



universität
wien

DIPOMARBEIT

Titel der Diplomarbeit

**„Faunenentwicklung (Kleinsäuger aus Lindabrunn) der
letzten 15.000 Jahre, Klimaschwankungen in der
Tierwelt“**

Verfasserin

Klaudia Wendl

angestrebter akademischer Grad

Magistra der Naturwissenschaften (Mag. rer. nat.)

Wien, 2011

Studienkennzahl laut Studienblatt: A 190 445 362

Studienrichtung laut Studienblatt: 190 Lehramtsstudium

445 UF Biologie und Umweltkunde

362 UF Russisch

Betreuerin: ao. Univ.Prof. Mag. Dr. Doris Nagel

Ehrenwörtliche Erklärung

Ich erkläre hiermit, dass ich die vorliegende Diplomarbeit selbstständig und ohne Benutzung anderer als der angegebenen Hilfsmittel verfasst habe. Die aus fremden Quellen direkt oder indirekt übernommen Gedanken sind als solche kenntlich gemacht.

Ich versichere, dass ich diese Diplomarbeit bisher weder im Inland noch im Ausland in irgendeiner Form als Prüfungsarbeit vorgelegt habe.

Diese Arbeit stimmt mit der von der Begutachterin beurteilten Arbeit überein.

Wien, am 31. August 2011

Klaudia Wendl

Vorwort

Die vorliegende Diplomarbeit entstand im Zeitraum März bis August des Jahres 2011 in Waidhofen/Thaya und in Wien. Das Thema der Arbeit ergab sich durch meine Betreuungslehrerin ao. Univ.Prof. Mag. Dr. Doris Nagel und hat den Titel „Faunenentwicklung (Kleinsäuger aus Lindabrunn) der letzten 15.000 Jahre, Klimaschwankungen in der Tierwelt“.

Ich bedanke mich bei ao. Univ.Prof. Mag. Dr. Doris Nagel für die Möglichkeit, diese Diplomarbeit anzufertigen, für die Betreuung, ihre Hilfestellung und Beratung beim Verfassen dieser Arbeit. Ebenso danke ich ihr dafür, dass ich einen Einblick in die Arbeit der Wirbeltierpaläontologie bekommen und dabei viel gelernt habe.

Ein besonderes Dankeschön richte ich an meine Mutter Ingeborg Wendl und meinen besten Freund Armin Weber dafür, dass sie diese Arbeit Korrektur gelesen haben. Großer Dank geht an meine Schwester Mag. Petra Wendl und meine beste Freundin Agnes Staar, die mich immer unterstützen.

Des Weiteren gilt ein aufrichtiges Dankeschön meinen Eltern, Ingeborg und Adolf Wendl, die mir dieses Studium ermöglicht haben sowie mir während meines gesamten bisherigen Lebens mit Rat und Tat immer zur Seite standen. Auf ihre Unterstützung konnte ich immer zählen und auch heute noch geben sie mir den nötigen Halt und die Kraft, meine Ziele zu erreichen.

Ich widme daher meine Diplomarbeit meinen Eltern und danke ihnen für den familiären Rückhalt, den sie mir Zeit ihres Lebens gegeben haben.

Inhaltsverzeichnis

Ehrenwörtliche Erklärung.....	1
Vorwort	2
1 Einleitung.....	6
2 Vereisungen im Laufe der Erdgeschichte	9
2.1 Die zeitliche Gliederung des Quartärs	11
2.1.1 Jungpleistozän (130.000 bis 10.000 Jahre vor heute).....	13
2.1.2 Holozän (10.000 Jahre bis heute).....	17
2.2 Ursachen für die Eiszeiten und Klimaschwankungen.....	18
2.2.1 Zusammenwirken von Plattentektonik und Klima	20
2.2.2 Die orbitale Konstellation zwischen Erde und Sonne.....	24
2.2.3 Veränderungen in der Sonnenaktivität	26
2.2.4 Treibhausgase.....	28
2.2.5 Biomasse als Einflussfaktor auf das Klima	29
2.2.6 Interne Variabilität des Klimasystems.....	29
2.3 Ständiger Wechsel der Kalt- und Warmzeiten	31
2.4 Die Stellung Mitteleuropas im Quartär	33
3 Säugetierfaunen der letzten 15.000 Jahre Europas	35
3.1 Großsäugetiere Europas der letzten 15.000 Jahre.....	37
3.1.1 <i>Mammuthus primigenius</i> (Wollhaarmammut)	38
3.1.2 <i>Coelodonta antiquitatis</i> (Wollnashorn)	46
3.1.3 <i>Megaloceros giganteus</i> (Riesenhirsch).....	50
3.1.4 <i>Panthera leo spelaea</i> (Europäischer Höhlenlöwe)	55
3.2 Kleinsäugetiere Europas der letzten 15.000 Jahre	59

3.2.1	Sciuridae (Hörnchen).....	61
3.2.2	Arvicolidae (Wühlmäuse).....	63
3.2.2.1	Die Arvicolidenfunde von Lindabrunn	73
3.2.3	Leporidae (Hasen).....	78
4	Aussterben und Verschwinden der Säugetierfauna	82
4.1	Faunenaustausch und lokales Aussterben.....	85
4.2	Einfluss des Menschen auf das Artensterben.....	88
	Literaturverzeichnis.....	93
	Anhang	100
	Abstract.....	104
	Lebenslauf.....	108

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Abwechslung der Kalt- und Warmzeiten (Aus: SIROCKO 2009)	25
Abbildung 2: Stratigraphie von Lindabrunn (Erstellt von Michael Brandl & Johann Neitz, in Arbeit)	74
Abbildung 3: Fig. 1-2: Morphotyp am M^1 von <i>Microtus agrestis</i> aus Lindabrunn. Fig. 3: Morphotyp am M^3 von <i>Clethrionomys glareolus</i> aus Lindabrunn. Fig. 4-7: Morphotypen von M_1 und M_3 von <i>Lemmus lemmus</i> aus Lindabrunn.	100
Abbildung 4: Fig. 1: Morphotyp am M_1 von <i>Microtus arvalis</i> aus Lindabrunn. Fig. 2-10: Morphotypen von M^3 von <i>Microtus arvalis</i> aus Lindabrunn.	101
Abbildung 5: Fig. 1-3: Morphotypen am M_1 von <i>Microtus nivalis</i> aus Lindabrunn. Fig. 4-7: Morphotypen am M_3 von <i>Microtus nivalis</i> aus Lindabrunn. Fig. 8-10: Morphotypen am M^1 von <i>Microtus nivalis</i> aus Lindabrunn. Fig. 11. Morphotyp am M^3 von <i>Microtus nivalis</i> aus Lindabrunn.	102
Abbildung 6: Fig. 1-2: Morphotypen am M_1 von <i>Microtus oeconomus</i> aus Lindabrunn. Fig. 3: Morphotyp am M^2 von <i>Microtus oeconomus</i> aus Lindabrunn. Fig. 4: Morphotyp am M^3 von <i>Microtus oeconomus</i> aus Lindabrunn.	103

1 Einleitung

Die vorliegende Diplomarbeit beschäftigt sich mit der Faunenentwicklung (Kleinsäuger aus Lindabrunn) der letzten 15.000 Jahre und den Auswirkungen der Klimaschwankungen in der Tierwelt. Dieser in der Entwicklung der Erdgeschichte sehr kurze Zeitraum von 15.000 Jahren fällt in die Periode des Eiszeitalters, die auch noch bis heute andauert. Die Rede ist vom Quartär, denn so wird dieses Eiszeitalter bezeichnet. Man unterteilt diesen Zeitabschnitt in das Pleistozän und das Holozän. Das Holozän umfasst noch die Jetztzeit. Dabei handelt es sich beim Holozän um eine kurz andauernde Erwärmung innerhalb einer Kaltphase. Die Datierung dieser Zeitperioden erfolgt mit Hilfe von Tier- und Pflanzenfossilien aus der damaligen Zeit. Aufgrund neuester Technologien wie der Radiokohlenstoffmethode, Warvenchronologie, Dendrochronologie oder der Pollenanalyse kann man sehr genaue Aussagen über das Alter dieser Funde treffen, die wiederum eine genaue Einordnung ermöglichen.

Für die Kaltzeiten gibt es eine große Anzahl an unterschiedlichen Bezeichnungen: Glaziale, Kryomere oder Eiszeiten. Die Bezeichnung „Eiszeit“ steht der Bedeutung „Eiszeitalter“ gegenüber, welche in der Regel länger andauern. Die Warmzeiten dauern 10.000 bis 20.000 Jahre an und werden als Thermomere oder Interglaziale bezeichnet (VON KOENIGSWALD 2002). Die Schwankungen im Klima werden immer größer, so beinhalten die letzten 20.000 Jahre die wärmste (das Holozän) und die kälteste Periode (das letzte glaziale Maximum) der vergangenen Jahre (WERFER 1998). Gekennzeichnet wird das Quartär durch die ständig auftretenden Klimaschwankungen. Den Höhepunkt fanden die Veränderungen des Klimas in jenen Zeitabschnitten, in denen die Temperaturen deutlich tiefer lagen als die heutigen. Ebenso bedeckten riesige Inlandeisschilde weite Gebiete der Kontinente. Die Ursachen für diese Vereisungsphase im Laufe der Entwicklungsgeschichte der Erde sind das Zusammenspiel von Plattentektonik und Klima, die orbitale Konstellation zwischen Erde und Sonne, Veränderungen der Sonnenaktivität, Treibhausgase, die Biomasse sowie die interne Variabilität des Klimas.

Einen wichtigen Bestandteil der vorliegenden Arbeit nimmt die damalige Fauna ein. Die Zeitspanne der letzten 15.000 Jahre wird durch das Auftreten dieser Tierfauna bestimmt. So zeigte die Tierwelt spezielle Anpassungen an die vorherrschenden Klimaveränderungen. Besonders beeindruckende Tiere sind Mammut, Wollnashorn, Riesenhirsch und Höhlenlöwe, welche in Europa einen geeigneten Lebensraum fanden. Heute sind diese Tiere bereits ausgestorben, aber fossile Knochen zeugen davon, dass sie vor langer Zeit in Europa beheimatet waren. Damit ist es möglich die Geschichte der Tierwelt zu rekonstruieren, die fossilen Funde gewähren einen Einblick in das Lebensbild der damaligen Fauna. Sie geben zudem auch Aufschluss darüber, mit welchen Tiergruppen einzelne Arten vergesellschaftet waren.

„They are all gone; sunk, - down, down, with the tumult they made; and the rolling and the tramping of ever new generations passes over them; and they hear it not any more forever (CARLYLE, T., 1837: The French Revolution).“

Auch die Kleinsäugetierfauna erfreute sich einer Artenvielfalt in Europa. Dazu gehören das Alpenmurmeltier, das Ziesel, der Pfeifhase, der Schneehase sowie die reiche Arvicolidenfauna, die aus dieser Zeit stammt. Viele von diesen Tierarten sind heute zwar nicht mehr in Europa beheimatet, allerdings leben sie noch in kälteren Regionen der Erde, die ihnen einen ähnlichen Lebensraum wie zu jener Zeit bieten. Dies beweisen die Arvicolidenfunde von Lindabrunn.

Die gegenwärtige Fauna ist das Produkt der Entwicklungen im Quartär. Ein Verständnis für die heutige Fauna sowie die Verbreitung der Arten ist nur dann möglich, wenn man die Entwicklungen des vergangenen Zeitabschnitts näher betrachtet und auch versteht. Viele Tierarten leben heute nur in den Alpen oder in anderen kalten Teilen der Erde. Ihr Verbreitungsgebiet wird nur dann verständlicher, wenn man die Zusammenhänge sieht und versteht. Der Grund für diese Verbreitung ist auch im Quartär zu suchen, denn früher erstreckte sich ihre Verbreitung über ganz Europa, wohingegen diese Tiere jetzt nur mehr Reliktareale eines früher ausgedehnten Verbreitungsgebietes bewohnen.

In dieser Zeitspanne kommt dem Menschen und seiner Entwicklung besondere Bedeutung zu, denn sie nimmt im Eiszeitalter seinen Anfang. Als Jäger und Sammler beeinflusst der Mensch zunehmend seine Umwelt und der ihr beherbergten Artenzusammensetzung, da die Tiere Hauptnahrungsquelle des

frühen Menschen sind. Eine Frage, die immer im Zusammenhang mit dem Menschen und dem Aussterben vieler Tiergruppen am Ende des Jungpleistozäns beziehungsweise am Beginn des Holozäns auftritt, ist, inwiefern der Mensch Schuld am Aussterben der Großsäugetierfauna hat. Zweifelslos hat er Einfluss auf bereits dezimierte Bestände von Tieren genommen, deren Individuenzahl aufgrund der sich ändernden Klimaverhältnisse ohnehin schon stark reduziert worden waren, was in weiterer Folge zu einem Aussterben der Art führten musste. Den Grund für das Aussterben der Großsäugetiere sind die extremen ökologischen Veränderungen an der Grenze des Jungpleistozäns zum Holozän. Der rasche Wechsel der Kalt- und Warmzeiten im Quartär führte ebenfalls dazu, dass viele Arten ausstarben, weil sie sich nicht schnell genug an die sich ändernden Verhältnisse anpassen konnten. Dieser natürliche Prozess ließ neue Arten entstehen, während andere Arten verschwanden. Aus diesem Grund ist eine zentrale Frage dieser Diplomarbeit, welche Auswirkungen die Klimaschwankungen der letzten 15.000 Jahre auf die Faunenentwicklung hatten.

2 Vereisungen im Laufe der Erdgeschichte

Der Zeitraum, dem die vorliegende Diplomarbeit gewidmet ist, beinhaltet die Entwicklung der Säugetierfaunen der letzten 15.000 Jahre in Europa und nimmt dabei Bezug auf die ständig auftretenden Klimaschwankungen, die bis heute andauern. Dieser Zeitabschnitt ist natürlich verhältnismäßig relativ klein, wenn man auf die lange Entwicklungsgeschichte der Organismen zurückblickt und dennoch ist diese Periode in der Erdgeschichte von enormer Bedeutung, da kein anderer Zeitabschnitt unsere heutigen Landschaften mit ihrer Vielfalt so geprägt hat.

Die Ausdrücke „Eiszeit“ oder „Eiszeitalter“ sind uns heute geläufig. Dabei handelt es sich um primär klimatologische Begriffe, die bedeuten, dass die Erde während einer gewissen geologischen Zeiteinheit vereist beziehungsweise vergletschert war. Diese Definition setzt natürlich eine Zeiteinheit voraus, in der auf der Erde keine Vereisungen oder Vergletscherungen auftraten (KAHLKE 1981). In einem Eiszeitalter war mindestens einer der Pole vergletschert. Diese relativ kurzen Ereignisse machen nur einen Fünftel der Erdgeschichte aus (EHLERS 2011). In Gebieten in der Nähe des Pols gibt es auch heute noch große Inlandvereisungen. Sie werden als Reste ursprünglich größerer Vereisungen der Erde in den vorigen Glazialen (Kaltzeiten) gedeutet (KAHLKE 1981).

Vor etwa 65 Millionen Jahren endete die Kreidezeit, das letzte Erdzeitalter des warmen Mesozoikums, mit der eine anhaltende Klimaverschlechterung einhergeht. Die klimatische Veränderung und der Einschlag eines großen Meteoriten auf der Erde führten zu einem Aussterben der Dinosaurier und vieler anderer Tiergruppen. Gleichzeitig gestatteten diese Änderungen auf der Erde den Säugetieren und Vögeln das Besetzen neuer ökologischer Nischen (VON KOENIGSWALD 2002).

Deswegen ist es wichtig, sich ein Bild über diese klimatischen Veränderungen zu machen, die immer wieder im Laufe der Erdgeschichte und der Entwicklung ihres Lebens aufgetreten sind. So hat es auf der Erde immer wieder sowohl relativ lange, warme, als auch relativ kühle, kalte Perioden, die man als Eiszeitalter

bezeichnet, gegeben. Die Eiszeitalter traten im Laufe des Erdzeitalters des Öfteren auf. Während dieser Zeitabschnitte waren die Regionen rund um die Polare sowie Teile von Kontinenten in den gemäßigten Breiten mit Schnee und Eis bedeckt (VON KOENIGSWALD 2002).

Junge Vereisungsspuren stammen aus dem Zeitraum von vor 2,4 bis 2,2 Milliarden Jahren. Ablagerungen in Nordamerika aus dieser Zeit beweisen, dass mehrere Teile Südamerikas und Afrikas längere Zeit vereist waren. Auch im Jungproterozoikum, vor 800 bis 570 Millionen Jahren, traten erneut Vereisungen auf. Man spricht von den Vereisungen dieser Zeit sogar von „Snowball Earth“. Der nächste Zeitabschnitt, den weiträumige Vergletscherungen zu Grunde lagen, war am Ende des Ordoviziums vor ungefähr 440 Millionen Jahren. Der Kontinent Gondwana war von Eis bedeckt. Hinweise auf Vereisungen, wie zum Beispiel Gletscherschliffe, liefern die Sahara von Südmarokko, Algerien sowie die arabische Halbinsel. Im Zuge dieser Vereisung kam es zu einer drastischen Meereswasserabkühlung, was ein Massenaussterben in der marinen Tierwelt auslöste. Davon betroffen waren vor allem tropische Lebensgemeinschaften. In der jüngeren Devon-Zeit fanden sich erneut in Paraná-Becken in Südamerika Hinweise auf Vereisungen. An der Wende Karbon-Perm-Zeit vor ungefähr 290 Millionen Jahren trat eine sehr große Zeit der Vereisung auf, bei der das südliche Afrika, Antarktika und Indien von Eis begraben waren (HANSCH 2000). Laut KAHLKE (1981) könnte die Gletscherbildung auch schon früher eingesetzt haben, nämlich bereits im unteren Karbon. Am Ende des Perms waren erstmals beide Polarregionen vereist, da sich der Superkontinent Pangäa von Pol zu Pol erstreckte. Vor 5 Millionen Jahren im Pliozän setzte eine globale Abkühlung ein, in dessen Zuge sich das Grönland-Eis bildete. Die Höhepunkte dieser globalen Abkühlung werden schließlich in den Kaltzeiten des Quartärs erreicht (HANSCH 2000). Vor ungefähr zwei bis drei Millionen Jahren begann das auch noch heute andauernde Eiszeitalter. Im Eiszeitalter des Quartärs waren weite Gebiete, auch in den gemäßigten Breiten, vergletschert. In Europa drangen die Gletscher von den nordischen Vereisungszentren der skandinavischen Gebirge ungefähr 2.000 km weit nach Süden vor. Sie erreichten sogar den Nordrand der deutschen Mittelgebirge während der Maximalvereisungen (KAHLKE 1981). Die durchschnittliche Temperatur lag in den gemäßigten Zonen rund 8 bis 10 °C oder

sogar noch niedriger als heute. Die Baumgrenze im Gebirge befand sich Hunderte von Metern niedriger, jene Linie, oberhalb derer der Schnee das ganze Jahr über nicht mehr schmilzt, lag bei 1.200 m (EBERS 1957).

2.1 Die zeitliche Gliederung des Quartärs

Das derzeitige Eiszeitalter bezeichnet man als Quartär und wurde durch den Franzosen Jules DESNOYERS (1829) begründet. Das Quartär setzt sich wiederum aus zwei geologischen Zeitabschnitten zusammen, die man Pleistozän und Holozän nennt. Im Jungtertiär – Tertiär stellt den Zeitabschnitt vor dem Quartär dar – kündigten sich die Klimaschwankungen mit der bedeutenden Abkühlung bereits an. Man setzt den Beginn des Pleistozäns vor 1,8 Millionen Jahren fest. Das Holozän umfasst einen wesentlich kürzeren Zeitabschnitt, welches vom Ende der letzten Kaltzeit bis in die Gegenwart reicht (VON KOENIGSWALD 2002). Gekennzeichnet ist das Quartär vor allem durch einen ständigen Wechsel kälterer und wärmerer Zeitabschnitte. Das Quartär stellt die dritte große Vereisungsphase der letzten 600 Millionen Jahre dar (FRAEDRICH 1996). Der Klimawechsel wird in den Sedimentfolgen dokumentiert und ist daher für die Gliederung des Quartärs von entscheidender Bedeutung (LITT 2007). Bei überlagernden Gesteinsschichten ist es so, dass älteste Schichten unten liegen und von jüngeren Schichten überlagert werden. Dies hat der dänische Wissenschaftler Nicolas STENO 1669 erstmals formuliert. Mit Hilfe der Stratigraphie ist eine altersgemäße Zuordnung der Gesteinsschichten möglich (EHLERS 2011).

Die auftretenden Klimaschwankungen des Quartärs werden mit Hilfe der erhalten gebliebenen warm- und kaltzeitlichen Ablagerungen der damals lebenden Tiere und Pflanzen rekonstruiert. Man versucht diese Schwankungen des Klimas zu erfassen und zeitlich zu datieren, was der Verlässlichkeit jedoch Grenzen setzt und nur für einzelne Regionen aussagekräftig ist. Vor allem die Warvenchronologie und die Dendrochronologie sind häufig eingesetzte Methoden der Forschung, um Vergangenes zu rekonstruieren. Die Datierung bei der Dendrochronologie ist jedoch beschränkt, denn der Untersuchungszeitraum beträgt eine Zeitspanne von 8.000 bis 9.000 Jahre. Unter Warvenchronologie

versteht man die Feinschichtung von abgelagerten Sedimenten in Seen, die während einer Kaltzeit dort angespült wurden. Helle Lagen zeugen von sommerlichen Schmelzwasserfluten, dunkle und dünnere Lagen von Schmelzwasser im Winter. Eine Sommer- und Winterlage wird als Warve bezeichnet. Warvenzählungen sind nur für die letzten 13.500 Jahre sicher (HANSCH 2000), weil die Aussagekraft der Ergebnisse einer Warvenchronologie von der Häufigkeit charakteristischer Schichtfolgen abhängig ist. Jahresschichten bleiben nur dann erhalten, wenn sie nicht durch eine Bodenfauna gestört werden. Eisstauseen mit einer Wassertemperatur um die Null Grad stellen günstige Erhaltungsbedingungen dar. Die besten Warven bilden sich im Süßwasser (EHLERS 2011).

Daher sind die Tier- und Pflanzenreste von besonderer Bedeutung für die Klimageschichte, da ihr Fossilbeleg viel weiter zurück reicht. Hierzu zählt man die Pollenanalyse oder fossile Reste von Kleinsäugetern, Schnecken, Muscheln und Foraminiferen (HANSCH 2000). Für die Wissenschaft ist die Pollenanalyse ein wichtiges Indiz zur Bestimmung des Klimas der Vorzeit. Eine große Anzahl an Pollen und Sporen sind in der Lage Jahrtausende zu überdauern und werden dabei nie vollständig zersetzt (FRAEDRICH 1996). Auch größere pflanzliche sowie tierische Bruchstücke, wie Früchte, Zähne oder Knochen sind Zeugen des damaligen Klimas (HANSCH 2000). Anhand dieser gefundenen Reste können auch die damaligen Umweltverhältnisse rekonstruiert werden (KOWALSKI 1986).

Die Gliederung des Quartärs beruht auf dem Verhältnis der Sauerstoffisotopen ^{16}O und ^{18}O im Meerwasser. ^{16}O kann leichter verdunsten als ^{18}O und bleibt in Kaltzeiten vermehrt im Gletschereis gebunden. Damit ändert sich das Verhältnis der beiden Isotope im Meerwasser nach der Temperatur. Foraminiferen sind im Stande, alle vorhandenen Sauerstoffisotopen in ihre Kalkschale einzubauen. Nach dem Tod der Tiere bleiben die jeweiligen Isotopenverhältnisse ($^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$) in ihrer Schale erhalten und geben so Aufschluss über die damalige Temperatur (DAWSON 1992).

Das Pleistozän wird ebenfalls in Zeitabschnitte unterteilt, aber die Dauer der Unterteilungen weicht in der Literatur oft voneinander ab, da die Informationen

höheren Alters weniger werden. Das Altpleistozän nimmt eine Zeitspanne von 1,8 und 0,87 Millionen Jahren ein. Als Zeitmarker für den Übergang zwischen Jungtertiär und Altpleistozän ist die Umpolung des Magnetfeldes der Erde, die Matuyama-Brunhes-Grenze, die im marinen und terrestrischen Bereich erkennbar ist. Im Mittelpleistozän breiten sich die skandinavischen Inlandgletscher bis nach Mitteleuropa aus. Ebenso kennzeichnet das Mittelpleistozän den Beginn einer länger andauernden Kaltzeit, welche aber regelmäßig von Warmzeiten unterbrochen wurde. In Mitteleuropa dehnen sich die Laubwälder in den Warmzeiten wieder aus. Vor 130.000 Jahren beginnt das Jungpleistozän, das auch gleichzeitig das Ende des Mittelpleistozäns ist. Die letzte Warmzeit, auch als Interglazial bezeichnet sowie die letzte Kaltzeit, also Glazial genannt, fallen in die Periode des Jungpleistozäns (VON KOENIGSWALD 2002). Das Jungpleistozän stellt eine kalte und kühle Phase dar, die von kürzeren warmen Abschnitten unterbrochen wird (LANG 1994). Das Holozän folgt vor 10.000 Jahren vor heute auf das Jungpleistozän und beinhaltet die jetzt noch andauernde Warmzeit.

Im Folgenden wird nun genauer auf das Jungpleistozän und des Holozäns im Speziellen auf die letzten 15.000 Jahre eingegangen.

2.1.1 Jungpleistozän (130.000 bis 10.000 Jahre vor heute)

Wie schon zuvor erwähnt, ist das Jungpleistozän die letzte Epoche des Pleistozäns nach dem Alt- und Mittelpleistozän. Da aus dem Jungpleistozän eine große Zahl an Fundstellen mit einer großen Fülle an Funden aufweist, gliedert man das Jungpleistozän Österreichs in sechs unterschiedlich lang andauernde Zeitabschnitte. Die Grenzen sind definiert durch klimatologische Umschwünge. Somit unterteilt man das Jungpleistozän in die Riß-Würm-Warmzeit (130.000 bis 120.000 Jahre vor heute), in das Frühwürm (120.000 bis 65.000 Jahre vor heute), in das Mittelwürm (65.000 bis 34.000 Jahre vor heute) und in das Spätwürm (34.000 bis 10.000 Jahre vor heute). Je nach geographischer Region erhalten die Kalt- und Warmzeiten im Jungpleistozän andere Namen (DÖPPES 1997). Der Berliner Geograph Albrecht PLENCK und sein Schüler Eduard BRÜCKNER (1901-1909) unterteilten das Gebiet der Alpen ursprünglich in vier Eiszeiten und

drei dazwischenliegenden Warmzeiten, die noch heute in Süddeutschland gültig sind. Die Moränenlandschaft gab Anlass zu dieser Vierteilung. Die Glaziale tragen die Namen der kleinen Alpenflüsse Günz, Mindel, Riss und Würm. Die Interglaziale bekamen daher die Namen Günz-Mindel-Interglazial, Mindel-Riss-Interglazial sowie Riss-Würm-Interglazial. Die Vereisungen in Norddeutschland nennt man Elster-Kaltzeit, Saale-Kaltzeit und Weichsel-Kaltzeit, da man hier terrestrisch nur drei große Vereisungen nachweisen konnte. Die Warmzeiten werden als Elster-Saale-Interglazial und Saale-Weichsel-Interglazial bezeichnet. In Deutschland heißen diese Interglaziale auch Holstein-Warmzeit und Eem-Warmzeit (PROBST 2009). Dem zur Folge spricht man von der Eem-Warmzeit als letzte Warmzeit vor dem Holozän und der Weichsel-Kaltzeit als letzte Vergletscherungsphase in Nordeuropa im Jungpleistozän (THENIUS 1974).

Der Beginn des Jungpleistozäns geht mit einer intensiven Warmzeit einher, viele Gletscher werden kleiner. In Österreich lässt sich die Fauna der Riß-Würm-Warmzeit wenig nachweisen, denn es mangelt an der typischen Großsäugetierfauna, welche für das deutsche Eem maßgebend ist. Aufgrund einiger Funde von Ursiden-Backenzähnen können einige Höhlenbären aus dieser Zeit aus dem alpinen Raum angeführt werden. Auf die Riß-Würm-Warmzeit folgt das Frühwürm. Dieser Zeitabschnitt zeichnet sich durch den raschen Wechsel von Kalt- und Warmphasen aus. Die Dauer der drei kalten und der zwei warmen Phasen beträgt etwa 10.000 Jahre. Die Gletscher wachsen in dieser Zeit wieder an. Das Klima im Mittelwürm war ungefähr so warm wie unser heutiges Klima und hat somit fast interglazialen Charakter. Im Spätwürm beginnt eine Kaltphase um 34.000 Jahre vor heute. Um 20.000 Jahre vor heute erreicht diese Kaltphase ihren Höhepunkt, der gesamte Alpenbereich war fast vollständig vergletschert. Eine geringfügige Klimaschwankung, die zu einer kurzen Erwärmung führt, tritt um 27.000 Jahre vor heute ein. Beweise für diese Abkühlung liefern Molluskenvergesellschaftungen, die für ein sehr kaltes sowie mittelfeuchtes Klima stehen. Im Spätwürm unterscheidet man zwischen zwei aufeinander folgenden Einheiten: der Mammutsteppenzeit oder Würmhochglazial vor 34.000 bis 13.000 Jahre vor heute, und dem Spätglazial, vor 13.000 bis 10.000 Jahre vor heute. Das Spätwürm wird durch eine Klimaverschlechterung vor ungefähr 34.000 Jahren charakterisiert. Die Aufteilung in Mammutsteppenzeit und

Spätglazial beruht auf Unterschieden in der Faunenzusammensetzung (DÖPPES 1997).

Die Mammutsteppenzeit des Spätwürms wird durch mehrere ^{14}C -Daten aus Holzkohlen und Knochenproben gesichert. Die Reste aus dieser Fauna sind zum größten Teil Speisereste und stammen von paläolithischen Menschen. Sie enthalten typische Vertreter der Mammutsteppe. Diese sind *Mammuthus primigenius* (Wollhaarmammut), *Coelodonta antiquitatis* (Wollnashorn), *Equus „solutriensis“* (eine Pferdeart), *Rangifer tarandus* (Ren), *Megaloceros giganteus* (Riesenhirsch), *Cervus elaphus* (Rothirsch), *Bison priscus* (Steppenwisent), *Capra ibex* (Steinbock), *Canis lupus* (Wolf), *Alopex lagopus* (Polarfuchs), *Gulo gulo* (Vielfraß) und *Ursus arctos* (Braunbär). Das Klima der Mammutsteppenzeit ist kalt und überwiegend mittelfeucht. Das Landschaftsbild ist offen mit Gebüsch und Busch, Kraut- und Hochstaudenfluren, vereinzelt kommen sogar Bäume vor. Lokale Bodenvernässung ist im Bereich des Möglichen (DÖPPES 1997). Man geht davon aus, dass sich die Mammutsteppe während der letzten Eiszeit von Spanien über Mitteleuropa und Sibirien bis nach Alaska erstreckte. Der Meereswasserspiegel lag damals wesentlich niedriger, wodurch sich die Tiere über die Beringstraße bis nach Nordamerika ausbreiteten. Im Winter war es sehr kalt, aber trocken. Es entstanden Permafrostböden, Schnee gab es jedoch kaum. Das Frühjahr brachte Niederschlag, während die Sommer sehr trocken und kühl waren. Für die Pflanzenwelt sind Gras- und Seggenarten charakteristisch; daneben existieren auch Kräuter, welche besonders nährstoffreich sind und die Pflanzenfresser ernähren (ENGESSER et al. 1996). Im Spätglazial wurde eine Fülle an Kleinsäugetieren in verschiedenen Bärenhöhlen gefunden. Während man von den Großsäugern nur Teile, wie zum Beispiel einzelne Zähne, Metapodien oder Phalangen findet, sind die Kleinsäugetiere ganz erhalten. Radiometrische Daten belegen das spätglaziale Alter. Als typisches Fossil für diese Zeit gelten die Reste von *Dicrostonyx* (Halsbandlemming). Anhand der Molaren lässt sich eine sehr rasche Evolution dieser Halsbandlemminge im Jungpleistozän nachweisen. Sie dienen auch der Unterscheidung zwischen mittel- und spätwürmzeitlichen Faunen. Die Wiederbewaldung setzte ein, die großen Pflanzenfresser der Mammutsteppe sind ausgestorben. Das Mammut war in Europa bereits ausgestorben (STUART et al. 2004), als Beutetiere der Menschen fungieren

Steinbock und Ren. Um chronologische und klimatologische Aussagen zu treffen, werden Kleinsäugetiere wie *Lemmus lemmus* (Berglemming), *Lagurus lagurus* (Steppenlemming), *Microtus gregalis* (eine Feldmausart), *Microtus nivalis* (Schneemaus), *Sorex cf. coronatus* (eine Spitzmausart), *Sorex macrognathus* (eine Spitzmausart), *Ochotona pusilla* (Steppenpfeifhase), *Allactaga jaculus* (Pferdespringer) und Vögel wie *Lagopus lagopus* (Moorschneehuhn), *Lagopus mutus* (Alpenschneehuhn) und *Nyctea scandiaca* (Schneeeule) des Spätglazials herangezogen. Anhand dieser Funde schließt man auf ein noch kaltes Klima. Um 13.000 oder 14.000 Jahre vor heute beginnt die Abschmelzphase der großen Würmgletscher (DÖPPES 1997).

Norddeutschland sowie die angrenzenden Gebiete werden durch die skandinavischen Inlandvereisungen beeinflusst und sind somit Regionen der quartären Stratigraphie. Am Übergang vom Pleistozän zum Holozän sind vor allem die Klimaschwankungen Älteste Dryaszeit, Bölling-Interstadial, Ältere Dryaszeit, Alleröd-Interstadial und Jüngere Dryaszeit von großer Bedeutung. Die Älteste Dryaszeit ist eine kühle Phase vor dem Bölling-Interstadial. Erstmals wurde es von IVERSEN (1942) beschrieben. Laut Jahresschichtenzählungen im Meerfelder Maar beginnt die Älteste Dryaszeit um 13.800 Warvenjahren vor heute und endet um 13.670 Warvenjahren vor heute. Auf die Älteste Dryaszeit folgt das Bölling-Interstadial, das durch den Anstieg der Birkenpollen charakterisiert ist. Der Begriff Bölling wurde von IVERSEN (1942) geprägt und bezieht sich auf Pollenanalysen eines Profils in Bøllingsø (Dänemark). Das Bölling-Interstadial dauerte von 13.670 bis 13.540 Warvenjahren vor heute nach Warvenzählungen im Meerfelder Maar. Die Ältere Dryaszeit ist eine Abkühlung und folgt auf das Bölling-Interstadial. Es beginnt um 13.540 Warvenjahren vor heute und endet um 13.350 Warvenjahren vor heute. Das Alleröd-Interstadial wurde nach der Siedlung Allerød in Seeland (Dänemark) benannt. Die Pollenanalyse ergab eine erneute Ausbreitung der Birken im Alleröd-Interstadial. Es beginnt um 13.350 und endet 12.680 Warvenjahre vor heute. Diese Wärmeschwankung wurde auch in Schleswig-Holstein sowie in Nordwestdeutschland nachgewiesen. Die Abkühlungsphase, die auf das Alleröd-Interstadial folgt, ist die Jüngere Dryaszeit mit stadialer Vegetation, vor allem mit Heliophyten, und Sedimentationsdynamik. ¹⁴C-Daten aus Europa liegen zwischen

10.800 und 10.000 Jahren vor heute vor. Laut Warvenzählungen im Meerfelder Maar beginnt diese Abkühlungsphase um 12.680 Warvenjahren vor heute und endet um 11.590 Warvenjahre vor heute (LITT et al. 2007).

2.1.2 Holozän (10.000 Jahre bis heute)

Der Beginn des Holozäns ist durch eine Wiederbewaldung charakterisiert und wird daher durch paläobotanische Funde beschrieben. Es beginnt eine neue Warmzeit. Einige Säugetiere wie *Crocidura* (Weiß- oder Wimperspitzmaus), *Myotis myotis* (Großes Mausohr), *Pitymys subterraneus* (Kurzohrmaus), *Mus* (Mäuse), *Epimys* (Ratten), *Capreolus* (Reh) und *Bos* (Rinder) sind dokumentiert, allerdings fehlen Fossilien für die Faunenentwicklung. Die Vegetationsfauna wird mit Hilfe der Pollenanalyse sowie mit charakteristischen Mollusken-Assoziationen nachgewiesen (DÖPPES 1997). Die charakteristische Struktur der Pollen erlaubt die Bestimmung der Gattung und manchmal sogar der Art der Pflanze, von der sie stammen, so dass sie Auskunft über die Wandlungen in der Pflanzenwelt geben (KOWALSKI 1986).

Die so genannte „Kleine Eiszeit“, in der die Gletscher wieder anwuchsen, beginnt in Skandinavien im 11. Jahrhundert. Die größte Ausdehnung erreichen die Gletscher im 19. Jahrhundert, ab 1850 schmelzen sie wieder. Es kommt zur Bildung von Mooren, Talauen sowie Ablagerung verschiedener Flusssedimente. Gleichzeitig beeinflusst der Mensch seit dem Beginn des Subboreals vor ungefähr 5.000 Jahren die Landschaft in Mitteleuropa (HANSCH 2000).

In Europa liegen viele verschiedene Gliederungsschemata für das Holozän vor. Das gebräuchlichste Gliederungsschemata ist das von BLYTT (1867) und SERNANDER (1894). Es wird auf paläobotanische Daten aus Mooren in Skandinavien, die klimatisch gedeutet wurden, zurückgeführt. Man unterteilt daher das Holozän in das Präboreal, Boreal, Atlantikum, Subboreal und Subatlantikum. In Deutschland ist die Einteilung der Nacheiszeit nach FIRBAS (1949/52) und OVERBECK (1975) in Vorwärmzeit, Frühe Wärmzeit, Mittlere Wärmzeit, Späte Wärmzeit sowie Nachwärmzeit ebenfalls gängig, die Zonierung

nach BLYTT und SERNANDER ist im nördlichen Europa gebräuchlicher. Die Grenze zwischen der Jüngerer Dryaszeit und dem Präboreal wurde dendrochronologisch auf 11.570 Jahre vor heute festgesetzt (LITT et al. 2007).

2.2 Ursachen für die Eiszeiten und Klimaschwankungen

Der Begriff „Klima“ wird für viele verschiedene Bereiche verwendet.

„‘Climate‘ is a term used across a range of spatial scales. It can be used to describe the ‘average weather’ for a given region over decades or more, or be used to refer to conditions across the entire planet (WILSON et al. 2000, S. 30.).“

Das Erdklima auf regionaler und globaler Ebene ist stark abhängig von der ungleichmäßigen Erhitzung des Planeten durch Sonneneinstrahlung. Dabei werden alle Sphären der Erde miteinbezogen. Wenn die eingehende Sonneneinstrahlung der ausgehenden gleichgesetzt ist, stellt dies einen Idealzustand dar. Dieses Gleichgewicht wurde allerdings in jenen Perioden, als es auf der Erde innerhalb und außerhalb von Kaltzeiten kühler und wärmer wurde, nicht erreicht (WILSON et al. 2000).

Das Gesamtklima der Erde wechselt ständig zwischen wärmeren und kälteren Epochen. Dabei treten Zeiten mit eisfreien Polen und Zeiten mit ausgedehnten Vereisungen, die Eiszeitalter, auf. Laut SCHWARZBACH (1974) sind die Eiszeitalter, in die auch die Jetztzeit fällt, die Ausnahmen, während die eisfreien Zeiten den Normalzustand der Erde beschreiben. Die Eiszeitalter lassen sich anhand verschiedener Kriterien nachweisen: Zum einen durch den Nachweis ausgedehnter Vergletscherungen, wobei auf die Kontinentaldrift Rücksicht genommen werden muss, zum anderen nehmen Vereisungen in hohen Breiten auch Einfluss auf das Klima in niederen Breiten, wie zum Beispiel Gebirgsvergletscherungen, und es treten großflächige Inlandvereisungen auf (SCHWARZBACH 1974).

Die Ursachen und Auslöser dieser Vereisungsphasen in der Erdgeschichte sind auch heute noch Gegenstand der Forschung. In verschiedensten Theorien und

Hypothesen haben Meteorologen, Geophysiker, Geographen, Paläontologen und Geologen dieses Phänomen erklärt. In den vergangenen Millionen von Jahren gab es kryogene und akryogene Zeiten, also Zeiten mit weitgehenden Vergletscherungen im Wechsel mit geringerer oder fehlender Vergletscherung, doch auch während der kryogenen Perioden traten mehrfache Klimaschwankungen auf (THENIUS 1974).

Diese so bezeichneten Zwischeneiszeiten im Pleistozän waren relativ warm, allerdings existierten doch sehr große Massen an Eis in den Polarregionen, nämlich auf der Antarktis, Grönland sowie in den Oberflächengewässern des Arktischen Ozeans (IMBRIE & PALMER-IMBRIE 1981). Unter Klimaschwankungen versteht man deutlich messbare Veränderungen im Klimaablauf, die nicht allzu lange andauern. Im 19. Jahrhundert hat es eine deutlich spürbare Abkühlung gegeben, die Gletscher dieser Zeit vergrößerten sich. Seit dem 20. Jahrhundert gibt es eine wärmere Phase, die durch einen Gletscherrückzug gekennzeichnet ist. Eine globale Temperaturveränderung von nur 0,5 °C ist bereits eine Klimaschwankung, unabhängig von den Warm- oder Kaltzeiten. Klimaänderungen sind viel gravierender. Sie erreichen sehr hohe Werte (um die 5 °C und mehr) und führen zu einem grundlegenden Klimawandel, wie zum Beispiel ein Übergang von einer Kalt- zu einer Warmzeit (FRAEDRICH 1996).

Verschiedene Faktoren bewirken diese extremen Klimaschwankungen. Die Plattentektonik beeinflusst das Klima langfristig oder verändert es grundlegend. KLOSTERMANN (1999) erwähnt die Plattentektonik als möglichen Auslöser für die Eiszeitalter. Des Weiteren spielen die Treibhausgase, wie Kohlendioxid oder Wasserdampf, und die Chemie der Ozeane sowie die ozeanischen Strömungen eine wichtige Rolle. Sie alle stellen Steuerungsfaktoren des irdischen Klimas dar. Ebenso nehmen die Biomassen der Kontinente und Ozeane Einfluss auf das Klima. Mit Hilfe von so genannten Tiefseebohrkernen mittels des $^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$ -Verhältnis in den Foraminiferen bringt man Temperaturveränderungen, möglicherweise ausgelöst durch Strahlungsmengenschwankungen während der Sommer auf der Nordhalbkugel in Erfahrung, die für die Steuerung des Klimas verantwortlich sind (KLOSTERMANN 1999).

2.2.1 Zusammenwirken von Plattentektonik und Klima

Die Plattentektonik wird als Hauptursache für Eiszeiten gesehen. Untersuchungen zeigen, dass ältere Eiszeitalter, darunter die Vereisung an der Karbon-Perm-Wende, in der Erdgeschichte zwischen 70 und 100 Millionen Jahren andauerten. Durch die Plattentektonik bewegten sich die Kontinente oder Teile von Kontinenten langsam über die Erde, bis sie in die Nähe des Pols kamen, wodurch eine große Menge an Eis (mehrere 1.000 m dick) gebildet werden kann, weil in der Nähe des Pols nur eine geringe Strahlungsenergie der Sonne auf die Erde kommt (KLOSTERMANN 1999).

Kruste und oberer Erdmantel haben eine unterschiedliche Dichte, sie halten fest zusammen, so dass eine starre Einheit entsteht. Man bezeichnet diese Einheit als Lithosphäre. Unterhalb der Lithosphäre liegt die Asthenosphäre. Sie ist eine Zone mit geringerer Wellengeschwindigkeit des Erdmantels. Beim Durchgang durch die Asthenosphäre verringern die seismischen Wellen, welche durch natürliche oder künstliche Erschütterungen durch die Erde hindurchlaufen, ihre Geschwindigkeit. Die Asthenosphäre besteht aus schmelzflüssigen Gesteinsmassen und enthält weichen Schlamm mit festen Teilchen in den Zwischenräumen sowie flüssiges Material. Sie macht die Bewegungen der auflagernden Lithosphäre möglich. Die Lithosphäre besteht aus einzelnen Platten, die sich relativ zueinander bewegen. Einiger dieser Platten tragen auf ihr die heutigen Kontinente, die anderen die ozeanische Kruste (STANLEY 2001).

Die Bewegung der Lithosphärenplatten nennt man Plattentektonik. Viele geologische Phänomene, darunter auch die Heraushebung großer Gebirgszüge, wird mit Hilfe der Plattentektonik heute erklärt. Die Bewegungsgeschwindigkeit einer Platte im Durchschnitt beträgt ungefähr fünf Zentimeter pro Jahr. Die Platten bewegten sich im Laufe der Erdgeschichte mit dieser durchschnittlichen Geschwindigkeit Dutzende oder Tausende von Kilometern auf dem Erdball. Die Antriebskräfte der Plattentektonik sind die Konvektionsbewegungen, die im Erdmantel ablaufen. Dabei wird tief im Erdmantel Material aufgeheizt. Das Material mit geringerer Dichte steigt auf und ersetzt dort kälteres sowie dichteres Material, welches nach unten sinkt (STANLEY 2001).

Die Grenzen der Platten sind dynamische Bereiche, weil sich an diesen Stellen Gesteine auf oder in der Nähe solcher Nahtstellen aneinander vorbei bewegen. Dort kommt es oft zu Erdbeben. Man unterscheidet drei Arten von Relativbewegungen zwischen zwei Lithosphärenplatten, die miteinander in Kontakt stehen: Sie können sich aneinander vorbei, voneinander weg oder aufeinander zu bewegen (STANLEY 2001).

An Spreizungszonen können sich die Platten auseinander bewegen. Spreizungszonen sind Zonen, in denen sich neue Lithosphäre bildet, weil basisches Magma mit geringer Dichte aus der ultrabasischen Asthenosphäre nach oben steigt und sich abkühlt. Durch die Wärme aus der Asthenosphäre dehnt sich an den Spreizungszonen die Lithosphäre aus und es bildet sich ein mittelozeanischer Rücken aus, wie beispielsweise der Mittelatlantische Rücken. Auf beiden Seiten des Rückens driftet die Lithosphäre seitlich von der Rückenachse weg. Die Platten, die an den Rücken entstehen, entfernen sich dadurch auch voneinander. An anderen Stellen sinken die Platten nach unten und gelangen zurück in Asthenosphäre. An Tiefseerinnen sinken sie ab. Die Ozeanböden erreichen die größten Tiefen an solchen Tiefseerinnen. Subduktionszonen sind Zonen, an denen die Platten in die Asthenosphäre abtauchen. Transformstörungen bewirken, dass die Platten aneinander vorbeigleiten (STANLEY 2001).

Eine ozeanische Platte kann unter die kontinentale Lithosphäre subduzieren, welche mächtiger als die ozeanische Lithosphäre ist. Dabei kühlt ein großer Teil des Magmas, das von der subduzierten Platte stammt, innerhalb der darüber liegenden Lithosphäre ab und es kommt zur Ausbildung von Intrusivgesteinen. Ein Teil davon kann die Erdoberfläche erreichen, wie zum Beispiel in den Anden. Durch hohen Druck faltet sich der Rand des Kontinentes auf und das Festland steigt auf. Dabei kann auch die kontinentale Kruste zerbrechen. Größere Späne gleiten an Überschiebungen übereinander. Sie können sich stapeln und lösen so eine Verdickung der Kruste aus (STANLEY 2001).

Die Wärme aus dem Erdmantel treibt plattentektonische Prozesse an. Sie ist der Grund für die Konvektionsbewegungen und befördert das aufsteigende Magma an Spreizungszonen. Man fand heraus, dass radioaktives Material in der Erde

besonders häufig vorkommt. Bei dem Zerfall des radioaktiven Materials wird ein Großteil der Wärme des Planeten freigesetzt. Die Erde gibt ihre ursprüngliche Wärme ab, während parallel dazu wieder neue Erdwärme entsteht (STANLEY 2001).

Ein großer Teil der neu entstandenen ozeanischen Lithosphäre, die durch den Aufstieg von Magma gebildet wurde, taucht in die Astenosphäre ein. Es kommt zu einer erneuten Subduktion, wenn sich der Meeresboden, der sich von der Spreizungszone weg bewegt, der Subduktionszone nähert. Nach einiger Zeit löst sich ein Teil der subduzierten Lithosphäre von der Platte, zu der er ursprünglich gehörte (STANLEY 2001). Dieser Teil sinkt dann immer weiter nach unten, schmilzt dort und wird ein Teil des inneren Erdmantels. Es ist allerdings kälter und hat eine höhere Dichte als das ultrabasische Material der Asthenosphäre. Nach Hunderten von Millionen Jahren gelangt durch Konvektionsbewegungen an einer Spreizungszone das Material dieses Krustenstücks wieder nach oben und dient dann als Ausgangsmaterial für die neue Lithosphäre. Der Kreislauf schließt sich. Im seichteren Niveau können Sedimente ebenfalls subduziert und aufgeschmolzen werden. Sie werden damit zu Bestandteilen von Magmen, die mit Hilfe von Vulkanen eines Inselbogens zurück an die Erdoberfläche gelangen. Erosion liefert neues Sedimentmaterial, ein Teil subduziert wiederum, wird aufgeschmolzen und zu einer neuen Magmengeneration. Sie dringt nach oben und bildet neue Vulkane. Die Gesteine werden wieder erodiert und zu Sediment, das erneut subduziert wird. Der Kreislauf dauert fort (STANLEY 2001).

Kommt ein Kontinent in Pollage, beginnt sich Eis aufzubauen und dies wirkt sich sehr schnell auf das Klima aus. Mit der Trennung der Antarktis von Australien und Südamerika begann eine zirkumpolare Wasserströmung, die kaltes Wasser fast bis zum Äquator befördert. Als Afrika und Eurasien vor 5 Millionen Jahren zusammenstießen, beendete dies die äquatorialen Strömungen und versträrkte die Abkühlung. Das Mittelmeer entstand, das eine wichtige Rolle bei der Steuerung des Klimas in Europa im Quartär einnimmt. Überdies bildeten sich die mittelamerikanische Landbrücke sowie der Golfstrom vor 3,5 Millionen Jahren. Der Golfstrom befördert warme Wassermengen in Richtung Pol und sorgt damit für die Bildung der Eiskappen (KLOSTERMANN 1999).

Vulkanismus tritt häufig bei Plattentektonik auf. Viele Vulkane treten an sich voneinander entfernenden oder miteinander kollidierenden Plattengrenzen auf. Störungen, die parallel zu den Rückenachsen verlaufen, wie beispielsweise am Mittelatlantischen Rücken, führen über Kanäle Magma der Lithosphäre zu. Diese so bezeichneten Bruchzonen kommen durch Divergenzbewegungen an Spreizungszonen zu Stande. An Spreizungszonen entsteht ein Rücken und dehnt sich durch aufsteigendes Magma thermisch aus. Ein Teil des Magmas kühlt ab und Intrusivkörper werden gebildet, ein anderer Teil steigt durch Lithosphäre nach oben und bildet neue ozeanische Kruste entlang der Spreizungszonen. An den Spalten fließt Lava aus und bildet Lavadecken aus oder es kommt zu Zentraleruptionen unter Bildung von typischen kegelförmigen Vulkanen. Die Lithosphäre, die neu gebildet wurde, bewegt sich vom Rücken weg und kühlt ab. Sie kontrahiert und wird somit zum Bestandteil der angrenzenden Tiefsee-Ebene (STANLEY 2001).

Vulkane sind auch an Subduktionszonen vertreten. Sie sind Ergebnis des teilweisen Aufschmelzens der nach unten in die Asthenosphäre abtauchenden Lithosphärenplatte. In der Tiefe steigt die Temperatur. Wenn die abtauchende Platte eine kritische Temperatur überschreitet, setzt ein partielles Schmelzen des Materials ein. Daraus ergibt sich eine Gesteinsschmelze, die eine geringere Dichte als die umgebende Asthenosphäre hat und dann noch oben steigt. Ein großer Teil des Magmas steigt bis zum Meeresboden auf. Es fließt aus und bildet Vulkane, die nach einiger Zeit den Meeresspiegel überragen und Vulkaninseln bilden (STANLEY 2001).

Vulkanismus kann das Klima weltweit beeinflussen. Starke vulkanische Eruptionen befördern große Mengen an Aerosolen in die Atmosphäre. Schwefeldioxid (SO_2) ist ein Aerosol und wird in der Atmosphäre zu Schwefelsäure (H_2SO_4) umgewandelt. Grobkörnige Aschenpartikel befinden sich in unmittelbarer Umgebung des Vulkans, während feinkörnige Aschenpartikel in einer Höhe von ungefähr 8-12 km in der oberen Troposphäre und unteren Stratosphäre über Tausende von Kilometern transportiert werden. Die Aerosole in der Stratosphäre haben eine Aufenthaltszeit von etwa zwei Monaten und werfen das Sonnenlicht zurück. Somit bezwecken sie einen negativen Strahlungsantrieb für das Klima. In der Troposphäre werden die Aerosole in zehn Tagen durch

Niederschlag oder Trockendesposition, also durch Ablagerungen am Erdboden durch turbulente Strömungen, getilgt. Für längerfristige Klimaänderungen ist ihr Einfluss allerdings zu gering (SIROCKO 2009).

2.2.2 Die orbitale Konstellation zwischen Erde und Sonne

Die Erde bewegt sich auf einer Umlaufbahn, einer Ellipse, um die Sonne. Dies wies der Astronom Johannes Kepler im 17. Jahrhundert nach. Die Jahreszeiten kommen dadurch zu Stande, weil die Orientierung dieser elliptischen Achse im Raum fixiert bleibt. Zugleich umkreist die Erde die Sonne. Jedes Jahr dreht sich die Erde einmal um die Sonne und ist somit der Sonne näher beziehungsweise weiter von ihr entfernt. Jener Punkt, welcher der Sonne am nächsten ist, wird als Perihelium bezeichnet und ist um den 3. Jänner herum. Am 4. Juli befindet sie sich am Aphelium. Das ist der von der Sonne am weitesten entfernte Punkt (IMBRIE & PALMER-IMBRIE 1981). Heute hat die Erdachse eine Neigung von $23,5^\circ$ gegenüber der Fläche der Umlaufbahn. Diese Neigung variabel und bewegt sich zwischen den Werten 22° bis 25° hin und her. Die Größen Exzentrizität, Schiefe sowie Präzession können sich nur in sehr langen Zeiträumen verändern. Der jugoslawische Astronom Milutin MILANKOVIĆ (1924) gilt als der Erste, der diese Größen für die Vergangenheit berechnet hat (SIROCKO 2009). Nach ihm wird auch diese Theorie als „Milanković-Theorie der Eiszeiten“ benannt. Laut Milanković ist der Neigungswinkel der Erde eine Variabel, die für einen vollen Zyklus eine Zeitspanne von ungefähr 41.000 Jahre benötigt. Während der letzten 10.000 Jahre hat dieser Winkel abgenommen. Dieser Winkel ist auch für die Jahreszeiten verantwortlich und hat demnach zur Folge, dass die Unterschiede zwischen Sommer und Winter weniger ausgeprägt als vor 10.000 Jahren sind. Heute sind die Sommer kühler und die Winter wärmer als damals. Die gesamte Wärmemenge, die innerhalb eines Jahres von der Sonne auf die Erde kommt, ist allerdings immer dieselbe. Milanković berechnete die Sonnenenergie mengenmäßig, welche an einem beliebigen Breitengrad der Erde zu einer vergangen oder zukünftigen Jahreszeit eintrifft (GRIBBIN & GRIBBIN 1992). Somit wären kühle Sommer für die Eiszeit ausschlaggebend. Wenn der Winter

kühl genug ist, dann bleibt der Schnee liegen. Ebenso muss eine große Menge an Schnee fallen. Kalte Frühjahre und kühle Sommer bewirken, dass der Winterschnee nicht vollständig schmilzt und daher nehmen starke Schneefälle im Winter keinen allzu großen Einfluss auf das sommerliche Schmelzen. Die Antarktis ist ständig eisbedeckt. Die Durchschnittstemperatur der gesamten Erde ist von der Zu- und Abnahme des Eises auf der Nordhalbkugel abhängig (WILSON et al. 2000).

„Ergänzen sich die drei Größen [Exzentrizität, Schiefe und Präzession] so, dass zu einem gegebenem Zeitpunkt die Erdachse im Sommer zur Sonne zeigt, die Erde dabei aber von der Sonne weit entfernt ist (Aphel) und die Schiefe der Erdachse möglichst steil steht, bekommt die Nordhemisphäre eine minimale Einstrahlung. Eine maximale Einstrahlung auf die Nordhemisphäre wird dagegen im Perihel erreicht, wenn die Neigung 25° beträgt (SIROCKO 2009, S. 54.).“

Die folgende Abbildung stellt die rhythmischen Änderungen von Kalt- und Warmzeiten in einem antarktischen Eiskern graphisch dar (SIROCKO 2009).

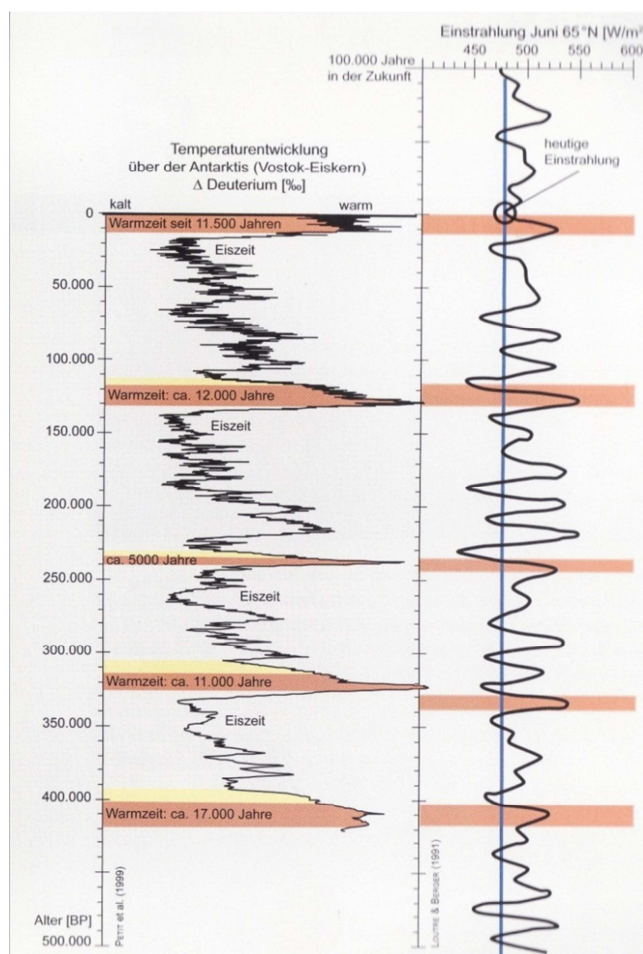


Abbildung 1: Abwechslung der Kalt- und Warmzeiten (Aus: SIROCKO 2009)

Zu Zeiten geringster Einstrahlung auf polnahen Landmassen fällt im Winter mehr Schnee als im Sommer schmelzen kann, das heißt der Schnee bleibt liegen und wird von Jahr zu Jahr mehr. Nach einigen Jahrtausenden erreicht ein Inlandgletscher eine Höhe von bis zu 3 km. Der Beginn einer Eiszeit steht somit im Zusammenhang mit einer minimalen Sonneneinstrahlung auf der Nordhemisphäre. Ein Gletscher wächst mit stabilen und instabilen Phasen an. Die Ursachen für den Zerfall des Gletschers werden heute noch diskutiert (SIROCKO 2009). Mit Sicherheit kann man aber ausschließen, dass der Gletscher im nächsten Einstrahlungsmaximum einfach zu schmelzen beginnt. Laut SIROCKO (2009) ist es wahrscheinlich, dass der Gletscher nach dem Erreichen einer bestimmten Größe intern instabil wird und das Eis seiner Basis durch den Auflastdruck schmilzt. Für den Fall, dass dieser instabile Zustand in eine Phase kräftiger Einstrahlung fällt, dann kann dies zu einem vollständigen Abschmelzen des kontinentalen Gletschers führen. Die letzten 700.000 Jahre beruhen auf den Wiederholungen dieser Vorgänge und führten zum rhythmischen Aufbau von Eisschilden auf Nordamerika (SIROCKO 2009).

2.2.3 Veränderungen in der Sonnenaktivität

Die Sonne ist ein unbeständiger Stern. Um alle Prozesse, die Einfluss auf das Klima der Erde nehmen, zu verstehen, muss man die Aktivität der Sonne über einen längeren Zeitraum beobachten. Radioaktive Isotope werden durch Höhenstrahlung produziert. Dazu zählen Radiokohlenstoff (^{14}C) mit einer Halbwertszeit von 5.730 Jahren und Beryllium-10 (^{10}Be) mit einer Halbwertszeit von 1,6 Millionen Jahren. Das Magnetfeld der Erde ist fähig, die Höhenstrahlung aus dem Weltall abzuschirmen. Es setzt sich aus zwei Komponenten zusammen: Zum einen aus dem Dipol des Erdmagnetfeldes und zum anderen aus dem Magnetfeld im Sonnenwind, ein Strom geladener Teilchen. Das Erdmagnetfeld ändert sich über Jahrhunderte hindurch wenig, über größere Zeiträume jedoch stark – es kommt zu Umpolungen, während die magnetische Sonnenaktivität ständig alterniert. Wird nun die Höhenstrahlung nur in geringer Weise abgewehrt, ist dies auf eine schwache Sonnenaktivität zurückzuführen, was in Folge zu einer

erhöhten Produktion von höhenstrahlerzeugten Isotopen führt. Eine hohe Produktionsrate von ^{14}C -Atomen und die damit verbundene Partikelstrahlung von der Sonne weisen auf eine ruhige Sonne hin, die mit der Sonnenfleckenaktivität verbunden ist (SIROCKO 2009).

Zeitreihen von ^{14}C und ^{10}Be der Vergangenheit können dazu verwendet werden, die Sonnenaktivität zu rekonstruieren. Baumringe geben Auskunft über die Wachstumsbedingungen in den entsprechenden Jahren, weil Niederschlag und Temperatur Einfluss auf das Wachstum eines Baumes ausüben. Somit werden Unregelmäßigkeiten des regionalen Klima im Ringmuster der Bäume festgehalten. Für die Analyse zieht man Bäume heran, die über einen gemeinsamen Zeitraum gewachsen sind. Anschließend werden Jahresringkurven erstellt und synchronisiert. Die Summe dieser Kurven ergibt eine Standardringkurve beziehungsweise eine Chronologie. Eine schrittweise Verlängerung in die Vergangenheit ermöglicht das Erstellen eines jahrgenauen Kalenders für die letzte Warmzeit (SIROCKO 2009).

In der Zellulose eines Jahresringes lagert sich der ^{14}C -Gehalt der Atmosphäre an und wird im jeweiligen Jahr gespeichert. Diese Speicherung ist vor Zersetzung und Verunreinigung sicher. Der Nachteil dieser Methode ist, dass sich diese Methode nur auf die letzte Warmzeit anwenden lässt, in der die Bäume in Europa nach der letzten Eiszeit gewachsen sind (SIROCKO 2009). Alle Schwankungen der ^{14}C -Produktion der letzten Jahrhunderte werden dokumentiert, die mit der Veränderung der Sonnenaktivität in Verbindung stehen (GRIBBIN & GRIBBIN 1992).

Für die letzte globale Vereisungsphase wird auf das ^{10}Be zurückgegriffen. Nach der Bildung benötigt das ^{10}Be ungefähr zwei Jahre in der oberen Atmosphäre, um durch Niederschlag ausgewaschen zu werden. Auf diese Weise gelangte ^{10}Be in der letzten Vereisungsphase auf die Oberfläche der Eisschilde in Grönland sowie der Antarktis und liefert somit bei bekannter Kenntnis der Halbwertszeit von ^{10}Be Informationen über die Sonnenaktivität und das Klima der Vergangenheit. Im Falle der Antarktis kann der Niederschlag der letzten 1 Million Jahre in den Eisschilden oder der letzten 100.000 Jahre in Grönland gespeichert werden. Die Sonnenaktivität kann über die ^{10}Be -Konzentration mit Eiskernen, welche in

beiden Regionen erbohrt wurden, über einen langen Zeitraum gemessen werden. Die ^{10}Be -Konzentration hängt von der Produktionsrate von ^{10}Be in der Atmosphäre sowie von den Transportprozessen, die über die Niederschlagsmenge gemessen werden kann, ab, das heißt über die Dicke der Jahreslagen im Eiskern (SIROCKO 2009). Die Produktionsraten von ^{10}C und ^{10}Be sind im Holozän sehr hoch, was wiederum beweist, dass für beide Größen die Sonnenaktivität eine wichtige Rolle spielt (SIROCKO 2009).

2.2.4 Treibhausgase

Die Erde hat im Laufe ihrer Entwicklung vier verschiedene Atmosphären besessen. Inzwischen hat sie die vierte Atmosphäre, die seit etwa 600 Millionen Jahren 78% Stickstoff, rund 20% Sauerstoff, 1% Argon sowie ungefähr 0,036% Kohlendioxid enthält (KLOSTERMANN 1999).

Der so bezeichnete Treibhauseffekt löst eine Erwärmung des gesamten Planeten aus, indem Gase an die Atmosphäre abgegeben werden, welche die langwellige terrestrische Strahlung absorbieren. Joseph Fourier entdeckte im Jahre 1824 diesen Effekt, Svante Arrhenius beschrieb ihn 1896 erstmals quantitativ. Die Treibhausgase beeinflussen auch das Klima, vor allem Treibhausgase wie Wasserdampf (H_2O), Kohlenstoffdioxid (CO_2), Methan (CH_4) und Ozon (O_3). Auf der Erde besteht zurzeit ein gewisses Gleichgewicht zwischen der einfallenden Solarstrahlung, deren Wellenlänge sich im sichtbaren Bereich bewegt, sowie der ausfallenden terrestrischen Strahlung im Infrarotbereich. Gäbe es auf der Erde keine Atmosphäre, würde auf der Erde eine Temperatur von minus 18 °C herrschen. Die Treibhausgase bewirken eine Absorption eines Teils der terrestrischen Strahlung. Ein Strahlungsgleichgewicht stellt sich allerdings erst dann ein, wenn die Remission dieser Strahlung zu ähnlichen großen Teilen in die Richtung der Erde und des Weltalls ermöglicht wird und sich somit ein Gleichgewicht auf der Erde von plus 15 °C ergibt. Im Mittel ergibt sich durch den natürlichen Treibhauseffekt auf der Erde heute eine Erwärmung von 33 °C, wobei man jedoch berücksichtigen muss, dass heute ein anderes Gleichgewicht aufgrund

einer anderen Atmosphäre herrscht. Nur unter diesen Bedingungen ist ein Leben auf der Erde möglich (KLOSTERMANN 1999).

2.2.5 Biomasse als Einflussfaktor auf das Klima

Die Biomasse der Kontinente sowie der Ozeane beeinflusst den CO₂-Gehalt der Atmosphäre. Wenn kaltes Wasser in die der Oberfläche nahen Schichten dringt, dann führt dies zu einem vermehrten Wachstum der Biomasse, besonders zum Wachstum von Algen und Phytoplankton. Da die Pflanzen dem Wasser CO₂ entnehmen, wird der CO₂-Gehalt des Wassers ebenfalls reduziert, denn das Wasser steht mit der Atmosphäre in Wechselwirkung. Ein Vermehren der Biomasse auf den Kontinenten während einer Warmzeit hat ebenso eine Abnahme des CO₂-Gehalts zur Folge. Beide eben genannten Faktoren verursachen eine Abkühlung. Innerhalb einer Eiszeit dehnen sich die Eiskappen aus. Dies bewirkt somit ein kälteres Klima und drängt die Biomasse der Kontinente mehr und mehr zurück. Es entstehen Tundren und Steppen, während Urwälder auf kleine Gebiete beschränkt sind. Die Biomasse wird wieder weniger und kann nicht mehr so viel CO₂ entziehen, was wieder eine Erwärmung bewirkt. Marine Organismen, die eine Schale aus Kalk besitzen, sind fähig, dem Wasser und der Atmosphäre CO₂ zu entnehmen. Wenn diese Organismen sterben, bilden sie am Grund Kalkablagerungen. Die Mengen an CO₂, die gespeichert werden kann, sind von der Sedimentationsgeschwindigkeit und der Lysokline abhängig. Abgestorbene Biomasse ist auch ein CO₂-Speicher. Bei einer Erwärmung können sie auch CO₂ aus zuvor gefrorener Biomasse freisetzen. Diese Prozesse laufen ständig beim Zersetzen organischer Masse ab (KLOSTERMANN 1999). All diese letztgenannten Vorgänge heizen die Erdatmosphäre auf längere Sicht auf.

2.2.6 Interne Variabilität des Klimasystems

Neben den bisher genannten Auslösern gibt es noch mehrere Prozesse, die als Auslöser für Eiszeiten gedeutet werden, wie zum Beispiel Vergrößerungen von

Inlandgletschern und Meereis, Meeresströmungen oder die Vegetationsbedeckung. Sie alle stehen miteinander in Wechselwirkung und beeinflussen sich gegenseitig. Aus diesem Grund werden sie alle kurz in einem Unterkapitel zusammengefügt.

Bereits Unterschiede in der Bodenbeschaffenheit und Vegetation bewirken lokal Luftströmungen. Ein Temperaturmaximum in den tropischen und subtropischen Regionen ist besonders auffallend, während der Humboldt-Strom und Benguela-Strom vor Südamerika und Afrika bis in die äquatorialen Breiten reichen. Der nordwärts gerichtete Golfstrom erwärmt den Atlantik und Europa. Die Wärme dieses Wassers wird auf dem Weg nach Norden in die Atmosphäre als Energie oder als Verdunstung entlassen. Man unterscheidet zwischen der fühlbaren und der latenten Wärme. Die fühlbare Wärme erreicht durch den Wind den Kontinent, während die latente Wärme bei der Wolkenbildung über Europa freigesetzt wird. Auf der Nordhemisphäre erfolgt der atmosphärische Transport über die atlantischen und pazifischen Tiefdruckgebiete, die Monsunzirkulationen sowie tropischen Wirbelstürme, in den Ozeanen über den Golfstrom oder den Nordatlantikdrift (SIROCKO 2009).

Tiefwasserströme bilden sich in hohen Breiten. Eine entscheidende Rolle hierbei spielen Temperatur, Salzgehalt und Dichte. Ein wichtiger Tiefwasserstrom ist der Nordatlantikstrom, der eine hohe Wärmespeicherkapazität innehat, und einen Speicher für das Klimasystem darstellt (KLOSTERMANN 1999). Unabhängig von den Tiefwasserströmen sind La-Niña-Phasen und El-Niño-Phasen. Diese Phasen sind für den Wechsel von kaltem Oberflächenwasser vor Peru durch La-Niña sowie von warmem Oberflächenwasser durch El-Niño verantwortlich. Sie kommen durch Kontraste der Meeresoberflächentemperaturen zwischen äquatorialen Ost- und Westpazifik zu Stande. El Niño ist ein Rückstrom von warmem Oberflächenwasser aus dem Westpazifik nach Osten bis an die Küste Perus. El Niño verhindert den Auftrieb von kaltem Tiefenwasser. Der Wechsel dieser Oberflächenwassertemperaturen wirkt sich auf das Klima des Pazifiks, Australiens und Südamerikas aus und dringt in abgeschwächter Form sogar nach Nordamerika, Asien und Afrika (SIROCKO 2009).

2.3 Ständiger Wechsel der Kalt- und Warmzeiten

Die Dauer der Eiszeitalter beträgt nur wenige Millionen von Jahren. Während dieser Eiszeitalter treten beträchtliche Warmphasen auf, welche die Kälteperiode immer wieder unterbrechen. Im Quartär folgen wiederholt Kalt- und Warmzeiten aufeinander, die mit großen Meeresspiegelschwankungen verbunden sind. Ein solcher Zyklus umfasst dabei etwa 100.000 Jahre (VON KOENIGSWALD 2002). Des Weiteren treten auch immer wieder Interstadiale auf. Unter diesem Begriff versteht man nur eine schwache Erwärmung (EHLERS 1998). Das Interstadial ist zu kurz oder zu lang, so dass das Klimaniveau von einem Interglazial in derselben Region nicht erreicht werden konnte (LITT 2007).

Der Grund für die auftretenden Kalt- und Warmphasen ist die Änderung der Sonneneinstrahlung auf der Erde, die durch die Erdbahn bestimmt wird (VON KOENIGSWALD 2002). Das Klima veränderte sich allerdings weder langsam innerhalb eines größeren Zeitabschnitts noch trat ein schlagartiger Klimawechsel ein. Viel mehr haben diese beiden Vorgänge mehrfach stattgefunden, so dass sich unterschiedliche Lebensanpassungen durchsetzen konnten. Innerhalb dieser Kalt- und Warmzeiten kam es wiederum zu vielen kleinen Klimaschwankungen (GRIBBIN & GRIBBIN 1992). Die Klimaschwankungen in der Vergangenheit werden mit Hilfe von erhaltenen Ablagerungen rekonstruiert. Man bezeichnet sie als „proxy records“. Als Klimaindikator wird die Vegetation herangezogen. Pollen und Sporen werden in großer Zahl abgelagert und sind somit Zeugen der Warm- und Kaltzeiten (EHLERS 1998).

„Die Klimageschichte der letzten zwei Millionen Jahre zeigt einen ständigen klimatischen Wechsel [...] Es gab niemals einen längerfristigen Normalzustand, weswegen die heute zu beobachtenden Klimaveränderungen so ungeheuer schwer in ihrer Ursächlichkeit zu bewerten sind (VON KOENIGSWALD 2002, S. 34).“

Besonders ausgeprägt waren die Klimaschwankungen im Pleistozän. Während der Eiszeiten wuchsen die Gletscher in Mitteleuropa an und Inlandvereisungen traten auf, in den Warmzeiten setzte hingegen eine intensive Bewaldung durch Laubhölzer ein, die den heutigen Klimabedingungen während des Klimaoptimums durchaus nahe kam (BRUNNACKER 1990).

Typische Merkmale eines Glazials sind die kontinentalen Inlandsvereisungen, welche die Landschaft vollständig bedecken, Eisschilde, Eiskappen sowie Gletscher. In diesen Gebieten senkt sich die Schneegrenze gegenüber der heutigen und der Niederschlag ist geringer. Infolge von großer Vereisung entsteht eine große Reflexionsfläche, die einen Teil der Sonneneinstrahlung, welche auf die Erde gelangt, in den Weltraum reflektiert. Ein Inlandeis wächst nur sehr langsam, sie benötigt hierfür Jahrtausende. Heute gibt es noch Inlandeise über Grönland und der Antarktis. Früher waren Inlandeise über Nordamerika, Südamerika, Nordeuropa und auf den Flachseegebieten des nördlichen Polarmeers vorhanden. Während der Vereisungen wurden die Niederschlagsmengen weniger, da die Ozeane kalt waren. Aus diesem Grund verdunstete nur wenig Wasser (THOME 1998).

Gletscher können nur dann gebildet werden, wenn mehr Schnee fällt als schmilzt. Bei der Umwandlung von Schnee in Gletschereis vergehen ungefähr 20 Jahre oder mehr. Dabei werden Schneekristalle zunehmend verdichtet sowie rekristallisiert. Durch den Transport von Gletschern sowie durch Klimaschwankungen entstehen verschiedenste Ablagerungen: Gletscherablagerungen, Ablagerungen durch fließende Schmelzwässer und Ablagerung in Schmelzwasserseen. Der Transport erfolgt dabei über das Wasser, flüssig oder fest. Somit prägen sie die Landschaft entscheidend (HANSCH 2000). Oft wird der Eindruck einer arktischen Tundra im Zusammenhang mit dem Landschaftsbild der Glaziale vermittelt. Dies trifft allerdings nicht zu, da sich der Sonnenstand mit einer Höhe von maximal 40 °C nicht geändert hat. Es ist daher angebracht, den Begriff Steppe zu gebrauchen (VON KOENIGSWALD 2000b). Diese Eiszeitsteppen sind aber nicht vergleichbar mit den heutigen, auch die Steppe hat im Laufe der Evolution einen Florenumbau mitgemacht. Am ehesten kann man die eiszeitliche Steppe noch mit den Tieflagen in Turkestan und Kasachstan vergleichen (FRENZEL 1990). Die Grassteppen der Eiszeit in Mitteleuropa waren nicht karg, viel mehr boten sie eine gute Nahrungsgrundlage für die damalige Fauna. Im Zuge der Kaltzeiten nehmen Zeiten mit maximaler Vergletscherung nur sehr kurze Abschnitte ein, während die restliche Zeit von Klimaschwankungen geprägt ist. Die Temperaturen lagen in dieser Zeit immer deutlich tiefer als in der Jetztzeit (VON KOENIGSWALD 2000b).

Das Interglazial ist eine Warmzeit zwischen zwei Glazialen. Die Waldgeschichte Mitteleuropas in Pollendiagrammen liefert Hinweise auf den Klimaverlauf in den gemäßigten Breiten. Es dominieren Wälder aus wärmeliebenden Baumarten (THOME 1998). Der Meeresspiegel steigt in dieser Zeit besonders rasch an, da die Gletscher schmelzen. Die Wassermengen werden frei und gelangen ins Meer. Die großen Inlandvergletscherungen tauen aber nicht vollständig auf, sondern sie bleiben weiterhin in den polnahen Gebieten bestehen (KAHLKE 1981).

2.4 Die Stellung Mitteleuropas im Quartär

Mitteleuropa nimmt eine besondere geographische Lage ein, wodurch sich ein Wechsel der Kalt- und Warmzeiten stark auf den Faunenwechsel auswirkt. Die Temperaturschwankungen in Folge der Klimaänderungen auf anderen Kontinenten wirken sich weniger stark auf die Fauna aus. In Nordamerika oder Südamerika sind oft die Interglaziale und Glaziale nur schwer zu erkennen. Die Sonderstellung, die Mitteleuropa dabei einnimmt, wird auf die klimatischen Bedingungen zurückgeführt. Die heutige Landkarte ähnelte im Großen und Ganzen der des letzten Interglazials. Während eines Glazials wird die Besonderheit Mitteleuropas offensichtlich. Große Inlandgletscher bedeckten den Kontinent (VON KOENGISWALD 2002).

Das Laurentinische Eisschild überdeckte Kanada und verband im Norden Kanada mit Grönland. Es nahm eine beachtliche Fläche vom Pazifik bis zum Atlantik ein. In Alaska selbst waren allerdings nur die Hochgebirge vom Eis bedeckt. Von Süden her reichte der Eisschild auf Südamerika, von den Anden bis nach Norden, die tropischen Tiefländer waren nicht zugefroren. Die größte Menge an Eismasse während der Kaltzeiten erstreckte sich auf der Antarktis. Ein großer Eisschild dehnte sich über Skandinavien aus, der im Osten bis Finnland und Russland reichte (VON KOENIGSWALD 2002). Grönland war stärker vereist als heute, Inlandeis bedeckte die ganze Fläche Islands. Auch die Britischen Inseln – mit Ausnahme des südlichsten Teils von England – waren von großen Inlandeisen bedeckt. Dieses Eis verschmolz manchmal mit dem skandinavischen Inlandeis über die nördliche Nordsee zu einem großen Eisgebiet. So konnte das Inlandeis

unterschiedlich weit nach Mitteleuropa vordringen. Die Alpen zeigten Vergletscherungen, die bis weit in die Täler und in das nördliche Alpenvorland bis zur Donau reichten. Allerdings konnten diese Vereisungen im Süden nicht so weit vordringen (KAHLKE 1981). Asien war weitgehend gletscherfrei, weil Bildung von Gletschern Frost sowie ausreichende Niederschlagsmengen erfordert. Durch den Meeresspiegeltiefstand, viel Wasser lag gebunden in Gletschern, war Sibirien und Alaska durch eine Landbrücke verbunden und dieses nennt man Beringia. Beringia war im Süden durch das Laurentinische Eisschild begrenzt. Am Ende der Kaltzeit entstand eine Verbindung mit dem Süden von Nordamerika, die einen Faunenaustausch möglich machte (VON KOENIGSWALD 2002).

Während der Glaziale wurden den Ozeanen große Mengen an Wasser entzogen, so dass der Meeresspiegel weltweit etwa um 100 m oder mehr absank. Dies hatte natürlich zur Folge, dass Flachwassermeere austrockneten. Erst in den Interglazialen stieg der Meereswasserspiegel durch ein Abschmelzen der Gletscher wieder an (KAHLKE 1981). KAHLKE (1981) bezeichnet diese Schwankungen des Meereswasserspiegels als eustatisch. Eine Absenkung des Meereswasserspiegels wirkt sich natürlich auch auf Europa erheblich aus. Dadurch trockneten der nördliche Teil der Adria sowie die südliche Nordsee aus. Die Ostsee wurde von Eis verhüllt. Während ein großes Eisschild Mitteleuropa im Norden bedrängte, breitete sich in Mitteleuropa eine kontinentale Klimazone aus, aufgrund derer sehr kalte Winter und große Trockenheit zu Stande kamen. Diese Tatsache bildet einen Gegensatz zum heutigen Klima, das für eine Warmzeit typisch ist. Der Meereswasserspiegel der Ost- und Nordsee ist heute höher und übt einen maritimen Einfluss auf Mitteleuropa aus. In den Kaltzeiten wird somit eine kontinentale Fauna unterstützt, während in den Warmzeiten eine maritime Fauna gefördert wird. Temperatur und Feuchtigkeit wirken sich dadurch entscheidend auf die Ökologie aus (VON KOENIGSWALD 2002).

Die eben genannten Vorgänge machen den häufigen Faunenwechsel in Mitteleuropa verständlicher, während Sibirien immer durch Einwirkungen Nordamerikas in einem kontinentalen und trockenen Klimabereich liegen.

3 Säugetierfaunen der letzten 15.000 Jahre Europas

Das heutige Verbreitungsgebiet der Tiere hat schon immer das Interesse der Biologie auf sich gezogen. Gründe für die Verbreitung von Tieren werden zweifellos in der Vergangenheit gesucht. So kam es im Lauf der Geschichte immer wieder zu einem Aussterben und einem neuen Artenentstehen ganzer oder einzelner Tierstämme. Dieser Wechsel beziehungsweise das Verschwinden steht im engen Zusammenhang mit den Bedingungen auf der Erde. Einen Einblick in die Verbreitungsgebiete der Säugetiere bieten uns Fossilien aus der damaligen Zeit, wodurch Vermutungen und Hypothesen über Lebensweise der Tiere aufgestellt werden können.

Betrachtet man die Säugetierfaunen des Quartärs, so muss man auch auf die Umwelt der Tiere im Eiszeitalter Rücksicht nehmen. Im Wesentlichen ist die Lage der Kontinente mit der gegenwärtigen gleichzusetzen, allerdings bestehen große Unterschiede während der Eiszeiten gegenüber der heutigen Zeit. Da große Wassermengen in den Gletschern und den Inlandeisen gespeichert wurden, sank, wie bereits erwähnt, der Wasserspiegel aller Weltmeere stark ab. Dadurch wurden Schelfe und die Kontinente landfest. So finden zum Beispiel Fischer der Nordsee oft Knochen von damals lebenden terrestrischen Säugetieren in ihren Fischernetzen. Die Landverbindungen zwischen Kontinenten ermöglichten den Tieren das ungehinderte Passieren und bewirkten somit einen Faunenaustausch (KOWALSKI 1986). Auf der anderen Seite bildeten die vergletscherten Pyrenäen, Alpen und Karpaten in Europa eine Barriere für Wanderungen von Norden nach Süden. Aus diesem Grund konnte nur ein Teil der Arten in den Refugien der pyrenäischen, appeninischen und balkanischen Halbinseln überleben. Außerhalb dieser Eisbedeckungen waren die Lebensbedingungen von der Temperatur und von der Feuchtigkeit abhängig. Gebiete Sibiriens oder Alaskas waren eisfrei und förderten die Entwicklung einer formenreichen Fauna trotz tiefer Temperaturen (KOWALSKI 1986). Die Tiere passten sich an die vorherrschenden Bedingungen in den Glazialen an: Es konnten nur diejenigen Tiere überleben, die in der Lage waren, der Kälte zu widerstehen (THOME 1998).

In den Interglazialen des Eiszeitalters schmolz ein Großteil der Vereisungen und der Gletscher. Stattdessen entstanden Moränenwälle und Bodenvertiefungen, die sich mit Wasser füllten und schließlich zu Seen wurden. Sedimentablagerungen wandelten die Seen mit der Zeit in Sümpfe und Moore um. Pflanzenreste, die in diesen Sümpfen und Mooren erhalten blieben, geben Aufschluss über die damalige Flora. Gleichzeitig ist dies auch ein Beweis dafür, dass in den Warmzeiten Pflanzen vorstießen, anfangs Arten der offenen Landschaft, später dann auch Arten des Waldes. Heute weiß man über die klimatischen Bedingungen der einzelnen Arten Bescheid, denn man kann anhand der gefundenen Pflanzenzusammensetzungen das Klima dieser Zeit konstruieren. Sobald aber wieder eine Eiszeit folgte, änderte sich zuerst der Wald. Waldpflanzen wurden wieder durch neue ersetzt, nämlich durch jene, die an die schlechten und damit kalten Klimaverhältnisse angepasst waren. Während des klimatischen Optimums in den Warmzeiten gab es in Europa bessere klimatische Voraussetzungen als heute. Nach Norden breiteten sich wärmeliebende Pflanzen aus, *Hippopotamus antiquus* (Flusspferd) beherbergte ein Areal des westlichen Teils Westeuropas bis hin zu den südlichen Gebieten der Britischen Inseln (KOWALSKI 1986).

Das Jungpleistozän, welches die letzte Eiszeit beinhaltet, sowie das Holozän sind die am besten bekanntesten Epochen in der Geschichte der Erde, da eine Fülle von Funden aus dieser Zeit bekannt sind, die uns Auskunft über die damalige Fauna geben: Knochenfunde in Höhlen, Kotfunde, Knochenreste von Kleinsäugetern in den Gewöllen von Eulen und viele andere (AGUSTÍ & ANTÓN 2002). Das Skelett der Säugetiere ist reich an mineralischen Substanzen und bleibt in verschiedenen Ablagerungen lange Zeit erhalten. Einige Säugetiere des Quartärs werden als Leitfossilien für einzelne Abschnitte des Pleistozäns herangezogen. Knochen terrestrischer Wirbeltiere werden in der Regel nach ihrem Tod durch die Beeinflussung des Klimas, Bodensäuren oder Pflanzenwurzeln vernichtet und ihre chemischen Bestandteile werden weiter verwertet. Knochen bleiben nur erhalten, wenn sie auch schnell von Sedimenten bedeckt werden. Dies alles spielt für die Erhaltung eine wichtige Rolle und nur selten sind solche Bedingungen am Todesort eines Tieres der Fall. Wenn Tiere im Inneren von Höhlen oder in Felsspalten zu Tode kamen, dann wurden die Leichen in Sedimente eingebettet. In besonders kalten Gebieten werden Tiere in Dauerfrostböden erhalten. Tiere, die in

diesen Dauerfrostböden erhalten wurden, sind samt ihrer Weichteile erhalten. Diese Fälle stellen die idealen Voraussetzungen für die Erhaltung vollkommener Kadaver dar. Besonders oft werden die widerstandsfähigen Zähne erhalten. Aber auch der steinzeitliche Mensch oder andere Raubtiere verschleppten einen Teil ihrer Beute in ihre Zufluchtsorte und Knochen können auf diese Weise bis heute erhalten bleiben. Manchmal findet man auch Lebensspuren von ausgestorbenen Tieren. In vielen Höhlen Europas fand der Höhlenbär Zuflucht. Durch das ständige Reiben an der Höhlenwand entstand der so genannte Bärenschliff. Der steinzeitliche Mensch beginnt zunehmend Einfluss auf seine Umwelt zu nehmen. Darstellungen von Eiszeittieren vermitteln uns das Aussehen der Säugetiere von damals. Anhand der Tierreste kann analysiert werden, welche Jagdbeute, die Menschen bevorzugten. Zudem können auch Aussagen über das Leben der Menschen von damals getroffen werden (KOWALSKI 1986).

3.1 Großsäugetiere Europas der letzten 15.000 Jahre

Die Säugetiere sind die wichtigsten Faunenelemente des Eiszeitalters. Es entwickelten sich Großformen unter den Säugetieren im Laufe des Pleistozäns, die den Klimaänderungen durch spezielle Anpassungen trotzten. Man findet sowohl Arten, die in den verschiedensten Lebensräumen auftraten, sowie Arten, die an ganz bestimmte Biotope angepasst waren. Die Fauna der Kaltzeit wird größtenteils durch die *Mammuthus-Coelodonta*-Faunengesellschaft gekennzeichnet. Sie ist während der Glaziale des Mittel- und Jungpleistozäns aus Osteuropa und Sibirien eingewandert. Die namensgebenden Tiere sind *Mammuthus primigenius* sowie *Coelodonta antiquitatis* (VON KOENIGSWALD 2000b). Am Ende des Jungpleistozäns starben charakteristische Großformen wie *Mammuthus primigenius* (Wollhaarmammut) oder *Coelodonta antiquitatis* (Wollnashorn) aus (HANTKE 1978).

Die Großformen unter den Säugetieren des Jungpleistozäns und des beginnenden Holozäns sind besonders gut bekannt, da diese Zeitabschnitte die letzten Perioden vor der gegenwärtigen Zeit darstellen und noch zahlreiche Reste erhalten sind. Viel mehr noch verwunderlich ist, dass Großsäuger wie Nashörner oder Elefanten,

die heute in Afrika vorkommen, in Europa weit verbreitet waren (HANTKE 1978).

Die Tierwelt des Holozäns wird von zunehmender Erwärmung und einsetzender Wiederbewaldung beeinflusst. Nordische Formen wie *Rangifer tarandus* (Rentier) zogen sich in den Norden zurück, wo das Klima weiterhin kälter war. Ein anderer Teil wanderte in alpine Gebiete ab, wo sie sich in alpine Formen umwandelten. Der Übergang vom Paläolithium zum Neolithikum wird durch das Aussterben oder Abwandern typischer arktischer Formen sowie vieler Steppentiere und die Entwicklung alpiner Formen charakterisiert. Die Entstehung vieler Waldfaunen ist ein weiteres Merkmal für das beginnende Holozän. Die beginnende Zivilisation des Menschen sowie dessen Ausbreitung und Bestandszunahme führten zu einer Verdrängung mancher Tierarten aus ihren Lebensräumen, so dass sich der Artbestand bereits im Neolithikum drastisch reduzierte. Wichtige Jagdtiere dieser Zeit des Menschen waren Edelhirsch, Wildschwein und Reh. Mit dem Beginn des Neolithikums setzt auch die Domestizierung der Tiere durch den Menschen ein. Haustierformen wie Hund, Schwein, Ziege, Schaf und Hausrind sind nachzuweisen, allerdings wurden nicht alle aus der Wildfauna gewonnen und gezähmt, sondern einige von diesen Hausformen wurden von der einwandernden Bevölkerung mitgenommen oder durch Handelsbeziehungen erworben. Im Vergleich mit den Wildformen sind die heutigen Haustiere kleinwüchsiger (HANTKE 1978).

Die folgenden Kapitel liefern eine umfangreiche Darstellung der wichtigsten und imposantesten Großsäugetiere der letzten 15.000 Jahre.

3.1.1 *Mammuthus primigenius* (Wollhaarmammut)

Neben den Dinosauriern ist das Mammut der bekannteste Vertreter der vorzeitlichen Tierwelt. Das Wollhaarmammut ist ein Säugetier, das vor einigen tausend Jahren ausstarb. Es gehört zur Ordnung der Proboscidea (Rüsseltiere). Das Wort Proboscidea geht auf das griechische Wort „proboskis“ zurück und deutet damit auf das charakteristische Markenzeichen der Elefanten hin: den

Rüssel. Heute leben noch zwei Arten dieser Ordnung, dies sind der afrikanische und der indische Elefant. Früher gab es wesentlich mehr Arten der Proboscidea. Weltweit fand man Reste von bis zu 160 verschiedenen Arten. Die nächst lebenden Verwandten der Rüsseltiere heute sind die Vertreter der Ordnung Sirenia. Dazu gehören die Seekühe und die Schliefer, kleine pflanzenfressende Tiere, weit entfernte Verwandte der Elefanten. Zu den ersten Rüsseltieren, die auch tatsächlich einen Rüssel und Stoßzähne trugen, zählen die Deinotherien. Die Deinotherien lebten vor ungefähr 40 Millionen Jahren. Ihr Rüssel entstand, als sich die Nase mit der Oberlippe vereinte. Bei näherer Betrachtung des Schädels dieser Tiere findet man an der Ansatzstelle am Schädel eine große, klar ausgeprägte Nasenöffnung, welche die Form eines Schlüssellochs annimmt. Da der Rüssel keine Knochen enthält, ist er fossil nicht erhalten. Die Stoßzähne sind vergrößerte Schneidezähne. Die Blütezeit der Rüsseltiere war im Miozän vor 25 bis 5 Millionen Jahren. Zu dieser Zeit gab es viele verschiedene Arten, die man alle unter der Bezeichnung Mastodonten, aber in mehrere verschiedene Familien unterteilt, zusammenfasst. Die Familie der Stegodonten aus dem Miozän stellt eine besonders wichtige Gruppe dar, da aus ihnen die echten Elefanten hervorgingen. Neben den langen und geraden Stoßzähnen hatten diese Vertreter bereits Molaren mit ansatzweiser Gliederung durch Schmelzlamellen, ein bedeutendes Merkmal, welches heutige Elefanten aufweisen (LISTER & BAHN 1994).

Zu der Familie der Elephantidae innerhalb der Ordnung der Rüsseltiere zählen die beiden noch lebenden Arten der Elefanten sowie das Mammut. Zwei Merkmale, mit dessen Hilfe man die Mammuts von ihren Vorläufern unterscheiden kann, sind das Fehlen einer Schmelzhülle um die Stoßzähne sowie der Besitz von Molaren mit Schmelzlamellen. Die Stoßzähne sind aus festem Dentin. Bis heute ist allerdings noch unklar, ob das Mammut näher mit dem indischen oder dem afrikanischen Elefant verwandt ist. Mit Sicherheit kann man aber sagen, dass sie nicht die Vorfahren heutiger Elefanten sind, obwohl sie mit diesen eng verwandt sind (LISTER & BAHN 1994).

Die Entwicklungslinie des Mammuts führt nach Afrika zurück, denn hier sind die Mammuts entstanden. Im unteren Pliozän vor 4,5 bis 4 Millionen Jahren vor heute entwickelte sich die Mammutform *Mammuthus subplanifrons*. *Mammuthus*

subplanifrons stammte aus dem süd- und ostafrikanischen Raum und war an die Savannenlandschaft gut angepasst. Später taucht an mehreren Fundstellen Tunesiens, Marokkos, Algeriens und des Tschad *Mammuthus africanavus*, der als Ausgangsform des Mammuts in Eurasien gedeutet wird, auf. Zwischen 3 und 2,5 Millionen Jahre vor heute wanderten die Vorgänger der Mammutlinie nach Europa ein (KAHLKE & MOL 2005). Das nächste gefundene Mammutfossil ist *Mammuthus meridionalis*. Mit einer Größe von 4 m und einem Gewicht von 10 Tonnen ist *Mammuthus meridionalis* wesentlich größer als heute lebende Elefanten. Hauptnahrungsmittel sind Bäume sowie Sträucher. Ein Unterschied zu den späteren *Mammuthus primigenius* ist allerdings das Fehlen eines dichten Fellkleides. Die gekrümmten Stoßzähne und der nach oben hin spitz zulaufende Kopf zeugen von der Verwandtschaft von *Mammuthus primigenius* mit *Mammuthus meridionalis*. Vor ungefähr 1 Million Jahren änderte sich das Klima schlagartig und forderte neue Anpassungsstrategien der Tiere. Es entstanden Mammutsteppen, also offene Graslandschaften. Diese Änderungen der Umwelt befürwortet die Evolution, an dessen Ende das Wollhaarmammut hervorging, das perfekt an die Eiszeit angepasst war. *Mammuthus trogontherii*, oder auch Steppenmammut genannt, war bereits besser an das kältere Klima als sein Vorfahre *Mammuthus meridionalis* angepasst (LISTER & BAHN 1994). Vermutlich entwickelte das Steppenmammut als erste Art das für das spätere Wollhaarmammut typische Fell. Die Tiere zogen – ähnlich wie die heutigen Elefanten – als Herden zusammen durch die Steppen von Europa. Mit einer Höhe von bis zu 4,5 m und den spiralig verdrehten Stoßzähnen, die beim Männchen dicker als beim Weibchen waren, zählt *Mammuthus trogontherii* zu den größten Mammutarten (COX et al. 1989). Erst vor 250.000 Jahren tritt erstmals *Mammuthus primigenius* (Wollhaarmammut) in Europa auf. Er war in der Lage, dem kalten Klima der Glaziale problemlos zu widerstehen. *Mammuthus primigenius* breitete sich über Nordostsibirien südwärts nach Europa aus. Dies geht aus den Fossilfunden von *Mammuthus primigenius* hervor. Vor 100.000 Jahren, dem Beginn der letzten Eiszeit im Jungpleistozän, waren die Mammuts von den Britischen Inseln bis nach Ostsibirien vorgedrungen (LISTER & BAHN 1994).

Bereits seit dem frühen 17. Jahrhundert ist die Bezeichnung „Mammut“ in Gebrauch. Schon seit jeher versucht man sich über den Ursprung dieses Wortes klar zu werden. Eine überzeugende Erklärung scheint jene zu sein, wonach das Wort „Mammut“ aus dem Estnischen stammt und „Erdmaulwurf“ bedeutet. In Estland tauchten oft Knochenfunde von Mammuts auf und wurde damals oft mit Funden von Mammutkadavern in den Dauerfrostböden Sibiriens in Verbindung gebracht, da die Esten eine enge Beziehung mit den Völkern Sibiriens unterhielten (ENGESSER et al. 1996).

Der Norden Sibiriens und Alaskas ist von Dauerfrostböden bedeckt. Diese Böden enthalten Schichten in einer bestimmten Tiefe, die niemals auftauen. In diesen gefroren Böden sind manchmal Reste der vor langer Zeit ausgestorbenen fossilen Tiere der Eiszeit erhalten. Sehr häufig findet man dort auch Mammutreste. Es sind nicht nur Knochen erhalten geblieben, sondern auch der gesamte Körper mit Muskulatur, Haut, Fell und Eingeweiden. Manchmal fand man sogar Reste der unverdauten Nahrung in ihrem Magen. Solche Funde waren natürlich von wissenschaftlichem Interesse, da sie sowohl über das Aussehen der ausgestorbenen Tiere, als auch über die Umwelt, in der diese Tiere lebten, Auskunft geben (GARUTT 1964). Im Jahre 1663 barg man ein Mammutskelett bei Quedlinburg. Die Überreste des Tieres wurden allerdings für die eines Einhorns gehalten. Ende des 18. Jahrhundert wurde die enge Verwandtschaft zwischen Mammut und Elefanten verständlich. 1799 entdeckte man einen vollständigen Kadaver eines Mammuts im Delta der Lena in Sibirien. Die Stoßzähne waren herausgebrochen und als Elfenbein verkauft worden. Das 5 m lange und 3 m hohe Skelett wurde 1808 in der kaiserlichen Kunstkammer von St. Petersburg montiert. Erst im 19. Jahrhundert entfachten Diskussionen rund um die Frage, ob das Mammut zeitgleich mit dem Menschen lebte (VON KOENIGSWALD 2002). Alexej Logatschew machte im Juni 1977 eine bemerkenswerte Entdeckung. Er fand ein Mammutkalb im Wasserlauf des Kirgiljach, ein Nebenfluss des Berelech. Glücklicherweise lag der Kadaver auf der linken Seite unter einer 2 m dicken Schicht aus gefrorenem Schlamm. Es bekam den Namen „Dima“, benannt nach einem einheimischen Flusslauf. Das Kalb war männlich, ungefähr 6 bis 12 Monate alt, 90 cm groß, 110 cm lang und lebte vor rund 40.000 Jahre vor heute. Die inneren Organe sowie Teile von Dimas

Wollhaaren waren noch erhalten. Das Mammutbaby ernährte sich noch größtenteils von der Muttermilch, die Abnutzungsspuren an den Milchmolaren deuten an, dass Dima gerade mit der Ernährung von Pflanzen begonnen hatte. Das Kalb war in einem schlechten gesundheitlichen Zustand, da man einen schweren Parasitenbefall nachweisen konnte. Vermutlich war das Kalb deshalb auch nicht in der Lage, sich selbst aus dem tiefen Spalt zu befreien und blieb im Sumpf oder Schlamm stecken (LISTER & BAHN 1994).

Es ist sehr viel über das Erscheinungsbild und die Lebensweise des Mammuts bekannt, obwohl er bereits vor sehr langer Zeit ausgestorben ist. Dies ist den gefrorenen Überresten aus Fleisch, Haaren und sogar Magenresten zu verdanken. Nicht zuletzt hat auch der Mensch dazu beigetragen, seine Höhlenmalereien sowie Kunstgegenstände hinterlassen ein eindrucksvolles Bild des *Mammuthus primigenius*. Anders als oft angenommen, ist das Wollhaarmammut kleiner als seine unmittelbaren Vorfahren und somit nicht viel größer als ein afrikanischer Elefant (LISTER & BAHN 1994). Mammutbullen erreichten eine Schulterhöhe von bis zu 3,75 m (VON KOENIGSWALD 2002). Das weibliche Mammut ist Vermutungen zur Folge, etwas kleiner gewesen und erlangte im Durchschnitt nur eine Größe von 2,6 bis 2,9 m (LISTER & BAHN 1994). *Mammuthus primigenius* hat so wie alle anderen Elefantenarten säulenförmige Beine, denn sie tragen das Körpergewicht des Tieres. Aus Malereien an Höhlenwänden von paläolithischen Menschen ist die charakteristische Rückenlinie mit dem höchsten Punkt, dem domförmigen Schädel, unverkennbar. Des Weiteren sind ein kleiner Sattel im Nackenbereich und ein Buckel über der Schulter sichtbar. Der Rücken fällt am Ende des Buckels zum Becken hin leicht nach hinten ab (VON KOENIGSWALD 2002). VON KOENIGSWALD (2002) ist dieser Buckel nur für ausgewachsene Tiere charakteristisch. Das Fellkleid von *Mammuthus primigenius* ist aufgrund der vielen Funde von sibirischen Kadavern bekannt. Zumeist zeigt es eine orange Färbung. Diese Färbung der Haare wird auf den Umstand zurückgeführt, dass die natürliche Farbe während der langen Einbettung verloren gegangen ist. Man schließt daher auf eine dunkelbraune Fellfarbe. Ein Mammut hatte lange, kräftige Schutzhaare über der Unterwolle, die aus kürzeren und dünneren Haaren bestand. Der gesamte Körper war von dem Fell bedeckt, dessen Haare bis zu 90 cm lang werden konnten (LISTER & BAHN 1994). Auffällig sind die kleinen Ohren des

Wollhaarmammuts mit einer Länge von nur 38 cm. Man deutet die kleinen Ohren als Anpassung an das kalte Klima, denn zu große Ohren würden übermäßigen Wärmeverlust bei starkem Frost fördern (GARUTT 1964). Auch der Schwanz von *Mammuthus primigenius* ist wesentlich kürzer als der, der heute lebenden Elefanten, war jedoch genauso wie der restliche Körper stark behaart. Am Ansatz des Schwanzes befand sich ein Hautlappen, der die Analöffnung bedeckte (LISTER & BAHN 1994).

Der Kopf des Wollhaarmammuts war sehr groß, da die langen schweren Stoßzähne verankert werden mussten. Damit Schädel und Muskulatur im Gleichgewicht bleiben, bedarf es einer Nackenmuskulatur und große Ansatzflächen am Schädel. Elefanten verfügen über eine Leichtkonstruktion: Das Knochengewebe des Schädels enthält viele Hohlräume. Dadurch entsteht eine wabenartige Struktur, die verhindert, dass er trotz der Größe zu schwer wird. Der Schädel ist zudem noch sehr hoch. Auch hier hat sich evolutionär der Hals verkürzt, damit die Nackenmuskulatur den über eine Tonne schweren Schädel im Gleichgewicht halten kann. Die Stoßzähne sind aus dem zweiten oberen Schneidezahn hervorgegangen. Bei *Mammuthus primigenius* sind sie stark gekrümmt und spiralig angeordnet. Sie wachsen aus dem Schädel heraus, krümmen sich aber dann langsam nach oben, wobei die Spitze nach innen zeigt. Bei einem Mammutbullen kann der Stoßzahn bis zu 4 m lang werden. Bei genauer Untersuchung der Stoßzähne fällt sofort auf, dass die Unterseite der Stoßzähne stark abgenutzt wurde (ENGESSER et al. 1996). Vermutlich hat das Tier mit seinen Stoßzähnen Schnee und Eis von der Vegetation gekratzt (COX et al. 1989). Bei vielen Kadavern, die man in den Dauerfrostböden fand, fehlten die Stoßzähne, denn sie wurden von Elfenbeinhändlern abgehackt und als Elfenbein verkauft. Der Oberkiefer bildet spezielle Röhren, in welchen die Stoßzähne verankert werden. Durch das Abhacken werden allerdings diese Röhren zerstört. Aus diesem Grund wusste man lange Zeit nicht, wie die Stoßzähne im Kopf verankert waren. Der Rüssel heutiger Elefanten und auch der des Mammuts ist ein muskulöser Schlauch, mit dem ein Greifen ebenfalls möglich ist. Bei den meisten Mammutfunden fehlt der Rüssel, da Raubtiere ihn abgefressen haben. Nur zwei Funde – darunter das Mammutbaby Dima – waren noch im Besitz des Rüssels. Deshalb weiß man heute, dass der Rüssel von *Mammuthus primigenius* oben eine

Art „Finger“, der beweglich war, und unten eine breite „Lippe“ hatte. Es diente den Tieren zum Abreißen von Gras (ENGESSER et al. 1996).

Das wichtigste Habitat von *Mammuthus primigenius* war die Mammutsteppe mit einer Grasvegetation, welche einen großen Teil von Europa, Nordasien und dem nördlichen Nordamerika bedeckte. Die Graslandschaft war damals vielfältiger und war durch schnelles Wachstum der Pflanzen und Sträucher gekennzeichnet. Das Landschaftsbild wurde vor allem durch verschiedenste Seggen, den arktischen Beifuß sowie den Hahnenfußgewächsen geprägt, Bäume kamen nur vereinzelt vor. Die Nahrung des Mammuts bestand hauptsächlich aus Gräsern und Seggen, was aus den Analysen von Mammutkadavern, die noch Essensreste im Magen enthielten, hervorging. Da das Mammut bis zu 6 Tonnen schwer werden konnte, musste es eine Menge von ungefähr 180 kg Futter pro Tag aufnehmen, um seinen Körper mit genügend Energie zu versorgen. Mit Hilfe des Rüssels wurden Pflanzen ausgerissen und dem Maul zugeführt. Anschließend übernahmen die Molaren die weitere Arbeit bei der Zerkleinerung der zähen Nahrung. Die Zähne mussten bei der Nahrungsmenge, die täglich zugeführt werden musste, besonders vor Abnutzung geschützt sein. Jeder Molar setzt sich aus zahlreichen Lamellen aus hartem Schmelz zusammen, die ihrerseits durch Dentin und Zement voneinander getrennt sowie zusammengehalten werden. Diese Schmelzlamellen der oberen und unteren Molaren sind dafür verantwortlich, dass beim Aufeinandertreffen der Schmelzmolaren die Nahrung zerkleinert wird. Dabei bewegte das Tier seinen Kiefer nach vorne und wieder zurück. So verbrauchte *Mammuthus primigenius* im Laufe seines Lebens bis zu sechs Zähne pro Kieferhälfte. War ein Zahn vollständig abgenutzt, wurde er von hinten her durch einen neuen ersetzt. Zusammen mit dem Wachstum des Mammuts wurden auch die Molaren nach und nach größer und wiesen mehr Schmelzlamellen auf. Der letzte und sechste Molar ist schließlich der größte und blieb dem Tier bis zu seinem Tod erhalten. Falls der Zahn bis auf die Wurzel abgenutzt war, konnte das Tier nicht mehr kauen. Dies stellt die Todesursache von Tieren im hohen Alter dar (LISTER & BAHN 1994).

Bekanntlich sind heute lebende Elefanten sehr soziale Lebewesen und daher gibt es auch jeden Grund zur Annahme, dass Mammuts ebenso sozial gewesen sind.

Aus diesem Grund äußert man Vermutungen über das Sozialverhalten ausgestorbener Tiere wie der des Mammuts.

„*The elephant is a sociable animal. [...] the two living genera [...] appear to have similar social structures. Evolutionary processes shaped the social behavior of elephants in the same way that such processes led to the development of other characteristics shared by all late Pleistocene proboscideans [...] (HAYNES 1991, S. 56.)*”

Elefanten leben heute in Herden. Diese Gemeinschaftsordnung ist ein Matriarchat. Ein Matriarchat ist ein Familienverband, das von dem ältesten Weibchen, welches besonders erfahren ist, angeführt wird. Weibliche Jungtiere bleiben im Familienverband, während sich die männlichen Tiere im Alter von 10 Jahren entfernen. Die männlichen Tiere sind Einzelgänger und treten nur zur Fortpflanzung mit den weiblichen Tieren in Verbindung (HAYNES 1991). Um Zugang zu den Weibchen zu bekommen, sind gewaltsame Auseinandersetzungen zwischen den Männchen keine Seltenheit (HAYNES 1991). Auch Mammuts lebten wahrscheinlich in Herden zusammen. Saisonelle Klimaänderungen führten dazu, dass sich die Mammuts aufgrund der Nahrungssuche häufig auf Wanderung begaben. Im Frühling und im Sommer war das Pflanzenwachstum am Höhepunkt, während im Herbst und Winter frisches Futter Mangelware war. Daher vermutet man, dass sich die Tiere in den Süden begaben, um dort nach Fressen zu suchen, andere wiederum glauben, dass sie von ihren eigenen Fettreserven lebten und sich an einer Stelle aufhielten (LISTER & BAHN 1994).

Das Mammut ist nicht plötzlich und überall gleichzeitig ausgestorben. Das Aussterben einer Tierart ist regional unterschiedlich. Daher nimmt man an, dass *Mammuthus primigenius* in Mitteleuropa gegen Ende des Spätwürms oder Weichsel-Glazials ausgestorben ist. Auch über die Beringstraße war es dem Vorgänger des *Mammuthus primigenius* möglich, bis nach Nordamerika vorzustoßen und besiedelte dort als *Mammuthus columbi* Nordamerika (VON KOENIGSWALD 2002). KOWALSKI (1986) führt Mammutreste aus Schweden an, die mit Hilfe der Radiokohlenstoffmethode auf etwa 13.000 Jahre vor heute datiert werden. Ungefähr 12.000 Jahre vor heute war das Mammut im nördlichen Eurasien vollständig ausgestorben, während auf der Wrangel-Insel, nordöstlich von Sibirien, ¹⁴C-Daten beweisen, dass das Mammut vor 4.000 Jahre noch lebte, da hier bis heute noch eine Steppentundra dominiert (STUART et al. 2004).

Durch den geringen Meereswasserspiegel war die Insel damals Teil des Festlandes, wodurch eine Besiedelung durch Mammuts im Bereich des Möglichen war (VON KOENIGWALD 2002).

Oft wird das Aussterben von *Mammuthus primigenius* mit dem paläolithischen Menschen in Verbindung gebracht. Dieser Zusammenhang wird im nächsten Großkapitel näher erörtert.

3.1.2 *Coelodonta antiquitatis* (Wollnashorn)

Das Wollnashorn ist ein bekannter Wegbegleiter von *Mammuthus primigenius* in den Kaltzeiten des Pleistozäns. Beide, Wollhaarmammut und Wollnashorn, prägen das Bild der Mammutsteppe, auch wenn das Wollnashorn kein so großes Areal wie das Wollhaarmammut einnahm. Im Fossilvorkommen tritt *Coelodonta antiquitatis* oft gemeinsam mit *Rangifer tarandus* auf (KAHLKE 1994).

Neben dem Wollhaarmammut ist das Wollnashorn des Jungpleistozäns das am häufigsten gefundene Großsäugetier. Erstmals trat es in der Mindel-Kaltzeit beziehungsweise in der Elster-Kaltzeit in Erscheinung, die vor 475.000 Jahren begann und bis 370.000 Jahre vor heute andauerte (VON KOENIGWALD 2002).

Alle Arten von Mesaxonia (Perissodactyla), zu der neben den Nashörnern Tapire, Pferde sowie einige bereits ausgestorbene Familien gehören, besitzen vierfingrige Hände und dreizehige Füße und sind typische Bewohner des Urwaldes am Beginn ihrer Entwicklung und sehr klein. Die Zähne sind niederkronig und haben viele Höcker. Die Zahnformel entspricht der Formel heute lebender Säugetiere. Die Ahnen der Rhinocerotidae leben im älteren Eozän in Nordamerika und finden sich unter den Hyrachyidae. Die Oberkiefermolaren weisen bereits die charakteristische Zahnkronenform auf, der aus einem Außenjoch und zwei quer nach innen laufenden Jochen aufgebaut ist. Die Joche wurden durch eine Verbindung der Schmelzbrücken zwischen den ursprünglichen Zahnhöckern gebildet. Diese Form lässt auf eine pflanzliche Nahrung schließen, die das Besetzen neuer ökologischer Nischen ermöglichte. Der Nashornstamm spaltete sich in weitere neue Linien auf. Radiation im Oligozän erlaubte die Entstehung

von Riesenformen mit einer Schulterhöhe von bis zu 5 m, allerdings starben im Miozän diese Formen wieder aus, darunter *Indricotherium*, das größte bekannte Landsäugetier. Durch die Radiation des Oligozäns wurde der Grundstock für heute noch lebende Nashörner gelegt. Seit dieser Zeit schlugen die Panzernashörner einen eigenen Entwicklungsweg ein. Das indische Panzernashorn und das Javanashorn haben einen gemeinsamen Ahnen im Pliozän. Im unteren Miozän blieb ein Stamm der Doppelnashörner übrig und spaltete sich in drei Linien auf. Eine ist die auf grasfressende Steppen Osteuropas und Asiens spezialisierte Form, das *Elasmotherium*, im Pleistozän. Die Molaren wuchsen ständig und der Zahnschmelz war kompliziert gefaltet. Die zweite Linie führt zu den noch heute lebenden Nashörnern in Afrika. Die dritte Linie sind die eurasischen Halbpanzernashörner, von denen das Sumatra-Nashorn bis heute noch lebt. Diese Linie beinhaltet einige Waldformen sowie zwei Steppenformen am Ende des Pliozäns. In Asien lebte *Coelodonta nihowanensis*, aus der im älteren Pleistozän oder im Mittelpleistozän *Coelodonta antiquitatis* hervorging. Diese Art konnte sein Verbreitungsgebiet bis nach Westeuropa ausdehnen. (WALDERS 1987). Zu den Rhinocerotinae zählen die heute lebenden Nashörner. Da viele Rhinocerotinen Ähnlichkeiten mit dem Sumatra-Nashorn hatten, ordnete man sie der gleichen Gattung *Dicerorhinus* zu. Allerdings ist heute schwer zu sagen, ob sie nun wirklich auf die Gattung *Dicerorhinus* zurückzuführen sind. Somit ist die Verwandtschaft mit den heute lebenden Nashörnern nicht geklärt (GROVES 1997). Die Rhinocerotini kamen mit dem verschiedenen Nahrungsangebot und Lebensräumen sehr gut zurecht (COX et al. 1989).

Vor etwa 10 Millionen Jahren teilten sich die Rhinocerotini in zwei Linien auf: die *Rhinoceros* mit tiefgesatteltem Schädel und die Gattung *Coelodonta*. Die Gattung *Coelodonta* zeichnete sich durch einen langen Gesichts- und Kieferschädel aus. Dadurch wurden die Nasenbeine durch eine verknöcherte Nasenscheidewand gestützt. Die Unterkieferverwachsung und der Prämaxillare waren zahnlos. *Coelodonta antiquitatis* gehört zu dieser Entwicklungslinie und stellt gleichzeitig auch den letzten Vertreter dieser Gattung dar (GROVES 1997). Mutmaßungen zur Folge hat sich *Coelodonta antiquitatis* in Nordostasien entwickelt (KOWALKSI 1986). Das altpleistozäne Nashorn der Nihowan-Fauna in China wird als naher Verwandter von *Coelodonta antiquitatis* gesehen. Dieses

Nashorn lebte allerdings noch nicht unter eiszeitlichen Bedingungen, die Kälteanpassung setzte somit erst viel später ein. Mit der zunehmenden Verschlechterung des Klimas hat sich dieses Nashorn immer besser angepasst und schließlich als *Coelodonta antiquitatis* Mitteleuropa erreicht (KAHLKE 1955). Neben den Elefanten sind sie heute die größten Landsäuger. Gegenwärtig leben nur mehr 5 Arten von insgesamt 50 bekannten Gattungen. Ihr starker Rückgang wird auf die Einwirkung des Menschen sowie die Klimaveränderungen zurückgeführt (COX et al. 1989). In Afrika leben heute *Ceratotherium sinu* (Breitmaulnashorn) und *Diceros bicornis* (Spitzmaulnashorn), die beide zwei Hörner haben. *Rhinoceros unicornis* (Indisches Panzernashorn), *Rhinoceros sondaicus* (Java-Nashorn) und *Dicerorhinus sumatrensis* (Sumatra-Nashorn) leben heute in Asien. *Rhinoceros unicornis* hat nur ein Horn; das Sumatra-Nashorn zählt zu einer etwas ursprünglicheren Gattung (VON KOENIGSWALD 2002).

Im Jahre 1771 tauchte in Jakutien erstmals ein Nashornfund mit erhaltenen Weichteilen auf. Es wurde nach St. Petersburg transportiert und dort in der kaiserlichen Kunstkammer aufbewahrt. Im Laufe des 18. Jahrhunderts mehrten sich die Funde von Nashornresten. 1782 sorgte der Fund eines Nashornschädels in den Ablagerungen des Rheins bei Darmstadt in Deutschland für Aufregung. Die verknöcherte Nasenscheidewand ist dabei ein typisches Erkennungsmerkmal für dieses Nashorn, das später als *Coelodonta antiquitatis* identifiziert wurde. Im deutschsprachigen Raum gibt es viele unterschiedliche Bezeichnungen für *Coelodonta antiquitatis*: Wollnashorn, Wollhaarnashorn oder Fellnashorn (VON KOENIGSWALD 2002).

Neben *Mammuthus primigenius* ist *Coelodonta antiquitatis* der einzige Vertreter ihrer Ordnung, die an ein kaltes Klima optimal angepasst waren. Das Wollnashorn ist regelmäßig in den Glazialen vertreten, konnte allerdings in den Warmzeiten durch *Stephanorhinus kirchbergensis* (Waldnashorn) oder *Stephanorhinus hemitoechus* (Steppennashorn) ersetzt werden (VON KOENIGSWALD 2002). Ebenso wie vom Wollhaarmammut häufen sich Entdeckungen von Kadavern von *Coelodonta antiquitatis* samt Haut und Haaren in den Dauerfrostböden Sibiriens. Zwei in Erdwachs und Salz erhaltene Mumien aus Starunia in den östlichen Karpaten sind weltbekannt. Mit 3 m Länge und einer Schulterhöhe von 1,60 m

erreichten diese Tiere eine beachtliche Größe. Ähnlich wie bei *Mammuthus primigenius* geht man von einer dunkelbraunen bis dunkelgrauen Fellfarbe aus (ENGESSER et al. 1996). Der Kopf des Wollnashorns war stark nach unten gerichtet, somit befand sich die Schnauze knapp über den Boden, was eine typische Anpassung an die Lebensverhältnisse der Steppe und das sehr spezialisierte Evolutionsniveau dieses Tieres darstellt. Erkennbar ist die Haltung an dem weit nach hinten überragenden Hinterhaupt oder sie geht aus Höhlenmalereien der steinzeitlichen Menschen hervor. Auf der Nase besaß dieses Tier zwei große Hörner. Bei den Fossilien sind die Ansatzstellen für die Hörner auf der Nase rau und dadurch leicht erkennbar. Anhand der Malereien von Menschen kann man ablesen, dass das vordere Horn wesentlich länger war als das zweite (VON KOENIGSWALD 2000b). Das vordere Horn konnte bei den Männchen von *Coelodonta antiquitatis* eine beachtliche Länge von über 1 m erreichen (COX et al. 1989). Einige Hörner entdeckte man ohnedies in den Dauerfrostböden Sibiriens. Seitlich sind die Hörner abgeflacht, viele der Fronthörner zeigen auf der Vorderseite eine Abriebkante. Diese Abriebkante wurde durch die Nahrungsaufnahme verursacht, als das Horn mit dem Boden in Kontakt kam (VON KOENIGSWALD 2000b). Die Zähne der Wollnashörner waren hypsodont und waren dem Verschleiß gefeit. Die oberen Molaren besitzen eine fast eben abgeschliffene Kaufläche, die für Grasfresser typisch ist. Nach innen sind Schmelzrippen gerichtet, zwischen denen eine Verbindung entstanden ist, die eine Schmelzinsel umschließt. Die Zähne sind von einer dicken Zementschicht umgeben. Der Zement löst sich nach dem Tod des Tieres oder bei der Fossilisation durch Austrocknung (VON KOENIGSWALD 2002). Hauptnahrungsmittel waren Gräser, Wollgras, Wermut sowie Zweige der Zwergbirke und Zwergerle. Diese Nahrungsreste wurden im Magen von *Coelodonta antiquitatis* gefunden (KOWALSKI 1986). In vielen Höhlen fand man Knochen des Wollnashorns. Dies sagt aber nicht unbedingt aus, dass dieses Tier auch gejagt wurde. Raubtiere, wie Hyänen können diese Knochen in die Höhle geschleppt haben, zum anderen war es nicht ungefährlich für Jäger, auf ein Tier mit solch großen Hörnern Jagd zu machen (VON KOENIGSWALD 2002).

Das Wollnashorn fand ein weites Verbreitungsgebiet in Europa, allerdings konnte es nicht in die nördlichen Gebiete vordringen – im Gegensatz zu *Mammuthus*

primigenius, das sogar bis nach Amerika vorstieß. Im Süden gelangte es nur bis zur Trockenzone Asiens. Funde von *Coelodonta antiquitatis* in Spanien werden als Beweis gedeutet, dass das Nashorn auch im gemäßigten und trockenen Klima überlebensfähig war (KOWALKSI 1986). Nördlich des 70. Breitengrades fehlen Funde von *Coelodonta antiquitatis*, während Mammutfunde hier keine Seltenheit sind. Daraus ist zu schließen, dass *Coelodonta antiquitatis* während der Sommermonate stark durchfeuchtete Biotope mied. In Pazifiknähe fehlen Funde des Wollnashorns, ähnlich wie bei *Panthera leo spelaea*, was vermutlich auf die ozeanischen Wettereinflüsse zurückzuführen ist, da diese dem Nahrungsspektrum des Nashorns nicht entsprachen. Die Verbreitung von *Coelodonta antiquitatis* in Asien deckt sich mit denen von *Mammuthus primigenius*. In extreme Trockenzonen konnten weder *Mammuthus primigenius* noch *Coelodonta antiquitatis* vordringen (KAHLKE 1994).

Am Ende der letzten Eiszeit im Jungpleistozän starb das Wollnashorn aus. Populationen in England starben bereits 15.000 Jahre vor heute aus, während *Coelodonta antiquitatis* in Sibirien erst 12.000 Jahre vor heute ausstarb (KAHLKE 1994).

3.1.3 *Megaloceros giganteus* (Riesenhirsch)

Zu den wohl beeindruckendsten Tieren der kaltzeitlichen Steppe zählt *Megaloceros giganteus*, der Riesenhirsch. Der Riesenhirsch ist der größte unter den Cervidenarten. Viele vollständige Skelettfunde stammen aus Irland, denn hier herrschten im letzten Glazial optimale Lebensbedingungen für dieses Tier vor. Aufgrund des großen Geweihs ordnete man den Riesenhirsch anfangs den Elchen zu, obwohl sie mit diesem nicht näher verwandt sind.

Die Riesenhirschskelette entdeckte man in den Torfstichen, also in Seeablagerungen unterhalb des Torfes. Dabei handelte es sich um kleine Seebecken, die als Toteislöcher entstanden und später verlandeten. Solche Wasserbecken stellten eine große Gefahr für hineinfallende Tiere dar, denn die Wasseroberfläche täuschte einen festen Grund vor und hielt die Tiere in ihrem

steilen und lehmigen Becken gefangen. Dieser Vorgang wiederholte sich vielfach und daher häuften sich die Funde mit der Zeit an. Die Seesedimente erhielten die Knochen des Hirsches. Im Laufe der Zeit vermoorten diese Seen, die Hohlformen wurden mit Torf ausgefüllt. Knochen können im Normalfall nicht im sauren Milieu erhalten bleiben, doch im Torf bleiben die Skeletteile gut aufbewahrt. Torf wurde lange als Heizmaterial verwendet, daher legte man die Becken frei und stieß dabei auf die verborgenen Skelette. Überlieferungen zur Folge schmückten Schädel von Riesenhirschen in den Landhäuser Irlands bereits im 17. Jahrhundert die Wände (VON KOENIGSWALD 2002). Die dortigen Funde stammen aus einem relativ kurzen Zeitabschnitt, nämlich als mildes Klima am Ende der letzten Eiszeit vorherrschte (KOWALKSI 1986).

Die Herkunft und Beziehungen der Riesenhirsche sind bis heute noch nicht vollständig geklärt. Aller Wahrscheinlichkeit nach geht der Entstehungsort der Gruppe der Riesenhirsche auf die kontinentalen Steppengebiete Asiens zurück. Demnach leiten sich die Riesenhirsche von den primitiven Plicocervini ab. *Sinomegaceros tadshikistanis* steht am Beginn der Entwicklung der *Sinomegaceros*-Gruppe. Dieser kräftige Hirsch wies nur geringe Schaufelbildung auf. *Sinomegaceros* war in Asien weit verbreitet. Die asiatischen Arten von *Sinomegaceros* werden von den westlichen *Megaloceros*-Arten getrennt. Erkennbar ist dies an der zunehmenden Schaufelbildung, der Verbreiterung der Augsprosse sowie durch die Lage der Mandibel. Durch eine zunehmende Verplattung der Stangenpartie oberhalb der Mittelsprosse wird der allmähliche Übergang zu dem typischen Schaufelgeweih der Riesenhirsche vollzogen (KAHLKE 1994). Aus dem Westen Eurasiens stammte *Megaloceros savini* des Frühmittelpleistozäns, der noch keine Schaufelbildung erkennen ließ, dennoch wird er als Vorläufer der eigentlichen Megacervini gedeutet (KAHLKE 1994). Er bewohnte warmgemäßigte bis kühle Offenlandbiotope Europas, war jedoch nicht kältetolerant (KAHLKE 1994). Der Riesenhirsch *Megaloceros giganteus antedecens* wurde in Steinheim entdeckt. Sein Geweih war weniger ausladend als das seiner Vorgänger, was auf eine interglaziale Waldform hinwies. Während der Eem-Warmzeit besiedelte bereits *Megaloceros giganteus* weite Gebiete Europas (KAHLKE 1994).

Der Riesenhirsch *Megaloceros giganteus* beeindruckte mit einer Schulterhöhe von 2,1 m und einer Schulterspannweite von 3,6 m. Mit diesen Maßen zählt er zu den wohl imposantesten ausgestorbenen Tieren des Eiszeitalters. Erstmals tauchte dieser Vertreter der Hirsche vor 400.000 Jahren auf (STUART et al. 2004). Höhlenmalereien von Menschen des Riesenhirsches zeigen eine Rückenlinie aus Fett oder Haaren, welche für Hirsche unüblich ist. Das Geweih der Riesenhirsche ist noch beeindruckender als seine Größe, denn mit einer Spannweite zwischen 3 bis 4 m ist das schaufelartige Geweih um einiges größer als die der heute lebenden Hirsche. Das Gewicht des Geweihes betrug 30 kg oder mehr. Das Geweih musste somit ausbalanciert werden, damit die Halswirbelsäule nicht allzu stark belastet wurde. Somit bildeten die Endspitzen des schaufelartigen Geweihes ein fast perfektes Gleichgewicht. Wenn das Tier den Kopf senkte, dann wirkte das Geweih wie eine schmale Stange. Sobald der Kopf aber angehoben wird, wird das beeindruckende Schaufelgeweih sichtbar. Dadurch wirkt das Tier optisch größer. Man deutet einen engen Zusammenhang mit dem schaufelartigen Geweih und dem Sozialverhalten der Tiere (VON KOENIGSWALD 2000b). Der männliche *Cervus elaphus* (Rothirsch) schlägt beim Kommentkampf mit anderen Männchen mit seinem Geweih auf den Gegner ein und versucht durch Drücken, den anderen in die Flucht zu schlagen. Man nimmt eine ähnliche Funktion der Geweihe für die Riesenhirsche an. Somit wirkt das Schaufelgeweih des Riesenhirsches als optisches Signal und ersetzte den Kommentkampf. Eine besondere Struktur an den Halswirbeln sowie ein kleiner Knochenvorsprung am Rollbein des Fußgelenkes verstärkten den Schubdruck, was ein gegenseitiges Drücken und Schieben der Hirsche möglich machte (VON KOENIGSWALD 2002).

Es gibt Funde von Schädeln, in deren Geweih die Spitzen über der Schaufel nach innen gebogen sind. Diskussionen herrschen darüber, ob dies eine besondere Rasse ist. Man hat ihm daher den Namen *Megaloceros germanicus* zugeordnet, allerdings fehlen weitere Funde, die diese Annahme bestätigen (VON KOENIGSWALD 2002). Da dieses Riesengeweih ein Abwurfgeweih war und somit jedes Jahr abgeworfen und wieder neu gebildet wurde, musste das Tier eine große Menge an Mineralstoffen zu sich nehmen. Dies gibt Grund zur Annahme, dass sich *Megaloceros giganteus* vorwiegend von Kräutern ernährte, weil Gräser nur einen geringen Anteil von Mineralstoffen enthalten (ENGESSER et al. 1996).

Eventuell nahm er auch Sträucher, Zwergsträucher, junge Waldbäume oder geschälte Rinde zu sich (KAHLKE 1994). Ein Merkmal, das alle Hirsche auszeichnet, ist das Vorhandensein brachyodonter Molaren. Die oberen Molaren des Riesenhirsches sind fast quadratisch, die unteren Molaren sind länger als breit und besitzen selenodonte Schmelzfalten. Dadurch, dass die Zahnwände senkrecht stehen, ist die Kaufläche sehr breit (SIEGFRIED 1983).

Trotz seines großen Geweihs taucht der Riesenhirsch *Megaloceros giganteus* auch in Ablagerungen der Interglaziale auf (VON KOENIGSWALD 2002). Das Verbreitungsgebiet erstreckte sich über ganz Eurasien von Irland bis hin zum Baikalsee (STUART et al. 2004). Auch der Pazifische Ozean wurde von dem Riesenhirsch besiedelt, allerdings mied er trockene Steppengebiete wie Ungarn (KOWALSKI 1986).

Mit Hilfe der Radiokohlenstoffmethode (^{14}C) kann das Aussterben sowie das ungefähre Verbreitungsgebiet der Riesenhirsche ziemlich genau festgelegt werden. Während der letzten Eiszeit war *Megaloceros giganteus* in ganz Europa und Zentralasien verbreitet, auch wenn davon nur wenige Funde zeugen. Während des letzten glazialen Maximums vergrößerten sich die Eisschilder Skandinaviens und der Alpen, anderorts dominierte Steppentundra mit baumloser Vegetation. Das Rückzugsgebiet der Riesenhirsche in dieser Zeit waren Teile Südosteuropas sowie der Süden Zentralasiens. Dort herrschte vermutlich Baum- und Buschvegetation vor. Der Mittelmeerraum wurde in dieser Zeit gemieden, wie aus ^{14}C -Daten hervorging. Nach dem glazialen Maximum wurde Nordosteuropa von *Megaloceros giganteus* zurückerobert. Am Ende des Jungpleistozäns setzte eine Erwärmung ein, in deren Zuge eine Steppentundra mit Gras- und Seggenvegetation, vereinzelt auch mit Birken, entstand. Dies bewirkte eine Wiederansiedelung von Riesenhirschpopulationen (STUART et al. 2004). Allerdings liegen keine Funde für eine Wiederbesiedelung von Mitteleuropa oder der südlichen Teile Westeuropas vor. Im kühleren und späteren Interstadial breiteten sich Birken- und Föhrenwälder in Europa aus, im Nordwesten Europas war Krautvegetation vorherrschend. Das Verbreitungsgebiet des Riesenhirsches wies somit einen Nord-Süd-Vegetationsgradienten auf. In der Zeit des letzten Glazials besetzte der prähistorische Mensch Zentral- und Nordwesteuropa, wenn auch nur in geringer Populationsanzahl. Dies steht aber nicht im Zusammenhang

mit dem Verbreitungsgebiet des Riesenhirsches, da die Ausbreitung des Menschen vor der Rückkehr der Riesenhirsche nach Nordwesteuropa stattfand. Als sich um 10.700 Jahren vor heute herum die Steppentundra erneut ausbreitete, bedeutete dies einen dramatischen Kollaps der *Megaloceros*-Population im nordwestlichen Europa. Während *Mammuthus primigenius* sowie *Coelodonta antiquitatis* am Beginn des Holozäns ausstarben, konnte *Megaloceros giganteus* bis in das Holozän überdauern. Vor allem die Region an der Grenze zwischen Europa und Asien, im Ural, sowie Westsibirien wurde von dem Riesenhirsch besiedelt. Man geht davon aus, dass das Vorhandensein einer Gras- und Buschvegetation und eine offene Waldvegetation mit Lärchen, Fichten, Föhren und Birken von den Riesenhirschen mehr bevorzugt wurde und daher das Überleben einiger Populationen im Holozän unterstützte (STUART et al. 2004).

Der prähistorische Mensch machte Jagd auf den Riesenhirsch, allerdings wurde *Rangifer tarandus* viel häufiger von ihnen gejagt als *Megaloceros giganteus*. Man vermutet daher, dass der Mensch nicht Schuld am Aussterben des Riesenhirsches hat (ENGESSER et al. 1996). Weiters war *Megaloceros giganteus* im Uralgebirge vor der Jagd durch den Menschen sicher. Als sich die Vegetation erneut zu verändern begann und *Megaloceros giganteus* wieder gezwungen war, die Ebene aufzusuchen, liegt es im Bereich des Möglichen, dass eine Jagd des Menschen auf den Riesenhirsch den Bestand der ohnehin schon kleinen Populationen drastisch verminderte. Anders als *Mammuthus primigenius*, der in ganz Eurasien bereits am Ende des letzten Glazials ausstarb, lebte *Megaloceros giganteus* noch bis ins Holozän hinein und starb vor ungefähr 7.000 Jahren vor heute in Westsibirien endgültig aus (STUART et al. 2004).

Das riesige Geweih von *Megaloceros giganteus* ließ immer wieder verschiedenste Theorien zur Entwicklung aufkommen. So versuchte man den Mechanismus für das Entstehen dieses sowohl imposanten als auch merkwürdigen Gebildes zu erklären. Laut einer Theorie sollte das große Geweih zum Aussterben dieser Art geführt haben. Bekanntlich entsteht im Zuge der Evolution nichts, was sich später für das Tier als Nachteil erweisen könnte (KOWALSKI 1986). Betrachtet man das Geweih im Zusammenhang mit der sexuellen Selektion, so ist verständlich, dass ein größeres Geweih mehr Fortpflanzungserfolg bringt und somit die Anzahl der Konkurrenten verringert (VON KOENIGSWALD 2002).

3.1.4 *Panthera leo spelaea* (Europäischer Höhlenlöwe)

Panthera leo spelaea (Europäischer Höhlenlöwe) war eine Großkatze, welche die Landschaften des Jungpleistozäns durchstreifte. Dieses Raubtier lebte in Europa während der Kalt- und der Warmzeiten. Nachweisbar ist diese Tier seit dem Altpleistozän in Mitteleuropa. Im Mittelpleistozän teilt er sich sein Verbreitungsgebiet mit *Homotherium* (Säbelzahnkatze). Während sich der Artbestand der Säbelzahnkatzen im Laufe des Pleistozäns aufgrund des mehrfachen Klimawechsels drastisch vermindert, passt sich der Höhlenlöwe den gegebenen Klimabedingungen gut an und ist bis in Deutschland sogar im Weichsel-Glazial noch nachzuweisen. Das Vorkommen von *Panthera leo spelaea* wird durch Malereien an Höhlenwänden von frühen Menschen im Spätglazial bestätigt (VON KOENIGSWALD 2002).

Zu den ersten „echten“ Katzen gehören zwei Gattungen. Die ältere Gattung ist *Proailurus lemanensis* und wurde vor 30 Millionen Jahren in Frankreich gefunden. *Proailurus lemanensis* war eine kleine Raubkatze mit einer Schulterhöhe von 38 cm. Der Schädel dieser Katze war den modernen Katzen bereits sehr ähnlich, allerdings wies *Proailurus lemanensis* mehr Zähne auf (TURNER 1997). Moderne Katzen neigen zu einer Reduzierung der Zähne im Laufe ihrer Entwicklung und deuten gleichzeitig auf eine Spezialisierung dieser hin. Vor 20 Millionen Jahren durchstreifte die Gattung *Pseudaelurus* als Nachfahre von *Proailurus lemanensis* weite Gebiete Europas, Asiens, Afrikas und Nordamerikas. Zu der Gattung *Pseudaelurus* zählt man heute die Untergattungen *Schizailurus*, ein Vorfahre der heute lebenden Katzen, sowie *Pseudaelurus*, auf welche die ausgestorbenen Säbelzahnkatzen zurückgehen. *Schizailurus* stimmt bereits in vielen Merkmalen mit modernen Katzen überein. Aus der Unterfamilie der Säbelzahnkatzen entwickelten sich drei Tribi (TURNER 1997). Die Gattung *Smilodon* und *Megantereon* gelten als bekannteste Vertreter unter den Säbelzahnkatzen. *Paramachairodus*, eine Katze, welche die ungefähre Größe eines kleinen weiblichen Leoparden einnimmt, wird als Vorfahre anderer und größerer Gattungen der Säbelzahnkatzen gedeutet. Der Tribi der Homotheriini umfasst Gattungen wie *Machairodus* und *Homotherium*, während Gattungen wie *Dinofelis* sowie *Metailurus* zu der dritten Tribi, den Metailurini, zählen. Der

weitere Stammbaum der Katzen ist bis heute noch umstritten, doch mittlerweile ist man sich im Klaren, dass die Säbelzahnkatzen keine Vorfahren heute lebender Katzen sind. Beide Unterfamilien entwickelten sich parallel von früheren Vorfahren. In Bezug auf die Zähne der Säbelzahnkatzen ist eine hohe Spezialisierung dieser erkennbar. Einige Arten der Säbelzahnkatzen waren nahezu auf allen Kontinenten der Erde über einige Millionen von Jahren vertreten (TURNER 1997).

Zu der Unterfamilie der Großkatzen gehört die Gattung *Panthera*, zu der man heute den Löwen, den Leoparden, den Tiger und den Jaguar sowie die Fossilien *Panthera gombaszoegensis* und *Panthera schaubi* zählt. Die Anwesenheit eines elastischen Ligaments im Zungenbein der Kehle beweist die Zugehörigkeit zur Gattung *Panthera*, auch wenn dies fossil kaum nachzuweisen ist. Dieses Ligament enthält schmale Knochen, welche für die charakteristischen Laute dieser Tiere verantwortlich sind und somit gleichzeitig auch eine Unterscheidung zu anderen Arten möglich macht. Eine weitere Auffälligkeit ist der vorletzte asymmetrische Fingerknochen der Pfoten, die Krallen. Eine seitliche Aussparung ermöglicht es diesen Tieren, den Fingerknochen mit der Krallen weit nach oben bis ins Fell zurückzuziehen. Mit den kräftigen und rundlichen Eckzähnen töten Löwen und Tiger ihre Beute. Noch heute entfachen oft Diskussionen über die Zugehörigkeit des Höhlenlöwen zu den Tigern oder Löwen, da der Schädel Merkmale aufweist, die sowohl für den Löwen als auch für den Tiger sprechen (VON KOENIGSWALD 2002). NAGEL (1997) betrachtet den Höhlenlöwen als eigenständige Art, auch wenn er sonst als abgegrenzte Unterart des Löwen gesehen wird (VON KOENIGSWALD 2002). Die Löwen stammen ursprünglich aus Afrika, denn dort fand man die geologisch ältesten Löwen im Turkkansee in Kenia und in Tansania. Erst vor 700.000 Jahren tauchte der Löwe erstmals auch in Europa auf (PROBST 2009). Der älteste und gleichzeitig auch größte europäische Löwe ist der Mosbacher Löwe der Unterart *Panthera leo fossilis* aus den Mosbach-Sanden von Wiesbaden in Hessen (PROBST 2009). Anhand der gefundenen Skelettreste schließt man auf eine Größe von etwa 3,60 m. Die Mosbacher Löwen waren somit um einen halben Meter größer als heute lebende Löwen (PROBST 2009). Für den paläolithischen Menschen waren Begegnungen mit dem Mosbacher Löwen nicht ungefährlich, denn zu Lebzeiten von *Panthera*

leo fossilis verfügte der damalige Mensch noch über keine wirkungsvollen Waffen. Erst ab 400.000 bis 300.000 Jahren vor heute wurde der Löwe zur Jagdbeute des Frühmenschen. 300.000 Jahre vor heute geht aus dem Mosbacher Löwen die Unterart *Panthera leo spelaea* hervor, der als eigentlicher Höhlenlöwe im deutschsprachigen Raum bekannt ist (PROBST 2009). Größenangaben des Europäischen Höhlenlöwen variieren manchmal stark, dennoch kann man mit Sicherheit von einer Mindestkopfrumpflänge von etwa 1,45 bis 2,20 m, einem ungefähr 1 m langen Schwanz sowie einer Schulterhöhe von 0,90 bis 1,50 m ausgehen. Männliche Höhlenlöwen erreichten ein Gewicht von bis zu 300 kg (PROBST 2009). Der Amerikanische Höhlenlöwe *Panthera leo atrox*, lebte im Eiszeitalter vor ungefähr 100.000 bis 10.000 Jahren vor heute in Nord- und Südamerika und war mit einer Größe von 3,70 m wesentlich größer als der Mosbacher Löwe. Durch eine Senkung des Meeresspiegels während einer Vereisungsphase gelang es diesen Höhlenlöwen über die Landbrücke Beringia nach Nordamerika einzuwandern, wo er sich einer raschen Verbreitung über den gesamten Halbkontinent erfreute (PROBST 2009).

Die eiszeitlichen Löwen des Nordens bilden heute einen eigenen Rassekreis, dem man die Löwen aus Afrika und Südasien gegenüberstellt. *Panthera leo fossilis* (Mosbacher Löwe), *Panthera leo spelaea* (Europäischer Höhlenlöwe), *Panthera leo vereshchagini* (Beringia-Höhlenlöwe oder Ostsibirischer Höhlenlöwe) sowie *Panthera leo atrox* (Amerikanischer Höhlenlöwe) gehören der „spelaea“-Gruppe an. Diese beiden Gruppen schlugen vor 600.000 Jahren bereits unterschiedliche Entwicklungslinien ein (PROBST 2009). Auch den Namen „Höhlenlöwe“ verdankt *Panthera leo spelaea* dem Umstand, dass man die Knochen häufig in Höhlen entdeckte. Sie bevorzugten allerdings eine Busch- und Waldtundra sowie Steppen und waren in Gebieten ohne Höhlen genauso vertreten wie in Gebieten mit Höhlen. Vermutungen zur Folge suchten die Höhlenlöwen Höhlen nur selten als Versteckmöglichkeit auf. Geschwächte, kranke oder auch alte Tiere hielten sich zumeist in solchen Unterschlüpfen auf, um hier einen ruhigen Platz zum Sterben zu finden, während vor allem Löwinnen im Schutz der Höhle ihre Jungen zur Welt brachten und sie dort in der ersten Zeit aufzogen. In alpinen Höhlen Italiens, Österreichs und der Schweiz stieß man auf Überreste von Höhlenlöwen. Teilweise waren Höhlenlöwen Opfer von Höhlenhyänen. Knochen- und

Fleischreste von Höhlenlöwen schleppten die Höhlenhyänen in Höhlen, wo die Knochen von den Hyänen zerbissen wurden, um an das energiereiche Knochenmark zu gelangen. Die Beutetiere der Höhlenlöwen selbst waren Wildpferde (Przewalski-Pferde), Steppenbisons, Saiga-Antilopen, Rot- und Riesenhirsche, Rentiere, Rehe sowie kleinere Säugetiere und Jungtiere von Mammuten und Wollnashörnern (PROBST 2009). Ähnlich wie bei heutigen Löwen geht man davon aus, dass der eiszeitliche Höhlenlöwe ein Rudeltier war. Anders als Höhlenhyänen fressen diese allerdings nur das Fleisch, da eine Verwertung von Knochen durch das Fehlen geeigneter Zähne hierfür fehlt (PROBST 2009). Man fand ein fossiles pathologisch verändertes Schienbein von *Panthera leo spelaea* aus dem Jungpleistozän, welches Aufschluss über das soziale Verhalten der Tiere gibt. Nach genaueren Untersuchungen geht man von einer schweren Entzündung des Knochenmarkes aus, die das Raubtier zwar überlebte, allerdings machte diese Krankheit das Tier für einige Zeit unfähig, selbst zu jagen. Da der Höhlenlöwe aber nicht an dieser Krankheit verendet ist, haben die Mitglieder der Sippe den kranken Löwen geduldet und ihm somit auch einen Teil ihrer Beute überlassen (VON KOENIGSWALD 2002).

Die Verbreitung von *Panthera leo spelaea* erstreckt sich über ganz Europa und Nordasien, das Raubtier trat sogar im Ural in Russland sowie in Südschweden auf. Im Jungpleistozän war diese Raubkatze zahlreich vertreten, was die unzähligen Funde beweisen (PROBST 2009). Gegen Ende der Würm-Eiszeit beziehungsweise gegen Ende der Weichsel-Eiszeit vor ungefähr 10.000 Jahren vor heute starb *Panthera leo spelaea* aus. Einige Arten überlebten aber auf der Balkanhalbinsel noch bis ins Holozän. Ob es sich bei diesen Großkatzen jedoch um Unterarten des Höhlenlöwen handelt, ist noch ungeklärt. Das Aussterben dieser Tiere wird mit dem Verschwinden ihrer Beutetiere in Verbindung gebracht. Eine Bewaldung führte zum Abwandern vieler Steppenhuftiere, wodurch dem Löwen die Nahrungsgrundlage entzogen wurde. Eine andere Theorie geht davon aus, dass der Höhlenlöwe die letzte Kaltphase nicht überlebt hat, denn Funde von Höhlenlöwen aus den Kaltzeiten sind wesentlich seltener als in Warmzeiten (PROBST 2009).

Wenn man das Verbreitungsgebiet rezent lebender Löwen betrachtet, fällt sofort die Bevorzugung warmzeitlicher Habitats auf. Wie schon zuvor erwähnt wurde,

ist *Panthera leo spelaea* sowohl in den interglazialen als auch in den glazialen –, wenn auch deutlicher seltener –, Faunen vertreten. Die Tatsache, dass Rentier und Höhlenlöwe gleichzeitig ein Habitat bewohnten, ist durch Trittsiegel auf der Fährtenplatte von Bottrop erwiesen. Auf dieser Platte befinden sich Fußabdrücke von Rentier und Höhlenlöwe, die innerhalb kurzer Zeit in den feuchten Lehm eines Hochwassers an der Emscher getreten worden sind. Des Weiteren sind Raubtiere nicht von klimatischen Bedingungen abhängig. Sie sind nur an das Vorkommen von Beutetieren in einer geeigneten Größe gebunden. Rezente Löwen lauern ihrer Beute auf, und springen sie nach einer kurzen Verfolgungsjagd an. Das Beutetier wird durch gezielte Bisse in die Kehle oder den Nacken getötet. Man nimmt an, dass die eiszeitlichen Raubtiere genauso wie die rezenten Arten gejagt haben (VON KOENIGSWALD 2002).

3.2 Kleinsäugetiere Europas der letzten 15.000 Jahre

Die Kleinsäugetiere werden im Jungpleistozän reich vertreten. Ihre Überreste, vor allem Zähne, werden häufig in den Gewöllen von Eulen gefunden. Besonders die Rodentia (Nagetiere) und die Insectivoren (Insektenfresser) erfreuen sich einer Artenvielfalt (HANTKE 1978). Als Klimaindikator gelten Kleinsäugetiere wie die Nagetiere, darunter die Arvicolidae (Wühlmäuse), die sich einer hohen Populationsdichte und weiter Verbreitung erfreuen (HANTKE 1978).

Die Wühlmäuse entwickelten sich im Laufe des Pleistozäns sehr rasch und gelten daher als Leitfossilien, weil sie sich durch eine sehr rasche Evolution auszeichnen und mit zunehmender Entwicklungshöhe das geologische Alter angeben. Aus diesen Gründen verwendet man sie für eine Fein-Biostratigraphie. Sie tragen somit zur Rekonstruktion des Landschaftscharakters und des Paläoklimas bei, da sie an bestimmte Lebensräume und Klimabedingungen sehr gut angepasst sind. Der ständige Wechsel des Klimas verursachte ein Abwandern der Nagetiere in andere Gebiete. Die Cricetidae (Hamster) sowie Mus (Mäuse) erlebten im Pleistozän ihre Blütezeit, in der sich auch viele artenreiche Gattungen entwickelten (HANTKE 1978).

Man findet Gewölle sowohl in den Interglazialen als auch in den Glazialen. In Ablagerungen der Warmzeit entdeckt man Langschwanzmäuse, während die kaltzeitlichen Ablagerungen Arvicoliden enthalten. Im Spätwürm waren *Dicrostonyx torquatus* (Echter Halsbandlemming) und *Lemmus lemmus* (Berglemming) regelmäßig vertreten, aufgrund von Funden schließt man auf ein Glazial, das nicht nur kalt, sondern auch zudem sehr trocken war. Im Gegensatz dazu fehlt in den kaltzeitlichen Gewölle *Clethrionomys glareolus* (Rötelmaus) vollständig, in den warmzeitlichen Ablagerungen ist sie allerdings kennzeichnend. Während des Jungpleistozäns veränderten sich die Arvicoliden fast nicht, da dieser Zeitabschnitt in geologischen Maßstäben relativ kurz war (VON KOENIGSWALD 2002). Die Nagetiere sind somit für die Paläontologie von besonderer Bedeutung, weil sie Klimaanzeiger sind.

Fossile *Marmota* (Murmeltiere) sind in Europa typisches Element der glazialen Faunen. Neben Murmeltieren erfährt auch *Spermophilus* (Ziesel) mannigfache Verbreitung. Unter den Springmäusen breiten sich nur *Allactaga* (Pferdespringer) sowie *Sicista* (Streifenmaus) in Europa aus. *Allactaga* ist an sehr spezielle klimatische Verhältnisse gebunden und erreicht aus diesem Grund nur für kurze Phasen des jüngeren Eiszeitalters Mittel- und Westeuropa (KAHLKE 1981). Der Pferdespringer lebte in den trockenen Steppen mit wenig Vegetation. Im Jungpleistozän erreichte der so genannte große Pferdespringer eine Kopf-Rumpf-Länge von 17 cm und eine Schwanzlänge von 21 cm. Besonders auffällig bei diesem Tier sind seine Hinterbeine, da diese etwa viermal länger als die Vorderextremitäten sind. Diese Proportionen lässt sofort folgende Fortbewegungsart vermuten: mit Hilfe der Hinterbeine bewegte er sich springend fort, dabei diente ihm der Schwanz mit einer Quaste am Ende als Steuer. Die drei stark verlängerten Mittelfußknochen sind miteinander verschmolzen, wodurch das Hüpfen erleichtert wird. *Allactaga* ist in Mitteleuropa seit dem Spätwürm beziehungsweise seit dem Weichsel-Glazial nachgewiesen. Dieses Nagetier wanderte gemeinsam mit anderen Steppenelementen aus Südrussland ein. Der Pferdespringer tritt häufig gemeinsam mit *Saiga tatarica* (Saiga-Antilope) als typischer südrussischer Steppenbewohner auf (VON KOENIGSWALD 2002). Unter den Castoridae (Biber) ist nur *Trogontherium* vertreten, welcher aber bereits im Mittelpleistozän ausstirbt. Eine andere Gattung namens *Castor*, ein

Verwandter der rezenten Biber, ist in ganz Europa während des gesamten Quartärs vertreten. Besonders häufig tritt er in den Interglazialen auf, da er wasserreiche sowie bewaldete Areale bevorzugt. Die Gattung *Apodemus* (Waldmaus) fehlt im Fossilbestand der Steppenphasen, ist jedoch aber in den Faunen des Holozäns weit verbreitet. *Pitymys* (Kleinwühlmaus), *Microtus* (Wühlmaus) sowie *Arvicola* (Schermaus) sind sehr artenreiche Gattungen und zählen zu leitenden Formen der Kleinsäugetierfaunen des Quartärs, vor allem *Microtus* ist ein Kälteanzeiger (KAHLKE 1981).

3.2.1 Sciuridae (Hörnchen)

Die Sciuridae (Hörnchen) bilden eine Familie innerhalb der Rodentia. Diese Familie hat heute unterschiedlichste Habitate eingenommen. Es gibt Arten, die im Boden leben und dort Bauten anlegen, wie *Marmota* oder *Spermophilus* (VON KOENIGSWALD 2002).

Murmeltiere leben bevorzugt in alpinen Regionen, man trifft *Marmota marmota* (Alpenmurmeltier) häufig in den Alpen und in der nordöstlich gelegenen Hohen und Niederen Tatra an. Früher war ihr Verbreitungsgebiet jedoch viel größer, damals umfasste das Verbreitungsgebiet Mitteleuropa zwischen dem skandinavischen Eispanzer bis zu den eisfreien Gebieten des Alpenraumes (KALTHOFF 1999). Das Alpenmurmeltier erweiterte im Pleistozän sein Verbreitungsgebiet bis in den Osten und kam somit ziemlich nahe an das Verbreitungsgebiet von *Marmota bobak* (Steppenmurmeltier) heran. Als sich die Gletscher zurückzogen, verlor das Alpenmurmeltier seinen bevorzugten Lebensraum. Am Ende der Eiszeit isolierten sich Teilpopulationen von *Marmota marmota* in Rückzugsgebiete (ARNOLD 1999). Die Schwesternart *Marmota bobak* beschränkt sich auf Weißrussland (VON KOENIGSWALD 2002). Wie der deutsche Name des Steppenmurmeltiers schon vermuten lässt, bewohnt das Tier Steppen sowie Hochsteppen und kommt in Gegenden bis Novosibirsk vor. Seit dem 19. Jahrhundert sind Funde von Murmeltieren bekannt, dennoch besteht bis heute Unklarheit darüber, ob die Reste einer der beiden Arten *Marmota marmota* oder *Marmota bobak* sind oder ob es sich dabei um eine beziehungsweise mehrere

ausgestorbene Arten von Murmeltieren handelt. Diese Annahmen beruhen auf den wenigen Fundstücken, die von *Marmota* ausgegraben wurden und konnte bis heute nicht eindeutig geklärt werden. Der Darmstädter Zoologe KAUP (1839) behauptet, basierend auf Knochen- und Schädelfunden, dass *Marmota primigenia* eine eigene, pleistozäne Murmeltierart ist. *Marmota primigenia* weist dem zur Folge morphologische Unterschiede zum heute lebenden Alpenmurmeltier auf. NEHRING (1876), SCHWARZE (1879) oder SCHÄFF (1887) beispielsweise ordnen die Überreste des eiszeitlichen Murmeltieres einer der beiden rezenten Spezien zu, während STUDER (1888) oder HAGMANN (1909) der Meinung sind, dass es sich dabei um einen Kollektivtypus handelt. Somit wäre *Marmota primigenia* aufgrund einiger übereinstimmender Merkmale mit beiden rezenten Arten eine gemeinsame Ursprungsform (KALTHOFF 1999).

Basierend auf den Untersuchungen des *Marmota*-Materials von KALTHOFF (1999) gab es im Jungpleistozän in Deutschland tatsächlich zwei Murmeltierarten. *Marmota primigenia* dominiert dabei unter den Funden und ist zweifellos mit *Marmota marmota* verwandt, jedoch nicht mit *Marmota marmota* ident. In vielen morphologischen Kennzeichen ist *Marmota primigenia* dem Alpenmurmeltier sehr ähnlich, es ergeben sich apomorphe Merkmale zwischen den beiden Arten. Die jungpleistozänen Murmeltiere sind stratigraphisch betrachtet älter und haben ursprünglichere Merkmale als die rezenten Alpenmurmeltiere. Außerdem sind die eiszeitlichen Murmeltiere etwas größer als *Marmota marmota*. Ebenfalls im Pleistozän vertreten, ist *Marmota bobak*, das man morphologisch nicht vom rezenten *Marmota bobak* unterscheidet. Somit ist bewiesen, dass im Eiszeitalter zwei verschiedene Murmeltier-Typen vorkamen: die Spezies *Marmota primigenia*, die dem Alpenmurmeltier sehr ähnlich ist, sowie die Spezies *Marmota bobak*, die identisch mit dem heute lebenden *Marmota bobak* ist (KALTHOFF 1999). Die genaue Verwandtschaft von *Marmota primigenia* und *Marmota marmota* ist noch unbekannt. *Marmota primigenia* zeigt eine Reduktion der knöchernen Foramenbrücke am Humerus, was bei *Marmota marmota* allerdings nicht erkennbar ist. Damit hat sich *Marmota marmota* nicht aus *Marmota primigenia* entwickelt (KALTHOFF 1999).

Das Auftauchen der Murmeltiere im nördlichen Mitteleuropa wird durch das Einwandern aus dem asiatischen Raum nach Mitteleuropa vor 4,5 Millionen bis

vor 1,8 Millionen Jahren begründet. Im Jungpleistozän traten die Murmeltiere im Alpenraum sehr häufig auf, was vermutlich auf die Anpassung an das kühle Klima zurückzuführen ist, und drangen sogar bis an den Mittelrhein und die Niederlande vor. Dort machten sie eine geringe, eigenständige, morphologische Entwicklung durch und starben an der Jungpleistozän- beziehungsweise Holozän-Grenze wieder aus. *Marmota bobak* drang ebenfalls aus dem Osten sehr weit in den Westen bis Tschechien und Deutschland vor. Wahrscheinlich lebte *Marmota* auch im Mittelpleistozän im Norden, starb aber lokal in den Interglazialen wieder aus (KALTHOFF 1999).

Spermophilus ist erheblich kleiner als *Marmota* und lebt in Steppengebieten, was ein Vorkommen während der Eiszeiten in der Mammutsteppenzeit bestätigt. Auch sie treten häufig in den Gewöllen von Eulen auf, da das Ziesel Beutetier der Eulen war. So wie auch *Marmota* gräbt *Spermophilus* unterirdische Bauten und hat deswegen auch eine größere Chance, fossil zu werden (VON KOENIGSWALD 2002).

3.2.2 Arvicolidae (Wühlmäuse)

In der älteren Literatur führt man die Arvicolidae (Wühlmäuse) teilweise noch als Unterfamilie der Cricetidae (Wühler) an. In den letzten Jahren schreibt man ihnen jedoch einen eigenen Familienrang zu. Die Arvicolidae haben Maus- bis Kaninchengröße. Anpassungen liegen vor allem in Bezug auf das Wühlen und an die Grasnahrung vor. Der Schwanz dieser Nagetiere ist verhältnismäßig sehr kurz. Die Molaren dieser Tiere sind hypsodont mit Kauflächen, deren Schmelzfalten oft dreieckige Dentinflächen implizieren. Die Zähne sind wurzellos. Hauptnahrung sind energiearme Pflanzen. Eine typische Anpassung an die arktische Umgebung ist das Graben von Bauten, allerdings machen sie keinen Winterschlaf. Ihre Verbreitung erstreckt sich über die gesamte Holarktis, von den Subtropen bis zum Eismeer. In den südlichen Gebieten kommen sie selten bis gar nicht vor, weil sie Ansprüche an einen feuchten Lebensraum stellen (NIETHAMMER & KRAPP 1982).

Die Arvicolidae sind eine verhältnismäßig junge Gruppe innerhalb der Nagetiere, dennoch erlangten sie innerhalb kürzester Zeit eine dominierende Stellung unter den kleineren Nagetieren, weil sie im holarktischen Raum weit verbreitet waren. Durch die Beringstraße wurde ihnen das Einwandern in Amerika ermöglicht, wo sie eine ähnliche Entwicklung wie in Eurasien durchmachten. Die Ausbreitung in Nordamerika ist aber nicht nur durch die Beringstraße ersichtlich, auch heute zeugt das Verbreitungsgebiet rezenter Arten davon. Richtung Süden nimmt die Artenzahl der Wühlmäuse ab, in den Wüstenregionen fehlen diese Tiere ganz, während die höchste Diversität mit einer Artenzahl von neun in Regionen rund um die nördliche Taiga erreicht wird. Was die Arvicolidae so erfolgreich macht, ist die Fähigkeit, ihre Schmelzstruktur zu differenzieren. In den einzelnen Stämmen geht die Herausbildung der Schmelzmuster von Statten. Bereits im Pliozän nahm die Ausbildung der charakteristischen Molarenform ihren Anfang. Arten mit einem höher evoluierten Schmelzmuster hatten Vorteile gegenüber anderen Arten, die dieses Schmelzmuster noch nicht aufwiesen. Im Altpleistozän entwickelte sich das Kauflächenprofil weiter, ausgehend von *Allophaiomys* aus der Gruppe der *Microti* (Feldmäuse), und erfreute sich einer hohen Artenzahl. *Dicrostonyx* (Halsbandlemming) reduzierte zudem das Schmelzband im Laufe der Evolution und schlug somit einen völlig anderen Entwicklungsweg als *Microtus* ein, der aber ebenso erfolgreich war. Diese Schmelzmuster beweisen, dass Arten mit differenziertem Schmelzmuster selektiert werden, aber es zeigt auch, dass ihnen das veränderte Schmelzmuster eine Besiedelung der arktischen Lebensräume ermöglichte. Dabei stellten sie die anderen Nagetiere in den Schatten, denn keiner anderen Nagetier-Gruppe gelang es sich so gut an diese Umgebung anzupassen und harte Grasnahrung so erfolgreich zu verarbeiten (VON KOENIGSWALD 1980).

Lemminge bilden eine phylogenetische Gruppe innerhalb der Arvicoliden. Man zählt sie zu der Gattung *Microtus*. Sie zeigen eine geringe Körpergröße, haben einen sehr kurzen Schwanz und das Fell ist – im Vergleich mit anderen Arten von *Microtus* – bunt gefärbt (STENSETH & IMS 1993). Der Tribus Lemmini innerhalb der Familie der Arvicoliden ist erstmals vor 4,5 bis 5 Millionen Jahren vor heute fossil belegt. *Dicronstonyx* und *Lemmus* tauchten fossil erstmals sowohl in Europa als auch in Nordamerika im Alt- und Mittelpleistozän auf. Funde von

Myopus (Waldlemming) beschränken sich auf Eurasien, in Nordamerika fehlte *Myopus* vollständig (STENSETH & IMS 1993). Beide, *Lemmus* und *Myopus*, hatten bereits im Oberpliozän wurzellose Molaren. Die frühesten Lemminge in Europa weisen das gleiche Schmelzmuster wie rezente Arten von *Lemmus* und *Myopus* auf (VON KOENIGSWALD 1982). Der Tribus Lemmini stellt eine polyphyletische Gruppe dar, das einzige Charakteristikum, welches *Dicrostonyx* mit den anderen Gattungen *Myopus*, *Lemmus* (echter Lemming), *Mictomys* oder *Synaptomys* (Moorlemming) vereint, ist die Position des unteren Incisivus. Aufgrund paläontologischer Untersuchungen betrachtet man *Dicrostonyx* aber von den anderen Lemming-Gattungen getrennt. *Lemmus* entwickelte sich in den europäischen Polarregionen vor 3 bis 4 Millionen Jahren vor heute, *Myopus* in der Taiga Ostasiens. *Synaptomys* fand seinen Ursprung in Sibirien, wurde aber vermutlich später von *Myopus schisticolor* (Waldlemming) verdrängt (STENSETH & IMS 1993). Eine Unterscheidung zwischen *Lemmus* und *Myopus* fällt oft schwer, wenn nur die Zähne vorliegen. Fossile Zähne dieser Lemminge können nämlich nur aufgrund ihrer Größe bestimmt werden. Aus diesem Grund plädieren JARRELL und FREGDA (1993) auf eine Einteilung von *Myopus* in eine eigene Gattung, denn abgesehen von dem Habitat und dem Verhalten unterscheidet sich *Myopus* von den anderen *Lemmus*-Arten noch in Bezug auf Körpergröße, Fellfarbe sowie in Fuß-, Schädel- und Augeneigenschaften (JARRELL & FREGDA 1993).

Lemmus lemmus kommt heute in Skandinavien, Nordfinnland sowie auf der Halbinsel Kola vor. Das Verbreitungsgebiet ist allerdings nur schwer einzugrenzen, da es in den so genannten Lemmingjahren zu einer maximalen Ausbreitung dieser Tiere kommen kann. Diese Wühlmaus ist schwarz, gelb und rotbraun am Rücken. Die Sohlen sind weiß und dicht behaart. Bei dieser Art sind die Krallen der Vorderfüße im Sommer viel länger als bei *Dicrostonyx torquatus*. Die Molaren sind wurzellos und wachsen zeitlebens, die ursprünglichen Dentindreiecke bleiben erhalten. Der erste untere Molar hat nur fünf Dentinfelder. Bei genauer Betrachtung fallen die Schmelzbänder an den Außenkanten der Molaren auf, die meist unterbrochen sind (NIETHAMMER & KRAPP 1982). Für die genauere Systematik zieht man den dritten Molar des Oberkiefers mit vier Dentinfeldern heran (NAGEL 1997). *Lemmus lemmus* gehört zum Tribus der

Lemmini und ist somit ein Vertreter der Gattung der Echten Lemminge. Die Schmelzstruktur des Berglemmings weicht von den den anderen Lemminge ab. Erstmals fossil belegt werden die Lemmini durch *Synaptomys* (*Praesynaptomys*) im Oberpliozän Polens und Ungarns. *Lemmus* war bereits im Oberpliozän in Mitteleuropa weit verbreitet, war aber noch nicht an die Kälte angepasst. Erst im Riß- und Würmglazial gehörte *Lemmus lemmus* als charakteristischer Vertreter der kaltzeitlichen Fauna Mittel- und Westeuropas an. Im Sommer in Finnisch-Lappland kommt der Lemming in offenen Moorflächen der Tundra und der alpinen Region vor, im Winter in den Gebirgen mit Schnee. Manchmal trifft man ihn auch in Moorregionen, in der Birkenregion oder in moosreichen Wäldern an. Für die Überwinterung bevorzugen sie steinige oder auch felsige Schneeböden mit Laub- und Lebermoosen. Grasheiden mit Moosen, Binsen und Seggen sind typische Überwinterungsplätze. Die Schneedecke sorgt dafür, dass die Futterpflanzen des Lemmings erhalten bleiben, während im Sommer diese Gebiete zumeist zu trocken sind, wodurch der Lemming gezwungen ist, feuchtere Stellen zu erobern. An feuchteren Standorten können sie wiederum im Winter nicht überleben, da dort das Oberflächenwasser gefrieren würde und ihre Nahrungsgrundlage damit eingefroren wäre (NIETHAMMER & KRAPP 1982).

Unter den Arvicoliden ist *Dicrostonyx*, verglichen mit anderen Lemming-Arten, am besten spezialisiert. Allein die fossilen Funde von *Dicrostonyx* zeigen einen enormen Anstieg in Bezug auf die Komplexität der Molaren während ihrer Entwicklungsgeschichte im Pleistozän (JARRELL & FREGDA 1993). *Dicrostonyx* ist in Österreich seit dem Jungpleistozän bekannt. Im jüngeren Würm (30.000 bis 13.000 Jahre vor heute) war diese Gattung reich vertreten (DÖPPES & RABEDER 1997). Den Unterkiefer-Molaren, besonders dem ersten unteren Molaren, von *Dicrostonyx* kommt eine besondere Bedeutung hinzu, da die Evolution der Molaren im Oberkiefer dieses Lemmings im Jungpleistozän sehr rasch vor sich ging. Mit Hilfe der ¹⁴C-Daten ist eine sichere Einstufung des Fundmaterials auch möglich. In Niederösterreich des Jungpleistozäns waren vor allem die Lemming-Arten *Dicrostonyx simplicior*, *Dicrostonyx gulielmi* (Eiszeitlicher Halsbandlemming) oder *Dicrostonyx torquatus* vertreten (NAGEL 1997). *Dicrostonyx gulielmi* wurde erstmals im älteren Würmglazial nachgewiesen. Diese Art stieß bis Südirland, zu den Pyrenäen, zum Südalpenrand,

sogar bis Nordungarn und Rumänien vor (DÖPPES 1997). Einen weiteren Beweis für die andersartige Faunenzusammensetzung des Spätglazials zeigt das ökologische Bild der Funde in Kremszwinkel (Niederösterreich). So sind *Lagopus* sp. (Schneehuhn), *Corvus monedula* (Dohle), *Phyrocoryx graculus* (Alpendohle) sowie *Eptesicus nilssonii* (Nordfledermaus) aufgrund einiger Funde nachgewiesen worden, aber heute nur mehr in kühleren Gebieten anzutreffen (DÖPPES & NAGEL 1997). *Dicrostonyx torquatus* ist eine weitere Art innerhalb der Familie der Arvicolidae. Diese arktischen Nagetiere, welche als Klimaanzeiger fungieren, entwickelten sich in Sibirien und sind charakteristisch für einen trockenen und kalten Lebensraum der Steppengebiete Eurasiens während des Pleistozäns (PROBST et al. 2010). Mittlerweile ist *Dicrostonyx* die einzige Gattung, die in der Polarregion der nördlichsten Breiten Eurasiens sowie Kanadas vorkommt. Der Echte Halsbandlemming weist optimale Anpassungen an seinen kalten Lebensraum auf. Im Winter tragen diese Tiere ein weißes Haarkleid und sind im Besitz einer vergrößerten Krallen an den Vorderbeinen, mit der sie sich durch den Schnee und durch das Eis graben können (PROBST et al. 2010). *Dicrostonyx groenlandicus* ist überdies im Stande, Außentemperaturen von minus 40 °C zu ertragen (STENSETH & IMS 1993). Kräuter und Büsche der Arktis bilden die Nahrungsgrundlage für die Lemminge. Aus den Fossilfunden der Halsbandlemminge geht hervor, dass in den Kaltzeiten das Verbreitungsgebiet viel größer war, als während der Warmzeiten. Paläontologen sprechen sogar von einem demographischen Einbruch in den Lemming-Populationen während der Interglaziale, auf dem ein Populationsanstieg in den Kaltzeiten folgt. Im Zusammenhang mit der Verbreitung von *Dicrostonyx* spricht man auch von dem so genannten regionalen Flaschenhalseffekt, vermutlich trat es während der Warmzeiten des Pleistozäns auf. Fossilfunde von Lemmingen häufen sich vor allem in den kältesten Perioden des Jungpleistozäns, also vor 45.000 bis 40.000 sowie vor 21.000 bis 18.000 Jahre vor heute. In diesen Zeitabschnitten erreichten die Lemming-Populationen ihre größten Zahlen. Während der wärmeren Perioden des Holozäns, zwischen 8.000 und 4.500 Jahren vor heute, reduzierte sich oder fehlte der Bestand an Lemmingen ganz. In dieser Zeit dominierte die Rötelmaus, wovon wieder eine große Anzahl an Funden zeugt. Die Temperaturerwärmung sowie der Faunenwechsel an der Pleistozän- und Holozän-Grenze gehen somit mit einer starken Verminderung der *Dicrostonyx*-Populationen einher (PROBST et al.

2010). Untersuchungen ergaben zudem, dass die Populationen von *Dicrostonyx* während des Winters unter extremen Bedingungen zu- und während des Sommers wieder abnahmen. Ein Höchststand der Bestände trat stets am Ende des Winters auf. Dies könnte durch Raubtiere gesteuert werden, denen die Lemminge oft in den schneefreien Sommermonaten zum Opfer fallen (STENSETH & IMS 1993).

Charakteristisch für kleine Säugetiere in den nördlichen Breiten, wie die Lemminge, sind die Dichteschwankungen in den Populationen. Der Grund für diese mehr oder weniger großen Schwankungen innerhalb der Lemming-Population ist bis heute Gegenstand der Forschung, obwohl man das Klima dafür in Betracht zieht. Zudem sind einige Säugetiere-Populationen, welche in der Arktis beheimatet sind, oft durch genetische Vielfalt benachteiligt (PROBST et al. 2010).

„[...] a pattern observed for such diverse species as polar bear, muskoxen or wolf. We found such a reduction of historical effective population size in an Arctic species to be a direct response to warming climate. Although such a reaction may be expected given the ecological requirements of the collared lemming, it is interesting how exact the signal of climate warming is imprinted in the genetic diversity of this species (PROBST et al. 2010, S. 7).“

Falls die Durchschnittstemperatur weiterhin ansteigt, dann würde dies zu einer drastischen Dezimierung oder gar zu einem Aussterben der Halsbandlemminge in der Arktis führen. Dies wirkt sich in weiterer Folge auch auf das Ökosystem aus, denn Halsbandlemminge stellen eine unentbehrliche Nahrungsquelle für die Schneeeule, den Polarfuchs, das Hermelin sowie die Falkenraubmöve dar. Somit könnten diese Veränderungen im schlimmsten Fall zu einem Aussterben der Raubtiere selbst führen (PROBST et al. 2010).

Ein typisches Bestimmungsmerkmal von *Clethrionomys glareolus* (Rötelmaus) ist der rote Rücken. Seitlich ist diese Maus bräunlich und der Bauch weiß. Die Färbung kann allerdings je nach Jahreszeit und geographischer Verbreitung von gelbbraun bis dunkelbraun variieren. Die Ohren sind im Gegensatz zu den Lemmingen gut sichtbar. Die Rötelmaus ist die langschwänzigste, europäische Rötelmaus-Art. Die Molaren bilden bei älteren Tieren zwei Wurzeln aus, der untere erste Molar sogar manchmal drei. Die Ecken der Molaren sind sichtbar stark abgerundet. Im Unterkiefer sind die Schmelzbänder leeseitig dicker als luvseitig. Das Dentin am dritten oberen Molar sowie am ersten und zweiten

unteren Molar hat weniger Felder als bei anderen Arvicoliden. Die Dentindreiecke des ersten unteren Molars stehen oft miteinander in offener Verbindung. Je älter die Tiere werden, desto mehr erweitern sich die Verbindungen mit den Nachbarfeldern. Asymmetrische Molarformen treten ebenso häufig auf. Diese Art ist ein typischer Vertreter der west-paläarktischen Laub- und Mischwälder (NIETHAMMER & KRAPP 1982). Bevorzugte Biotope sind Wälder und Gebüsche mit einer Strauchschicht sowie einer gewissen Bodenfeuchte. Im Norden und in den Gebirgen besiedelt diese Maus auch Fichtenwälder mit Heidelbeeren und anderen Zwergsträuchern. In Norwegen kommt diese Art sogar auf bis zu 1.200 m auf Wiesen und Weideland vor. Die Gattung *Clethrionomys* ist seit dem Spätpliozän in Europa bekannt. Im Pleistozän häufen sich die Fossilfunde aus England, Deutschland, Frankreich, Schweiz, Italien, Russland, Polen und Ungarn. Merkmale der altpleistozänen Arten findet man gelegentlich auch bei der rezenten Rötelmaus. Als die Würm-Eiszeit endet, nimmt der Bestand an *Clethrionomys glareolus* stark zu, was mit der Bewaldung im Zusammenhang steht. Diese Art ist ein Anzeiger für ein nicht allzu kaltes Klima (NIETHAMMER & KRAPP 1982).

Die Gruppe der *Microti* beinhaltet kleine bis mittelgroße Wühlmäuse. Die Incisivi haben Wurzeln und reichen im Unterkiefer bis hinter die Molaren, während die Molaren selbst wurzellos sind und in der Lage sind, ständig nachzuwachsen. Am ersten Molaren des Unterkiefers sind die ersten drei Dentindreiecke immer abgegrenzt, der vierte und fünfte nur manchmal. Ihre Verbreitung ist heute holarktisch. Heute gibt es ungefähr 60 Arten, davon kommen allein in Europa 18 vor, welche man drei Untergattungen zuteilt: *Chionomys* (Schneemäuse), *Microtus* (Feldmäuse) und *Pitymys*. *Chionomys nivalis* ist heute in Gebirgen vertreten. Vier Arten von *Microtus* sind heute mehr oder weniger unspezialisiert und erfreuen sich in Europa weiter Verbreitung. Ökologisch betrachtet, sind sie die wichtigste Wühlmausgruppe (NIETHAMMER & KRAPP 1982). *Microtus* geht gemeinsam mit *Arvicola* fossil auf die Gattung *Mimomys* zurück. Die Molaren von *Mimomys* waren noch mehrwurzelig. *Mimomys* entwickelte sich aus *Prosomys*, diese Gattung stellt den Ausgangspunkt der Entwicklung der Arvicoliden im Unterpliozän dar. *Mimomys* war im Pliozän bis ins Altpleistozän vertreten. In weiterer Folge entwickelt sich aus *Mimomys* an der Grenze des

Oberpliozäns zum Altpleistozän die Gattung *Allophaiomys*, die wurzellose Molaren besitzt. An der Wende Alt- beziehungsweise Mittelpleistozän leitet sich die Gattung *Arvicola terrestris* (Schermaus) über *Arvicola cantiana* von *Mimomys savini* ab (VON KOENIGSWALD 1982). *Arvicola* lebte seit dem Mittelpleistozän in Mitteleuropa, Ungarn und Israel. Im vorletzten Glazial erlangte *Arvicola* die moderne Schmelzfaltenstruktur (NIETHAMMER & KRAPP 1982).

Arvicola terrestris ist eine sehr große Wühlmaus, variiert aber stark in Bezug auf Größe und Färbung. Das Fell ist braun, graubraun oder schwarzbraun mit einem rötlichen Schimmer. Der Bauch ist etwas heller, es sind auch ganz schwarze Arten bekannt. Die Ohren sind klein und sind kaum sichtbar. Der Schwanz ist ungefähr so lang wie der halbe Körper. Der erste Molar des Unterkiefers zeigt außen einen, innen zwei geschlossenen Schmelzdreiecke. Insgesamt handelt es sich dabei um fünf Dentinfelder, die von Schmelz vollständig umschlossen werden. Der obere dritte Molar besitzt außen und innen je ein geschlossenes Schmelzdreieck mit vier Dentinfeldern. Hinten kommt es zur Ausbildung eines weiteren Schmelzdreiecks an der Außenseite durch eine stärkere Abschnürung. Diese Art ist heute in ganz Europa verbreitet, wobei die Grenze im Norden der Nadelwald bildet. Zudem kommt diese Wühlmaus auch noch in Dänemark, den Niederlanden, Polen, Russland und auf der britischen Halbinsel vor (NIETHAMMER & KRAPP 1982). Im Pleistozän waren vermutlich zwei *Arvicola*-Arten, *Arvicola terrestris* und *Arvicola antiquus*, in Europa beheimatet. Man glaubt, dass jene Art *Arvicola antiquus*, welche an die jungpleistozänen Kältesteppe angepasst war, zusammen mit Lemmings und Zieseln am Übergang zum Holozän verschwand. In Frankreich sind seit dem letzten Interglazial zwei Arten angesiedelt: *Arvicola sapidus*, eine große Form, und *Arvicola terrestris scherman (monticola)*, eine kleine Form. Eine Zunahme der Größe unter den Schermäusen ist bereits aus Spanien und England bekannt. Bevorzugte Biotope von *Arvicola terrestris* sind dicht bewachsene Ufergegenden von Fließgewässern mit schlammigen Rändern. Seen, Teiche, Moore, Sümpfe und Kanäle werden nur dann aufgesucht, wenn die Vegetation Versteckmöglichkeiten bietet. Auch in land- und forstwirtschaftlich genutzten Flächen mit unterirdischem Nahrungsangebot findet man die Schermaus oft. Laut einiger russischer Autoren taucht die Schermaus in Russland an je nach Jahreszeit wechselnden Standorten auf: Die Ufergegenden besiedelt

diese Wühlmaus während des Sommers, im Winter zieht sie sich in die Kulturlandschaften zurück und lebt vor allem von dem unterirdischen Nahrungsangebot (NIETHAMMER & KRAPP 1982).

Microtus nivalis (Schneemaus) ist die größte europäische *Microtus*-Art. Sie ist langschwänzig und hat große sichtbare Ohren. Die langen Schnurrhaare lassen darauf schließen, dass die Schneemaus Felsspalten bewohnt. Das Fell setzt sich aus drei unterschiedlich gefärbten Haarformen zusammen: Leithaare, Grannenhaare und Wollhaare. Die Farbe des Felles ist grau, schwärzlich bis braun. Die inneren Schmelzdreiecke der Zähne sind stark abgerundet. Der Vorderlobus ist halbmondförmig oder pfeilspitzenartig verlängert. Die Schneemaus ist heute nur mehr in einem zersplitterten Reliktareal beheimatet. In Europa kommt sie vor allem in den Alpen vor, außerhalb Europas bewohnt sie Gebirge Kleinasiens, des Kaukasus, der Elburs-Gebirge, Gebirge im Süden Libanons sowie die Zagros-Gebirge. Verwandte der Schneemaus kennt man seit dem Auftreten von *Microtus*. Während der Eiszeiten waren die Schneemaus und seine Verwandte in weiten Teilen Europas vertreten und breiteten sich sogar bis nach Großbritannien aus. Funde belegen allerdings, dass diese Gruppe nie sonderlich weit in den Norden vordrang. Schneemäuse des Jungpleistozäns sind Vertreter heute rezenter Arten (NIETHAMMER & KRAPP 1982).

Microtus arvalis (Feldmaus) ist eine kleine bis mittelgroße Wühlmaus. Sie ist *Microtus agrestis* (Erdmaus) sehr ähnlich, eine Unterscheidung ist bei sympatrischer Verbreitung möglich, weil *Microtus arvalis* dann etwas kleiner ist. Der Rücken dieser Maus ist dunkelgrau, braun bis gelbgrau. Das Fell liegt dem Körper glatt an. Der obere zweite Molar unterscheidet sich deutlich von dem zweiten Molar von *Microtus agrestis*, weil die typische Schlinge fehlt. Die Molaren der Feldmaus haben geschwungene, kleine geschlossene Dentindreiecke. Die Feldmaus bewohnt heute große Teile der Paläarktis. In Irland, England, Skandinavien und auf der Apenninen-Halbinsel konnte sich diese Wühlmausart noch nicht durchsetzen. In höheren Lagen der Pyrenäen- und Balkanhalbinsel kommt diese Art ebenfalls vor (NIETHAMMER & KRAPP 1982). *Microtus arvalinus*, eine Wühlmausart aus dem Mittelpleistozän in Mitteleuropa, wird entweder als Vorgänger von *Microtus arvalis* oder *Microtus agrestis* gedeutet. Der erste untere Molar dieser Art war etwas kleiner als der von *Microtus arvalis*.

Beide Arten, Feldmaus und Erdmaus, haben sich vermutlich bereits im Mittelpleistozän von den Vorfahren von *Allophaiomys* getrennt und differenziert. Unklar bleibt, ob Feldmaus und Erdmaus während der vielen Einwanderungswellen der Rodentia in Europa eingewandert sind oder sich selbstständig entwickelt haben. Weitere Funde aus dem Mittelpleistozän von Molaren sind nicht eindeutig der Feldmaus und der Erdmaus zuzuordnen. Obwohl es im Jungpleistozän sehr viele Funde gibt, die entweder *Microtus arvalis* oder *Microtus agrestis* zugeordnet werden, ist die Gegenwart von *Microtus arvalis* nicht immer gesichert. Nur in England ist das Vorkommen der Feldmaus während der Würmzeit gesichert. Die Feldmaus bevorzugt ein offenes, nicht zu feuchtes Grasland mit nicht allzu hoch wachsender Vegetation. In geschlossenen Wäldern, auf Mooren, Sumpfwiesen oder in Felsen findet die Feldmaus kein geeignetes Biotop (NIETHAMMER & KRAPP 1982).

Microtus agestrus ist am Rücken rot- bis dunkelbraun und ist weitaus weniger grau als die Feldmaus. Das Fell ist oberseits länger als bei der Feldmaus und wirkt stichelhaarig. Der obere zweite Molar weist die typische agrestis-Schlinge auf: lingual ist eine dritte Zacke sichtbar. Die Erdmaus weist einen gedrungenen Körper mit breitem Kopf auf. Das Verbreitungsgebiet von *Microtus agrestis* liegt weiter nördlich als bei *Microtus arvalis*. In Russland erreicht die Erdmaus ein Verbreitungsgebiet bis zum Uralgebirge. Ein Teilverbreitungsgebiet erstreckt sich von den Altai- und Sajan-Gebirgsländer bis zum Baikal-Gebiet. Auch in der Mongolei und in China ist diese Art anzutreffen. Da man nur am zweiten oberen Molar diese Art von der Feldmaus unterscheiden kann, dieser aber nicht immer im Fundmaterial erhalten geblieben ist, kann man nicht sicher sagen, ob es sich dabei um eine Feldmaus oder Erdmaus handelt. Deswegen gibt man oft beide Arten an. In Europa ist das Vorkommen allerdings bereits seit dem jüngeren Altpleistozän gesichert. Die Erdmaus favorisiert feuchte sowie krautige Standorte wie Sümpfe, Moore oder auch Bachränder (NIETHAMMER & KRAPP 1982).

Microtus oeconomus (Nordische Wühlmaus, Sumpfmaus) ist eine große Wühlmaus, deren unterer erster Molar besonders geformt ist: außen und innen befinden sich zwei geschlossene Schmelzdreiecke, außen jedoch ist keine weitere Schmelzfalte. Die Sumpfmaus ist groß mit einem langen Schwanz sowie dunklem Rücken. Die Nordische Wühlmaus oder Sumpfmaus ist in der kühlen und

gemäßigten Zone der Holarktis verbreitet, von Nordamerika über ganz Nordasien bis nach Skandinavien und Mitteleuropa. Vereinzelt trifft man sie bis zum Eismeer an, in Russland im Norden bis zur Taiga. Man nimmt an, dass das Verbreitungsareal in Europa immer kleiner wird. Das Vorkommen dieser Art wird durch feuchte bis nasse Gebiete mit dichtem Pflanzenwuchs begünstigt. Zeitweise überschwemmte Regionen oder Moore mit Büschen werden ebenfalls von der Sumpfmaus aufgesucht. Im Winter taucht diese Art aber an trockeneren Stellen auf, vor allem an jenen, die vor den Hochwassern im Frühjahr sicher sind (NIETHAMMER & KRAPP 1982). Bereits im Mindel-Glazial hat sich die Entwicklungslinie dieser Wühlmaus von den anderen getrennt. Ältere Formen unterscheiden sich durch ihre Größe von heute lebenden Arten, sie waren zumeist kleiner. Diese Art bevorzugt feuchtkühle Gebiete und wirkt als Indikator für diese Regionen. Während ihrer maximalen Ausdehnung erreichte sie England, fast ganz Frankreich, die Schweiz und Nordungarn. Erst spät im Holozän verschwand *Microtus oeconomus* aus den nicht mehr besiedelten Teilen Europas (NIETHAMMER & KRAPP 1982).

3.2.2.1 Die Arvicolidenfunde von Lindabrunn

Lindabrunn liegt im Bezirk Baden in Niederösterreich. Geographisch gesehen, befindet sich Lindabrunn am Rande des Wiener Beckens. Lindabrunn ist deshalb so bedeutsam, weil man bei diesen Ausgrabungen unterschiedliche Säugetiere vom Ende des Pleistozäns beziehungsweise Beginn des Holozäns fand.

Die Ausgrabungen stammen aus drei unterschiedlichen Gruppen A, B und C sowie aus unterschiedlichen Abtiefungen. So gibt es bei Gruppe A eine Abtiefung von DOK 16 und eine Schichtlage A/Schlammmaterial, bei Gruppe B eine Abtiefung von DOK 12 auf DOK 13 sowie eine Abtiefung von DOK 11 auf DOK 12 und bei Gruppe C eine Abtiefung von DOK 11 auf DOK 12.

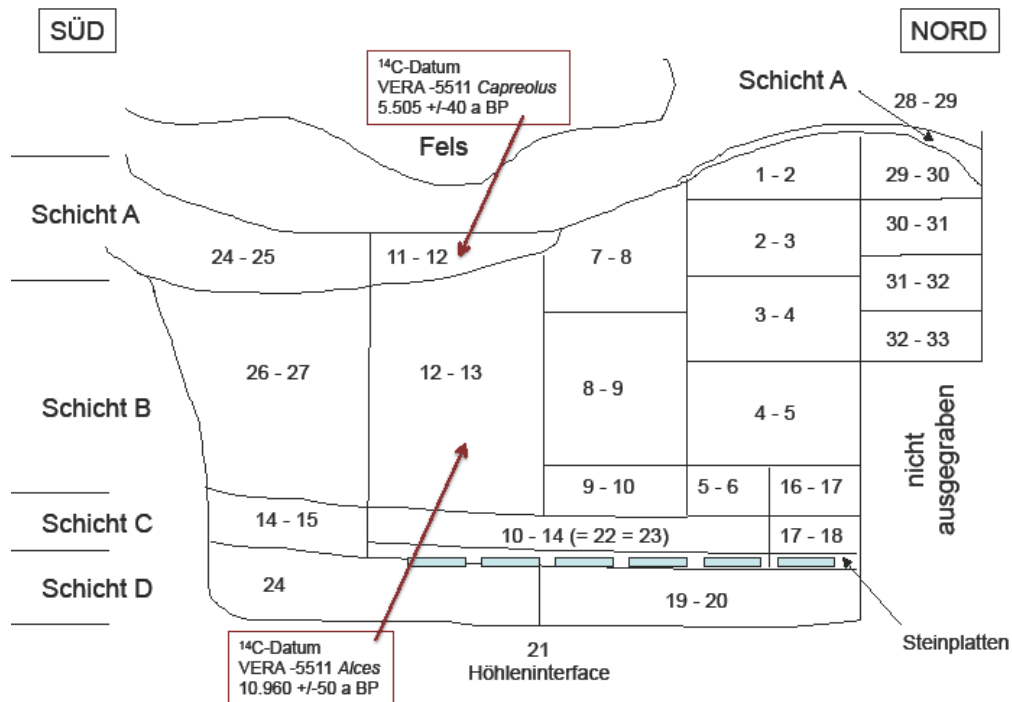


Abbildung 2: Stratigraphie von Lindabrunn (Erstellt von Michael Brandl & Johann Neitz, in Arbeit)

Bei dem in den Abtiefungen von Lindabrunn vorliegenden Arvicoliden-Material handelt es sich um folgende Gruppen:

Clethrionomys glareolus

Microtus agrestis

Microtus arvalis

Microtus nivalis

Microtus oeconomus

Lemmus lemmus

Die Zahnfunde hinsichtlich ihres Morphotypen wurden bestimmt und vermessen, ihre Skizzen findet man am Ende der Diplomarbeit in den Tafeln 1 bis 6 und sind im Maßstab 1:100 dargestellt worden. Aufgrund dieser Morphotypen-Bestimmung wird versucht, Rückschlüsse über das Klima am Ende des Pleistozäns beziehungsweise am Beginn des Holozäns in Österreich zu ziehen.

Unter dem *Microtus*-Material fanden sich sieben M₁, vier M₃, fünf M¹, ein M² und elf M³. Drei M₃ und ein M₁ unter dem *Lemmus*-Material sowie nur ein M³ unter dem *Clethrionomys*-Material konnten sicher identifiziert werden.

In den folgenden Tabellen 1 und 2 sind die Morphotypen, Länge und Breite der Molaren im Unter- und Oberkiefer aufgelistet.

Tabelle 1: Messergebnisse der Zähne im Unterkiefer in mm

Abtiefung	Morphotyp	Länge	Breite
	M₁		
Gruppe C, von DOK 11 auf 12	<i>Microtus arvalis</i>	2,7 mm	0,97 mm
Gruppe B, von DOK 12 auf 13	<i>Microtus nivalis</i>	2,45 mm	1,07 mm
Gruppe B, von DOK 12 auf 13		2,61 mm	0,97mm
Gruppe C, von DOK 11 auf 12		2,30 mm	1,03 mm
Gruppe A, von DOK 16	<i>Microtus oeconomus</i>	1,76 mm	0,84 mm
Gruppe C, von DOK 11 auf 12		2,70 mm	0,97 mm
Gruppe C, von DOK 11 auf 12		2,68 mm	0,99 mm
Gruppe B, von DOK 12 auf 13	<i>Lemmus lemmus</i>	1,29 mm	0,90 mm
	M₃		
Gruppe C, von DOK 11 auf 12	<i>Microtus nivalis</i>	1,26 mm	0,58 mm
Gruppe C, von DOK 11 auf 12		2,25 mm	1,11 mm
Gruppe C, von DOK 11 auf 12		1,41 mm	0,94 mm
Gruppe C, von DOK 11 auf 12		0,95 mm	069 mm
Gruppe A, von DOK 16	<i>Lemmus lemmus</i>	1,40 mm	0,75 mm
Gruppe B, von DOK 12 auf 13		1,28 mm	0,76 mm
Gruppe B, von DOK 12 auf 13		1,06 mm	0,62 mm

Tabelle 2: Messergebnisse der Zähne im Oberkiefer in mm

Abtiefung	Morphotyp	Länge	Breite
	M¹		
Gruppe A, Schichtlage A	<i>Microtus agrestis</i>	1,83 mm	1,03 mm
Gruppe C, von DOK 11 auf 12		2,19 mm	1,11 mm
Gruppe A, Schichtlage A	<i>Microtus nivalis</i>	1,52 mm	1,02 mm
Gruppe B, von DOK 12 auf 13		2,18 mm	1,17 mm
Gruppe C, von DOK 11 auf 12		2,06 mm	1,14 mm
	M²		
Gruppe A, von DOK 16	<i>Microtus oeconomus</i>	1,64 mm	1,13 mm
	M³		
Gruppe B, von DOK 11 auf 12	<i>Clethrionomys</i>	1,67 mm	0,88 mm

	<i>glareolus</i>		
Gruppe A, Schichtlage A	<i>Microtus arvalis</i>	1,62 mm	0,79 mm
Gruppe B, von DOK 12 auf 13		1,66 mm	0,87 mm
Gruppe B, von DOK 12 auf 13		1,65 mm	0,82 mm
Gruppe B, von DOK 12 auf 13		1,52 mm	0,81 mm
Gruppe B, von DOK 11 auf 12		2,01 mm	1,05 mm
Gruppe C, von DOK 11 auf 12		1,74 mm	0,82 mm
Gruppe C, von DOK 11 auf 12		1,76 mm	0,84 mm
Gruppe C, von DOK 11 auf 12		2,31 mm	0,93 mm
Gruppe C, von DOK 11 auf 12		1,71 mm	0,93 mm
Gruppe B, von DOK 12 auf 13	<i>Microtus nivalis</i>	1,73 mm	0,79 mm
Gruppe C, von DOK 11 auf 12	<i>Microtus oeconomus</i>	1,75 mm	0,92 mm

Besonders häufig vertreten in den Abtiefungen sind die Morphotypen von *Microtus nivalis* und *Microtus arvalis* beziehungsweise *Microtus agrestis* (Tafel 1). *Microtus arvalis* ist auch rezent noch in Europa vertreten, daher führen die Funde zur Annahme, dass sich *Microtus arvalis* im Jungpleistozän gegenüber anderen Arten immer stärker durchgesetzt hat.

Die Kleinsäugetierfauna von Lindabrunn am Ende des Pleistozäns ist vor allem durch das Vorkommen von *Microtus arvalis* (Tafel 2) und *Microtus nivalis* (Tafel 3) geprägt. Vereinzelt treten auch *Microtus oeconomus* (Tafel 4) sowie *Lemmus lemmus* (Tafel 1) auf. *Clethrionomys glareolus* (Tafel 1) als typischer Anzeiger für eine Bewaldung ist nur sehr selten vertreten.

In den Abtiefungen von Lindabrunn ist das Vorkommen von *Lepus timidus* bestätigt. Da in dem Material auch *Lemmus lemmus* vorkommt, kann man auf ein kaltes Klima im Spätglazial schließen. Heute sind diese Nagetiere nur mehr in den sumpfigen und moorigen Gebieten Skandiaviens und Nordfinnlands beheimatet, was sehr viel über den damaligen Lebensraum aussagt. *Microtus nivalis* kommt heute noch in den Alpen vor, die Fundmaterialien von *Microtus nivalis* beweisen das Vorkommen dieser Art im Jungpleistozän in Lindabrunn. Die kälteliebende Art *Microtus nivalis* war damals also auch im Flachland verbreitet, hat sich aber vermutlich bei der beginnenden Erwärmung des Holozäns ins Gebirge zurückgezogen. *Microtus oeconomus* ist heute im östlichen Mitteleuropa vertreten, sie ist an feuchtkühle Gebiete mit hoher und dichter Vegetation gebunden. Da die pflanzliche Nahrung von *Microtus oeconomus* größtenteils aus

Seggen und Gräsern besteht, bieten die damaligen Steppengebieten des Jungpleistozäns *Microtus oeconomus* einen geeigneten Lebensraum.

Clethrionomys glareolus ist heute in Laub- und Mischwäldern beheimatet. Da diese Wühlmaus nur selten in den Fundmaterialien auftaucht und für eine Bewaldung steht, geht man davon aus, dass *Clethrionomys glareolus* für die langsame Wiederbewaldung an der Pleistozän-Holozän-Grenze steht und die Bewaldung erst langsam einsetzt. Als eine Erwärmung auf das Pleistozän folgte, konnte sich diese Art besser anpassen und die kälteliebenden Arten wie *Lemmus lemmus* ersetzen, während die kälteliebende Art *Lemmus lemmus* gezwungen war, in andere Lebensräume abzuwandern. *Microtus arvalis* ist an eine nicht zu feuchtes Grasland optimal angepasst. Sein Anspruch an eine nicht allzu hohe Vegetation sowie das Fehlen dieser Art in geschlossenen Wäldern gibt Grund zur Annahme, dass am Ende des Jungpleistozäns nur vereinzelt Bewaldung vorhanden war und die damaligen Steppengebiete mit vereinzelt Gräsern und Seggen *Microtus arvalis* einen Lebensraum boten. Diese Art konnte sich auch Kulturlandschaften des Menschen sehr schnell anpassen und ist heute häufig dort anzutreffen.

Aus den beiden Tabellen 1 und 2 ist ablesbar, dass es sich bei der Schichtlage A, bei der Gruppe B mit der Abtiefung von DOK 12 auf DOK 13 und bei der Gruppe C mit der Abtiefung von DOK 11 auf DOK 12, in der Morphotypen von *Microtus nivalis* vorhanden sind, bei der Gruppe A mit der Abtiefung von DOK 16 und bei der Gruppe B mit der Abtiefung von DOK 12 auf DOK 13, die Morphotypen von *Lemmus lemmus* enthält, sowie bei der Gruppe A mit einer Abtiefung von DOK 16 und bei der Gruppe C mit der Abtiefung von DOK 11 auf DOK 12, welche Morphotypen von *Microtus oeconomus* aufweist, vermutlich um Schichten aus einer kühlen Phase handelt. Des Weiteren stammt *Clethrionomys glareolus* aus der Gruppe B mit der Abtiefung von DOK 11 auf 12. *Clethrionomys glareolus* gilt als Wärmeanzeiger und steht für die Wiederbewaldung. Daraus kann man schließen, dass es sich bei dieser Abtiefung um ein wärmeres Niveau handelt.

3.2.3 Leporidae (Hasen)

Die Ochotonidae (Pfeifhasen) und Leporidae (Hasen) gehören nicht zu den Rodentia und werden ihnen gegenübergestellt. Sie sind Pflanzenfresser und haben einen zweiten kleinen Incisivus in jeder Hälfte des Oberkiefers, der sich direkt hinter dem großen Nagezahn befindet (VON KOENIGSWALD 2002). Die Hasen zeichnen sich durch eine verlängerte Schnauze aus. Außerdem sind die Fußsohlen behaart, um die Tiere vor Kälte und Hitze zu schützen. Im Vergleich zu den Nagetieren ist die Zahl der rezenten Hasenarten relativ gering, dennoch ist diese Gruppe besonders erfolgreich, sie treten in Regionen bis 5.000 m über den Meeresspiegel auf und bewohnen unterschiedlichste Habitate, wie Steppen, Tundren oder tropische Wälder (CHAPMAN & FLUX 2008).

Heute sind ungefähr 78 verschiedene Gattungen der Lagomorpha (Hasenartige) bekannt, wie aus Entdeckungen hervorgegangen ist. Die Lagomorpha entwickelten sich in Asien. Das erste Hasentier war *Lushilagus* und lebte vor 45 Millionen Jahren im Eozän Chinas. Die Systematik ordnet alle primitiven ausgestorbenen Hasentiere in die vorhandenen Familien der Ochotonidae und der Leporidae zu, obwohl die primitiven Hasentiere nur wenig mit den heute lebenden Taxa gemeinsam haben. Erst am Ende des Oligozäns vor 25 Millionen von Jahren kolonisierten einige Hasentiere Europa, darunter bereits primitiv organisierte Ochotonidae (LOPEZ-MARTINEZ 2008).

Die Zähne der Pfeifhasen sind durch Hypsodontie der oberen Backenzähne gekennzeichnet. Dieses Merkmal unterscheidet die Ochotonidae von denen der Leporidae und unterstützt die Hypothese, wonach sich beide Familien voneinander unabhängig entwickelten und auf unterschiedliche Vorfahren zurückgehen. Die Molaren der Pfeifhasen können permanent nachwachsen. Der obere dritte Molar ist reduziert oder fehlt. Ochotonidae traten erstmals in Asien im Oligozän auf, sie stammen von *Desmatolagus*, einem sehr kleinen Pfeifhasen, ab. Von Asien aus wanderten die Pfeifhasen in Europa, Nordamerika, Afrika und Indien im frühen Miozän ein. Allerdings starben die meisten Arten im späten Miozän aus, nur *Prolagus* lebte weiterhin in Europa, wobei noch unklar ist, ob *Prolagus* nicht zu einer eigenen Familie, nämlich die der Prolagidae, zählt. Am

Ende des Miozäns konnte *Prolagus* bis nach Nordwestafrika vorstoßen. Seine Nachfahren starben aber schließlich vor einigen Hunderten von Jahren in Korsika und Sardinien aus. *Proochotona*, *Ochotonoides*, *Ochotonoma* sowie *Ochotona* entwickelten sich in Asien im Pliozän und breiteten sich von dort aus auf der nördlichen Hemisphäre aus. Nur *Ochotona* existiert bis heute, jedoch starb diese Gattung in Europa völlig aus (LOPEZ-MARTINEZ 2008).

Die Leporidae zeigen wie die Ochotonidae eine Hypsodontie der Backenzähne, aber im Gegensatz zu den Ochotonidae hat der dritte Prämolare eine Lingualfalte. Erstmals tauchten sie in Nordamerika vor 37 Millionen Jahren auf. Die Familie der Leporidae wird in die drei Unterfamilien der Palaeolaginae, der Archaeolaginae und der Leporinae unterteilt. Bei einigen Arten ist eine Unterscheidung zwischen den beiden Unterfamilien der Palaeolaginae oder der Leporinae unsicher (LOPEZ-MARTINEZ 2008). Die ersten Palaeolaginae erschienen vor 38 Millionen Jahren im späten Eozän in Nordamerika. Erst später teilten sie sich ihr Verbreitungsgebiet mit der Schwesterngruppe der Archaeolaginae vom Miozän bis ins Pleistozän. Der Vorfahre der Leporinae war *Alilepus*, der Nordamerika vom späten Miozän bis ins Pliozän bewohnte. Im Altpleistozän drang *Alilepus* bis nach Europa, Afrika und Asien vor. Eine große Artenvielfalt erreichten die Hasenartigen im Pliozän, als mehr als 16 Gattungen der Unterfamilie der Leporidae gleichzeitig vorkamen. *Pentalagus*, bei dem Lingual- und Mesialfalte ausgebaut sind, geht auf den fossilen Verwandten *Pliopentalagus* des europäischen und asiatischen Pliozäns zurück. Die Abstammung von *Oryctolagus*, der sich heute weltweiter Verbreitung erfreut, kann man bis vor 3,5 Millionen Jahren zurückverfolgen, da eine Fülle an Fossilien bekannt ist. Die heute lebende Art *Oryctolagus cuniculus* (Wildkanichen) stammt aus Südspanien. Das erstmalige Auftreten dieser Art wird vor 600.000 Jahren datiert. Dagegen tauchen andere Hasengattungen erst später auf, wie *Sylvilagus* vor 3 Millionen Jahren oder *Lepus* vor 2,5 Millionen Jahren in Nordamerika. *Lepus europaeus* (Feldhase) ist im Holozän in Europa weit verbreitet und teilte sich lange Zeit sein Areal mit *Lepus timidus* (LOPEZ-MARTINEZ 2008).

Die Gattung *Ochotona* umfasst heute 19 Arten in Steppen Zentral- und Nordasiens und des westlichen Nordamerikas. Im Jungpleistozän vergrößerte *Ochotona* sein Areal nach Westen, was mit der Bildung der Steppen im

Zusammenhang steht. Europa, England sowie Istrien und der zentrale Balkan wurden von *Ochotona* erobert. Damit war im Spätglazial die maximale Ausbreitung erreicht worden. In den Mittelgebirgslagen der Ostalpen war *Ochotona* ebenfalls häufig anzutreffen. Bei den Funden handelt es sich meistens um *Ochotona pusilla* (Steppenpfeifhase). Im Spätglazial gingen die Bestände des Steppenpfeifhasen langsam zurück, im Karpatenbecken hat die Art allerdings länger überlebt. Einen neuen Lebensraum hat *Ochotona pusilla* in den Steppenbiotopen des südlichen Urals, des nördlichen, zentralen und östlichen Kasachstans sowie des südlichen Wolgagebietes gefunden, allerdings wird hier seit dem 19. Jahrhundert ein starker Rückgang des Bestandes gemeldet, was einer Ausrottung nahezu gleich kommt (FLADERER 1992). Der Steppenpfeifhase – wie der Name schon sagt, ein typischer Steppenbewohner – ist ein kleiner Hase mit einem Gewicht von nur 400 g. Dieser Hase hat weder lange Ohren, welche für die Hasen kennzeichnend sind, noch lange Beine. Üblicherweise gräbt der Pfeifhase kleine Bauten und ernährt sich von Gras und Kräutern. Während des Spätwürms ist diese Art vom Ural bis zur Wolga im Westen verbreitet. Die Gattung *Ochotona* ist aber ebenfalls in Nordamerika vorhanden. Funde dieser kleinen Tiere tauchen oft in Eulengewöllen auf, da sie aufgrund ihrer geringen Körpergröße eine willkommene Beute für diese waren. Am Ende des Jungpleistozäns beziehungsweise am Beginn des Holozäns verschwand der Pfeifhase aus Europa, was vermutlich mit der Wiederbewaldung des Holozäns im Zusammenhang steht (VON KOENIGSWALD 2002).

Lepus europaeus ist im Holozän nahezu in ganz Europa vertreten. Südschweden stellt die Nordgrenze für das Verbreitungsgebiet des Feldhasen dar, in Osteuropa bilden die Steppen Südrusslands die Grenze. Der Feldhase ist durch seinen Körperbau optimal an das Laufen angepasst. Die Molaren sind hypsodont und dienen der Zerkleinerung von Gräsern. Meistens wird bei der Nahrungsaufnahme auch viel Staub aufgenommen. In den Interglazialen ist dieser Kleinsäuger sehr häufig im Fossilbestand vertreten, allerdings darf es nicht zu feucht sein. Weiterhin ungeklärt bleibt, ob er gemeinsam mit dem Schneehasen in den Glazialen auftrat. Im Holozän ist der Feldhase vermutlich viel weiter verbreitet als in den vergangenen Interglazialen, da die Kulturlandschaften mit vielen offenen Flächen dem Feldhasen einen optimalen Lebensraum bieten und dadurch die

Populationsdichte von *Lepus europaeus* so stark anstieg (VON KOENIGSWALD 2002).

Lepus timidus (Schneehase) ist etwas kleiner als *Lepus europaeus* und ist holarktisch verbreitet. Heute ist er in der borealen Taiga und in der baumlosen Tundra der nördlichen Hemisphäre von Skandinavien über Sibirien bis nach Nordamerika und Grönland beheimatet. Darüber hinaus kommt er auch in den Hochgebirgen, wie den Alpen vor und ist an deutlich kühlere Klimaverhältnisse als der Feldhase angepasst. Besonders auffallend ist der Schneehase durch sein weißes Winterfell und der starken Behaarung seiner Füße, wodurch der Hase beim Laufen einen besseren Halt findet. Auch wenn eine Unterscheidung zwischen Feldhasen und Schneehasen große Schwierigkeiten bereitet – vor allem dann, wenn die Funde unvollständig sind –, gibt es doch mehrere kleine Merkmale, die eine Unterscheidung möglich machen. Der obere erste Prämolare des Schneehasen ist komplizierter gebaut und in der Rinne des oberen Incisivus befindet sich Zement. Im letzten Abschnitt des Jungpleistozäns ist *Lepus timidus* in Mitteleuropa noch nachweisbar. Er wird oft zusammen mit einem anderen Hasen, den man aber aufgrund mangelnder Funde nicht näher bestimmen kann, in den Faunenlisten erwähnt. Seit dem Holozän beschränkt sich sein Verbreitungsgebiet in Europa auf das Hochgebirge (VON KOENIGSWALD 2002).

4 Aussterben und Verschwinden der Säugetierfauna

In der Erdgeschichte kam es immer wieder zu Aussterbewellen. Bisher sind mindestens sechs Aussterbewellen bekannt. Am Ende des Pleistozäns setzte die letzte große Aussterbewelle ein. Diese unterscheidet sich allerdings erheblich von den anderen, weil bei diesem Massensterben nur die Großsäugetiere der eiszeitlichen Fauna auf mehreren Kontinenten in einem relativ kurzen Zeitraum verschwanden.

Noch heute sucht man nach Erklärungen für das Verschwinden der Tiere aus der Eiszeit (BUNZEL-DRÜKE 2000). Umso interessanter erscheint es, dass von diesem Aussterben am Ende des Pleistozäns nur Großsäugetiere wie *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis* oder *Megaloceros giganteus* betroffen waren, während andere Tierarten wie *Ovibos moschatus* (Moschusochse), *Rangifer tarandus* oder einige Arvicoliden-Arten in anderen Teilen der Erde einen neuen Lebensraum fanden (MARTIN 1967). Die Jahresdurchschnittstemperatur in den Glazialen lag mindestens 10 °C niedriger als heute. Es ist daher verständlich, dass die Landschaft Europas völlig anders ausgesehen hat. Da der Boden bis in große Tiefen gefroren war, taute er im Sommer auch nur oberflächlich auf. Kennzeichnend für diese Landschaft sind Steppen mit energiereichen Kräutern für ihre Bewohner. Wald war nur in kleinen Inseln erhalten und setzte sich aus Kiefern und Birken zusammen. *Mammuthus primigenius* und *Coelodonta antiquitatis* traten allerdings nur mehr vereinzelt auf. Tiere aus den nordischen Teilen der Erde waren optimal an diese Bedingungen angepasst und konnten daher ihr Verbreitungsareal während der Eiszeiten vergrößern. Laut VON KOENIGSWALD (1981) kamen die Klimaänderungen am Übergang von der Kaltzeit zur Warmzeit des Holozäns für die ausgestorbenen Arten zu schnell, wodurch ein Überleben unmöglich gemacht wurde. Die einsetzende Wiederbewaldung weiter Areale sowie eine veränderte Vegetation verdrängten jene Arten, die an die Steppen angepasst waren und führten unweigerlich zu ihrem Aussterben (VON KOENIGSWALD 1981).

Wenn man vom Aussterben am Ende des Pleistozäns beziehungsweise am Beginn des Holozäns spricht, dann sollte man zwischen einem Aussterben durch

Evolution sowie einem wirklichen Aussterben unterscheiden. Unter einem Aussterben durch Evolution laut KOWALSKI (1967) versteht man „das Verschwinden einer Spezies durch Umwandlung in eine andere“, während ein wirkliches Aussterben „die Ausrottung einer Art, die keine Nachfahren mehr hat“, ist (KOWALSKI 1967). Als Beispiel hierfür führt KOWALSKI (1967) die Nagetier-Gattung *Mimomys* als Vertreter der europäischen Nagetierfauna an. Diese Gattung verschwand im Laufe des Altpleistozäns und wurde durch eine ähnliche Gattung *Arvicola* im nordwestlichen Europa ersetzt. *Arvicola* zeigt in den Fossilberichten eine höhere evoluierte Stufe in Bezug auf die Molaren als *Mimomys*. Vermutlich koexistierte diese Art auch eine Zeit lang gemeinsam mit *Mimomys*, erlitt allerdings schließlich ein „Aussterben durch Evolution“ (KOWALSKI 1967).

Rund um dieses Thema tauchen zwei Hypothesen auf, die man als Ursache für das Aussterben in Erwägung zieht. Dies wäre zum einen die so genannte „Overkill“-Hypothese (BUNZEL-DRÜKE 2000). Paul S. MARTIN (1967) ist ein Vertreter der „Overkill“-Hypothese, wonach ein Massenaussterben der Landsäugetiere auf mehreren Kontinenten am Ende des Pleistozäns durch den paläolithischen Mensch verursacht wurde. Je nach Kontinent bekommt man unterschiedliche Zahlen für das Auftreten der großen Aussterbewelle: in Südamerika setzte es vor 10.000 Jahren vor heute ein, in Australien vor ungefähr 13.000 Jahre vor heute oder in Nordeurasien zwischen 13.000 bis 11.000 Jahre vor heute, wo allerdings nur vier Gattungen betroffen waren. Die Landsäuger verschwanden allerdings nicht während des letzten großen Kältemaximums des letzten Glazials vor 18.000 Jahren vor heute, sondern starben erst dann aus, als das Holozän mit einer globalen Erwärmung einsetzte (MARTIN 1967).

„While it occurred at a time of climatic change, the pattern appears to be independent of a climatic cause. Outside continental Africa and Southeast Asia, massive extinction is unknown before the earliest known arrival of prehistoric man (MARTIN 1967, S. 111.).“

Laut der „Overkill“-Hypothese wäre demnach auch ein längeres Überleben der Landsäugetiere wie des Mammuts auf der Wrangel-Insel nachvollziehbar, weil die Besiedelung der Inseln durch den Menschen erst viel später erfolgte (MARTIN 1967). Ein Vergleich zwischen Europa und Nordamerika zeigt, dass – trotz gleicher klimatischer Verhältnisse – der paläolithische Mensch mit der Fauna in

Europa längere Zeit als in Nordamerika koexistierte (KOWALKSI 1967). Im Gegensatz zu Amerika wird das Aussterben der Großsäugetiere in Europa daher weniger schlimm von den Paläontologen gedeutet. Deshalb macht man auch meistens die Veränderungen der klimatischen Bedingungen an der Pleistozän-Holozän-Grenze für das Aussterben der Säugetiere verantwortlich. Der Mensch selbst sei nicht Schuld am Aussterben der vielen Tierarten. Daher ist eine nähere Betrachtung der Veränderungen des Klimas im Jungpleistozän in Bezug auf die Faunen von besonderer Bedeutung (VON KOENIGSWALD 2000a). Außerdem umfasste das Verschwinden der Großsäugetiere in Europa eine Zeitspanne von etwa 10.000 Jahren, in deren Zeitraum somit sowohl die kältesten Perioden der letzten Eiszeit und auch die wärmsten des Holozäns fielen. Die Tiere starben zudem nicht gleichzeitig aus, einige verschwanden vor dem Ende des Glazials, einige viel später (BUNZEL-DRÜKE 2000). Somit widerspricht der „Overkill“-Hypothese die Klimahypothese. Die Klimahypothese wird durch die Tatsache unterstützt, dass es im Laufe des Pleistozäns häufig zu einem Klimawechsel und somit auch zu einem Faunenwechsel kam, wodurch sich die Tiere in kurzer Zeit an die veränderte Umwelt anpassen mussten und diese Anpassung gelang nicht allen Tieren.

Laut EHLERS (2011) sind evolutive Anpassungsvorgänge nicht Schuld am Artensterben, viel mehr macht er die Arealverschiebungen für das Artaussterben an der Pleistozän-Holozän-Grenze verantwortlich. Die besondere Lage von Mitteleuropa, das im Süden durch die Alpen abgegrenzt ist, bewirkt, dass die Unterschiede zwischen den Kalt- und Warmzeiten besonders ausgeprägt sind. Der Wechsel zwischen dem stark kontinentalen Klima der Glaziale und dem stärker maritimen Klima der Interglaziale war für die Pflanzen und Tiere schwerer zu ertragen als die reinen Temperaturunterschiede. Somit kam es auch ständig zu einem Austausch zwischen der kalt-kontinentalen und der warm-maritimen Fauna. Die Artenzusammensetzung war allerdings nicht immer dieselbe, so fehlt im Holozän der Darmhirsch, der in den früheren Warmzeiten oft bis nach Mitteleuropa vorgedrungen war (EHLERS 2011).

Eine noch bisher nicht anerkannte Theorie über das Aussterben der Großsäugetiere im Frühholozän macht Bakterien oder Viren für das Verschwinden vieler Tiergruppen verantwortlich. Beweise hierfür fehlen

allerdings, weil man bisher noch keine Bakterien oder Viren kennt, die eine so große Vielfalt an Arten ausrotten hätten können (LISTER & BAHN 1994).

In den folgenden zwei Unterkapiteln wird das Aussterben der Säugetiere in Bezug auf den Faunenaustausch sowie durch die zunehmende Einflussnahme des Menschen erörtert.

4.1 Faunenaustausch und lokales Aussterben

Wie schon zuvor erwähnt worden ist, starben die großen Pflanzenfresser am Ende des Pleistozäns zur Holozän-Grenze laut der Klimahypothese aus. Eine nachweisbare Klimaerwärmung sei der Grund für das Massenaussterben der Landtiere. Dies wird durch das Auftreten oftmaliger Klimaveränderungen im Pleistozän bestätigt, deren Wechsel innerhalb kurzer geologischer Zeitabstände stattfand und sehr schnell vonstattenging. Evolutionsprozesse benötigen allerdings längere Zeitabschnitte, der Wechsel war jedoch kurzfristig, wodurch eine Anpassung der Tiere in solch kurzen Zeitabständen nicht möglich war.

Raubtiere sind nicht an die klimatischen Verhältnisse gebunden, ihr Bestand war sowohl während der Glaziale als auch der Interglaziale des Pleistozäns nicht gefährdet. Pflanzenfresser wie Pferd und Rothirsch sind zwei der wenigen Arten, die in beiden Faunen der Warm- und Kaltzeit vertreten sind. Somit ist eine Anpassung an die geänderten Klimabedingungen nicht erfolgt, viel mehr geht man von einem Faunenaustausch bei jedem Klimawechsel aus. Die Tiere sind aus Gebieten in den jeweiligen Kalt- und Warmzeiten immer wieder einbeziehungsweise ausgewandert. Glaziale und Interglaziale wechselten ständig im Pleistozän und damit auch ihre Artenzusammensetzung. Davon grenzt sich allerdings das Ein- und Auswandern von Tieren je nach Jahreszeiten ab. Die Verbreitung der Tiere laut dem biogeographischen Grundmodell wird durch ökologische Faktoren bestimmt. Die ökologischen Faktoren werden durch klimatische und geographische Grenzen beeinflusst. Druck gegen die Arealgrenzen wird durch einen ständigen Geburtenüberschuss ausgelöst und dadurch kommt es zu einer Besiedelung des gesamten Gebietes bis zu den

Grenzen. Das Gesamtareal einer Art setzt sich aus den Gebieten mehrerer einzelner Populationen zusammen. Das Klima wirkt stets zuerst auf Arten, die in den Randgebieten leben, und führt dort zu einer Verschlechterung oder Verbesserung der Lebensbedingungen (VON KOENIGSWALD 2002).

Durch eine Abkühlung des Klimas war es den Tieren der kaltzeitlichen Fauna möglich, aus dem Kerngebiet Osteuropa und Sibirien einzuwandern. In den Interglazialen stießen Arten der warmzeitlichen Fauna aus dem Mittelmeerraum vor. Temperaturen des letzten Interglazials lagen nur 2 bis 3 °C höher als heute. Tierpopulationen in den Randgebieten sind zuerst von dieser Klimaverschlechterung betroffen. Diese Populationen sind noch nicht unmittelbar von der Klimaänderung erfasst und weichen daher auch nicht in die Nachbargebiete aus. Sie senken ihre Reproduktionsrate in den benachteiligten Gebieten, was zu einem allmählichen und langsamen lokalen Aussterben führt. Falls sich die Klimaverschlechterung fortsetzt, entsteht ein Druck für die benachbarten Tierpopulationen. Vom Aussterben von Populationen im temporären Verbreitungsgebiet oder lokalen Aussterben zu unterscheiden, ist das Aussterben im Kerngebiet einer Art. Ist eine Art in ihrem Bestand im Kerngebiet gefährdet, so kommt es zu einem endgültigen Aussterben der Art, weil das Tier nirgendwo mehr ein Rückzugsgebiet mit geeigneten Bedingungen findet. Während der Interglaziale überlebte die kaltzeitliche Fauna der Mammutsteppe im östlichen Europa sowie in den Steppengebieten Sibiriens. Unterdessen zogen sich Arten der warmzeitlichen Fauna, darunter *Elephas antiquus* (Waldelefant), *Stephanorhinus kirchbergensis* (Waldnashorn), *Hippopotamus amphibius* (Flusspferd), *Sus scrofa* (Wildschwein) und *Bubalus murrens* (Wasserbüffel), in den Glazialen in den Mittelmeerraum zurück. Aufgrund der Verbindung zwischen Asien und Afrika ist der östliche Mittelmeerraum von besonderer Bedeutung. Der Mittelmeerraum war durch seine Lage im Wesentlichen vor Kälteeinbrüchen aus dem Norden sehr gut geschützt (VON KOENIGSWALD 2000a).

So wechselte während des gesamten Pleistozäns das Klima zwischen feucht-warm in den Interglazialen und trocken-kalt in den Glazialen. Aus diesem Grund war Mitteleuropa auch nie Kernverbreitungsgebiet der jeweiligen Fauna, sondern ein temporäres Verbreitungsgebiet, welches den Tieren ein Einwandern unter

geeigneten klimatischen Bedingungen ermöglichte (VON KOENIGSWALD 2002).

Ein Aussterben der warmzeitlichen Faunenvergesellschaftung von *Hippopotamus amphibius*, *Stephanorhinus kirchbergensis* sowie *Elephas antiquus* während der letzten Eiszeit wird dadurch erklärt, dass sich die Eiszeit erstmals bis auf die mediterranen Halbinseln ausbreitete. Folglich wurde der Lebensraum der warmzeitlichen Tiere eingebüßt. Für die Raubtiere wie *Panthera leo spelaea* zeigt der Wechsel der kalt- und warmzeitlichen Fauna wenige Auswirkungen, da sich für sie immer nur die Beutetiere ändern (VON KOENIGSWALD 2002).

Die Verbreitung der Rodentia gestaltet sich ganz anders als der andere Säugetiere, da sie sind nicht direkt von Temperatur und anderen Faktoren der physikalischen Umwelt abhängig sind. Viel mehr sind sie an die vegetativen Gegebenheiten gebunden. Doch nicht nur die Vegetation bestimmt die Verbreitung und die Populationsdichte vieler Rodentia, sondern auch die Fähigkeit, Barrieren zu überwinden. Als es an der Grenze zum Holozän zunehmend wärmer wurde, suchten viele Tiere, die dazu in der Lage waren, neue Lebensräume auf, die ihnen optimale Lebensbedingungen boten. Aus den Fossilfunden ist abzulesen, dass es von Nordwesten her nach Südosten immer trockener wurde, was ein permanentes Wandern von *Spermophilus*, *Marmota*, *Allactaga* und *Lagurus* (Steppenlemming) in Richtung Westen verursachte. Dort stiegen Artenzahl sowie Populationsdichte. Als die Bewaldung im Holozän einsetzte, konnte sich Arten wie *Clethrionomys glareolus* behaupten. In westlichen Teilen von Europa gab es Waldinseln, in denen die Rötelmaus oft nachweisbar ist (KOWALSKI 1992).

Das Verschwinden der Mammutsteppe hatte nicht nur Konsequenzen für die Großsäugetiere, sondern auch die Kleinsäugetiere, darunter die Rodentia, mussten sich den veränderten Bedingungen fügen. In Europa entwickelten sich die Gattungen *Arvicola* und *Terricola*, *Myopus* und einige Arten von *Clethrionomys* ebenso im Osten. *Dicrostonyx torquatus*, *Lemmus lemmus*, *Microtus gregalis* und *Microtus oeconomus* verschwanden ganz, während *Lagurus*, *Spermophilus*, *Allactaga* und *Marmota*, Gattungen, die zuvor in den Westen vordrangen, zurück in den Osten wanderten (KOWALSKI 1992). Heute sind viele Arten, die früher in

Europa beheimatet waren, hier aufgrund des Klimaumschwungs und der Änderung der Vegetation nicht mehr heimisch.

4.2 Einfluss des Menschen auf das Artensterben

Die ersten Vertreter, die man zu der Gattung Homo zählt, stammten aus Afrika am Beginn des Pleistozäns. Sie gehörten der Art Homo erectus an, die sich noch durch sehr viele äußere Merkmale von dem modernen Menschen unterscheidet. Diese Art breitete sich sehr schnell bis nach Asien und Europa aus. Am Beginn des Jungpleistozäns gab es bereits eine höher entwickelte Form, die man als Homo sapiens bezeichnet. Bereits Homo erectus machte Gebrauch von primitiven Steinwerkzeugen und stellte auch selbst Geräte aus verschiedensten Materialien her. Fossile Menschenfunde aus dieser Zeit findet man oft zusammen mit tierischen Resten, wobei es schwer fällt, zu sagen, ob eine Verbindung zwischen den Tierresten und der Tätigkeit des Menschen steht. Im Mittelpleistozän häufen sich die Funde von Menschenüberresten, Geräten des Menschen und Tierresten, wodurch gesichert wird, dass der Mensch durchaus in der Lage war, Beute zu erlegen (KOWALSKI 1986). Im letzten Glazial des Jungpleistozäns tauchten sogar zwei Menschenformen in Europa nacheinander auf. Es handelt sich dabei um den Neandertaler und um den Cro-Magnon-Mensch, ein anatomisch sehr moderner Mensch. Der Neandertaler starb zwischen 40.000 und 35.000 Jahren vor heute aus. Er unterschied sich vom Cro-Magnon-Menschen in einigen Merkmalen (VON KOENIGSWALD 1981). Die Stellung des Neandertalers innerhalb der Stammesgeschichte des Menschen ist heute sehr umstritten und laut einiger genetischer Untersuchungen soll er auch keinen genetischen Beitrag zur Entwicklungslinie des modernen Menschen beigetragen haben. Man geht davon aus, dass der moderne Mensch in Mitteleuropa eingewandert ist, während der Neandertaler ausgestorben ist (WENIGER 2000). Beide Formen, der Cro-Magnon-Mensch und der Neandertaler, lebten somit zu derselben Zeit, es können jedoch keine Aussagen über mögliche Interaktionen gemacht werden. Der Cro-Magnon-Mensch stellt den Vorfahren heute lebender Menschen dar (VON KOENIGSWALD 1981).

Das äußere Erscheinungsbild des Cro-Magnon-Menschen zeigt einen Menschen von einer Größe bis zu 1,80 m. Die ältesten Funde dieses Menschen stammen aus Rumänien. Um 20.000 Jahre vor heute war der Raum zwischen den Alpen und dem nordischen Gletscher vermutlich menschenleer, um 17.000 Jahre vor heute findet man erst wieder Hinweise auf die so genannte Magdalénienkultur. Diese Menschen waren allerdings wesentlich kleiner als ihre Vorgänger und erreichten nur eine maximale Größe von 1,55 m (VON KOENIGSWALD 1981).

Pflanzliche Nahrung gab es in den Jahren 40.000 bis 10.000 Jahre vor heute kaum, nur Beeren, Kräuter und Wurzeln spielten eine wichtige Rolle. Die wesentliche Nahrungsgrundlage des Menschen war das Fleisch der größeren Pflanzenfresser. Die Pflanzenfresser lebten zumeist in Herden und waren in ständiger Bewegung. Die Jäger der damaligen Zeit waren an dieses unstete Leben angepasst und daher lebten die Menschen wahrscheinlich in kleineren Gruppen in einem Gebiet. Man vermutet, dass die Menschen über die Wanderungen der Beutetiere Bescheid wussten und zu welcher Jahreszeit man die eine oder andere Tierart auch tatsächlich jagen konnte. Im Sommer war das Nahrungsangebot für Tier und Mensch vielfältig, während die Tiere sich in den Wintermonaten in Herden auf Wanderschaft begaben. Man nimmt an, dass sich der Mensch in dieser Zeit zu größeren Gruppen formierte und Jagd auf Tiere machte. Gesteuert wurde das Leben der Jäger und Beutetiere durch die Verfügbarkeit der Pflanzen sowie durch die Jahreszeiten (VON KOENIGSWALD 1981). Etwa vor 14.500 Jahren vor heute herum war das Klima sehr kalt und trocken und der Faunenbestand bereits erheblich reduziert (VON KOENIGSWALD 2002), vor allem durch niedrige Produktionsraten und relativ geringer Populationsdichte der größeren Tierarten (BUNZEL-DRÜKE 2000). Die meisten Knochen in den Ausgrabungen der Jagdstationen des Menschen sind Rentierknochen. Deshalb bezeichnet man die Jäger dieser Zeit sehr oft als Rentierjäger. Daneben findet man aber auch eine große Anzahl von Pferden, Hasen, Eisfüchsen sowie Vögeln. Aus den vielen Knochenfunden schließt man, dass diese Jagdstationen über mehrere Jahre hindurch immer wieder von den Menschen aufgesucht wurden. Auch eine intensive Bejagung von *Rangifer tarandus* dürfte zu diesem Zeitpunkt ihren Bestand kaum gefährdet haben, denn ihre Reproduktionsrate ist unter guten Bedingungen hoch. Ob *Mammuthus primigenius* und *Coelodonta antiquitatis* in

Mitteleuropa intensiv bejagt worden sind und dadurch zu deren lokalen Aussterben geführt hat, ist ungeklärt, weil wenige Fossilfunde vorhanden sind. Zu diesem Zeitpunkt war das Vorkommen dieser beiden Arten in Mitteleuropa bereits spärlich. Um 10.000 Jahre vor heute verschwand das Rentier ganz aus Europa, es bleibt offen, ob der Mensch das lokale Aussterben von *Rangifer tarandus* in Europa verursacht hat, oder, ob die einsetzende Bewaldung an der Pleistozän-Holozän-Grenze für das Verschwinden des Rentiers verantwortlich ist (VON KOENIGSWALD 2002). Wichtige Waffen des Menschen aus dieser Zeit waren die Speerschleuder, die aus Geweih anfertigt wurde, sowie Pfeile mit steinernen Spitzen und Bögen (VON KOENIGSWALD 1981). Eine besonders angewandte Jagdmethode war vermutlich die Treib- und Druckjagd. Tierherden wurden von den Menschen auf Felshänge zugetrieben, wodurch die in Angst und Schrecken versetzten Tiere abstürzten, wovon allerdings nur wenige Funde zeugen (KOWALSKI 1986).

Die Tiere der Eiszeit stellten für den paläolithischen Menschen jedoch nicht nur eine Nahrungsquelle dar, sondern Knochen, Geweihe, Hörner oder auch Stoßzähne von Mammuts dienten der Herstellung von Waffen und Schmuckstücken. Felle und Häute wurden von den Menschen als Bekleidung verwendet, da sie im kalten Winter Schutz boten (KOWALSKI 1986).

Funde von durch den Menschen getöteten Mammuts gibt es sowohl in Amerika als auch in Europa. Die Ansammlung von Knochen von Mammuten könnte jedoch auch auf den Umstand zurückgehen, dass die Tiere eines natürlichen Todes starben und die Funde sich schließlich über Jahrzehnte hindurch dort ansammelten. Der Mensch hatte somit den Tieren nur den Gnadenstoß versetzt. Auch verendete Tiere könnten von den Menschen eingesammelt werden und deren Überreste von den Menschen verwertet werden. Trotz dieser durchaus zutreffenden Aussagen kann eine regelmäßige Jagd auf das Mammut nicht ausgeschlossen werden, obwohl hierfür eindeutige Belege fehlen. Deswegen kann man auch keine sichere Aussage treffen, dass die Jagd Schuld am Aussterben von *Mammuthus primigenius* in Eurasien sei. Die Hütten, welche die Menschen aus Mammutknochen errichteten, veranlassen natürlich zu der Annahme, dass das Mammut Hauptnahrungsquelle der Eiszeitjäger war. Bei näherer Untersuchung der einzelnen Knochen kommt man aber zum Schluss, dass die angehäuften

Knochen unterschiedliches Alter und verschiedene Verwitterungszustände aufweisen, wodurch man annehmen kann, dass die Jäger der Eiszeit die Knochen von verschiedenen Fundstellen eingesammelt haben und als Baumaterial verwendet haben. Zusammenfassend ist der Mensch vermutlich nicht an dem Aussterben des Großsäugers Schuld (LISTER & BAHN 1994).

Eine viel plausiblere Erklärung über das Aussterben der Großsäugetiere liefern LISTER und BAHN (1994). Ihnen zur Folge herrschte eine Mosaikvegetation mit einer Pflanzenvielfalt vor (LISTER & BAHN 1994). Die globale Erwärmung durch das Holozän vernichtete die ausgedehnte Mammutsteppe, die der Hauptlebensraum des *Mammuthus-Coelodonta*-Faunenkomplexes war. Die Eiszeittiere waren hochspezialisiert auf diesen Lebensraum. Folglich kann der Verlust des lebenswichtigen Biotops zu einer Reduzierung oder im schlimmsten Fall ein Aussterben der hochspezialisierten Eiszeittiere führen (KAHLKE & MOL 2005). Heute existieren zwar auch Tundren, allerdings gleichen sie nicht den Mammutsteppen von damals. Die Vegetation wächst nur sehr langsam und die Pflanzen bieten weniger Nährstoffe für die Bewohner der ehemaligen Mammutsteppe. Auch die Graslandschaften Südrusslands stellen keinen geeigneten Lebensraum für das Mammut dar, weil nur wenige Grasarten darin vorkommen und das Mammut für den Stoffwechsel eine gemischte Nahrung benötigt. Bison oder Wisent sind an diese Grasnahrung besser angepasst als das Mammut (LISTER & BAHN 1994).

Die Frage zu klären, warum schlussendlich mehrere Tierarten zu derselben Zeit an verschiedenen Orten ausgestorben sind, ist komplex und schwer zu beantworten. Viel plausibler scheint es, dass mehrere Faktoren zusammenwirkten und zusammen das Aussterben einiger Eiszeittiere bewirkten. Klimaumschwünge sowie Änderungen in der Vegetation können die Bestände reduzieren. Die übrig gebliebenen Bestände leben in kleinen Habitaten und stellen somit eine leichtere Beute für den prähistorischen Mensch dar (LISTER & BAHN 1994).

„The hunting activity of primitive man, even over a very long period, does not necessarily bring the extinction of his prey (KOWALSKI 1967, S. 349.).”

Mit diesem Satz macht KOWALSKI (1967) seine Sichtweise über das Aussterben der Großsäugtiere im Zusammenhang mit den frühen Menschen in Europa deutlich.

Vor 7.000 Jahren vor heute nahm die Haltung von Haustieren ihren Anfang. Wildtiere wurden vor den Haustieren abgeschirmt, die Jagd bekam dadurch einen ganz neuen Stellenwert und eine zusätzliche Funktion. Erstmals nahm der Mensch nachweislich Einfluss auf die heimische Fauna und den Artbestand. Der Braunbär wurde im 17. Jahrhundert, der Wolf im 19. Jahrhundert in Deutschland durch den Menschen ausgerottet. Auch Waldgebiete wurden gerodet, wodurch der Faunenbestand ernsthafte Folgen davontrug. Außerdem versuchte man zu verhindern, dass sich Wildtiere mit den Haustieren kreuzten, damit der Zuchterfolg nicht wieder aufgehoben wurde. Im Barock betrieb man Jagd nicht als Versorgungszweck, sondern man wollte erstmals möglichst viele Trophäen ergattern. Weiterhin veränderte das Klima den Artbestand. Ackerbau und Viehzucht gestalteten zunehmend die Umwelt um (VON KOENIGSWALD 2002). Zweifellos nimmt der Mensch seit der Antike zunehmenden Einfluss auf die Artenzusammensetzung, was sich auch heute noch nachteilig auf den Artbestand der Tiere auswirkt.

Literaturverzeichnis

AGUSTÍ, J. & ANTÓN, M., 2002: *Mammoths, Sabertooths and Hominids. 65 Million Years of Mammalian Evolution in Europe*. New York: Columbia University Press.

ARNOLD, W., 1999: *Allgemeine Biologie und Lebensweise des Alpenmurmeltieres (Marmota marmota)*. In: PRELEUTHNER, M. & AUBRECHT, G., Red.: *Murmeltiere*. Linz: Biologiezentrum des oberösterreichischen Landesmuseums.

BRUNNACKER, K., 1990: *Gliederung und Dauer des Eiszeitalters im weltweiten Vergleich*. In: LIEDTKE, H., Hrsg.: *Eiszeitforschung*. Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft.

BUNKEL-DRÜKE, M., 2000: *Artenschwund durch Eiszeitjäger?*. In: Bayrische Landesanstalt für Wald und Fortwirtschaft: *Großtiere als Landschaftsgestalter – Wunsch oder Wirklichkeit? Berichte aus der LWF*, 27.

CHAPMAN, J. A. & FLUX, J. E. C., (2008): *Introduction to the Lagomorpha*. In: ALVES, P. C. & FERRAND, N. & HACKLÄNDER, K., Hrsg.: *Lagomorph Biology. Evolution, Ecology, and Conservation*. Berlin/Heidelberg: Springer-Verlag.

COX, B. & DIXON, D. & GARDINER, B. & SAVAGE, R. J. G., 1989: *Dinosaurier und andere Tiere der Vorzeit. Die große Enzyklopädie der prähistorischen Tierwelt*. München: Mosaik Verlag GmbH.

DAWSON, A. G., 1992: *Ice Age Earth. Late Quaternary geology and climate*. New York/London: Routledge.

DÖPPES, D., 1997: *Die jungpleistozäne Säugetierfauna der Gudenushöhle (Niederösterreich)*. In: *Wissenschaftliche Mitteilungen aus dem Niederösterreichischen Landesmuseum*, 10.

DÖPPES, D., Hrsg., 1997: *Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs. Ein Katalog der wichtigsten Fossilfundstellen und ihrer Faunen*. Wien: Verlag der österreichischen Akademie der Wissenschaften.

DÖPPES, D. & NAGEL, D., 1997: *Die Arvicoliden der Teufelsrast-Knochenfunde im Kremszwickl*. In: *Wissenschaftliche Mitteilungen aus dem Niederösterreichischen Landesmuseum*, 10.

EBERS, E., 1957: *Vom großen Eiszeitalter*. Berlin/Göttingen/Heidelberg: Springer Verlag.

EHLERS, J., 1998: *Die Klimaentwicklung von den Anfängen bis zum Holozän*. In: LOZÁN, J. L. & GRASSL, H. & HUPFER, P., Hrsg.: *Warnsignal Klima. Wissenschaftliche Fakten*. Hamburg: Wissenschaftliche Auswertungen.

EHLERS, J., 2011: *Das Eiszeitalter*. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.

ENGESSER, B. & FEJFAR, O. & MAJOR, P., 1996: *Das Mammut und seine ausgestorbenen Verwandten*. Basel: Veröffentlichungen aus dem Naturhistorischen Museum Basel.

FLADERER, F. A., 1992: *Neue Funde von Steppenpfeifhasen (*Ochotona pusilla*) und Schneehasen (*Lepus timidus*) im Spätpleistozän der Ostalpen*. In: NAGEL, D. & RABEDER, G., Hrsg.: *Das Nixloch bei Losenstein-Ternberg*. Wien: Österreichische Akademie der Wissenschaften.

FRAEDRICH, W., 1996: *Spuren der Eiszeit. Landschaftsformen in Europa*. Berlin/Heidelberg: Springer Verlag.

FRENZEL, B., 1990: *Die Vegetationsentwicklung im Eiszeitalter*. In: LIEDTKE, H., Hrsg.: *Eiszeitforschung*. Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft.

GARUTT, W. E., 1964: *Das Mammut. Mammuthus primigenius (Blumenbach)*. Wittenberg Lutherstadt: Ziemsen.

GRIBBIN, J. & GRIBBIN, M., 1992: *Kinder der Eiszeit. Beeinflußt das Klima die Evolution des Menschen?*. Basel: Birkhäuser Verlag.

GROVES, C. P., 1997: *Die Nashörner – Stammesgeschichte und Verwandtschaft*. In: *Die Nashörner. Begegnung mit urzeitlichen Kolossen*. Fürth: Filander Verlag GmbH.

HANSCH, W., 2000: *Eiszeitalter*. In: HANSCH, W., Hrsg.: *Eiszeit – Mammut, Urmensch... Und wie weiter?*. Heilbronn: Städtische Museen Heilbronn.

HANTKE, R., 1978: *Eiszeitalter. Die jüngste Erdgeschichte der Schweiz und ihrer Nachbargebiete (Band I)*. Thun: Ott Verlag.

HAYNES, G., 1991: *Mammoths, mastodonts, and elephants. Biology, behavior, and the fossil record*. Cambridge/New York/Port Chester/Melbourne/Sydney: Cambridge University Press.

IMBRIE, J. & PALMER-IMBRIE, K., 1981: *Die Eiszeiten. Naturgewalten verändern unsere Welt*. Düsseldorf/Wien: Econ Verlag GmbH.

JARRELL, G. H. & FREDGA, K., 1993: *How many kinds of lemmings? A taxonomic overview*. In: STENSETH, N. C. & IMS, R. A., Hrsg.: *The biology of lemmings*. London/San Diego/New York/Boston/Sydney/Tokyo/Toronto: The Linnean Society of London.

KAHLKE, H., 1955: *Großsäugetiere im Eiszeitalter. Lebensbilder nach mitteleuropäischen Funden*. Leipzig/Jena: Urania-Verlag.

KAHLKE, H., 1981: *Das Eiszeitalter*. Leipzig/Jena/Berlin: Urania-Verlag.

KAHLKE, R., 1994: *Die Entstehungs-, Entwicklungs- und Verbreitungsgeschichte des oberpleistozänen Mammuthus-Coelodonta-Faunenkomplexes in Eurasien (Großsäuger)*. Frankfurt am Main: Verlag Waldemar Kramer.

KAHLKE, R. & MOL, D., 2005: *Eiszeitliche Großsäugetiere der Sibirischen Arktis. Die Cerpalex-Mammuthus-Expeditionen auf Tajmyr*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele und Obermiller).

KALTHOFF, D. C., 1999: *Jungpleistozäne Murmeltiere (Rodentia, Sciuridae) vom Mittelrhein (Deutschland) und ihre verwandtschaftlichen Beziehungen zu den beiden rezenten europäischen Arten*. In: PRELEUTHNER, M. & AUBRECHT,

G., Red.: *Murmeltiere*. Linz: Biologiezentrum des oberösterreichischen Landesmuseums.

KLOSTERMANN, J., 1999: *Das Klima im Eiszeitalter*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.

KOENIGSWALD, VON W., 1980: *Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia)*. Frankfurt am Main: Verlag Waldemar Kramer.

KOENIGSWALD, VON W., 1981: *Jagdtiere und Jäger der Eiszeit. Fossilien und Bildwerke*. Stuttgart: Konrad Theiss Verlag GmbH.

KOENIGSWALD, VON W., 1982: *Stammesgeschichte und Schmelzmuster*. In: NIETHAMMER, J. & KRAPP, F., Hrsg.: *Handbuch der Säugetiere Europas 2/1. Nagetiere II*. Wiesbaden: Adademische Verlagsgesellschaft, 1982.

KOENIGSWALD, VON W., 2000a: *Hat der Mensch das Aussterben der großen pleistozänen Pflanzenfresser verursacht?* In: Bayrische Landesanstalt für Wald und Fortwirtschaft: *Großtiere als Landschaftsgestalter – Wunsch oder Wirklichkeit? Berichte aus der LWF*, 27.

KOENIGSWALD, VON W., 2000b: *Säugetiere des quartären Eiszeitalters in Mitteleuropa*. In: Hansch, Wolfgang (Hrsg.): *Eiszeit – Mammut, Urmensch... Und wie weiter?*. Heilbronn: Städtische Museen Heilbronn.

KOENIGSWALD, VON W., 2002: *Lebendige Eiszeit. Klima und Tierwelt in Wandel*. Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft.

KOWALSKI, K., 1967: *The Pleistocene Extinction of Mammals in Europe*. In: MARTIN, P. S. & WRIGHT JR., H. E., Hrsg.: *Pleistocene Extinctions. The Search for a Cause*. New Haven/London: Yale University Press.

KOWALSKI, K., 1986: *Die Tierwelt des Eiszeitalters*. Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft.

KOWALSKI, K., 1992: *Remarks on the zoogeography of Quaternary rodents in Europe*. In: KOENIGSWALD, VON W., & WERDELIN, L., Hrsg.: *Mammalian*

Migration and Dispersal Events in the European Quaternary. Frankfurt am Main: Courier Forschungsinstitut Senckenberg.

LANG, G., 1994: *Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. Methoden und Ergebnisse*. Jena/Stuttgart/New York: Gustav Fischer Verlag.

LISTER, A. & BAHN, P., 1994: *Mammoths*. London: Marshall Editions Developments Limited.

LITT, T., 2007: *Das Quartär als chronostratigraphische Einheit*. In: LITT, T., Hrsg.: *Eiszeitalter und Gegenwart. Quaternary Science Journal*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 56.

LITT, T. & BEHRE, K. & MEYER, K. & STEPHAN, H. & WANSA, S., 2007: *Stratigraphische Begriffe für das Quartär des norddeutschen Vereisungsgebietes*. In: LITT, T., Hrsg.: *Eiszeitalter und Gegenwart. Quaternary Science Journal*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 56.

LOPEZ-MARTINEZ, N., 2008: *The Lagomorph Fossil Record and the Origin of the European Rabbit*. In: ALVES, P. C. & FERRAND, N. & HACKLÄNDER, K., Hrsg.: *Lagomorph Biology. Evolution, Ecology, and Conservation*. Berlin/Heidelberg: Springer-Verlag.

MARTIN, P. S., 1967: *Prehistoric Overkill*. In: MARTIN, P. S. & WRIGHT JR., H. E., Hrsg.: *Pleistocene Extinctions. The Search for a Cause*. New Haven/London: Yale University Press.

NAGEL, D., 1997: *Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) der Schusterlucke im Kremszwinkel (Niederösterreich)*. In: *Wissenschaftliche Mitteilungen aus dem Niederösterreichischen Landesmuseum*, 10.

NIETHAMMER, J. & KRAPP, F., Hrsg., 1982: *Handbuch der Säugetiere Europas 2/1. Nagetiere II*. Wiesbaden: Akademische Verlagsgesellschaft.

PROBST, E., 2009: *Höhlenlöwen. Raubkatzen im Eiszeitalter*. Norderstedt: Grin Verlag.

PROBST, S. & SMIRNOV, N. & FEDEROV, V. B. & SOMMER, R. S. & STILLER, M. & NAGEL, D. & KNAPP, M. & HOFREITER, M., 2010:

Influence of Climate Warming on Arctic Mammals? New Insights from Ancient DNA Studies of the Collared Lemming Dicrostonyx torquatus. In: PLoS ONE, 5.

SCHWARZBACH, M., 1974: *Das Klima der Vorzeit. Eine Einführung in die Paläoklimatologie.* Stuttgart: Ferdinand Enke Verlag.

SIEGFRIED, P., 1983: *Eiszeitliche Säugetiere. Eine Osteologie pleistozäner Großsäuger.* Münster: Verein der Geologie-Studenten.

SIROCKO, F., Hrsg., 2009: *Wetter, Klima, Menschheitsentwicklung. Von der Eiszeit bis ins 21. Jahrhundert.* Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft.

STANLEY, S. M., 2001: *Historische Geologie.* Heidelberg/Berlin: Spektrum Akademischer Verlag GmbH.

STENSETH, N. C. & IMS, R. A., 1993: *The biology of lemmings: a conclusion with a look to future challenges.* In: STENSETH, N. C. & IMS, R. A., Hrsg.: *The biology of lemmings.* London/San Diego/New York/Boston/Sydney/Tokyo/Toronto: The Linnean Society of London.

STENSETH, N. C. & IMS, R. A., 1993: *The evolutionary history and distribution of lemmings – an introduction.* In: STENSETH, N. C. & IMS, R. A., Hrsg.: *The biology of lemmings.* London/San Diego/New York/Boston/Sydney/Tokyo/Toronto: The Linnean Society of London.

STUART, A. J. & KOSINTSEV, P. A. & HIGHAM, T. F. G. & LISTER, A. M., 2004: *Pleistocene to Holocene extinction dynamics in giant deer and woolly mammoth.* In: *Nature. International weekly journal of science*, 431.

THENIUS, E., 1974: *Eiszeiten – einst und jetzt. Ursachen und Wirkungen.* Stuttgart: Franckh'sche Verlagshandlung, W. Keller.

THOME, K. N., 1998: *Einführung in das Quartär. Das Zeitalter der Gletscher.* Berlin/Heidelberg: Springer Verlag.

TURNER, A., 1997: *The big cats and their fossil relatives. An illustrated guide to their evolution and natural history.* New York: Columbia University Press.

WALDERS, M., 1987: *Evolution. Die Nashörner der Eiszeit*. Westfalen: Landschaftsverband Westfalen-Lippe.

WENIGER, G., 2000: *Der Mensch aus dem Neandertal*. In: Hansch, Wolfgang (Hrsg.): *Eiszeit – Mammut, Urmensch... Und wie weiter?*. Heilbronn: Städtische Museen Heilbronn.

WERFER, G., 1998: *Ursachen der Klimaschwankungen im Quartär*. In: LOZÁN, J. L. & GRASSL, H. & HUPFER, P., Hrsg.: *Warnsignal Klima. Wissenschaftliche Fakten*. Hamburg: Wissenschaftliche Auswertungen.

WILSON, R. C. L. & DRURY, S. A. & CHAPMAN, J. L., 2000: *The Great Ice Age. Climate Change and Life*. London: The Open University.

Anhang

Tafel 1

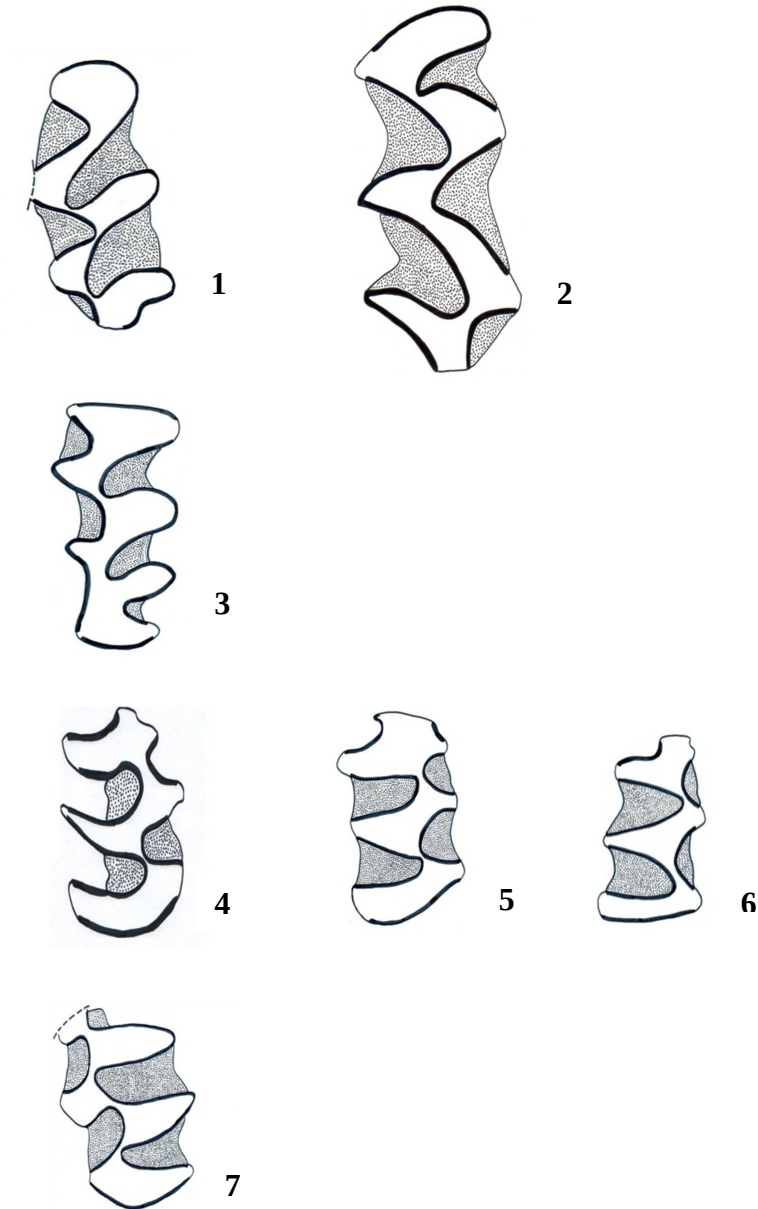


Abbildung 3: Fig. 1-2: Morphotyp am M^1 von *Microtus agrestis* aus Lindabrunn. Fig. 3: Morphotyp am M^3 von *Clethrionomys glareolus* aus Lindabrunn. Fig. 4-7: Morphotypen von M_1 und M_3 von *Lemmus lemmus* aus Lindabrunn.

Fig. 1 – aus der Schichtlage A; Fig. 2 – aus der Gruppe C mit der Abtiefung von DOK 11 auf DOK 12; Fig. 3 – aus der Gruppe B mit der Abtiefung von DOK 11 auf DOK 12; Fig. 4 – aus der Gruppe A mit der Abtiefung von DOK 16; Fig. 5-7 – aus der Gruppe B mit der Abtiefung von DOK 12 auf DOK 13.

Tafel 2

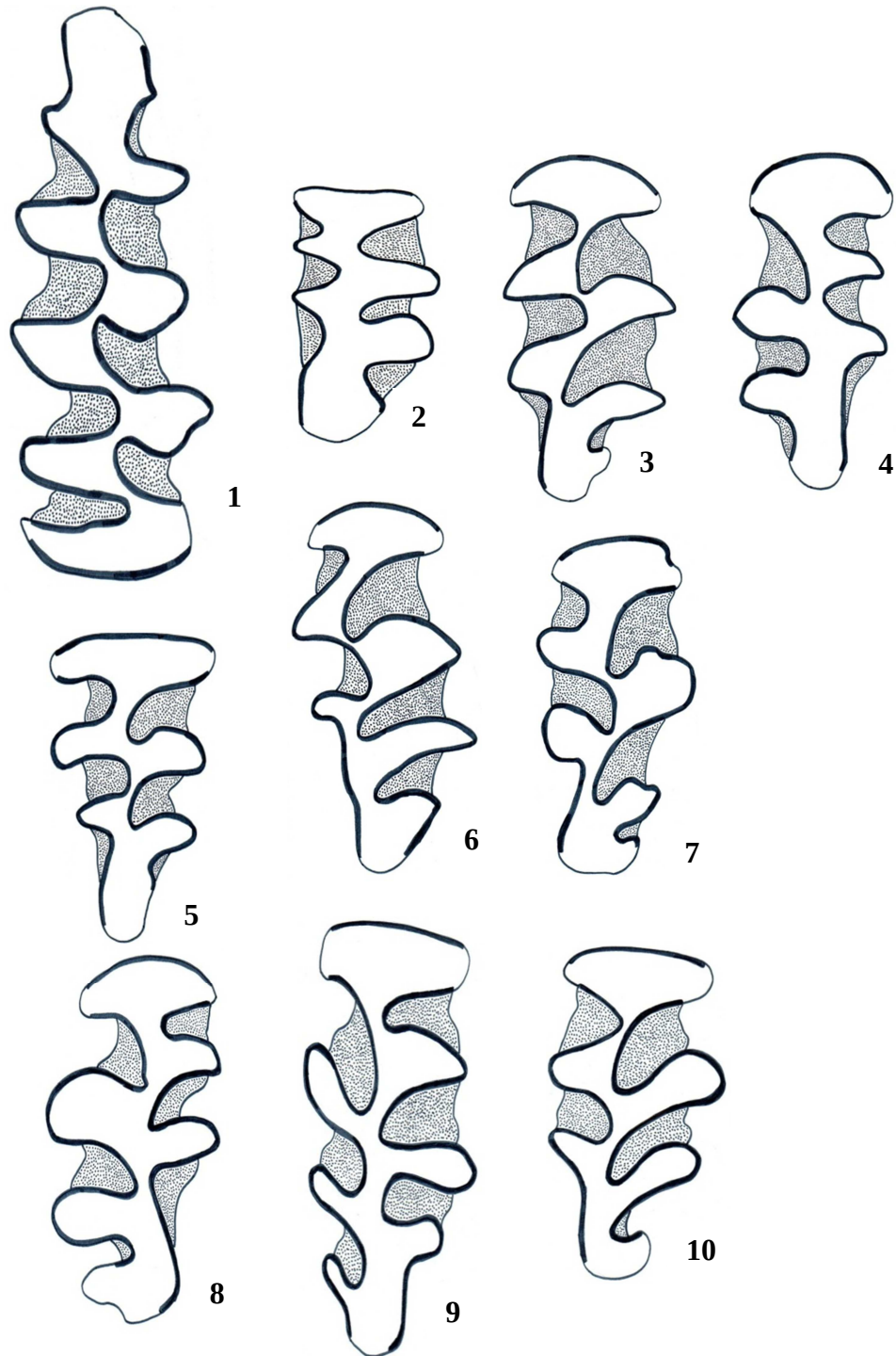


Abbildung 4: Fig. 1: Morphotyp am M_1 von *Microtus arvalis* aus Lindabrunn. Fig. 2-10: Morphotypen von M^3 von *Microtus arvalis* aus Lindabrunn.

Fig. 1 – aus der Gruppe mit der Abtiefung von DOK 11 auf DOK 12; Fig. 2 – aus der Schichtlage A; Fig. 3-5 – aus der Gruppe B mit der Abtiefung von DOK 12 auf 13; Fig. 6 – aus der Gruppe B mit der Abtiefung von DOK 11 auf DOK 12; Fig. 7-10 – aus der Gruppe C mit der Abtiefung von DOK 11 auf DOK 12.

Tafel 3

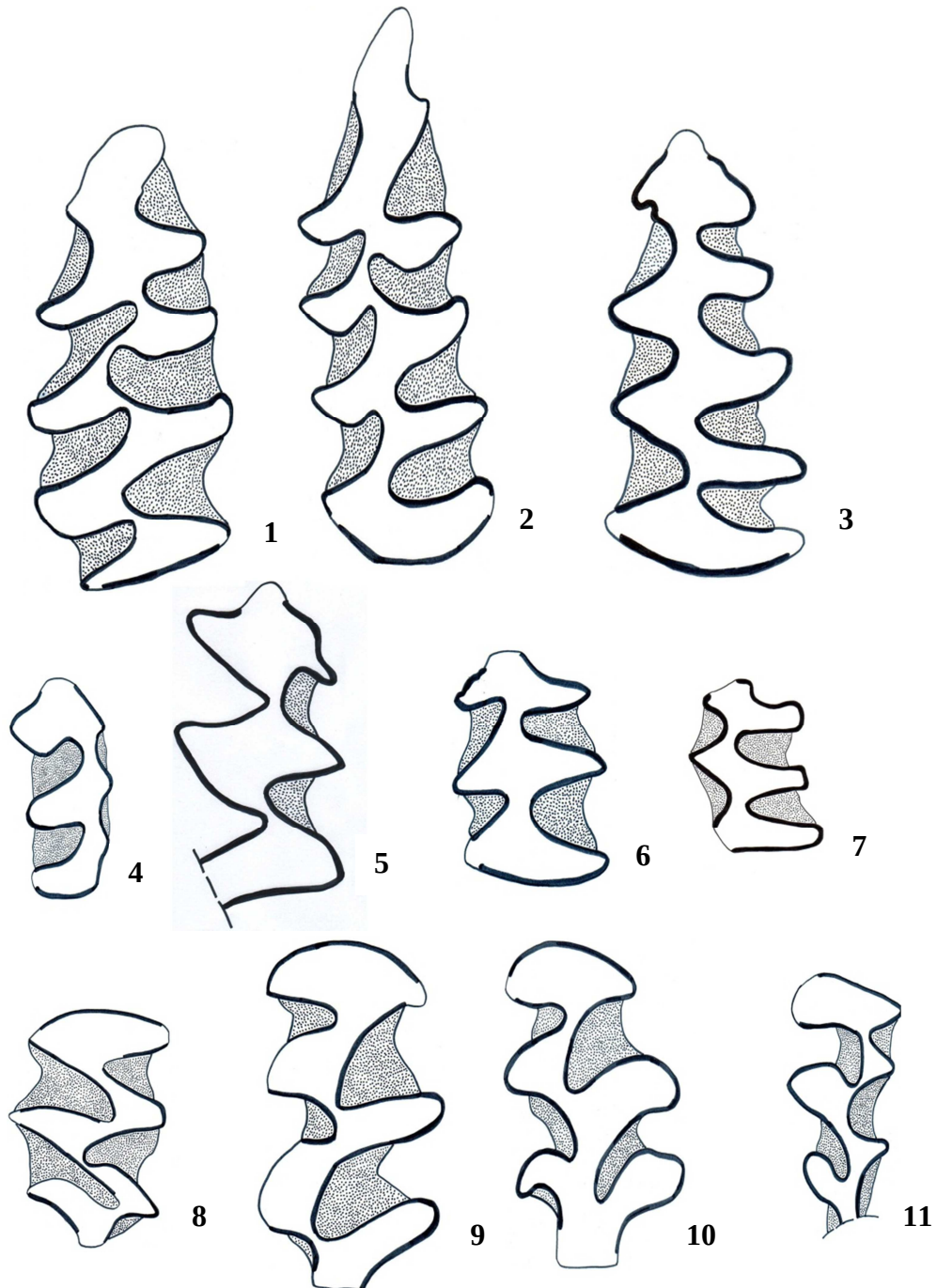


Abbildung 5: Fig. 1-3: Morphotypen am M_1 von *Microtus nivalis* aus Lindabrunn. Fig. 4-7: Morphotypen am M_3 von *Microtus nivalis* aus Lindabrunn. Fig. 8-10: Morphotypen am M^1 von *Microtus nivalis* aus Lindabrunn. Fig. 11. Morphotyp am M^3 von *Microtus nivalis* aus Lindabrunn. Fig. 1-2 – aus der Gruppe B mit der Abtiefung von DOK 12 auf DOK 13; Fig. 3 – aus der Gruppe C mit der Abtiefung von DOK 11 auf DOK 12; Fig. 4-7 – aus der Gruppe C mit der Abtiefung von DOK 11 auf DOK 12; Fig. 8 – aus der Schichtlage A; Fig. 9 – aus der Gruppe mit der Abtiefung von DOK 12 auf DOK 13; Fig. 10 – aus der Gruppe C mit der Abtiefung von DOK 11 auf DOK 12; Fig. 11 – aus der Gruppe mit der Abtiefung von DOK auf DOK.

Tafel 4

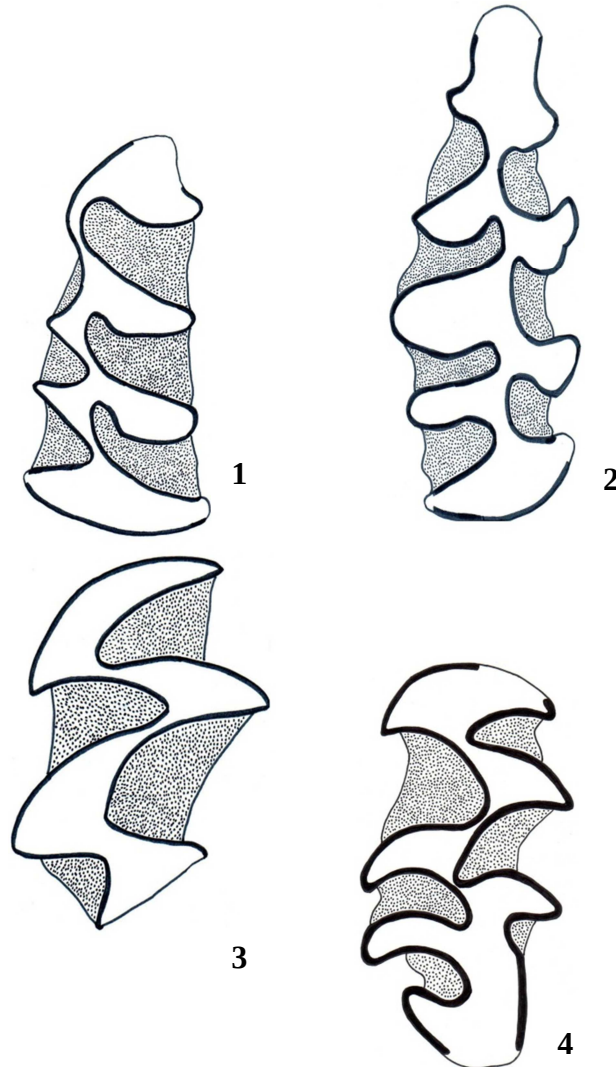


Abbildung 6: Fig. 1-2: Morphotypen am M_1 von *Microtus oeconomus* aus Lindabrunn. Fig. 3: Morphotyp am M^2 von *Microtus oeconomus* aus Lindabrunn. Fig. 4: Morphotyp am M^3 von *Microtus oeconomus* aus Lindabrunn.

Fig. 1 – aus der Gruppe A mit der Abtiefung von DOK 16; Fig. 2 – aus der Gruppe C mit der Abtiefung von DOK 11 auf DOK 12; Fig. 3 – aus der Gruppe A mit der Abtiefung von DOK 16; Fig. 4 – aus der Gruppe C mit der Abtiefung von DOK 11 auf DOK 12.

Abstract

Keywords

Jungpleistozän, Holozän, Ursachen für die Eiszeiten, Säugetierfaunen Europas der letzten 15.000 Jahre, Kleinsäuger aus Lindabrunn, Aussterben, Faunenaustausch, Einflussnahme des Menschen

Der erste Teil meiner Diplomarbeit widmet sich dem noch heute andauernden Eiszeitalter. Dabei wird die zeitliche Gliederung des Quartärs erörtert und auf die Ursachen dieser Klimaschwankungen im jüngsten Abschnitt der Erdgeschichte eingegangen. Wichtige Parameter hierbei sind die Plattentektonik, die orbitale Konstellation zwischen Erde und Sonne, Veränderungen der Sonnenaktivität, Treibhausgase, Biomasse sowie die interne Variabilität des Klimas, die alle zusammen das Klima maßgeblich beeinflussen. Im Zuge dieser Klimaschwankungen im Eiszeitalter werden die abwechselnden Kalt- und Warmphasen näher diskutiert. Europa selbst nimmt aufgrund seiner zentralen Lage eine besondere Stellung ein.

Der zweite Teil befasst sich mit der Säugetierfauna der letzten 15.000 Jahre in Europa. Die Großsäugetiere in diesem Zeitabschnitt sind besonders imposant. Über ihre Abstammung, ihr Aussehen sowie ihre Lebensweise – sofern man diese mit Hilfe der fossilen Funde auch rekonstruieren kann – soll ein kurzer Überblick gegeben werden. Neben den Großsäugetieren sind die Kleinsäugetiere von Bedeutung, da sie, vor allem die Arvicoliden unter den Rodentia, als Klimaanzeiger fungieren. Ihr heutiges Verbreitungsgebiet und ihre Ökologie liefern wichtige Hinweise über die damaligen Klimaverhältnisse sowie das Landschaftsbild. Die Arvicolidenfunde von Lindabrunn am Ende des Jungpleistozäns bestätigen das Vorkommen dieser Kleinsäugetiere in Österreich.

Im Anschluss werden im letzten Teil dieser Arbeit das Aussterben beziehungsweise das Verschwinden der Säugetierfauna untersucht. Hinsichtlich des Massenaussterbens am Ende des Jungpleistozäns beziehungsweise am Beginn

des Holozäns ist zwischen lokalem und endgültigem Aussterben zu unterscheiden. Ob der Mensch nun wirklich am Aussterben der Großsäugetiere die Schuld trägt, wird erforscht, denn der Mensch vergrößert zunehmend seit dem letzten Abschnitt des Quartärs seinen Einfluss auf die Artenzusammensetzung.

The first part of my diploma thesis is concerned with the latest Ice Age. It focuses on the chronological structure of the Quaternary period and the causes of climate fluctuations in the recent historical period of the Earth. Plate tectonics, the orbital constellation between the Earth and the Sun, changes in solar activity, greenhouse gasses, biomass and the internal variability of the climate are regarded as essential parameters, which have been affecting our climate significantly. Referring to the climate fluctuations of the Ice Age, the alternating glacial and interglacial phases are discussed in detail. Due to its central location, Europe takes a special position in this context.

The second part deals with the European mammalian fauna throughout the past 15.000 years. The large mammals of this period are particularly impressive. Therefore, a brief overview will be given of their ancestry, appearance and lifestyle, if procurable by means of reconstructing findings of fossils. In addition to large mammals, small mammals are highly relevant as well, due to the fact that they function as climate indicators, especially the arvicolids among the Rodentia. Their current distribution and ecology provide fundamental evidence of the climate and landscape of that time. The relic arvicolids of Lindabrunn, dating from the end of Pleistocene, confirm the existence of small mammals in Austria.

Subsequently, the last part of my thesis will comprise an examination of the extinction and the disappearance of the mammalian fauna. In regard to the mass extinction at the end of Pleistocene or the beginning of Holocene, a distinction has to be made between local and final extinction. Whether the human being is to be blamed for the extinction of large mammals, is being explored at present, as the human being has been influencing the assemblage of species progressively since the last Quaternary period.

Первая часть моей дипломной работы посвящена ледниковому периоду, продолжающемуся до сегодняшнего дня. В ней также рассмотрена временная структура четвертичного периода, обсуждаются причины колебаний климата в недавний период истории Земли. Важными параметрами, оказывающими значительное влияние на климат, являются тектоника литосферных плит, орбитальное расположение Земли и Солнца, изменения активности солнца, парниковые газы, биомасса и внутренние из климатические изменения. Среди климатических колебаний ледникового периода подробно рассмотрены фазы похолоданий и потеплений. Европе, в силу ее центрального расположения, в работе уделено особое внимание.

Вторая часть работы посвящена фауне млекопитающих Европы в последние 15.000 лет. Крупные млекопитающие этой эпохи являются особенно импозантными. Дан краткий экскурс об их происхождении, внешнем виде и поведении, насколько их позволяет реконструировать анализ окаменелостей. Наряду с крупными млекопитающими, важным источником информации об изменениях климата прежних времен являются мелкие млекопитающие, прежде всего полёвки из отряда грызунов. Их сегодняшние ареал и экология дают нам важную информацию о прошлых климатических условиях и ландшафтах. Находки остатков полёвок в Линдабрунне, датированные концом Плейстоцена, являются доказательством прежнего существования этих мелких млекопитающих в Австрии.

В заключении этой дипломной работы исследовано вымирание или исчезновение ряда представителей животного мира млекопитающих. На предмет массового вымирания на границе Плейстоцена и Голоцена следует различать локальное и окончательное вымирание. Исследуется, стоит ли за вымиранием млекопитающих человек, так как его деятельность в последней части четвертичного периода приобретает все большее влияние на видовой состав фауны.

Lebenslauf

Persönliche Daten

Name: Klaudia Wendl
Adresse: Thonetgasse 30
1220 Wien
Telefon: 06645279720
E-Mail: klaudiawendl@gmx.at
Staatsangehörigkeit: Österreich
Geburtsdatum: 26. Mai 1988 in Waidhofen/Thaya

Ausbildung

02/2010 – 07/2010 *Auslandssemester in Char'kov (Ukraine)*
Char'kovskij Politechničeskij Universitet

10/2006 – 10/2011 *Lehramtsstudium Biologie und Russisch*
Universität Wien

09/1998 – 06/2006 *Allgemeinbildende höhere Schule*
Humanistischer Zweig
Russisch als zweite lebende Fremdsprache

Weitere Qualifikationen

Sprachen Deutsch (Muttersprache)
Englisch (fließend in Wort und Schrift)
Russisch (fließend in Wort und Schrift)
EDV MS-Office

Interessen

Lesen, Russisch (insbesondere Kultur und Sprache), Natur, Tiere