

## Überlegungen zum Aussterben der pleistozänen Megafauna <sup>1)</sup>

von Georg Menting, Lippstadt

### 1. Einführung

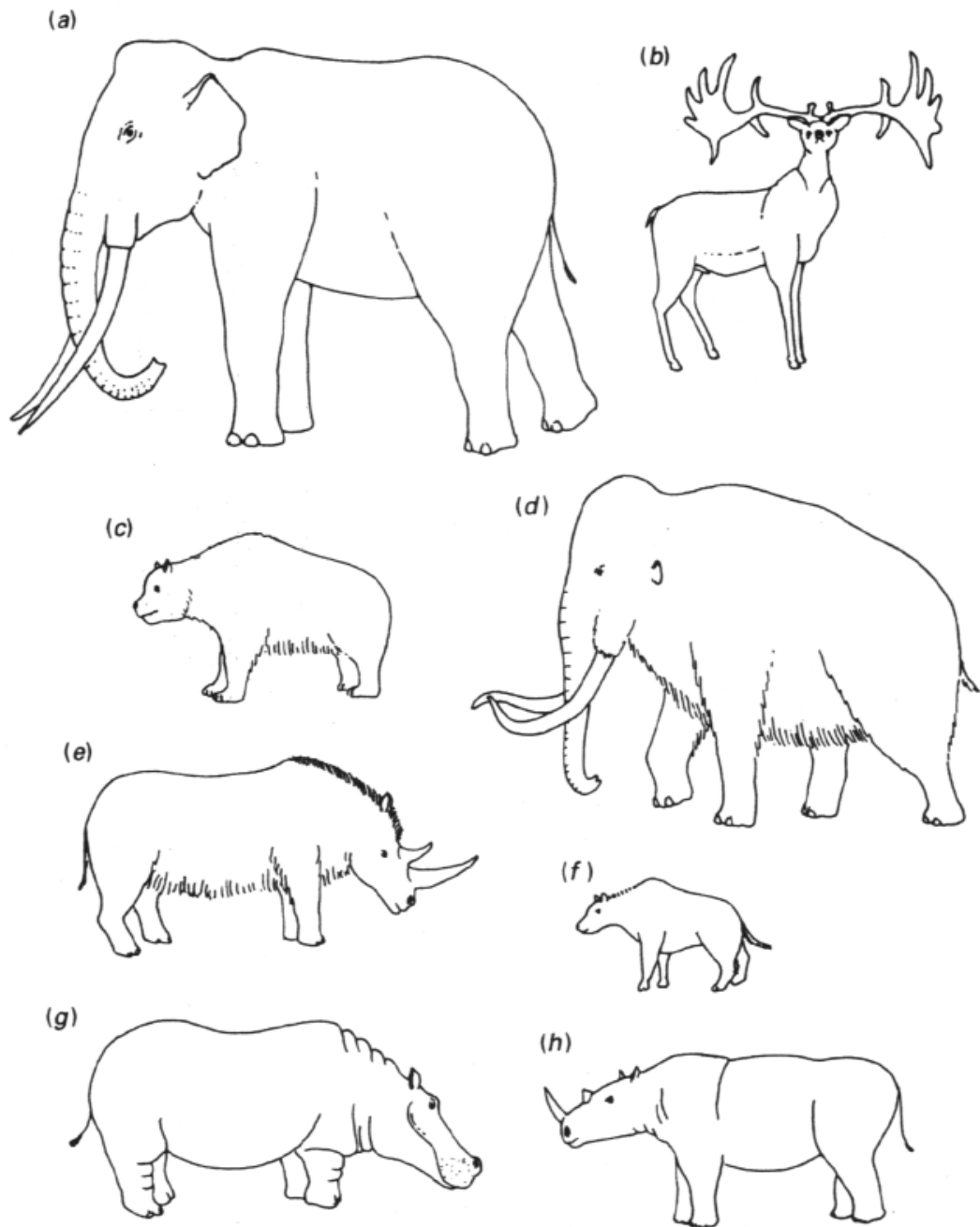
Obwohl das Aussterben der pleistozänen Megafauna, d. h. der Großsäuger des Eiszeitalters nicht zu den fünf größten auch als »big five« bekannten Massensterben der Erdgeschichte gezählt wird, ist es von besonderer paläontologischer Bedeutung. Dies kann damit erklärt werden, dass es sich um das erdgeschichtlich jüngste Massensterben handelt und dass bei diesem Massensterben erstmals diskutiert wird, ob der Mensch eine Rolle bei seiner Verursachung gespielt hat. Insbesondere seit der amerikanische Paläontologe PAUL S. MARTIN sich Mitte der sechziger Jahre mit der sogenannten Overkillhypothese vehement dafür stark gemacht hat, dass steinzeitliche Großwildjäger und nicht klimatische Veränderungen für das Massensterben der großen Landsäugetiere verantwortlich sind, wird in der Paläontologie heftig über die Ursachen dieses Massensterbens gestritten [vgl. STANLEY 1989].

In letzter Zeit haben sich auch dem Naturschutz nahestehende Autoren an dieser Diskussion beteiligt [z. B. REMMERT 1988; GEISER 1992; BUNZEL-DRÜKE 1997; SCHÜLE & SCHUSTER 1997]. Kennzeichnend für diese Diskussionsbeiträge ist die »unkritische Akzeptanz« mit der die Overkillhypothese aufgegriffen und zur Legitimation von umstrittenen Pflegekonzepten des Naturschutzes benutzt wird [SUCHANTKE 1996]. Der Hintergrund ist dabei folgender [vgl. hierzu auch MENTING 1999]:

Bisher hat der Naturschutz versucht, seinen aufwendigen Kampf gegen die natürliche Sukzession damit zu rechtfertigen, dass er dem Schutz oder der Wiederherstellung von Strukturen der traditionellen Kulturlandschaft diene. Von Seiten anderer Landschaftsnutzer wurde in letzter Zeit jedoch zunehmend kritisiert, dass mit den Pflegemaßnahmen die natürliche (Rück-)Entwicklung zu Wald verhindert werde. Jetzt glauben einige Naturschützer eine bessere Legitimation für die in die Kritik geratenen Pflegekonzepte gefunden zu haben. Neuerdings wird behauptet, dass die Pflegemaßnahmen dazu dienen, die Funktion der ausgestorbenen pleistozänen Megafauna zu ersetzen. Diese Großsäuger sollen während der Warmzeiten des Eiszeitalters dafür gesorgt haben, dass die mitteleuropäische Naturlandschaft sich nicht vollständig bewalden konnte, sondern eine halb offene Naturlandschaft war. Erst nach dem Verschwinden der großen Weidegänger am Ende des Eiszeitalters soll sich Mitteleuropa in eine weitgehend geschlossene Waldlandschaft verwandelt haben. Diese Waldlandschaft ist aber nach der neuen Auffassung des Naturschutzes nicht natürlich. Sie habe nur entstehen können, weil steinzeitliche Großwildjäger die pleistozäne Megafauna ausgerottet hätten. Aus dieser Perspektive ersetzen die Pflegemaßnahmen des Naturschutzes daher nur die Weidetätigkeit der ausgerotteten (warmzeitlichen) Großsäuger.

In Wirklichkeit ist die Sachlage aber keineswegs so klar. So ist zum einen umstritten, ob die großen Weidegänger der pleistozänen Warmzeiten tatsächlich eine weitgehende Bewaldung der mitteleuropäischen Naturlandschaft verhindert haben [hierzu z. B. MAY 1993; ELLENBERG 1996; POTT 1997]. Zum anderen ist weiterhin ungeklärt, ob das Aussterben der pleistozänen Megafauna durch menschliche Aktivitäten (Overkillhypothese) oder klimatische Veränderungen (Klimahypothese) verur-

<sup>1</sup> Aktualisierte Fassung eines ursprünglich in der Zeitschrift »Natur und Museum« (07/2000) veröffentlichten Beitrages.



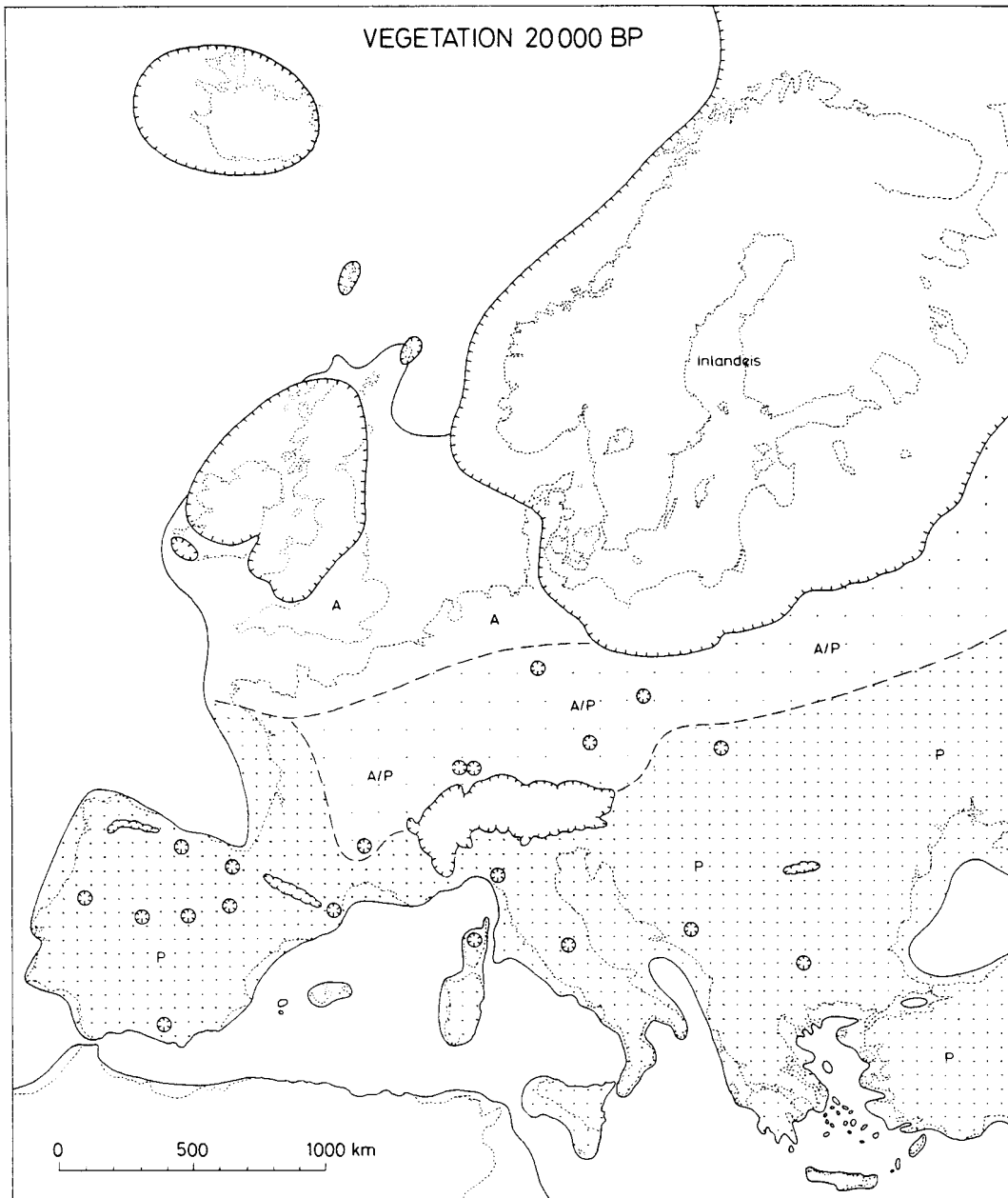
**Abb. 1:** Repräsentative Arten der spätpleistozänen Megafauna in Mitteleuropa: a) Waldelefant b) Riesenhirsch c) Höhlenbär d) Mammut e) Wollnashorn f) Höhlenhyäne g) Flußpferd h) Steppennashorn [aus STUART 1991].

sacht wurde. In letzter Zeit werden sogar verstärkt Stimmen laut, die eine Naturkatastrophe am Ende des Eiszeitalters für das Aussterben der pleistozänen Megafauna verantwortlich machen. Anlässlich der unkritischen Rezeption der Overkillhypothese durch verschiedene, dem Naturschutz nahestehender Autoren soll in diesem Beitrag die Frage nach den Ursachen des pleistozänen Massensterbens nochmals aufgegriffen und der aktuelle Stand der Diskussion dargestellt werden. Bevor die verschiedenen Aussterbeszenarien diskutiert werden, sollen zunächst die Arten und Lebensräume der pleistozänen Megafauna kurz beschrieben werden.

## 2. Arten und Lebensräume der pleistozänen Megafauna

Während des gesamten Eiszeitalters lebten in allen Kontinenten der Erde eine Vielzahl von großen Säugetieren, die seit dem Ende der letzten Eiszeit entweder ausgestorben sind oder deren rezentes Vorkommen auf einzelne Erdteile beschränkt ist: Es gab »Biber von der Größe eines Bären, Bisons, deren Hörner eine Spannweite von zwei Metern hatten, sechs Meter große Bodenfaultiere (...), gegen die deren heutige Verwandte wie Zwerge wirken und eine ganze Schar weiterer Formen, die nach unseren Maßstäben gigantisch anmuten« [STANLEY 1989]. In allen Kontinenten herrschte eine Vielfalt an großen Säugetieren wie sie unter heutigen Verhältnissen nur noch in den Savannen Ostafrikas zu finden ist. Auch in Mitteleuropa werden über 30 Arten – darunter die »Symbolarten« des Eiszeitalters Mammut und Wollnashorn – zur ursprünglichen Megafauna gezählt, wobei hier nach MARTIN [1984] Säugetiere ab einem Gewicht von ca. 44 kg ( $\approx$  100 pounds) berücksichtigt sind (vgl. **Abb. 1**).

Die tatsächlichen Verhältnisse etwas vereinfachend kann man in Mitteleuropa Großsäuger, die vorwiegend in Kaltzeiten lebten, von solchen unterscheiden, die vorwiegend in Warmzeiten vorkamen. Zu den an Kälte angepassten Arten zählen: Mammut (*Mammuthus primigenius*), Wollnashorn (*Coelodonta antiquitatis*), Moschusochse (*Ovibos moschatus*) oder Rentier (*Rangifer tarandus*). An warme oder gemäßigte Klimate angepasst waren Waldelefant (*Elephas antiquus*), Waldnashorn (*Dicerorhinus kirchbergensis*), Wasserbüffel (*Bubalus murrensis*) oder Flusspferd (*Hippopotamus amphibius*). Weitere Pflanzenfresser wie Wildpferd (*Equus ferus*), Steppenwisent (*Bison priscus*), Auerochse (*Bos primigenius*), Riesenhirsch (*Megaloceros giganteus*) oder Höhlenbär (*Ursus spelaeus*) lassen sich weniger eindeutig Kalt- oder Warmzeiten zuordnen, weil sie geringere Temperaturbindungen aufweisen. Hinzu kommen ausgestorbene Beutegreifer wie Höhlenlöwe (*Panthera leo spelaea*), Höhlenhyäne (*Crocuta crocuta spelaea*) oder Säbelzahnkatze (*Homotherium latidens*), die vermutlich ebenfalls bezüglich ihres klimatischen Optimums über ein breites Spektrum verfügten. (Zu den klimatischen Ansprüchen der Säugetiere des Eiszeitalters vgl. z. B. die Arbeiten von KOWALSKI 1986, VON KOENIGSBERG 1988, STORCH 1992, KAHLKE 1994 u. BUNZEL-DRÜKE 1997). Die an unterschiedliche Klimate angepassten Großsäuger sollen den mehrfachen Wechsel zwischen Kalt- und Warmzeiten während des Eiszeitalters durch Nord-Süd-Wanderungen überlebt haben. In Europa/Westasien waren dies aufgrund der geographischen Barrieren und des Kontinentalitätsgefälles allerdings in erster Linie Nordost/Südwest-, Nordwest/Südost- und Ost/West-Wanderungen [vgl. HÜNERMANN 1987, KAHLKE 1992, VON KOENIGSWALD 1998]. Typischer Lebensraum der kaltzeitlichen Megafauna war die sogenannte Steppentundra oder »Mammutsteppe« (vgl. **Abb. 2**), eine fruchtbare waldarme Krautsteppe, die »eher mit den Almen der Hochgebirge als mit der arktischen Tun-



**Abb. 2:** Die Vegetation Europas um 20.000 BP im Würm-Hochglazial zur Zeit maximaler Eisdehnung. In der Letzten Phase des Hochglazials, die dem Spätglazial unmittelbar vorausging, herrschten in Europa Vegetationstypen, die an extrem winterkalte und trockene Bedingungen angepasst waren. A = arktische Vegetation; A/P = Steppentundra; P = Steppen, mit weit zerstreuten isolierten Gehölzvorkommen [aus Lang 1994].

dra zu vergleichen ist« [VON KOENIGSWALD 1998]. Das Vorhandensein steppenartiger Elemente in der Mammutsteppe ist u. a. dadurch bedingt, dass die Kaltzeiten gegenüber den Warmzeiten extrem niederschlagsarm waren. Typischer Lebensraum der warmzeitlichen Megafauna waren Eichen-Mischwälder mit klimatisch anspruchsvollen Gehölzen wie Linden und Eiben, die aufgrund der wärmeren Temperaturen während der Interglaziale und der Beweidung durch Großsäuger, vermutlich etwas lichter als holozäne Waldgesellschaften waren.

### 3. Das große Sterben der pleistozänen Megafauna

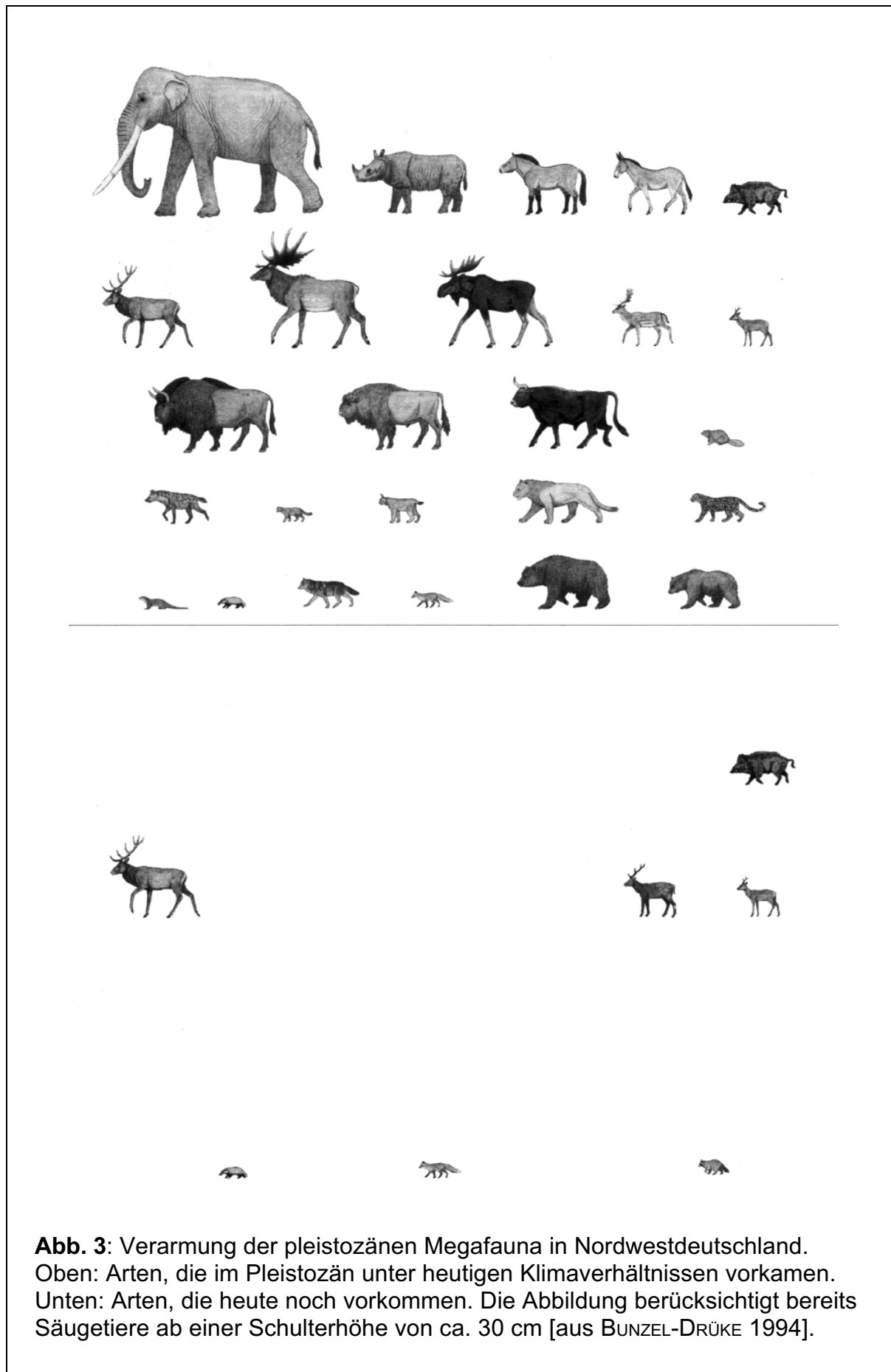
Allgemein gehen die Paläontologen heute davon aus, dass es im Tertiär und Pleistozän mehrere Aussterbewellen gegeben hat, deren jüngste in der letzten Eiszeit vor ca. 40 000 Jahren begann und vor etwa 11 000 Jahren ihren Höhepunkt erreichte. Über die Ursachen der letzten Krise wird kontrovers diskutiert, weil im Unterschied zu den vorhergehenden Krisen erstmals der »moderne« Mensch auf dem Schauplatz des Untergangs vorhanden war: »Die Frage ob Klimaveränderungen oder menschliche Eingriffe (hauptsächlich Jagd) die Hauptursache für dieses letzte Aussterben waren, ist Gegenstand heftiger Debatten« [STANLEY 1989].

Das charakteristische Merkmal der letzten großen Aussterbewelle besteht darin, dass ihr fast ausschließlich große Landsäugetiere zum Opfer gefallen sind. In Nord-Eurasien starben im Spätpleistozän 40% aller Säugetiere mit einem Körpergewicht von mehr als 100 kg aus, aber nur eine Kleinsäugetierart. In Nordamerika verschwanden 80% aller Säugetierarten mit einem Körpergewicht von mehr als 100 Kilogramm, aber nur 6% der Kleinsäugetiere mit einem Körpergewicht von weniger als einem Kilogramm [vgl. STUART 1991]. Insbesondere starben in den beiden Kontinenten nahezu alle Arten über 1000 kg aus.

Das selektive Verschwinden der großen Landsäugetiere hat in fast allen Kontinenten zu einer enormen Verarmung der nachpleistozänen Fauna geführt (**vgl. Abb. 3**). Nur in Afrika ist Artenrückgang mit einer Aussterberate von nur 7% aller spätpleistozänen Großsäuger nicht so spektakulär ausgefallen [vgl. STUART 1991]. Der Kontinent kommt uns daher wie ein Zoo vor, weil dort noch fast alle Tierarten – Elefanten, Nashörner, Flusspferde, Wasserbüffel, Löwen, Antilopen und viele andere – vorhanden sind, die während des Eiszeitalters noch weite Teile der übrigen Welt bevölkerten [ELDRIDGE 1997]. Als Ursache für das Aussterben der eiszeitlichen Megafauna wird von den Paläontologen vor allem die Klimahypothese, die Overkillhypothese und in letzter Zeit auch der mögliche Einfluss von Naturkatastrophen diskutiert. Diese Hypothesen sollen im folgenden vorgestellt und diskutiert werden.

#### 3.1 Die Overkillhypothese

Die Overkillhypothese besagt, dass die Großsäuger durch steinzeitliche Jäger mit ihren fortschrittlichen Waffen vernichtet wurden. Sie umfaßt auch die indirekte Ausrottung von Großsäugern durch die fortschreitende Zerstörung ihrer Lebensräume durch den Menschen. Gemäß der »Blitzkrieg«-Hypothese, eines Sonderfalles des Overkill-Szenarios, sollen Jägergruppen in einigen Kontinenten wie z. B. Nord- oder Südamerika »geologisch gesehen, praktisch im Handumdrehen« ganze Populationen hinweggefegt haben [STANLEY 1989]. In anderen Kontinenten wie z. B. Australien sollen die Ausrottungsvorgänge dagegen mehrere zehntausend Jahre gedauert ha-



**Abb. 3:** Verarmung der pleistozänen Megafauna in Nordwestdeutschland. Oben: Arten, die im Pleistozän unter heutigen Klimaverhältnissen vorkamen. Unten: Arten, die heute noch vorkommen. Die Abbildung berücksichtigt bereits Säugetiere ab einer Schulterhöhe von ca. 30 cm [aus BUNZEL-DRÜKE 1994].

ben. Bei den erfolgreichen Jägern soll es sich in erster Linie um den Jetztzeitmenschen (*Homo sapiens*) gehandelt haben, der von Afrika aus alle Kontinente besiedelte und vor ca. 35 000 Jahren Mitteleuropa erreichte. Die technische Überlegenheit des Jetztzeitmenschen gegenüber dem Neandertaler soll in der Entwicklung neuer Fernwaffen wie Speerschleuder, Harpune sowie Pfeil und Bogen bestanden haben (vgl. Abb. 4). Als Folge der Ausrottung der großen Pflanzenfresser sollen dann auch die großen Fleischfresser, wie z. B. Höhlenlöwe oder Höhlenhyäne verschwunden sein, weil sie keine Beutetierarten mehr vorfanden [vgl. ELDREDGE 1997].

Der stärkste Verfechter der Overkillhypothese, der Paläontologe PAUL S. MARTIN stützt seine These im wesentlichen darauf, dass es eine gute Übereinstimmung zwischen der Ausbreitung des modernen Menschen und den Aussterbevorgängen der Großsäuger auf den einzelnen Kontinenten geben soll. Dabei soll der Artenschwund mit der Entwicklung des Jetztzeitmenschen in Afrika vor ca. 100 000 Jahren begonnen und sich dann parallel zur Besiedlung Europas, Asiens, Australiens und Amerikas fortgesetzt haben. Nach STANLEY [1989] passt dieses Modell besonders gut auf die Großsäugetiere Nordamerikas, weil sehr viele von ihnen ziemlich genau vor 11 000 Jahren verschwanden, d. h. etwa zeitgleich mit der Einwanderung des Jetztzeitmenschen in Nordamerika. Überhaupt nicht gut scheint das Modell auf den afrikanischen Kontinent zu passen, weil gerade dort, wo der moderne Mensch sich entwickelte, ein Großteil der Megafauna bis heute überlebt hat. Dieser offensichtliche Widerspruch wird von den Befürwortern der Overkillhypothese mittels einer Zusatzannahme ausgeräumt. So wird angenommen, dass die großen Säugetiere in Afrika genügend Zeit gehabt hätten, sich koevolutiv auf den gefährlichen Zweibeiner »Mensch« einzustellen. Demgegenüber sollen die Großsäuger in den anderen Kontinenten, in die der moderne Mensch erst später eingewandert ist, weitgehend arglos und leicht zu erbeuten gewesen sein. Weitere Unterstützung versucht die Overkillhypothese durch die zum Teil recht schnelle Ausrottung von Tieren auf Inseln zu finden, die erst in historischer Zeit von Menschen besiedelt worden sind.

Die Argumente, mit denen die Overkillhypothese bewiesen werden soll, sind durchweg umstritten. So sind die Aussterbevorgänge bei endemischen Inselfaunen keinesfalls typisch für das Aussterben von Arten, die in riesigen Verbreitungsgebieten leben. Nach ELDREDGE [1997] sind nämlich besonders solche Tierarten von Aussterbevorgängen bedroht, deren Verbreitung sich auf geographisch kleine Areale wie Inseln beschränkt. Dies wird eindrücklich dadurch belegt, dass von 170 Vogelarten, die seit Beginn des siebzehnten Jahrhunderts ausgestorben sind, über neunzig Prozent auf Inseln lebten [QUAMMEN 1998]. Darüber hinaus ist das anthropogen verursachte Aussterben von endemischen Inselfaunen in sehr starkem Maße auf das Abholzen von Wäldern und andere Formen der Lebensraumzerstörung (wie z. B. das Einschleppen fremder Tier- und Pflanzenarten) und weniger auf die Jagd zurückzuführen [STANLEY 1989]. Von den pleistozänen Aussterbevorgängen waren aber vor allem Arten betroffen, die in riesigen Verbreitungsgebieten wie z. B. der Mammutsteppe lebten. Hier muss den Aussterbeereignissen also ein erheblich größer dimensioniertes »Unglück« als bei der Vernichtung von Inselfaunen, die allein schon aufgrund ihrer beschränkten Verbreitung bedroht sind, zugrunde liegen.

Tatsächlich hatten anthropogen verursachte Lebensraumveränderungen in den meisten Gebieten aber erst im Mittelalter und in der Neuzeit eine Dimension erreicht, die ihnen eine wesentliche Rolle beim Aussterben von einzelnen Säugetierarten zukommen ließ. Es ist daher ausgesprochen unwahrscheinlich, dass die bescheidenen, von altsteinzeitlichen Jägerkulturen verursachten Lebensraumverände-



**Abb. 4:** Nach der Overkillhypothese soll der ›moderne‹ Mensch mit seinen neu entwickelten Fernwaffen wie Speerschleuder, Harpune sowie Pfeil und Bogen für das endpleistozäne Massensterben verantwortlich sein [aus PROBST 1991].



**Abb. 5:** Realistischere Darstellung der Großwildjagd in Höhlenmalerei; hier: ein altsteinzeitlicher Jäger, der von einem verwundeten Wildrind angegriffen wird [aus MÜLLER-KARPE 1998].



rungen einen wesentlichen Beitrag zum massenhaften Artensterben am Ende des Pleistozäns geleistet haben. Weiterhin ist zu bezweifeln, ob die Zahl der eiszeitlichen Jäger ausreichte, um mit ihren primitiven Fernwaffen riesige auf mehrere Kontinente verteilte Großsäugerpopulationen innerhalb kurzer Zeiträume bis hin zum letzten Exemplar auszurotten [vgl. hierzu auch VON KOENIGSWALD 1999 oder VESPERMANN 1999]. Der Urgeschichtler RUST [1976] schätzt zum Beispiel, dass sich zu Beginn des Spätglazials in ganz Schleswig-Holstein »allsummerlich nicht mehr als fünf Familien« weit verstreut aufhielten. Diese wenigen Jäger waren wohl kaum in der Lage die Existenz einer regionalen Großsäugerpopulation zu gefährden. Jenseits aller Vorstellungskraft erscheint in diesem Zusammenhang, dass altsteinzeitliche Jäger es geschafft haben sollen, die riesigen Herden eiszeitlicher Großsäuger in den noch dünner besiedelten Weiten Sibiriens auszurotten. Ein Anhaltspunkt für die Vielzahl dieser Säuger findet sich bei KAHLKE [1994], der eine »unbestätigte Vorratsberechnung« anführt, derzufolge in den Schelfgebieten der Laptev- und der Ostsibirischen See sowie den Dauerfrostböden der ostsibirischen Tieflandzonen über 700.000 Tonnen Mammutfelken liegen sollen.

Erst in den letzten Jahrhunderten ist es dem Menschen durch den Einsatz von Schusswaffen gelungen, die Existenz von großen Landsäugetieren nachhaltig zu gefährden, wie z. B. das Schicksal des amerikanischen Bisons zeigt. Dies kann dadurch erklärt werden, dass große Säugetiere von den primitiv bewaffneten Steinzeitjägern nur schwer erbeutet werden konnten, weil die Jagd auf wehrhaftes Großwild gefährlich ist. Diese Einschätzung steht im direkten Widerspruch zu der Auffassung verschiedener Befürworter der Overkillhypothese, dass die altsteinzeitlichen Jäger wehrhafte Großsäuger leicht töten konnten, weil diese außerhalb Afrikas »genetisch« arglos waren und den Menschen nicht als tödliche Bedrohung erkannten: »Genetisch arglose Megaherbivoren kann man leicht töten, indem man ihnen einen langen, geraden, am dünnen Ende angespitzten Hartholzspieß in die Weichteile rennt. (...). Unerläßliche Voraussetzung für diese einträgliche Möglichkeit, auf einen Schlag zu überreicherlicher Nahrung zu gelangen, ist freilich, daß der Megaherbivore weder angreift noch wegläuft« [SCHÜLE & SCHUSTER 1997]. Diese geradezu idyllische Ausmalung der Großsäugerjagd steht im auffälligen Widerspruch zu steinzeitlichen Höhlenmalereien, die ungestüm springende oder anrennende Einzeltiere zeigen, die von den Speeren steinzeitlicher Jäger verwundet worden sind (vgl. **Abb. 5**). Die Jagd auf Wildrinder und Wisente stand dabei an Gefährlichkeit der Jagd auf große Dickhäuter kaum nach [MÜLLER-KARPE 1998].

Ein weitere Schwachstelle der Overkillhypothese besteht darin, dass bisher keine ausreichende Anzahl großer Jagd- und Schlachtplätze gefunden wurde, mit denen ein massives Abschachten der pleistozänen Großsäuger archäologisch belegt werden kann. Bei den wenigen größeren »Mammutfriedhöfen«, die man z. B. auf dem europäischen Kontinent in Polen, in der Tschechischen Republik und in der Ukraine gefunden hat, ist umstritten, ob die Mammutknochen ausschließlich von getöteten oder von bereits tot gefundenen Tieren stammten. Nach VERESHCHAGIN & BARYSHNIKOV [1984] können diese fossilen Knochenansammlungen nicht als Beleg für eine intensive Jagd auf Großsäuger gedeutet werden, weil auf den Knochen keine Spuren von Stößen mit Waffen zu finden sind. Die fast vollständige Abwesenheit von Jagdplätzen ist auch für Australien kennzeichnend, wo gemäß der Overkillhypothese das große Abschachten vor ca. 30 000 Jahren mit der Ankunft steinzeitlicher Großwildjäger begonnen haben soll, ohne allerdings irgendwelche Spuren zu hinterlassen. Die Prähistorikerin BOWDLER [1977] hat das Auseinanderweichen von Theorie und

Empirie bei der Anwendung der Overkillhypothese in Australien auf den Punkt gebracht: »In Australia we have an overkill hypothesis, but we are still waiting for a kill site« [zit. nach MARTIN 1984].

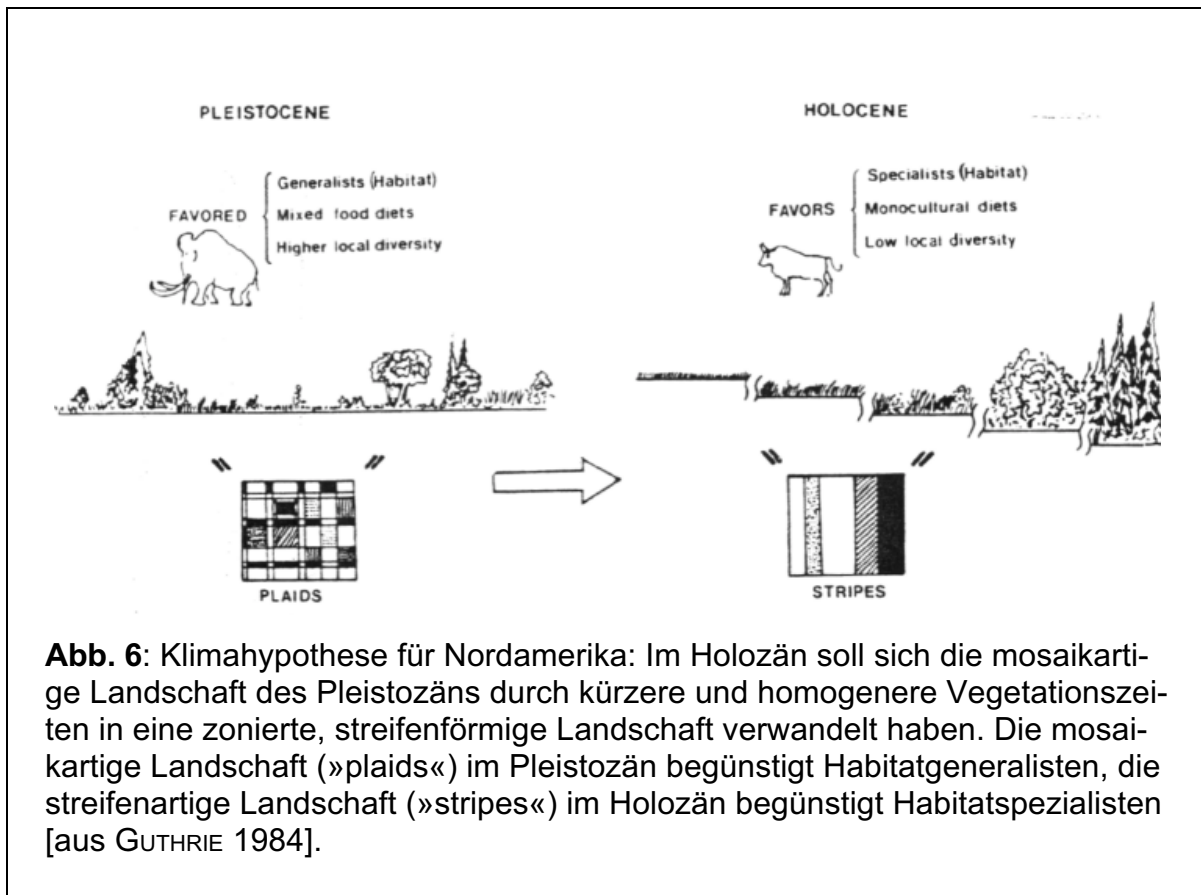
Selbst in Nordamerika, dem Musterbeispiel für die Overkillhypothese, sind nur wenige Fundstätten entdeckt worden, wo man neben Kulturspuren von Paläoindianern auch Reste von Großsäugern gefunden hat. »Dies waren aber zumeist Bisons, die bis heute erhalten geblieben sind, selten Elefanten und nur ausnahmsweise andere Arten fossiler Pflanzenfresser« [KOWALSKI 1986]. Der Paläontologe VON KOENIGSWALD [1998] kommentiert die Fundsituation wie folgt: »Die Jagd auf die Elefantenartigen, Mammut und Mastodon, ist für ein Dutzend Fälle belegt, ob die Clovis-Leute allerdings einen ›Overkill‹ betrieben haben, bleibt Spekulation«. Mehr psychologische als archäologische Unterstützung bezieht die Overkillhypothese aus der verbreiteten Vorstellung, die eiszeitlichen Jäger hätten ganze Großsäugerherden über Felsklippen hinuntergetrieben. Auch solche eher wild-romantischen Vorstellungen halten einer näheren Überprüfung meistens nicht stand [hierzu ENGESSER et al. 1996]. Und wo solche ›Massaker‹, wie z. B. bei der Bisonjagd in Nordamerika nachgewiesen worden sind, betrafen sie Großsäuger die das endpleistozäne Massensterben überlebt haben [FAGAN 1993].

Der offensichtliche Mangel an großen Jagd- oder Schlachtplätzen wird von den Anhängern der Overkillhypothese nicht bestritten [z. B. MARTIN 1984 oder BUNZEL-DRÜKE 1997]. Um den Widerspruch zwischen der Overkillhypothese und archäologischen Belegen auszuräumen, ist von dem Paläontologen MARTIN schon früh das Blitzkrieg-Modell entwickelt worden. Ein Blitzkrieg ist nach MARTIN dadurch gekennzeichnet, dass die Ausrottung großer Landsäugetiere durch plötzlich einwandernde Jäger schnell und weitgehend spurlos verläuft. MARTIN hat mit dieser Zusatzannahme versucht, die Overkillhypothese gegen widersprechende archäologische Befunde zu immunisieren. Als Nebenwirkung hat er ihr allerdings auch der Möglichkeit eines empirischen Beweises beraubt. Der Paläontologe VON KOENIGSWALD [1998] bemerkt in diesem Zusammenhang etwas zynisch, »daß die Hypothese von P. MARTIN deshalb solange ›unwiderlegt‹ blieb und deshalb so gerne diskutiert wird, weil die überprüfbareren Tatsachen so begrenzt sind«. Diese Auffassung wird auch durch wissenschaftstheoretische Untersuchungen der Overkillhypothese unterstützt [vgl. hierzu GRAYSON 1984].

Aufgrund der mangelnden Plausibilität ihrer Annahmen und des Mangels an archäologischen Belegen bleibt daher festzuhalten, dass mit der Overkillhypothese das massive Großsäugersterben am Ende des Eiszeitalters nur unzureichend erklärt werden kann. Dies schließt aber nicht aus, dass steinzeitliche Großwildjäger möglicherweise einen kleinen Beitrag zum endpleistozänen Massensterben geleistet haben.

### **3. 2 Die Klimahypothese**

Die Klimahypothese besagt im wesentlichen, dass die ausgestorbenen Großtierarten Klimaveränderungen zum Opfer fielen, die sich negativ auf die Lebensbedingungen der Großsäuger ausgewirkt haben sollen. Die Verschlechterung der Lebensbedingungen kann sowohl die Verfügbarkeit von Wasser und hochwertigem Futter als auch die Veränderung bestimmter jahreszeitlicher Klimaabläufe betreffen, die für

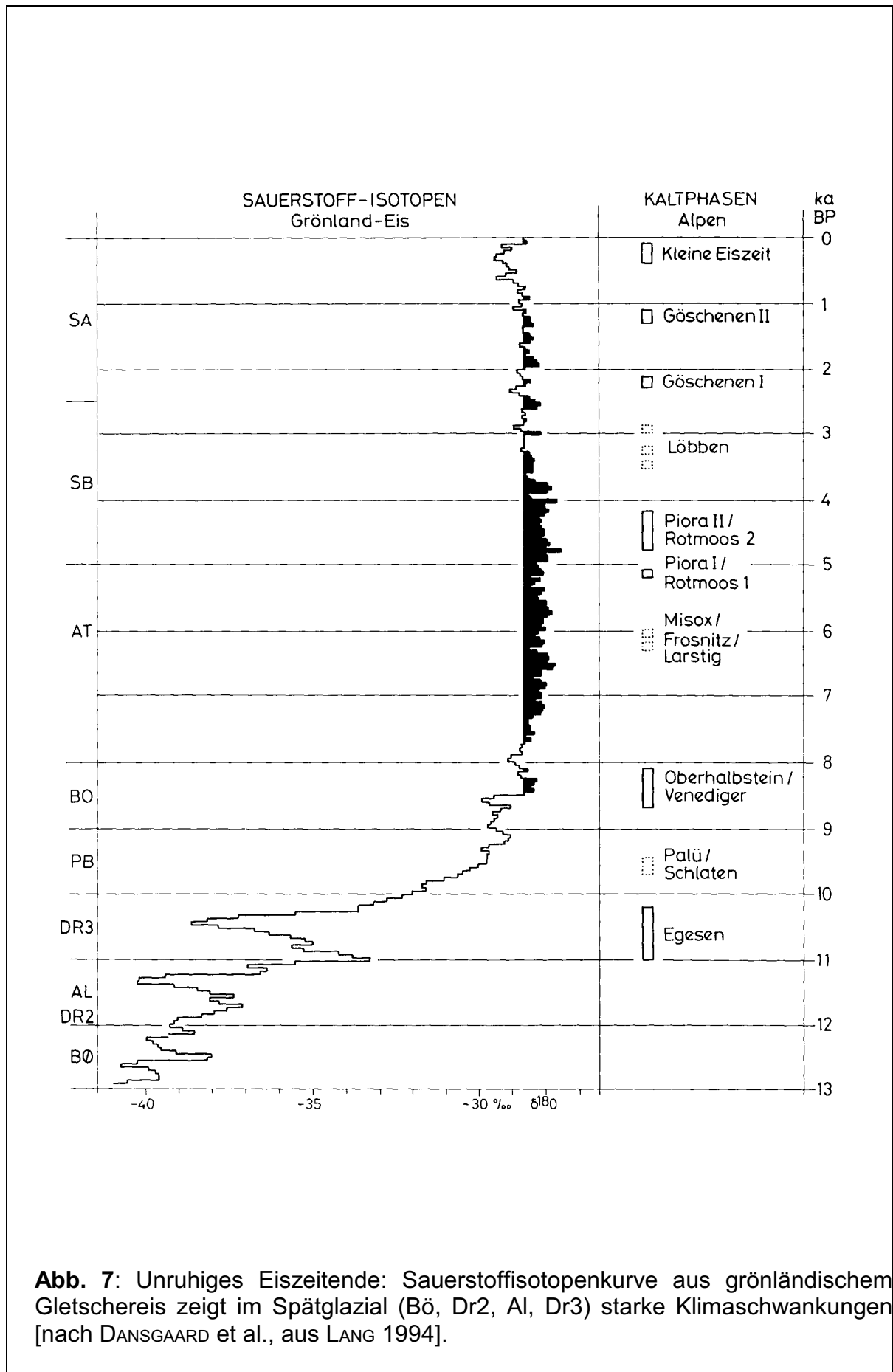


**Abb. 6:** Klimahypothese für Nordamerika: Im Holozän soll sich die mosaikartige Landschaft des Pleistozäns durch kürzere und homogenere Vegetationszeiten in eine zonierte, streifenförmige Landschaft verwandelt haben. Die mosaikartige Landschaft (»plaids«) im Pleistozän begünstigt Habitatgeneralisten, die streifenartige Landschaft (»stripes«) im Holozän begünstigt Habitatspezialisten [aus GUTHRIE 1984].

den Lebenszyklus (z. B. Tragzeiten) von Großsäugern relevant sind [vgl. MARSHALL 1984]. Hierzu seien einige Beispiele angeführt:

In Nordamerika sollen klimatische Veränderungen des Jahreszeiten-Regimes am Ende der letzten Eiszeit dazu geführt haben, dass sich die abwechslungsreiche, mosaikartige Landschaft in eine zonierte, streifenartige Landschaft verwandelt hat, in der nur noch Habitatspezialisten einen Lebensraum finden konnten, während Habitatgeneralisten, die abwechslungsreiches Futter benötigen, ausstarben (vgl. **Abb. 6**). Zu den Habitatgeneralisten zählt GUTHRIE [1984] ausgestorbene Nichtwiederkäuer wie Mammut oder Mastodon, zu den Habitatspezialisten zählt er Wiederkäuer wie Bison oder Hirsch, die das pleistozäne Massensterben überlebt haben. Für Australien vermutet man, dass Klimaänderungen während des letzten Hochglazials zu extremen Dürreperioden und eine außergewöhnlich starken Ausdehnung arider Flächen geführt haben. Infolge des ausgeprägten Wassermangels sollen zahlreiche große Landsäugetiere ausgestorben sein [vgl. HORTON 1984]. In Sibirien soll das Aussterben des kaltzeitlichen Faunenkomplexes (u. a. Mammut, Wollnashorn, Pferd) durch eine Zunahme des warm-feuchten Klimas gegen Ende der letzten Eiszeit verursacht worden sein. Dabei soll die Zunahme feuchter und versumpften Standorte zu einer Verschlechterung der Nahrungsqualität geführt haben [vgl. UKRAINTSEVA 1986]. All diesen Erklärungen ist gemeinsam, dass die Ursache für das Aussterben der Großsäuger in allmählichen Klimaveränderungen gesehen wird, die zu einer allmählichen Verschlechterung der Lebensbedingungen und in der Folge zu einem fortschreitenden Aussterben der Großsäuger geführt haben.

Überlegungen zum Aussterben der pleistozänen Megafauna



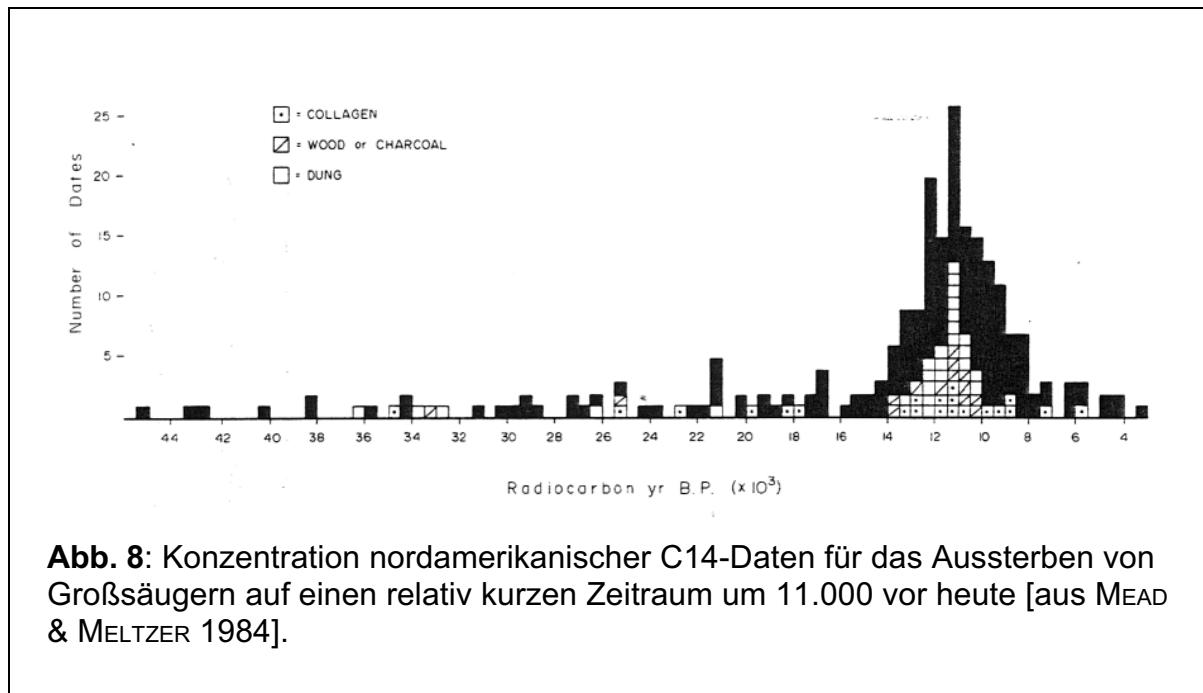
**Abb. 7:** Unruhiges Eiszeitende: Sauerstoffisotopenkurve aus grönländischem Gletschereis zeigt im Spätglazial (Bö, Dr2, Al, Dr3) starke Klimaschwankungen [nach DANSGAARD et al., aus LANG 1994].

Das gravierendste Problem der Klimahypothese besteht darin, das Aussterben zahlreicher Großtierarten ausgerechnet durch den Klimawechsel am Ende des letzten Glazials (Würm-/Weichsel-Kaltzeit) zu erklären. Das besondere Merkmal des Endpleistozän/Frühholozän-Klimawechsels besteht nämlich darin, dass sich die kaltzeitlichen Säugetierfaunen im Gegensatz zu älteren Glazial/Interglazial-Übergängen nicht in Refugialräumen erhalten konnten, obwohl dieser Klimawechsel bisher keineswegs als der extremste gilt. Hinzu kommt, dass die Klimahypothese auch noch das Aussterben von warmzeitlichen Großsäugern wie Waldelefant und Waldnashorn erklären müsste. Auch diesen beiden Großsäugern, die in mittelpleistozänen Warmzeiten in Mitteleuropa regelmäßig aufgetreten sind, ist es nicht gelungen, die letzte Kaltzeit in ihren südeuropäischen Refugialräumen zu überleben [VON KOENIGSWALD 1998]. Bezüglich des genauen Zeitpunktes des Aussterbens dieser warmzeitlichen Großsäugerpopulationen besteht in der wissenschaftlichen Literatur allerdings keine Einigkeit. Während VON KOENIGSWALD [1998] davon ausgeht, dass sie bereits den Klimawechsel am Ende des letzten Interglazials (Eem-Warmzeit) nicht überlebt haben, vertreten MARTIN [1984] und STUART [1991] die Auffassung, dass sie erst erheblich später während des letzten Glazials ausgestorben sind.

Die Befürworter der Klimahypothese tun sich schwer, eine plausible Erklärung dafür zu finden, weshalb die meisten Großsäuger gerade die spätpleistozänen Klimawechsel nicht überlebt haben. Plausibel bedeutet dabei, dass sich die jeweils erforderlichen Klimaphänomene (wie z. B. die extreme Zunahme feuchter oder trockener Witterungsverhältnisse) sich auf den verschiedenen Kontinenten nicht widersprechen und der klimatische ›Zufallismus‹ nicht überbeansprucht werden darf. Tatsächlich erzeugt die bisherige Form der Klimahypothese aber global und bezogen auf die Klimageschichte des Eiszeitalters betrachtet zu viele Widersprüche und Unwahrscheinlichkeiten. Es bleibt daher festzuhalten, dass mit der Klimahypothese ebenso wie mit der Overkillhypothese das massenhafte Sterben der großen Landsäugetiere nur unzureichend erklärt werden kann.

### 3.3 Der Einfluss von Naturkatastrophen

Die katastrophistische Erklärungsmodelle für das endpleistozäne Massensterben knüpfen an neuere Untersuchungen an, die zum Ergebnis haben, dass der Übergang vom Endpleistozän zum Frühholozän schneller und sprunghafter vor sich gegangen ist als bisher angenommen wurde. Solche abrupten Klimaveränderungen sind sowohl durch Sauerstoffisotopenuntersuchungen an grönländischen Eisbohrkernen (vgl. **Abb. 7**) als auch durch Sedimentuntersuchungen an Tiefseebohrkernen aus dem Nordatlantik eindrücklich belegt worden [vgl. z. B. DANSGAARD et al. 1993 u. DEWIEL 1995]. Da aus pollenanalytischen Untersuchungen schon lange bekannt war, dass der Temperaturanstieg im Spätglazial von einem enormen Temperaturrückschlag während der Jüngerer Dryas-Zeit unterbrochen wurde, überrascht an diesen Untersuchungsergebnissen vor allem die große Geschwindigkeit, mit der die Klimaveränderungen eingetreten sind. Die pleistozäne Megafauna war daher im Spätglazial mehrmals mit erheblichen Klima- und Lebensraumveränderungen konfrontiert [vgl. hierzu auch VON KOENIGSWALD 1998]. Vor diesem Hintergrund hat in letzter Zeit die Auffassung an Gewicht gewonnen, dass nicht allmähliche sondern katastrophale Klima- und Lebensraumveränderungen für das weitgehende Verschwinden der pleistozänen Megafauna verantwortlich sind:



So belegt der Schweizer Gletscherforscher RÖTHLISBERGER [1986] anhand einer Zusammenstellung außergewöhnlicher Naturereignisse, »daß die Zeit zwischen 12 000 und 10 000 Jahren vor heute tektonisch, geologisch, klimatisch und ökologisch ausgesprochen aktiv war«. Darüber hinaus stellt er die Frage, »ob nicht alle erwähnten Geschehnisse zwischen 12 000 und 10 000 Jahren v. h. einem Großereignis zuzuschreiben sind, das globale Auswirkungen hatte, jedoch durch methodische Probleme der C14-Datierung (... ) zu einzelnen Klimaschwankungen von 500 bis 1000 Jahren aufgebläht wird«. Der amerikanische Klimatologe BERGER [1991] vertritt in diesem Zusammenhang die Auffassung, dass die Besonderheit des Spätglazials nicht im Auftauchen von geschickten Großwildjägern, sondern im Auftreten von großen Vulkanausbrüchen und abrupten Klimarückschlägen besteht. Für das massenhafte Aussterben macht er daher einen »vulkanischen Winter« und die plötzliche Rückkehr glazialer Verhältnisse in der Jüngeren Dryaszeit verantwortlich: »A very large eruption of the ›right‹ kind (explosive and rich in sulphuric acid), or series of eruptions, could presumably lead to a Succession of several years without normal summer, in sensitive areas. Embedded within a major cold spell, such as the Younger Dryas, the effects of a ›volcanic winter‹ on animals and people living in the tundra would surely catastrophic«.

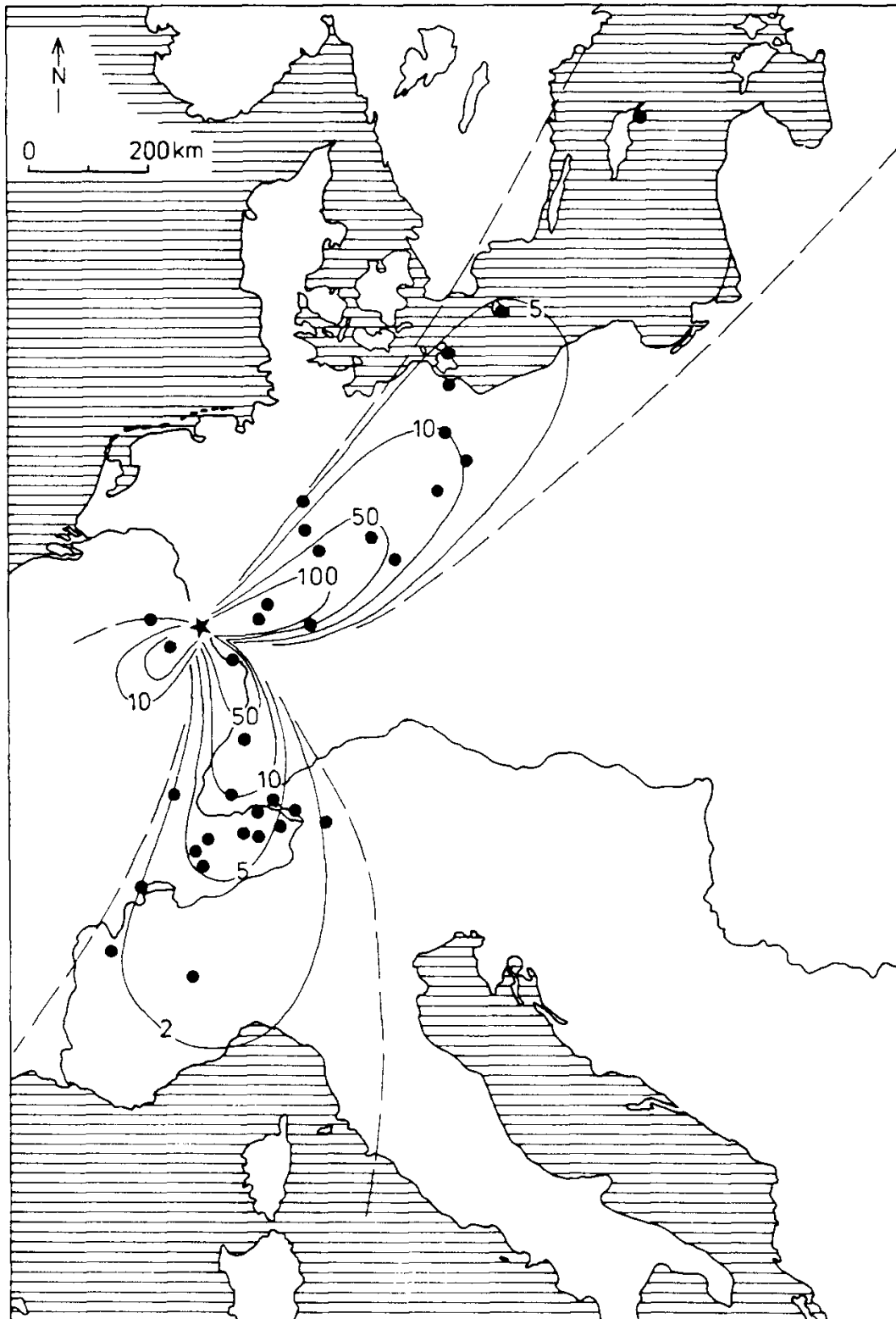
Auch die amerikanische Paläobiologin PIELOU [1991] ist der Ansicht, dass die üblichen Klimahypothesen die gewaltigen Umweltveränderungen auf dem nordamerikanischen Kontinent während und am Ende der letzten Eiszeit übersehen und stellt die Frage: »Could it be that some short-lived catastrophe killed off vast numbers of all large mammals (or all large mammals) and that species now extant are those few that managed to build up their numbers again after the catastrophe was over?« Für eine Naturkatastrophe spricht nach ihrer Auffassung auch das Phänomen, dass viele fleischfressende Säugetiere und Vögel das Ende der letzten Eiszeit nicht überlebt haben. Insbesondere bei der Overkillhypothese bleibt nämlich rätselhaft, warum es den großen Fleischfressern des Eiszeitalters nicht gelungen ist, ihre Ernährung auf die überlebenden Großsäuger umzustellen. Geht man aber davon aus, dass durch

eine Naturkatastrophe zeitweilig alle Säugetiere selten waren, dann bestand für die Raubtiere und Raubvögel ein großes Risiko zu verhungern. Diese Auffassung wird durch eine Untersuchung von MEAD & MELTZER [1984] unterstützt, die an einer Auswertung von C14-Daten nachgewiesen haben, dass sich in Nordamerika das Aussterben der pleistozänen Megafauna in Nordamerika auf einen relativ kurzen Zeitraum konzentriert (**vgl. Abb. 8**).

Die Frage nach der »Natur« der Katastrophe, die zum Untergang der pleistozänen Megafauna geführt haben könnte, ist bisher nicht befriedigend geklärt: »If there was indeed a catastrophe, its nature has not even been surmised« (PIELOW 1991). Auch JUX [1990] weist nur vage darauf hin, dass das Aussterben der sibirischen Großsäuger Anhaltspunkte für Naturkatastrophen gegeben hat, ohne näher auf die »Natur« der Katastrophen einzugehen. Während als Ursache für das endkreidezeitliche Massensterben der Einschlag eines großen Meteoriten oder Kometen fast schon zum normalen Lehrbuchwissen gehört [vgl. z. B. STANLEY 1994], sind für das Ende des Eiszeitalters bisher zu wenig Indizien für eine weltweite Naturkatastrophe bekannt. Sicher scheint aber zu sein, dass das Ende des Eiszeitalters mit einem verstärktem Vulkanismus verbunden war [vgl. Zusammenstellung bei BERGER 1991]. Für Mitteleuropa ist in diesem Zusammenhang exemplarisch der gewaltige Ausbruch des Laacher-See-Maares in der Eifel am Ende der Alleröd-Klimaschwankung anzuführen (**vgl. Abb. 9**). Festzuhalten bleibt, dass die Anzahl der Untersuchungen zunimmt, in denen ein katastrophistisches Ende der letzten Eiszeit bzw. eine katastrophistische Ursache für das endpleistozäne Massensterben diskutiert wird. Auch bei der Suche nach den Ursachen des pleistozänen Massensterbens macht sich damit der in den Naturwissenschaften allgemein zu beobachtende Trend bemerkbar, dass sich das intellektuelle Klima geändert hat und Katastrophen Lücken in die Kontinuität der Naturerscheinungen reißen [vgl. RIEPEL 1985].

#### 4. Ausblick

Während dem Naturschutz nahestehende Autoren sich eindeutig auf die Seite der Befürworter der Overkillhypothese gestellt haben, wird in der Paläontologie weiterhin über die Ursachen für das endpleistozäne Massensterbens gestritten. Generell besteht der Trend, dass amerikanische Paläontologen intensiver die Overkillhypothese diskutieren, während europäische Wissenschaftler die Klimahypothese für geeigneter halten, das endpleistozäne Massensterben zu erklären. Dieser Unterschied wurde noch jüngst in der deutschsprachigen Ausgabe des Buches »The Call of Distant Mammoth« von PETER D. WARD [1998] deutlich. Während der amerikanische Autor in seinem Buch zu dem Schluss kommt, dass das Aussterben der pleistozänen Megafauna mit der »Blitzkrieg«-Hypothese von PAUL MARTIN hinreichend erklärt werden kann, lehnt der europäische Paläontologe WIGHART VON KOENIGSWALD in seinem Nachwort zu diesem Buch die »Blitzkrieg«-Hypothese vehement ab und sieht die Ursache für das Massensterben in klimagesteuerten Faktoren. Auszunehmen von diesem generellen Trend sind Autoren, die dem Naturschutz verbunden sind. Die Attraktivität der Overkillhypothese für diese Autoren lässt sich damit erklären, dass sie für legitimatorische Zwecke verwertbar ist (vgl. dazu die Ausführungen in Pkt.1). Darüber hinaus greift die Overkillhypothese den Pessimismus des Naturschutzes hinsichtlich des Umgangs des Menschen mit der Natur auf. Dieser tiefverankerte Pessimismus, der sich parallel mit dem Aufstieg der Industriegesellschaft entwickelt hat, wird von diesen Autoren einfach auf die altsteinzeitlichen Jägerkultu-



**Abb. 9:** Ausbruch des Laacher-See-Maares in der Eifel um 11.000 v. H.: Verbreitung der vulkanischen Asche des Ausbruchs in europäischen See- und Moorablagerungen. Zahlenangaben = Schichtmächtigkeiten in mm [nach VAN DEN BOGAARD, aus LANG 1994].



ren projiziert. Auf diese Weise werden unsere altsteinzeitlichen Vorfahren allesamt zu großsäugermordenden Killern degradiert. Die Overkillhypothese ist daher für den Naturschutz eine im hohen Maße emotional befriedigende und professionell verwertbare Hypothese. Anlässlich der unkritischen Rezeption der Overkillhypothese durch verschiedene dem Naturschutz nahestehende Autoren sollte in diesem Beitrag deutlich gemacht werden, dass die Sachlage keineswegs so klar ist und dass das Aussterben der pleistozänen Megafauna immer noch ein weitgehend ungelöstes paläontologisches Rätsel ist.

## Literatur

- BERGER, W.H. (1991): On the Extinction of the Mammoth: Science and Myth. – In: MÜLLER, D.W., MCKENZIE, J.A. & WEISSERT, H. (Hg.): *Controversies in Modern Geology. Evolution of Geological Theories in Sedimentology, Earth History and Tectonics.* – London, 115-132
- BUNZEL-DRÜKE, M., DRÜKE, J. & VIERHAUS, H. (1994): Quaternary Park – Überlegungen zu Wald, Mensch und Megafauna. – *ABUinfo* 17/18, Soest, 4-38
- BUNZEL-DRÜKE, M. (1997): Klima oder Übernutzung – Wodurch starben Großtiere am Ende des Eiszeitalters aus? – In: GERKEN, B. & MEYER, C. (Hg.): *Natur- und Kulturlandschaft* 2, – Höxter, 152-193
- DANSGAARD, W. et al. (1993): Evidence for general instability of past climate from a 250-kyr icecore record. – In: *Nature* 384, 218-220
- DEWIEL, F. (1995): Unruhiges Ende der Eiszeit. - *Naturwiss. Rundschau* 9, 358-359
- ELDRIDGE, N. (1997): *Wendezeiten des Lebens. Katastrophen in Erdgeschichte und Evolution.* – Frankfurt/M.
- ELLENBERG, H. (1996<sup>5</sup>): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht.* – Stuttgart
- ENGESSER, B. et al. (1996): Das Mammut und seine ausgestorbenen Verwandten. – *Veröff. Naturhist. Mus. Basel* 20
- FAGAN, B.M. (1993): *Das frühe Nordamerika Archäologie eines Kontinents.* – München
- GEISER, R. (1992): Auch ohne *Homo sapiens* wäre Mitteleuropa von Natur aus eine halboffene Weidelandschaft. – In: *Laufener Seminarbeitr.* (2) 22-34
- GRAYSON, B.K. (1984): Explaining Pleistocene Extinctions: Thoughts on the Structure of a Debate. – In: MARTIN, P.S. & KLEIN, R.G. (Hg.): *Quaternary Extinctions.* – Tucson & London, 807-823
- GUTHRIE, R.D. (1984): Mosaics, Allelochemics and Nutrients. An Ecological Theory of Late Pleistocene Megafaunal Extinctions. – In: MARTIN, P.S. & KLEIN, R.G. (Hg.): *Quaternary Extinctions.* – Tucson & London, 259-298
- HORTON, D.R. (1984): Red Kangaroos: Australian Megafauna. – In: MARTIN, P.S. & KLEIN, R.G. (Hg.): *Quaternary Extinctions.* – Tucson & London, 639-680
- HÜNERMANN, K.A. (1987): Faunenentwicklung im Quartär. – *Mitt. naturforsch. Ges. Luzern* 29, 151-171
- JUX, U. (1990): Faunen des quartären Eiszeitalters. – In: LIEDTKE, H. (Hg.): *Eiszeitforschung.* – Darmstadt, 91-107
- KAHLKE, R.-D. (1992): Mammalian migration and dispersal events in the European Quaternary. Part 4: Migration of species: Case studies. Repeated immigration of Saiga into Europe. – *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg* 153, 187-195.
- KAHLKE, R.-D. (1994): Die Entstehungs-, Entwicklungs- und Verbreitungsgeschichte des oberpleistozänen Mammuthus-Coelodonta-Faunenkomplexes in Eurasien (Großsäuger). – *Abh. senckenb. naturforsch. Ges.* 546, 1-164.
- KOENIGSWALD, W. VON (1988): Paläoklimatische Aussage letztinterglazialer Säugetiere aus der nördlichen Oberrheinebene. In: KOENIGSWALD, W. VON (Hg.): *Zur Paläoklimatologie des letzten Interglazials im Nordteil der Oberrheinebene.* – Mainz, 205-314

- KOENIGSWALD, W. VON (1998): Nachwort eines europäischen Paläontologen. – In: WARD P.D.: Ausgerottet oder ausgestorben? Warum die Mammuts die Eiszeit nicht überleben konnten. – Basel, 237-252
- KOENIGSWALD, W. VON (1999): Hat der Mensch das Aussterben der großen pleistozänen Pflanzenfresser verursacht? – In: Kaupia, Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte 9, 193-201
- KOWALSKI, K. (1986): Die Tierwelt des Eiszeitalters. – Darmstadt
- LANG, G. (1994) Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. – Stuttgart
- LIEDTKE, H. (1990): Stand und Aufgabe der Eiszeitforschung. – In: LIEDTKE, H. (Hg.): Eiszeitforschung. – Darmstadt, 40-54
- MARSHALL, L.G. (1984): Who killed Cock Robin? An Investigation of the Extinction Controversy. – In: MARTIN, P.S. & KLEIN, R.G. (Hg.): Quaternary Extinctions. – Tucson & London, 785-806
- MARTIN, P. S. (1984): Prehistoric Overkill: The Global Model. – In: MARTIN, P. S. & KLEIN, R. G. (Hg.): Quaternary Extinctions. – Tucson & London, 354-403
- MAY, T. (1993): Beeinflußten Großsäuger die Waldvegetation der pleistozänen Warmzeiten Mitteleuropas? – Natur u. Mus.123 (6) 157-170
- MEAD, J.I. & MELTZER, D.J. (1984): North American Late Quaternary Extinctions and Radiocarbon Record. – In: MARTIN, P. S. & KLEIN, R. G. (Hg.): Quaternary Extinctions. – Tucson & London, 354-403
- MENTING, G. (1999): Der Naturschutz und die Großsäuger. – Naturschutz und Landschaftsplanung 31 (8) 252-253
- MÜLLER-KARPE, H. (1998): Geschichte der Steinzeit. – München
- PIELOU, E. C. (1991): After the Ice Age: The return of life to glaciated North America. – Chicago
- POTT, R. (1997): Von der Urlandschaft zur Kulturlandschaft. – Entwicklung und Gestaltung mitteleuropäischer Kulturlandschaften durch den Menschen. – In: Verhdl. Ges. Ökol. 27, 5-26
- PROBST, E. (1991) Deutschland in der Steinzeit – Jäger, Fischer und Bauern zwischen Nordseeküste und Alpenraum. – München
- QUAMMEN, D. (1998): Der Gesang des Dodo. – München
- RIEPEL, O. (1985): Der neue Katastrophismus – Fakten und Interpretation. – In: Naturwiss., 72, 619-626
- REMMERT, H. (1988): Naturschutz. – Berlin
- RÖTHLISBERGER, F. (1986): 10.000 Jahre Gletschergeschichte der Erde. Ein Vergleich zwischen Nord- und Südhemisphäre. – Aarau
- RUST, A. (1976): Die sakrale Ausdeutung der eiszeitlichen Kulturreste aus dem Ahrensburger Tunneltal. – In: Stormarner Hefte 3, Neumünster, 1-59
- SCHÜLE, W. & SCHUSTER, S. (1997): Anthropogener Urwald und natürliche Kultursavanne. Paläowissenschaftliche und andere Gedanken zu einem sinnvollen Naturschutz. – In: GERKEN, B. & MEYER, C. (Hg.): Natur- und Kulturlandschaft 2, – Höxter, 22-55
- STANLEY, S. M. (1989<sup>2</sup>): Krisen der Evolution. Artensterben in der Erdgeschichte. – Heidelberg

- STANLEY, S.M. (1994): Historische Geologie. Eine Einführung in die Geschichte der Erde und des Lebens. – Heidelberg
- STORCH, G. (1992): Mammalian migration and dispersal events in the European Quaternary. Part 3: Faunal exchanges. Local differentiation of faunal change at the Pleistocene-Holocene boundary. – In: Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg 153, 135-142
- STUART, A. J. (1991): Mammalian extinctions in the late Pleistocene of Northern Eurasia and North America. – In: Biol. Rev. Cambridge Philosophic. Soc. 66. 453-562
- SUCHANTKE, A. (1997): Kritische Anmerkungen zu einigen Beiträgen des Sammelbandes »Wo lebten Pflanzen und Tiere in der Naturlandschaft und der frühen Kulturlandschaft Europas«. – In: GERKEN, B. & MEYER, C. (Hg.): Natur- und Kulturlandschaft 2, – Höxter, 245-247
- UKRAINTSEVA, V. V. (1986): On the Composition of the forage of the Large Herbivorous Mammals of the Mammoth Epoch. – In: Quartärpaläontologie 6, 231-238
- VERESHCHAGIN, N.K. & BARYSHNIKOV, G.F. (1984): Quaternary Mammalian Extinctions in Northern Eurasia. – In: MARTIN, P.S. & KLEIN, R.G. (Hg.): Quaternary Extinctions. – Tucson & London, 483-516
- VESPERMANN, J. (1999): Geologie und Paläontologie des Eiszeitalters. – In: BOETZKES, M., SCHWEITZER, I. & VESPERMANN, J. (Hg.): EisZeit – Das große Abenteuer der Naturbeherrschung. – Hildesheim, 39-76
- WARD, P. D. (1998): Ausgerottet oder ausgestorben? Warum die Mammuts die Eiszeit nicht überleben konnten. – Basel
- Zoller, H. & Haas, N. (1995): War Mitteleuropa ursprünglich eine halboffene Weidelandschaft oder von geschlossenen Wäldern bedeckt? – In: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 146, 321-354

Aktualisierte Fassung, Oktober 2004