

ABHANDLUNGEN UND BERICHTE
DES NATURKUNDEMUSEUMS GÖRLITZ

Band 68, Nummer 1

Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz 68, 1: 45 – 53 (1994)

ISSN 0373-7568

Manuskriptannahme am 28. 7. 1994

Erschienen am 9. 10. 1994

**Anpassung oder konservative Vielfalt – Populationsdifferenzierung
beim Maulwurf, *Talpa europaea*, nach nichtmetrischen
Schädelmerkmalen**

Von HERMANN A N S O R G E

Mit 3 Abbildungen und 3 Tabellen

Meinem verehrten Lehrer und Mentor, Prof. Wolfram Dunger,
zum 65. Geburtstag gewidmet

Summary

Adaptation or conservative diversity – differentiation of mole populations, *Talpa europaea*, by nonmetric skull characters.

Among four collections of moles from separated occurrences of the Oberlausitz only the series of the Lusatian lowland differ from those of the hilly landscapes considering their skull and body measures. Only these subpopulations have significant epigenetic distances determined by nonmetric skull characters too. There are no morphological differentiations between the populations of low measure deviations. Therefore the smallspaced size variability of the mole seems to be especially based on genetic relations.

Zusammenfassung

Von vier Serien des Maulwurfes aus getrennten Vorkommen der Oberlausitz weichen lediglich die Tiere aus der Lausitzer Niederung nach ihren Körper- und Schädelmaßen von denen des Hügellandes ab. Nur diese Subpopulationen weisen aber auch einen sicheren epigenetischen Abstand nach qualitativen Schädelmerkmalen auf. Die größtmäßig wenig verschiedenen Vorkommen zeigen dagegen keine morphologischen Populationsdifferenzierungen. Die kleinräumige Größenvariabilität des Maulwurfes scheint demnach vor allem genetisch bedingt zu sein.

Problemstellung

Die Zerschneidung der Lebensräume von Säugetieren durch anthropogene Strukturen gelangt derzeit immer mehr ins Blickfeld populationsökologischer Betrachtung. Insbesondere bei Kleinsäu-
gern können die Habitatfragmentierungen bis zur Isolierung von Subpopulationen führen, deren
genetische Vielfalt nicht mehr durch reproduktiven Austausch gewährleistet wird (z.B. SIKORSKI
1982, MADER 1984, KOZAKIEWICZ 1993).

Mit dieser an sich ungewöhnlichen ökologischen Situation wäre der Maulwurf (*Talpa europaea*
Linné, 1758) als extrem spezialisierter Bodenbewohner sicherlich auch ohne menschliche Beein-
flussung regelmäßig konfrontiert. Einen eingeschränkten genetischen Austausch zwischen kleineren
Subpopulationen können bereits »naturnahe Strukturen« wie Fließgewässer oder anstehendes
Gestein bewirken. Dieses Phänomen wird allgemein mit der auffallenden Variabilität des Maul-
wurfs auf geographisch kleinem Raum in Zusammenhang gebracht. Meist wurde dies lediglich als
behindernder Mißstand für die taxonomische Untergliederung der Art betrachtet (SCHWARZ
1948). Die Größenunterschiede lokaler Serien gaben aber auch mehrfach Anlaß zu umfangreichen
Recherchen in dieser Richtung.

Die Ergebnisse werden allerdings recht verschieden interpretiert. STEIN (1959) schließt aus sei-
nen umfangreichen Studien, daß in Folge einer schnellen Adaptation und hohen Evolutionsrate
genetisch fixierte »Ökotypen« entstehen. Er erklärt die Größendifferenzierung innerhalb der Art als
»gesetzmäßig« auf ökologischer Grundlage (STEIN 1963) und lehnt jede taxonomische Bedeutung
ab. Der Vorwurf von GRULICH (1969b), sich damit an der 'Vererbung erworbener Eigenschaften'
nach den Ideen Lysenkos zu orientieren, ist bis heute kaum zu entkräften.

GRULICH (1969a, 1969b) betont dagegen den »biologischen Konservatismus« der Art und sieht
in den genetischen Beziehungen und Trennungen der Subpopulationen die Ursachen für die Größen-
unterschiede. Dies würde eine hohe genetische Diversität bedeuten, die durch Isolationseffekte
ungerichtet hervorgerufen und nicht von bestimmten ökologischen Faktoren beeinflusst ist.

Diese Hypothesen ließen sich besser interpretieren, wenn die genetische Ähnlichkeit von Maul-
wurfs-Serien benachbarter Lokalitäten berücksichtigt werden könnte. Die Bewertung der epigene-
tischen Abstände nach nichtmetrischen Schädelmerkmalen soll dazu erste Hinweise erbringen.

Material und methodische Grundlagen

Die Untersuchung basiert auf einer Kollektion von 104 Schädeln des Maulwurfes (*Talpa euro-
paea* Linné, 1758), die seit 1980 in der östlichen Oberlausitz gesammelt wurden. Das Material
stammt zu etwa gleichen Teilen von den folgenden vier Lokalitäten:

- Wiesen und Teichränder der Teichlausitz bei Niesky
- Neißeau und Gärten in Ludwigsdorf
- Gärten und Parks in der Stadt Görlitz
- Gärten und Wiesen bei Zittau

Diese Gebiete liegen bis zu 50 km auseinander. Sie gehören mit abgestuftem Höhengefälle zu
einer Folge verschiedener Formen der Naturräume Tiefland und Hügelland.

Um neben der geschlechtsbedingten auch die altersabhängige Variation berücksichtigen zu kön-
nen, wurde von allen Schädeln das Alter des Tieres geschätzt. Dazu diente neben allgemeinen Kri-
terien der Schädelentwicklung besonders die Zahnabnutzung der P^4 und M^1-M^3 . Die Einteilung in
fünf Altersklassen (AK 1 – 5) orientiert sich eng an den Empfehlungen von GRULICH (1967b). Ab
der AK 2 handelt es sich um erwachsene Tiere, die mindestens im zweiten Lebensjahr standen.

Zur Bewertung der Größenunterschiede zwischen den lokalen Serien wurden neben der Masse

und den Standardkörpermaßen nur fünf lineare Schädelmaße ausgewählt (Abb. 1). Diese Beschränkung folgt den detaillierten Untersuchungen von GRULICH (1967a), der die taxonomisch geeigneten Meßstrecken mit der niedrigsten Variabilität auswies.

- (*M*) Körpermasse
- (*KR*) Kopf-Rumpf-Länge
- (*S*) Schwanzlänge
- (*Hf*) Hinterfußlänge
- (*Cbl*) Condylbasallänge: Hinterrand der Condyli occipitales - Prosthion
- (*Zb*) Zygomatiche Breite: Zygion - Zygion
- (*Rb*) Rostrumbreite: Abstand zwischen den Caninus-Alveolen
- (*oZr*) obere Zahnreihenlänge: Alveolenabstand C-M³
- (*Al*) Angularlänge: Infradentale - Processus angularis
- (*uZr*) untere Zahnreihenlänge: Alveolenabstand C-M₃

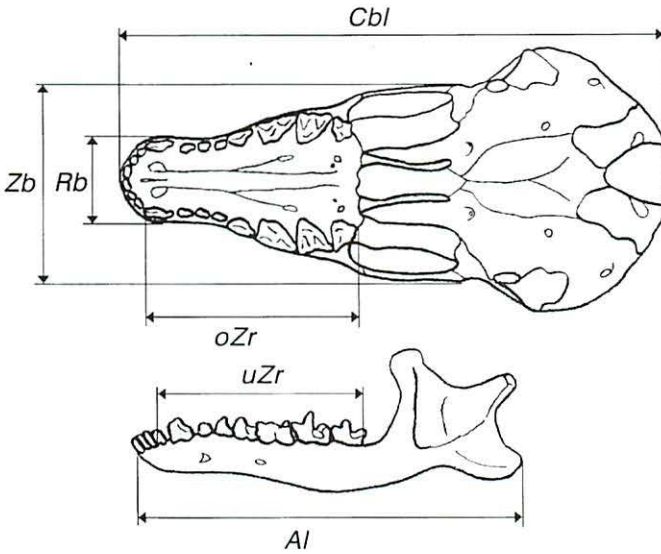


Abb. 1 Meßstrecken am Schädel des Maulwurfes

Eine einfache statistische Aufbereitung der Körper- und Schädelmaße sowie der Körpermasse durch Mittelwert (\bar{x}), Variationsbreite (x_{\max} , x_{\min}), Standardabweichung (s) und Variabilitätskoeffizient ($v=100*s/\bar{x}$) erfolgte nach Altersklassen und Geschlechtern getrennt. Zur Sicherung der Mittelwertunterschiede diente Student's t-Test nach vorheriger Bewertung der Varianzen und der Normalverteilungen der Meßwerte.

Für die Ermittlung des epigenetischen Abstandes wurden 14 nichtmetrische Merkmale herangezogen. Da noch keine ähnlichen Studien vom Maulwurf bekannt geworden sind, orientierte sich die Auswahl neben eigenen Voruntersuchungen an den Parametern, die bei anderen Arten der Insectivora verwendet wurden (HANSKI & KUITUNEN 1986, PANKAKOSKI & HANSKI 1989). Die konkreten Positionen der Merkmale gibt die Abb. 2 wieder.

- 1 (*aFinc*) Foramen incisivum anterior vorhanden
- 2 (*pFinc*) Foramen incisivum posterior vorhanden
- 3 (*pFpal1*) Foramen palatinum posterior 1 vorhanden
- 4 (*pFpal2*) Foramen palatinum posterior 2 vorhanden
- 5 (*Fmax1*) Foramen maxillare 1 in Höhe der P4-Wurzeln vorhanden
- 6 (*Fmax2*) Foramen maxillare 2 frontal des Foramen infraorbitale

- 7 (*Focc1*) Foramen occipitale 1 vorhanden
- 8 (*Fhyp*) Foramen hypoglossi getrennt mit geteilter Öffnung
- 9 (P_2^2) oberer zweiter Prämolare fehlt
- 10 (P_3^3) oberer dritter Prämolare fehlt
- 11 (*aFme*) zusätzliches Foramen mentale vorhanden
- 12 (*Fcor*) Foramen coronoidale vorhanden
- 13 (P_3^3) unterer dritter Prämolare fehlt
- 14 (P_4^4) unterer vierter Prämolare fehlt

Die Homogenität der Merkmalsausbildung in der Verteilung nach Alter und Geschlecht sicherte der χ^2 -Test. Dabei wurden alle bilateralen Merkmale sowohl seitengetreunt als auch gemeinsam ausgewertet. Die eigentliche Berechnung des epigenetischen Abstandes erfolgte nach der von SJOVOLD (1977) erarbeiteten Formel des »mean measure of divergence« (MMD), der die Varianzen der Merkmalsverteilungen zugrundeliegen (siehe ANSORGE & STUBBE 1993)

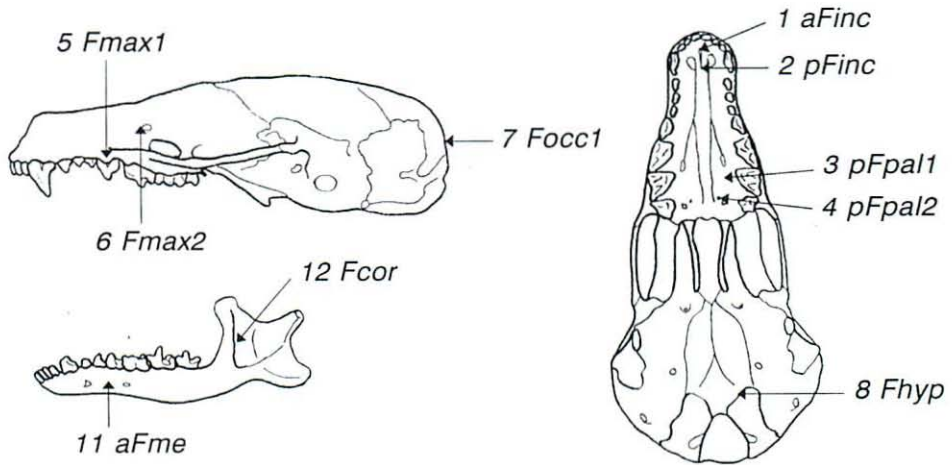


Abb. 2 Nichtmetrische Merkmale am Schädel des Maulwurfs

Ergebnisse und Interpretation

Die Körper- und Schädelmaße der untersuchten Maulwürfe weisen erwartungsgemäß eine hohe intrapopuläre Variabilität auf. Sowohl zwischen männlichen und weiblichen Tieren als auch zwischen der AK 1 und den älteren Altersklassen bestehen in den meisten Maßen hochgesicherte Mittelwertunterschiede. Dies verlangt eine getrennte Bewertung dieser Populationsteile. Die Stichprobengrößen verringern sich dadurch aber derartig, daß für die weitere Auswertung nur noch die männlichen Maulwürfe der AK 2-5 mit ausreichend niedrigen Varianzen herangezogen werden können. Die Maße der Maulwürfe von allen vier betrachteten Lokalitäten der Oberlausitz sind für die erwachsenen Altersklassen in Tab. 1 enthalten.

Tab. 1 Masse, Körper- und Schädelmaße von adulten Maulwürfen aus der Oberlausitz

Männchen AK 2-5

	\bar{x}	s	v	x_{\min}	x_{\max}	n
<i>M</i>	70,09	13,76	19,64	40,0	90,0	22
<i>KR</i>	138,35	9,55	6,90	110,0	152,0	26
<i>S</i>	22,93	3,71	16,19	16,0	30,0	27
<i>HF</i>	17,78	1,38	7,74	15,0	20,0	27
<i>Cbl</i>	33,99	1,35	3,98	29,9	36,2	23
<i>Zb</i>	11,95	0,47	3,95	10,7	12,7	21
<i>Rb</i>	4,77	0,23	4,89	4,2	5,3	26
<i>oZr</i>	12,72	0,47	3,67	11,3	13,6	27
<i>Al</i>	22,17	0,92	4,14	18,9	23,5	27
<i>uZr</i>	11,82	0,55	4,62	10,1	12,9	27

Weibchen AK 2-5

	\bar{x}	s	v	x_{\min}	x_{\max}	n
<i>M</i>	63,61	10,89	17,13	42,0	79,0	18
<i>KR</i>	133,40	7,72	5,78	113,0	147,0	20
<i>S</i>	22,60	4,25	18,79	16,0	33,0	20
<i>HF</i>	17,30	1,58	9,11	15,0	22,0	20
<i>Cbl</i>	33,27	0,90	2,70	31,8	34,6	13
<i>Zb</i>	11,55	0,36	3,14	10,6	12,2	17
<i>Rb</i>	4,51	0,20	4,54	4,2	5,0	19
<i>oZr</i>	12,38	0,38	3,10	11,6	12,9	19
<i>Al</i>	21,42	0,67	3,11	20,2	22,6	20
<i>uZr</i>	11,63	0,45	3,90	11,1	12,5	20

Innerhalb der geographisch nur wenig ausgeprägten Variation der Art in Europa reihen sich die Tiere der Oberlausitz an der unteren Grenze ein (siehe NIETHAMMER 1993).

Derart kleinwüchsige Maulwürfe sind zwar aus den Alpen und Sudeten bis zu den Karpaten bekannt, sie wurden aber bislang meist als ökologische Adaption an die gebirgigen Lebensräume interpretiert (NIETHAMMER 1962, STEIN 1963).

CAPOLONGO (1986) zieht allerdings eine eigene Unterart für die kleineren Tiere aus dem sub-alpinen Bereich Frankreichs und der Schweiz in Betracht, während HURKA (1988) die Maulwürfe Westböhmens mit ähnlich niedrigen Schädelmaßen nicht hervorhebt.

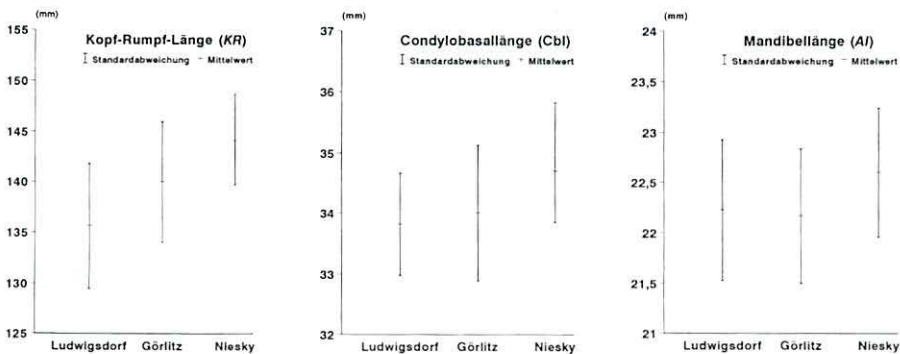


Abb. 3 Ausgewählte Größenunterschiede zwischen den Maulwürfen der Oberlausitzer Untersuchungsgebiete

Tatsächlich unterscheiden sich auch die in der Oberlausitz gesammelten Tiere in ihrer Größe nicht von den genannten Serien. Die Körper- und Schädelgröße des Maulwurfes scheint offenbar weder direkte taxonomische Wertigkeit zu besitzen, noch lassen die Unterschiede zwischen den Populationen eine einfache ökologische Erklärung zu (siehe auch LLUCH et al. 1987). So weisen auch die Maulwürfe von mehreren Lokalitäten der Oberlausitz jeweils recht unterschiedliche Größen auf. Die Mittelwertunterschiede können allerdings durch die Beschränkung der Stichproben auf männliche Tiere der AK 2 - 5 (s.o.) nur in wenigen Maßen statistisch gesichert werden, so daß sie nur in Abb. 3 gegenübergestellt und nicht detailliert aufgelistet werden. Es erscheint aber trotzdem beachtenswert, daß gerade die Maulwürfe aus der Teichlausitz (Niesky) größer sind als die aus Görlitz und Ludwigsdorf stammenden Tiere. Die Teichränder und Wiesen auf sandigen Böden bei Niesky bieten nämlich dem Maulwurf generell ein geringeres Potential an Nahrungstieren als die produktiveren Böden der Gärten, Parks und der Neißeau in Görlitz und Umgebung (siehe DUNGER 1983). Es fällt schwer, hier Größenunterschiede auf den jeweiligen Lebensraum zurückzuführen.

Die ermittelten Frequenzen der nichtmetrischen Merkmale in den Populationsstichproben der vier Untersuchungsgebiete sind in Tab. 2 aufgelistet. Die nicht homogen in den Stichproben verteilten Merkmale wurden bereits vorher ausgesondert. Dies betrifft die altersbedingt ausgebildeten zusätzlichen Foramina um das Foramen incisivum (*aFinc* und *pFinc*) sowie eine kleine Öffnung am Maxillare (*Fmax2*) ebenso wie das geschlechtsspezifisch variierende zusätzliche Foramen mentale (*aFme*).

Die qualitativen Schädelmerkmale weisen bei den untersuchten Maulwürfen nur eine relativ geringe Variabilität auf. Lediglich in zwei der bereits vorausgewählten vierzehn Merkmale bestehen gesicherte regionale Unterschiede, die in der Tab. 2 markiert sind:

- Foramen palatinum posterior 1 (*pFpal1*)
- Foramen palatinum posterior 2 (*pFpal2*)

Tab. 2 Frequenz nichtmetrischer Schädelmerkmale bei Maulwürfen aus verschiedenen Untersuchungsgebieten der Oberlausitz

	1 r Σ *	linke Seite rechte Seite beide Seiten * signifikanter Unterschied	Frequenz (%)			
			Niesky	Görlitz	Ludwigsdorf	Zittau
3 <i>pFpal1_l</i> *			66,7	78,0	100,0	75,0
3 <i>pFpal1_r</i> *			91,7	87,8	100,0	75,0
3 <i>pFpal1</i> Σ *			91,7	97,6	100,0	87,5
4 <i>pFpal2_l</i> *			54,5	62,5	85,7	75,0
4 <i>pFpal2_r</i> *			45,5	90,0	100,0	62,5
4 <i>pFpal2</i> Σ *			54,5	95,0	100,0	87,5
5 <i>Fmax1_l</i>			53,8	59,5	50,0	50,0
5 <i>Fmax1_r</i>			53,8	57,1	58,3	66,7
5 <i>Fmax1</i> Σ			69,2	73,8	66,7	80,0
7 <i>Foccl</i>			30,8	46,9	40,0	57,1
8 <i>Fhyp_l</i>			63,6	65,5	66,7	60,0
8 <i>Fhyp_r</i>			50,0	50,0	66,7	66,7
8 <i>Fhyp</i> Σ			90,9	73,3	88,9	83,3
9 <i>p²_l</i>			0,0	0,0	0,0	0,0
9 <i>p²_r</i>			0,0	2,4	0,0	11,1
9 <i>p²</i> Σ			0,0	2,4	0,0	11,1
10 <i>p³_l</i>			0,0	0,0	0,0	0,0
10 <i>p³_r</i>			7,1	0,0	0,0	0,0
10 <i>p³</i> Σ			7,1	0,0	0,0	0,0

12	F_{cor_l}	53,8	57,1	50,0	50,0
12	F_{cor_r}	71,4	57,1	58,3	60,0
12	$F_{cor\ \Sigma}$	71,4	71,4	66,7	72,7
13	P_{3_l}	0,0	0,0	0,0	0,0
13	P_{3_r}	0,0	2,4	0,0	9,1
13	$P_{3\ \Sigma}$	0,0	2,4	0,0	9,1
14	P_{4_l}	0,0	0,0	0,0	0,0
14	P_{4_r}	0,0	0,0	0,0	0,0
14	$P_{4\ \Sigma}$	7,1	0,0	0,0	0,0

Das Maß für den epigenetischen Abstand MMD (mean measure of divergence) wurde mit allen unabhängigen Merkmalen berechnet. Die statistisch gesicherten MMD-Werte für die vier Untersuchungsgebiete der Oberlausitz sind in Tab. 3 enthalten.

Tab. 3 Mittlere Abstandsmaße (MMD-Werte) nach nichtmetrischen Schädelmerkmalen für Maulwürfe aus verschiedenen Untersuchungsgebieten der Oberlausitz

* Unterschied signifikant

	Görlitz	Ludwigsdorf	Niesky
Zittau	-	-	-
Görlitz		-	0,05*
Ludwigsdorf			0,13*

Die morphologische Differenzierung der Maulwürfe erscheint relativ gering. Nur die Tiere der Teichlausitz weisen einen statistisch gesicherten epigenetischen Abstand zu denen des Görlitzer und der Ludwigsdorfer Stichprobe auf. Die Maulwürfe aus dem geographisch weiter entfernten Zittauer Gebiet lassen keine Differenzierung von allen anderen Lokalitäten erkennen.

Eine recht geringe genetische Variabilität nach der Enzymdifferenzierung fanden auch FILIP-PUCCI et al. (1987) und SUCHENTRUNK (in litt.) sowohl innerhalb der Gattung *Talpa* als auch intraspezifisch. Die morphologische Differenzierung nach nichtmetrischen Schädelmerkmalen bestätigt dies zumindest auf der Populationsebene. Die in der Oberlausitz ermittelten epigenetischen Abstände liegen für den Maulwurf aber auf etwa gleich niedrigem Niveau wie für den viel mobilen Iltis (ANSORGE 1994). Der in seinem reproduktiven Austausch stärker eingeschränkte Baumarder zeigt im gleichen Untersuchungsgebiet bereits wesentlich stärkere morphologische Differenzierungen (ANSORGE 1992).

In der Bewertung der morphologischen Variabilität der phylogenetisch älteren Maulwürfe muß sicher grundsätzlich von einer niedrigeren Ebene ausgegangen werden als bei den weniger konservativen Musteliden. Desto größere Sorgfalt sollte in Zukunft auf die Auswahl weiterer geeigneter nichtmetrischer Parameter am Maulwurfsschädel verwendet werden.

Diskussion

Der Maulwurf ist eine der wenigen Kleinsäugerarten, bei denen allgemein keine gerichtete geographische Größenvariation angenommen wird (siehe NIETHAMMER 1993). Kleinräumige Unterschiede, die mosaikartig verteilt sind, werden einheitlich anerkannt. Die Befunde zur Körper- und Schädelgröße Oberlausitzer Maulwürfe zeigen aber z.B. gute Übereinstimmungen mit den benachbarten westböhmisches Vorkommen (HURKA 1988). Dies deutet darauf hin, daß hier doch in größeren geographischen Bereichen genetische Zusammenhänge im Vordergrund stehen, die sich nicht aus der Adaption an ähnliche ökologische Bedingungen erklären lassen.

Gleichwohl bestehen innerhalb der Oberlausitz kleinere, aber deutlich ausgeprägte Größenunterschiede, die dem Ökotypen-Schema von STEIN (1959) direkt widersprechen. Das Auftreten großer Tiere in nahrungsreichen Böden wird durch die vorliegende Untersuchung nicht bestätigt (siehe auch GRULICH 1969a). Es ergeben sich keine Hinweise auf die Anpassung von 'Ökotypen' im Sinne STEIN's. Darüber hinaus erscheint es nicht zwingend, daß die optimale Körpergröße des bodenbewohnenden Maulwurfes einzig über die verfügbare Nahrung bestimmt wird.

Die epigenetischen Abstände zwischen den untersuchten Stichproben separieren nun aber gerade die Maulwürfe der Lausitzer Niederung, die auch in ihrer Größe abweichen. Die geographische Entfernung der Vorkommen scheint dabei von untergeordneter Bedeutung zu sein. Dies spricht deutlich für eine ungerichtete Variabilität, die möglicherweise durch Isolationseffekte verstärkt phälogenetisch in Erscheinung tritt. Zu ähnlichen Schlußfolgerungen gelangen auch LLUCH et al. (1987) nach morphometrischen Studien an Maulwürfen der spanischen Pyrenäen.

Die vorliegenden ersten Befunde zur Populationsdifferenzierung des Maulwurfes nach nichtmetrischen Schädelmerkmalen sprechen dafür, daß die kleinräumige Variabilität der Art vor allem direkt genetisch bedingt ist. Gerade die nach der geringen geographischen Variation eher konservative evolutive Potenz kann die morphologische und die Größendiversität zwischen den Populationen fördern. Für die fundierte Beurteilung der Rolle ökologischer Faktoren bedarf es weiterer Recherchen, sie scheinen aber nicht bestimmend zu sein.

Literatur

- ANSORGE, H. (1992): Craniometric variation and nonmetric skull divergence between populations of the Pine marten, *Martes martes*. - Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz **66**, 7: 9-24
- (1994): Verbreitung und Biologie des Iltis, *Mustela putorius*, in der Oberlausitz. - Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz **68**, 2: (im Druck)
- & M. STUBBE (1992): Populationsdifferenzierung beim Fischotter *Lutra lutra* (L.) nach nonmetrischen Schädelmerkmalen. - Semiaquatische Säugetiere, Wiss. Beitr. Univ. Halle 1992: 401-415
- CAPOLONGO, D. (1986): Weitere Untersuchungen über die Gattung *Talpa* (Mammalia: Insectivora) in Italien und den angrenzenden Ländern. - Bonn. Zool. Beitr. **37**: 249-256
- DUNGER, W. (1983): Tiere im Boden. - Neue Brehm-Bücherei Wittenberg, 280 S.
- FILIPPUCI, M. G., G. NASCETTI, E. CAPANNA & L. BULLINI (1987): Allozyme variation and systematics of European moles of the genus *Talpa* (Mammalia, Insectivora). - J. Mammal. **68**: 487-499
- GRULICH, I. (1967): Zur Methodik der Altersbestimmung des Maulwurfs, *Talpa europaea* L., in der Periode seiner selbständigen Lebensweise. - Zool. listy **16**: 41-59
- (1967): Die Variabilität der taxonomischen Merkmale des Maulwurfs (*Talpa europaea* L., Insectivora) im Zusammenhang mit Alter und Geschlecht. - Zool. listy **16**: 125-144
- (1969): Kritische Populationsanalyse von *Talpa europaea* L. aus den West-Karpaten (Mammalia). - Acta Sci. Nat. Brno **3**, 4: 1- 54
- (1969): Zu den allometrischen Beziehungen einiger systematisch-taxonomischer Merkmale der Vertreter der Gattung *Talpa* (Mammalia, Insectivora). - Zool. listy **18**: 163-184

- HANSKI, I. & J. KUITUNEN (1986): Shrews on small islands: epigenetic variation elucidates population stability. - *Holarctic Ecol.* **9**: 193-204
- HURKA, L. (1988): Die Säugetierfauna des westlichen Teils der Tschechischen Sozialistischen Republik. I. Die Insektenfresser (Insectivora). - *Folia Mus. Rer. Natur. Bohem. Occid., Plzen, Zool.* **28**: 1-74
- KOZAKIEWICZ, M. (1993): Habitat isolation and ecological barriers - the effect on small mammal population and communities. - *Acta theriol.* **38**: 1-30
- LLUCH, S., M. J. LOPEZ-FUSTER & J. GOSALBEZ (1987): Estudio sobre la influencia de factores exogenos en la variabilidad morfometrica de *Talpa europaea* L., 1758 (Mammalia, Insectivora) en el nordeste iberico. - *Mamiferos et Helmintos, Barcelona*: 45-53
- MADER, H.-J. (1984): Animal habitat isolation by roads and agricultural fields. - *Biological Conservation* **29**: 81-96
- NIETHAMMER, G. (1962): Zur Größenvariation alpiner Maulwürfe. - *Bonner zool. Beitr.* **13**, 249-255
- NIETHAMMER, J. (1990): *Talpa europaea* Linnaeus, 1758 - Maulwurf. - In: NIETHAMMER, J. & F. KRAPP: *Handbuch der Säugetiere Europas*, Bd. 3/1, AULA-Verlag Wiesbaden: 99-133
- PANKAKOSKI, E. & I. HANSKI (1989): Metrical and non-metrical skull traits of the common shrew *Sorex araneus* and their use in population studies. - *Ann. Zool. Fennici* **26**: 433-444
- SCHWARZ, E. (1948): Revision of the old-world moles of the genus *Talpa* Linnaeus. - *Proc. Zool. Soc. London* **118**: 36-48
- SIKORSKI, M. D. (1982): Non-metrical divergence of isolated populations of *Apodemus agrarius* in urban areas. - *Acta theriol.* **27**: 169-180
- SJOVOLD, T. (1977): Non-metrical divergence between skeletal populations. - *Ossa* **4**: suppl. 1: 1-133
- STEIN, G. H. W. (1959): Ökotypen beim Maulwurf, *Talpa europaea* L. (Mammalia). - *Mitt. Zool. Mus. Berlin* **35**: 3-43
- (1963): Unterartengliederung und nacheiszeitliche Ausbreitung des Maulwurfs, *Talpa europaea* L. - *Mitt. Zool. Mus. Berlin* **39**: 379-402

Anschrift des Verfassers:
 Dr. Hermann Ansoerge
 Staatliches Museum für Naturkunde Görlitz
 PF 300 154
 D-02806 G ö r l i t z