Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1–4	S. 261–273	Bonn, Juni 1996

Zur Anpassung der Schneemaus (*Chionomys nivalis*) an spaltenreiche Felshabitate

Peter Boye

Abstract. Limb anatomy, skull shape, and climbing behaviour of the snow vole were analysed and compared to other vole species to verify the species' adaptation to rock fissure habitats. In its anatomy the snow vole largely corresponds to other Arvicolinae. Specific adaptive characters are: Preference of gap-bridging as a climbing behaviour in fissures, long fore- and hindlimbs, long vibrissae and large sole vesicles, early development of strong flexor muscles of fingers and toes and optimal food exploitation including reingestion. Because of these adaptations and the tolerance for low temperatures snow voles are able to colonize high altitudes.

Key words. *Chionomys nivalis*, Arvicolinae, anatomy, climbing, adaptation.

Einleitung

Die Schneemaus (*Chionomys nivalis*) ist hauptsächlich in Hochgebirgen Mittel- und Südosteuropas sowie Kleinasiens verbreitet, kommt lokal aber auch in tieferen Lagen vor (Niethammer 1964, Malec & Storch 1964, Peshev 1970, Kryštufek & Kovačič 1989). Stets lebt sie in spaltenreichen Felshabitaten mit spärlicher Vegetation (z. B. Dottrens 1962, Kahmann & Halbgewachs 1962, Kratochvíl 1981, Leconte 1983). Die Habitatwahl der Schneemaus läßt spezielle Anpassungen an felsige, spaltenreiche und vegetationsarme Standorte vermuten. In dieser Arbeit werden Skelett- und Muskelsystem der Extremitäten unter diesem Aspekt vergleichend betrachtet und zusammen mit weiteren Merkmalen der Schneemaus diskutiert.

Material und Methoden

Knochenskelett und Muskelsystem wurden bei Schneemäusen aus den Alpen sowie vergleichend bei Rötelmäusen (*Clethrionomys glareolus*) und Erdmäusen (*Microtus agrestis*) untersucht. Die Trockengewichte der Extremitätenmuskeln wurden als Maß für die von ihnen entfalteten Kräfte gewertet. Beim Vergleich der Ergebnisse war die unterschiedliche Körpergröße der Tiere zu berücksichtigen. Die sich daraus ergebenden allometrischen Proportionsverschiebungen wurden rechnerisch eliminiert.

Die Abflachung des Schädels ist typisch für *Chionomys nivalis* (Krapp 1982) und wurde mit *Microtus agrestis*, *Clethrionomys glareolus* sowie *Dinaromys bogdanovi* und *Alticola roylei* verglichen. Dazu wurde die Schädelhöhe am zusammengefügten Schädel bei maximal rostrad verschobenem Unterkiefer von der Stirn zum tiefsten Punkt des Unterkiefers gemessen. Aus dem Quotienten von Schädelhöhe und zygomatischer Breite ergibt sich die relative Schädelhöhe.

An lebend gehaltenen Tieren wurden Beobachtungen zum Verhalten, insbesondere zur Lokomotion und Kletterfähigkeit, durchgeführt. Einzelne Bewegungsweisen wurden gefilmt und dann Bild für Bild analysiert.

Die Anzahl der für die einzelnen Untersuchungen zur Verfügung stehenden Exemplare ist Tabelle 1 zu entnehmen.

Tabelle 1: Anzahl der untersuchten Tiere.

Art	myologische Untersuchungen	osteologische Untersuchungen	Beobachtung lebender Tiere	Schädelmaße
Chionomys nivalis	7	21	4	70
Microtus agrestis	5	14	1	65
Clethrionomys glareolus	6	9	1	72
Dinaromys bogdanovi	—	—	—	6
Alticola roylei	—	—	—	6

Ergebnisse

Extremitätenskelett

Die Längenmaße der Extremitätenknochen haben unter den untersuchten Microtinen die gleiche Tendenz, wie Boye et al. (1992) sie auch für Murinae zeigten: Die petricolen Vertreter (Schneemaus bzw. Felsenmaus [*Apodemus mystacinus*]) haben die längsten Extremitäten, terrestrische Arten (Rötelmaus bzw. Hausmaus [*Mus musculus*]) weniger lange (Abb. 1). Die Erdmaus tendiert in diesem Vergleich zu kürzeren Extremitäten, wie sie für subterrane Arten charakteristisch sind (Morlok 1983).

Aufgrund der Regressionsgeraden in Abbildung 1 lassen sich die Längen von Vorderextremitäten und Hinterextremitäten von hypothetischen Exemplaren mit gleicher Kopfrumpflänge berechnen und deren Relationen bei den verschiedenen Arten vergleichen. In Tabelle 2 sind die Ergebnisse durch weitere eigene Messungen an Waldmäusen (*Apodemus sylvaticus*) und Felsenmäusen sowie durch Daten aus Rausch (1976) von Stachelmäusen (*Acomys dimidiatus*) und Hausmäusen ergänzt.

Die Form der Extremitätenknochen von Schneemaus, Erdmaus und Rötelmaus ist jeweils intraspezifisch sehr variabel, und deshalb sind interspezifische Unterschiede meist nur tendenziell erkennbar. Radius und Ulna sind ebenso wie die Tibia bei der Schneemaus weniger gekrümmt als bei Erd- und Rötelmaus. Auch das Femur der Schneemaus wirkt gestreckter und gerader als bei den beiden anderen Arten. Erdmäuse besitzen zwar kürzere Hinterbeinknochen, die Tibia hat proximal aber eine Verbreiterung, so daß die laterale Muskelansatzfläche bei den drei Arten wieder ungefähr gleich groß ist.

Die von Gromov & Polyakov (1992) für *Chionomys* angegebenen Verhältnisse der Extremitätenknochen konnten zum Teil nicht nachvollzogen werden. So ist die Ulna

Tabelle 2: Physiologische Längen der Extremitäten in mm und Längenverhältnisse bei hypothetischen Exemplaren mit Kopfrumpflängen von 100 mm. Länge der Vorderextremität = größte Länge des Humerus + Länge des Radius; Länge der Hinterextremität = Länge des Femur gemessen vom Caput femoris + Länge der Tibia.

	Länge Vorderextremität	Länge Hinterextremität	Verhältnis
Chionomys nivalis	27.6	35.8	1 : 1.30
Microtus agrestis	24.7	32.0	1 : 1.29
Clethrionomys glareolus	24.3	32.7	1 : 1.35
Acomys dimidiatus	28.6	40.6	1 : 1.42
Mus musculus	26.0	36.1	1 : 1.44
Apodemus sylvaticus	26.3	39.3	1 : 1.48
Apodemus mystacinus	31.4	45.4	1 : 1.49

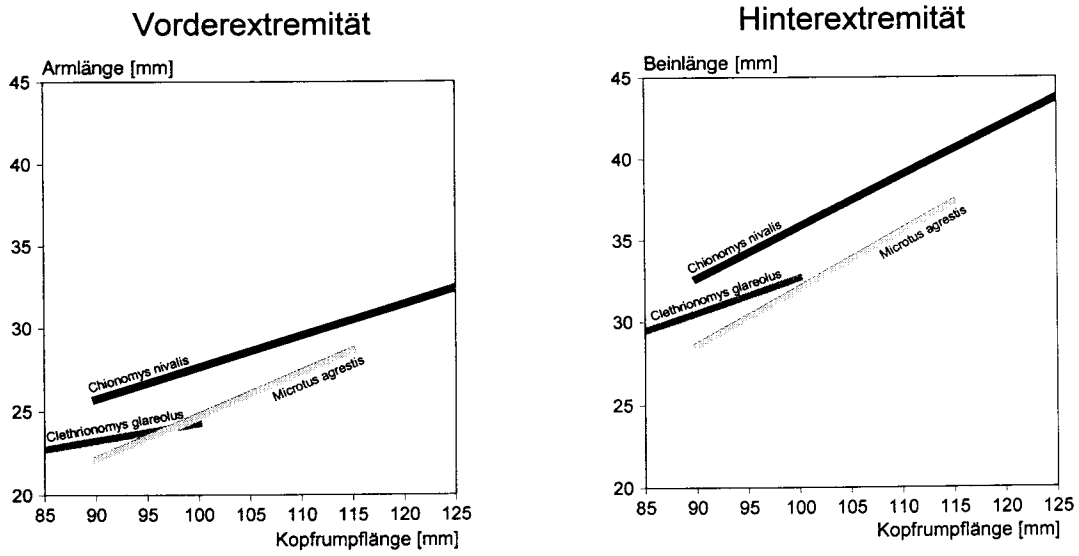


Abb. 1: Regressionsgeraden der physiologischen Längen der Vorder- und Hinterextremitäten pro Kopfrumpflänge von Schneemaus, Erdmaus und Rötelmaus.

relativ zum Humerus etwa so lang wie bei *Microtus agrestis* (1.18 : 1 zu 1.19 : 1) und damit länger als bei *Clethrionomys glareolus* (1.12 : 1) und *Arvicola terrestris* (1.12 : 1 [Schich 1971]). Der Anteil des Olecranon an der Ulnalänge ist mit 13-15% bei den drei untersuchten Arten etwa gleich. Der fusionierte Teil von Tibia und Fibula, der nach Gromov & Polyakov (1992) bei *Chionomys* am längsten sein soll, ist ebenfalls ähnlich, aber durchschnittlich bei *Microtus* etwas länger: Schneemaus 45.5 %, Erdmaus 46.5 %, Rötelmaus 44.7 %.

Extremitätenmuskulatur

Ursprung, Ansatz und Funktion der einzelnen Muskeln (Nomenklatur nach Morlok 1983 und Nickel et al. 1977) sind bei Schneemaus, Rötelmaus und Erdmaus nahezu gleich (Tafeln 1 und 2). Auch ihre Proportionen sind sehr ähnlich, wobei die Muskeln der Schneemaus relativ länger wirken als die der Erdmaus und kräftiger als die der Rötelmaus. Die Ursache hierfür sind die kürzeren Extremitäten der Erdmaus und die geringere Körpergröße der Rötelmaus, die zu allometrischen Proportionsverschiebungen führen.

Stein (1987) verglich die Extremitätenanatomie von sieben Arten der Gattung *Clethrionomys* mit der von Vertretern anderer Arvicolinae-Gattungen und fand dabei Unterschiede an vier Muskeln. Die untersuchten Erd- und Schneemäuse zeigten die gleichen Verhältnisse wie *Clethrionomys*. Ein bei den drei Arten unterschiedliches Merkmal wurde am Musculus flexor digitorum profundus festgestellt: Bei *C. nivalis* und *C. glareolus* vereinigen sich Caput ulnare und Caput radiale distal und haben eine gemeinsame Sehne. Bei *M. agrestis* ziehen von den beiden Köpfen des Muskels getrennte Sehnen zur Handflächenaponeurose. Zwei weitere Merkmale wurden bei allen untersuchten Exemplaren gefunden, sind aber offenbar innerhalb der Rodentia ungewöhnlich (Eble 1955, Morlok 1983): Der Musculus biceps brachii ist

fast über die gesamte Länge mit dem Musculus coracobrachialis verwachsen, und der Musculus rhomboideus setzt mit einem kleinen Teil an der proximalen Spina scapulae an.

Die gemessenen Trockengewichte der einzelnen Muskeln wurden zu funktionellen Einheiten zusammengefaßt. Dabei wurden die Gesamtgewichte der Extremitätenmuskeln vorn ohne die Gruppe der Beweger von Scapula und Clavicula und hinten ohne die Gruppe der Beuger des Hüftgelenkes berechnet, weil bei deren Präparation sehr große Fehler entstanden waren. Tabelle 3 zeigt die berechneten Mittelwerte der Gewichtsanteile der Funktionsgruppen bei den untersuchten Arten.

Tabelle 3: Gewichtsanteile der funktionellen Muskelgruppen in % des Gesamtgewichtes der Extremitätenmuskulatur (Mittelwerte der Trockengewichte).

	Chionomys nivalis	*Microtus agrestis*	*Clethrionomys glareolus*
Fixatoren des Schultergelenks	21.5	19.2	21.3
Retraktoren des Humerus	32.4	33.9	30.8
Protraktoren des Humerus	2.9	2.7	2.7
Strecker des Ellenbogengelenks	23.3	24.8	24.4
Beuger des Ellenbogengelenks	7.0	7.5	7.9
Stecker des Handgelenks und der Finger	4.3	4.5	4.9
Beuger des Handgelenks und der Finger	7.4	6.5	6.9
Pronator und Supinator	1.1	0.9	1.2
Strecker des Hüftgelenks	25.2	23.9	25.6
Strecker des Kniegelenks	21.8	25.1	21.7
Beuger des Kniegelenks	25.9	27.9	27.6
Stecker des Sprunggelenks	12.4	11.8	11.8
Beuger des Sprunggelenks	7.6	6.1	6.7
Strecker der Zehen	5.7	4.7	5.0
Beuger der Zehen	5.7	4.7	5.0

Schädel

Das Verhältnis Schädelhöhe zu Schädelbreite variiert bei den untersuchten Arten beträchtlich, nicht zuletzt weil die Abflachung des Schädels altersabhängig ist (Frank & Zimmermann 1957). Dennoch haben Schneemäuse signifikant flachere Schädel als die anderen Wühlmäuse (U-Test, $p = 0.05$). Die relative Schädelhöhe nimmt in der folgenden Reihe ab:

M. agrestis — D. bogdanovi/A. roylei/C. glareolus - C. nivalis.

Die Variabilität der relativer Schädelhöhe ist aber bei *Chionomys nivalis* groß und erstreckt sich bis in den Bereich von *Microtus agrestis.*

Verhalten

Chionomys nivalis ist ein gewandter Kletterer und kann ähnlich den Murinae-Arten recht weite Sprünge machen. Eine deutliche Vorliebe zeigten die beobachteten Schneemäuse für das Klettern in Spalten, in denen sie sich zwischen die Wände stemmen konnten („Kaminklettern"). Dabei wurden die Vorderextremitäten maximal proniert, so daß die Handflächen laterad gerichtet waren. Die Oberschenkel wurden

abgespreizt und dadurch auch die Fußsohlen nach außen gewandt. In engeren Spalten mußten die Unterschenkel angewinkelt werden, wodurch die Fersen von der Wand abgehoben wurden. Zur Fortbewegung wurden die Gliedmaßen einzeln nacheinander versetzt oder beide Vorder- und Hinterbeine jeweils gleichzeitig.

Waren die Spalten zu eng, um sich in ihnen seitlich abstützen zu können, kletterten die Schneemäuse mit allen Extremitäten an der einen Wand und stemmten den Rücken gegen die andere. In dieser Haltung konnten sie in jede Richtung laufen.

Freistehende Wände erklommen die Schneemäuse, indem sie möglichst hoch hinauf sprangen und dann durch einzelnes Versetzen der Hände und Füße weiter kletterten. Seltener und nur über kurze Strecken war bei einem Tier auch gleichzeitiges Versetzen beider Hände und Füße zu beobachten — ähnlich einem vertikalen Galopp.

Abwärts kletterten Schneemäuse stets mit dem Kopf voran. Die Füße wurden dazu maximal nach hinten gedreht, damit das Körpergewicht an den Hinterkrallen hing. Die Hände stützten den Körper schräg vor der Brust ab, der Schwerpunkt lag durch starke Streckung des Rückens dicht an der Wand. Wenn möglich, bevorzugten sie aber auch zum Abwärtsklettern solche Stellen, wo sie sich wie in Spalten zwischen zwei Wände stemmen konnten.

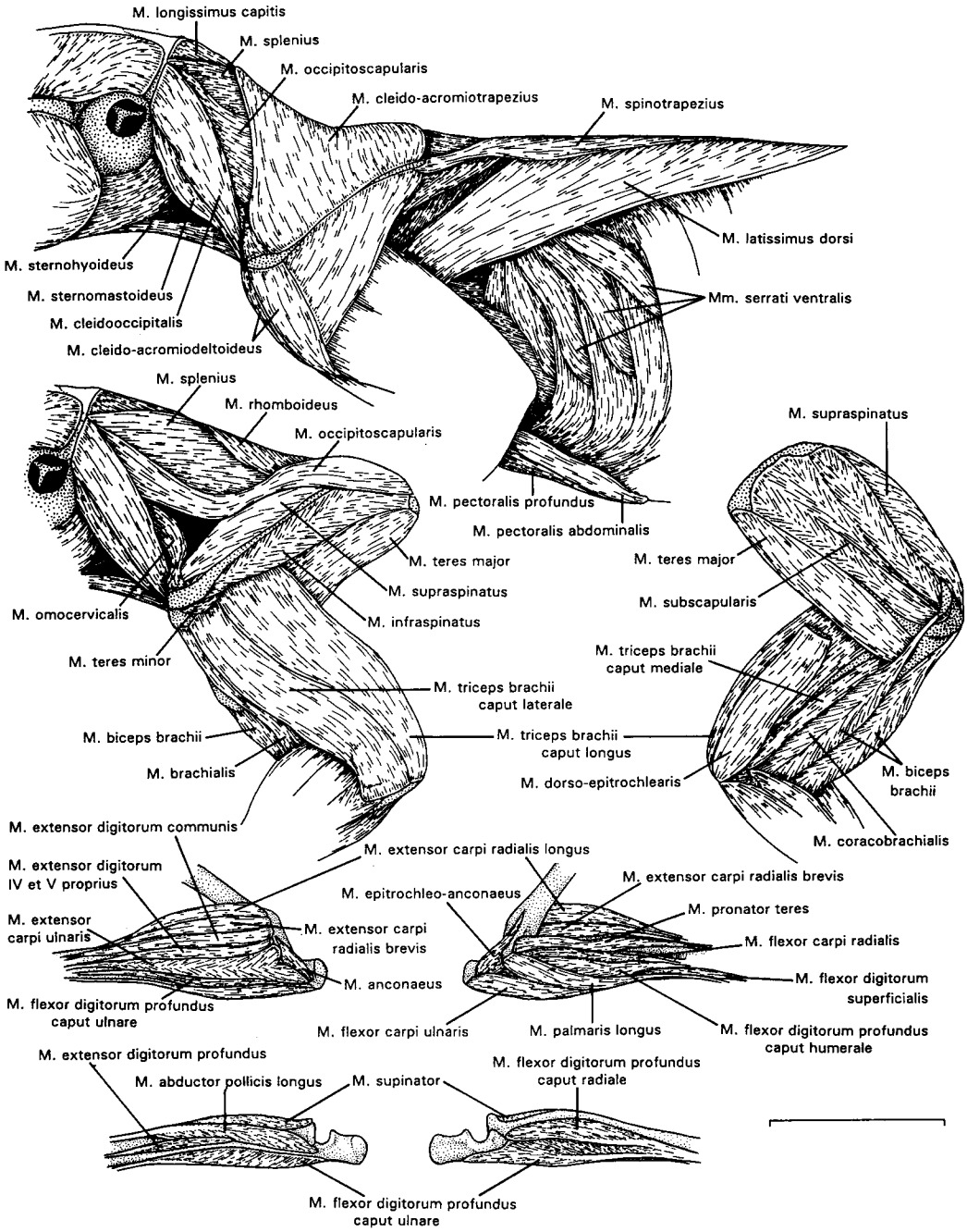
In Felsspalten mit optimaler Breite kann sich die Schneemaus allein mit den Hinterbeinen halten. Sitzend, mit dem Schwerpunkt über den gegen die Wände gestemmten Beinen, hat sie dann die Vorderpfoten frei zum Fressen oder Putzen.

Diskussion

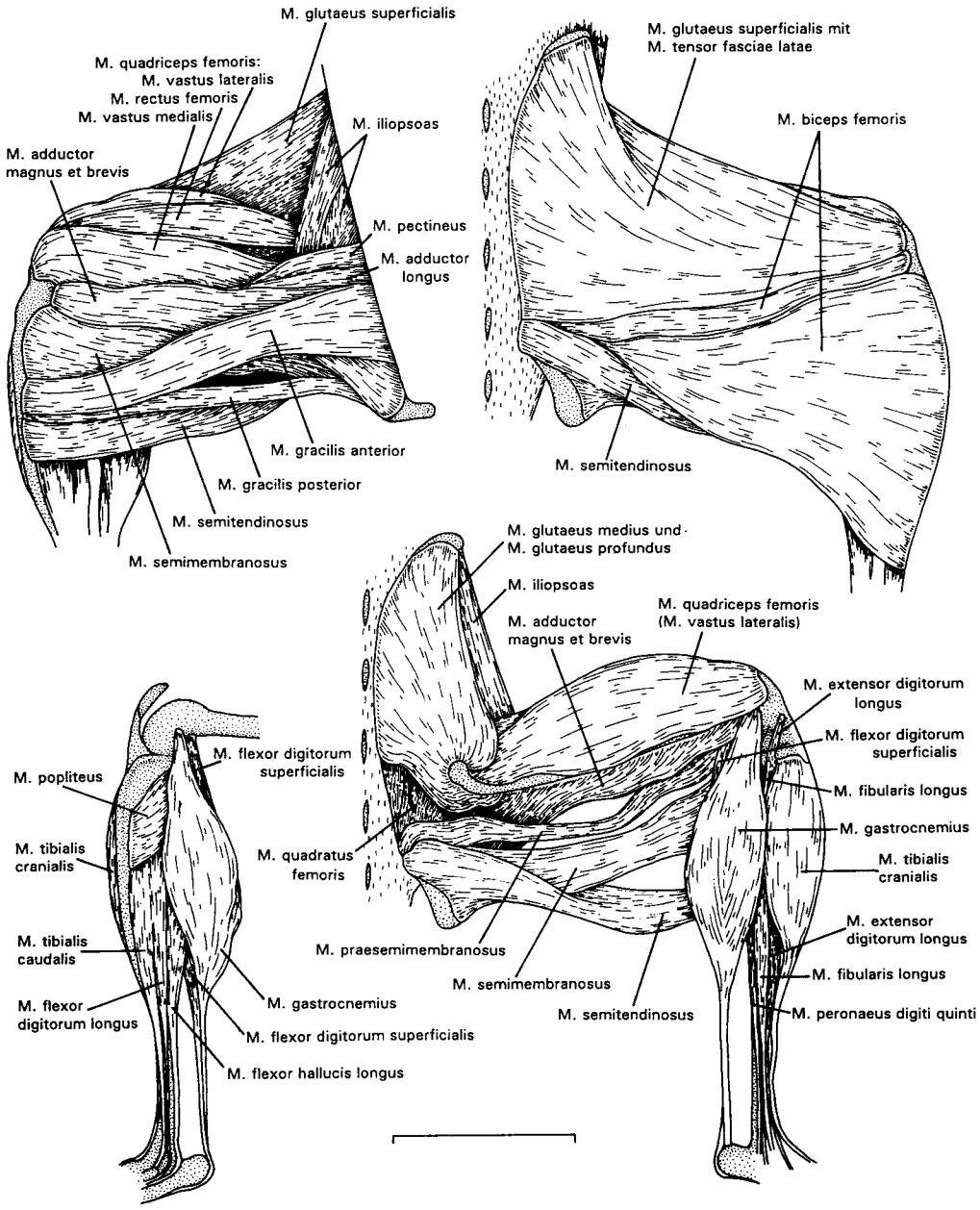
Die Wühlmäuse sind eine evolutiv sehr erfolgreiche Gruppe. Sie haben viele verschiedene Lebensräume erschließen und Lebensweisen annehmen können, weil ihr anatomisches Grundmuster entsprechende Anpassungen ohne große adaptive Veränderungen erlaubt. Beispielsweise sind starke Hinterbeinstrecker, die von der Schneemaus beim Springen genutzt werden, auch für subterrane und aquatische Lebensweisen Voraussetzung. Beim Graben wird statt des eigenen Körpers nach vorn die gelöste Erde mit den Hinterbeinen nach hinten geschleudert (Laville 1989). Beim Schwimmen erfolgt der Vortrieb durch Paddelbewegungen der Hinterbeine (Gromov & Polyakov 1992). Als Anpassungen an ihre jeweiligen Lebensräume oder Lebensweisen haben die rezenten Arvicolinae-Arten vorwiegend Vergrößerungen oder Verkleinerungen einzelner anatomischer Strukturen, deren Funktion aber gleich bleibt. Insofern ist es nicht verwunderlich, daß auch in der Knochen- und Muskelanatomie von *Chionomys* keine wesentlichen Konstruktionsänderungen gegenüber anderen Wühlmäusen gefunden wurden.

Die folgenden Merkmale sind als Anpassungen der Schneemaus an ihre Lebensweise in spaltenreichen Felshabitaten anzusehen:

1. Kaminklettern: Das Klettern in Spalten, bei dem sich die Schneemaus zwischen die Wände stemmt („Kaminklettern"), erlaubt dem Tier bei optimalem Spaltendurchmesser eine schnelle und sichere Fortbewegung. Die beobachtete Häufigkeit und Bevorzugung dieser Fortbewegungsweise ist Anlaß dafür, besonders solche anatomischen Merkmale von *Chionomys nivalis* als Anpassungen an Felsspalten zu bewerten, die dieses Verhalten ermöglichen oder begünstigen.



Tafel 1: Die Muskeln der linken Vorderextremität von *Chionomys nivalis*. Oben: lateraler Thorax mit den oberflächlichen Schultermuskeln nach Entfernung des Musculus cervicoauricularis; Mitte links: tiefe Schultermuskeln und Oberarmmuskeln; Mitte rechts: Schulterblatt- und Oberarmmuskeln in medialer Ansicht; unten: Unterarmmuskeln in lateraler (links) und medialer (rechts) Ansicht mit den oberflächlichen (oben) und tiefen (unten) Portionen.



Tafel 2: Die Muskeln der rechten Hinterextremität von *Chionomys nivalis*. Oben links: mediale Ansicht des Oberschenkels; oben rechts: laterale Ansicht des Oberschenkels; unten rechts: laterale Ansicht des Ober- und des Unterschenkels nach Entfernung von Musculus glutaeus superficialis und M. biceps femoris; unten links: mediale Ansicht des Unterschenkels.

2. Extremitätenanatomie: Relativ lange Hinterbeine erhöhen die Sprungkraft, aber für das Kaminklettern in Spalten sind etwa gleichlange Vorder- und Hinterextremitäten hilfreich. Die Schneemaus hat beide Konstruktionsvorteile durch eine gleichmäßige Verlängerung aller Extremitäten (Tab. 2). Die Länge ihrer Hinterbeine entspricht der mancher Murinae, jedoch sind auch die Vorderbeine so lang, daß das Verhältnis Vorder- zu Hinterextremitätenlänge etwa dem der Erdmaus entspricht. Die geringe

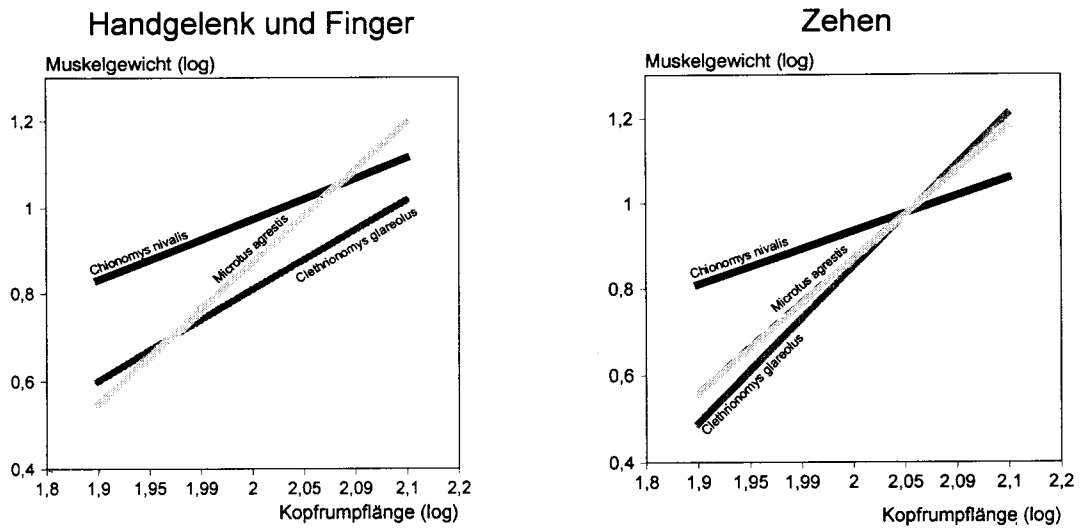


Abb. 2: Regressionsgeraden der logarithmierten Trockengewichte der Beuger von Handgelenk, Fingern und Zehen (in g) pro Kopfrumpflänge (in mm) von Schneemaus, Erdmaus und Rötelmaus.

Krümmung von Ulna und Tibia fördert die Druckübertragung, wenn sich die Schneemaus zwischen Wände stemmt. Gebogene Knochen würden stärker federn und einen Teil der vom Tier ausgeübten Kraft dämpfen.

Die Extremitätenmuskulatur zeigt in ihrer Gewichtsverteilung unter den einzelnen funktionellen Gruppen folgende Anpassungen ans Klettern (vgl. Tab. 3): Die Schultergelenke sind stark fixiert. — Die beim Abwärtsklettern den Körper haltenden Beuger des Kniegelenkes sind deutlich kräftiger als die antagonistischen Strecker. — Die Beuger des Handgelenks, der Finger sowie der Zehen sind auffallend groß. Die Wachstumskurven dieser Beugerportionen verlaufen bei *C. nivalis* höher und weniger steil als bei *M. agrestis* und *C. glareolus* (Abb. 2). Große Tiere der drei Arten haben etwa gleiche Beugerportionen an Händen und Füßen pro Körpergröße. Kleinere und damit junge Schneemäuse besitzen jedoch kräftigere Muskeln als gleichgroße Erd- und Rötelmäuse und können sich deshalb wohl besser beim Klettern festhalten.

Eine weitere funktionelle Anpassung der Muskulatur ist nicht nur bei der Schneemaus zu beobachten, sondern auch bei der Erdmaus. Sie betrifft den Musculus triceps brachii, den wichtigsten Strecker des Unterarmes. Bei einem stehenden Tier fixiert er das Ellenbogengelenk, auf dem das Gewicht des Vorderkörpers und des Kopfes lastet. Zur Berechnung der wirkenden Kräfte sind nach den Hebelgesetzen auch die Längen der Unterarme zu berücksichtigen. Obwohl der Stichprobenumfang klein war, wurde doch eine größere Kraftentfaltung dieses Muskels bei Erd- und Schneemaus deutlich. Bei der Rötelmaus ist sie geringer. Dieses Ergebnis läßt sich gut mit zwei Bewegungsweisen korrelieren, die Rötelmäuse seltener ausführen, nämlich dem Kaminklettern der Schneemaus und dem Graben der Erdmaus. Da das Ellenbogengelenk der Arvicolinae nicht gerade gestreckt (durchgedrückt) werden kann, muß der Musculus triceps brachii die Hände gegen die Wände stemmen, wenn *Chionomys nivalis* in einer Spalte klettert. Ebenso wird der Muskel beansprucht,

wenn *Microtus agrestis* mit der Hand Erde lockert und nach hinten wirft oder die Erde an der Decke eines Ganges mit Kopf und Nacken fest andrückt.

Die Analyse der Skelett- und Muskelsysteme kann jedoch die bei Schneemaus und Erdmaus beobachteten gravierenden Unterschiede zwischen ihren Kletterfähigkeiten nicht vollständig erklären. Es ist daher anzunehmen, daß auch neurophysiologische Unterschiede eine Rolle spielen. Hierbei kommt der Tiefenwahrnehmung hohe Bedeutung zu, die bei naheverwandten Nagetierarten durchaus sehr verschieden ausgeprägt sein kann (Sloane et al. 1978) und die der bodenlebenden Erdmaus möglicherweise fehlt.

3. Schädelform: Die Abflachung des Schädels ist für die Schneemaus beim Klettern hilfreich, denn enge Spalten, durch die sie ihren Schädel zwängen kann, sind auch für den übrigen Körper kein Hindernis. Bei anderen Felsspalten bewohnenden Nagetieren ist eine Schädelabflachung weniger ausgeprägt.

Weitere Merkmale der Anpassung sind aus der Literatur und aufgrund von eigenen Beobachtungen an Schneemäusen zu ergänzen:

4. Morphologie (Schwanz, Sohlen, Vibrissen): Petricole Säugetiere haben eine Reihe analoger Merkmale, von denen die Vergrößerung der Sohlenschwielen besonders weit verbreitet ist (Mares & Lacher 1987). Auch die Schneemaus hat — verglichen mit anderen Wühlmäusen — größere Hinterfußschwielen und etwas verdickte Finger- und Zehenkuppen (Cantuel 1944). Der lange Schwanz dient der Schneemaus wie anderen in Felsspalten lebenden Säugetieren als Balancestange und Stütze.

Eine weitere Anpassung sind die langen Vibrissen. Während die Schnurrhaare subterraner Wühlmäuse kaum über den Kopfumriß hinausragen, haben die Felsspalten bewohnenden Nagetiere sehr lange Vibrissen, mit denen sie die Umgebung um und besonders auch vor dem Kopf ertasten (Kratochvíl 1966, 1968, Sokolov & Kulikov 1987). Wenn sich die Schneemaus zwischen die Wände einer Spalte stemmt, dann berühren ihre Vibrissen die Wände, und vermutlich kann sie so ertasten, ob die vor ihr befindliche Spaltenbreite Kaminklettern erlaubt.

5. Jugendentwicklung: Mit geringer Reproduktionsrate und langsamer Jugendentwicklung entspricht *Chionomys nivalis* dem Muster vieler petricoler Säugetiere. Obgleich Malikov & Meyer (1990) geringe Wurfzahlen und Wurfgrößen nicht als Anpassungen alpiner Nagetiere gelten lassen, ist die verzögerte Jugendentwicklung sicherlich ein Selektionsvorteil in spaltenreichen Habitaten. Die Jungen der Schneemaus entwickeln sich zunächst langsamer als andere Arvicolinae, doch wenn sie das Nest erstmals verlassen, ist ihr Verhalten schon sicherer, und sie meiden Situationen, in denen ein Absturz drohen kann (Frank 1954). Verluste unter den Jungtieren durch Unfälle während ihrer ersten Exkursionen werden dadurch reduziert.

6. Ernährung und Verdauung: Schneemäuse nutzen fast alle in ihrem Lebensraum wachsenden Pflanzen als Nahrung (Krapp 1982, eigene Fütterungsversuche). In Gefangenschaft fraßen Schneemäuse auch tierische Kost, und sogar Kannibalismus mußte festgestellt werden. Die Aufnahme von stark sklerotisierten Pflanzenteilen, wie etwa Blätter, Rinde und Wurzeln der Alpenrose, läßt eine besondere Anpassung des Verdauungstraktes vermuten, und schon Martins (1842) fiel der große Blinddarm der Schneemaus auf, weshalb er ihn in seiner Erstbeschreibung der Art abbildete.

Nach meinen Messungen ist der Blinddarm bei Schneemäusen aber nicht größer als bei Rötel- oder Erdmäusen. Große Ähnlichkeit wird nicht nur morphologisch, sondern auch histologisch zwischen den Arten bestehen, so daß die Befunde von Snipes (1979) am Blinddarm der Erdmaus (vorbehaltlich einer Überprüfung) auf die Schneemaus übertragen seien. Demnach wird Pflanzenmaterial während eines längeren Aufenthaltes im Caecum weiter aufgespalten und ein Teil der Nährstoffe vermutlich sogar dort absorbiert. Folglich könnten Wühlmäuse die im Blinddarm aufgeschlossenen Nährstoffe wie Lagomorphen durch Verzehr ihres Kotes nutzen. Tatsächlich ist Reingestion nach eigenen Beobachtungen häufig bei Schneemäusen festzustellen und auch bei *Arvicola terrestris* (Kleist mündl.) und *Microtus pennsylvanicus* (Ouellette & Heisinger 1980) üblich. Die Substitution eines Teils des Bedarfs an frischer Nahrung durch dieses Verhalten konnten Cranford & Johnson (1989) für zwei amerikanische Wühlmausarten nachweisen. Die bei Schneemäusen häufig beobachtete, direkte Reingestion von Kot kann deshalb als Verhaltensanpassung an Lebensräume mit spärlichem Nahrungsangebot gewertet werden.

7. Sonstiges Verhalten: Mares & Lacher (1987) nennen als Verhaltensanalogien petricoler Säugetiere auch die Nutzung von Aussichtsplätzen, von denen aus bei Gefahr gewarnt wird, sowie die Einrichtung gemeinsamer Kotplätze. Die in Gefangenschaft gehaltenen Schneemäuse saßen oft auf einem erhöhten Platz in ihrem Käfig, von wo aus sie das Geschehen in der Umgebung sehr aufmerksam beobachteten. Eine gemeinsame Kotecke benutzten sie ebenso wie die von Frank (1954) gehaltenen Exemplare.

Weitere Merkmale der Schneemaus können als Anpassungen an ein Leben in großen Gebirgshöhen gesehen werden. So hat sie im Vergleich zu Arvicolinae-Arten im Tiefland ein längeres, dichteres, besser gegen Kälte isolierendes Fell, eine effizientere

Adaptive Merkmale petrikoler Kleinsäuger	lange Vibrissen	vergrößerte Sohlenschwielen	verlängerte Extremitäten	verlängerter Schwanz	verzögerte Jugendentwicklung	Kaminklettern
Chionomys nivalis	+	+	+	+	+	++
Dinaromys bogdanovi	++			+		
Apodemus mystacinus	+	+	+	—	+	+
Dryomys laniger	+	++		—		
Sorex alpinus	+	+	+	+		+

Abb. 3: Ausprägung adaptiver Merkmale bei Felsspalten bewohnenden kleinen Säugetieren (jeweils im Vergleich zu ihnen näher verwandten Arten). — = Merkmal nicht vorhanden, + = Merkmal vorhanden, ++ = Merkmal besonders stark ausgeprägt. Angaben nach Niethammer & Krapp (1978, 1982, 1990), Hutterer (1982) und Spitzenberger (1976) sowie eigenen Befunden.

Thermoregulation und einen geringeren Stoffwechselgrundumsatz (Bienkowski & Marszalek 1974). Ihr relativ hohes Herzgewicht (Ognew 1959) gleicht zwar den verringerten Druck und Sauerstoffgehalt der Luft in großen Höhen aus, aber Kleinsäugerarten mit ausschließlich alpiner Verbreitung haben kleinere Herzen und damit einen niedrigeren Energiebedarf für die Herztätigkeit selbst (Bolschakow 1968). Somit ist die Schneemaus im Sinne von Haltenorth (1975) kein eualpines Tier, sondern ein tachyalpines, das im Hochgebirge existieren kann, jedoch nicht speziell daran angepaßt ist. Auch Kryštufek & Kovačič (1989) haben anhand des vertikalen Verbreitungsbildes der Art in Kroatien und Slovenien festgestellt, daß ihr Vorkommen nicht durch die Höhe, sondern in erster Linie durch spaltenreiche Felshabitate bestimmt ist. In Spaltensystemen entziehen sich die Tiere weitgehend den lebensfeindlichen Umweltbedingungen, die in Hochgebirgslagen herrschen. Wind und UV-Strahlung dringen kaum in die Spalten ein, Regen fließt schnell ab, und im Winter bleiben die Hohlräume unter einer schützenden Schneedecke überwiegend frostfrei.

Ein Vergleich mit anderen, zum Teil syntop lebenden Kleinsäugerarten zeigt, daß die Schneemaus gut an spaltenreiche Felshabitate angepaßt ist und nur wenige andere Arten adaptive Merkmale noch ausgeprägter entwickelt haben (Abb. 3). Durch diese Anpassungen ist die Schneemaus in der Lage, Geröllhalden bis in die Hochlagen der Gebirge zu besiedeln und sich damit einen Lebensraum zu erschließen, in dem ein geringer Prädationsdruck und kaum Konkurrenz durch andere Arten herrschen.

Zusammenfassung

Im Hinblick auf eine kletternde Fortbewegung in Felsspalten wurden das Skelett- und Muskelsystem der Extremitäten, die Schädelform und das Verhalten von Schneemäusen untersucht und mit anderen Wühlmäusen verglichen. Große Abweichungen vom präadaptiven Grundmuster der Arvicolinae wurden bei Schneemäusen nicht gefunden, doch sind insbesondere folgende Anpassungen an spaltenreiche Felshabitate festzustellen: Bevorzugung des Kaminkletterns in Spalten, Verlängerung aller Extremitäten, lange Vibrissen und große Sohlenschwielen, frühe Entwicklung kräftiger Finger- und Zehenbeuger sowie optimale Nahrungsausnutzung inklusive Reingestion. Durch diese Anpassungen und ihre zusätzliche Kältetoleranz können Schneemäuse Geröllfelder bis in hohe Gebirgslagen besiedeln.

Literatur

Bieńkowski, P. & U. Marszałek (1974): Metabolism and energy budget in the snow vole. — Acta theriol. 19: 55—67.

Bolschakow, W. N. (1968): Zur Anpassung der Kleinsäugetiere an die Gebirgsverhältnisse. — Zool. Anz. 180: 293—299.

Boye, P., R. Hutterer, N. López-Martínez & J. Michaux (1992): A reconstruction of the Lava mouse (*Malpaisomys insularis*), an extinct rodent of the Canary Islands. — Z. Säugetierk. 57: 29—38.

Cantuel, P. (1944): Le *Microtus nivalis* du Cantal. — Mammalia 8: 69—71.

Cranford, J. A. & E. O. Johnson (1989): Effects of coprophagy and diet quality on two microtine rodents (*Microtus pennsylvanicus* and *Microtus pinetorum*). — J. Mamm. 70: 494—502.

Dottrens, E. (1962): *Microtus nivalis* et *Microtus arvalis* du Parc National Suisse. — Ergebn. wiss. Unters. schweiz. Nationalparks 7 (N.F.), 46: 331—352.

Eble, H. (1955): Funktionelle Anatomie der Extremitätenmuskulatur von *Ondatra zibethica*. — Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat. 4: 977—1004.

Frank, F. (1954): Beiträge zur Biologie, insbesondere Jugendentwicklung der Schneemaus (*Chionomys nivalis* Mart.). — Z. Tierpsychologie 11: 1—9.
Frank, F. & K. Zimmermann (1957): Über die Beziehungen zwischen Lebensalter und morphologischen Merkmalen bei der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas). — Zool. Jb. (Syst.) 85: 283—300.
Gromov, I. M. & I. Y. Polyakov (1992): Fauna of the USSR, Mammals Volume III No. 8, Voles (Microtinae). — Leiden, New York, Kopenhagen, Köln.
Haltenorth, T. (1975): Gebirgssäugetiere, eine Übersicht. — Säugetierk. Mitt. 23: 112—137.
Hutterer, R. (1982): Biologische und morphologische Beobachtungen an Alpenspitzmäusen (*Sorex alpinus*). — Bonn. zool. Beitr. 33: 3—18.
Kahmann, H. & J. Halbgewachs (1962): Beobachtungen an der Schneemaus, *Microtus nivalis* Martins, 1842, in den Bayerischen Alpen. — Säugetierk. Mitt. 10: 64—82.
Krapp, F. (1982): *Microtus nivalis* (Martins, 1842) — Schneemaus. — S. 261—283 in: Niethammer, J. & F. Krapp (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas, Bd. 2/I Nagetiere II. Wiesbaden.
Kratochvíl, J. (1966): Vibrissenfeld der Art *Dolomys bogdanovi* (V. et E. Martino, 1922). — Zool. listy 15: 373—380.
Kratochvíl, J. (1968): Das Vibrissenfeld der europäischen Arten der Gattung *Apodemus* Kaup, 1829. — Zool. listy 17: 193—209.
Kratochvíl, J. (1981): *Chionomys nivalis* (Arvicolidae, Rodentia). — Acta Sc. Nat. Brno 15 (11): 1—62.
Kryštufek, B. & D. Kovačič (1989): Vertical distribution of the Snow vole *Microtus nivalis* (Martins, 1842) in Northwestern Yugoslavia. — Z. Säuget. 54: 153—156.
Laville, E. (1989): Etude cinématique du fouissage chez *Arvicola terrestris scherman* (Rodentia, Arvicolidae). — Mammalia 53: 177—189.
Leconte, M. (1983): Ecologie de *Microtus (Chionomys) nivalis* en milieu alpin. — Actes du VIIe coll. Nat. Mamm., Grenoble: 155—164.
Malec, F. & G. Storch (1964): Das Vorkommen der Schneemaus in tiefen Lagen. — Natur und Museum 94: 357—360.
Malikov, V. G. & M. N. Meyer (1990): The characters of breeding and postnatal ontogeny of mountain and plain voles (Rodentia, Arvicolinae) in connection with their distribution. — USSR Acad. Sc., Proc. Zool. Inst. Leningrad 225: 21—33.
Mares, M. A. & T. E. Lacher (1987): Ecological, morphological and behavioral convergence in rock-dwelling mammals. — In: Genoways, H. H. (ed.): Current Mammalogy, Vol. 1: 307—348.
Martins, C. (1842): Note sur l'*Arvicola nivalis*, nouvelle espèce de campagnol habitant la région des neiges éternelles dans les Alpes de la Suisse. — Revue zool. (Paris) 1842: 87—100.
Morlok, W. F. (1983): Vergleichend- und funktionell-anatomische Untersuchungen an Kopf, Hals und Vorderextremität subterraner Nagetiere (Mammalia, Rodentia). — Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg 64: 1—237.
Nickel, R., A. Schummer, E. Seiferle, J. Frewein & K.-H. Wille (1977): Bewegungsapparat. Lehrbuch der Anatomie der Haustiere, Bd. 1, 4. Aufl. — Berlin & Hamburg.
Niethammer, J. (1964): Ein Beitrag zur Kenntnis der Kleinsäuger Nordspaniens. — Z. Säugetierk. 29: 193—220.
Niethammer, J. & F. Krapp (1978): Handbuch der Säugetiere Europas, Bd. 1 Nagetiere I. — Wiesbaden.
Niethammer, J. & F. Krapp (1982): Handbuch der Säugetiere Europas, Bd. 2/I Nagetiere II. — Wiesbaden.
Niethammer, J. & F. Krapp (1990): Handbuch der Säugetiere Europas, Bd. 3/I Insektenfresser, Herrentiere. — Wiesbaden.
Ognew, S. I. (1959): Säugetiere und ihre Welt. — Berlin.
Ouellette, D. E. & J. F. Heisinger (1980): Reingestion of feces by *Microtus pennsylvanicus*. — J. Mammal. 61: 366—368.
Peshev, T. (1970): Distribution and taxonomy of *Microtus nivalis* (Martins) (Mammalia) in Bulgaria. — Mammalia 34: 252—268.

Rausch, V. (1976): Vergleich von Extremitätenmuskulatur und Extremitätenknochen bei Stachelmaus (*Acomys dimidiatus*) und Hausmaus (*Mus musculus*). — Diplomarbeit Bonn, 1—49.
Schich, J. (1971): Funktionelle Deutung anatomischer Baumerkmale am Achsen- und Gliedmaßenskelett der Schermaus, *Arvicola terrestris scherman* (Shaw, 1801). — Säugetierk. Mitt. 19: 305—338.
Sloane, S. A., S. L. Shea, M. M. Procter & D. A. Dewsbury (1978): Visual cliff performance in 10 species of muroid rodents. — Anim. Learn. Behav. 6: 244—248.
Snipes, R. L. (1979): Anatomy of the cecum of the vole, *Microtus agrestis*. — Anat. Embryol. 157: 181—203.
Sokolov, V. E. & V. F. Kulikov (1987): The structure and function of the vibrissal apparatus in some rodents. — Mammalia 51: 125—138.
Spitzenberger, F. (1976): Beiträge zur Kenntnis von *Dryomys laniger* Felten et Storch, 1968 (Gliridae, Mammalia). — Z. Säugetierk. 41: 237—249.
Stein, B. R. (1987): Phylogenetic relationships among four arvicolid genera. — Z. Säugetierk. 52: 140—156.

Peter Boye, Bundesamt für Naturschutz, Institut für Tierökologie, Konstantinstraße 110, D-53179 Bonn.

Prof. Dr. Jochen Niethammer auf Exkursion mit Studentinnen und toter Robbe am Strand von Sylt, Nordseeküste, um 1989. — On excursion shown whith students and a dead seal at the beach of Sylt island, North Sea, in 1989.