

Die Ursachen der Veränderungen der Großsäugergemeinschaften im letzten Glazial und am Anfang des Holozäns: Tatsachen und Hypothesen

von Rudolf Musil, Brno

Über das Aussterben der Säugetiere am Ende der letzten Eiszeit wurde bereits eine große Anzahl von Arbeiten veröffentlicht. Schon Valen Leigh (1970) hat alle für das Aussterben angeführten Argumente genau analysiert (insgesamt 87) und gezeigt, daß sie oft in Widerspruch stehen, gegebenenfalls strittig bis völlig ungültig sind. Ich möchte somit nicht das wiederholen, was schon vielfach geschrieben wurde und beschränke mich lediglich auf neuere Fakten.

Das Aussterben am Ende des Pleistozäns ist in der Geschichte der Lebewesen auf Erden kein außergewöhnliches Geschehnis. Es ist eine natürliche Etappe im Evolutionsprozeß. Bei einzelnen Arten besteht nicht die Frage, ob es zu ihrem Aussterben kommt, sondern eher wann es geschieht. Das Problem lautet dann nicht, wann das Aussterben stattfand, sondern warum. Als neuer Faktor, im Vergleich mit früheren Prozessen des Aussterbens, trat nun die Existenz des Menschen hinzu.

Änderungen in der Faunengemeinschaft verlaufen während des gesamten letzten Glazials. Die erste Änderung trat an der Grenze zwischen dem letzten Interglazial und dem letzten Glazial ein. Die Faunengemeinschaft des Eems ändert sich allmählich, und eine ganze Reihe von Arten greift mosaikartig weit in das Altwürm hinein. Diese zeitliche Überlappung ist je nach klimatischen Regionen verschieden.

Ein völlig anderes Bild sehen wir an der Grenze zwischen dem Interstadial Hengelo und dem folgenden Stadiäl. Diese in Mitteleuropa durch die Arten wie *Bison priscus*, *Bos primigenius*, ein großer dem Maral ähnlicher *Cervus elaphus*, *Alces alces*, *Meles meles*, *Rupicapra rupicapra* und anderen Arten gebildete interstadiale Gemeinschaft endet sehr abrupt. Es handelt sich um eine sehr scharfe Grenze der Faunengemeinschaftswandlung, welche durch den Beginn des rauhen Klimas hervorgerufen wurde. Die Gemeinschaft des folgenden Stadiäls überlebt dann nur mit geringen Änderungen bis an das Ende des Glazials.*

Am Ende des Pleistozäns kommt es zum dritten Wechsel der Faunengemeinschaft. Eine ganze Reihe von Arten migriert nach und nach; eine weitere Reihe beendet in dieser Zeit geologisch ziemlich rasch ihre Existenz. Es handelt sich um ein Massenaussterben vor allem der großen Säuger, welches auf der ganzen Welt bemerkbar ist (Nord- und Südamerika, Asien, Australien, Afrika, Malaysische Inseln).

* Bemerkung: Die Stadiäle im Würm-Glazial haben keine Benennung, nur die Interstadiale. Alte Bezeichnungen W 1, W 2 usw. sollte man heute nicht mehr benutzen. Trotzdem ist es manchmal wichtig, ein bestimmtes Stadiäl genau zu bezeichnen. Ich schlage deshalb vor, einzelne Stadiäle im Würm mit der Abkürzung des vorhergehenden und nachfolgenden Interstadiäls zu benennen und zwar im Unterschied zur Bezeichnung der Interglaziale mit kleinen Buchstaben (z. B. a/b Stadiäl – Amersfoort – Brörup usw.). Dies wären also umgekehrte Benennungen als bei den Interglazialen – dort handelt es sich um warme Perioden, hier um kalte. Die Bezeichnung mit Nummern ist nicht zweckmäßig, da die Anzahl der Interstadiale im Würm noch nicht genau bekannt ist und in verschiedenen europäischen Gebieten auch unterschiedlich sein kann.

Die erwähnten drei Faunenwechsel sind zwar einander ähnlich; sie wurden jedoch durch verschiedene Ursachen hervorgerufen. Im vorliegenden Artikel werde ich mich nur mit dem letzten Faunenwechsel befassen.

Die zweite Hälfte des letzten Glazials wird allgemein als eine extrem kühle Periode betrachtet. Ständig besteht noch die Meinung, daß einzelne Arten so stark entweder an ausgesprochen kühles oder warmes Klima adaptiert waren, daß sie unter anderen Bedingungen gar nicht leben konnten. Alle bisherigen Studien erweisen jedoch, daß die ihre Existenz bedingenden Faktoren anderswo zu suchen sind.

Manchmal wird ohne weitere Erwägungen automatisch vorausgesetzt, daß es zu einer breiten kreisartigen Verschiebung der Vegetationszonen und somit auch der Faunengemeinschaften gekommen ist. Heute weiß man, daß diese Voraussetzung falsch ist. Die Faunengemeinschaft der nördlichen Regionen Eurasiens migrierte in Kaltzeiten in südlichere Breiten, wobei jedoch ein Teil der dort lebenden Arten auch weiter geblieben ist (in Nordamerika fast alle). Das Pleistozänende ist somit durch ein Zusammenleben von Arten gekennzeichnet, die heute ausdrücklich allopatrisch und manche davon vielleicht in der Gegenwart ökologisch unvereinbar sind. Solche Gemeinschaften werden als disharmonisch bezeichnet und sie enden am Beginn des Holozäns (Graham, Mead 1987). Seither wiederholen sie sich nicht mehr, ihre moderne Analogie ist unbekannt (Musil 1986).

Das Ende des Pleistozäns kennzeichnen Steppengebiete, welche nicht nur mit Gras bedeckt waren, sondern auch mit Sträuchern, in manchen Gebieten auch mit kleinen Waldinseln; es handelte sich also manchmal in einigen Gebieten um eine parkartige Landschaft. Erst während des Holozäns begann eine allmähliche ununterbrochene Ausbreitung zusammenhängender Wälder. Die Diversität der Tiergemeinschaften, das ist die Menge der Arten, war in jener Zeit größer als je im Holozän. Sie war durch das Vegetationsmosaik, durch die Mannigfaltigkeit der Vegetationsdecke bedingt. Die Grundlage der hohen Artendiversität der Tiere war somit eine ebenso große Artendiversität der Vegetation, die das konkurrenzlose Zusammenleben heute allopatrischer Arten ermöglicht hatte. Wenn man so alle Faunenwechsel begreifen will, so muß man zuerst die Vegetationsänderungen kennen lernen. Das entspricht der bekannten Voraussetzung, daß je vielfältiger die Bedingungen eines Biotops sind, desto mehr Tierarten die Biozönose enthalten kann. Je eintöniger ein Biotop ist, desto weniger Tierarten kommen vor.

Das Ende des letzten Glazials unterscheidet sich daher diametral vom Holozän. Das Holozän kennzeichnet eine niedrigere Artendiversität, selbstverständlich eine unterschiedliche Artengemeinschaft mit einer anderen quantitativen Vertretung einzelner Arten. Aus all diesen Gründen kann man das letzte Glazial nicht als eine für das Leben von Säugern völlig ungünstige Periode betrachten und das Holozän dazu im Gegensatz als eine optimale Zeit, wozu die klimatischen Unterschiede manchmal verleiten.

Das spätglaziale Tierausterben war ein globales Event, es trat jedoch nicht gleichzeitig auf allen Kontinenten auf. Dabei war es nicht nur auf bestimmte adaptive Zonen, an trophische Ebenen, an Größenkategorien oder auf taxonomische Gruppen beschränkt. Es betrifft in verschiedenem Verhältnis alle Größenkategorien der Säugetiere aus verschiedenen adaptiven Zonen. Der größte Anteil ausgestorbener Arten betrifft die Pflanzenfresser. Das Aussterben betraf jedoch auch Vögel, Reptilien und Amphibien.

Wie sieht zeitlich der Untergang einzelner für das Ende des Pleistozäns typischer Arten aus:

Mammut: Noch in Denekamp (z. B. Předmostí, Dolní Věstonice – Südmähren) lebt er in großer Menge (Předmostí 26 870 ± 250 B. P., Dolní Věstonice 27 000–25 000 B. P.). Schon in Pavlov (Südmähren, 24 800 B. P.) sinkt sowohl die Menge als auch das Lebensalter dieser Jagdtiere stark. In dieser Zeit findet offensichtlich eine große Reduktion der Individuen statt. Das Mammut lebt allerdings weiter, und die letzten Funde stammen aus Magdalénien-Schichten Mitteleuropas (Pekárna-Höhle, Kniegrotte, Oelknitz, Teufelsbrücke), also aus dem Dryas II (12 000–11 000 B. P.). In Kostenki (Rußland) wird es noch in der Zeit um 11 000 B.P. verzeichnet (Anfang des jüngeren Dryas), in Estland

um 10 000 B.P. (Anfang des Holozäns). Die letzten Funde in Finnland sind noch jünger, die Lokalität Kunda Lammasägi 9 780 ± 260 B. P. und die Lokalität Hernttoniemi 9 030 ± 160 B. P.

Aus dem oben Angeführten folgt, daß die Zahl der Tiere in geologisch kurzer Zeit schnell abnimmt, und nachher kommen sie noch während einer längeren Zeit in kleiner Menge vor. Bei der Verminderung der Anzahl kommt es nicht zur wesentlichen Verkleinerung des ursprünglichen Areals.

Wollnashorn: Die letzten Funde stammen in Mitteleuropa ebenfalls aus dem Magdalénien und zwar aus dem Dryas II.

Höhlenbär: Das letzte häufige Vorkommen ist im h/d Stadiäl, die optimale Periode war im vorhergehenden Hengelo-Interstadiäl. Nach dem h/d Stadiäl überleben nur einzelne Individuen und zwar bis zum Ende des Glazials. Lediglich im Kaukasus finden sie sich bis ins Mesolithikum.

Moschusochse: Die letzten europäischen Funde stammen aus Skandinavien und werden um 9 000 B.P. datiert.

Saiga: In Mitteleuropa stammen die letzten Funde aus dem Magdalénien, in Osteuropa im Bereich des Dnestr- und Dnepr-Flusses noch aus dem Mittelalter.

Aus diesem zeitbedingten Untergang der Tierarten ergibt sich:

1. Eine starke Reduktion der Anzahl einzelner Arten tritt auf den Kontinenten in verschiedenen Zeiten auf.

2. Zu dieser Reduktion kommt es ziemlich rasch, meist ohne daß es gleichzeitig zu einer wesentlichen Verringerung des Areals kommen würde.

3. Mit einer geringeren Individuenanzahl lebt die Art noch eine ziemlich lange Zeit fort.

Die spätpleistozäne Tiergemeinschaft Sibiriens und Alaskas ist artenähnlich, aber nicht gleich. Der Unterschied wird dadurch verursacht, daß einige Gattungen nach Alaska nicht eingedrungen sind (z. B. *Crocota*, *Coelodonta*). Die Tierwelt Sibiriens wird in dieser Zeit mit der Mischung der arktischen Gattungen (*Alopex*, *Dicrostonyx*, *Lemmus*, *Ovibos*) und der Gattungen der gemäßigten Zone (*Panthera*, *Saiga*, *Cervus*, *Equus*) gekennzeichnet. Solche Tiergemeinschaft lebt in dieser Zeit nicht nördlich 60° n.B.

Die größte Aufmerksamkeit wurde dem Mammut gewidmet. Die Menge seiner Überreste ist in Sibirien enorm. Aus dem Meeresboden der Laptow- und Ostsibirischen See wurden bis zu dieser Zeit 550 000 Tonnen Stoßzähne gewonnen, das entspricht ca. 200 Millionen Individuen. Es wird angenommen, daß dort noch etwa 150 000 Tonnen verblieben sind (Vereščagin 1977). Es handelt sich dabei um Tiere, welche natürlich vergangen sind.

Am Berelech-Fluß (71° n.B.) in der Tiefe 1,5–2,5 m liegt eine Kulturschicht, die auf eine spezialisierte Mammutjagd hinweist. Ihr Alter ist 10 660 ± 90 B.P. (Ende des jüngeren Dryas). An demselben Fluß befindet sich auch ein natürlicher Mammut-Sterbeplatz aus der Zeit 13 700–12 400 B.P. (ältere Dryaszeit). Während drei Arbeitsjahren wurden dort 8 904 Tierknochen gefördert, davon 8 830 Knochen von Mammut (ca. 156 Individuen). Die Knochen waren ohne jedwede Beschädigungen (Vereščagin, Ukraineva 1985).

Die Mammute lebten in Nordsibirien häufig bis zum älteren Dryas. Dann verringert sich ihre Menge. Die jüngsten bisher bekannten Funde: Halbinsel Tajmyr (10 300 ± 100 B.P., Ende des jüngeren Dryas), Nordland (11 500 ± 60 B.P., Alleröd), Irtysch-Fluß (12 860 ± 90 B.P., ältere Dryaszeit), Gydan-Halbinsel (9 000 ± 300 B.P.). Der letzte Fund ist der jüngste in Sibirien.

Alles weist darauf hin, daß die Mammute in Sibirien relativ häufig noch zu der Zeit als in Mitteleuropa ihre Zahl schon ganz gering war und sie allmählich ausstarben, gelebt hatten.

Das Wollnashorn wird aus dem Gebiet des Berelech-Flusses aus der Zeit 12 400 B. P. angeführt (ältere Dryaszeit). Die Angaben über die Höhlenhyänen fehlen, ihre Funde gehen nur bis 56 ° n. B. Bison-Funde werden aus dem Angara-Flußtal und aus der Umgebung des Bajkal-Sees noch im 4.–7. Jahrhundert

n. Chr. angeführt. Der Moschusochse lebte in der Umgebung der Tajmyr-Halbinseln noch $2\,920 \pm 50$ B. P., dieselbe Zeitangabe liegt auch für NO-Sibirien vor.

Das Aussterben ist wiederum nicht auf eine bestimmte Zeitspanne konzentriert und beginnt deutlich ein wenig später als in Mitteleuropa und zwar am Anfang des Holozäns.

Das am besten bearbeitete Gebiet ist Nordamerika, wo es gelungen ist, einen komplexen Blick für den studierten Zeitabschnitt zu gewinnen. Auch hier kommen gemeinsam arktische Arten mit den Arten der gemäßigten Zone und Waldarten mit Arten der offenen Landschaft zusammen vor. Die Zahl der ausgestorbenen Arten ist hier von allen Kontinenten die größte, man kann aber nicht ausschließen, daß dies durch eine gründliche Bearbeitung verursacht wird. Bei den Säugetieren handelt es sich um 63 Arten, bei den Vögeln um 30 Arten, bei den Kriechtieren um 3–4 Arten und bei den Insekten um 2 Arten (Pučkov 1989).

Im Unterschied zu Europa leben hier die Mammute eine relativ längere Zeit, auch im südlichen Teil Nordamerikas: Die Fundstelle Naco westlich des Mississippi $9\,250 \pm 300$ B. P., Lehner Ranch $11\,000$ B. P. (jüngere Dryaszeit) und Murray Springs $11\,230 \pm 340$ B. P. (Alleröd, Graham, Mead 1987). Die letzten Mammute in Nordkanada stammen nach Pučkov (1989) aus der Zeit um $8\,500$ B. P., also aus dem Präboreal. Es wäre das weltweit jüngste Vorkommen dieses Tieres. Ähnlich ist es bei der weiteren Elephantenart und zwar bei *Mammuthus columbi*: Hinds Cave $9\,120$ B. P. und Schuld Cave $9\,600$ B. P. Die Gattung *Equus* wird noch in der Zeit $6\,540$ – $6\,160$ B. P. verzeichnet (älteres Atlantikum; Graham, Lundelius 1984, Graham 1987). Es fehlt eine genaue quantitative Bewertung einzelner Zeitabschnitte; man kann aber voraussetzen, daß das Aussterben auch hier stufenweise verlaufen ist.

Das Aussterben in Südamerika konzentriert sich auf die Zeitspanne $10\,000$ – $8\,000$ B. P. (Präboreal–Boreal). Es werden insgesamt 46 ausgestorbene Arten angeführt, davon 80 % der Großtiere (Tiere über 44 kg).

Das Aussterben in der Grenzzeit Pleistozän/Holozän hat auch die Tiere in Afrika und Australien betroffen. In Afrika sind im Laufe des Pleistozäns 56 Säugetierarten ausgestorben. In Australien beginnt das Aussterben vor ca. 18 000 Jahren und hat 21 Gattungen, davon 80 % der Großtiere betroffen. Ähnlicher Wechsel wird in dieser Zeit auf Pazifik-Inseln verzeichnet (Graham, Lundelius 1984).

Warum war das Ende des Pleistozäns für eine ganze Reihe von Tierarten die Zeit des Aussterbens? Wenn man die diesbezüglichen Publikationen überblickt, sieht man, daß es im Grunde drei Alternativen zur Erklärung dieser Erscheinung gibt. Die erste betont und betrachtet den Einfluß der Umweltfaktoren als den Hauptgrund, die zweite betont, daß es sich überwiegend um große, durch die damaligen Menschen gejagte Tiere handelte und betrachtet diese Jagd als den Hauptfaktor ihres Aussterbens. Die dritte Alternative vereinigt beide Meinungen und erklärt den Tieruntergang auf zwei Weisen: bei der ersten bildet die Umwelt den primären und die menschliche Jagd den sekundären Faktor, bei der zweiten ist dies umgekehrt.

Abschließend sollen die bisherigen Ansichten zusammengefaßt werden.

1. Zum Verständnis der behandelten Erscheinung muß man nicht nur die damalige Fauna genau, sondern auch alle die Existenz einzelner Arten bedingenden Faktoren kennen.

2. In paläolithischen Kulturschichten findet man das osteologische Material der erjagten Tiere. Seine quantitative Auswertung zeugt eher von einer ausgeglichenen Jagd als von einem „overkill“.

3. Das Aussterben einzelner Arten beginnt in verschiedenen Gebieten zu verschiedenen Zeiten. Im Grunde deckt es sich jedoch mit den großen Umweltänderungen auf der ganzen Welt.

4. Die Erklärung des Aussterbens berücksichtigt oft nur lokale und regionale Gesichtspunkte und vergißt sowohl die unterschiedliche Umwelt, in der die betreffende Art zur gleichen Zeit lebt, als auch den oft hohen Adaptabilitätsgrad und die ökologische Toleranz sowie die Möglichkeit der Migration.

5. Unsere Ansichten sind oft auch dadurch beeinflusst, daß fast alle bekannten größeren Knochenanhäufungen pleistozäner Tiere in Europa aus Kulturschichten stammen. In anderen Gebieten sind jedoch

auch Fundstellen bekannt, wo es ähnliche Knochenmengen natürlich verendeter Tiere ohne menschliche Eingriffe gibt.

6. Die Wirkung der sich ändernden Umweltfaktoren, welche an den Grenzen der früheren Glaziale und Interglaziale verliefen, ist bis heute nicht genügend geklärt. Damals kam es nicht zum ähnlichen Aussterben wie an der Scheide Pleistozän/Holozän. Warum haben diese auf den ersten Blick ähnlichen Umweltveränderungen so völlig verschiedene Auswirkung auf die Tiergemeinschaft an den Grenzen aller Glazial-Interglazialzeiten?

7. Änderungen der Umweltfaktoren können nicht gleichen Einfluß auf alle Arten haben; verschiedene Arten müssen individuell reagieren.

8. Die Tiergemeinschaft aus dem Ende des letzten Glazials enthält Arten, die heute ausdrücklich allopatrisch sind. Selbst das weist darauf hin, daß sich die damalige Vegetationsdecke beträchtlich von den heute bekannten Milieus unterschieden hat.

Die Voraussetzung aller Änderungen bilden klimatische Wechsel, natürlich nicht nur Kälte und Wärme, sondern auch die Humidität und Aridität und gegebenfalls auch weiter physikalische und chemische Faktoren und zwar sowohl im Jahresdurchschnitt als auch in der Jahresverteilung und während der Saisonextreme. Daran knüpft die Vegetation an, ihre Zusammensetzung und Diversität sowie ihr energetisches Volumen für die Pflanzenfresser. Erst dann folgt die Tiergemeinschaft. Zwischen dem Futter und den Lebewesen muß ein energetisches Gleichgewicht bestehen, welches die Grenzen ihrer Ausbreitung, ihre Diversität und Quantität bestimmt. Der letzte wichtige Faktor ist die menschliche Jagd.

Bei einem Vergleich der nördlichen Gebiete Nordamerikas und Eurasiens vom Gesichtspunkt der Existenz solcher Arten wie z. B. Bison, Ur und Pferd vom Ende des Pleistozäns läßt sich kaum ihre völlig abweichende weitere Entwicklung nur durch natürliche Faktoren erklären. Sie ist diametral verschieden im gleichen Biotop (Musil 1982).

Nach einigen Autoren war der Wechsel an der Grenze Pleistozän/Holozän bedeutsam abweichend von früheren Änderungen (z. B. verschiedener Beginn der Erwärmung, klimatische Unterschiedlichkeit des Holozäns). Ich vermute, daß die diesbezüglich gegenwärtige Argumentation nicht völlig befriedigend ist.

Durch den Kontinentalgletscher wurde die Zirkulation der Luftmassen in dem Sinne gestört, daß er eine Barriere der Strömung arktischer Kaltluft über seinem Rand bildete; sie konnte nach Süden nur an seinen Rändern vorbei strömen. Die von der Eismasse nach Süden kommende Luftströmung hatte weder einen Wärmeverlust noch einen Gewinn. Somit war die Jahresdurchschnittstemperatur niedriger, zwischen Winter und Sommer war eher Gleichgewichtslage, und es gab keine Temperaturextreme.

Die südliche und nördliche Verbreitungsgrenze der damaligen Arten war nicht durch die Jahresdurchschnittstemperaturen limitiert, sondern durch die sommerlichen und winterlichen Temperaturextreme. Einen mäßigeren Nord-Süd Gradienten als heute bestätigten für das Gebiet Nordamerikas auch Deuterium-Analysen aus Zellulose. Auf ein ausgeglicheneres Klima jener Periode als heute weisen ebenfalls isotopische Knochenanalysen hin (Graham 1985). Aus diesem Grunde waren arktische Arten fähig, in südlicheren Breiten zusammen mit Arten des milden Klimas zu leben.

Um eine Zwischenartenkonkurrenz auszuschließen, teilten die Pflanzenfresser ihre Nahrungsquellen so, daß sie auf bestimmte Gewächsarten oder ihre Teile spezialisiert waren, ähnlich wie es aus der heutigen afrikanischen Savanne bekannt ist.

Pflanzen mit einem auf dreifachen Kohlenstoff (C-3) aufgebauten Zyklus der Photosynthese besitzen einen höheren Nährwert als solche mit vierfachem Kohlenstoff (C-4). Die Verbreitung bei diesen Gruppen ist durch klimatische Bedingungen gefördert. Für die C-3-Gruppe gab es günstigere Bedingungen gerade am Ende des Pleistozäns. mit dem Beginn des Holozäns trat ihre starke Reduktion

ein und somit auch eine Nährwertreduktion der Pflanzenquellen, die sich notwendigerweise bei den Pflanzenfressern negativ auswirken mußte (Graham 1986).

Am Ende des Pleistozäns starben nicht alle Pflanzenfresser aus; diejenigen, die überlebten, haben ihre Verdauungssysteme auf eine Nahrung aus einem Milieu mit geringer Diversität der Vegetation adaptiert (z. B. Bison, Ur, Hirsch, Elch, Schaf). Diese konnten überleben trotz einer ziemlichen Destruktion der damaligen Pflanzengemeinschaft.

Durch die Migration nördlicher Arten in südlichere Gebiete kam es zu einer Vermischung mit den dort lebenden und nicht mehr weiter südlich migrierenden Gemeinschaften. Durch drei Faktoren wurde dieses Zusammenleben ermöglicht: ausgeglichenes Klima, Diversität des Biotops, hoher Nutritionswert der Vegetation. So konnten disharmonische, aus heute allopatrischen Arten zusammengesetzte Gemeinschaften entstehen. Die Möglichkeiten der Verbreitung borealer Arten nach Süden wurden durch niedrigere extreme Sommertemperaturen bedingt, durch niedrige extreme Wintertemperaturen wurde dann die nördliche Verbreitungsgrenze der Arten der milden Zone bestimmt. Die Koexistenz beider Gruppen von Lebewesen ist also durch ein ausgeglichenes Klima ohne winterliche und sommerliche Temperaturextreme bedingt.

Zum Schluß entsteht also die Frage, ob es zum Aussterben der Tierarten am Ende des Pleistozäns gekommen wäre, wenn nicht die klimatischen Änderungen und die Änderungen der Vegetationsdecke eingetreten wären? Wäre es dazu gekommen, wenn der Mensch als Jäger des Großwildes nicht erschienen wäre?

Es scheint, daß hinsichtlich des biologischen Regresses, als Ursache gleicher Vorgänge völlig unterschiedliche Prozesse vorliegen können. Wie schon eingangs erwähnt wurde, muß bei jeder Art der Augenblick ihres Untergangs einmal eintreten. Ich vermute deshalb, daß für das Aussterben der Tiere von primärer Bedeutung innere, genetisch verankerte Ursachen verantwortlich sein werden und alle anderen Faktoren nur jene Rolle spielen, indem sie diesen Prozeß verschiedentlich beschleunigt haben. Es muß offenbar ein bestimmter grundsätzlicher, unwiderlegbarer genetisch programmierter Prozeß existieren, der zum Aussterben jeder Art führt. Das Aussterben erweist sich mir somit als eine auf einen längeren Zeitabschnitt verteilte Reaktion der Arten auf die Wirkung verschiedenster, möglicherweise über einen längeren Zeitabschnitt gleich wirkender Faktoren, die in einer bestimmten Zeit ihrer Existenz zu ihrem Untergang führen können.

Literatur

- BARNOSKY, A. D., 1989: The late Pleistocene event as a paradigm for widespread mammal extinction. In *Mass extinction*, 235–254, Stuttgart.
- GUENTHER, E. W., 1987: Zur Frage des Aussterbens von eiszeitlichen Großsäugern – insbesondere der Mammute – in Mitteleuropa. *Cranium*, 67–75.
- GRAHAM, R. W., 1985: Diversity and community structure of the late Pleistocene mammal fauna of North America. *Acta Zool. Fenn.*, 28, 181–192.
- , 1985: Response of Mammalian Communities to Environmental Changes During the Late Quaternary. In: *Community Ecology*, 300–313, New York.
- , 1986: Plant-Animal Interactions and Pleistocene Extinctions. In: *Dynamics of Extinction*, 131–154.
- , 1987: Late Quaternary Mammalian Faunas and Palaeoenvironments of the Southwestern Plains of the United States. In: *Late Quaternary Mammalian Biogeography*, Illinois State Mus., 22, 24–86.
- GRAHAM, R. W., LUNDELIUS E. L., 1984: Coevolutionary Disequilibrium and Pleistocene Extinctions. In: *Quaternary Extinction. A prehistoric Revolution*, 223–249, Tuscon.
- GRAHAM, R. W., MEAD, J. I., 1987: Environmental fluctuations and evolution of mammalian faunas during the last deglaciation in North America. – In: *Geology of North America*, K-3, 371–394.

- MELTZER, D. J., 1986: Pleistocene Overkill and the Associational Critique. *J. Archaeol. Sci.*, 13, No.1, 51–60.
- MC LEAN, D. M., 1981: Size factor in the late Pleistocene mammalian extinction. *Amer. J. Sci.* 8, 1144–1152.
- MUSIL, R., 1980: Das Phasenaussterben der Säugetiere im Pleistozän. *Scripta Fac. Sci. Nat. Univ. Purk. Brun.* 10, No.7, 351–353, Brno.
- , 1982: Probleme und Aufgaben der Säugetierpaläontologie des Pleistozäns. *Schriftenr. geol. Wiss.*, 19/20, 303–332.
- , 1986: Methodische Erwägungen zum Problem des Aussterbens. *Quartärpaläontologie*, 6, 119–122.
- , 1988: Die Klimaveränderungen in Europa während des letzten Glazials auf dem Grund der Veränderungen der Wirbeltiergemeinschaften (tschech.). *Vztahy Slunce-Země III*, 217–219, Praha.
- , 1992: Changes in Mammalian communities at the Pleistocene-Holocene boundary. *Ann. Zool. Fen.* 28, 241–244.
- NARR, K. J., 1985: Des Mammuts Ende: Aussterben oder Ausrottung. *Jhrb. d. Bern. Hist. Mus.* 63/64, 225–239.
- PUČKOV, P. V., 1989: Nekompenzirovane vymiraniya v pleistocene i predpolagaemyj mechanism krizisa. I, II. *Inst. Zool. AN Ukr. SSR*, 1–60.
- REED, Ch. A., 1970: Extinction of mammalian megafauna in the Old World late Quaternary. *Bio Science*. 20, No.5, 284–288.
- VAN VALEN, L., 1970: Evolution of communities and late Pleistocene extinctions. *Proc. N. Amer. Paleont. Conv., Part E*, 469–485, Chicago.
- VEREŠČAGIN, N. K., 1977: Gibel mamontovoj fauny v plejstocene. *Priroda* 9, 90–95.
- VEREŠČAGIN, N. K., BARYŠNIKOV, G. F., 1985: Vymiranie mlekopitajuščich v četvertičnom periode Severnoj Evrazii. – *Tr. Zool. Inst. AN SSSR* 131, 3–38.
- VEREŠČAGIN, N. K., UKRAINCEVA, V. V., 1985: Proischoždenije i stratigrafia Berelechskogo „kladbišča“ mamontov. *Tr. Zool. Inst. AN SSSR* 131, 104–113.