auch sie für eine erfolgreiche Überwinterung weitgehend aus.

## Brachen

In der intensiv genutzten Agrarlandschaft der Parndorfer Platte blieben im Untersuchungszeitraum nur wenige Flächen für eine Saison oder länger aus dem landwirtschaftlichen Nutzungszyklus ausgeklammert. Ein solches Feld wurde wegen Besitzstreitigkeiten über zwei Jahre nicht bearbeitet, andere lagen im Umfeld expandierender Schottergruben oder neuer Wege. Abhängig vom Zeitpunkt der letzten Bearbeitung bzw. des Beginns der Wiederbegrünung aus der Diasporenreserve des Bodens verlief die Entwicklung wie bei den vorgenannten Habitatstypen.

Die Nutzbarkeit von Agrarflächen für die Ährenmaus hängt also in erster Linie vom zeitlichen Bearbeitungsmuster ab. Oft erlauben Zustand der Vegetation und Nahrungsangebot auf einer Parzelle oder einem Feldteil im Herbst den Mäusen zunächst den Hügelbau. Jedoch wurden alle derart verzögert bearbeiteten landwirtschaftlichen Nutzflächen bis spätestens Ende Dezember/Anfang Jänner und selbst die Mehrzahl der Brachen sowie ein Teil der Wildäcker bereits zu Beginn des Winters umgebrochen, wobei zumindest ein Großteil der Hügel zerstört wurde. Als wirklich bestandserhaltend können so nur die zwar ein- oder mehrmaligen agrarischen Eingriffen unterworfenen, der landwirtschaftlichen Nutzung aber entzogenen, den Winter über ungestörten Wildäcker und jungen Aufforstungsstreifen betrachtet werden.

Wie groß die Verluste sein können, mag an Hand eines Beispiels gezeigt werden: Bei der Suche nach im Bau befindlichen oder fertigen Speicherhügeln im Herbst 1983 wurden in einem der Schwerpunktgebiete der Freilandbeobachtungen, einem Block von 6 Minutenfeldern NW vom Schmidthof, 28 Vorkommen in 10 Haidäckern, 9 Wildäckern, 8 Stoppelfeldern und 1 verkrauteten Maisfeld gefunden. Den ganzen Winter über ungestört blieben davon jedoch nur 5 Wildäcker. Das Maisfeld wurde nach der Ernte, die Stoppelfelder Ende Oktober und die Mehrzahl der Haidäcker noch vor dem Jahreswechsel umgebrochen.

### 3.2.2.3 Die Vorratspflanzen

Die biotische Struktur aller untersuchten und vorstehend knapp beschriebenen Überwinterungshabitate war sehr ähnlich. Es handelte sich in allen Fällen (bei den Windschutzgürteln beschränkt auf die Abstandstreifen zwischen den Baumreihen) um frühe Besiedlungs- und Sukzessionsstadien auf frisch umgebrochenen, mehr oder weniger tiefgründigen, trockenen Böden. In der Vegetation dominierten regelmäßig einjährige Kräuter oder Gräser, von denen die meisten als

sich eher spät entwickelnde (wärmekeimende) Sommerannuelle erst im August—November ihren Entwicklungshöhepunkt erreichen und dann Samen in großer Zahl produzieren.

Insgesamt wurden 1982-1985 in den Vorratshügeln von *M. spicilegus* die folgenden Pflanzenarten nachgewiesen. Die wissenschaftliche Nomenklatur folgt hier und später ADLER, OSWALD & FISCHER (1994). Bei der Wahl unter alternativen deutschen Namen wurde möglichste Kompatibilität mit den Floren von OBERDORFER (1990) und ROTHMALER, SCHUBERT & VENT (1994) angestrebt. ELLENBERG (1996) folgend wird für die Begleitvegetation der Kulturpflanzen an Stelle von Unkräutern oder Wildkräutern die treffendere Bezeichnung Beikräuter verwendet.

viel gesammelt: *Amaranthus albus* — Weißer Fuchsschwanz  
 \**Amaranthus hybridus* — Grünähren-Fuchsschwanz  
 \**Amaranthus retroflexus* — Rauh-Fuchsschwanz  
 \**Chenopodium album* — Weißer Gänsefuß  
 \**Chenopodium hybridum* — Unechter Gänsefuß („Sautod-Gänsefuß“)  
 \**Hordeum distichon* — Zweizeilige Gerste (kult.)  
 \**Setaria viridis* — Grüne Borstenhirse  
 \**Sorghum bicolor* — Mohrenhirse (kult. und verw.)  
 \**Tripleurospermum inodorum* — Geruchlose Kamille  
 \**Triticum aestivum* — Saatweizen (kult.)

regelmäßig: *Chenopodium strictum* — Streifen-Gänsefuß  
*Setaria pumila* — Fuchsrote Borstenhirse  
*Setaria verticillata* — Quirl-Borstenhirse

vereinzelt: *Avena fatua* — Flug-Hafer  
*Cirsium arvense* — Acker-Kratzdistel  
*Salsola kali* — Kali-Salzkraut  
*Silene vulgaris* — Blasen-Leimkraut  
*Sonchus asper* — Rauhe Gänsedistel  
*Stachys annua* — Einjähriger Ziest  
*Zea mays* — Mais (kult.)

FESTETICS (1961) stieß auf Fuchsrote Borstenhirse, Gerste und Mais und ORSINI (1982) erwähnt neben neun der obgenannten Arten (\*) auch noch  
*Atriplex hastata* — Spieß-Melde  
*Chenopodium polyspermum* — Vielsamiger Gänsefuß, und  
*Reseda lutea* — Gelbe Resede.

Bei der Art der Standorte überrascht es nicht, dass die meisten dieser Pflanzen ihren soziologischen Anschluss in Hackbeikraut- und Ruderal- und zum kleineren Teil auch noch Segetalgesellschaften finden (HOLZNER 1970, 1973; MUCINA 1993; ELLENBERG 1996). So gehören nach ihren ökologischen Zeigerwerten (ELLENBERG et al. 1992) zwei der genannten Nicht-Kulturpflanzen zur krautigen Vegetation oft gestörter Plätze im breitesten Sinne, 12 zum Artenbestand der Ruderal- und Ackerbeikrautgesellschaften Chenopodietea, und zwei bzw. jeweils eine in die Klassen der Getreide-Beikrautfluren Secalietea, Stickstoff-Krautfluren Artemisietea und Zweizahn-Schlammufergesellschaften Bidentetea. Trockenrasenpflanzen oder Elemente natürlicher Saumgesellschaften waren völlig unbeeiligt. Noch vor wenigen autochthonen Arten und einer größeren Zahl seit dem Neolithikum mit dem Ackerbau ins Gebiet gelangten Archäophyten spielen jetzt einzelne erst in den letzten 100-200 Jahren zu größerer Bedeutung gelangte Neophyten in der Nahrung von *M. spicilegus* eine Rolle.

Ein ganz ähnliches Bild bieten auch die Listen, die sich aus den Angaben von KITAIBEL (l.c.), PETÉNYI (l.c.), J. PFENNIGBERGER (in MOJSISOVICS 1897: 317 — für vermeintliche Wintervorratsdepots der Feldmaus *Microtus arvalis*) und MIKES (1971) für die Große Ungarische Tiefebene, von HAMAR (1960), HELFWING & GHIZELEA (1963), PAPAPOPOL & GHIZELEA (1965) und MURARIU (1981) für Rumänien und von BRAUNER (1925) und NAUMOV (1940) für die südliche Ukraine erstellen lassen. Zwar können für die dortigen Listen die für Mitteleuropa ermittelten Zeigerwerte nicht mehr angewendet werden. Ein bedeutsamer Unterschied zeichnet sich jedoch schon an Hand der zitierten faunistisch-ökologischen wie der pflanzensoziologisch-vegetationskundlichen Literatur ab (zusammengefasst in HORVAT, GLAVAC & ELLENBERG 1974): Die Sammelpflanzen-Listen bestehen nicht mehr ausschließlich aus Kultur- und Adventivpflanzen, sondern weisen nach S und SE zunehmend auch Elemente autochthoner Trockenrasen, Sandfluren, Binnendünen- und Spülsaumgesellschaften der Stromtäler auf. Schon aus der Deliblater Sandsteppe in der SE Vojvodina illustriert MIKES (1971) Hügelbau nicht nur im Kulturland, sondern auch in den Steppenähnlichen Trockenrasen des *Festucion vaginatae* und nennt unter den beernteten Pflanzen auch Rasen- und Steppengräser wie *Phleum pratense*, *Poa bulbosa*, *Stipa pennata* und *S. capillata*. Einer von 15 gewogenen Hügelinhalten z.B. bestand allein aus 8,8 kg Karyopsen des Federgrases *Stipa pennata* mit weiteren 0,2 kg *Poa bulbosa*.

#### 3.2.2.4 Beziehung zu menschlichen Siedlungen

In Siedlungsnähe finden sich Ährenmaushügel nur spärlich und unregelmäßig, und zwar auch auf Flächen, auf denen die Art verbreitet ist und Habitatstruktur und Vegetation entsprechen. Die Ursache dafür scheint in erster Linie im hohen Prädationsdruck durch die Hauskatze *Felis silvestris* f. *domestica* zu liegen. Keine der mit *M. spicilegus* syntop auftretenden autochthonen Carnivoren-Arten

*Mustela nivalis*, *M. eversmannii*, *M. putorius* und *Vulpes vulpes* scheint die Art durch ihre vorherrschende Such- und Pirschjagd (roving search oder mobile hunt) besonders zu beeinträchtigen. Hauskatzen mit ihrer ausgeprägten Vorliebe zur (mehrfach direkt beobachteten) Ansitjagd (sit-and-wait-hunt) dagegen vermögen die bei hoher Aktivität streng ortsgebundenen Hügelbaugemeinschaften sehr rasch aufzureiben. Im von feldernden Katzen bejagten Nahbereich (<300-350 m) um den Wittmannshof z.B. wurden in allen 4 Beobachtungsjahren Speicherhügel begonnen, doch blieb der Bau nach Entdeckung durch eine Katze regelmäßig rasch stecken. Keiner dieser von Hauskatzen kontrollierten Hügel wurde vollendet (zum Jagdverhalten feldernder Hauskatze z.B. PANAMAN 1981; TURNER & MEISTER 1988).

### 3.2.2.5 Sommerhabitate

Nach PETÉNYI (1882) verlassen die Ährenmäuse mit Beginn des Frühjahrs ihre Überwinterungshabitate, um sich bevorzugt in Sommer- oder Wintergetreidefeldern aufzuhalten. Auch NAUMOV (1940) und MIKES (1971) beschreiben eine ausgeprägte Dismigration über benachbarte, im Winter nicht bewohnte Flächen.

Unsere Ergebnisse bestätigen diese Angaben. Etwa die Hälfte der sommerlichen Fänge erfolgte auf Flächen, die im vorangehenden Winter unbesiedelt waren, u.a. auf beikrautarmen bis weitgehend beikrautfreien Getreidefeldern und in niederen Trittrassen an Wegrändern (Abb. 5). Einer der Fang-Wiederfang-Versuche dokumentiert die allmähliche Räumung der Überwinterungsfläche im Frühjahr: Als Untersuchungsfläche diente der Nordabschnitt einer Robinienpflanzung (47°53'/17°00': 2) im Ausmaß von 45 x 14 m (630 m<sup>2</sup>), flankiert von einem jeweils über 50 ha großen Maisfeld im Osten und einem Weizenfeld im Westen. Auf der Fläche standen 5 Speicherhügel des vergangenen Winters. Vom 6. April bis 22. Juli 1984 wurde die Fläche mit Lebendfallen bestückt. In 744 Lebendfallennächten wurden 14 Individuen jeweils 1-23-mal gefangen. Die Fangergebnisse stiegen bis Ende April an, Anfang Mai erreichte die Zahl der mehrmals gefangenen Individuen mit 12 ihr Maximum und nahm dann ab. Anfang Juni ließen sich noch 5 Individuen nachweisen und am 18. Juni gelang der letzte Fang. 102 Lebendfallennächte bis zum 22. Juli blieben erfolglos. Von den markierten Tieren konnte nur das erstmals am 21. April und zuletzt am 18. Juni auf der Winterfläche kontrollierte Weibchen JH am 22. Juli außerhalb der Kontrollfläche knapp 50 m entfernt am Rand des Weizenfeldes wiedergefangen werden. Dies blieb der einzige Kontrollfang weiter als 20 m abseits vom Fangplatz. Die Dismigration bleibt jedoch sicher nicht auf die nächste Umgebung der Überwinterungsflächen beschränkt. Im Untersuchungsgebiet wurden neu angelegte Flächen, die die Voraussetzungen für den Hügelbau erfüllten, regelmäßig bereits im ersten Herbst besiedelt, auch wenn sie mehr als 1.000 m vom nächstgelegenen Überwinterungsstandort des letzten Jahres entfernt lagen. Ährenmaus-

hügel fanden sich mehrmals auf Wildäckern, die allseitig von Waldstreifen umschlossen waren.

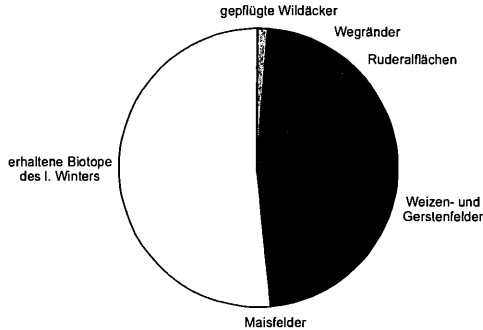


Abb. 5: Im Sommer (Fänge Juni/Juli) lebt die Hälfte der Ährenmäuse auf als Überwinterungshabitat ungeeigneten Flächen.

## 4 Vorratshügel und Bausysteme

### 4.1 Die Vorratshügel der Ährenmaus

Im Bau winterlicher Vorratsspeicher liegt eine wesentliche ökoethologische Besonderheit von *M. spicilegus*. Die Vorratsspeicher weisen eine mietenartige Struktur auf (Abb. 6) und werden jedes Jahr neu angelegt. Dieses Anlegen oberirdischer, erdbedeckter Nahrungsspeicher ist einzigartig im gesamten Tierreich. Dementsprechend bildete die Untersuchung des Speicherverhaltens einen Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit. Zwischen Herbst 1982 und Frühjahr 1986 wurden 739 derartige Ährenmaushügel lokalisiert und jeweils ein- bis fünfmal kontrolliert. Weitere 52 Hügel wurden im Rahmen von Kartierungsfahrten erfasst und 15 Hügel entstanden unter kontrollierten Bedingungen im Freigehege.

#### 4.1.1 Das Sammelgut

Während sich die kommensalen Hausmäuse *Mus (m.) musculus* und *M. (m.) domesticus* im Winterhalbjahr extrem opportunistisch von vielfältigen und ganz unterschiedlichen Naturalien, aufbereiteten Nahrungs- und Futtermitteln ernähren, beschränkt sich die Ährenmaus auf eine strenge Auswahl, deren Kriterien sich gut an den zusammengetragenen Wintervorräten ablesen lassen. Die für die kollektive Wintervorratslagerung in den hügelartigen Mieten herangezogenen Pflanzenarten haben

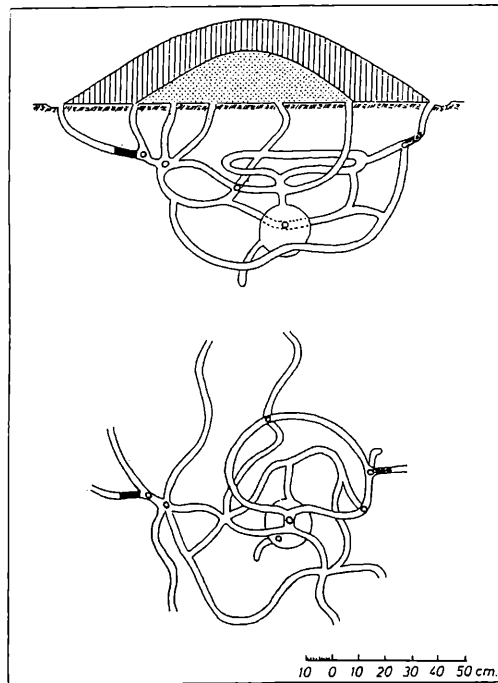


Abb. 6: Grundriss und Querschnitt durch einen typischen Ährenmaushügel mit zugehörigem Erdbau (aus MIKES 1971). Auf der Parndorfer Platte wird der Bautiefe durch den oft schon 30-40 cm unter der Oberfläche beginnenden Schotter eine (vorzeitige) Grenze gesetzt. In tiefgründigeren Böden reichen die Gangsysteme meist tiefer.

- (1) gut lagerfähige Trockenfrüchte und Samen ohne rasch verderbliche saftig-fleischige Hüllen oder Elaiosom-Fettkörper;
- (2) Samen, die leicht und rationell geerntet und transportiert werden können und dafür weder zu klein noch zu groß sein dürfen. Alle quantitativ bedeutenden Winternahrungspflanzen tragen viele Früchte/Samen in Ähren, Kolben, Köpfchen, Körbchen, Wickeln oder (meist gestauchten) Rispen zusammengefasst, so dass jeweils ganze Fruchtstände oder Rispenäste abgebissen und in einem befördert werden können. Einzelsamen werden kaum zugetragen (Leguminosensamen, wie sie als gelegentliche Hügelinhalte aus dem Südteil des Areals genannt wurden, wurden in burgenländischen Vorräten nie gefunden). Eine gewisse Ausnahme macht allein der Mais. Er wird sehr gerne gefressen und auf dem Boden gefundene Maiskolben werden von Ährenmäusen auch in der Hügelbauperiode als Nahrungsquelle angenommen und allmählich vollständig abgenagt. Da die Ährenmaus die Körner jedoch nicht abzulösen vermag, sind intakte Kolben für den Hügelbau nicht nutzbar. Lose Einzelkörner dagegen werden bereitwillig aufgelesen und eingetragen. Balgfrüchte, Kapseln, Hülsen und andere Streu-

früchte bleiben unbeachtet; entweder weil sie, sobald vollständig trocken und damit für die Ährenmaus annehmbar, bereits ihre Samen ausschütteln, oder weil ihre Samen zu klein sind.

- (3) Da die Vorratshügel deutlich bevorzugt aus nur 1 (-2) Fruchtarten gebildet werden, kommen schließlich nur Pflanzen in Betracht, die das jeweilige Speichermaterial zumindest auf begrenztem Raum in großer Menge anzubieten vermögen. Ein lokales Überangebot ist wahrscheinlich eine Voraussetzung für die hinreichend rasche Vollendung der im unfertigen Zustand für Nahrungskonkurrenten weit offenen und gegenüber der Witterung ungeschützten Vorratslager.

Die geforderten Eigenschaften weisen im Untersuchungsgebiet sowohl die Getreidearten wie manche der auf den Überwinterungsstandorten dominierenden Beikräuter auf. Da beim heutigen Feldbau die Ernte bereits eingebracht wird, bevor das Getreide den für die Vorrathaltung der Ährenmaus erforderlichen Trockenheitsgrad erreicht hat, und intakte Maiskolben von *M. spicilegus* nicht genutzt werden können, vermag die Ährenmaus stehendes Feldgetreide nicht zu nutzen. Lediglich in einigen wenigen Hirsefeldern, die in den Jahren 1983 und 1984 versuchsweise zur Erzeugung von Biosprit angelegt worden waren, entstanden vor deren (später) Ernte Hügel, die auf der angebauten Nutzpflanze basierten. Moderne Erntemaschinen hinterlassen in der Regel so gut wie keine verstreuten Ähren oder Körner und auch Maiskolben werden heute bei der Ernte selten zerbrochen, weshalb Weizen- und Gerstenähren heute wohl noch seltener gesammelt werden können als stellenweise noch in der 1980er-Jahren, und aus Maiskörnern bestehende Hügel, wie noch von FESTETICS (1961) und MIKES (1971) beschrieben und abgebildet, schon 1982-1985 im Beobachtungsgebiet praktisch nicht mehr auftraten. Unter den 739 kontrollierten Hügeln wurde ein einziger überwiegend mit Maiskörnern besetzt und dieser entstand in einer jungen Robinienpflanzung am Rand eines Windschutzstreifens, wo die Körner von einer benachbarten Fasanschütte zugetragen werden konnten.

Einheitlich zusammengesetzte Vorräte aus Fruchtständen einer einzigen Pflanzenart scheinen die Ährenmäuse zu bevorzugen. Wenn im Laufe der Errichtung eines Hügels verschiedene Futterpflanzen nacheinander die Vollreife erreichen, dann werden nicht selten auch zwei oder mehrere verschiedene Fruchtarten eingetragen. Da sich diese in den Hügeln in der Regel in deutlich getrennten Schichten finden, scheinen sich die beteiligten Individuen ziemlich gleichzeitig von der einen auf die nächste Vorratspflanze umzustellen. In der Regel stellen diese 1-2 (3) wichtigsten Sammelpflanzen eines Standortes mindestens 95 % des Hügelinhalts.

#### 4.1.2 Entstehungszeit

Erste Spuren der Hügelbautätigkeit lassen sich ab Ende Juli finden. Die meisten Angaben nennen den Zeitraum vom Mitte August bis Ende Oktober,

doch sind fertige Speicherhügel vor Ende September eher selten. Schon PETÉNYI (1882) steckte auf Grund seiner Beobachtungen in der Großen Ungarischen Tiefebene den phänologischen Rahmen für den Hügelbau ab: „Die große Arbeit des Haufenbaues beginnen die Ährenmäuse nur auf Flächen, auf denen überwintert werden soll, und zwar jeweils nach der Ernte. Im allgemeinen dauert sie vom Ende der Ernte, d.h. Anfang September bis Ende Oktober, gelegentlich bis in den November. Am 1. November 1852 fand ich bei Rákos-Keresztúr (Kom. Pest) einen erst zur Hälfte überdachten, also noch kaum begonnenen Haufen. Damals waren unter mehr als 100 Hügeln erst wenige fertig, d.h. vollständig mit Erde bedeckt und ohne Scharrspuren. An den meisten Hügeln wurde des Nachts noch eifrig gearbeitet“ Ganz ähnlich wurde der Beginn des Hügelbaues auch von NAUMOV (1940) in der Südukraine nicht mit der Getreidereife, sondern mit dem Reifetermin geeigneter Unkräuter gleichgesetzt.

Im Untersuchungsgebiet gab es die ersten Hügel jeweils auf von Geruchloser Kamille dominierten, mehr als ein Jahr alten Brachflächen, meist Wildäckern, die in dem betreffenden Jahr noch nicht bearbeitet worden waren. ORSINI (1982), der sich zu Beginn der Hügelbauzeit im Untersuchungsgebiet aufhielt, fand ein Drittel der von ihm kontrollierten 24 Vorratshügel in solchen Kamillenbrachen. Wir fanden am 3. August 1983 auf einem Wildacker 18 meist in einem sehr frühen Stadium befindliche Ährenmaushügel. Am 13. August und 11. September waren alle diese Hügel weitergebaut und zum Teil fertig gestellt und nur noch zwei weitere dazugekommen. Als nächste Gruppe entstanden Speicherhügel auf abgeernteten Getreidefeldern (Weizen und Gerste), auf denen bei der Ernte liegengebliebene Ähren die Nahrungsgrundlage bildeten. Die Anzahl derartiger Hügel war in den einzelnen Jahren in Abhängigkeit vom Umbruch nach der Ernte sehr unterschiedlich und betrug 1983 (ab 13. August) 93, 1984 (ab 4. August) 2 und 1985 (am 15. August) 1. Monatelang anhaltende extreme Trockenheit im Sommer 1983 verhinderte eine Bearbeitung der Stoppelfelder vor Oktober und bot daher in diesem Jahr für die Ährenmaus zumindest zur Zeit des Hügelbaues günstige Bedingungen. Erst ab Ende September erreichten dann die *Amaranthus*-Arten, die im Untersuchungsgebiet die Acker-Beikrautgesellschaften der ersten Sukzessionsstufe dominieren und insgesamt die wichtigste Grundlage für die Winterspeicherung bilden, den benötigten Reifegrad. Von diesem Zeitpunkt ab entstanden die Ährenmaushügel auf den einjährigen Wildäckern, verunkrauteten Feldrändern und jungen Windschutzpflanzungen mit ihren üppigen Annuellenfluren. Die besonders raschwüchsigen Chenopodiaceen vermochten auf abgeernteten und dann unumgebrochen liegen gelassenen Feldern nicht selten bis November noch eine ausreichende Samenproduktion aufzubauen. Insgesamt dauerte die Haupt-Bauperiode etwa zwei Monate. Ab Anfang Dezember gab es nur noch wenige offene, nicht mit Erde bedeckte Hügel, doch wurden als seltene Einzelfälle im Bau befindliche oder neu angelegte Speicherhügel bis Anfang Jänner gefunden.



### 4.1.3 Standorte und Verteilung der Hügel

In Einklang mit vielen Angaben in der Literatur standen die auf der Parndorfer Platte untersuchten Hügel nahezu immer inmitten hoher Annuellenfluren und dort mit zwei Ausnahmen direkt zwischen den genutzten Pflanzen (4.2.1-2). Nur im Falle eines dicht mit Ährenmaushügeln besetzten Wildackers (42 Hügel auf 9.500 m<sup>2</sup>) N des Mönchhofer Gemeindewaldes (47°56' N/16°59' E) entstanden 5 weitere Hügel, durch einen unproduktiven Windschutzstreifen getrennt, an einem schmalen Wegrand, so dass alle Speichergut-Transporte durch die Passage dieses 6 m breiten Gehölzes verlängert wurden. Im anderen Falle trugen die Hügelbauer die Maiskörner von einer Fasanschütte in einem unterwuchslosen Windschutzstreifen noch etwas weiter zu ihrem Hügel in der nächstgelegenen Annuellenflur.

Die Abstände zwischen den Vorrathügeln sind abhängig vom Angebot und der Verteilung der speicherbaren Nahrung und von der Siedlungsdichte der Ährenmäuse und schwanken in entsprechend weiten Grenzen. Auf gleichmäßig mit geeigneten Pflanzen bewachsenen Flächen sind zu Winteranfang auch die Hügel recht regelmäßig verteilt. Auf nur stellenweise verunkrauteten Feldern entstehen Speicherhügel nur in oder an dieser verunkrauteten Zone, wobei für einen einzelnen Hügel u.U. bereits eine Beikrautflur von wenigen Quadratmetern ausreichen kann.

Im Untersuchungsgebiet war die Hügeldichte auf den nur lokal und unregelmäßig geeigneten Stoppelfeldern, gefolgt von den wenigen Haidäckern und Brachen, gewöhnlich eher gering. Die höchsten Dichten wurden auf frischen Windschutzpflanzungen des Jahres erreicht, obwohl dort mit den mehrmals bearbeiteten Abstandsstreifen nur etwa die Hälfte der Gesamtfläche genutzt werden konnte. Wie zu erwarten, herrschten aber auch innerhalb der verschiedenen Habitattypen sehr große Unterschiede (Auswahl von Einzelbeispielen in Tab. 1). Auf dicht besiedelten Flächen lag der Hügelabstand im Mittel bei 8-12 m, variierte aber in einem recht weiten Bereich. Die geringsten Abstände selbstständiger Hügel wurden mit 3,6 m und (mehrmals) 4 m gemessen. Einzelne Hügel können in noch geringerem Abstand begonnen werden und im Laufe des Ausbaues zu einem Doppelhügel verschmelzen (so auch schon PETÉNYI 1882). Bei sehr schmalen Streifenparzellen, wie sie bei Wildäckern und ergänzenden Windschutzpflanzungen vorkommen, führt der unter den mittleren Durchmesser eines „Hügel-Einzugsgebietes“ sinkende Querdurchmesser notwendigerweise zu einer gewissen Vergrößerung der Hügelabstände. Wegen dieses Einflusses der Parzellegeometrie erfolgt das Ranking der Kontrollflächen in Tab. 1 nach der Fläche je Hügel.

Tab. 1: Verteilung und Dichte der Ährenmaushügel auf Probeflächen verschiedenen Habitattyps und unterschiedlicher Konfiguration.

Parzelle Nr.	Habitattyp*	m <sup>2</sup> pro Hügel	Hügel	Länge x Breite	Fläche	Abstand zum nächsten Hügel	
			n	[m x m]	[m <sup>2</sup> ]	x [m]	Variation
47 55/16 56:3	GP	136,3	39	443 x 12	5316	8,7	4,0-20,0
47 55/16 55:7	GP	149,1	45	559 x 12	6708	9,7	4,0-21,1
47 56/16 57:2	BR	200,0	9	360 x 5	1800	26,4	14,0-59,1
47 55/16 55:6	GP	217,8	29	421 x 15	6315	9,8	4,0-48,2
47 56/16 57:6	WA	231,0	9	297 x 7	2079	24,0	8,0-38,1
47 52/17 02:3	SF	244,1	85	399 x 52	20748	20,3	10,0-27,5
47 55/16 56:4	GP	254,9	25	531 x 12	6372	16,9	6,7-62,0
47 53/17 02:9	GP	331,0	48	993 x 16	15888	15,0	3,6-39,2
47 54/16 58:4	HA	339,0	26	205 x 43	8815	12,4	4,2-20,8
47 55/16 59:1	HA	349,8	33	444 x 26	11544	12,4	6,3-39,1
47 55/17 02:2	BR	437,4	14	157 x 39	6123	17,4	6,4-30,4
47 56/16 56:2	GP	531,3	11	487 x 12	5844	35,0	6,0-68,0
47 53/17 02:4	SF	2105,5	11	437 x 53	23161	29,1	10,3-42,5

\*Habitattypen: BR = Brache, GP = Gehölzpflanzung (gewöhnlich Windschutzgürtel), HA = Haidacker, SF = (Weizen) Stoppelfeld, WA = Wildacker

#### 4.1.4 Bau der Speicherhügel

**Baubeginn:** Im Freiland lieferten auf Flächen, auf denen die Entstehung von Speicherhügeln zu erwarten war, kleine Ansammlungen aus abgebissenen Nahrungsteilen meist den ersten Hinweis auf einen bevorstehenden Hügelbau. Solche Häufchen hatten bis etwa 10 cm Durchmesser und waren bis 1 cm hoch. Manche machten mit einem hohen Anteil leergefressener Fruchtstände den Eindruck von Fressplätzen und waren es wohl auch, dann aber nahm der Anteil zugezogener, aber nicht genutzter Köpfchen und Ähren von Kontrolle zu Kontrolle zu. Diese Häufchen entstanden fast immer inmitten des größten Nahrungsangebots und in guter Deckung. Der Boden war dort in der Regel eben und zwischen den Stängeln oder Halmen der hochgeschossenen Futterpflanzen weitgehend unterwuchsfrei, oder er wies spärliche Reste dürerer Frühjahrsannueller auf; oft standen in der Mitte einzelne kräftige Stängel oder mehrere dichtstehende Halme, vereinzelt auch Fremdkörper wie kleine Pfähle, in Robinienpflanzungen gelegentlich auch Bäumchen. Um den entstehenden Hügel wurden meist alle geeigneten Pflanzen komplett abgeerntet. Mit zunehmender Entfernung entstanden dann meist radial vom Hügel wegführende „Straßen“, entlang derer bevorzugt geerntet wurde. Der Radius um den Hügel, innerhalb dessen geerntet wurde, variierte zwischen etwa 5-10 (-20) m. Seine Größe war beeinflusst von Beschaffenheit und Menge der Futterpflanzen und von der Hügeldichte. Unter günstigen Umständen, bei gleichmäßig verteiltem, reichlichem Angebot, etwa auf einer dicht verkrauteten jungen Brachfläche, wurde die für einen Hügel benötigte Nahrungsmenge aus

einem Umkreis von höchstens 5-10 m Radius beschafft, wobei der Schwerpunkt in der unmittelbaren Umgebung des Hügels lag. Schmale und lange Flächen, wie etwa Wegraine oder ungleichmäßig verkrautete Abstandsstreifen in Aufforstungen zwangen die Mäuse zu längeren Wegen. Dort konnten für die Ährenmaus typische Ernte- und Transportspuren öfters eindeutig Hügeln zugeordnet werden, die über 20 m entfernt lagen.

Anlage des Vorratslagers: Im Freiland wurden nur wenige der unauffälligen Hügelanfänge gefunden und im Freigehege zeigte sich, dass die Hügel während der ersten 2-3 Tage sehr schnell wuchsen. Nach 3-4 Tagen hatten sie meist bereits einen Durchmesser von 20 (-30) cm und eine Höhe von 2-4 cm erreicht. Die weitere Entwicklung verlief uneinheitlich. Einige Hügel wurden sehr schnell vergrößert, andere wuchsen langsamer, mitunter waren halbfertige Hügel mittlerer Größe (etwa 70 cm im Durchmesser und 15 cm hoch) nach einem Kontrollintervall von einer Woche in Form und Größe nahezu unverändert. Ganz aufgegebene Speicherhügel waren selten (die meisten davon befanden sich noch in ganz frühen Baustadien). Wie in den Anfängen des Hügelbaues brachte jede Maus auch später jeden transportierten Vorratspartikel bis zur Mitte bzw. auf die Spitze des wachsenden Hügels. In Abhängigkeit von Form und Eigenreibung des Sammelgutes konnten sich etwas unterschiedliche Hügelprofile ergeben. Bei leicht rollendem Sammelgut, etwa Maiskörnern, entstanden flachere Hügel als die im Verhältnis zur Grundfläche deutlich höheren Hügel aus sich verflechtenden Objekten wie Gerstenähren und *Chenopodium*-Fruchtständen. Erst durch das Auflagern von Erde werden diese Unterschiede später wieder verringert.

Zudecken des Vorratslagers: Das Aufbringen einer 5-15 cm dicken und recht kompakten Erdschicht zur Abdeckung des Vorratsspeichers, der damit zu einer vor der Witterung geschützten, frostsicheren und auch den meisten Nahrungskonkurrenten entzogenen Miete wird, ist wohl das auffälligste Einzelelement im Verhaltensinventar von *M. spicilegus*. Es ist auch eine beeindruckende Leistung der Tiere, die dazu im Durchschnitt das vier- bis fünffache Volumen des Speichergutes loszuscharren und aufzutragen haben (siehe Abschnitt 5.1.5). Dem eigentlichen Erdauftrag geht zunächst gewöhnlich das Zutragen von Strohstückchen, trockenen Blättern, Stängeln und anderem Pflanzenmaterial voraus, das als dünne Abdeckschicht über die Oberfläche des Vorratshügels gebreitet wird. LOSAN (1970), der diese Trennschicht für Vorratshügel in der Moldau-Republik beschrieb, fand sie gleichfalls in den meisten Hügeln und in der Regel aus dürrerem Gras bestehend. Auf der Parndorfer Platte verwendeten die Ährenmäuse nicht selten auch noch einzelne frische, grüne Blätter z.B. von *Mercurialis annua* im Abdeckmaterial. Wie beim Eintragen von Vorräten und Deckmaterial arbeiten die Individuen einer Speicherbaugemeinschaft auch beim folgenden Zudecken mit Erde jeweils für sich, aber doch synchron  $\pm$  parallel zueinander. In den Grundzügen beschrieb schon PETÉNYI (1882), der seine Ährenmäuse u.a. in einem improvisierten Terrarium zwischen den Scheiben eines Fensters hielt, diesen Vorgang: „Die um den Haufen herum zusammengescharte Erde wird, mit

dem Kopf nach unten gewendet, unter großer Anstrengung mit den Pfoten auf den Haufen befördert, höher und höher, bis dorthin, wo noch welche notwendig ist; dabei kratzen sie die Erde mit den Vorderbeinen unter den hinteren hindurch, mit den hinteren schieben sie sich selbst und die Erde weiter, mit der Schnauze helfen sie nach und ebnen. Deshalb kann man zu dieser Zeit um die Haufen und um ihre Ränder zahlreiche kürzere und längere, zum Haufen hingerichtete Furchen und Rinnen sehen, aus welchen die für die Überdachung notwendige Erde herausgekratzt worden war.“ Nach unseren Beobachtungen in Freiland, Freigehege und Terrarium geht das Abdecken in zwei Phasen vor sich. Zunächst beginnen die Tiere, knapp neben dem Rand des Hügels und von diesem abgewandt, Erde nach hinten zu scharren. Diese wird mit den Vorderpfoten unter gelegentlicher Mithilfe der Zähne losgebrochen und unter den Körper geschaufelt und dann mit heftigen Scharrbewegungen der Hinterbeine so kräftig nach hinten geworfen, dass die Partikel bis 40 cm weit fliegen und auf der Oberfläche des Hügels zu liegen kommen. Die Maus bewegt sich bei diesem Baggern von Erdreich langsam vorwärts. Nach einigen Zentimetern kehrt sie um, läuft zur Hügelbasis zurück und beginnt von Neuem. Da sie sich dabei  $\pm$  auf der Spur des letzten Durchgangs bewegt, entstehen durch oftmalige Wiederholung Rinnen von 1-4 cm Tiefe, die radial vom Hügel weglaufen, im weiteren Verlauf des Abbaues mehr und mehr zusammenfließen und endlich einen charakteristischen, mehr oder weniger geschlossenen flachen Graben um den wachsenden Hügel bilden. Je nach der Masse des bewegten Erdmaterials wird diese ringförmige Aushubstelle 40-50 (-70) cm breit. Ein am 23. August 1983 am Rand eines Roggen-Stoppelfeldes stehender frischer Hügel (Inhalt: Köpfchen der Geruchlosen Kamille aus angrenzendem Acker) von 140 x 140 x 34 cm hatte einen mit 80-120 cm ungewöhnlich breiten Ring. FESTETICS (1961) sprach von einer Art „Zeltgraben“ und schon PETÉNYI (1882) hob die Nützlichkeit dieser ringförmigen Materialgrube auch bei Regenfällen hervor. Viele der Laufrinnen münden an ihrem hügelabgewandten Ende in Gänge unter die Erdoberfläche. Einige dieser Gänge werden in der Folge weiter ausgebaut und in den komplexen Winterbau einbezogen (5.2.2). Die meisten enden jedoch bereits nach wenigen Zentimetern blind und dienen offenbar zunächst in erster Linie zum Erdaushub und in der Folge als schnell erreichbare Verstecke. Da die Mäuse, wenn die Hügelbasis einmal zugedeckt ist, vor jedem Baggerlauf-Durchgang bis zur augenblicklichen Grenze zwischen der Oberfläche des Speichermaterialkegels und der aufgeworfenen Erde zurücklaufen, breitet sich die Erdbedeckung an diesen Stellen zungenförmig in Richtung Hügelspitze aus und auch die Laufrinnen reichen entsprechend gipfelwärts. Die weitere Erdbedeckung erfolgt dann oft mit Hilfe von zwei oder drei auf diese Weise vorgetriebenen Erdrampen, die schließlich miteinander verschmelzen. Spätestens, wenn sich die Grenze des Erdauftrags der Hügelspitze nähert, beginnen die Tiere in der zweiten Phase, beim (vorher unbelasteten) Rücklauf zum Hügel einen möglichst großen Erdbrocken im Maul zu transportieren und ihn vor Beginn des Baggerns oben auf dem Hügel abzulegen. Diese Erdbrocken, die einen Durchmesser von etwa 3 cm und ein Gewicht von

über 10 g erreichen, sind in diesem Stadium des Hügelbaus sehr auffällig, da das aufgescharrte Bedeckungsmaterial gewöhnlich recht feinkörnig ist. Auf einem besonders kargen Feld des Untersuchungsgebietes (47°52' N/17°04' E), auf dem Ährenmäuse mehrere Hügel bauten, obwohl eine in der Regel beanspruchte mindestens 30-50 cm dicke Oberbodenschicht fehlte und unter einer knappen Humusaufgabe gleich stark schotterige Erde zutage trat, entstanden Hügel, deren Oberfläche von mehr als 10 mm dicken Steinchen bedeckt war, die offenbar an Stelle von Erdbrocken aufgetragen worden waren. Im Endstadium des Hügelbaues ist das eingelagerte Material von mindestens fünf, meist aber zehn und mehr Zentimetern Erde bedeckt. Die Hügel, die bis zur Bedeckung mit Erde wegen der meist größeren Eigenreibung der eingelagerten Pflanzenteile mehr halbkugelige Form haben, nehmen mit zunehmendem Erdmantel immer mehr angenäherte Kegelform an. Entsprechend ist der Erdmantel auf halber Höhe an den Flanken jeweils am dünnsten, an der Hügelbasis jedoch deutlich am stärksten. Da oft auch nach der vollständigen Bedeckung noch weiter Erde auf den Hügel gescharrt wird, wuchsen einzelne Hügel im Untersuchungsgebiet bis zu den ersten Schneefällen noch bis nahezu auf das Doppelte ihrer Ausmaße zu Ende des „normalen“ Erdauftrages an. Ein direkter Rückschluss von den Außenabmessungen auf die Inhaltsmenge ist deshalb nur in großen Zügen möglich (Abschnitt 5.1.5).

Hügelbau im Freigehege: Mehrere Freigehegeversuche boten nähere Einblicke in den Vorratshügelbau. Für einen sich über 14 Monate erstreckenden Versuch z.B. wurde ein 5 x 5 m großes Freigehege umgegraben, in der Mitte mit einem 2 m<sup>2</sup> großen „Feld“ aus 60 ausgereiften, auf etwa 1 m zurechtgeschnittenen Mohrenhirsepflanzen besteckt und am 5. August 1984 mit 13 Ährenmäusen, 5 Weibchen und 8 Männchen, davon 8 (3:5) adult und 14,0-15,5 g bzw. 14,5-18,5 g schwer, die übrigen subadult mit 9,5-12 g besetzt. Die individuell gekennzeichneten Mäuse (keines der Weibchen war trächtig) kannten sich seit mehreren Monaten aus einem Gehege. Drei Nächte nach dem Einsetzen waren erste Ansätze zu einem Vorratshügel zu erkennen. Innerhalb der nächsten zehn Nächte wuchs dieser zu einem Durchmesser von 70 cm und einer Höhe von 10 cm und einem entsprechenden Volumen von 12,8 l Hirse heran. Dann wurde mit dem Auftragen der Erde begonnen und nach weiteren sechs Nächten, am 24. August war er ganz mit Erde bedeckt, maß 110 x 95 x 17 cm und hatte ein Gesamtvolumen von 46,5 l erreicht. Während die jüngsten Individuen ihr Gewicht von Versuchsbeginn bis zum 24. August um etwa 0,5 g zu erhöhen vermochten, nahmen alle Adulten ab (Weibchen um durchschnittlich 4,4 %, Männchen unter dem zusätzlichen Einfluss der Hodenregression um bis zu 13,5 %, im Mittel 9,5 %). Im Freiland wäre der Antransport jetzt abgeflaut. Die mit Nahrung versorgten und von einer größeren offenen Bodenfläche umgebenen Gehegeinsassen aber trugen in den folgenden 8 Wochen noch so viel weitere Erde auf, dass für den Hügel am 18. Oktober ein Volumen von 189 l gemessen werden konnte. Der Hügel war jetzt 165 cm lang, 125 cm breit und 35 cm hoch. Diese Dimensionen blieben während der Wintermonate annähernd konstant, am

11. April 1985 war die Höhe bei unveränderter horizontaler Ausdehnung lediglich um 2 cm zurückgegangen. Ende Juli betrug sie noch 28 cm und am 17. Oktober 1985 noch immer 15 cm. Der Hügel hatte zu diesem Zeitpunkt schon monatelang keine Speicherfunktion mehr, der darunter liegende Bau aber blieb in das Gangsystem des Geheges einbezogen. In weiteren Versuchen ließ sich zeigen, dass das Hügelbauverhalten bei Angebot entsprechender Voraussetzungen auch noch nach Winterbeginn ausgelöst werden kann, solange nichtgefrorener, schneefreier Boden den Mäusen das Baggern ermöglicht: Ein in ähnlicher Weise mit einem 1,5 x 1,5 m „Wildacker“ aus 100 gesteckten Sorghum-Halmen ausgestattetes Freigehege wurde am 19. Dezember 1983 mit 1 Männchen, 3 Weibchen ad. und 3 Männchen, 4 Weibchen immat. besetzt. Der Speicherhügel bedeckte am 30. Dezember, beim Wechsel vom Nahrungs- zum Erdtransport eine elliptische Grundfläche von 52 x 38 cm und war am 6. Januar 1984 30 cm hoch und fertig abgedeckt.

Zeitgeber für Beginn und Ende des Hügelbaues: Wie bei anderen vorrat-speichernden Nagetieren könnten Photoperiode und Temperatur für die Bereitschaft zum Eintragen durchaus von Bedeutung sein (z.B. BARRY 1976; MORSE 1980). Wodurch das recht plötzlich einsetzende Sammeln von Winter-vorräten ausgelöst wird und was die Ährenmäuse einer Gruppe veranlasst, das Zutragen von Vorräten einzustellen und die gewonnenen durch ihre Erdabdeckung für den Winter zu sichern, ist unbekannt. Auch die eigenen Freiland- und Freigehege-Beobachtungen haben keine gesicherte Antwort erbracht, können aber doch gewisse Hinweise auf mögliche/wahrscheinliche Zeitgeber liefern. Klima- und Witterungsverlauf spielen zumindest direkt wohl keine vorrangige Rolle. Dazu scheint der Verlauf auf nahen Standorten und manchmal selbst bei benachbarten Hügeln zu unterschiedlich. Das Speicherverhalten setzt aber so schlagartig mit dem Erreichen eines bestimmten Fruchtreifestadiums ein, dass in Reife bzw. Trockenheit des Sammelgutes wohl der Zeitgeber gesehen werden kann. Als Auslöser für den gleichfalls recht abrupten Wechsel im Verhalten vom Eintragen zum Zudecken scheint in erster Linie eine kritische Verringerung des Angebotes in Betracht zu kommen. Ein Hinweis dafür ist in dem Umstand zu sehen, dass Erdbewegungen im Normalfall erst einsetzen, wenn das Eintragen von Nahrungsreserven im Wesentlichen abgeschlossen ist, was bedeutet, dass alle Individuen einer Hügelgemeinschaft etwa gleichzeitig umstellen. Ein weiteres Indiz ist, dass manchmal der Erdtransport unterbrochen und durch neuerliches Eintragen abgelöst wird, wenn eine neue Nahrungsquelle im Einzugsbereich eines Hügels durch Erlangen der Vollreife nutzbar wird. Dass der Trieb zum Eintragen leicht geweckt werden kann, deuten kleine Nahrungsmengen an, die vereinzelt noch lange nach Fertigstellung eines Hügels auf oder neben diesem deponiert werden können, ohne anschließend durch Zudecken gesichert zu werden. Wie der auf Seite 41 besprochene Freigehegeversuch gezeigt hat, kann das Aufbaggern und Auftragen von Erde noch lang über den vollständigen Verschluss des Speicherhügels hinaus

fortgesetzt werden. Doch spielten dabei wohl auch die doch nicht in jeder Beziehung naturnahen Gehegebedingungen eine Rolle. Die Versuchsgruppe hatte um ihr zentrales „Hirsefeld“ und den Speicherhügel eine rundum nahezu 2 m breite vegetationslose oder vegetationsarme Zone mit relativ lockerer Erde und damit ein ungewöhnlich großes Angebot an Baggermaterial. Am normalen Standort auf einer kleinen Blöße im Kräuter- oder Halmdickicht ist das Angebot an nutzbarer Erde dagegen oft vergleichsweise bescheiden. Die im Gehege durch das große Angebot aufrecht erhaltene Motivation erschöpft sich dann relativ schnell wegen des Mangels an bewegbarer Erdmasse. Einen Hinweis auf die Richtigkeit diese Deutung scheint nach Auswertung von Photos auch der Endzustand im Freiland errichteter Hügel zu bieten. An dicht von Halm- oder Stängelfluren umgebenen Hügeln scheint selten über die vollendete Abdeckung hinaus gebaut zu werden. Dagegen können besonders locker umgrenzte Speicherhügel nach ihrer Vollendung noch durch weiteren Materialauftrag mehr oder weniger stark vergrößert werden.

#### 4.1.5 Dimensionen der Speicherhügel

Da die Hügel vor allem während der Bauzeit an der Peripherie nicht scharf begrenzt sind, sondern flach auslaufen, gibt es beim Ermitteln des Durchmessers meist einen Ermessensspielraum von etwa 10 cm. Auch die Bestimmung der Höhe ist mit einer gewissen Unsicherheit behaftet, da das Bodenniveau auf einer Hügelgrundfläche von etwa 1 m<sup>2</sup> manchmal um bis zu 20 cm variiert. Bei der Ermittlung der Durchmesser wurden jeweils die niedrigeren Werte gewählt und diffus auslaufende Ränder blieben unberücksichtigt. Waren größter und kleinster Durchmesser um mehr als 10 cm verschieden, so kamen beide ins Protokoll. Die Bestimmung der Höhe erfolgte mittels einer Sonde, die von der Spitze aus senkrecht in den Hügel geschoben wurde, bis sie auf den Widerstand des Erdbodens stieß. Das Volumen wurde näherungsweise über die Raumformel für Kreis- bzw. ellipsoide Kegel bestimmt. Vergleichsmessungen zeigten recht gute Übereinstimmung. Bei 10 ausgemessenen Hügeln sehr unterschiedlicher Größe ergab die Rechnung 6-mal etwas zu hohe und 4-mal etwas zu niedrige Werte, doch erreichte die Abweichung nur bei den beiden kleinsten Hügeln je einmal knapp 10 % mehr bzw. weniger als das wahre Volumen (vgl. Tab. 2). Vor allem fertig mit Erde abgedeckte Hügel kommen der idealen Kegelform in der Regel hinreichend nahe und lassen sich entsprechend recht gut berechnen.

265 der vermessenen Hügel waren bereits völlig mit Erde bedeckt und können so für Aussagen über die endgültige Größe herangezogen werden. Allerdings können die Außenabmessungen auch nach vollständiger Erdbedeckung durch weiteren Materialauftrag noch zunehmen, sodass die Endmaße wahrscheinlich im Schnitt noch etwas größer anzusetzen sein dürften. Im Grundriss sind die Speicherhügel annähernd kreisrund bis elliptisch. Bei 100 der 265 Hügel waren größter und kleinster Horizontaldurchmesser etwa gleich, bei den übrigen differierten sie bis zum Verhältnis 1:2 (nur ausnahmsweise noch

Tab. 2: Vergleich gemessener und nach der Formel für ellipsoide Kegel berechneter Hügelvolumina.

Länge [cm]	Breite [cm]	Höhe [cm]	Volumen gemessen [l]	Volumen errechnet [l]
40	25	5	12	13,08
80	70	23	37	33,72
90	80	25	46	47,12
120	110	22	77	76,02
120	110	23	82	79,48
120	110	25	83	86,39
140	130	25	123	119,11
130	120	33	129	134,77
150	125	25	115	122,71
170	150	43	267	287,06

mehr). Im Gesamtdurchschnitt liegt das Verhältnis zwischen Länge und Breite bei 1,12 : 1. Die Durchmesser kreisrunder Hügel variierten zwischen 60 cm und 160 cm, bei Hügeln mit elliptischer Grundfläche betrug der kleinste gemessene Durchmesser 50 cm, der größte 230 cm. Die relativ seltenen Extreme mit stark unterschiedlichen Längs- und Querdurchmessern kommen öfters durch das Zusammenwachsen zweier nahe beieinander begonnener Hügel zustande. Bei einer mittleren Grundfläche von 10.234 cm<sup>2</sup> und durchschnittlichen Höhe von 26,8 (9-50) cm liegen mittleres Gesamtvolumen (Speichergut und Abdeckmaterial) und Extremwerte für diese 265 Speicherhügel bei 91.424 cm<sup>3</sup> bzw. 9.223 cm<sup>3</sup> und 375.760 cm<sup>3</sup>. Ganz ähnlich sind die Befunde an anderen *M. spicilegus*-Populationen, doch geben die Bearbeiter meist nur Beispiele und/oder eine Auswahl von Messwerten (gewöhnlich Durchmesser und Höhe der Hügel oder Volumen oder Gewicht des Speichergutes) an. Hervorhebenswert ist eine Ausnahme: Nach MURARIU (1981b) stimmen die Speicherhügel in den Agrarebenen Rumäniens mit etwa 150 cm Durchmesser und unter 30 cm Höhe etwa mit den burgenländischen überein. Im Donaudelta dagegen werden Hügel von 200-230 cm Durchmesser und 40-65 cm Höhe aufgehäuft, der umgebende Aushubgraben kann bis zu 15 cm tief sein. Der Beobachter geht auf die Ursache für dieses abweichende Verhalten nicht ein, doch wird man sie, auch gestützt auf eine Querschnittsskizze, die ein bereits an der ursprünglichen Bodenoberfläche bzw. der Hügelbasis beginnendes und wenig tiefreichendes Gang- und Bausystem zeigt, auf einen zumindest zeitweise wohl sehr hohen Grundwasserspiegel zurückführen dürfen.

#### 4.1.6 Hügelinhalte

Wie die Beobachtungen zeigten (5.1.1), konzentriert sich *M. spicilegus* beim Ernten und Einlagern jeweils auf eine einzige Pflanzenart, die zu diesem Zeitpunkt optimale Bedingungen (Vollreife, reiches Angebot) bietet. Grundsätzliche



Präferenzen innerhalb der Haupt-Speicherpflanzen (3.2.2.3) konnten nicht erkannt werden. In den Hügeln dominierte jeweils jene Sammelpflanze, die in der unmittelbaren Umgebung am reichlichsten in vollreifem Zustand zugänglich war. Die meisten geöffneten Hügel enthielten praktisch ausschließlich Fruchtstände einer einzigen Pflanzenart. In derartigen Hügeln fanden sich nur vereinzelt auch andere Pflanzenteile. Wenn mehrere Fruchtarten eingetragen wurden, waren es gewöhnlich nur 2 (-3) Arten, die zusammen mehr als 95 % der Gesamtmenge ausmachten. Hügel, in denen sich zwei oder mehr Fruchtarten in größerer Menge fanden, wiesen häufig eine deutliche horizontale Schichtung auf, die belegte, dass die einzelnen Arten nacheinander eingetragen worden waren. Die eingelagerten Wintervorräte fühlen sich trocken an, zeigen aber bei künstlicher Volltrocknung deutlich verschiedenen Gewichtsverlust. Dieser betrug für insgesamt 52 Proben aus 28 Hügeln nach 24 Stunden im Trockenschrank für *A. retroflexus* im Mittel 35,1 % und für *T. inodorum* nur 18,7 %; die Kulturgetreide Weizen und Mohrenhirse lagen mit 22,7 % und 22,2 % dicht beieinander und dazwischen.

Nach mehreren vom Zutragen des Speichergutes bis über die Vollendung der Abdeckung hinaus kontrollierten und weiteren abgetragenen und ausgemessenen Hügeln entfallen etwa 1/6 - 1/3 des Gesamtvolumens auf das Speichergut und der große Rest auf die Abdeckerde. Um eine gewisse Vorstellung von der Arbeitsleistung der Mäuse zu vermitteln, werden in Tab. 3 Volumen und (Frisch)Gewicht beider Hügelanteile aufgeführt. Für die (als Volumen ermittelte) Abdeckerde wird dabei mit einem mittleren Wert (eigene Stichproben; WILD 1993) von 1,35 g/cm<sup>3</sup> gerechnet.

Tab. 3: Inhalte repräsentativer vollendeter Speicherhügel aus dem Freiland.

Nr.	Gesamt- volumen [l]	Art	Speichergut		Abdeckerde bodenfrisch		Speicher- gut in % des Gesamt- volumens
			bodenfrisch [l]	ofentrocken [kg]	[l]	[kg]	
1	33,70	<i>T. inodorum</i>	8,46	7,03	25,24	34,10	25,10
2	47,10	<i>T. inodorum</i>	9,88	8,68	37,22	50,25	20,90
3	69,44	<i>A. retroflexus</i>	12,50	8,28	56,94	76,87	18,00
4	76,00	<i>S. bicolor</i>	29,53	23,56	46,47	62,73	38,80
5	78,25	<i>Ch. album</i>	15,65	8,83	62,60	84,51	20,00
6	79,40	<i>Ch. album</i>	17,16	10,98	62,24	84,02	21,60
7	86,30	<i>S. bicolor</i>	33,01	25,75	53,29	71,94	38,20
8	119,10	<i>S. bicolor</i>	39,80	31,30	79,30	107,05	33,40
9	122,70	<i>A. retroflexus</i>	20,92	14,04	101,78	137,40	17,04
10	286,90	<i>A. retroflexus</i>	70,90	56,29	216,00	291,60	24,70

#### 4.1.7 Entwicklung der Speicherhügel nach ihrer Fertigstellung

Im Laufe des Winters veränderten die meisten Hügel ihre Gestalt nur wenig. Die Scharraktivitäten an der Erdoberfläche hörten auf, die Scharrfurchen ebneten

sich unter den Einflüssen der Witterung ein. In den ersten Wochen nach den letzten Erdauflagerungen wurde die Hügelspitze in der Regel etwas flacher, wodurch die Höhe sich um wenige Zentimeter verringerte. Meistens blieb die Höhe nach der geringen Abnahme der ersten Wochen für längere Zeit nahezu konstant. Abhängig von der Konsistenz der verwendeten Erde hatte sich das Bedeckungsmaterial bis dahin oft so stark verhärtet, dass die Erdhülle selbst nach weitgehendem Verbrauch des Inhalts nahezu unverändert erhalten blieb. Solche Hügel wiesen im Mai beim Durchbrechen der harten Erdschicht im Inneren ausgedehnte Höhlungen auf. Nur selten kam es gegen Winterende zum Zusammensinken des ganzen Hügels, wie es FESTETICS (1961) von seinem Beobachtungspunkt beschrieb. Solche Unterschiede in der weiteren Entwicklung der Speicherhügel mögen ihre Ursache in der unterschiedlichen Zusammensetzung des benutzten Erdmaterials und im Witterungsverlauf, evtl. auch im Schicksal der Überwinterungsgemeinschaft haben. Wohl gleichfalls witterungsabhängig ist das unterschiedlich lebhafte Austreiben der nicht verbrauchten Samen mancher Sammelpflanzen im Frühjahr, das später zum Durchwachsen der Hügel führen kann. Im Freigehege blieben die Hügel in Langzeitversuchen in der Regel noch über den ganzen Sommer hinweg fast unverändert erhalten. Sie wurden dann zwar nicht mehr als Speicher bzw. Nahrungsquelle genutzt, blieben aber in das Bausystem einbezogen. Im Freiland dagegen wurden die wenigen, die im Frühjahr einsetzenden landwirtschaftlichen Bearbeitungsschritte überdauernden Hügel im Laufe des Sommers durch äußere Einflüsse zerstört und waren im Herbst nur noch schwer an ihren Resten erkennbar. Auf ganzjährig unbearbeitet gebliebenen Wildäckern fanden sich gelegentlich „Hirseinseln“, etwa 1 m<sup>2</sup> große Flecken ungewöhnlich dicht stehender Hirsepflanzen, die sich bei näherer Untersuchung als die ausgetriebenen Überreste von Ährenmausspeichern erwiesen.

#### 4.1.8 Die Nutzung der Ährenmaushügel

Die Nutzung der im Hügel gespeicherten Vorräte durch die Ährenmäuse erfolgt ausschließlich von unten durch Verbindungsgänge zwischen dem weit verzweigten winterlichen Wohnbau (5.2.2) und dem Vorratshügel. Meist führen 2-4 derartige Gänge in das Hügelinnere. Von der Hügelbasis ausgehende Gänge enden in der Regel in dem unter dem Hügel liegenden Erdbau, einzelne, nur selten gefundene höher an der Hügelflanke angelegte aber auch im Hügel. Die Bedeutung solcher Direktzugänge zum Hügelinhalt ist unklar, möglicherweise werden sie gar nicht von den Ährenmäusen angelegt. Sie scheinen jedenfalls rasch wieder verschlossen zu werden. Aus dem Donaudelta beschrieb MURARIU (1981b) die gelegentliche Parasitierung von Ährenmaushügeln durch die Brandmaus *Apodemus agrarius*. Die Brandmaus fehlt im Untersuchungsgebiet und für eine Täterschaft der an vielen Standorten syntop auf Ährenmausparzellen lebenden Waldmause *Apodemus sylvaticus*, *A. uralensis* und *A. flavicollis* wurden keine Hinweise gefunden.

Im Winter führt der Zugang zu den Vorräten im Inneren des Hügels regelmäßig nur durch den unterirdischen Wohnbau. Dieser Zusammenschluss von Wohnbau und Vorratslager ermöglicht es *Mus spicilegus*, bei ungünstiger Witterung über längere Zeit ausschließlich unterirdisch zu leben. Im Freigehege zeigte sich, dass in den *M. spicilegus*-Gehegen die Bodenoberfläche schon bei dünner Schneelage tagelang völlig spurenfrei blieb, während in *M. musculus*-Gehegen die Spuren im Schnee rege oberirdische Aktivität dokumentierten. Im Freiland wurde bei Schneelage nur ein einziges Mal eine Ährenmaus in der näheren Umgebung eines intakten Speicherhügels gefangen; während sich die syntop lebenden Waldmäuse *Apodemus sylvaticus* und *A. uralensis* auch dann regelmäßig in den Fallen fanden.

Im Regelfall ist die in einem Hügel gespeicherte Nahrung mehr als ausreichend für das erfolgreiche Überwintern der Erbauer. Im April und Mai untersuchte, von den Ährenmäusen bereits verlassene Hügel enthielten immer noch viele unausgehülste Körner. Bei Fang-Wiederauffang-Versuchen im Frühjahr nahm nach dem Verschwinden der Ährenmäuse in unmittelbarer Nähe solcher Hügel die Zahl der Waldmausfänge deutlich zu, doch blieb ungeprüft, wieweit diese im Hügel verbliebene Restvorräte ausbeuteten.

## 4.2 Gänge und Bausysteme

Neben der intensiven „Tagbau“-Grabaktivität bei Errichtung der Vorratshügel nimmt *M. spicilegus* bei Anlage und Ausbau der Wohnbaue auch umfangreiche unterirdische Erdbewegungen vor. Versuche, solche Bausysteme im Freiland zu analysieren, erwiesen sich als schwierig, da der Boden regelmäßig auch von den Gängen anderer Kleinsäugerarten durchzogen war, die eine sichere Abgrenzung in vielen Fällen unmöglich machten. Im Freigehege aber bot sich die Möglichkeit, Gangsysteme zu untersuchen, die ohne Einflüsse von außen unter kontrollierten Bedingungen entstanden waren. In fünf Einzelgehegen von 15-25 m<sup>2</sup>, die den Tieren ausreichenden Bewegungsraum boten, wurden von Herbst 1983 bis Winter 1985/86 Versuche mit *M. spicilegus* und *M. musculus* durchgeführt, wobei der Schwerpunkt bei *M. spicilegus* lag. Nach Beendigung längerdauernder Versuche wurden die angelegten Gangsysteme mit gefärbtem Gips ausgegossen und dann ganz oder teilweise ausgegraben.

### 4.2.1 *Mus musculus*

Die unterirdischen Baue der Hausmaus (wie bei *Mus spicilegus* entstammten auch die Versuchstiere von *Mus (m.) musculus* der lokalen nordburgenländischen Population) sind einfacher als jene der Ährenmaus und unterscheiden sich in manchen Einzelheiten, die bei den unter gleichen Bedingungen in den Freigehegen angelegten Bauten der beiden Arten sehr deutlich hervortraten:

- (1) Die Laufgänge sind deutlich breiter als hoch, ihre Wände wirken weniger glatt. *M. musculus* scheint beim Graben der Gänge das Erdreich weniger durch seitliches Andrücken mit dem Körper zu verdichten und zu verfestigen als *M. spicilegus*.
- (2) Die Nestkammern sind flacher, oft bis zu 30 cm im Quer- und nur knapp 10 cm im Hoch-Durchmesser. Gänge und Kammern sind viel weniger gegeneinander abgesetzt. An vielen Stellen gingen Gänge und Kammern ± fließend ineinander über.
- (3) *M. musculus* hielt sich bei der Bau-Anlage noch viel mehr als *M. spicilegus* an vorgegebene Strukturen. In den *M. musculus*-Gehegen wurde der Hauptbau immer unter an der Erdoberfläche liegenden Gegenständen wie Ziegelsteinen oder Holzscheiten angelegt. Die Baue lagen dabei häufig so knapp darunter, dass sie ohne eigene Decke blieben und nach Abheben der Ziegel oder Hölzer offen lagen.
- (4) Keiner der in den Freigehegen angelegten Baue reichte tiefer als 25 cm. Gleichwohl überstanden die Hausmäuse in diesen Bauen abseits aller schützenden Gebäude nicht nur die beiden recht kalten Winter 1984/85 und 1985/86 ohne größere Verluste, sondern pflanzten sich darin auch fort.
- (5) Kurze Blindgänge abseits des Hauptbaus fanden sich bei beiden Arten regelmäßig. Während sie in *M. spicilegus*-Gehegen häufig mitten im freien Erdreich gegraben wurden, wurden sie bei *M. musculus* regelmäßig unter oder entlang festeren Strukturelementen angelegt.
- (6) Insgesamt ist ein Erdbau von *M. musculus* wesentlich kleiner und weniger komplex als der Wohnbau von *M. spicilegus*. Nach längerer ungestörter Besiedlung eines Freigeheges wird der Unterschied eher noch auffälliger. Während die Hausmäuse nach Erfüllung der Minimalansprüche relativ wenig Neigung zu weiterem Ausbau zeigen, graben Ährenmäuse unentwegt und bauen dabei ihre Systeme ständig um und erweitern sie.

#### 4.2.2 *Mus spicilegus*

Die Bodenbedingungen unterschieden sich auf Grund der Lage im Bereich des Gutshofes etwas von denen im Freiland. Auf den Äckern der Parndorfer Platte folgt unter einer relativ dünnen Humus- und Oberbodenaufgabe von meist weniger als 50 cm Dicke eine harte Schotterschicht. Der Boden im Gehege dagegen wies keine derartige Schichtung auf, seine Struktur war zumindest bis auf 1 m Tiefe ziemlich homogen, das Erdreich aber bis in den obersten Bereich verhärtet. Ein weiterer Unterschied gegenüber dem Freiland lag naturgemäß in den im Gehege auch unterirdisch vorhandenen Seitenbegrenzungen durch Zaunpfähle und -gitter. In drei der sechs Versuche lagen Teile des Hauptbaues bzw. eines der Hauptbaue zum Teil unmittelbar an diesem Zaun. Eine mögliche Beschränkung der horizontalen Ausdehnung braucht jedoch nicht angenommen zu werden, da auch in diesen Fällen der Großteil des Bausystems nicht am Rand, sondern im Zentrum des Geheges lag.

Unabhängig von der zwischen 4 und 15 Individuen schwankenden Gruppengröße, aber in gewisser Korrelation mit der Zahl adulter Männchen (oder auch Weibchen) legte *M. spicilegus* zweimal einen einzigen Bau an; zweimal einen Hauptbau und je zwei kleinere, weniger komplexe Ganganlagen verteilt über die ganze Gehegefläche, und einmal zwei annähernd gleich große, unterirdisch nicht miteinander in Verbindung stehende Komplexe im Abstand von 1,5 m. In allen 5 Fällen gab es neben den Bauen an mehreren Stellen der Gehege kurze, meist 10-20 cm lange, in flachem Winkel unter die Erdoberfläche führende und knapp 10 cm tief endende Blindgänge, die wie die Zugänge zu den Bauen bei Störungen als Zuflucht dienten. In 2 dieser Gehege entstanden Speicherhügel. Wie üblich wurden direkt darunter auch unterirdische Ganganlagen gegraben, doch waren dies beide Male weder die einzigen noch die größten im jeweiligen Gehege.

Die Gänge haben Durchmesser von 2-3 cm, sind im Querschnitt fast immer annähernd kreisrund und ihre Wände wirken glatt und verdichtet. Jeder Bau enthält 1, seltener 2 oder auch 3 Nestkammern von bis zu 20 cm Quer- und Hoch-Durchmesser und 30 cm Länge. Diese Nestkammern liegen meist im unteren Teil, in der Regel aber nicht an der tiefsten Stelle des Baues. Gänge und Kammern sind fast immer gut gegeneinander abgesetzt; die Gänge behalten ihren Durchmesser bis unmittelbar zum Eintritt in die Kammer bei. Die Nestkammern waren in der Regel ganz mit Nistmaterial (vor allem dürrerem Gras) angefüllt, in ihrem unteren Teil fanden sich häufig Nahrungsreste. Unterhalb der Nestkammern gab es noch Gänge, die oft gegen Ende zu etwas erweitert waren. Diese tiefsten (Blind)Gänge enthielten nie Nistmaterial und in der Regel auch keine Nahrungsmittel (möglicherweise dienen sie im Bedarfsfall der Ableitung von in das Bausystem eindringendem Regenwasser). In anderen, meist kleineren Kammern aller untersuchten Baue fanden sich kleinere eingelagerte Vorräte. Manchmal waren auch Seitengänge zum Teil mit Nahrungspartikeln angefüllt. Vorräte und Nistmaterial waren nahezu immer trocken. Die in den Freigehegen gegrabenen Baue erreichten nur größte Tiefen von 19 cm, 33 cm, 41 cm, 43 cm bzw. 60 cm, doch liegt dies z.T. wohl am Boden. Nach einzelnen Grabeversuchen auf der Parndorfer Platte reichen sie dort von etwa 30-40 cm bis an die Grenze der unterlagernden Schotter. In der Vojvodina fand MIKES (1971) die Nestkammern in Torfböden 18-60 cm, in Sandböden 60-70 cm tief unter der Bodenoberfläche und in den tiefgründigen Tschernosem-Böden der Moldau-Republik liegen sie 30-120 cm tief (MUNTYANU 1990).

Wie bei *M. musculus* werden Baue gerne in unmittelbarer Nähe von stabilisierenden unterirdischen Strukturen angelegt. Ein alter Wurzelstock in einem der Gehege wurde regelmäßig als Ort zur Bauanlage so genutzt, dass Teile des Baues unmittelbar an ihn angrenzten. Auch schmiegen sich manche Gänge der Bausysteme an das Gitter einer unterirdischen Gehege-Seitenwand. Insgesamt scheint *M. spicilegus* dabei aber vor allem Bereiche größerer Stabilität des Erdreichs zu suchen. Größere Kammern etwa werden zwar gleichfalls gerne im

Schutz solcher Fremdkörper im Boden angelegt, doch werden diese nicht wie bei *M. musculus* direkt als Dach oder Wand in deren Begrenzung einbezogen.

In Verbindung mit den Vorräten in den Speicherhügeln ermöglichen die ausgedehnten Winterbaue *M. spicilegus* eine vorübergehend ausschließlich unterirdische Lebensweise, die sie unwirtlichen klimatischen Bedingungen und Fressfeinden weitgehend entzieht. In den Gehegen mit Speicherhügeln konnten bei dünner Neuschneelage oft über Wochen hinweg keine Laufspuren festgestellt werden und Versuche, Ährenmäuse bei Schneelage an Hügeln im Freiland zu fangen, verliefen immer negativ und erbrachten fast ausschließlich Waldmausfänge.

## 5 Zum Verhalten von *Mus spicilegus*

Hier soll keineswegs ein Verhaltensinventar der Ährenmaus angestrebt werden. Erste Ansätze dazu veröffentlichten KOTENKOVA, OSYPOVA & LYALYUKHINA (1989), die allerdings zum Eindruck gelangten, dass in Körperhaltung und Gestik nur unbedeutende Differenzen gegenüber *M. musculus* bestünden. Wenn auch in der Morphologie des Verhaltens zwischen den beiden Arten nennenswerte Unterschiede nicht bestehen, so sind die Verschiedenheiten in „Qualität“ und „Quantität“ des Verhaltens (Handlungsbereitschaft, Schwellenwerte, Intensität u.a.) zwischen *M. spicilegus* und der Hausmaus doch recht beträchtlich. Allerdings lässt die enorme, durch ein umfangreiches ökologisches, populationsbiologisches und experimentalethologisches Schrifttum dokumentierte Plastizität in Sozialverhalten und Populationsbiologie vom *M. musculus* summarische Aussagen über diese Art kaum zu. Über stichwortartige Hinweise wollen die folgenden bei der jahrelangen Beschäftigung mit Gruppen der pannonischen Populationen von *M. spicilegus* und *M. musculus* im Freiland, Freigehege und Terrarium nebenher gewonnenen und mehr oder weniger anekdotischen Eindrücke deshalb nicht hinausgehen. Wohl die meisten der nachstehend angeführten Eigenheiten der Ährenmaus stehen im Dienste ihrer hochgradigen ökologischen Spezialisierung oder zumindest in direktem Zusammenhang damit.

### 5.1 Lokomotion, Raumnutzung, intraspezifische Kommunikation

Bewegung: *M. (m.) domesticus* und *M. (m.) musculus* klettern gut und trotz ihres etwas kürzeren Schwanzes steht ihnen die Ährenmaus nicht erkennbar nach. Wie die Hausmäuse benutzt auch sie den Schwanz beim Klettern als Balancier- und Stützorgan. Den mit Ausnahme der Schwanzlänge weitgehend übereinstimmenden Körperproportionen und der ganz ähnlichen Fuß-, Krallen- und Zehenballen-Ausstattung entsprechend scheint der Bewegungsablauf beim Klettern weitgehend übereinzustimmen. Im natürlichen Halmwald wie an einzeln gesteckten Fruchthalmen oder -stängeln bewegten Ährenmäuse sich kaum weniger geschickt als Zwergmäuse *Micromys minutus*. Hausmäuse zeigten im Freigehege

keine Neigung zum Halmklettern, doch mag dies eher auf ihr stärker terrestrisches Nahrungssuchverhalten als auf physisches Unvermögen zurückgehen.

Aktivitätszeit: Bei Tageslicht bekamen wir im Freiland wie im Gehege nur selten Ährenmäuse zu Gesicht. Die Bauaktivitäten erreichten während und nach der abendlichen Dämmerung ihren Höhepunkt und einen zweiten, deutlich kleineren Gipfel in der Morgendämmerung. Diese zwei Aktivitätsperioden werden auch durch die Verteilung der Fänge und die Eindrücke bei der Terrarienhaltung bestätigt. Am Zustand der Speicherhügel waren zwischen Morgen und Abend selten Änderungen feststellbar.

Motorische Aktivität: Alle Arten der Gattung sind sehr lebhaft und aktiv. Beim „Neugierwesen“ (EIBL-EIBESFELDT 1950: 563) *M. musculus* äußert sich diese motorische Aktivität in andauerndem exploratorischem Verhalten, das sie ihren Aktionsraum unermüdlich nach potenziellen Nahrungsquellen, Versteckmöglichkeiten u.a. durchsuchen lässt (in kleinen Versuchskäfigen gehaltene ferale Hausmäuse reagieren den „Triebstau“ in 20.000-30.000 nächtlichen Laufrunden ab, die einem Gesamtweg von 10-15 km entsprechen würden; BRONSON 1984). *M. spicilegus* zeigt solches Verhalten merklich gemildert. Ährenmäuse reagieren ihren ähnlich großen Tatendrang in unermüdlicher Grabetätigkeit ab. Sobald im Herbst das Zudecken des Vorrathügels bewältigt ist, erweitern sie den darunter angelegten und vorerst recht bescheidenen Bau durch anhaltendes Graben neuer Blindgänge, Galerien und Zugänge. Ein fertiger Hügel hat dann nicht nur mehrere Verbindungen zum Wohnbau, sondern ist nicht selten von bis zu 6 (-12) Einschlupflöchern zu letzterem umgeben, die bei Schnee und Kälte mit Erde verschlossen werden. Oberirdisch fällt solche Aktivität nur auf, wenn spät noch viel Material auf einzelne Speicherhügel transportiert wird. Auch im Freigehege haben wir das von den Gruppen bewältigte Transportvolumen lange unterschätzt und erst in den Terrarien gemerkt, dass es keineswegs nur um die Erweiterung bestehender Bausysteme geht, sondern dass auch diese durch Verschluss und Verlagerung von Gängen, Kammern und Blindsäcken stetem Wandel unterworfen sind. Im Terrarium wird auch erkennbar, dass diese unterirdische Aktivität die ganze im Winterbau verbrachte Zeit über anhält und mit kaum vermindertem Schwung gleich nach Bezug eines Sommerhabitats wieder auflebt. Wohl wegen dieses ständigen Umbaus zeichnen sich in den Bausystemen weder Kotstellen noch Abfallgruben deutlich ab. Allein am Boden der Nestkammern sammeln sich unter lockerem Nistmaterial öfters ± viele Spelzen, Samenhüllen und andere durchfallende Nahrungsreste an. Wie wichtig Ährenmäusen ein derart exzessiv durchgrabbares Milieu ist, zeigt der Umstand, dass sie sich, wie wir erst nach unseren Laborzuchten herausfanden, in mindestens 50 cm tief mit Erde beschickten Terrarien plötzlich ähnlich problemlos fortpflanzen wie die hinsichtlich ihrer Unterkunft anspruchslosen Hausmäuse.

Verstecken von Nahrung: Im Sammelgebiet einer Ährenmausgruppe auf dem Boden liegende Maiskolben wurden eifrig benagt und schließlich völlig abge-

fressen. In den ersten Tagen geschah dies an der Erdoberfläche. Durch ständiges Unterwühlen wurden die Kolben aber innerhalb von 2-4 Tagen „versenkt“ und damit verborgen und nur mehr durch einen unterirdischen Laufgang zugänglich.

Fluchtverhalten: Erschreckte Hausmäuse zeigen nach EIBL-EIBESFELDT (1950: 563) gewöhnlich deutliche Tendenz zu Flucht nach oben und orientieren sich erst mit dem Vertrautwerden mit ihrem Aktionsraum nach dessen Gegebenheiten um. Alte wie junge Ährenmäuse dagegen verschwinden in der selben Situation immer ohne Zögern im nächsten Erdloch.

## 5.2 Sozialverhalten

Markierverhalten: Beide Arten markieren mittels Urinmarken. Während sich diese bei gebäudebewohnenden Hausmäusen zu auffälligen permanenten Signalstellen (Kot-Urin-Stalagmiten und -leisten) entwickeln können, bleiben sie im Lebensraum der Ährenmaus unauffällig und wohl auch vergänglich. Merkwürdigerweise ist ein mit diesem Urinmarkieren der beiden Arten in Zusammenhang stehendes, sehr auffälliges Unterscheidungsmerkmal bisher weitgehend unbeachtet geblieben: Die Hausmaus verbreitet einen charakteristischen und intensiven, von vielen menschlichen Nasen penetrant-unangenehm empfundenen „Mäusegeruch“, der sich über den Urin auch ihren Behausungen mitteilt. Der Ährenmaus fehlt ein solcher gänzlich — selbst die (bei *M. musculus* besonders intensiv duftenden) sexuell aktiven ad. Männchen haben nicht mehr Eigengeruch als die für den Menschen weitgehend geruchfreien Waldmäuse *Apodemus*. Einen ersten Hinweis auf diesen sehr auffälligen Unterschied fanden wir bei BRAUNER (1925), der in seiner kurzen Darstellung der „Mäusespeicher“ in der Süd-Ukraine knapp festhielt „die mit Gras ausgefüllte Kammer hat keinen Mäusegeruch“ Später haben ihn FESTETICS (1961) und MEZHHERIN & KOTENKOVA (1992) bestätigt.

Antagonistisches Verhalten: Im Umgang mit Artgenossen wirkt *M. spicilegus* viel friedfertiger als die Hausmaus. Selbst Einsetzen fremder Individuen in Terrarien oder Freigehege, das bei *M. musculus* ernsthafte Angriffe oder zumindest heftiges und anhaltendes Mobbing auslösen würde, hat nur selten und wenn mildere Äußerungen solcher Fremdenfeindlichkeit zur Folge. Die Integration einzelner fremder Tiere oder der Zusammenschluss mehrerer zusammengesetzter Individuen von verschiedenen Fangplätzen zu einer Gruppe scheint entsprechend einfacher und weniger konfliktrichtig. In den 4,5 Jahren erlebten wir in den 4 mit wechselnden *M. spicilegus*-Gruppen besetzten Freigehegen und bis zu 40 Terrarien nur wenige Male, dass ein Neuankommeling länger als 1 (-2) Tage abgelehnt wurde. In Terrarien gewöhnten sich zusammengesetzte, einander unbekannte Individuen oft so reibungslos und schnell aneinander, dass sie bereits nach einer Stunde eng nebeneinander im selben Versteck saßen. Sexuell reife Männchen allerdings scheinen gegen Ende der Über-



winterungsperiode in eine aggressiv-antagonistische Phase einzutreten. PETÉNYI (1882: 125), der sich, wie seine übrigen Aussagen zeigen, als sehr sorgfältiger Beobachter erwiesen hat, ist diesbezüglich explizit: „... sie paaren sich schon im Februar, und es scheint so, dass die Männchen zu dieser Zeit einander töten“ Die Gehegebeobachtungen lieferten keine eindeutigen Hinweise. Sieben beim Abfang von 18 frei lebenden Hügeltgemeinschaften im März/April gesammelte Männchen mit voll entwickelte Gonaden jedenfalls waren jeweils mit einem oder mehreren Weibchen, aber keinem weiteren Männchen zusammen. Einen deutlicheren Hinweis auf die Richtigkeit von PETÉNYI'S Beobachtung liefert vor allem die Änderung des Geschlechterverhältnisses vom Herbst bis zum Frühjahr (Tab. 5), die freilich noch an Hand umfangreicherer Fänge kontrolliert werden sollte.

Kälteabwehrverhalten: Sehr auffällig ist schließlich ein nie bei *M. musculus*, aber öfters bei *M. spicilegus* beobachtetes Kontaktliegen („huddling“) zum gegenseitigen Wärmen, bei dem alle Mitglieder einer Gruppe sich zu einer dichtgepackten „Wärmepyramide“ übereinander legen. Vermutlich handelt es dabei um eine Vorstufe zu dem bisher nur von MUNTJANU (1990) für *M. spicilegus* erwähnten, aber nicht genauer beschriebenen Kälte-Torpor, in den Ährenmäuse bei Oberbodentemperaturen von -5 bis -10° C unter entsprechender Reduktion des Stoffwechsels fallen sollen, und aus dem sie bei Raumtemperatur dann innerhalb einiger Stunden wieder erwachen. Wir haben Derartiges nie gesehen, unsere Terrariumsmäuse allerdings wohl auch nie vergleichbaren thermischen Bedingungen ausgesetzt. Bemerkenswert selten ist ein ähnliches Phänomen von der sonst so intensiv untersuchten Westlichen Hausmaus *M. (m.) domesticus* beschrieben worden: MORTON (1978); HUDSON & SCOTT (1979); JAKOBSON (1981).

### 5.3 Abwehrverhalten

Der mit lebenden Fänglingen Hantierende lernt rasch sehr auffällige Unterschiede im Defensivverhalten kennen. Im Gegensatz zu Hausmäusen machen gegriffene Ährenmäuse bei ihren Abwehr- und Befreiungsversuchen in der Regel nicht von ihrem Gebiss Gebrauch. Schon beim erstmaligen Fang verhalten sie sich ähnlich sanft wie Zwerg-, Birken- und Haselmaus, *Micromys minutus*, *Sicista betulina*, *Muscardinus avellanarius*. Zwischen den drei mitteleuropäischen Mus-Arten besteht diesbezüglich ein sehr auffälliges Aggressivitätsgefälle, bei dem die Östliche Hausmaus *M. (m.) musculus* eine Mittelstellung inne hat und der „rabiatisch beissende“ *M. (m.) domesticus* das andere Extrem darstellt. Wie schon Ph. ORSINI (pers. Mitt.) und R.D. SAGE (pers. Mitt.) gefunden hatten, können Fänglinge nach dem Ausschütteln aus der Lebendfalle in ein Stoffsäckchen buchstäblich schon unbesehen daran artlich bestimmt werden: *M. spicilegus* verhält sich friedfertig, *Mus (m.) musculus* wehrt sich mit Abwehrbissen, *M. (m.) domesticus* aber geht geradezu zum Angriff über und kann, ohne loszulassen, fest in einen Finger verbissen hochgehoben werden.

## 5.4 Sozialstruktur der hügelbauenden Wintergemeinschaft

Über Größe und Zusammensetzung der hügelbauenden Überwinterungsgemeinschaften liegen immer noch recht wenige und meist sehr allgemeine, nicht oder wenig gesicherte Angaben vor. Die meisten Beobachter gingen, wie schon PETÉNYI (1882) und noch MUNTYANU (1990) davon aus, es handle sich in der Regel um ein Muttertier oder Elternpaar mit seinem letzten und allenfalls noch einem früheren Wurf. Nach BRAUNER (1925) wird ein Winterbau neben Jungen von 1-2 Würfen meist von 2-3 und selten mehr als 4 erwachsenen Mäusen benutzt — drei Paare habe er nur ein einziges Mal gesehen. Durch Fang-Wiederfang oder Abfang an Speicherhügeln versuchten wir einen Beitrag dazu zu erbringen. Untersucht wurden vom Herbst 1982 bis Herbst 1985 insgesamt 50 Hügel. Da während der kältesten Winterwochen und bei Schneelage alle Versuche, Ährenmäuse in der Umgebung der Hügel zu fangen, erfolglos blieben (vgl. 4.1.8), fallen die erfolgreichen Abfänge in zwei jahreszeitlich deutlich getrennte Perioden zwischen August und Januar bzw. März und Mai, im weiteren als „Herbst“ und „Frühjahr“ bezeichnet. Die erste umfasst den Zeitraum, in dem die Hügel angelegt werden, die zweite die Zeit von der Schneeschmelze bis zum Verlassen oder der Zerstörung der Vorrathügel. Je Hügel wurden 2-11 Individuen ( $\bar{x}$  4,36, vgl. Tab. 4) gefangen und zwar im Herbst ( $n = 30$ )  $\bar{x}$  5,03, im Frühjahr ( $n = 20$ )  $\bar{x}$  3,35). Im Vergleich mit den folgenden Zahlen sind diese Werte niedrig, bei der engen Bindung der Mäuse an ihre Hügel scheint es uns jedoch sicher, dass jeweils wirklich alle Mäuse gefangen wurden. MIKES (1971), der im Herbst in der Vojvodina 64 Winterbaue ausgrub, traf darin 1-14 und je einmal 17 und 19 ( $\bar{x}$  6,4) Ährenmäuse an und MUNTYANU (1990) nennt für die Moldau-Republik als Herbstzahlen 5-14, im Durchschnitt ( $n = ?$ ) 7-8 Individuen.

Tab. 4: Individuenzahlen im Herbst und Frühjahr abgefangener Hügelgemeinschaften.

Individuen pro Gruppe	Herbst	Frühjahr	Gesamt
2	3	6	9
3	8	5	13
4	7	5	12
5	5	0	5
6	4	1	5
7	1	0	1
8	1	0	1
10	1	0	1
11	2	1	3
Gesamt	32	18	50

Ganz junge Individuen mit Gewichten unter 8 g waren in unseren Fängen selten, doch wurden im Herbst je ein Tier mit 5 g, 6 g und 7 g sowie 5 mit einem Gewicht von 8-9 g Schwere gefangen. Zahlenmäßig dominierten subadulte Individuen mit Gewichten zwischen 9 g und 11 g. An einzelnen Hügeln waren

auch bis zu 3, einmal 4 adulte Mäuse in unterschiedlichen Geschlechterverhältnissen beteiligt. Im Frühjahr fehlten adulte, d.i. vorjährige Individuen und durch Wachstum und Reifung der subadulten Individuen aus dem Herbst war das Durchschnittsgewicht aller Fänglinge von  $\bar{x}$  11,05 g ( $n = 151$ ) auf  $\bar{x}$  13,65 g ( $n = 67$ ) angewachsen. Im Zahlenverhältnis der Geschlechter zeigt sich das von vielen frei lebenden *Mus*-Populationen bekannte Überwiegen der Männchen im Herbst und der Weibchen im Frühjahr. Die Unterschiede (wie Abweichungen zwischen den einzelnen Jahren bzw. Überwinterungsperioden, vgl. Tab. 5) sind mit 85 Männchen : 66 Weibchen im Herbst und 46 Weibchen : 21 Männchen im Frühjahr zwar ungewöhnlich groß, die Proben aber zu klein, um daran weitergehende Interpretationen zu knüpfen.

Tab. 5: Geschlechterverhältnis bei im Herbst und Frühjahr abgefangenen Hügelgemeinschaften.

	Frühjahr		Herbst	
	Männchen	Weibchen	Männchen	Weibchen
1982			6	3
1983	3	30	25	8
1984	18	16	43	49
1985			11	8
Gesamt	21	46	85	66

MIKES (1971) fing in seinen Hügeln 393 Ährenmäuse, davon 14 adulte (11 M : 3 W, 3,4 %), 54 subadulte (35 M : 19 W, 13,7 %) und 325 juvenile (156 M : 169 W, 82,8 %). An wohl ähnlich umfangreichem Material aus der Moldau-Republik gelangte MUNTJANU (1990) zum Ergebnis, dass in Durchschnittsjahren mehr als 90 % einer Gruppe jung und nur 5-8 % bereits an der Fortpflanzung beteiligt gewesene ad. Weibchen sind, und viele Hügel allein von jungen Tieren zusammengetragen werden. Doch können auch Mütter mit spätgeborenen Würfen einen Hügel errichten. So lebten im Herbst 1987 in 43,8 % der Hügel noch 1-2 adulte Individuen (12-mal 1 Weibchen, je einmal 2 Weibchen und 1 Männchen, 1 Weibchen) und im Herbst 1988 in einem Drittel der Hügel ein ad. Weibchen mit Jungen zusammen. Da in größeren Hügelgemeinschaften nicht selten bis 2,5-mal so viele gleichaltrige Junge leben wie auf einen durchschnittlichen Wurf fallen, scheint klar (MUNTJANU 1990), dass das von *M. (m.) domesticus* und *M. (m.) musculus* bekannte Großfamilien-Modell wohl nicht auf die Ährenmaus übertragen werden darf. Auch, ob unter den Individuen in der Natur gebildeter Hügelbaugemeinschaften ähnlich enge Verwandtschaftsbeziehungen herrschen wie in Hausmaus-Clans ist sehr fraglich. Die im Abschnitt 5.2 berührte relative Toleranz gegenüber fremden Artengenossen muss eine Integration nicht verwandter Individuen in ein Hügelbau-Kollektiv erleichtern. Die Gehegeversuche liefern einen konkreten Beleg dafür, dass dies möglich ist: In den Freigehegen wurden insgesamt 15 Hügel gebaut. Ein Zusammenhang zwischen Zusammensetzung der Gruppen und Erfolg war dabei

nicht zu erkennen. Auch zwei absichtlich nur aus sich fremden Individuen zusammengesetzte Gruppen errichteten erfolgreich Speicherhügel. Nachfolgende Kontrollfänge bestätigten, dass alle beteiligten Tiere noch am Leben waren und Bausystem und Hügel offenbar gemeinsam nutzten. Als einziger Unterschied zu gleichzeitig startenden Kontrollgruppen, die sich schon aus Terrarien kannten, traten Verzögerungen von 5 bzw. 9 Tagen bis zum Einsetzen des Sammelverhaltens ein.

Wie in anderen Bereichen der Ährenmausbiologie kam ein erster Hinweis auf solche Eigenheiten in der Populationsstruktur von *M. spicilegus* übrigens schon von S. PETÉNYI (1882: 126), der etwa 1853 niederschrieb: „Als ich aus mehr als 20 verschiedenen Haufen hervorgegrabene Exemplare erhielt, wohnten sie alle in einem Nest, recht friedlich zusammen, und taten alles gemeinsam. Alles fressbare Material trugen sie mit dem größten Fleiß und den größten Mühen zusammen zu einem Vorratshaufen; “

## 6 Fortpflanzung

### 6.1 *M. spicilegus*

Im Freiland dauert die Fortpflanzungsperiode der untersuchten Population von *M. spicilegus* von März bis (Anfang) Oktober. Im Terrarium wurden Weibchen in zwei Fällen noch im November gedeckt (Geburt der Jungen am 11. bzw. 12. Dezember 1983). MIKES (1971) führt für die Vojvodina unter 70 graviden Weibchen noch zwei für den November an, doch muss in seinen Fängen abseits der Hügel mit einem  $\pm$  großen Anteil an *M. musculus* gerechnet werden. Am Südostrand des Artareals ist die Zeit sexueller Aktivität evtl. etwas verschoben oder dauert 2-3 Wochen länger. So gibt NAUMOV (1940) für die südliche Ukraine eine Fortpflanzungszeit von Anfang April bis Ende Oktober an. Nach BRAUNER (1925) findet man dort Mitte Oktober „in der Kammer fast eines jeden Hügels“ Würfe von 4-7 blinden, d.h. weniger als 14 Tage alten Jungen. Wir haben in (wenigen) im Herbst ergrabenen Winterbauten unter Speicherhügeln nie ein Wurfneft gefunden. Auch die Einzelfänge von Jungtieren von 5-8 g Gewicht beim Abfang von hügelbauenden Gruppen (3 von 151; nach der Gewichtsentwicklung im Terrarium mindestens 20 Tage alt) deuten darauf hin, dass auf der Parndorfer Platte auch die spätesten Würfe wohl regelmäßig noch in den Sommerbauten aufgezogen werden.

Sexuelle Aktivität der Männchen: PELIKÁN (1974) fand an umfangreichem Material frei lebender *M. musculus* in Tschechien und Slowakei, bei denen das Produkt aus Hodenlänge x Hodenbreite in mm (in der Folge die „Hodengröße“) größer als 20-25 war, Spermatozoen in den Nebenhoden. Nach Stichproben gilt ein ähnlicher Grenzwert auch für die Hodengröße von *M. spicilegus*. Wie Tab. 6 zeigt, sind vom März bis April stets über 80 % der Männchen sexuell aktiv. Im

August sinkt dieser Anteil auf 50 %, im September auf 11 % und im Oktober auf 6,7 %. Im November wurde kein sexuell aktives Männchen mehr gefangen. Die Mehrzahl der sexuell aktiven Männchen gehörte den Gewichtsklassen 12,0-16,0 g an. Das Mindestgewicht betrug 9,5 g (Hodengröße 40,0), das Höchstgewicht 18,5 g (Hodengröße 58,2). Die ab September in den Fängen dominierenden Männchen von 10,0-14,0 g zeigen zwar noch etwas vergrößerte Hoden, kommen mit einer Hodengröße von 10,3 (5,6-18,9, n = 35) vor der winterlichen Ruheperiode aber nicht mehr zur Ausbildung reifer Spermatozoen. Die Gegenüberstellung der (reifen) Gonadenmaße deckt im Übrigen einen bisher unbeachtet gebliebenen morphologischen Unterschied zwischen *M. musculus* und *M. spicilegus* auf: Auffälliger noch als bei dem Artenpaar *Apodemus sylvaticus* : *Apodemus flavicollis* (siehe dazu STEINER 1968; für weitere Arten des Genus *Apodemus* KRATOCHVÍL 1971) sind die Hoden der in Körpergröße und -gewicht mit der sympatrischen Form von *M. (m.) musculus* weitgehend übereinstimmenden Ährenmaus relativ und absolut größer.

Tab. 6: Anteil sexuell aktiver Männchen und Variation der Hodengröße bei *M. spicilegus* und *M. musculus* im Jahreslauf.

Monat	<i>Mus spicilegus</i>			<i>Mus musculus</i>		
	Total	% sex. aktiv	Hodengröße	Total	% sex. aktiv	Hodengröße
I				4	100,0	25,2 - 37,7
II				5	60,0	26,5 - 37,7
III	7	100,0	40,0 - 60,8	5	100,0	29,9 - 42,4
IV	6	83,3	56,4 - 66,2	1	100,0	23,5
V	10	90,0	63,6 - 73,8	3	100,0	26,7 - 35,3
VI				3	100,0	26,5 - 34,0
VII	9	88,9	59,2 - 77,7	12	91,7	21,5 - 34,8
VIII	4	50,0	57,8 - 79,4	3	100,0	23,5 - 26,8
IX	9	11,1	20,4	1	100,0	26,6
X	15	6,7	27,8	6	83,3	20,4 - 35,0
XI				10	100,0	21,3 - 44,8
XII				1	100,0	26,5

Sexuelle Aktivität der Weibchen: Wie Tab. 7 erkennen lässt, setzt die Fortpflanzung Anfang März sehr intensiv ein. Von insgesamt 21 in März/April gefangenen Weibchen wiesen drei einen deutlich vergrößerten Uterus auf und 14 trugen Embryonen. Zwei im April gefangene Weibchen hatten bereits geboren und wiesen frische Uterusnarben auf, eines davon auch einen Vaginalpfropf (kegelförmig, weiß, von knorpeliger Konsistenz, im Scheideneingang und von außen nicht sichtbar). Die durchschnittliche Wurfgröße bei 30 Freilandwürfen betrug 7,0 (2-11) Embryonen. Zehn Weibchen mit gut kenntlichen maculae cyanae wiesen 7,2 (2-10) Uterusnarben auf. Resorptionen wurden nicht beobachtet. Aus Moldau-Republik und Süd-Ukraine geben LOSAN (1970) und NAUMOV (1940) mit 2-11, meist 5-8 (n = ?) bzw. 7,4 (2-11, n = 55) Embryonen gut über-

einstimmende Werte an. Einen Hinweis auf u.U. sehr rasches Vergehen der Implantationsnarben lieferte ein Gehege-Weibchen (ND-RW 84/123), das am 14. Oktober 1984 drei Junge geboren hatte und am 3. November starb; bei der Sektion waren schon 20 Tage nach der Geburt keine Narben bzw. Pigmentflecken mehr zu erkennen. Dagegen bleiben nach ADAMCZEWSKA-ANDRZEJEWSKA (1969) bei Labormäusen (forma *domestica* von *Mus (m.) domesticus*) Implantationsnarben bis zu 9 Monate nach der Geburt sichtbar. Die Embryonen waren in der Regel ziemlich gleichmäßig auf die beiden Uterushörner verteilt, nur ein Weibchen von 15,0 g trug links 2, rechts keinen. Wie NAUMOV (1940) konnten wir keinen deutlichen Zusammenhang zwischen Wurfgröße und Alter der Mutter erkennen. In 24 Terrarienzuchten betrug die durchschnittliche Wurfgröße nur 4,7 (1-9) Junge, wobei Würfe von 9 4-mal vorkamen. Hauptursache für die Differenz ist sicher die Störungsempfindlichkeit der Mütter, die nicht selten schon vor einer ersten Kontrolle eines oder mehrere Junge auffraßen. SAGE (1981) erhielt bei einer Laborzucht burgenländischer Herkunft ohne die Störungen der Nestkontrollen in 9 Würfen durchschnittlich 6,3 (2-9), bei einer Zuchtgruppe aus der Vojvodina in 18 Würfen 6,7 (4-9) Junge. Die Tragzeit entspricht mit etwa 20-24 Tagen wohl der von *M. musculus*, konnte wegen der großen Zurückhaltung der Terrarienzauger aber in keinem Fall genau bestimmt werden; eine Kopula wurde nie beobachtet. Im Freileben ist ein post-partum-Oestrus wahrscheinlich nicht ungewöhnlich, doch erlauben unsere Aufzeichnungen keine verlässliche Aussage. NAUMOV (1940) rechnete für die Ukraine mit einem Wurfabstand von etwa 1 Monat und mit 7 Würfen/Jahr. Anders als bei den unter den selben Bedingungen problemlos züchtenden Wildfängen lokaler *M. musculus* wurde dieses Fortpflanzungspotenzial im Labor nicht ausgeschöpft. In unseren Terrarienzuchten betrug der Wurfabstand zweimal etwa 4 Wochen, sonst 8 Wochen oder mehr. Zwei junge Weibchen des Jahres brachten ihre ersten Würfe im September und die beiden folgenden im März bzw. April und Juni des nächsten Jahres.

Tab. 7: Sexuelle Aktivität (Sektionsbefund) der Weibchen von *M. spicilegus* und *M. musculus* im Jahreslauf.

Monat	<i>Mus spicilegus</i>				<i>Mus musculus</i>			
	Total	Uterus vergrößert	Embryonen	Uterusnarben	Total	Uterus vergrößert	Embryonen	Uterusnarben
I, II	3	0	0	0	5	0	2	0
III, IV	21	3	14	1	3	1	0	1
V, VI	13	1	5	2	4	1	0	0
VII, VIII	31	3	10	4	6	4	1	3
IX, X	30	2	1	2	9	1	2	0
XI, XII	7	0	0	1	10	4	2	1
Summe	105	9	30	10	37	11	6	3

NAUMOV'S (1940) Schätzung des Geschlechtsreifealters für Männchen und Weibchen „im Alter von 2 Monaten, meist aber später“ haben wir für das Freiland nichts Konkretes entgegenzusetzen. Im September (2) und Dezember (5) im Terrarium geborene und nach dem Selbstständigwerden in Freigehege gesetzte Weibchen brachten sämtlich erst wesentlich später, im Juni (2), August (2), September (2) und Oktober (1) ihre ersten Würfe und selbst ein im April geborenes Weibchen gebar erstmals nach etwa 11 Monaten.

## 6.2 *Mus (m.) musculus*

Die kommensal lebenden Hausmäuse des Untersuchungsgebietes pflanzen sich das ganze Jahr hindurch fort. Gleichzeitig wird die Geschlechtsreife wohl etwas früher erreicht als bei *M. spicilegus*, weshalb der größere Teil der gefangenen Männchen und ein ansehnlicher Teil der Weibchen sich in allen Monaten des Jahres als sexuell aktiv erweist. Das zahlenmäßig kleine Material ist in Tab. 6 und Tab. 7 *M. spicilegus* gegenübergestellt. Das leichteste sexuell aktive Männchen wog 8,0 g (Hodengröße 20,4), das schwerste 21,0 g (34,1). Die Wurfgröße war mit 4,7 (2-6; n = 7) Föten deutlich geringer als bei *M. spicilegus*. PELIKÁN (1974) fand zwischen feralen und kommensalen *M. musculus* in den pannonischen Tiefebene Mährens und der Slowakei etwa dieselben Unterschiede in den Embryonenzahlen, wie sie im Untersuchungsgebiet zwischen *M. spicilegus* und *M. musculus* bestehen: Fänge aus Feldbiotopen (n = 67) 7,85 (4-12), Fänge aus Strohrüsten (n = 58) 6,28 (3-9) und Fänge in Gebäuden (n = 183) 5,58 (1-10). Die Wurfabstände betragen im Freigehege in der Regel 3-4 Wochen. Zwei markierte Weibchen (OE, QL) produzierten innerhalb von 6 Monaten 6 bzw. 5 Würfe. Weibchen AE3 wurde Anfang Februar im Terrarium geboren und brachte im Alter von 3 Wochen den ersten Wurf. Dagegen schritten die vorstehend genannten, im Juni bzw. Juli geborenen Weibchen OE, QL nach Überwinterung im Freigehege im Alter von 8 bzw. 9 Monaten erstmals zur Fortpflanzung.

## 7 Postnatale Entwicklung

Die Bemühungen um Aufschlüsse über die noch unbekanntere Jugendentwicklung von *M. spicilegus* erwiesen sich als schwierig. Da sich die Art in unseren Terrarien im Gegensatz zu *M. musculus* selten fortpflanzte, stammt der Großteil der kontrollierten 111 Jungen aus 23 Würfen von 19 Müttern, die trächtig im Freiland gefangen worden waren. Zum Vergleich wurden unter Berücksichtigung von Angaben bei MOHR (1954), FREYE & FREYE (1960) und STANDKE (1973) vor allem die von HANÁK (1958) an einer ähnlichen Laborzucht böhmischer kommensaler *M. musculus* herangezogen. Die *M. (m.) musculus*-Populationen des Böhmisches Beckens und der Kleinen Ungarischen Tiefebene sind morphologisch/taxonomisch nicht nennenswert verschieden. Die Befunde an

den eigenen Zuchten von *M. musculus* aus dem Untersuchungsgebiet decken sich mit den Ergebnissen von HANÁK. Die im Folgenden etwas gestrafft wiedergegebenen Befunde wurden in der Dissertation von WILLENIG (1987) durch Photos und Graphiken illustriert, die hier nicht wiederholt werden sollen (Kopien stehen in den Bibliotheken des Zoologischen Institutes der Universität Wien sowie der Säugetiersammlung des Naturhistorischen Museums Wien).

## 7.1 Allgemeiner Entwicklungsverlauf

1. Tag: Die Jungen werden nackt geboren, Sinushaare (je zwei über den Augen und an der Kehle) und Vibrissen sind bereits vorhanden. Die am ganzen Körper unpigmentierte, faltige Haut lässt innere Organe wie Magen (weiß), Leber (dunkelrot), Darm (weiß-gelb) sowie Blutgefäße erkennen. Der Nabel ist in den ersten Lebensstunden rot, später schwarz. Die Augen scheinen als schwarze Ringe mit rotem Zentrum durch die Haut, die Ohren sind nach vorne umgeklappt und mit der Kopfhaut verwachsen. Alle Zehen sind vollständig miteinander verwachsen, vor allem die distalen Sohlenballen heben sich bereits etwas ab. Die pigmentlosen Krallen sind noch ganz weich, überragen die Zehen nur knapp und sind mit freiem Auge kaum zu sehen. Die Jungen bewegen sich wenig und liegen meist in Seitenlage, den Schwanz an den Bauch gelegt. Mit Vorder- und Hinterextremitäten führen sie fallweise angedeutete Gehbewegungen in der Luft aus.

2. Tag: Kaum habituelle Unterschiede zum 1. Tag. Die Beweglichkeit der Jungen hat jedoch deutlich zugenommen. Sie robben vor allem mit Hilfe der Vorderfüße vorwärts, wobei der Kopf bereits aufrecht gehalten wird, der Bauch am Boden schleift und der Schwanz nach hinten in die Höhe gestreckt ist. Bei Bauchlage sind die Vorderbeine meist angewinkelt, die Hinterbeine nach hinten ausgestreckt. Mit den Hinterfüßen werden angedeutete Putz-/Kratzbewegungen ausgeführt.

3. Tag: Kopfoberseite und Rücken beginnen sich (hell)grau zu färben. Der Nabel ist meist nicht mehr zu sehen, die Tasthaare sind deutlich länger geworden. Die Sohlenballen heben sich vor allem am Vorderfuß gut ab, die Krallen ragen über die Zehen hinaus und sind auch mit freiem Auge sichtbar. Die Mäuse liegen jetzt meist in Bauchlage und können sich relativ schnell von Rücken- in Bauchlage drehen.

4. Tag: Das Wachstum von Tasthaaren und Krallen schreitet voran. Putzbewegungen (mit den Vorderpfoten an Schnauze und Bauch, mit den Hinterfüßen an den Flanken) erfolgen etwas schneller und koordinierter, wirken jedoch noch immer recht unbeholfen. Bei Störung ist stets ein lautes Fiepen zu hören.

5. Tag: Die Lidspalte zeichnet sich als seichte Furche ab. Bei 61 % der Individuen ist das Ohr offen, die Pinna steht meist noch seitlich ab. Die Körperoberseite wirkt heller oder dunkler grau pigmentiert und beginnt zu schuppen.



Erste feine unpigmentierte Haare durchbrechen dort die Haut. Die Körperunterseite ist noch pigmentlos, rosa und durchscheinend.

6. Tag: Alle Jungen haben offene Ohren, die Ohrmuscheln stehen nicht mehr seitlich ab, sondern liegen eng dem Kopf an. Mit dem 6. Tag beginnt auch die Zehentrennung, wobei die Hände den Füßen ein wenig vorausseilen und das Ablösen stets mit den äußeren Fingern/Zehen einsetzt. Am 6. Lebenstag haben 17 % der Individuen Außenfinger und -zehe gelöst, im Laufe der folgenden drei Tage setzt sich dieser Prozess medialwärts über die übrigen Zehen fort. Am Schwanz sind die Schuppenringe deutlich erkennbar. Oberseits ragen unter den Schuppen einzelne borstenförmige Haare hervor. Das erste Haarkleid aus kurzen borstenförmigen, pigmentlosen Grannen überzieht sehr spärlich Kopfobenseite und Rücken.

7. Tag: Zehentrennung und Haarwachstum schreiten fort. Die Bauchhaut verliert ihre Transparenz. Die Jungen liegen jetzt meist eng aneinander gedrängt.

8. Tag: Bei 7 % der Individuen ist die Zehentrennung abgeschlossen, bei 26 % hat sie noch nicht eingesetzt, bei den übrigen ist sie in vollem Gange. Die Haut der Bauchseite beginnt zu schuppen, die ersten (Borsten)Haare brechen auch dort durch die Haut. Die Behaarung der Körperobenseite wird länger und dichter. Das Wachsen pigmentierter Deckhaare beginnt die Dorsalseite graubraun zu färben, die Ventralseite ist noch pigmentlos rosa bis weiß. Die Sohlenballen sind jetzt bei allen Jungen voll ausgebildet und so ausgeprägt wie bei adulten Tieren. Die Nestlinge bewegen sich noch immer robbend vorwärts, sind mittlerweile aber so schnell, dass sie, aus dem Nest genommen, nicht mehr unbeaufsichtigt bleiben können.

9. Tag: Die Zehentrennung ist bei 12 % der Individuen abgeschlossen, bei weiteren 54 % mindestens an der Hand beendet. Sie ist bei allen verbleibenden Individuen im Gange. Der Bauch wirkt noch nackt, die Haut lässt jedoch nur noch den weißen Magen schwach durchscheinen. Die Jungen klettern oft aus dem Nest, werden von der Mutter aber rasch, meist am Hinterleib, gepackt und wieder ins Nest gezogen. Die Jungmäuse krabbeln über kleine Hindernisse, indem sie sich vor allem mit den Vorderfüßen emporziehen. Der Bauch wird beim Krabbeln nur zeitweise vom Boden abgehoben, der nach hinten ausgestreckte Schwanz hilft beim Gleichgewicht halten. Das Putzverhalten entwickelt sich.

10. Tag: Die Zitzenanlagen der jungen Weibchen werden gut sichtbar. Die Jungen beginnen kurzzeitig auf den Hinterfüßen zu sitzen. Sie versuchen, in Hockhaltung mit beiden Vorderfüßen Schnauze und Kopf zu putzen, verlieren dabei aber schnell das Gleichgewicht und fallen um. Die Putzbewegungen sind noch langsam, die Putzsequenzen kurz.

11. Tag: Die Lidspalte prägt sich mehr und mehr aus. Die Zehentrennung ist auch bei den letzten Individuen beendet. Die Leithaare überragen das übrige

Haarkleid, die Dichte der Wollhaare nimmt zu. Die Jungmäuse stehen jetzt auf allen vier Füßen, Kopf, Bauch und Schwanz vom Boden abgehoben. Ausflüge außerhalb des Nestes nehmen zu, doch werden die Jungen stets wieder ins Nest gezerrt.

12. Tag: Die Schneidezähne haben die Gaumenhaut durchbrochen und kommen offenbar sehr rasch in Gebrauch. Beim Vermessen hört man leichtes Zähneknirschen. Die Fortbewegung wird zusehends schneller und sicherer. Die Jungen fangen an, selbständig Nahrung aufzunehmen. Die bisher hellbraunen und dickflüssigen Kot„pillen“ werden jetzt schwarz und fest.

13. Tag: Die Jungmäuse sind vollständig behaart, unterseits, besonders an Brust und in Genitalregion sind die Haare jedoch noch kurz. In den folgenden Tagen findet vor allem noch Körper(längen)wachstum statt. Fortbewegung jetzt laufend und — mit ersten Hopsern — auch hüpfend. Das Putzverhalten unterscheidet sich kaum mehr von dem erwachsener Mäuse. Die Jungen beschnuppeln einander häufig hinter den Ohren und im Bereich der Geschlechtsorgane. Ruhelage im seitlichen Liegen.

14./15. Tag: Die Jungen nagen sehr viel und an allem, was ihnen in die Quere kommt (neben Körnern und anderen potenziellen Nahrungspartikeln auch Erdbrocken, Holz etc.). Lässt man sie über eine Tischplatte laufen, dann bleiben sie stehen, sobald sie mit den Vorderfüßen die Tischkante erreichen. Sie fallen oder springen nicht hinunter, sondern tasten sich an der Kante entlang.

16. Tag: Bis zum 15. Tag hatten alle Jungen die Augen geschlossen, nun beginnen die Ersten (17 %) sie zu öffnen. Dabei wird zunächst nur ein ganz dünner Schlitz sichtbar, der sich aber innerhalb von 24 Stunden voll öffnet.

17. Tag: 16 % der Individuen haben die Augen offen, bei 21 % ist die Lidspalte im Aufgehen, bei 63 % sind beide Augen noch fest geschlossen. Die Haare des Bauchfells sind inzwischen so lang, dass sie die Zitzen der Weibchen völlig verdecken.

18./19. Tag: 87 % der Jungen haben am 18. Lebenstag beide Augen offen, bei den Übrigen ist zumindest ein Auge ganz, das zweite etwa zur Hälfte geöffnet. Am 19. Lebenstag sind bei allen die Augen geöffnet. Sobald die Jungen sehen, werden alle ihre Bewegungen schneller, gleichzeitig beginnen sie viel und sicher zu klettern.

20. Tag: Die Jungen sind selbständig. Mindestens im Terrarium und Freigehe leben sie jedoch weiterhin mit der Mutter im Nest.

## 7.2 Wachstum und Gewichtszunahme

Vom 1. bis zum 20. Lebenstag wurden insgesamt 1.578 Einzelmessungen von Kopfrumpf-, Schwanz-, Hinterfuß- und Ohrlänge sowie Gewicht vorgenommen. Die durchschnittlich 8 Einzelwerte/Position geben den Kurvenverlauf insgesamt recht gut wieder (Tab. 8 und Abb. 7, Abb. 8). Der Einbruch mancher Werte am 17. Tag resultiert aus der Mitberücksichtigung eines 6er-Wurfes mit ungewöhnlich niederen Maßen und Gewichten und ist zumindest teilweise ein Artefakt. Der durchschnittliche tägliche Längenzuwachs beträgt in den ersten 20 Lebenstagen für Kopfrumpflänge 1,41 mm, Schwanzlänge 1,77 mm, Hinterfuß- und Ohrlänge 0,47 bzw. 0,37 mm. Infolge des beschleunigten Schwanzwachstums verschiebt sich des Verhältnis KR:SL vom 1. bis zum 20. Lebenstag von 2,5:1 auf 1,3:1, um sich dann nach dem Übergang vom raschen Nestlings- zum deutlich langsameren Jugend- und Adultwachstum nicht mehr wesentlich zu verändern. Als erstes der Körpermaße erreicht die Hinterfußlänge mit etwa 30 Lebenstagen Adultwerte.

Tab. 8: Körperwachstum und Gewichtsentwicklung von *M. spicilegus*-Nestlingen in den ersten 20 Lebenstagen (aus Willenig 1987).

Alter [Tage]	KR	S	HF	O	Gew
1	25,20	10,07	4,83		0,98
2	27,36	10,00	4,93		1,06
3	27,48	10,60	4,98		1,17
4	29,28	10,56	5,48		1,26
5	30,57	12,09	5,87	2,00	1,59
6	32,58	13,58	7,02	2,45	1,87
7	34,46	14,84	7,47	2,90	2,06
8	36,13	16,90	8,14	3,13	2,35
9	37,70	17,62	8,36	3,01	2,45
10	39,96	21,17	9,51	3,84	2,83
11	40,46	21,81	10,20	4,07	3,02
12	41,33	23,46	10,80	4,34	3,38
13	43,10	25,65	11,14	4,64	3,64
14	44,34	28,43	11,41	4,63	3,91
15	45,12	30,36	11,68	4,94	3,91
16	45,06	32,38	12,01	5,33	3,78
17	44,76	31,38	12,02	5,61	3,74
18	46,53	34,43	12,59	6,05	3,97
19	48,55	35,89	12,55	6,33	4,10
20	48,88	37,23	13,18	6,31	4,37

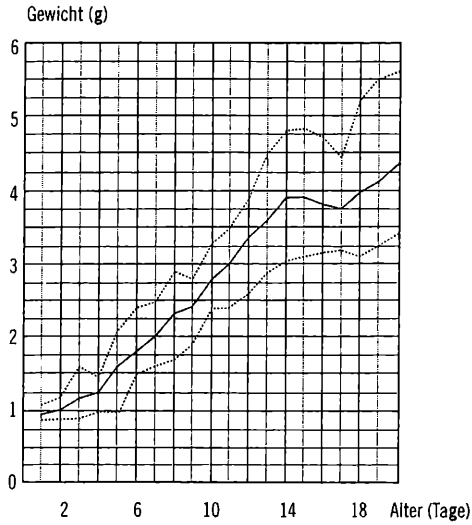


Abb. 7: Gewichtsentwicklung bei *M. spicilegus* in den ersten 20 Lebenstagen (aus WILLENIG 1987).

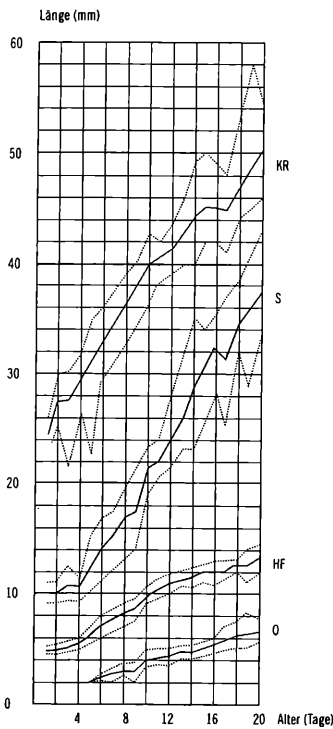


Abb. 8: Körperwachstum bei *M. spicilegus* in den ersten 20 Lebenstagen (aus WILLENIG 1987). Kopf-Rumpf-Länge (KR), Schwanzlänge (S), Hinterfußlänge (HF) und Ohrlänge (O).

## 7.3 Ausbildung der Behaarung

1. Tag: Neugeborene sind nackt, weisen aber an der Schnauze, am Oberrand der Orbitae und an der Kehle bereits Tasthaare auf (vgl. S. 60).

4. Tag: Die Haut beginnt auf Kopfoberseite und Rücken zu schuppen.

5. Tag: Auf den schuppenden Flächen durchbrechen einzelne unpigmentierte, borstenförmige Spitzen künftiger Grannenhaare die Haut.

6. Tag: Die „Beborstung“ durch unpigmentierte Grannenspitzen wird dichter und breitet sich allmählich über den Rücken aus. An der Schwanzoberseite erscheinen erste Haare unter den Schuppen.

8. Tag: Die Körperoberseite ist spärlich mit durchbrechenden schwarz pigmentierten Haarspitzen bedeckt, der Rücken erscheint jetzt dunkelgrau. Die Bauchseite beginnt zu schuppen, gleichzeitig sprießen die ersten weißen Haarspitzen.

10. Tag: Die Außenseiten der Extremitäten sind deutlich behaart und auch an der Innenseite der Ohrmuscheln zeigen sich erste Haare.

11.-13. Tag: Die Behaarung wird dichter, zunächst auf Kopf und Rücken, dann an den Flanken und den Außenseiten der Extremitäten, zuletzt am Bauch und den Innenseiten der Extremitäten. Färbung dorsal graubraun, ventral weiß. Zuerst erscheinen die Grannen- und Deckhaare, im weiteren Verlauf dann die feinen Wollhaare.

14. Tag: Das Haarkleid ist vollständig ausgebildet, doch hält das Haarwachstum noch 1-2 Tage lang an. Das Jugendkleid bleibt aber kurzhaariger und wirkt wegen der feineren Grannen und des geringeren Wollhaaranteiles etwas straffer als das von Adulten aus der selben Jahreszeit. Es ist jetzt oberseits dunkel (bräunlich)grau (grauer als bei ad.) und ähnlich wie bei ad. recht scharf gegen die weißliche Unterseite abgegrenzt, die gelbbraunliche Tönung der Körperseiten ist schwächer und die bei ad. oft recht auffälligen gelb getönten Randstreifen gegen die helle Bauchseite fehlen oder sind nur schwach angedeutet.

## 7.4 Gebissentwicklung

Die Ährenmäuse werden zahnlos geboren. Am 10./11. Lebenstag durchbrechen die beiden unteren, am 12./13. Tag die beiden oberen Schneidezähne Kiefer und Schleimhäute. Die Spitzen der gegeneinander wirkenden Schneidezahnpaare sind zunächst gerundet, zeigen aber etwa vom 17. Tag an deutliche Schlifffspuren. Etwa zur selben Zeit nimmt die vorher weiße Vorderseite der Oberkieferschneidezähne die Gelbfärbung erwachsener Individuen an. Der Durchbruch der Molaren 1 und 2 fällt zeitlich mit dem Öffnen der Augen zusammen und erfolgt zwischen 16. und 19. Lebenstag. Etwa zur selben Zeit ent-

steht auch erstmals die für die meisten Arten der Gattung bezeichnende Kerbe in der Abschleißfläche der oberen Schneidezähne. Am 30. Lebenstag sind die Molaren 1 und 2 bei manchen Individuen erst etwa zur Hälfte sichtbar, in der Regel aber bereits voll im Gebrauch. Der M 3 ist im Unterkiefer zu diesem Zeitpunkt meist durchgebrochen, im Oberkiefer aber noch nicht.

Zusammenfassend ergibt sich, dass die Jugendentwicklung bei *M. spicilegus* ähnlich, aber merklich langsamer verläuft als bei *M. musculus*. So sind nicht nur Körpermaße und Gewichte nestjunger Hausmäuse höher als jene gleichaltriger Ährenmäuse (Tab. 9). Viele Entwicklungsschritte wie Öffnen der Ohren, Beginn von Zehentrennung und Behaarung, Durchbruch der Schneidezähne und Backenzähne werden erst 1 (-2) Tage später getan (vgl. Abb. 9). Besonders auffällig ist, dass das Öffnen der Augen bei *M. musculus* mit 12, bei *M. spicilegus* erst 4 Tage später mit 16 Tagen beginnt.

Tab. 9: Entwicklung von Körpermaßen und Gewicht nestjunger *M. spicilegus* und *M. musculus* im Vergleich. PT = Post partum-Tag (*M. spicilegus* aus WILLENIG 1987, *M. musculus* aus HANÁK 1958).

	PT	<i>Mus spicilegus</i>	<i>Mus musculus</i>
KR	1	25,20	26,70
	6	32,58	33,50
	11	40,46	40,70
	15	45,12	46,80
	20	48,88	52,60
S	1	10,07	10,60
	6	13,58	15,50
	11	21,81	23,20
	15	30,36	32,20
	20	37,23	40,80
HF	1	4,83	5,00
	6	7,02	7,00
	11	10,20	10,20
	15	11,68	13,30
	20	13,18	14,50
O	11	4,07	4,00
	15	4,94	5,00
	20	6,31	8,00
Gew	1	0,98	0,97
	6	1,87	1,97
	11	3,02	3,18
	15	3,91	4,51
	20	4,37	6,00

Alter (Tage)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
Ohren- öffnung					■	■	■													
				■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Beginn der Behaarung																				
				■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Zehen- trennung																				
				■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Mammae																				
								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Durchbruch d. Incisivi																				
									■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
erste Hopser																				
												■	■	■	■	■	■	■	■	■
Augen öffnung																				
												■	■	■	■	■	■	■	■	■
Durchbruch von M1 und M2																				
																■	■	■	■	■
Alter (Tage)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	

Abb. 9: Merkmale körperlicher Entwicklung bei Nestlingen von *M. spicilegus* (A) und *M. (m.) musculus* (B) im Vergleich (aus WILLENIG 1987).

## 8 Morphologie

### 8.1 Metrisch erfassbare Merkmale

#### 8.1.1 Körpermaße (Tab. 10)

Bei Kopfrumpflänge, Ohrlänge und Gewicht sind die Unterschiede zwischen den beiden Messreihen unerheblich. In Schwanz- und Hinterfußlänge, Augendurchmesser und Schwanzdicke bestehen zwischen erwachsenen Individuen (Altersgruppen 2-5) der beiden Arten signifikante Unterschiede (t-Test,  $p < 0,05$ ).

Tab. 10: Körpermaße und Gewicht adulter (Alterskl. 3-5) *M. spicilegus* und *M. musculus* aus dem Nordburgenland. Gemessen wurden Kopf-Rumpf-Länge (KR), Schwanzlänge (S), Hinterfußlänge (HF), Ohrlänge (O), Gewicht (Gew), Schwanzdurchmesser an der Basis (OS) und Augendurchmesser (AD).

	<i>Mus spicilegus</i>				<i>Mus musculus</i>			
	n	x	Min - Max	s	n	x	Min - Max	s
KR								
m	46	77,83	70 - 87	4,80	21	76,76	72 - 85	4,11
w	59	80,12	70 - 93	4,98	16	78,5	71 - 88	5,68
S								
m	44	62,50	54 - 75	4,05	19	69,53	55 - 82	5,97
w	57	62,89	50 - 72	5,74	13	69,69	64 - 81	5,17
HF								
m	46	15,38	14,4 - 17,5	0,59	21	15,94	15,0 - 17,2	0,69
w	60	15,35	13,8 - 16,4	0,61	16	15,57	14,7 - 17,2	0,69
O								
m	46	11,77	10,0 - 13,9	0,92	21	11,62	10,1 - 13,2	0,77
w	60	12,14	9,4 - 14,1	1,10	16	11,76	10,0 - 13,4	0,81
Gew								
m	47	13,38	9,0 - 20,0	2,67	21	13,21	9,0 - 19,5	2,78
w	59	15,38	9,0 - 26,0	3,97	15	13,00	9,0 - 19,5	3,25
ØS								
m	44	2,27	1,9 - 2,7	0,16	20	2,34	1,9 - 2,6	0,16
w	54	2,27	2,1 - 2,6	0,11	14	2,36	2,1 - 2,6	0,17
AD								
m	26	3,09	2,6 - 3,4	0,20	17	2,88	2,5 - 3,4	0,25
w	28	3,15	2,6 - 3,6	0,31	12	2,82	2,5 - 3,2	0,23

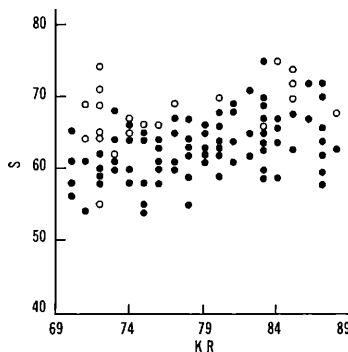


Abb. 10: Die relative Schwanzlänge beträgt bei *M. spicilegus* (schwarze Punkte, n = 101) 79,39 %, bei burgenländischen *M. (m.) musculus* (Kreise, n = 32) 89,67 % der Kopf-Rumpflänge (aus WILLENIG 1987). Als individuelles Bestimmungsmerkmal eignet sich die Schwanzlänge wegen der weiten Überschneidung der Variationsbreiten jedoch nicht.



Die relative Schwanzlänge  $Sx100/KR$  (vgl. Streudiagramm Abb. 10) beträgt bei der Ährenmaus 79,4 % ( $n = 101$ ), bei der Hausmaus 89,7 % ( $n = 32$ ). Der Augendurchmesser beträgt bei *M. spicilegus* im Mittel 3,12 ( $n = 54$ ), bei *M. musculus* 2,86 ( $n = 29$ ), die Variationsbreiten betragen 2,6-3,6 (*M. spicilegus*) bzw. 2,5-3,4 (*M. musculus*). Der Unterschied in der Schwanzlänge ist im Serienvergleich gut zu sehen, kommt aber wegen der sehr erheblichen individuellen Variation wie die anderen angeführten Körpermaße für sich allein nicht als Bestimmungsmerkmal in Betracht.

### 8.1.2 Schädelmaße

Sämtliche 24 gemessenen Schädel- und Zahnmaße (Tab. 11) erwiesen sich im univariaten F-Test als signifikant ( $p < 0,05$ ) unterschiedlich. Die 24 Maße führten bei multivariater Diskriminanzanalyse in allen Altersklassen zu vollständiger Trennung der beiden Arten (Abb. 11). Mit der ersten Trennfunktion war es möglich, 89,7 % der Tiere ( $n = 188$ ) den einzelnen Gruppen richtig zuzuordnen. Auf Grund des Ergebnisses der Diskriminanzanalyse mit allen Altersgruppen wurde im Folgenden die Altersgruppen 3-5 gemeinsam behandelt und nur noch zwischen den beiden Arten unterschieden. Zur Bestimmung des minimalen Satzes von Variablen, mit dem eine Trennung der Arten bestmöglich erscheint, wurden schrittweise Variable aus der Analyse entfernt. Eine Auswahl der Ergebnisse mit 5, 4 und 2 Variablen findet sich im Anhang zu WILLENIG (1987). Der zur Trennung am besten geeignete Variablensatz umfasst IO (Interorbitalbreite), A (Breite des Ramus superior des Arcus zygomaticus) und B (Breite des Ramus zygomaticus), mit dem eine zu 100 % richtige Zuordnung der 188 Individuen erfolgte (Abb. 12). Der zuerst von DARVICHE & ORSINI (1982) bzw. ORSINI (1982) beschriebene und erfolgreich zur Trennung von *M. spretus* und *M. spicilegus* von *M. musculus* herangezogene „coefficient zygomatique“ „Zygomatik-Koeffizient“ ( $ZK = A : B$ ) wird damit als wichtigstes Trennmerkmal bestätigt. ORSINI (1982) errechnete den ZK für sein burgenländisches Material von *M. spicilegus* und *M. musculus* mit 0,78 ( $n = 23$ ) bzw. 0,45 ( $n = 33$ ). In unserem größeren Material beträgt er 0,95 ( $n = 188$ ) bzw. 0,43 ( $n = 72$ ). Die Variationsbreiten überschneiden sich im Bereich um 0,60 nur so gering, dass in der Regel schon die Bestimmung des ZK zur richtigen Artdiagnose führt. Bei Betrachtung der Korrelation der einzelnen Variablen (von denen A und B in der Regel beidseitig gemessen werden) mit der ersten Trennfunktion erreichen neben  $Bl/r$  (0,87),  $Al/r$  (0,71) und IO (= Interorbitalbreite, 0,61) noch die folgenden Variablen hohe Werte: Länge von Oberkiefermolaren  $M^{2-3}$  (0,67), Schädelhöhe (0,64), Länge der Unterkieferzahnreihe  $M_{1-3}$  (0,60), Mandibellänge (0,59), Jochbogenbreite (0,54), Breite des  $M^1$  (0,53), Länge des  $M_1$  und größte Choanenbreite (0,51).

Tab. 11: Gemessene und zu den bi- und multivariaten Schädel- und Zahnmaße. Mit Ausnahme AL/AR und BL/BR wurde bei beidseitig ab

<i>Mus musculus</i>					
	N	$\bar{x}$	Min – Max	s	
<b>Nas</b>					<b>Nas</b>
♂	45	7,32	6,63- 8,28	0,41	♂
♀	21	7,32	6,83- 7,93	0,29	♀
<b>GrSL</b>					<b>GrSL</b>
♂	46	20,46	19,00-22,00	0,70	♂
♀	24	20,46	19,40-21,60	0,56	♀
<b>CB</b>					<b>CB</b>
♂	47	19,19	17,70-20,80	0,72	♂
♀	26	19,20	17,90-20,70	0,72	♀
<b>Gess</b>					<b>Gess</b>
♂	47	8,98	8,10-10,20	0,47	♂
♀	27	8,94	8,20- 9,70	0,34	♀
<b>Dia</b>					<b>Dia</b>
♂	48	4,97	4,44- 5,89	0,34	♂
♀	27	4,90	4,42- 5,46	0,26	♀
<b>FI</b>					<b>FI</b>
♂	49	4,58	4,04- 5,18	0,27	♂
♀	27	4,53	4,20- 5,08	0,21	♀
<b>SB</b>					<b>SB</b>
♂	48	9,48	8,30-11,10	0,57	♂
♀	28	9,42	8,90-10,60	0,38	♀
<b>Zyg</b>					<b>Zyg</b>
♂	46	10,65	9,00-11,80	0,67	♂
♀	27	10,80	9,10-11,70	0,56	♀
<b>IO</b>					<b>IO</b>
♂	48	3,40	3,10- 3,70	0,11	♂
♀	27	3,37	3,20- 3,50	0,10	♀
<b>GrChB</b>					<b>GrChB</b>
♂	48	0,67	0,39- 0,90	0,14	♂
♀	25	0,60	0,41- 0,83	0,12	♀
<b>SH<sup>-</sup></b>					<b>SH<sup>-</sup></b>
♂	48	6,41	5,80- 6,90	0,25	♂
♀	27	6,41	5,90- 7,00	0,28	♀
<b>MdL</b>					<b>MdL</b>
♂	50	11,11	10,20-12,20	0,49	♂
♀	28	11,20	10,50-12,10	0,45	♀
<b>OZR</b>					<b>OZR</b>
♂	50	3,19	2,73- 3,39	0,11	♂
♀	28	3,17	2,96- 3,35	0,11	♀

Fortsetzung Tab.11: Gemessene und zu den bi- und multivariaten Vergleichen herangezogene Schädel- und Zahnmaße. Mit Ausnahme der beidseitig genommenen Maße AL/AR und BL/BR wurde bei beidseitig abnehmbaren Maßen rechts gemessen.

<i>Mus musculus</i>					<i>Mus spicilegus</i>				
	N	$\bar{x}$	Min – Max	s		N	$\bar{x}$	Min – Max	s
M <sup>1</sup> L					M <sup>1</sup> L				
♂	50	1,71	1,42- 1,95	0,09	♂	84	1,71	1,16- 1,91	0,10
♀	28	1,69	1,58- 1,83	0,06	♀	116	1,72	1,53- 1,87	0,07
M <sup>1</sup> B					M <sup>1</sup> B				
♂	49	1,08	1,00- 1,16	0,03	♂	80	1,15	1,07- 1,31	0,04
♀	28	1,08	1,02- 1,17	0,03	♀	106	1,16	0,76- 1,26	0,06
M <sup>2+3</sup> L					M <sup>2+3</sup> L				
♂	49	1,53	1,27- 1,68	0,08	♂	84	1,65	1,46- 1,78	0,06
♀	27	1,56	1,43- 1,69	0,07	♀	116	1,66	1,16- 1,85	0,08
ID					ID				
♂	46	1,07	0,93- 1,27	0,07	♂	85	1,06	0,94- 1,28	0,07
♀	27	1,09	0,96- 1,29	0,08	♀	114	1,07	0,94- 1,27	0,08
UZR					UZR				
♂	50	2,94	2,67- 3,14	0,10	♂	81	3,12	2,73- 3,72	0,13
♀	27	2,96	2,76- 3,12	0,10	♀	111	3,13	2,78- 3,41	0,11
M <sub>1</sub> L					M <sub>1</sub> L				
♂	50	1,44	1,33- 1,53	0,05	♂	82	1,53	1,27- 2,09	0,08
♀	25	1,46	1,38- 1,59	0,05	♀	111	1,52	1,32- 1,63	0,05
M <sub>1</sub> B					M <sub>1</sub> B				
♂	50	0,85	0,47- 0,93	0,07	♂	82	0,89	0,82- 0,96	0,03
♀	28	0,86	0,77- 0,93	0,04	♀	112	0,89	0,46- 0,97	0,06

AL/AR Breite des Ramus superior des Arcus zygomaticus links und rechts

BL/BR Größte Breite des Arcus zygomaticus links und rechts

CB Condylbasallänge

Dia Diastemalänge

FI Länge der Foramina incisivi

Gess Gesichtsschädellänge

GrChB Größte Choanenbreite im Bereich des Palatinum = Breite der Fossa interpterygoidea

GrSL Größte Schädellänge

ID Incisivi Dicke

IO Interorbitalbreite

M<sup>1</sup>B Breite des ersten oberen Molaren (rechts)

M<sub>1</sub>B Breite des ersten unteren Molaren (rechts)

M<sup>1</sup>L Länge des ersten oberen Molaren (rechts)

M<sub>1</sub>L Länge des ersten unteren Molaren (rechts)

M<sup>2-3</sup>L Länge des 2. und 3. oberen Molaren (rechts)

MdL Mandibellänge

Nas Nasalialänge

OZR Länge der oberen Zahnkronenreihe

SB Schädelbreite

SH<sup>-</sup> Schädelkapselhöhe ohne Bullae

UZR Länge der unteren Zahnkronenreihe

Zyg Zygomatische Breite

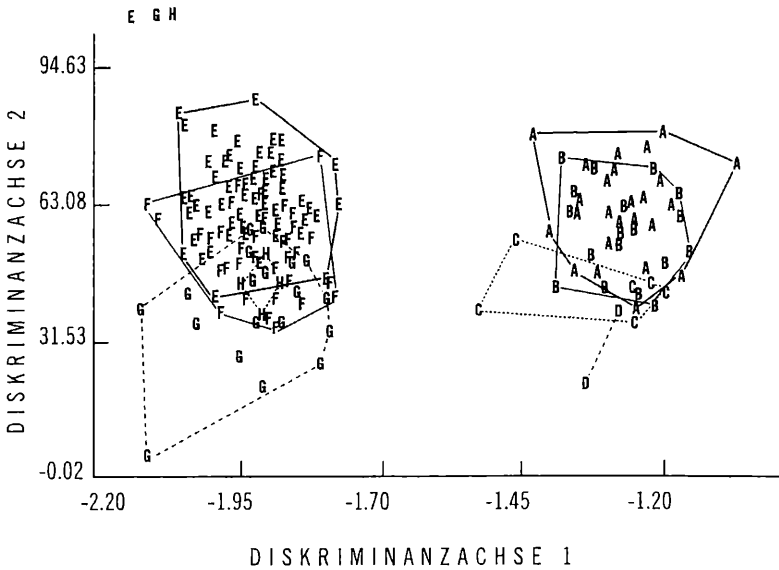


Abb. 11: Trennung von *M. spicilegus* und *M. (m.) musculus* mit Hilfe einer multivariaten Diskriminanzanalyse an Hand von 24 metrischen Schädel- und Zahnmerkmalen. Unter Einbeziehung aller 24 Variablen wird eine vollständige Trennung der beiden Arten in allen Altersklassen erzielt. Gruppen A-D *M. musculus* Altersgruppen 2-5, E-H *M. spicilegus* Altersgruppen 2-5 (aus WILLENIG 1987).

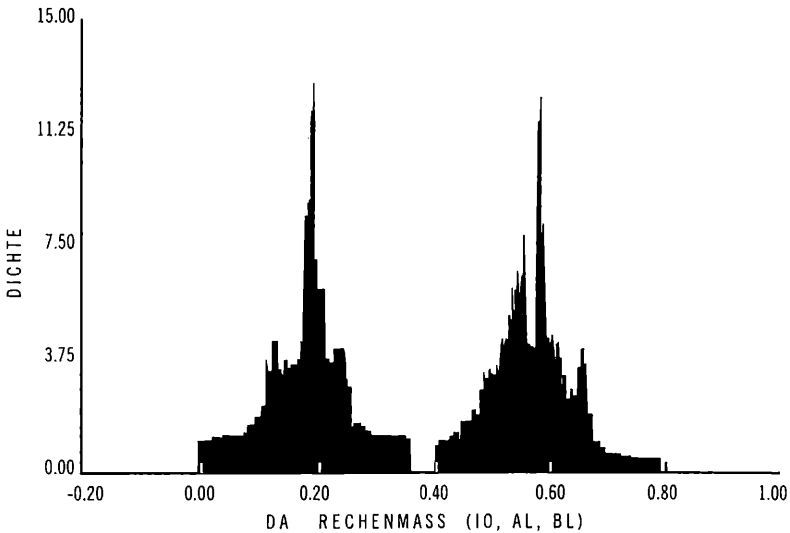


Abb. 12: Diskriminanzanalyse für *M. musculus* (links) und *M. spicilegus* (rechts) mit den Variablen IO (= Interorbitalbreite), AL (= geringste Breite des Ramus superior des Arcus zygomaticus links) und BL (= Breite des Arcus zygomaticus links), Altersgruppen 2-5 (aus WILLENIG 1987).

## 8.2 Nicht metrisch erfassbare Strukturmerkmale

### 8.2.1 Merkmale am Schädel

Von den beschriebenen Merkmalen helfen besonders die folgenden bei der Differenzierung burgenländischer *M. spicilegus* und *M. musculus*:

- (A) Die laterale Spitze der Parietalia ist bei *M. spicilegus* meist breit und, ein annähernd gleichschenkeliges Dreieck beschreibend, stumpf zulaufend (78 %, n = 223), bei *M. musculus* dagegen lang gestreckt, schmal und spitz endend (79 %, n = 88). Bei den untypischen Ausbildungen handelt es sich weniger um Überschneidung der „typischen“ Variationsbreiten als um unregelmäßige und intermediäre Formen.
- (B) Die Vorderkante der zygomatischen Platte verläuft bei *M. spicilegus* in ihrer gesamten Länge (73 %, n = 233) oder zumindest auf der Hälfte der Gesamtlänge (21 %) geradlinig; bei *M. musculus* ist der Verlauf meist konvex vorgewölbt (56 %, n = 89), seltener auf halber Länge (13,5 %) oder noch weiter (17 %) geradlinig verlaufend.

Weitere Hinweise können auch die folgenden Merkmale liefern:

- (C) Größe und Lage des Foramen hypoglossi: bei *M. spicilegus* meist relativ groß und gut zu sehen (94 %, n = 221) jeweils direkt vor dem Condylus occipitalis (der bei dieser Art etwas flacher von der Basis des Occipitale ansteigt; relativ oft (16 %) zu zwei kleineren Löchern verdoppelt. Bei *M. musculus* gewöhnlich (93 %, n = 88) kleiner, ganz oder zum größeren Teil unter dem nahezu rechtwinklig ansteigenden Condylus gelegen und durch Gewebsreste verstopft; mit 4,5 % selten verdoppelt.
- (D) Foramina incisiva bei *M. spicilegus* aboral meist (65,5 %, n = 239) rundlich stumpf und relativ breit endend, wenig oft (17,4 %) spitz zulaufend. Bei *M. musculus* in der Regel caudad deutlich schmaler werdend und spitz endend (81 %, n = 88), nur selten (5,7 %) stumpf.
- (E) Bei *M. musculus* sind bei 35 % (n = 86) der Schädel an der Unterseite des Os incisivum zwei kleine Gefäßlöcher vorhanden (in 13 % der Fälle sind sie nicht eindeutig als Gefäßlöcher zu erkennen, und 52 % fehlen sie ganz); bei *M. spicilegus* fehlen sie in 94,4 % der Fälle (n = 239). Gleichfalls bei *M. musculus* ist ± inmitten der zygomatischen Platte oft (38,6 %, n = 92) ein deutliches Foramen ausgebildet, das bei *M. spicilegus* fast immer (98 %, n = 231) fehlt.

### 8.2.2 Merkmale am Gebiss

Den Ausführungen von ORSINI (1982) und ORSINI et al. (1983) soll hier nur der Hinweis zugefügt werden, dass bereits GRESCHIK (1910) in einer wegen ihrer Veröffentlichung in einer ornithologischen Zeitschrift bisher übersehenen Publikation ungarische *M. spicilegus* (unter dem Namen „*M. wagneri*“) an Hand erster Zahnmerkmale gegen *M. musculus* abzugrenzen versuchte.

### 8.2.3 Schwanz

Die Zahl der Schuppenringe am Schwanz erwies sich bei Probezählungen an Belegen aus dem Untersuchungsgebiet trotz der unterschiedlichen relativen Schwanzlänge als sehr ähnlich: *M. spicilegus* 149 (138-163; n = 7), *M. musculus* 156 (148-160; n = 6). An jeweils 10 untersuchten Skeletten aus dem Untersuchungsgebiet wies *M. spicilegus* 24-27, *M. musculus* 24-29 Schwanzwirbel auf.

## 8.3 Färbung, Pigmentverteilung

### 8.3.1 Fellfärbung adulter Individuen

*M. spicilegus*: Rücken graubraun (RIDGWAY 1912: „Buffy Brown“, „Saccardo’s Umber“), Mitte infolge der schwarzen Deckhaarspitzen etwas dunkler als Flanken, Basalabschnitt der Haare grau („Deep Neutral Gray“, „Slate Gray“), adulte Individuen oft mit ± ausgeprägtem (rost)braunem Anflug. Im Jugendhaar durchschnittlich dunkler und grauer. Ober- und Unterseitenfärbung markant gegeneinander abgesetzt (Demarkationslinie jedoch weniger scharf als bei *Apodemus*). Bei etwa 11,5 % (n = 78) ist ein deutlicher gelblich-zimtfarbener („Cream Buff“, „Pinkish Buff“) Flankenstreifen ausgebildet, sonst bei ad. gewöhnlich wenigstens angedeutet. Unterseite weißlich, meist mit zart hellgelbem Anflug („Buffy White“); hellgraue („Light Neutral Gray“) Basis der Haare schimmert stellenweise durch. Keine Halsbandzeichnung. Fußoberseite weißlich-grau. Der Schwanz, der ein wenig stärker oder dichter behaart wirkt, ohne dass sich dies deutlich fassen lässt, deutlich zweifarbig; Oberseite graubraun („Brownish“), Unterseite hell wie Bauch.

*M. musculus*: Rücken braungrau, matt („Tawny Olive“, „Buffy Brown“), zu den Flanken hin heller werdend („Pinkish Buff“); Basis der Haare wie bei *M. spicilegus* grau („Slate Gray“, „Deep Neutral Gray“). Farbgränze zwischen Ober- und Unterseite meist unscharf oder diffus (86,5 %, n = 37); nur bei 13,5 % relativ deutliche Demarkationslinie mit ± auffälligem gelblich-zimtfarbenem (Pinkish Buff) Flankenstreifen. Unterseite schmutzig weißgrau, meist bräunlich („Buff“) überflogen; 93 % (n = 15) der Bälge weisen ein ± ausgeprägtes blass zimtfarbenes Abzeichen in der Halsregion auf, das von einem kleinen Halsfleck bis zu einem geschlossenen Halsband reichen kann und sich dann oft als schmaler Keil ± weit bauchwärts erstreckt. Basis der Haare schiefergrau („Slate Gray“). Fußoberseite hell (matt)graubraun. Schwanz bräunlich („Brownish“), oberseits etwas dunkler als unterseits, Übergang jedoch diffus.

### 8.3.2 Weißfleckung

Kleine oder auch größere unpigmentierte Stellen im Fell bilden die häufigste Farbabweichung unter frei lebenden *M. musculus*-Populationen. Für verschiedene

Formen des „Spotting“ werden mindestens 10 verschiedene Gen-loci verantwortlich gemacht, von denen jeweils 2-8 Allelen bekannt wurden (DEOL 1970). Weiße Abzeichen treten in Labormaus-Stämmen besonders oft an (distalen) Extremitäten und am Bauch, seltener an Schwanz und Stirn auf (GRÜNEBERG 1952). HEPTNER (1930) erwähnt die beiden ersteren auch von russischen Freilandpopulationen von *M. musculus* und beschrieb isolationsbedingte Häufung weißer Bauchfleckung besonders aus den Hochtälern des Ost-Kaukasus. In Österreich tritt derartige Weißfleckung sowohl bei *M. musculus* wie bei *M. spicilegus* auf, wobei die unterschiedliche Ausprägung deutlich auf die getrennten Genpools hinweist. So wiesen 6 (3,6 %) von 167 *M. musculus*-Bälgen aus dem Burgenland und den angrenzenden Bundesländern 1 (-2) unregelmäßig begrenzte und platzierte weißen Flecken im Brust- oder Bauchfell auf. Bei 45 (8,4 %, dabei 8,7 % der Weibchen und 8,2 % der Männchen) der untersuchten 538 *M. spicilegus* dagegen fanden sich ausschließlich Stirnblässen, keine anderen pigmentfreien Stellen. Die Abzeichen konnten aus einem kleinen Büschel weißer Haare bestehen, aber auch bis zu 50 mm<sup>2</sup> groß sein. SAGE (1981) erhielt nach etwa 3 Generationen langer Inzucht in zwei auf Ausgangstiere von Halbturn-/Burgenland und Pančevo/Vojvodina zurückgehenden Laborstämmen dieselbe Mutante. Ob es sich bei diesem Unterschied zwischen den beiden Arten allein um eine (zufällige) Folge der verschiedenen Genpools handelt, oder ob Stirnblässen bei *M. spicilegus* wie bei anderen grabend-wühlenden Nagetieren vergleichsweise gehäuft auftreten (HEPTNER 1930, STODDART 1970) muss offen bleiben.

## 9 Diskussion

*Mus spicilegus* und *M. musculus* unterscheiden sich in ihren ökologischen Ansprüchen sehr auffällig. Diese Unterschiede gehen so weit, dass in unserem Untersuchungsgebiet nur wenige Male temporäre Überschneidungen der Aktionsräume von Vertretern der beiden Arten gefunden wurden. *Mus musculus* erwies sich als weitgehend an menschliche Siedlungen und deren nächste Umgebung gebunden. Eine in den 1950er-Jahren beobachtete sommerliche Dismigration an siedlungsferne Standorte in der Agrarlandschaft (Ruderalfluren, Strohtristen) konnte im Untersuchungszeitraum hier nicht festgestellt werden und war auch im Westteil der Parndorfer Platte, im nördlichen Seevorland und Seewinkel zum Zeitpunkt unserer Untersuchungen erheblich seltener als 30 Jahre zuvor (vgl. BAUER 1960 und HOI-LEITNER 1987). *Mus spicilegus* dagegen erwies sich als ganz auf die siedlungsferne Agrarlandschaft beschränkt und dort von sehr spezifischen Sonderstandorten abhängig. Gefordert waren einerseits ein (auch für den menschlichen Betrachter erkennbar) reiches Angebot an erntereifen Kräutersamen und andererseits (als Voraussetzung dafür) von der regelmäßigen jahreszyklischen Bearbeitung ausgenommene Agrarflächen, die ungestörtes Anlegen von Vorrathügeln erlaubten und in der Folge deren unbeeinträchtigten Bestand über den ganzen Winter gewährleisteten. Da weder naturnahe Trockenrasen noch

mit der Technologie (Maschinen- und Chemieeinsatz) der zweiten Jahrhunderthälfte bewirtschaftete Agrar-, Futter- und Weinbauflächen diese beiden zentralen Bedürfnisse erfüllen konnten, waren die Wintervorkommen ausschließlich auf einzelne kleine, für Traktoren und Erntemaschinen unzugängliche Restflächen, vor allem aber auf von Mahd und Nutzung ausgenommene Wildäcker und die jungen Initialstadien neuer Windschutzpflanzungen beschränkt. Nur dort entsprachen das Bild der Vegetation und das Samenangebot noch etwa der Darstellung, die PETÉNYI und KITAIBEL von Ährenmaushabitaten im Ungarn des 19. und 18. Jhds. vermittelt hatten.

*Mus spicilegus* lebt wie die nahe stehenden nichtkommensalen Arten im Winter vor allem von kohlehydratreichen Samen, wie sie (bzw. ihre Derivate) auch von *M. (m.) musculus* und *M. (m.) domesticus* bevorzugt werden, in der Fortpflanzungsperiode von einer durch Insekten u.a. stark mit Proteinen angereicherten Mischnahrung. Die nichtkommensalen Arten finden wie andere Vertreter der Gilde granivorer terrestrischer Kleinnager arider Gebiete ihre geklumpt verteilte, aber mehr oder weniger ständig zugängliche winterliche Nahrungsbasis in den Samenbanken der bewohnten schütterten Trockengras- und Staudenfluren (z.B. MARES 1993). Die Hausmaus *M. musculus* s.l. hat sich davon durch kommensalen Anschluss an den Menschen unabhängig gemacht. Weder *Mus musculus* noch die nichtkommensalen Arten südlicherer Breiten legen Nahrungsvorräte an. Die am stärksten ins Auge springende und bereits früh erkannte Sonderanpassung von *Mus spicilegus* ist ihr ausgeprägtes Vorratsspeicherverhalten.

Die Anlage von Wintervorräten ist unter Säugetieren von Pfeifhasen Ochotonidae und Vertretern mehrerer Nagetierfamilien Rodentia (z. B. Hörnchen Sciuridae, Biber Castoridae, Taschenratten Geomyidae, Kängururatten Heteromyidae, Sandgräber Bathyergidae) bzw. Unterfamilien der vielgestaltigen Familie Muridae (Blindmäuse Spalacinae, Wurzelratten Rhizomyinae, Hamster Cricetinae u.a.) bekannt. In der formenreichsten Unterfamilie Murinae gibt es zwar mehrere Arten, die wie *Apodemus speciosus* und *argenteus* in Japan und in gewissem Umfang auch *Apodemus flavicollis* und *sylvaticus* in Europa nach Hörnchen- und Häherart kleine diffuse Nahrungsverstecke anlegen („scatter hoarding“). Aber nur von einer einzigen Art, der Kleinen Pestratte *Bandicota bengalensis* wurde die Anlage ausgesprochener Vorratsspeicher beschrieben (FULK 1977; RAO 1980; SMITH & REICHMAN 1984; VANDER WALL 1990). Wie Hamster und die genannten Wühler speichern Pestratten ihre Vorräte in bestimmten Abschnitten ihrer unterirdischen Bausysteme. Von diesen und allen anderen Vorräte sammelnden Säugetieren abweichend legt *Mus spicilegus* seine Vorratsspeicher in Form oberirdischer Mieten an, zu denen es Vergleichbares im Tierreich nicht gibt. Oberflächliche Ähnlichkeit besteht allenfalls zu den von manchen Sammlerameisen aufgehäuften Erd- oder Spreuhügeln — die eigentlichen Vorräte liegen aber auch dort in Kammern tief unter der Erde (VANDER WALL 1990).



In diesem Speicherverhalten liegt eine weitere Besonderheit, da es sich nicht um individuelle, sondern kollektiv angelegte und gesicherte und gemeinsam genutzte Wintervorräte handelt. Ähnliche Gemeinschaftsspeicher sind sonst bisher nur von der Mongolischen Rennmaus *Meriones unguiculatus* bekannt geworden. *M. unguiculatus* speichert allerdings in „herkömmlicher“ Weise in Erweiterungen der unterirdischen Gang- und Bausysteme und weicht in der Sozialstruktur u.a. durch ausgeprägte Territorialität ab (ÄGREN et al. 1989a, b).

Bei näherer Befassung kaum weniger auffällig ist die geringe interspezifische Aggressivität von *Mus spicilegus*, die der mit lebenden Wildtieren der Gattung *Mus* Hantierende rasch als Besonderheit kennen lernt. Im Gegensatz zu Hausmäusen *Mus musculus* machen gegriffene Ährenmäuse bei ihren Abwehr- und Befreiungsversuchen nicht von ihrem Gebiss Gebrauch. Im Gehege und Terrarium zeigt sich, dass ähnlich geringe bzw. weitgehend fehlende Aggressivität von *Mus spicilegus* nicht nur die Feindabwehr, sondern wohl vor allem auch innerartliche Kontakte kennzeichnet. Während Hausmauspopulationen nach Möglichkeit ganzjährig in von Männchen entschieden verteidigten Gruppenterritorien von etwa 4-12 erwachsenen Individuen und ihrem Nachwuchs leben (BERRY & BRONSON 1992), gibt es unter Ährenmäusen zumindest in der „gregären Phase“ kein derartiges Territorialverhalten. Wie unsere Experimente im Freigehege belegen, gilt dies keineswegs nur innerhalb der Großfamilien. NAUMOV (1940) und andere frühere Bearbeiter gingen von der Vorstellung aus, dass jeweils ein erwachsenes Paar mit mehr oder weniger vielen Nachkommen einen Vorratshügel errichtet und im Anschluss daran im darunter angelegten Bau überwintert. Wie mit Abfängen ganzer Hügelbaugemeinschaften gezeigt werden konnte, entspricht die Zusammensetzung nach Geschlecht und Alter jedoch keinem derartigen Schema. Unsere Experimente belegen auch, dass nicht einmal die Notwendigkeit einer Familien- oder Clan-Zusammengehörigkeit besteht. Im Freigehege bildeten fremde, erstmals von uns miteinander in Kontakt gebrachte Individuen ebenso erfolgreiche Hügelbaugemeinschaften wie gemeinsam gefangene und wohl miteinander verwandte oder zumindest aneinander gewöhnte Fänglinge aus einer lokalen Hügelgruppe. Fraglos hat auch diese geringe innerartliche Aggressivität als Anpassung an die besondere ökologische Situation der Art zu gelten. Sie erlaubt sommers dispers verteilt lebenden Individuen, sich im Spätsommer/Herbst an mehr oder weniger ephemeren Nahrungsquellen zu Bau- und Überwinterungsgemeinschaften zusammenzuschließen, die dann kollektive Vorratsspeicher anzulegen und zu unterhalten vermögen. Individuelle Vorratsspeicher in Mietenform wären wegen des mit abnehmender Größe ungünstiger werdenden Oberfläche-zu-Inhalt-Verhältnisses energetisch wohl zu aufwändig. Immerhin werden zu den Speicherhügeln, zu denen die Evolution die Ährenmaus geführt hat, nicht nur 10-70 l, meist 20-40 l Sammelgut im Gewicht von 7->50 kg, meist etwa 10-20 kg zusammengetragen, sondern, unabhängig von den unterirdischen Arbeiten am Bau (die auch bei vergleichbaren anderen Nagern

anfallen), noch 50-400 kg, meist etwa 100-200 kg Erdreich als Abdeckmaterial bewegt und platziert.

Dieser Komplex sich ergänzender ökoethologischer Sondermerkmale kann als Anpassung an ein Klimaregime mit jahresperiodisch unzugänglicher Nahrung verstanden werden (vgl. BAUER 1999, in diesem Band). *Mus spicilegus* bewohnt denn auch ein nördlicheres Areal als alle übrigen auf mehr oder weniger aride Habitate in Tropen, Subtropen und Mediterraneis der Orientalischen und südlichen Paläarktischen Faunenregion beschränkten nichtkommensalen Arten des Subgenus *Mus*.

## 10 Zusammenfassung

Die vier Jahre dauernde Freilandarbeit sollte Aufschlüsse über Ökologie und Verbreitung der Ährenmaus *Mus spicilegus* Petenyi, 1882, in Österreich erbringen und Abgrenzungsmerkmale zur sympatrisch auftretenden Art *Mus musculus* L. herausarbeiten. Die Felduntersuchungen wurden im Bereich des nördlichen Burgenlandes durchgeführt. Die wesentlichen Ergebnisse lassen sich wie folgt zusammenfassen:

- (1) Die von ORSINI (1982) und ORSINI et al. (1983) beschriebenen morphologischen Merkmale konnten an größerem Material bestätigt und ein wenig erweitert werden. Für alle 24 erfassten Schädel- und Zahnmaße ergaben sich signifikante ( $p < 0,05$ ) Unterschiede (Univariater F-Test). Die Ergebnisse einer multivariaten Diskriminanzanalyse unter schrittweiser Reduktion der Variablen wurde von WILLENIG (1987) dargelegt. Im praktischen Gebrauch reichen bei Material österreichischer Herkunft die Berücksichtigung des Zygomatik-Koeffizienten und der Interorbitalbreite zu völliger Trennung von Schädeln der beiden Arten aus.
- (2) Ph. ORSINI und Kollegen waren bei ihrem kurzen Aufenthalt im Nordburgenland im Sommer 1981 bemerkenswert erfolgreich — das durch ihre Funde bereits angedeutete Verbreitungsgebiet entspricht recht genau dem von uns kartierten Hauptvorkommen und konnte nur im Norden und Süden durch Einzelfunde noch etwas erweitert werden.
- (3) Im Untersuchungsgebiet erwies sich *M. spicilegus* als hochrangig abhängig von sehr spezifischen Habitatformen, wie sie nur auf gestörten Flächen entstehen und durch therophytische Ackerpflanzengesellschaften in frühen Stadien von Brache-Sukzessionen gekennzeichnet werden. Die Art muss im Gebiet entsprechend als ausgesprochener Kulturfolger gelten, der bei Einstellung der landwirtschaftlichen Nutzung und ungestörter Weiterentwicklung solcher Initialstadien sehr rasch verschwinden würde. Angesichts der geringen Ausdehnung des burgenländischen Vorkommens muss die Art deshalb als potenziell gefährdet gelten, doch wären im Bedarfsfall gerade in Zeiten einer teilweisen Extensivierung der Landwirtschaft ökologische Förderungsmaßnahmen unschwer möglich.

- (4) Von der Zeit des Hügelbaues an bis in das Frühjahr waren Vorkommen angesichts dieser engen Bindung unschwer zu lokalisieren. In den Sommermonaten dagegen bereitete es nicht nur wegen ihrer absolut geringen Anzahl sehr große Mühe, Ährenmäuse zu finden. Nach den wenigen erfolgreichen Fängen entfernen sich die Tiere in dieser Zeit weit von ihren Winterstandorten. Auf entsprechend weite sommerliche Dismigration deutet auch hin, dass einzelne, in der einförmigen Agrarsteppe ganz isoliert neu entstehende, zu Hügelbau und Überwinterung geeignete Habitatinseln jeweils schon im ersten Spätsommer oder Herbst besiedelt wurden.
- (5) Die im Schrifttum verbreitete Einstufung als „Steppen- (oder Waldsteppen)“ Tier hat allein hinsichtlich der zonalen Verbreitung eine gewisse Berechtigung. Nach den ausgewerteten Speicherpflanzenlisten aus dem Süden und Südosten des Artareals ist die Habitatwahl auch dort ähnlich wie im Burgenland: Besiedelt werden umgebrochenes und extensiv feldbaulich genutztes Land sowie Störflächen mit annueller Pioniervegetation, nicht oder kaum dagegen die eigentlichen Klimax-Steppenrasen.
- (6) Anlage und weitere Entwicklung der Speicherhügel konnten erstmals in allen Phasen verfolgt werden.
- (7) Mit Abfängen ganzer Hügelbaugemeinschaften konnte gezeigt werden, dass deren Zusammensetzung nach Geschlecht und Alter sehr unterschiedlich sein kann. Die Experimente im Freigehege belegen darüber hinaus, dass einander fremde, im Freigehege von uns erstmals miteinander in Kontakt gebrachte Individuen ebenso erfolgreiche Hügelbaugemeinschaften bildeten wie gemeinsam gefangene und wohl miteinander verwandte oder zumindest aneinander gewöhnte Fänglinge aus einer lokalen Hügelgruppe.
- (8) In weiteren Abschnitten zu Verhalten, Fortpflanzung und postnataler Entwicklung werden Unterschiede zwischen *M. spicilegus* und der sympatrischen Östlichen Hausmaus *M. (m.) musculus* herausgearbeitet. Die gegenüber *M. musculus* deutlich langsamere Jugendentwicklung wird als ursprüngliches Merkmal gedeutet. Deren relative Beschleunigung bei *M. musculus* darf wohl als Anpassung an die oft exponierteren und störungsanfälligeren Neststandorte des Kommensalen gedeutet werden.

## 11 Summary

The major results of our field work during the years 1982-1986 on *Mus spicilegus* and reflections on the unique specialisation of this rodent are summarized here (see also BAUER, this volume).

Four years were invested to survey the distribution of *Mus spicilegus* in Austria and to study morphological characters, ecology and biology of this interesting mound-building mouse in comparison with the sympatric form of house mouse *Mus (m.) musculus*. *Mus spicilegus* is restricted in Austria to part of northern Burgenland in the vicinity of Lake Neusiedl/Fertö and in close contact

with the nearest occurrences in SW Slovakia and Western Hungary. Results of major interest are:

- (1) The morphological characters of *Mus spicilegus* described by ORSINI (1982) and ORSINI et al. (1983) from small samples from this Austrian population could be fully confirmed and somewhat augmented. All of 24 measurements taken from skulls and teeth proved statistically different ( $p < 0,05$ ). Use of the 3 most useful measurements (interorbital constriction, least breadth of the ramus superior of the zygomatic arc, breadth of the zygomatic arc) is enough for complete differentiation in all age groups. Even most partial skulls are easily identifiable by calculating ORSINI'S „coefficient zygomatique“ and/or inspection of some often well preserved morphological characters (form of zygomatic plate and foramina incisiva, form and size of the first molar in upper and lower tooth row). For the greater or smaller usefulness of further characters see chapter 9. Behavioural and physiological differences: Live individuals are easily distinguished by their lack of defensive aggressiveness and the complete lack of the penetrating and unmistakable smell of *Mus musculus*.
- (2) National and regional surveys for all countries between Austria and Serbia east to the Ukraina now provide a quite complete picture of the rather restricted total range of the species. Local extension of the range into the coastal plain of NW Albania seems likely. The total range in Austria encompasses only about 1,000 km<sup>2</sup>, but with the exception of the central area of some 200 km<sup>2</sup> concentrated on the eastern Parndorfer Platte, distribution is erratic and possibly often just transitory.
- (3) Morphologically, *M. spicilegus* is a generalized terrestrial granivore. However, habitat requirements are very specific during autumn, when the name-giving mounds sheltering the collective food-stores are built. In Burgenland, *Mus spicilegus* is restricted to arable and other agriculturally worked lands and is never found in so-called natural habitats. There, the species depends on areas with a good growth of therophytic (annual) weeds (usually most important pigweed *Amaranthus retroflexus*, fat hen *Chenopodium album*, Sea Mayweed *Tripleurospermum inodorum*) and/or grasses (*Sorghum Sorghum bicolor*, Bristlegrasses *Setaria* div. spp.). Since cereals are now being harvested before they are dry enough for the mice to collect and store, and since present-day harvesters are too efficient to leave enough ears for collection after harvest, cultivated and fallow fields, in earlier times the major habitat of the mound-building mouse, are now quite unimportant. For survival this population depends on (1) plots cultivated and left unharvested for game feed, (2) weedy initial developmental stages of newly planted wind-breaks and shelter-belts, and (3) occasional fallow fields or neglected corners inaccessible for farm machinery.
- (4) In (western) literature *Mus spicilegus* is often called a “steppe animal“, but this rests largely on a misunderstanding. The appellation is used correctly in

Russian, where it designates an animal of the steppe zone (that includes the corn belt of Moldova, Ukraina and Southern Russia, where there are only remnant patches of virgin steppe confined to some rather small reserves), but it is misinterpreted if understood, as by SAGE et al. (1993) as an inhabitant of “the steppe grassland habitat“ From all available information, *Mus spicilegus* everywhere (and always) depends (and depended) on similar pioneer growth of short-lived therophytic associations of herbs and grasses on naturally or anthropologically disturbed areas and has nothing to do with the perennial virgin climax grasslands. For a discussion see chapter 3.2.2.3 and the contribution by BAUER pp. 89.

- (5) The assembling of stored fruit and mound-building is described and illustrated in some detail (chapter 5.1 and photographs 3-6). Stores assembled by 2-11 (and more) individuals amount normally to 20-40 l/10-20 kg, but may include up to 70 l/50 kg fruit-heads or ears with seeds. To finish the covering mound, these animals move 100-150 kg and sometimes up to 400 kg of earth.
- (6) In short chapters some observations on behaviour and our data on social structure, reproduction and development of young in comparison to the sympatric house mouse *Mus (m.) musculus* are recorded. The development of young was observed and described from birth to weaning for the first time (chapter 7). It is distinctly slower than in *Mus musculus*. We interpret the somewhat accelerated nestling development of *Mus musculus* as the derived state and an adaptation to the less secure nesting sites of a species living and breeding in close proximity to man.
- (7) Discussion of the highly specialized interconnected eco-ethological adaptations needs some comment:

*Mus spicilegus*, as all the related non-commensal species, depends during winter on a food rich in carbohydrates (preferred to other food-stuffs by the commensals *M. (m.) musculus* and *M. (m.) domesticus* as well). During the breeding season this diet is enriched by insects and other protein-rich seasonal food. As other non-commensal members of the guild of granivorous terrestrial small rodents of arid regions, the southern species of *Mus* during winter and sometimes until the next crop largely depend on the seeds of short-lived annual therophytic herbs and grasses, recovered from the seed bank of the soil. The commensal mice gained their independence from this kind of food source by closely linking their fate with mans. Commensals need not store food reserves — man does this well enough for a mouse’s requirements. None of the southern species of *Mus* stores food reserves — the seed bank of the soil normally remains an inexhaustible and always accessible source. The most eye-catching and in fact the earliest noticed characteristic of *Mus spicilegus* is the habit of mound-building. This storing of surplus food at a time of abundance secures independence from the seed bank of the soil during northerly winters. With this independence, the mound-building mouse could expand into areas, where

the seed bank no longer is a safe and ever ready source of food at all times of the year.

Storage of food stuffs for winter use is known among mammals from pikas Ochotonidae and members of different related and unrelated rodent-families like pocket-rats and -mice Geomyidae, Heteromyidae, squirrels Sciuridae, African mole-rats Bathyergidae and particularly burrowing Muridae of different subfamilial affiliation like Spalacinae, Rhizomyinae, Cricetinae and others. In the most species-rich subfamily Murinae only species of *Apodemus* (f.i. *A. speciosus*, *A. argentatus* in Japan, *A. flavicollis*, *A. sylvaticus* in Europe) are known to scatter hoard as many sciurids do. But only one species, the lesser bandicoot rat *Bandicota bengalensis* in the manner of hamsters stores ample food in underground borrow -systems. The food stores of *Mus spicilegus* depart widely from this usual form of underground-storage, and they depart not only from everything seen in mammals - there is no really similar case in any other class of animals.

This uniqueness has two reasons.

- (1) Storage is above ground. The mice harvest and accumulate a respectable amount of fruit-heads or ears with their seeds during a fortnight of busy nights at the height of the ripening season of one or two favorite weed or cultivated species, and, as soon as this is done, cover this hoard by scratching, kicking and carrying an even larger amount of earth over it. The resulting mound of earth looks and works exactly like the above-surface-storage-pits regionally in use by humans to preserve beets or potatoes. On this food resource the mice depend during the long winter month, when the seed bank in the soil of their rather northern habitat is inaccessible under frozen earth and snow. Since these mounds on average consist of some 10-20 kg stored goods and 100-150 kg of earth, this is quite a formidable task for mice with an average weight of 10-15 g.
- (2) Harvesting and hoarding is not an individual but a communal task. The groups building and inhabiting the mounds consist of 4-14 not necessarily related individuals. Obviously in order to ensure the easy formation of the necessary work forces needed for the short harvest period, *Mus spicilegus* has largely forgone the overrating of kinship, male dominance and intraspecific aggressiveness characteristic for its nearest relatives in the genus *Mus*. Only traces of the intraspecific intolerance of *M. (m.) musculus* and *M. (m.) domesticus* are still noticeable. The seemingly higher mortality of wintering males might be the result of a short period of male-conta-male aggressiveness in february, before the break-up of the wintering groups.

As elaborated by BAUER (this volume), we consider the entire interconnected complex of more or less deviating traits and characters of *Mus spicilegus* as an adaptation to survive (and for periods even flourish) in a climate, that only in summer to some extent resembles the hot and  $\pm$  arid original homeland of the *Mus musculus* group of species.

## 12 Literatur

- ADAMCZEWSKA-ANDRZEJEWSKA, K.A. 1969: Estimation of number of young born on the basis of placental scars count in the laboratory mouse. — *Acta Theriologica* **19**: 263-267.
- ADLER, W., OSWALD, K. & FISCHER, R. 1994: Exkursionsflora von Österreich. — Stuttgart und Wien: E. Ulmer.
- ÅGREN, G., ZHOU, Q. & ZHONG, W. 1989a: Ecology and social behaviour of mongolian gerbils, *Meriones unguiculatus*, at Xilinhote, Inner Mongolia, China. — *Anim. Behav.* **37**: 11-27.
- ÅGREN, G., ZHOU, Q. & ZHONG, W. 1989b: Territoriality, cooperation and resource priority: hoarding in the mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus*. — *Anim. Behav.* **37**: 28-32.
- ANDERSSON, M. & KREBS, J. 1978: On the evolution of hoarding behaviour. — *Anim. Behav.* **26**: 707-711.
- ARNOLD, K. 1979: Die Land- und Forstwirtschaft im Burgenland. — Raumplanung Burgenland 1979 (3), Amt d. burgenländ. Landesreg. Eisenstadt.
- AUFFRAY, J.-C., MARSHALL, J.T., THALER, L. & BONHOMME, F. 1990: Focus on the nomenclature of European species of *Mus*. — *Mouse Genome* **88**: 7-8.
- AUSLÄNDER, D. & HELLWING, S. 1957: Observations écologiques sur les petits mammifères des écrans forestières de protection de „Valul Traian“; références spéciales concernant leur dynamique. — *Trav. Mus. Hist. nat. „G. Antipa“* **1**: 111-139.
- BAUER, K. 1960: Die Säugetiere des Neusiedlersee-Gebietes (Österreich). — *Bonn. zool. Beitr.* **11**: 141-344.
- BAUER, K. 1999: Evolution und Ausbreitungsgeschichte von *Mus spicilegus* Petényi, 1882 und *Mus musculus* Linnaeus, 1758. — Dieser Band: 89-108.
- BAUER, K., SPITZENBERGER, F. & UNTERHOLZNER, K. 1998: *Mus spicilegus* is part of the Slovakian fauna. — *Folia Zool.* **47**: 158-159.
- BARRY, J.W. 1976: Environmental effects on food hoarding in deermice (*Peromyscus*). — *J. Mamm.* **57**: 731-746.
- BERRY, J. 1970: The natural history of the house mouse. — *Field Studies* **3**: 219-262.
- BERRY, R.J. 1981: Biology of the House Mouse. — *Symp. Zool. Soc. London* **47**.
- BERRY, R.J. & BRONSON, F.H. 1992: Life history and bioeconomy of the House Mouse. — *Biol. Rev.* **67**: 519-550.
- BONHOMME, F., BRITTON-DAVIDIAN, J., THALER, L. & TRIANTAPHYLLIDIS, C. 1978: Sur l'existence en Europe de quatre groupes de souris (genre *Mus* L.) du rang espèce et semi-espèce démontrée par la génétique biochimique. — *C.R. Acad. Sc. Paris* **287**: 631-633.
- BONHOMME, F., CATALAN, J., BRITTON-DAVIDIAN, J., MORIWAKI, K., NEVO, E. & THALER, L. 1984: Biochemical diversity and evolution in the genus *Mus*. — *Biochem. Genet.* **22**: 275-303.

- BONHOMME, F., CATALAN, J., GERASIMOV, S., ORSINI, Ph. & THALER, L. 1983: Le complexe d'espèce du genre *Mus* en Europe Centrale et Orientale. 1: Genetique. — *Z. Säugetierkde* **48**: 78-87.
- BONHOMME, F., MIYASHITA, N., BOURSOT, P., CATALAN, J. & MORIWAKI, K. 1989: Genetical variation and polyphyletic origin of Japanese *Mus musculus*. — *Heredity* **63**: 299-308.
- BRAUNER, A. 1925: Über die Steppenmaus, *Mus musculus hortulanus* Nordm. — *Pallasia* **3**: 42-43.
- BRONSON, F.H. 1984: Die Anpassungsfähigkeit der Hausmaus. — *Spectrum Wiss.* 1984 **5**: 112-119.
- BURGENLÄND. LANDESARCHIV 1954: Allgemeine Landestopographie des Burgenlandes. Erster Band. Der Verwaltungsbezirk Neusiedl am See. — Eisenstadt: Selbstverlag.
- CHYZER, K. 1882: Reliquiae Petényianae. — *Termézet. Füzetek* **5**: 91-146 (*M. spicilegus* 125-134).
- DARVICHE, D. & ORSINI, Ph. 1982: Critères de différenciation morphologique de deux espèces de souris sympatriques: *Mus spretus* et *Mus musculus domesticus*. — *Mammalia* **46**: 205-217.
- DEMETER, A., CSORBA, G. & RÁCZ, G. 1993: Species identity and distribution of the mound-building mouse in Hungary. — Sixth Int. Theriol. Congr. Sydney 1993, Poster und Abstr., S. 72.
- DEOL, M.S. 1970: The determination and distribution of coat colour variation in the house mouse. — *Symp. Zool. Soc. London* Nr. **26**: 239-250.
- EIBL-EIBESFELDT, I. 1950: Beiträge zur Biologie der Haus- und der Ährenmaus nebst einigen Beobachtungen an anderen Nagern. — *Z. Tierpsychol.* **7**: 558-587.
- ELLENBERG, H. 1996: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 5. Aufl.— Stuttgart: E. Ulmer.
- ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. & PAULSSEN, D. 1992: Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2. Aufl.— *Scripta Geobot.* **18**.
- FESTETICS, A. 1961: Ährenmaushügel in Österreich. — *Z. Säugetierkde* **26**: 112-125.
- FREYE, H.-A. & FREYE, H. 1960: Die Hausmaus. Neue Brehm-Bücherei 268. — Wittenberg Lutherstadt: Ziemsen.
- FULK, G.W. 1977: Food hoarding of *Bandicota bengalensis* in a rice field. — *Mammalia* **41**: 539-541.
- GERASIMOV, S., NIKOLOV, Hr., MIHAILOVA, V., AUFRAY, J.-C. & BONHOMME, F. 1990: Morphometric stepwise discriminant analysis of the five genetically determined European taxa of the genus *Mus*. — *Biol. J. Linn. Soc. London* **41**: 47-64.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. & BAUER, K. 1994: Handbuch der Vögel Mitteleuropas 9: Columbiformes - Piciformes. 2. Aufl.— Wiesbaden: Aula-Verlag.
- GRESCHIK, E. 1910: Beiträge zur Kenntnis der Molaren der einheimischen Murinen. — *Aquila* **17**: 180-204.
- GRÜNEBERG, H. 1952: The genetics of the mouse. — Den Haag: Martinus Nijhoff.



- HAMAR, M. 1960: Zur Systematik, Verbreitung und Ökologie der Ährenmaus (*Mus musculus spicilegus* Petényi, 1882) in Rumänien (russ.). — Rev. Biol. **5**: 207-219.
- HANÁK, V. 1958: Beitrag zur Kenntnis der postnatalen Entwicklung der Hausmaus (*Mus musculus musculus* L.) I. Körper- und Haarwachstum. — Acta Soc. zool. Bohemoslov. **22**: 279-291.
- HELLWING, S. & GHIZELEA, G. 1963: Small mammals from the outskirts of Jassy. — Trav. Mus. Hist. Nat. „G. Antipa“ **4**: 497-519.
- HEPTNER, W.G. 1930: Über die Rassen von *Mus musculus* im östlichen Kaukasus (Zis- und Transkaukasien). — Zool. Anz. **89**: 5-22.
- HOI-LEITNER, M.K. 1989: Zur Veränderung der Säugetierfauna des Neusiedlersee-Gebietes im Verlauf der letzten drei Jahrzehnte. — Bonn. zool. Monogr. **29**.
- HOLZNER, W. 1970: Die Ackerunkrautvegetation des nördlichen Burgenlandes. — Wiss. Arb. Burgenland **44**: 196-243.
- HOLZNER, W. 1973: Die Ackerunkrautvegetation Niederösterreichs. — Mitt. bot. Arbeitsgem. Oberösterr. Landesmus. Linz **5**: 2-157.
- HORVAT, I., GLAVAC, V. & ELLENBERG, H. 1974: Vegetation Südosteuropas. — Stuttgart: G. Fischer.
- HORVÁTH, I. 1918: Kitaibel Pál állattani megfigyelései. — Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung. **16**: 1-26.
- HUDSON, J.W. & SCOTT, I.M. 1979: Daily torpor in the laboratory mouse, *Mus musculus* var. Albino. — Physiol. Zool. **52**: 205-218.
- JAKOBSON, M.E. 1981: Physiological adaptability: the response of the house mouse to variations in the environment. — In BERRY, R.J. (Hrsg.): Biology of the house mouse. Symp. Zool. Soc. London No. **47**: 301-335.
- KELLER, A. 1974: Détermination de l'âge de *Mus musculus* L. par l'usage de la dentition. — Rev. suisse Zool. **81**: 839-844.
- KITAIBEL, P. s. HORVÁTH 1918
- KOTENKOVA, E.V., OSYPOVA, O.V. & LYALYUKHINA, S.I. 1989: Repertory of postures and movements and seasonal changes in behaviour in social interactions in the mound-building mouse (*Mus hortulanus* Nordm.). — In SOKOLOV, V.E., KOTENKOVA, E.V., KRASNOV, V.R. & MESHKOVA, N.N. (Hrsg.): Domovaya mysh', S. 256-271. — Moskau: Inst. evol. Morph. Ekol. Akad. Nauk SSSR.
- KRATOCHVÍL, J. 1971: Die Hodengröße als Kriterium der europäischen Arten der Gattung *Apodemus* (Rodentia, Muridae). — Zool. Listy **20**: 293-306.
- LAPSHOV, V.A. 1989: House Mouse (*Mus musculus* ssp.) on oceanic islands. — In SOKOLOV, V.E., KOTENKOVA, E.V., KRASNOV, V.R. & MESHKOVA, N.N. (Hrsg.): Domovaya mysh', S. 63-79. — Moskau: Inst. evol. Morph. Ekol. Akad. Nauk SSSR.
- LOSAN, M.N. 1970: Grysnyy Moldavii I. — Kishinev: Akad Nauk Moldavskoj SSR.

- LYALYUKHINA, S.I., MICHAILENKO, A.G. & KOTENKOVA, E.V. 1989: Inventory-reference map of the range of the Moundbuilding Mouse (*Mus hortulanus* Nordm.) in the USSR. — In SOKOLOV, V.E., KOTENKOVA, E.V., KRASNOV, V.R. & MESHKOVA, N.N. (Hrsg.): Domovaya mysh', S. 28-51. — Moskau: Inst. evol. Morph. Ekol. Akad. Nauk SSSR, wiederholt in SOKOLOV, V.E., KOTENKOVA, E.V. & LYALYUKHINA, S.I. 1990: Biologija domovoj i kurganchikovoj myshej. S. 45-62. — Moskau: Nauka.
- MACHOLÁN, M. 1996: Morphometric analysis of European house mice. — Acta Theriol. **41**: 255-275.
- MARES, M.A. 1993: Desert rodents, seed consumption and convergence. — Bio Science **43**: 372-379.
- MEZHZHERIN, S.V. & KOTENKOVA, E.V. 1992: Biochemical systematics of house mice from the central Palearctic region. — Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **30**: 180-188.
- MIKES, M. 1971: Ecologic investigations on *Mus hortulanus* Nordmann in Vojvodina. — Matica srpska, sborn. prir. nauke **40**: 52-129.
- MOHR, E. 1954: Die freilebenden Nagetiere Deutschlands und der Nachbarländer. 3. Aufl.— Jena: VEB Fischer.
- MOJSISOVICS, A.v. 1897: Das Thierleben der österr.-ungar. Tiefebene. — Wien: A. Hölder.
- MORIWAKI, K., SAGAI, T., SHIROISHI, T., BONHOMME, F., CHENGHUAI, W., XINQUAO, H. & MEILEI, J. 1990: Mouse subspecies differentiation and H-2 polymorphism. — Biol. J. Linn. Soc. London **41**: 125-139.
- MORSE, D.H. 1980: Behavioral mechanisms in ecology. — Cambridge/Mass. und London: Harvard Univ. Press.
- MORTON, S.R. 1978: Torpor and nest-sharing in free-living *Sminthopsis crassicaudata* (Marsupialia) and *Mus musculus* (Rodentia). — J. Mamm. **59**: 569-575.
- MUCINA, L. 1993: Stellarietea mediae. — In MUCINA, L., GRABHERR, G. & ELLMAUER, Th. (Hrsg.): Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil I. Anthropogene Vegetation, S. 110-168. — Jena, Stuttgart, New York: G. Fischer.
- MUNTYANU, A.I. 1990: Ecological features of an overwintering population of the hillock mouse (*Mus hortulanus* Nordm.) in the south-west of the U.S.S.R. — Biol. J. Linn. Soc. London **41**: 73-82.
- MURARIU, D. 1981a: Contribution à la connaissance de la distribution et de l'écologie des mammifères de la zone du delta du Danube et du Lac Razelm (Roumanie). — Trav. Mus. Hist. nat. „G. Antipa“ **23**: 283-296.
- MURARIU, D. 1981b: La présence de *Mus musculus spicilegus* Petényi, 1882 dans le delta du Danube accompagné de son „parasite“ *Apodemus agrarius* (Pall., 1771). — Trav. Must. Hist. nat. „G. Antipa“ **23**: 297-304.
- MUSSER, G.G. & CARLETON, M.D. 1993: Family Muridae. — In WILSON, D.E. & REEDER, D.M. (Hrsg.): Mammal species of the world, S. 501-755. — Washington, London: Smiths. Inst. Press.
- NAUMOV, N.P. 1940: Ekologija kurganchikovoj myshi *Mus musculus hortulanus* Nordm. — Tr. In-ta evoljuz. morph. AN SSSR **3**: 33-76.

- OBERDORFER, H. 1990: Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 6. Aufl.— Stuttgart: E. Ulmer.
- ORSINI, Ph. 1982: Facteurs regissant de repartition des souris en Europe: Interet du modele souris pour un approche des processus evolutifs. — Thèse Univ. Sc. techn. Languedoc, Montpellier.
- ORSINI, Ph., BONHOMME, F., BRITTON-DAVIDIAN, J., CROSET, H., GERASIMOV, S. & THALER, L. 1983: Le complexe d'espèces du genre *Mus* en Europe centrale et orientale. II. Critères d'identification, répartition et caractéristiques écologiques. — Z. Säugetierkunde **48**: 86-95.
- PANAMAN, R. 1981: Behaviour and ecology of free-ranging female farm-cats (*Felis catus* L.). — Z. Tierpsychol. **56**: 59-73.
- PAPADOPOL, A. & GHIZELEA, G. 1965: Contributions à la connaissance de quelques mammifères de la région de Jassy. — Trav. Mus. Hist. nat. „G. Antipa“ **5**: 389-404.
- PASPALAEV, G., MARTINI, K. & PESCHEV, Z. 1950: Tschetiri novi formi bosajnishchi sa faunata na Bulgarija. — God. Sofiisk. univ. prirodno-mat. fak. (esvest. istorija) **3**: 231-233.
- PELIKÁN, J. 1974: On the reproduction of *Mus musculus* L. in Czechoslovakia. — Acta Sc. Nat. Brno **8** (12): 1-42.
- PETÉNYI, J.S. s. CHYZER 1882
- PETROV, B.M. 1992: Mammals of Yugoslavia. Insectivores and rodents. — Nat. Hist. Mus. Belgrade, suppl. 37.
- RAO, A.M.K.M. 1980: Demography and hoarding among the Lesser Bandicoot Rat *Bandicota bengalensis* in rice fields. — Säugetierkd. Mitt. **28**: 312-314.
- RIDGWAY, R. 1912: Color standards and color nomenclature. — Washington: Ridgway.
- ROTHMALER, W., SCHUBERT, R. & VENT, W. 1994: Exkursionsflora von Deutschland 4, Gefäßpflanzen: Kritischer Band. 8. Aufl.— Jena, Stuttgart: G. Fischer.
- RUSEV, I.T. 1989: Peculiarities of the ecology of *Mus hortulanus* Nordm. in foci of leptospirosis in rice fields in the Dunai delta. — In SOKOLOV, V.E., KOTENKOVA, E.V., KRASNOV, V.R. & MESHKOVA, N.N. (Hrsg.): Domovaya mysh', S. 201-208. — Moskau: Inst. evol. Morph. Ekol. Akad. Nauk SSSR.
- SAGE, R.D. 1981: Wild mice. — In FOSTER, H.L., SMALL, J.D. & FOX, J.G. (Hrsg.): The mouse in biomedical research. Vol. 1. History, genetics, and wild mice, S. 39-90. — New York, London, Toronto, Sydney, San Francisco: Academic Press.
- SAGE, R.D., ATCHLEY, W.R. & CAPANNA, E. 1993: House mice as models in systematic biology. — Syst. Biol. **42**: 523-561.
- SAUERZOPF, F. & TAUBER, A.F. 1959: Landschaft Neusiedlersee. Grundriß der Naturgeschichte des Großraumes Neusiedlersee. — Wiss. Arb. Burgenland **23**. Eisenstadt.
- SMITH, C.C. & REICHMAN, O.J. 1984: The evolution of food caching in birds and mammals. — Ann. Rev. Ecol. Syst. **15**: 329-351.
- SOKOLOV, V.E., KOTENKOVA, E.V., KRASNOV, V.R. & MESHKOVA, N.N. 1989: Domovaja mysh'. — Moskau: Inst. Evol. Morph. Ekol. Akad. Nauk SSSR.
- SOKOLOV, V.E., KOTENKOVA, E.V. & LYALYUKHINA, S.I. 1990: Biologija domovoj i kurganchikovoj myshej. — Moskau: Nauka.

- STANDKE, B. 1973: Jugendentwicklung von Haus-, Wald- und Gelbhalsmaus. — Bonn: Staatsexamensarbeit.
- STEINER, H.M. 1968: Untersuchungen über die Variabilität und Bionomie der Gattung *Apodemus* (Muridae, Mammalia) der Donau-Auen von Stockerau (Niederösterreich). — Z. wiss. Zool. **177**: 1-96.
- STODDART, D.M. 1970: Tail tip and other albinisms in voles of the genus *Arvicola* Lacépède, 1799. — Symp. Zool. Soc. London Nr. **26**: 271-282.
- STOLLMANN, A. 1998: Myš kopčiarka — živý pamätník Jána Šalamúna Petényiho. — Chránené územia Slovenska **35**: 33.
- TURNER, D.C. & MEISTER, O. 1988: Hunting behaviour of the domestic cat. — In TURNER, D.C. & BATESON, P. (Hrsg.): The domestic cat: the biology of its behaviour S. 111-121. — Cambridge, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney: Cambridge Univ. Press.
- UNTERHOLZNER, K. 1988: Ährenmaus (*Mus spicilegus*). — In SPITZENBERGER, F. (Hrsg.): Artenschutz in Österreich. — Grüne Reihe BM JFU **8**: 192-193.
- VANDER WALL, S.B. 1990: Food hoarding in animals. — Chicago und London: Univ. Chicago Press.
- WILD, A. 1993: Soils and the environment. — Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- WILLENIG, R. 1987: Die Hausmaus und ihr Doppelgänger — Beiträge zur Kenntnis der Ährenmaus, *Mus spicilegus* Petényi (I). — Diss. Univ. Wien.
- ZIMMERMANN, K. 1949: Zur Kenntnis der mitteleuropäischen Hausmäuse. — Zool. Jb. (Syst.) **78**: 301-322.

Adresse der Autoren:

Klaus UNTERHOLZNER  
Liniengasse 2A/9  
A-1060 Wien

Dr. Renate WILLENIG  
Barnabitengasse 12  
A-1060 Wien

# Evolution und Ausbreitungsgeschichte von *Mus spicilegus* Petényi, 1882 und *Mus musculus* Linnaeus, 1758

K. BAUER

## 1 Einleitung

Die Murinae (vgl. CARLETON & MUSSER 1984, MUSSER & CARLETON 1993) entwickelten sich vor etwa 14 Millionen Jahren (in der Folge jeweils MJ) in Südostasien aus hamsterähnlichen Vorfahren. Im Mittel- und Spätmiozän mit seinen in dieser Region der Alten Welt besonders wirksamen geologisch-geographischen und klimatologischen Umwälzungen (Verschmelzen der Afrikanischen und Arabischen Platten mit dem Eurasiatischen Kontinent und in der Folge rasche Auffaltung der europäisch-himalayischen Kettengebirge, Verschwinden des Thethys-Meeres und später vorübergehende Austrocknung des Mittelmeeres, gleichzeitig zunehmend kühler und trockener werdendes Klima) werden die seit dem Eozän in Gang geratenen Entwicklungen kräftig beschleunigt: Regen- und Hartlaubwälder werden zurückgedrängt und ihre Stelle von Trockenwäldern, vor allem aber von ausgedehnten Savannen und Steppen, eingenommen. Diese für die Tertiär-Biosphäre neuartigen Vegetationseinheiten fördern die rasche Radiation und Ausbreitung der zu weiträumiger Dominanz gelangenden Pflanzenfamilie der Gräser Poaceae. Mit anderen Wirbeltieren, die sich als Gramineennutzer spezialisieren, wie Bovidae und Equidae, erleben auch manche Nagetierfamilien, darunter die Muridae, eine ähnliche Blüte und rasche Radiation. Die nun in wechselnder Konstellation für längere Zeit bestehenden bleibenden Verbindungen zwischen Afrika, Europa und SW-Asien führen vom späten Frühmiozän bis ins Pliozän zu lebhaftem Austausch ganzer Faunenkomplexe zwischen diesen vorher gegeneinander abgeschlossenen Regionen (WINKLER 1994). Gleichzeitig halten der andauernde orographische Landschaftsumbau durch Hebungen und Senkungen, Öffnen und Schließen von Wanderpforten und -brücken und der Wandel von Flora und Vegetation auch Differenzierungs- und Speziationsprozesse im Artbereich im Gang (z.B. TCHERNOV 1992a, b).

Für die Systematik der Gattung *Mus*, neben *Rattus* sowohl aus historischen Gründen als auch wegen des Formenreichtums die wohl schwierigste Muriden-gattung, schuf MARSHALL (1977a, 1986) mit seiner vor allem auf sorgfältiger

Anwendung „traditionell“ vergleichend-morphologische Methodik unter Mitnutzung aller dem Feldbiologen zugänglichen Einblicke in Ökologie und Biologie der Tiere gestützten Synopsis der asiatischen *Mus*-Arten eine erste tragfähige Basis. Diese erfuhr durch chromosomale Befunde (GROPP et al. 1973, MARKVONG et al. 1973, 1975, MARSHALL 1975) eine weitere Stütze. Am Institut des Sciences de l'Evolution in Montpellier gelang schließlich, auf Grundlage vieler sich ergänzender biochemischer (Protein-Elektrophorese) sowie molekular-genetischer Untersuchungen an Kern- und Mitochondrien-DNA (mtDNA restriction fragment length polymorphism, Single copy nuclear DNA hybridization), die weit gehende Aufklärung des Komplexes von 5 taxa, die hinsichtlich ihrer Morphologie als modellhafte Doppelgängerarten (sibling species) gelten können, mit denen das Genus *Mus* in Europa vertreten ist. Gleichzeitig erfolgte dort die Erstellung eines gut fundierten Evolutionsschemas für die gesamte Gattung *Mus*. Bei Berücksichtigung des bei Muriden rascher als bei den meisten übrigen Säugetieren ablaufenden evolutiven Wandels besteht auch weit gehende Übereinstimmung mit dem (lückenhaften) Fossilnachweis (JACOBS & PILBEAM 1980, THALER 1986, BONHOMME 1986, SHE et al. 1990, BOURSOT et al. 1993; JACOBS & DOWNS 1994). Auch Neufunde, wie die Arten *Mus flynni*, *M. jacobsi* und *M. linnaeusi* (sic, korrekt *M. linnaei*) aus den pliozänen Siwalik-Schichten Pakistans und NW-Indiens fügen sich gut ein (z.B. PATNAIK et al. 1996). Die Fossilgeschichte von *Mus spicilegus* ist noch weitgehend unbekannt. Der Platz, der der Ährenmaus in diesem Stammbaumschema zugewiesen wird, lässt sich auch mit ersten paläontologisch-faunengeschichtlichen sowie ökologisch-biogeographischen Argumenten stützen. Für *Mus musculus*, besonders *M. (m.) domesticus*, haben AUFRAY et al. (1990b) und AUFRAY & BRITTON-DAVIDIAN (1992) bereits ein aktuelles Bild geliefert. Dieses soll im Folgenden vor allem für das bisher nur dürftig dokumentierte Kolonisationsgebiet der Östlichen Hausmaus *Mus (m.) musculus* durch einige weitere Daten ergänzt werden.

Das Genus *Mus* hat seine Wurzeln am Indischen Subkontinent. Dort erfolgte vor etwa 11 MJ die Aufspaltung in die vermutlichen Vorfahrgenera der lebenden Gattungen *Mus* bzw. *Rattus* und ihrer näheren Verwandten, und vor etwa 8,5 MJ die Abspaltung eines zur rezenten Gattung *Apodemus* führenden Zweiges. Vor etwa 5,7 MJ trat in Pakistan, wo auch der Schwerpunkt für die folgenden Entwicklungen zu liegen scheint, mit *Mus auctor* die erste, gegenwärtig dem Genus *Mus* zugerechnete Art auf. In mehreren quasi-simultanen Radiations-schüben kam es vor 4-5 MJ zur Differenzierung in die (Sub)Genera *Mus*, *Nannomys*, *Pyromys* und *Coelomys*. *Pyromys* besiedelt heute den Subkontinent von Pakistan bis Sri Lanka und Indochina. Die 5 lebenden Arten sind meist stachelhaarig und bewohnen den Gras- oder Zwergbambus-Unterwuchs von Monsunwäldern. *Coelomys* (gleichfalls 5 lebende Arten) entwickelte sich zum vorwiegend insektivoren Feuchtwaldbewohner mit Vorkommen von Südindien bis Thailand und im Moos- und Nebel-Bergwald mehrerer Vulkane in Sumatra und Java. Zur Gattung oder Untergattung *Nannomys* schließlich, die wegen der großen

Ähnlichkeit lange als mit *Mus s.str* besonders nahe verwandt galt, gehören alle etwa 19 afrotropischen Arten des Verwandtschaftskreises. Ihr mit 3,5 MJ vorerst ältester Fossilnachweis kommt aus pliozänen Schichten Äthiopiens.

Auch die weitere Evolution des verbliebenen Subgenus *Mus* konzentrierte sich auf den Indischen Subkontinent. Alle hierher gehörigen Arten haben 40 akrozentrische Chromosomen, nur bei *M. (m.) domesticus* kam es sekundär durch Robertsonsche Chromosomenfusion (centric fusions) zur Ausbildung einer Vielzahl von Chromosomenrassen mit wechselnder Zahl metacentrischer Chromosomen und entsprechend reduzierten Chromosomenzahlen. Alle Arten ernähren sich granivor und ergänzen die energiereiche, aber relativ proteinarme Samen-nahrung vor allem in der Fortpflanzungszeit durch Insektenjagd. Alle sind Bodenformen und bewohnen Gras- und Staudenfluren in Trockenwald und -busch, unter und zwischen Felsen, in Gestrüpp, Steppen und Ackerland (z.B. PRAKASH 1975, ROBERTS 1977, MARSHALL 1977b). Fünf rein orientalische Arten, *M. booduga*, *dunni*, *caroli*, *cookii* und *cervicolor* haben sich vor 2,4-1,75 MJ von der Stammform der verbleibenden *M. musculus*-Gruppe getrennt. Als deren direkte Stammform kommt *Mus linnaei* in Frage, die kürzlich aus einer auf etwa 2 MJ datierten Schicht der Pinjor-Formation der Siwalik-Schichten bei Chandigarh/NW-Indien beschrieben wurde (PATNAIK 1996, PATNAIK et al. 1996). Nach Art und Umfang des bemerkenswert großen genetischen Polymorphismus (Isozyme, mtDNA) der dortigen rezenten Populationen scheint die *musculus*-Gruppe auch ihre weitere Differenzierung in NW-Indien und Pakistan durchlaufen zu haben (BOURSOT et al. 1996, DIN et al. 1996). Wohl in diesen tropischen und subtropischen Trocken-gebieten erwarb diese Mäusegruppe ohne Änderung des „Generalisten-Habitus“ ökophysiologische Anpassungsmerkmale ausgeprägter Wüstentiere, wie geringen Wasserbedarf und Wasserverbrauch durch Evaporation und Exkretion (trockener Kot, hohe Urinkonzentration, ungewöhnlich hoher Urin-Salzgehalt), die noch die Hausmäuse *M. (m.) musculus* und *domesticus* auszeichnen (z.B. KOFORD 1968, FERTIG & EDMONDS 1969), und die als sehr wesentliche Präadaptation den späteren Kommensalen die Besiedlung selbst anthropogener Trockenhabitate wie Speicher und Kühllhäuser erlauben werden. Hand in Hand mit weiter gehender Differenzierung breitete sich dieser Zweig des Subgenus *Mus* von Pakistan westwärts nach Afghanistan, Iran und in den Mittleren Osten aus (BOURSOT et al. 1993, 1996, DIN et al. 1996). Schon im Altpleistozän (Apsheronium/Biharium) erscheinen solche Mäuse vom Typus *Mus „musculus“* auch weiter nördlich auf der Apsheron-Halbinsel im Kaspri (ARGYROPULO 1941) und nordwestlich im Kaukasus (VERESHCHAGIN 1959, 1967), mindestens vorübergehend sogar in der Moldau-Republik und bei Odessa/Ukraine an der NW-Küste des Schwarzen Meeres (SHEVCHENKO 1965, MAUL 1990).

Nach den molekulargenetischen Daten spaltete sich diese Stammgruppe aller europäischen *Mus*-Arten vor etwa 1 MJ in drei Linien auf. Die erste der drei Linien, *M. spretus*, erweiterte das Gattungsareal südlich des Mittelmeeres bis in den Maghreb und erreichte von dort aus die Pyrenäenhalbinsel und Südfrankreich.

Ein früher Nachweis von *M. „musculus“* (wohl *spretus*, doch steht eine kritische Revision aus) im Languedoc ist 6 000-8 000 Jahre alt, größere Verbreitung erlangte *M. spretus* im mediterranen Frankreich erst mit der fortschreitenden Entwaldung und Ausbreitung der Landwirtschaft nach dem Ende der Bronzezeit (POITEVIN et al. 1990). Eine zweite Linie, *M. macedonicus/spicilegus*, schaffte den Übergang aus den (Sub)Tropen in die submediterranen und gemäßigt kontinentalen Trockengebiete östlich und nordöstlich des Mittelmeeres und die dritte, *M. musculus*, scheint eine weitere Differenzierung zunächst vor allem durch genetische Isolation von Populationsgruppen in den Bergländern um das Iranische Plateau durchgemacht und von dort aus später die Halbwüsten- und Trockensteppen zwischen Kalmückensteppe und Mongolei besiedelt zu haben.

Die ursprünglichere der beiden aus der zweiten Linie hervorgehenden lebenden Arten ist zweifellos *M. macedonicus*, die sich zwar einem gemäßigten Klima angepasst hat, in Biologie und Ökologie aber sonst nicht grundsätzlich von den indo-pakistanischen *Mus*-Arten abweicht. Wie diese und viele andere granivore Bewohner von Trockenlandschaften, in denen ein erheblicher Teil der krautigen Flora die Zeit der Vegetationsruhe im Samenstadium durchlebt, bezieht sie zweifellos einen Großteil der winterlichen Nahrung aus der Samenbank des Bodens.

Mit der Besiedlung der Mediterranäis im Süden und Westen durch *M. spretus* und im Osten durch *M. macedonicus* waren die Möglichkeiten zu weiterer Expansion für einen solchen Lebensformtyp offenbar ausgeschöpft. Weiterer Raumgewinn wurde erst durch den Zugang zu einer verlässlichen ganzjährigen Nahrungsbasis anderer Art möglich. Die Evolution der beiden später nach Europa einwandernden Linien schlug dazu zwei sehr unterschiedliche Wege ein: *M. spicilegus*: Anlage von Wintervorräten wie bei den in der zonalen Verbreitung ähnlichen Hamstern Cricetinae; *M. musculus*: Übergang zu Nahrungsparasitismus bzw. Kommensalentum beim Menschen.

## 2 *Mus spicilegus*

Nach BONHOMME et al. (1983) sind *M. macedonicus* und *M. spicilegus* die beiden nächstverwandten *Mus*-Arten. Von 42 untersuchten loci an nukleären Genen erwiesen sich nur 6 % als verschieden und dieser geringe genetische Abstand wird auch durch die mtDNA-Daten bestätigt. Den Nei-Index für die genetische Distanz, der für die übrigen europäischen *Mus*-Arten 0,25-0,45 beträgt, errechneten BONHOMME et al. (1983) und MEZHHERIN & KOTENKOVA (1992) entsprechend mit nur 0,093 bzw. 0,037. Am Artstatus besteht dennoch kein Zweifel, da *M. macedonicus* und *M. spicilegus* in der Küstenebene Bulgariens ohne Hybridisierung syntop nebeneinander leben.

Gut belegt ist die Fossilgeschichte von *M. macedonicus* bisher nur in Israel, wo die Art sehr spärlich seit dem Mittelpleistozän vorzukommen scheint, seit



120 000 Jahren dann andauernd präsent ist und sich von der Pleistozän-Holozän-Wende (10 000 v.Chr.) an mit *M. (m.) domesticus* die ökologischen *Mus*-Nischen teilt (AUFFRAY et al. 1990b). Auf der Balkanhalbinsel, wo sich die „typisch mediterrane Ausrichtung in Verbreitung und Ökologie“ von *M macedonicus* besonders deutlich abzeichnet (z.B. AUFFRAY et al. 1990a, PETROV 1992) liegen erste spärliche Belege von *Mus* bisher nur aus mittel- bis spätleistozänen Spaltenfüllungen aus der Umgebung von Athen/Attika vor (VAN DE WEERD 1973). Nach knapper Beschreibung und Abbildungen lassen sie sich wohl auf *M. macedonicus* beziehen. In warmen Phasen vom Mittelpleistozän (Biharium — etwa 0,5 MJ vor heute) bis ins letzte Interglazial sind in Höhlen-, Spalten- und Travertinfundplätzen der Ungarischen Mittelgebirge mehrmals *Mus*-Reste deponiert worden. Zum Teil erhielten diese Funde durch M. KRETZOI zwar (Manuskript) Namen wie *Mus (Budamys) synanthropus* und *M. (B.) solymoensis*, doch wurde keiner davon eingehender bearbeitet (Literatur bei JÁNOSSY 1986). Nach spärlichen deskriptiven Angaben, wenigen veröffentlichten Maßen, besonders aber einigen Zeichnungen (z.B. JÁNOSSY 1962: Taf. II: 1, 2; KRETZOI & VERTES 1965: Fig. 3:5) scheinen alle diese Nachweise recht gut auf *M. macedonicus/spicilegus* zu passen. Wohl gegen Ende des Mittelpleistozäns hat sich *M. spicilegus* aus *M. macedonicus* entwickelt (vgl. S. 92). Der Zeitpunkt der Differenzierung von *M. spicilegus* und *M. macedonicus* wird auf Grund des molekulargenetischen Befundes mit 0,25-0,3 MJ vor heute angegeben (BONHOMME et al. 1983; SHE et al. 1990). Paläontologischer, systematischer und ökologischer Befund ergänzen sich: Die Fossilnachweise am Rande der Großen Ungarischen Tiefebene fallen in die Tarkö- (Tarkö-Felsnische), Vértesszöllös- (Travertine von Vértesszöllös und Várhegy/Budapest), Solymár- (Ördöglyuk-Höhle bei Solymár) und Süttö-Phasen (Süttöer Spalten 6/3, 9) der ungarischen Pleistozän-Faunenfolge und damit jeweils in ausgeprägt klimabegünstigte Warmphasen. Süttö ist der einzige Abschnitt im ungarischen Pleistozän, in dem sogar eine mediterrane Leitform wie *Testudo graeca* im pannonischen Donaubecken auftrat. Diese *Mus*-Vorkommen bestanden anscheinend jedes Mal nur kurz – nicht nur in ausgesprochenen Kaltphasen, sondern schon bei Rückkehr „normaler“ mitteleuropäischer Bedingungen scheint die Gattung wieder im Donaubecken zu fehlen (JÁNOSSY 1961, 1969, 1986, 1996). Als für ein solches Fluktuieren der Arealgrenze verantwortlicher Faktor drängt sich schon wegen der offensichtlichen Beziehung zur Temperatur vor allem das Klima auf. In der Klimaklassifikation von TROLL/PAFFEN (in MÜLLER 1987) etwa bedeutet der Schritt von den Küsten der Ägäis in die Ungarische Tiefebene den Wechsel aus einem „winterfeucht-sommertrockenen Mittelerranklima“ in ein Übergangsbereich zwischen dem zonal herrschenden „subozeanischen kühlgemäßigten Waldklima“ und einer regionalen Klimainsel mit „winterkaltem Feuchtsteppenklima“. Als auffälligste ökologische Neuerung bringt ein solcher Wechsel eine winterliche Schneedecke mit sich, deren Dauer trotz eines winterlichen Niederschlagsminimums in Ungarn gegenwärtig in der Ebene und den Hügelländern 25-50 (in den Mittelgebirgen bis 100) Tage beträgt (PÉCSI & SÁRFALVI 1962). Rezent-holozäne und pleistozäne Klimabedingungen

sind zwar nicht direkt vergleichbar. Für unser Argument indes reicht es, dass im Einzelnen zwar ganz unterschiedliche, in ihrer Größenordnung aber doch vergleichbare Klimazonierungen angenommen werden müssen (FRENZEL 1967, 1968, LANG 1994, ADAMS & FAURE 1997).

Die Neuerung in der Ökologie von *M. spicilegus* gegenüber allen anderen, phylogenetisch älteren *Mus*-Arten ist die durch die kollektiven Wintervorratslager (dazu UNTERHOLZNER & WILLENIG, dieser Band) gewonnene Unabhängigkeit von der winterlichen Nahrungsbasis der übrigen, in im Wesentlichen schneefrei bleibenden Trockenlandschaften lebenden nicht-kommensalen *Mus*-Arten. Diese Spezialisierung hat es der Art ermöglicht, sich über 7-8 Breitengrade über das Verbreitungsgebiet der übrigen nicht-kommensalen *Mus*-Arten hinaus nach Norden auszubreiten und dabei weite Teile der Steppenzone der Ukraine sowie die Waldsteppenlandschaften an unterer und mittlerer Donau zu besiedeln. Die Frage nach dem Wie eines solchen ökoethologischen Evolutionsschrittes muss vorerst unbeantwortet bleiben. Zum Wann und Wo sind begründbare Vermutungen möglich. Als Zeitpunkt kommt wohl nur eine der Kaltphasen des Mittel- oder Jungpleistozäns in Betracht, die *M. macedonicus/spicilegus*, zurückgedrängt in kleine „mediterrane“ Reliktstandorte, überdauern konnte. Sowohl das Ausdauern in einem kaltzeitlichen Refugium als auch die Wiederausbreitung setzt das Vorhandensein von ausgedehnten Therophytenfluren voraus, an die die Art wie alle anderen nicht-synanthropen *Mus*-Arten gebunden ist (vgl. UNTERHOLZNER & WILLENIG, dieser Band). Das Vorkommen derartiger annualer Kraut- und Gramineengesellschaften wird beim Übertritt von Halbwüsten über Trockensteppen und mediterrane Fels- und Schotterfluren in die Steppen- und Waldsteppenzone mit ihren geschlossenen Rasen aus perennierenden Stauden und Gräsern immer stärker auf extrazonale Sonderstandorte offener Störflächen mit deren kurzlebiger Pioniervegetation eingeeengt. Daher ist die verbleibende Auswahl denkbarer primärer Ährenmaus-Habitate gering. „Natürliche“ Standorte dieses Typs treten in den anthropogen geprägten extramediterranen südost- und mitteleuropäischen Landschaften der Gegenwart nur selten oder auf zu kleiner Fläche auf. Dagegen nahmen sie mindestens in Abschnitten der kryokratischen und protokratischen Phasen jedes Glazial-Interglazial-Zyklus wohl ausgedehnte Flächen ein. Wahrscheinlich war *M. spicilegus*, bevor der Mensch ab dem Neolithikum mit dem Feldbau neue ökologische Nischen schuf und damit auch unserer Art neue Räume und Nahrungsquellen erschloss, ein Bewohner ökotonaler Standorte am Rand der großen Stromtäler oder Flussmündungen im Steppen- oder Waldsteppengürtel im Westen und Norden des Schwarzen Meeres. Auch wenn jetzt der Schwerpunkt der Vorkommen eher auf grundwasserfernen Standorten liegt, könnte ein Beginn der Entwicklung zum Vorratshügelbau im Einflussbereich temporär hoher Grundwasserstände, etwa am Rand des Donaudeltas oder im Vorland von Schwarzmeer-Limanen, erklären helfen, weshalb die Vorratsspeicher nicht wie die aller anderen Vorräte speichernden Nagetiere unterirdisch, sondern über der Erde angelegt werden. Derartig lokalisiertes Vorkommen könnte auch das

weit gehende Fehlen fossiler und subfossiler Funde verständlich machen. Wie bei *M. macedonicus* und *M. spretus* deutet die gegenüber den *M. musculus*-Semispecies stark reduzierte genetische Variabilität von *M. spicilegus* (Heterozygotiegrad der untersuchten Populationen 0,05 (0,02-0,7) gegen 0,08-0,09 (0,02-0,15) auch auf zeitweilige Populations-Engpässe im Laufe ihrer jüngeren Evolution hin (SAGE et al. 1993). DAVID & KETRARU (1970), LOSAN & SKRAMTRAY (1972) und DAVID (1973) verzeichneten *Mus* „*musculus*“ für die Höhlenfaunen der Moldau-Republik für Spätpleistozän, Alt- und Jungholozän, u.a. aus einer jungpaläolithischen „Szeletien“-Schicht (etwa 33 000 v.Chr.), aus Mesolithikum und Mittelalter. Genauere Daten und eine Beschreibung des Materials liegt nicht vor, doch können die beiden älteren Angaben nur auf *M. macedonicus/spicilegus* bezogen werden. Besonderes Interesse beanspruchen schließlich spärliche Funde von *Mus* sp., die in borealen Straten der Peskö-Höhle bei Bretka im Südslowakischen Karst am Nordrand der Großen Ungarischen Tiefebene gemacht wurden. *Mus* tritt in diesen Schichten, die von endpleistozän/frühholozänen Löß- und Lehmschichten unter- und einer Schicht mit spätneolithischer Keramik vom Typ der Badener Kultur überlagert werden, als Glied einer artenreichen Waldsteppenfauna auf, von der einzelne charakteristisch spätpleistozäne Elemente wie Zwergpfeifhase *Ochotona pusilla*, Zwiebelmaus *Microtus gregalis* und Steppenstreifenmaus *Sicista subtilis* dort bis an die Grenze Atlantikum/Subboreal überdauert haben (LOŽEK et al. 1989). Als älteste taxonomisch wirklich gesicherte Nachweise von *M. spicilegus* müssen jedoch vorerst mesolithische Funde in den Höhlen der Süd-Krim gelten, von denen GROMOV (1961: Fig. 17) eine ins Tardenoisien datierte Oberkieferzahnreihe und eine als azilienzeitlich eingestufte Mandibel abbildete. Ein weiter ins Detail gehendes Bild der holozänen (Wieder)Ausbreitung von *M. spicilegus* lässt sich noch nicht zeichnen. Einerseits wurden die gewöhnlich auch dürftigeren „Hausmaus“-Funde in subfossilen und archäologischen Fundkomplexen nirgends sonst so gründlich dargestellt; andererseits sind datierte pleistozäne und frühholozäne Funde von *Mus* in Europa insgesamt nach wie vor selten.

### 3 *Mus musculus*

Nach nuklear- und mtDNA-genetischen Daten begann die Differenzierung der (Super)Species *M. musculus* vor etwa 0,5-0,9 MJ in NW-Indien und Pakistan, wo sich noch die rezenten Populationen durch starke kleinräumige geographische Variation, den Erhalt ursprünglicher Gen-Polymorphismen und hohe Nucleotid-Diversität auszeichnen (BOURSOT et al. 1993, BOURSOT et al. 1996, DIN et al. 1996). Die von Mosaik-Evolution des Genoms begleitete Radiation in die Semispecies *M. (m.) domesticus*, *M. (m.) musculus*, *M. (m.) bactrianus* und *M. (m.) castaneus* verlief parallel zu deren Ausbreitung von diesem Zentrum bzw. von dem schon früh besiedelten Iranischen Plateau. Dort und im westlich davon gelegenen Gebiet des „Fruchtbaren Halbmondes“ kam es auch zur Ausbildung

des Kommensalismus (BOURSOT et al. 1993). In dem nach Radiokarbonaten vor mindestens 8 000-7 000 v.Chr. bewohnten, 8 m hohen, frühneolithischen Tepe Ganj Dareh/Bâkhtaran im West-Iran enthielt die unterste, akeramische Schicht (E) nur Skelettreste von *Meriones* sp. und *Ellobius fuscocapillus*. *Mus musculus* (s.l.) trat erstmals in der durch Lehmziegel-Mauerwerk, keramische Vorratsbehälter und Hinweise auf Ziegenhaltung markant abgesetzten Schicht D auf und war von Schicht C an recht häufig (HESSE 1979). AUFFRAY et al. (1988), BRITTON-DAVIDIAN (1990) und AUFFRAY (1993) konnten zeigen, dass *M. (m.) domesticus* erstmals etwa 10 000 v.Chr. in den reichen in Israel geborgenen frühholozänen Höhlenfaunen erscheint und dann ab dem 7. Jahrtausend v.Chr. in Siedlungen im Bereich des Goldenen Halbmondes auftritt. Den frühesten Hinweis auf wohl sicher synanthropes Vorkommen von Hausmäusen lieferte der Fund von Skelettresten von etwa 75 Individuen in einem frühen Gebäudekomplex (etwa 6 500 v.Chr. der frühneolithischen Stadtsiedlung Catal Hüyük in Südanatolien (BROTHWELL 1981).

Die frühen Kommensalenpopulationen von *M. musculus* (s.l.) wird man sich in ihrer ökologischen Einpassung ähnlich vorstellen dürfen wie die bei der Expansion in die Levante mit ihr in Kontakt kommende Stachelmaus *Acomys cahirinus* — fakultativ kommensal, durch diesen lockeren Anschluss an den Menschen aber noch keineswegs allen klimatischen u.a. Einschränkungen („restraints“) ihrer Umwelt entzogen. Dass der Erwerb einer synanthropen Lebensweise nur allmählich erfolgte, machen die weiteren Abläufe deutlich, die für die Westliche Hausmaus *Mus (m.) domesticus* bereits gut durch Daten belegt sind.

*Mus (m.) domesticus*: Die von AUFFRAY et al. (1990b), AUFFRAY & BRITTON-DAVIDIAN (1992) und AUFFRAY (1993) zusammengetragenen Dokumente belegen, dass die Ausbreitung im Neolithikum zunächst nicht über die Levante hinausging. Erst nach einer Pause von mehreren Jahrtausenden geriet sie wieder in Gang, machte in der Bronzezeit dann sehr rasche Fortschritte und überrollte innerhalb weniger Jahrhunderte das ganze Mittelmeerbecken: In die Bronzezeit, etwa zwischen (3 000) 2 500 und 1 000 v.Chr., fallen die ersten Nachweise in Italien, auf Sardinien, Korsika und Balearn, in Ost- und Südspanien und in Portugal. Wahrscheinlich wurde in dieser Zeit sogar die später bis zur Entdeckung durch die Portugiesen 1418 wieder in Vergessenheit geratene Insel Madeira erreicht. Spärliche subfossile Reste von dort sind ähnlich wie die Hausmäuse aus der Bronzezeit Südspaniens auffallend großwüchsig (PIEPER 1981), und könnten ähnlichen Alters sein. Schon in der vorrömischen Eisenzeit erreichte die Ausbreitung von *M. (m.) domesticus* das mediterrane Südfankreich (425 v.Chr. Lattara/Lattes, Hérault: SENEGAS & POITEVIN 1996), Süd- bzw. Mittelengland (Dorset: CORBET 1974; Derbyshire: YALDEN 1977; Lincolnshire: T. & R. GOODBURN in BROTHWELL 1981; Hampshire: COY 1984) und römerzeitliche Funde sind von der Südküste Englands nordwärts bis Yorkshire dann nicht mehr ungewöhnlich (BROTHWELL 1981). Das Vordringen ins west- und mitteleuropäische Binnenland dagegen begann sehr zögernd und nach den bisher

vorliegenden Funden erst in der Römerzeit: Die frühesten Nachweise kommen aus Les Illetes/Dep.Alpes (0-300 n.Chr.; DE ROGUIN 1989), Augst/Basel-Land (1. Jhd. n.Chr.; SCHMID 1984) und Nijmegen/Gelderland (2. Jhd. n.Chr.; ZEILER 1997). In Deutschland tritt die Hausmaus im heutigen Areal von *M. (m.) domesticus* erstmals um 810-1020 n.Chr. in Haithabu/Schleswig-Holstein (REICHSTEIN 1974 und 1991), um 1200-1226 n.Chr. bei Hattingen(an der Ruhr)/Nordrhein-Westfalen und gleichfalls im 13. Jhd. bei Höxter (an der Weser)/Nordrhein-Westfalen auf (REICHSTEIN 1981, 1990).

#### 4 *M. (m.) musculus*

Die Östliche Hausmaus gelangte durch das Schwarzmeer- und Donaugebiet nach Mittel- und Nordeuropa. Im Vergleich mit *M. (m.) domesticus* ist die Dokumentation dieser Arealexansion noch dürftig, gleichwohl zeichnet sich ein erstes grobes Muster ab. AUFFRAY et al. (1990b) hielten noch für möglich, dass dieser Einwanderungsweg Hausmäusen bereits vor dem Seeweg durch das Mittelmeer und entlang der Atlantikküste offen gestanden hätte. Als wichtigste Stütze für diese Annahme diente eine Mitteilung von CORDY & STASSART (1982), die in einer Liste von Kleinsäugerresten von der bandkeramischen Fundstelle La Place St. Lambert/Provinz Lüttich (4750-4300 v.Chr.) auch *M. musculus* nannten. Bei Sichtung der Quelle beschränkt sich der gesamte „Befund“ allerdings auf eine Arten-Tabelle mit Angabe von Fundzahlen. Danach lag *M. musculus* in einem einzigen Stück vor, von dem nicht einmal gesagt wird, um welches Skelett- oder Gebisselement es sich handelt. Die Autoren lassen auch nicht erkennen, dass ihnen die faunengeschichtliche Relevanz eines solchen Fundes bewusst gewesen wäre. Mehrfache Bemühungen um nähere Angaben blieben vergeblich. Unter solchen Umständen und bei einem zeitlichen Abstand von mehr als 3 000 Jahren zu allen übrigen, insgesamt bemerkenswert einheitlichen Erstfunddaten von *M. musculus* in NW-Europa kann diese Angabe nur als Irrtum angesehen werden und unbeachtet bleiben. Auch ein weiterer, oft zitierter früher „Nachweis“ der Hausmaus in den Niederlanden ist wohl zu vernachlässigen: IJZEREERF (1981) lagen bei der Auswertung des Tierknochenmaterials aus der Bronzezeit-Grabung Bovenkarspel/Noord-Holland etwa 900 Kleinsäugerreste vor, von denen nur die 114 Mandibeln in die Untersuchung einbezogen wurden. Von diesem bemerkenswert reichen Untersuchungsgut wurden 59 Stücke als *M. musculus* bestimmt. Die Publikation enthält zwar keine Maße oder morphologischen Angaben zu den Kleinsäugerbelegen, ist aber recht gut illustriert. Auf den Photos 63F und 64 wurden 1 Mandibel und 6 Zahnreihen abgebildet, die zeigen, dass in Wahrheit nicht Hausmäuse, sondern Waldmäuse *Apodemus* cf. *sylvaticus* vorlagen. Das Belegmaterial blieb trotz mehrmaliger Bemühungen bisher unzugänglich. Da die Illustrationen 63A und 63D bei IJZEREERF (1981) jedoch weitere Fehlbestimmungen erkennen lassen, bietet der gesamte Kleinsäuger-Abschnitt dieser (sonst sorgfältig gearbeiteten) Monographie bis zu seiner

Neubearbeitung keinerlei faunengeschichtliche Hilfe. Damit verbleiben für die Expansion von *M. (m.) musculus* nach Mittel- und Nordeuropa vorerst nur die wenigen folgenden Zeitmarken, die andeuten, dass die Östliche Hausmaus ihr mittel- und nordeuropäisches Teilareal wohl nicht vor, sondern eher später als *M. (m.) domesticus* erreichte:

Als frühesten ungarischen Nachweis akzeptierten AUFFRAY et al. (1990b) das Vorkommen der Art in der bronzezeitlichen Schicht im Nagyoldal-Schacht im Karst von Aggtelek (1500-1300 v.Chr.; KORDOS 1978). Etwa die selbe Zeitstellung (1600/1500-1300/1200 v.Chr.) gilt für das erste bekannt gewordene Auftreten in Österreich: Unter den Beuteresten eines Steinkauzes *Athene noctua*, der beim Verfall eines Grabhügels des großen Hügelgräberfeldes der Mittelbronzezeit in Pitten/Niederösterreich verunglückte, fand sich ein einzelner Oberkiefer-Schneidezahn von *Mus*. Eine sichere Unterscheidung der beiden in Betracht kommenden Arten *M. musculus* und *spicilegus* ist an Hand eines derart fragmentarischen Fundes nicht möglich, doch sprechen die kräftig ausgebildete Mus-Kerbe an der Kaufläche, die Fundsituation und der Fundort in einem Voralpental eher für *M. musculus* (BAUER & WOLFF 1985). Der zeitlich nächste Nachweis stammt aus der Mitte des 5. Jhds. v.Chr. und kommt aus einem späthallstatt- bis frühlatènezeitlichen Wohnplatz bei Niedererlbach/Kr.Landshut in Niederbayern (REICHSTEIN 1987). Ein fragmentarisches Cranium aus dem Bereich des Auxiliarkastells zum Limes-Legionslager Carnuntum (0-100 n.Chr. K. KUNST in Vorber.) zeigt mehrere der charakteristischen *musculus*-Merkmale. Siebe- und Schlämmproben aus dem Bereich eines spätantiken Pilgerheiligtums (550-580 n.Chr.) auf dem Hemmaberg/Völkermarkt in Kärnten schließlich, für die Dr. G. FORSTENPOINTNER und Mitarbeitern zu danken ist, förderten Reste von mindestens 3 (-5) Individuen zu Tage (BAUER in Vorber.). Zu dieser Zeit war *M. musculus* in Kärnten offensichtlich bereits so gut etabliert, dass auch die teilweise Entvölkerung des Landes nach der Aufgabe der Donauprovinzen und der Rückführung der romanischen und romanisierten Bewohnerschaft Norikums nach Italien im Jahre 488 das Vorkommen nicht mehr gefährdete.

Zwischen Donau und der südlichen Ostseeküste besteht eine merkwürdige Fundlücke, für die archäozoologische Hinweise auf Hausmaus-Vorkommen bisher erst mit dem ausgehenden Mittelalter einzusetzen scheinen (z.B. Lübeck, 15.-17. Jhd.; QUADE 1984).

## 5 Die Besiedlung Skandinaviens

Der früheste *Mus*-Nachweis in Dänemark in einer Siedlung der Dänischen Eisenzeit (500-0 v.Chr.) auf der Insel Melleholm im Limfjord/Nordjütland wird der Westlichen Hausmaus *Mus (m.) domesticus* zugeschrieben, ist aber noch nicht ausführlicher publiziert (AUFFRAY et al. 1991, AUFFRAY 1993, K. AARIS-SORENSEN briefl.). Möglicherweise handelt es sich um eine kurzlebige Ein-

schleppung an einer schon damals verkehrswichtigen Wasserstraße, denn gegenwärtig liegt der Fundort inmitten des nordjütischen Teilareals der Östlichen Hausmaus *Mus (m.) musculus* und auch zeitlich liegt der Fund recht isoliert. Die zeitlich und räumlich nächsten Vorkommen sind für mehrere hochmittelalterliche Siedlungen im Bereich der schwedischen Ostseeküste belegt: Eketorp und Tornrör/Öland (1000-1300, vor allem 12./13. Jhd.; BOESSNECK & VON DEN DRIESCH 1979; LEPIKSAAR 1980), Oxiegarden Väst/Schonen (LEPIKSAAR in BROTHWELL 1981). Dazu ein früher binnenländischer Nachweis aus dem Nonnenkloster Gudhem/Västergötland (1300-1500 n.Chr.; LEPIKSAAR 1975). Da mittlerweile bekannt ist, dass die *M. (m.) musculus*-Populationen Schwedens, zwar normale Kern-DNA, dazu aber regelmäßig die matrilinear vererbte Mitochondrial-DNA von *M. (m.) domesticus* aufweisen, ließ sich das Herkunftsgebiet dieser Kolonisten auf die genetisch komplexe Hybridzone der beiden Semispezies in Ostholstein einengen (FERRIS et al. 1983, PRAGER et al. 1993). Der Umstand, dass *M. (m.) domesticus* im Süden der Jütischen Halbinsel bis zur Ostseeküste vorstieß, ist wohl mit dem spätestens seit der Römerzeit intensiven, den Küsten und Binnengewässern folgenden Handelsverkehr dieses Raumes in Zusammenhang zu bringen. Auch die Fernausbreitung von *M. (m.) musculus* folgte wohl in erster Linie dem Binnen- und Küstenschiffsverkehr (Karten z.B. bei JANKUHN 1986). Weitere archäozoologische Nachweise aus den Räumen zwischen Nord- und Ostsee sowie zwischen Donau, Oder und Weichsel wären deshalb von ganz besonderem Interesse.

Die beiden kommensalen Hausmäuse *M. (m.) musculus* und *M. (m.) domesticus* sind also sehr junge Glieder der mitteleuropäischen Fauna. Für *M. (m.) domesticus* haben schon AUFFRAY et al. (1990b) darauf hingewiesen, dass es zur Ausbreitung dieser Westlichen Hausmaus durch die Mediterraneis offenbar einer entwickelten menschlichen Wirtschaft bedurfte. In der Tat ist der zeitliche Zusammenfall von bronzzeitlicher Hausmaus-Expansion und dem Aufblühen der Seehandels-Imperien der Minoer/Mykener und Phönizier/Karthager zu auffällig, um an einen Zufall zu glauben. Hier ist nun darauf hinzuweisen, dass die noch in neuerer Zeit verbreitete Vorstellung, die Neolithisierung Europas habe mit dem Getreidebau die Einwanderung der Hausmäuse ermöglicht, offensichtlich auch für den binnenländischen Ausbreitungsweg von *M. (m.) musculus* keineswegs zutrifft. Wie die eingangs zitierten Zahlen andeuten, ist die Hausmaus im Ursprungsgebiet der Kulturgetreidearten erstmals in Çatal Hüyük, Jahrtausende nach dem Beginn des Getreidebaues als wahrscheinlicher Kommensale des Menschen fassbar. Für die Anfangszeiten bäuerlicher Wirtschaft wird wie für Jahrtausende davor ein sehr viel loserer fakultativer oder jahreszeitlicher kommensaler Anschluss an den Menschen in einem im Übrigen noch ganz dem ursprünglichen Habitat entsprechenden ostmediterranen oder südpontischen Milieu anzunehmen sein. Mit der Erschließung einer neuen Energiequelle waren Einpassung in Standorte und Klima des Ursprungsgebietes der Kommensalen noch keineswegs

aufgehoben. Siedlungsform, eher geringe Siedlungskontinuität und Wirtschaftsweise neolithischer Bauern in den klimatisch und edaphisch noch ungleich stärker von den Differenzierungszentren abweichenden Landschaften Südost- und Mitteleuropas luden wohl viel eher potenzielle fakultative Kommensalen aus der autochthonen Fauna wie die nicht-sozialen Arten der Gattung *Apodemus* zu gelegentlichen Einbrüchen in Herbst und Winter ein, wie sie auch heute an Siedlungsrändern und in Streusiedlungen noch regelmäßig vorkommen. Der eigentliche Getreidebauer unter den europäischen Murinae war entsprechend wohl die Waldmaus *Apodemus sylvaticus*. Sie gelangte regelmäßig bereits vor *M. musculus* auf die einzelnen Inseln des westlichen Mittelmeeres und wurde auch am atlantischen Nordwestrand ihres Areals infolge dieses fakultativen Kommensalentums in der Verbreitung gefördert (BERRY 1969). Die Sozialstruktur der expandierenden *M. musculus*-Populationen schien zu erfolgreicher Kolonisation und dauerhaftem Fussfassen auch eine über reine Subsistenzwirtschaft hinausgehende Organisation der menschlichen Gesellschaft mit komplexerer Infrastruktur aus entwickelter Agrarwirtschaft, „städtischen“ Siedlungen, überregionaler Markt- und Handelswirtschaft und einem entsprechenden Verkehrswegesystem vorauszusetzen. Es ist deshalb wohl kein Zufall, dass der erste Hinweis auf eine ziemlich sicher kommensale Hausmauspopulation gerade aus Çatal Hüyük kommt. Dazu passt, dass auch die weitere Progression nirgends dem Getreidebau folgt, aber recht gut mit der (ungleich späteren) schrittweisen Entwicklung zu vor- und frühurbanen Siedlungsformen zusammenfällt (z.B. PARZINGER 1993). Für weiträumige Verbreitung über den Mittelmeerraum hinaus sorgte bei beiden kommensalen Mäuse-Semispezies dann wohl ähnlich wie bei der Hausratte *Rattus rattus* (vgl. AUDOIN-ROUZEAU & VIGNE 1994; SORGE 1995, mit Karten) das Imperium Romanum mit seinem reichsumspannenden Verkehrsnetz und seiner großräumigen Wirtschaftsstruktur.

## 6 Summary

After a short recapitulation of the evolutionary history of the genus *Mus*, the paper concentrates on the faunal history of the species of *Mus* living in Central Europe. As can be seen from text and bibliography, it to a large extent rests on research done at the Institut des Sciences de l'Evolution at Montpellier. AUFRAY et al. (1990b) and AUFRAY & BRITTON-DAVIDIAN (1992) covered the pleistocene and holocene history, concentrating on Western Europe and the western house mouse *Mus (m.) domesticus*. That stimulating exposition of the expansion through the Mediterranean and the further colonization along the coasts of NW Europe can be augmented by a few further subfossil and archaeozoological data, all in perfect chronological agreement. It further presents a good starting point for a closer look on Central and Eastern Europe with *Mus (m.) musculus* and *Mus spicilegus* as the two mice to consider.



*Mus spicilegus*, an endemic of SE Europe, still has a very scanty pleistocene record, but the data existing are in good agreement with the evolutionary timetable developed from biochemical and DNA-data. From this, the ecological adaptations of the species, and the pleistocene climate- and vegetational history it can be deduced, that the mound-building mouse evolved sometime between the middle and late pleistocene somewhere near the Black Sea, the area around the Danube delta being a particularly likely spot. First postpleistocene appearance outside the supposedly restricted refugium or refugia until now is only loosely dated by finds in mesolithic contexts in the Crimea and in the South-Slovakian Karst bordering the Great Hungarian Plain in the north. Nothing can be said about the further colonization of the present range. *Mus spicilegus* in SE Central Europe is so totally dependent on man-made habitats and continuous human intervention, that it well might be a rather late (neolithic or even later) immigrant in the same way as its Western Mediterranean ecological counterpart *Mus spretus* reached the different Balearic Islands only slightly in advance or even at the same time as the commensal *Mus (m.) domesticus*.

AUFFRAY et al. (1990b) were willing to consider *Mus (m.) musculus* an earlier immigrant than *M. (m.) domesticus*. In doing this, they were led astray by two often quoted early records from Belgium and the Netherlands. In the latter it can be shown from published illustrations, that it rests on a misidentification, the bronze-age house mice from Bovenkarspel in Noord-Holland in fact being wood mice *Apodemus* cf. *sylvaticus*. The former consists of a tick for one specimen (kind not mentioned) in a cursory listing of small mammals found in neolithic context at La Place St. Lambert/Liège. The authors not even noticed, that their record of a house mouse would be more than 3 000 years earlier than all others in northwestern Europe. So this certainly is no record qualified to upset an otherwise very consistent pattern (see fig. 2 in AUFFRAY et al. 1990b). These two aberrant records out of the way, it seems clear, that *Mus (m.) musculus* colonized Central and Northern Europe not earlier, but somewhat later than *M. (m.) domesticus* did in the West. Likely bronze-age finds are known just north to the fringes of the Danube basin. Whereas *Mus (m.) domesticus* reached Britain in the pre-roman iron-age, the appearance of *Mus (m.) musculus* around the Western Baltic is documented from the high middle-age (about 1200/1300 AC) onward only.

As is the case with the black rat *Rattus rattus*, both semispecies of commensal *Mus musculus* seem to have made major advances in their invasion of inland areas about 0-300 AC during the greatest extent and with the help of the infrastructure of the Imperium Romanum. *M. (m.) domesticus* at this time had its easternmost and *M. (m.) musculus* its northernmost known stations at locations along the Rhine- and Danube-Limes. The earliest records from the then Germania libera are much later and come from Haithabu/Schleswig-Holstein (810-1020 AC) respective the Swedish island of Öland in the Baltic (1100-1200 AC).

AUFFRAY et al. (1990b) and AUFFRAY & BRITTON-DAVIDIAN (1992) already made clear, that in spite of many additions and refinements we can expect for this sketchy history, now that sieving and floatation finally belong to the routine programme in orderly archaeological fieldwork, the general time-frame will hardly be altered in the future. An immigration of commensal mice into Europe north of the Alps „roughly 30,000-40,000 years ago, perhaps in concert with the spread of anatomically modern *Homo sapiens*“, as had been considered likely by SAGE et al. (1990) is out of the question for various reasons. If, as SAGE et al. (1993) repeat on a more moderate scale, 10,000 years are not time enough to accommodate the great amount of molecular and cytogenetical endemism developed in *M. (m.) domesticus* since its immigration, the corrections needed quite certainly will have to be made in the calibration of the swiftness of these evolutionary changes. Even “only“ 10,000 years ago finiglacial European *Homo sapiens* just was no suitable host for a commensal house mouse.

## 7 Dank

F. SPITZENBERGER danke ich für ihre wie immer mit Sachverstand und Sinn für Ordnung und Sprache geleistete Hilfe, einem ungenannten Referee dieses und des vorhergehenden Beitrages von K. UNTERHOLZNER & R. WILLENIG für eine sorgfältige und in viele Anregungen und Vorschläge mündende Durchsicht der beiden Manuskripte.

## 8 Literatur

- ADAMS, J.M. & FAURE, H. 1997: Preliminary vegetation maps of the world since the last glacial maximum: An aid to archaeological understanding. — *J. Archaeol. Sci.* **24**: 623-647.
- ARGYROPOULO, A.J. 1941: Die quartäre Nagetier- und Insektenfresserfauna von Binagady (Apscheron-Halbinsel). — *Priroda* **3**: 88-91 (russ.).
- AUDOIN-ROUZEAU, F. & VIGNE, J.-D. 1994: La colonisation de l'Europe par le Rat Noir (*Rattus rattus*). — *Rev. Paléobiologie* **13**: 125-145.
- AUFFRAY, J.-C. 1993: Chromosomal divergence in house mice in the light of palaeontology: A colonization-related event? — *Quaternary International* **19**: 21-25.
- AUFFRAY, J.-C. & BRITTON-DAVIDIAN, J. 1992: When did the House Mouse colonize Europe? — *Biol. J. Linn. Soc. London* **45**: 187-190.
- AUFFRAY, J.-C., DARVICHE, D. & AARIS-SORENSEN, K. 1991: Morphometrical determination of specific and subspecific status of *Mus* fossil. — 3<sup>rd</sup> Congr. Europ. Soc. Evol. Biol. Debrecen, Abstract, p. 262.
- AUFFRAY, J.-C., TCHERNOV, E., BONHOMME, F., HETH, G., SIMSON, S. & NEVO, E. 1990a: Presence and ecological distribution of *Mus musculus domesticus* and *Mus „spretoides“* in Israel - Circum-mediterranean vicariance in the genus *Mus*. — *Z. Säugetierkunde* **55**: 1-10.

- AUFFRAY, J.-C., TCHERNOV, E. & NEVO, E. 1988: Origine du commensalisme chez la souris domestique, *Mus musculus domesticus*) vis-à-vis de l'homme. — C.R. Acad. Sc. Paris **307**: 517-522.
- AUFFRAY, J.-C., VANLERBERGHE, F. & BRITTON-DAVIDIAN, J. 1990b: The house mouse progression in Eurasia: a paleontological and archaeozoological approach. — Biol. J. Linn. Soc. London **41**: 13-25.
- BAUER, K. & WOLFF, P. 1985: Faunistische Untersuchungen am ausgegrabenen Knochenmaterial von Pitten, Niederösterreich. Ein kleiner Beitrag zur holozänen Faunengeschichte des südlichen Niederösterreich. — Mitt. Prähist. Kommiss. Österr. Akad. Wiss. XXI/XXII: 13-21.
- BERRY, R.J. 1969: History in the evolution of *Apodemus sylvaticus* (Mammalia) at one edge of its range. — J. Zool. Soc. London **159**: 311-328.
- BOESSNECK, J. & VON DEN DRIESCH, A. 1979: Eketorp. Befestigung und Siedlung auf Öland/Schweden. Die Fauna. — Stockholm: Almqvist & Wiksell.
- BONHOMME, F. 1986: Evolutionary relationships in the genus *Mus*. — In POTTER, M., NADEAU, J.H. & CANCRO, M.P. (Hrsg.): The wild mouse in immunology. — Current Topics in Microbiology and Immunology **127**: 19-33.
- BONHOMME, F., BRITTON-DAVIDIAN, J., THALER, L. & TRIANTAPHYLIDIS, C. 1978: Sur l'existence en Europe de quatre groupes de souris (genre *Mus* L.) du rang espèce et semi-espèce démontrée par la génétique biochimique. — C.R. Acad. Sc. Paris **287**: 631-633.
- BONHOMME, F., CATALAN, J., GERASIMOV, S., ORSINI, Ph. & THALER, L. 1983: Le complexe d'espèce du genre *Mus* en Europe Centrale et Orientale. 1: Genetique. — Z. Säugetierkunde **48**: 78-87.
- BONHOMME, F., CATALAN, J., BRITTON-DAVIDIAN, J., CHAPMAN, V.M., MORIWAKI, D., NEVO, E. & THALER, L. 1984: Biochemical diversity and evolution in the genus *Mus*. — Biochem. Genet. **22**: 275-303.
- BONHOMME, F., MIYASHITA, N., BOURSOT, P., CATALAN, J. & MORIWAKI, K. 1989: Genetical variation and polyphyletic origin of Japanese *Mus musculus*. — Heredity **63**: 299-308.
- BOURSOT, P., AUFFRAY, J.-C., BRITTON-DAVIDIAN, J. & BONHOMME, F. 1993: The evolution of house mice. — Ann. Rev. Ecol. Syst. **24**: 119-152.
- BOURSOT, P., DIN, W., ANAND, R., DARVICHE, D., DOD, B., VON DEIMLING, F., TALWAR, G.P. & BONHOMME, F. 1996: Origin and radiation of the house mouse: mitochondrial DNA phylogeny. — J. Evol. Biol. **9**: 391-415.
- BRITTON, J., PASTEUR, N. & THALER, L. 1976: Les souris du Midi de la France, caractérisation génétique de deux groupes de populations sympatriques. — C.R. Acad. Sc. Paris **283**: sé. D, 515-518.
- BRITTON-DAVIDIAN, J. 1990: Genic differentiation in *M.m.domesticus* populations from Europe, the Middle East and North Africa: geographic patterns and colonization events. — Biol. J. Linn. Soc. London **41**: 27-45.
- BRONSON, F.H. 1984: Die Anpassungsfähigkeit der Hausmaus. — Spectrum Wiss. 1984 **5**: 112-119.
- BROTHWELL, D. 1981: The pleistocene and holocene archaeology of the House Mouse and related species. — Symp. Zool. Soc. London **47**: 1-13.

- CARLETON, M.D. & MUSSER, G.G. 1984: 11. Muroid Rodents. — In ANDERSON, S. & JONES, J.K. (Hrsg.): Orders and families of recent mammals of the world, S. 289-379. — New York: J. Wiley.
- CATZEFLIS, F.M. & DENYS, C. 1992: The African *Nannomys* (Muridae): An early offshoot from the *Mus* lineage - evidence from scnDNA hybridization experiments and compared morphology. — Israel J. Zool. **38**: 219-231.
- CORBET, G.B. 1974: The distribution of mammals in historic times. — In HAWKSWORTH, D.L. (Hrsg.): The changing flora and fauna of Britain, S. 179-202. — London: Academic Press.
- CORDY, J.-M. & STASSART, M. 1982: La faune omalienne de la Place Saint-Lambert (Liège). — Notae praehist. **2**: 105-110.
- COY, J. 1984: The small mammals and amphibia. — In Danebury, an iron age hill-fort in Hampshire 2 (the excavations 1969-1978: the finds). — Council Brit. Archaeol. Res. Rep. **52**: 526-527.
- DAVID, A.I. 1973: Systematische Übersicht der quartären Säugetiere Moldaviens und der Etappen ihrer Entwicklung (russ.). — In DAVID, A.I., LOSAN, M.N. & NEGADAYEV-NIKONOV, K.N. (Hrsg.): Fauna pozdnego kajnozoya Moldavii, S. 3-49. — Kishinev: Shtiinca.
- DAVID, A.I. & KETRARU, N.A. 1970: Die Säugetierfauna des Paläolithikums Moldaviens (russ.). — In NEGADAYEV-NIKONOV, K.N., DAVID, A.I. & LOSAN, M.N. (Hrsg.): Fauna kajnozoya Moldavii, S. 3-53. — Kishinev: Redakcionno-iadatel'skiy otdel Akad. Nauk Moldavskoy SSR.
- DIN, W., ANAND, R., BOURSOT, P., DARVICHE, D., DOD, B., JOUVIN-MARCHE, E., ORTH, A., TALWAR, G.P., CAZENAVE, P.-A. & BONHOMME, F. 1996: Origin and radiation of the house mouse: clues from nuclear genes. — J. Evol. Biol. **9**: 519-539.
- FERTIG, D.S. & EDMONDS, V.W. 1969: The physiology of the House mouse. — Sci. American **221** (4): 103-110.
- FERRIS, S.D., SAGE, R.D., HUANG, Ch.-M., NIELSEN, J.T., RITTE, U. & WILSON, A.C. 1983: Flow of mitochondrial DNA across a species boundary. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA **80**: 2290-2294.
- FRENZEL, B. 1967: Die Klimaschwankungen des Eiszeitalters. — Braunschweig: Vieweg.
- FRENZEL, B. 1968: Grundzüge der pleistozänen Vegetationsgeschichte Nord-Eurasiens. — Wiesbaden: F. Steiner.
- GROMOV, I.M. 1961: Die spätquartären Nagetiere der Halbinsel Krim (russ.). — Tr. Komiss. isutch. chetvert. perioda **17**.
- GROPP, A., MARSHALL, J. & MARKVONG, A. 1973: Chromosomal findings in the spiny mice of Thailand (Genus *Mus*) and occurrence of a complex intraspecific variation in *M.shortridgei*. — Z. Säugetierkde **38**: 159-168.
- IJZEREFF, G.F. 1981: Bronze age animal bones from Bovenkarspel. — Nederlandse Oudheden **10**.
- JACOBS, L.L. & DOWNS, W.R. 1994: The evolution of murine rodents in Asia. — In TOMIDA, Y., LI, C. & SETOGUCHI, T. (Hrsg.): Rodent and lagomorph families of Asian origins and diversification, S. 149-156. — Nat. Sci. Mus. Monogr. No. 8.

- JACOBS, L.L. & PILBEAM, D. 1980: Of mice and men: Fossil-based divergence dates and molecular „clocks“. — *J. Human Evol.* **9**: 551-555.
- JANKUHN, H. 1986: *Haithabu. Ein Handelsplatz der Wikingerzeit*. 8. Aufl.— Neumünster: Karl Wachholtz Verlag.
- JÁNOSSY, D. 1961: Die Entwicklung der Kleinsäugerfauna Europas im Pleistozän (Insectivora, Rodentia, Lagomorpha). — *Z. Säugetierkunde* **26**: 1-11.
- JÁNOSSY, D. 1962: Vorläufige Mitteilung über die mittelpleistozäne Vertebratenfauna der Tarkö-Felsnische (NO-Ungarn, Bükk-Gebirge). — *Ann. Hist.-nat. Mus. Nat. Hung. Min. Palaeont.* **54**: 155-176.
- JÁNOSSY, D. 1969: Stratigraphische Auswertung der europäischen mittelpleistozänen Wirbeltierfauna. Teile I und II. — *Ber. Dtsch. Ges.geol. Wiss. A. Geol.Paläont.* **4**: (4-5), 367-438, 573-643.
- JÁNOSSY, D. 1986: *Pleistocene vertebrate faunas of Hungary*. — Budapest: Akadémiai Kiadó.
- JÁNOSSY, D. 1996: Kleinsäuger aus dem Pleistozän und Holozän Südost-Europas und des Mittleren Ostens. — *Z. Säugetierkunde* **61**: 242-252.
- KOFORD, C.B. 1968: Peruvian desert mice: Water independence, competition, and breeding cycle near equator. — *Science* **160**: 552-553.
- KORDOS, L. 1978: Historico-zoogeographical and ecological investigation of the subfossil vertebrate fauna of the Aggtelek Karst. — *Vertebr. Hung.* **18**: 85-100.
- KRETZOI, M. & VÉRTES, L. 1965: Upper biharian (intermindel) pebble-industry occupation site in western Hungary. — *Current Anthropology* **6**: 74-87.
- LANG, G. 1994: *Quartäre Vegetationsgeschichte Europas*. — Jena, Stuttgart, New York: G. Fischer.
- LEPIKSAAR, J. 1975: Über die Tierknochenfunde aus den mittelalterlichen Siedlungen Südschwedens. - In CLASON, A.T. (Hrsg.): *Archaeozoological Studies*, S. 230-239. - Amsterdam, Oxford: North Holland Publ. Co.
- LEPIKSAAR, J. 1980: A study of the animal remains at Tornrör. A study of a thanatocoenosis (Late iron age to recent times). — *Striae* **10**.
- LOSAN, M.N. & SKRAMTRAY, D.B. 1972: Die Geschichte der spätquartären Insektenfresser-, Hasen- und Nagetierfauna Moldaviens (russ.). — In YAROSHENKO, M.F., USPENSKIY, G.A. & LOSAN, M.N. (Hrsg.): *Fauna nazemnykh pozvonochnykh Moldavii i problemy ee rekonstrukcii*, S. 83-96. — Kishinev: Shtiintsa.
- LOŽEK, V., GAÁL, L., HOLEC, P. & HORÁČEK, I. 1989: Stratigraphy and quaternary fauna of the cave *Peskö* in the Rimava Basin. — *Slovensky kras* **27**: 29-56.
- MARES, M.A. 1993: Desert rodents, seed consumption and convergence. — *Bio Science* **43**: 372-379.
- MARKVONG, A., MARSHALL, J.T. & GROPP, A. 1973: Chromosomes of rats and mice of Thailand. — *Nat. Hist. Bull. Siam Soc.* **25**: 23-32.
- MARKVONG, A., MARSHALL, J.T., PATHAK, S. & HSU, T.C. 1975: Chromosomes and DNA of *Mus*: the karyotypes of *Mus fulvidiventr* and *Mus dunni*. — *Cytogenetics Cell Genetics* **14**: 116-125.

- MARSHALL, J.T. 1975: Karyotypes of Asian species of *Mus*. — Mammal Chromosomes Newsletter **16** (1): 19-25.
- MARSHALL, J.T. 1977a: A synopsis of Asian species of *Mus* (Rodentia, Muridae). — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **158**: 173-220.
- MARSHALL, J.T. 1977b: Muridae. — In LEKAGUL, B. & MCNEELY, J.A.S. (Hrsg.): Mammals of Thailand, S. 397-487. — Bangkok: Assoc. Cons. Wildlife.
- MARSHALL, J.T. 1986: Systematics of the genus *Mus*. - In POTTER, M., NADEAU, J.H. & CANCRO, M.P. (Hrsg.): The wild mouse in immunology. — Current Topics in Microbiology and Immunology **127**: 12-18.
- MARSHALL, J.T. & R.D. SAGE 1981: Taxonomy of the House Mouse. — In BERRY, R.J. (Hrsg.): Biology of the House Mouse, S. 15-26.
- MAUL, L. 1990: Überblick über die unterpleistozänen Kleinsäugerfaunen Europas. — Quartärpaläontologie **8**: 153-191.
- MEZHZHERIN, S.V. & KOTENKOVA, E.V. 1992: Biochemical systematics of house mice from the central Palearctic region. — Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **30**: 180-188.
- MÜLLER, M.J. 1987: Handbuch ausgewählter Klimastationen der Erde. — Forschungsst. Bodenerosion Univ. Trier, 5. Heft, 4. Aufl., Trier, 346 S.
- MUSSER, G.G. & CARLETON, M.D. 1993: Family Muridae. — In WILSON, D.E. & REEDER, D.M. (Hrsg.): Mammal species of the world, S. 501-755. — Washington, London: Smiths. Inst. Press.
- PARZINGER, H. 1993: Studien zur Chronologie und Kulturgeschichte der Jungstein-, Kupfer- und Frühbronzezeit zwischen Karpaten und Mittlerem Taurus. — Mainz: Ph. v. Zabern.
- PATNAIK, R., AUFRAY, J.-C., JAEGER, J.-J. & SAHNI, A. 1996: House mouse ancestor from late Pliocene Siwalik sediments of India. — C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie **319**: 431-434.
- PÉCSI, M. & B. SÁRFALVI 1962: Die Geographie Ungarns. — Budapest: Corvina.
- PIEPER, H. 1981: Ein subfossiles Vorkommen der Hausmaus (*Mus musculus* (s.l.)) auf Madeira. — Bocagiana No. **59**, 1981: 1-3.
- POITEVIN, F., BAYLE, P. & COURTIN, J. 1990: Mise en place des faunes de Micromammifères (Rongeurs, Insectivores) dans la région méditerranéenne française au post-glaciaire. — Vie et Milieu **40**: 144-149.
- PRAGER, E.M., SAGE, R.D., GYLLENTSEN, U., THOMAS, W.K., HÜBNER, R., JONES, C.S., NOBLE, L., SEARLE, J.B. & WILSON, A.C. 1993: Mitochondrial DNA sequence diversity and the colonization of Scandinavia by house mice from East Holstein. — Biol. J. Linn. Soc. London **50**: 85-122.
- PRAKASH, I. 1975: The population ecology of the rodents of the Rajasthan desert, India. - In PRAKASH, I. & GOSH, P.K. (Hrsg.): Rodents in desert environments, S. 75-116. - Monogr. Biol. 28. - The Hague: W. Junk.
- QUADE, V. 1984: Die Tierknochen aus der Kloake der Lübecker Fronerei (15.-17. Jahrhundert). — Lübecker Schr. Archäol. Kulturgesch. **8**: 105-167.

- REICHSTEIN, H. 1974: Bemerkungen zur Verbreitungsgeschichte der Hausratte (*Rattus rattus*, Linné, 1758) an Hand jüngerer Knochenfunde aus Haithabu (Ausgrabung 1966-1969). — *Die Heimat* **81**: 113-114.
- REICHSTEIN, H. 1978: *Mus musculus* Linnaeus, 1758 - Hausmaus. — In NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (Hrsg.): *Handbuch der Säugetiere Europas 1, Rodentia I*, S. 421-451. - Wiesbaden: Akad. Verlagsges.
- REICHSTEIN, H. 1981: Untersuchungen an Tierknochen von der Isenburg bei Hattingen/Ruhr. — *Hattinger heimatkdl. Schr. Nr. 27*.
- REICHSTEIN, H. 1987: Archäozoologie und die prähistorische Verbreitung von Kleinsäugetern. — *Sber. Ges. Naturf. Freunde* **27**, 9-21.
- REICHSTEIN, H. 1990: Tierknochenfunde aus Kloaken und Brunnenverfüllungen mittelalterlicher bis frühneuzeitlicher Städte Norddeutschlands. — In SCHIBLER, J., SELDMEIERS, J. & SPYCHER, H. (Hrsg.): *Festschrift für Hans R. STAMPFLI*. S. 183-195. — Basel: Helbing & Lichtenhahn.
- REICHSTEIN, H. 1991: Die wildlebenden Säugetiere von Haithabu (Ausgrabungen 1966-1969 und 1979-1980). — *Ber. Ausgr. Haithabu* **30**.
- ROBERTS, T.J. 1977: *The mammals of Pakistan*. — London und Tonbridge: E. Benn.
- ROGUIN, L. DE 1989: Données historiques nouvelles sur la présence du rat noir *Rattus rattus* (L.) en Europe occidentale. — *Actes 2ème Coll. Internat. „Le rongeur et l'espace“*. Lyon.
- SAGE, R.D., PRAGER, E.M., TICHY, H. & WILSON, A.C. 1990: Mitochondrial DNA variation in house mice, *Mus domesticus* (Rutty). — *Biol. J. Linn. Soc. London* **41**: 105-123.
- SAGE, R.D., ATCHLEY, W.R. & CAPANNA, E. 1993: House mice as models in systematic biology. — *Syst. Biol.* **42**: 523-561.
- SCHMID, E. 1984: Römerzeitliche Eulengewölle in Augst (BL). — *Orn. Beob.* **81**: 249-254.
- SELANDER, R.K., HUNT, W.G. & YANG, S.Y. 1969: Protein polymorphism and genic heterozygosity in two European subspecies of the House mouse. — *Evolution* **23**: 379-390.
- SENEGAS, E. & POITEVIN, F. 1996: Le micromammifères du site archéologique de Lattes (Hérault). — *Vie et Milieu* **46**: 377.
- SHE, J.X., BONHOMME, F., BOURSOT, P., THALER, L. & CATZEFLIS, F. 1990: Molecular phylogenies in the genus *Mus*: Comparative analysis of electrophoretic, scnDNA hybridization, and mtDNA RFLP data. — *Biol. J. Linn. Soc. London* **41**: 83-103.
- SHEVCHENKO, A.I. 1965: Faunistic complexes of small mammals from upper cenozoic deposits in the south-western part of the Russian Plain. — In NIKIFOROVA, K.V. (Hrsg.): *Stratigraphic importance of small mammalian anthropogene fauna. To the VII<sup>th</sup> INQUA Congress in USA in 1965*. — Moskau: Nauka.
- SORGE, G. 1995: Ratten aus dem spätantiken Kastell Krefeld-Gellep. — In CZYSZ, W., HÜSSEN, C.-M., KUHNEN, H.-P., SOMMER, C.S. & WEBER, G. (Hrsg.): *Provinzialrömische Forschungen. Festschrift für Günter ULBERT*. S. 387-395. — Espelkamp: Verlag M. Leidorf.

- TCHERNOV, E. 1992a: The afro-arabian component in the levantine mammalian fauna - a short biogeographic review. — *Israel J. Zool.* **38**: 155-192.
- TCHERNOV, E. 1992b: Eurasian - african biotic exchanges through the levantine corridor during the neogene and quaternary. — *Courier Forsch.-Inst. Senckenberg* **153**: 103-123.
- THALER, L. 1986: Origin and evolution of mice: an appraisal of fossil evidence and morphological traits. — In POTTER, M., NADEAU, J.H. & CANCRO, M.P. (Hrsg.): *The wild mouse in immunology*. — *Current Topics in Microbiology and Immunology* **127**: 3-11.
- VAN DE WEERD, A. 1973: Rodentia from two pleistocene fissure fillings near Athens. — *Kon. Ned. Akad. Wetenschap., Proc. Ser. B* **76**: 148-166.
- VERESHCHAGIN, N.K. 1959: *Mlekopitayushche Kavkaza. Istoriya formirovaniya fauny*. — Moskau, Leningrad: Isdat. Akad. Nauk SSSR.
- VERESHCHAGIN, N.K. 1967: *The mammals of the Caucasus. A history of the evolution of the fauna*. — Jerusalem: Israel Progr. Sci. Transl.
- WINKLER, A.J. 1994: The middle/upper miocene dispersal of major rodent groups between southern Asia and Africa. - In TOMIDA, Y., LI, C. & SETOGUCHI, T. (Hrsg.): *Rodent and lagomorph families of Asian origins and diversification*. — *Nat. Sci. Mus. Monogr. No.* **8**: 173-184.
- YALDEN, D.W. 1977: Small mammals and the archaeologist. — *Bull. Peakland archaeol. Soc.* **30**: 18-25.
- ZEGEREN, K.VAN, OORTMERSSEN, G.A.VAN 1981: Frontier disputes between the West- and East-European House mouse in Schleswig-Holstein, West Germany. — *Z. Säugetierkunde* **46**: 363-369.
- ZEILER, J.T. 1997: Offers en slachtoffers. Faunaresten uit de Fortunatempel de Nijmegen (2e eeuw n.Chr.). — *Paleo-aktueel* **8**: 105-107.

Adresse des Autors:

Dr. Kurt BAUER  
Säugetiersammlung  
Naturhistorisches Museum Wien  
Burgring 7, Postfach 417  
A-1014 Wien





2 Typische Ährenmaushabitate auf der Parndorfer Platte: A Junge Windschutzpflanzung, im Mittelstreifen *Tripleurospermum*-Flur, B Wildacker mit Hirse und Mais.









3A: Beginn eines Vorratshügels (Hirse).



3B: Vorratshügel (*Amaranthus*) nach Auftragen der Abdeckschicht aus Halmen und Stängeln, vor Beginn des Erdauftrages.







4A: Speicherhügel im Stadium des Erdauftrages. Der Unterschied zwischen dem aufgescharrten feinen Material an der Hügelbasis und den im Maul transportierten Brocken an der Spitze ist deutlich.



4B: Speicherhügel nach weitgehend vollendetem Erdauftrag. Besonders an der rechten Seite zeichnen sich die Scharrspuren ab.







5A: Blick auf einen Teil des Aushubgrabens. Rechts im Bild die Hügelbasis, in Bildmitte und links Scharstellen, Abbaugruben und Fluchtlöcher.



5B: Ährenmaushügel in dürrer *Amaranthus*-Flur. Aushubgraben und Laufgänge werden durch den auf bloßem Boden liegen bleibenden Raureif hervorgehoben.







6A: Fertiger Ährenmaushügel in hoher *Amaranthus*-Flur.



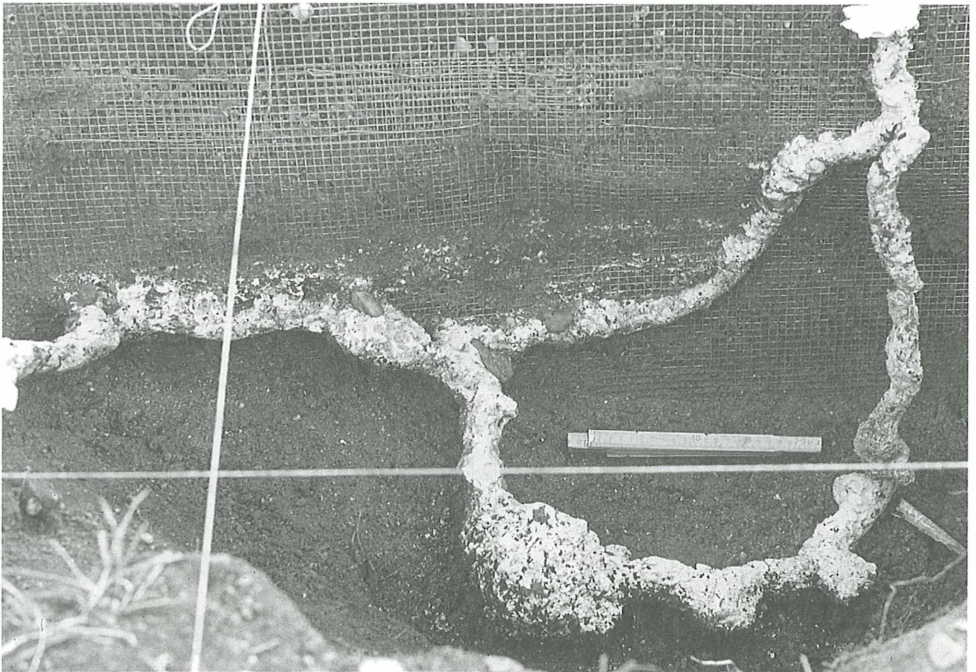
6B: Einzelner Ährenmaushügel auf Stoppelfeld.







7A: Schnitt durch einen fertigen Ährenmaushügel.



7B: Teil eines Ährenmaus-Wohnbaues (mit Gips ausgegossen).