

Artenschwund durch Eiszeitjäger?

Margret Bunzel-Drüke

1. Zusammenfassung

Von den 31 Arten großer Pflanzenfresser, die während des Eem-Interglazials und der Weichsel/Würm-Eiszeit im Binnenland Europas vorkamen, wären mindestens 18 unter heutigen Klimabedingungen in Mitteleuropa zu erwarten. In Deutschland leben jedoch nur noch sieben davon in Freiheit. Megaherbivoren wie Elefanten und Gras- und Rauhfutterfresser fehlen, also die Artengruppen, die besonders starke Einflüsse auf Vegetation und Landschaft ausüben.

Das Aussterben von Großtieren vom Ende des Pleistozäns bis ins frühe Holozän war nicht auf Europa beschränkt, sondern trat außer in Afrika auf allen Kontinenten und auch Inseln auf, jedoch zu unterschiedlichen Zeiten. Es existiert keine Hypothese, die den beobachteten Verlauf der Aussterbewelle durch ein weltweit wirkendes Klimaphänomen erklären kann. Das Verschwinden der Großtiere fällt jedoch zeitlich und räumlich mit dem Auftreten des modernen Menschen (*Homo sapiens*) zusammen, was für die Richtigkeit der Overkill-Hypothese spricht, nach der die steinzeitlichen Jäger Tierbestände übernutzten und dadurch ausrotteten.

2. Einleitung

In den letzten Jahren wird zunehmend darüber diskutiert, ob Beweidung durch große Herbivoren ein natürlicher Prozeß ist, der Lebensräume und ganze Landschaften gestaltet, ein natürlicher Prozeß wie viele andere, etwa pflanzliche Sukzession, Flußdynamik oder Insektenkalamitäten. Große Tiere sind aus Mitteleuropa jedoch weitgehend verschwunden - tatsächlich und aus unseren Gedanken.

Im folgenden soll die Herbivorenfauna der - in geologischen Zeiträumen betrachtet - jüngsten Vergangenheit vorgestellt und danach erklärt werden, warum es viele Wissenschaftler für wahrscheinlich halten, daß die Einwanderung des modernen Menschen zum Verschwinden von Großtierarten führte.

3. Welche großen Pflanzenfresser lebten in Europa?

Wir leben im Erdzeitalter des Quartär. Es begann vor 2,3 - 2,4 Mio Jahren und wird willkürlich unterteilt in Pleistozän und Holozän („Nacheiszeit“). Es gab mehrere - bis zu 20 - Kalt-Warm-Zyklen von jeweils etwa 100 000 Jahren Dauer, davon waren jeweils mindestens 80 000 Jahre kalt. Die vorerst letzte Eiszeit - das Weichsel- oder Würm-Glazial - erreichte ihr Klimaminimum vor etwa 18 000 Jahren, danach stieg die durchschnittliche Temperatur weltweit bis zu einem Maximum vor etwa 5000 Jahren. Der Beginn der nächsten Eiszeit wäre in rund 6000 - 10 000 Jahren zu erwarten. Als Zeitfenster soll nachfolgend die letzte Eiszeit und die davor liegende Warmzeit, das Eem-Interglazial, betrachtet werden.

Während dieser etwa 125 000 Jahre kamen mindestens 44 Großtierarten in Europa vor (vgl. BUNZEL-DRÜKE 1997), von denen sich 31 zu einem wesentlichen Anteil oder ausschließlich von Pflanzen ernährten (Abb. 1). Einige dieser 31 Herbivoren zeigen Anpassungen an kaltes Klima, z.B. Moschusochse (*Ovibos moschatus*) und Rentier (*Rangifer tarandus*), andere vor allem an trockenes Klima, z.B. Kulan (*Equus hemionus*) und Saiga (*Saiga tatarica*) (R.-D. KAHLKE 1994), einige benötigen milde Winter, z.B. Flußpferd (*Hippopotamus amphibius incognitus* = *H. antiquus*) und Wasserbüffel (*Bubalus murrensis*) (KOENIGSWALD 1991). Bei Arten wie Pferd, Riesenhirsch, Elch oder Höhlenbär sind keine besonderen Präferenzen erkennbar. Diese Arten traten in Kalt- und Warmzeiten in Mitteleuropa auf.

In einer typischen Warmzeit wären in Mitteleuropa mindestens 18 Herbivorenarten zu erwarten (eingerahmte Tiere in Abb. 1). Weitere fünf, nämlich Mammut (*Mammuthus primigenius*), Stachelschwein (*Hystrix cristata/vinogradovi*), Rentier, Flußpferd und Wasserbüffel kämen eventuell noch dazu.

4. Wann starben Großtiere in Europa aus?

Von den 18 Arten, die unter heutigen Klimabedingungen - ohne Aussterbewelle - in Mitteleuropa mindestens zu erwarten wären, leben in Deutschland noch sieben in Freiheit - die obersten sieben in Abbildung 2. Die heute noch vorkommenden und die in historischer Zeit ausgestorbenen Arten sind derjenige Teil der mitteleuropäischen Großherbivorenfauna, der zumeist als das „vollständige Arteninventar“ angesehen wird. Für eine typische warmzeitliche Fauna fehlen jedoch noch wenigstens sechs Arten, darunter die drei größten.

5. Welche ökologischen Nischen besetzen die Herbivoren eines Interglazials?

Nach HOFMANN (1989) und HOFMANN & SCHEIBE (1997) lassen sich die Arten in Ernährungstypen einteilen (Abb. 3). „Konzentratselektierer“ oder Laubfresser (browser) ernähren sich von eiweißreichen, leicht verdaulichen Pflanzenteilen wie Knospen, Laub, Früchten und Speicherorganen. Ähnliche Pflanzennahrung bevorzugen die Allesfresser Braunbär und Wildschwein. „Gras- und Rauhfutterfresser“ (grazer) sind auf die relativ schwer verdaulichen Gräser spezialisiert und daher auf Weideland angewiesen. „Intermediärtypen“ verzehren sowohl Gräser als auch Laub und Kräuter, wobei jahreszeitliche Wechsel auftreten können.

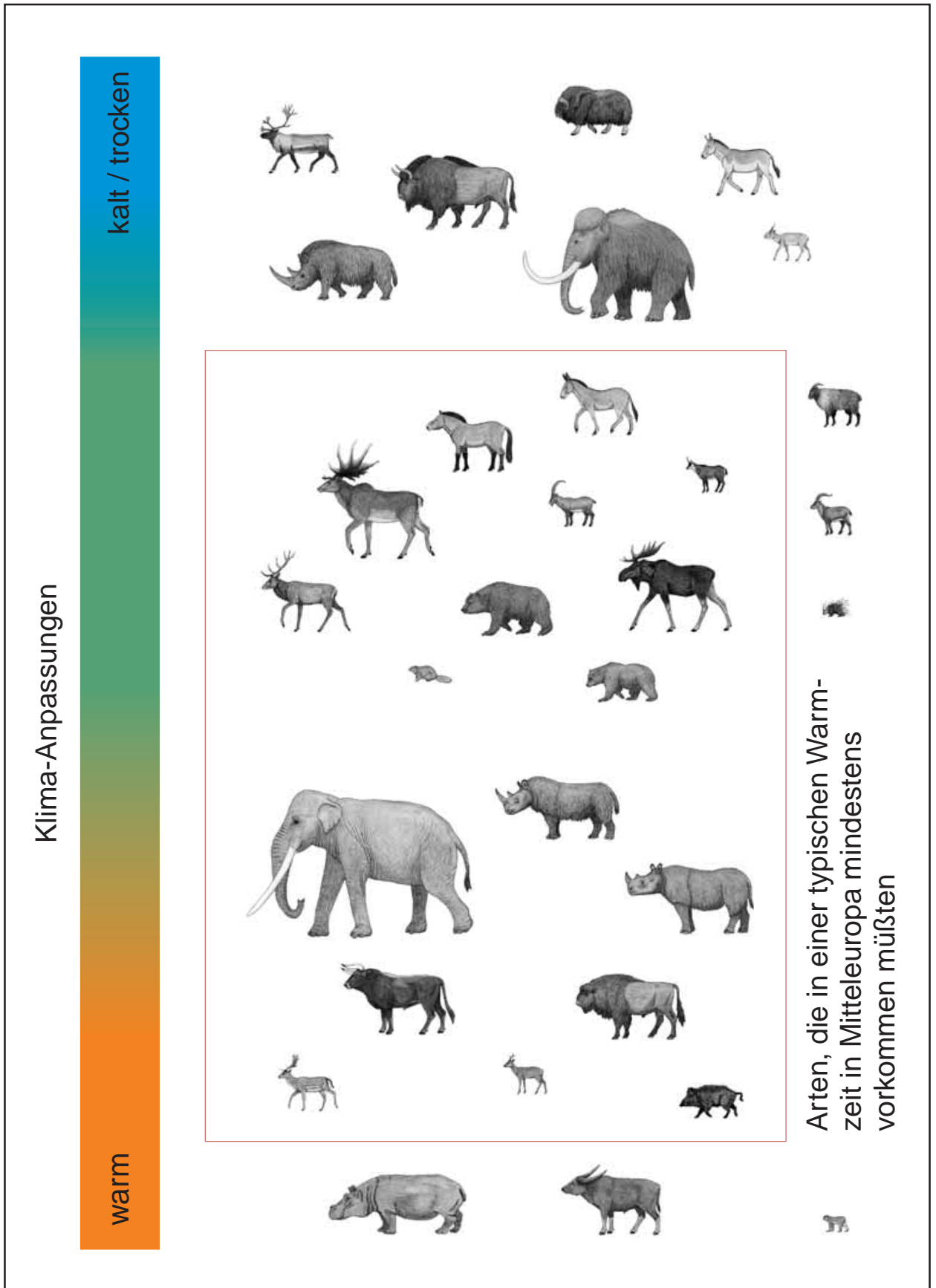


Abb. 1: Große Pflanzenfresser Europas im Eem-Interglazial und in der Weichsel/Würm-Eiszeit (ohne Mittelmeerinseln und marine Arten)



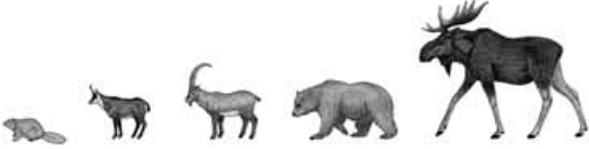


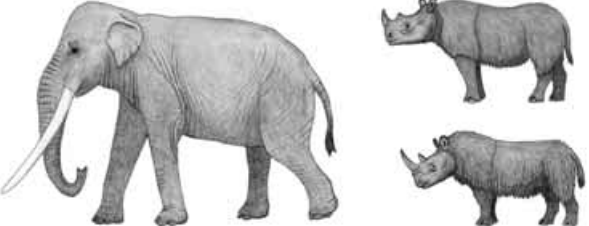
	<p>Reh (<i>Capreolus capreolus</i>)</p> <p>Verbreitung: fast überall vorkommend</p>
	<p>Wildschwein (<i>Sus scrofa</i>), Rothirsch (<i>Cervus elaphus</i>), Damhirsch (<i>Cervus dama</i>)</p> <p>Verbreitung: beschränkte, aber meist noch recht große Verbreitungsgebiete, z.T. nach Wiedereinbürgerung</p>
	<p>Biber (<i>Castor fiber</i>), Gemse (<i>Rupicapra rupicapra</i>), Alpensteinbock (<i>Capra ibex</i>), Braunbär (<i>Ursus arctos</i>), Elch (<i>Alces alces</i>)</p> <p>Verbreitung: in Reliktarealen (Biber, Gemse), Wiederansiedlungsgebieten (Biber, Gemse, Steinbock) oder Randbereichen (Braunbär, Elch) bis heute vorkommend, z.T. Ausbreitungstendenzen</p>
	<p>Wisent (<i>Bison bonasus</i>), Wildpferd (<i>Equus ferus</i>), Auerochse (<i>Bos primigenius</i>)</p> <p>Verbreitung: zwischen dem 17. und dem 20. Jahrhundert verschwunden (Wisent 1919, Tarpan ca. 1800, Auerochse 1627), lange vorher nur noch in Reliktarealen</p>
<p style="text-align: center;">"historische Zeit"</p> <hr style="width: 100%;"/> <p style="text-align: center;">Grenze</p> <p style="text-align: center;">"vorgeschichtliche Zeit"</p> 	<p>Europäischer Wildesel (<i>Equus hydruntinus</i>), Riesenhirsch (<i>Megaloceros giganteus</i>), Höhlenbär (<i>Ursus spelaeus</i>)</p> <p>Verbreitung: im frühen Holozän verschwunden (vor 10 000 bis 9000 Jahren)</p>
	<p>Waldelefant (<i>Elephas (Palaeoloxodon) antiquus</i>), Waldnashorn (<i>Dicerorhinus (Stephanorhinus) kirchbergensis</i>), Steppennashorn (<i>Dicerorhinus (Stephanorhinus) hemitoechus</i>)</p> <p>Verbreitung: während der letzten Eiszeit in ihren südlichen Refugialgebieten ausgerottet (vor 30 000 bis 20 000 Jahren), daher Rückkehr im Holozän unmöglich</p>

Abb. 2: Typische warmzeitliche Fauna großer Herbivoren, geordnet nach der Größe ihres derzeitigen Verbreitungsgebietes bzw. dem Zeitpunkt ihres Verschwindens (aus BUNZEL-DRÜKE et al. 1999)















	Konzentrat-selektierer ("browser") u. Allesfresser	Intermediär-typen	Grasfresser ("grazer")	Konzentrat-selektierer ("browser") u. Allesfresser	Intermediär-typen	Grasfresser ("grazer")
Wiederkäuer						
Nichtwiederkäuer						
						
						
						

Abb. 3: Einteilung von mitteleuropäischen Herbivorenarten in Ernährungstypen (vgl. HOFMANN 1989, HOFMANN & SCHEIBE 1997)
links: Fauna einer typischen Warmzeit rechts: die in Deutschland verbliebenen Arten

Folgende Artengruppen haben besonders starke Einflüsse auf Vegetation und Landschaft:

- Megaherbivoren (Waldelefant, Waldnashorn, Steppennashorn) durch Körpergröße, mechanische Fähigkeiten und benötigte Nahrungsmenge (z.B. KORTLANDT 1984, OWEN-SMITH 1987, 1988);
- Grasfresser (Auerochse, Wisent, Pferd, Esel, Steppennashorn), die Weiderasen schaffen und erhalten und damit - anders als Konzentratselektierer - die pflanzliche Sukzession umkehren oder anhalten können (DAVIDSON 1993, DRENT & VAN DER WAL 1999);
- Arten, die in Herden oder größeren Gruppen leben und deren Beweidung dadurch mahdähnliche Effekte verursachen kann (Steinbock, Rothirsch, Damhirsch, Auerochse, Wisent, Pferd, Esel) - alles „grazer“ oder Intermediärtypen mit hohem Grasanteil in der Nahrung;
- Biber, die Gewässer umgestalten, Biberwiesen schaffen und Moorbildung auslösen können (z.B. NAIMAN et al. 1988).

Die sechs heute noch in Deutschland in Freiheit vorkommenden Huftierarten und der Biber gehören zu den kleineren Pflanzenfressern. Es ist kein typischer „grazer“ unter ihnen. In heutigen Ökosystemen fehlen also nicht nur die Megaherbivoren wie Elefant und Nashorn, sondern darüberhinaus sind die „Planstellen“ der in offenen oder halboffenen Landschaften lebenden Grasfresser unbesetzt, sieht man von dem stellenweise eingebürgerten, in Mitteleuropa nicht autochthonen Mufflon (*Ovis orientalis f. musimon*) ab.

Wie hoch wäre die Herbivorendichte unter „natürlichen Bedingungen“, und wodurch würde sie begrenzt? Wesentliche Faktoren für die „Regulierung“ der Bestandsdichten sind die Produktivität der Vegetation unter Berücksichtigung des Flaschenhalses des Winters, außerdem Beutegreifer sowie Krankheiten und Parasiten.

Für einige grundlegende Prinzipien sind die Ergebnisse aus der Serengeti-Forschung hilfreich (z.B. SINCLAIR & ARCESE 1995, KREBS et al. 1999). Nach diesen Untersuchungen wird die Dichte von Megaherbivoren wie Elefanten und Nashörnern allein durch Nahrung und Wasser reguliert. Ob in einer vergleichbaren Großtierzönose Europas ein Einfluß der auf die Erbeutung von Elefanten und anderen Großsäugern spezialisierten Säbelzahnkatze (*Homotherium latidens*) zu berücksichtigen ist, muß offen bleiben, zumal nicht bekannt ist, wann die Art ausstarb.

Die Populationsgrößen wandernder Herdentiere in Afrika werden offenbar ebenfalls nur durch das Nahrungs- und Wasserangebot bestimmt. Im warmzeitlichen Europa könnten Pferd, Rentier, eventuell Wisent und teilweise auch Rothirsch Wanderungen in Herden ausführen. Migrationen können der besseren Nutzung des Nahrungsangebotes dienen, spielen aber auch bei der Vermeidung einiger Feinde eine Rolle, denn viele Raubtierarten sind territorial und führen mit ihren Jungen keine großen Ortsbewegungen durch.

Bei den Bestandsdichten weitgehend ortsfester Herbivorenarten kommt in Afrika ein Einfluß von Prädatoren zum Tragen. Zu den eher ortsfesten Huftierarten dürften

in Europa u.a. Wildschwein, Damhirsch, Reh und Gemse, wahrscheinlich auch der Auerochse gehören.

Folgende große Raubtierarten sind in einer typischen mitteleuropäischen Warmzeit mindestens zu erwarten: Wolf (*Canis lupus*), Braunbär (*Ursus arctos*), Nordluchs (*Lynx lynx*), Löwe (*Panthera leo spelaea*), Leopard (*Panthera pardus*) und Höhlenhyäne (*Crocota crocuta spelaea*).

Raubtiere können zwar in die Populationen von Pflanzfressern eingreifen und damit Einfluß auf das Ausmaß der Herbivorie nehmen. Es spricht jedoch nichts dafür, daß die Beutegreifer die Einwirkungen der Herbivoren auf Struktur und Artenzusammensetzung der Vegetation in dem Maße begrenzen, daß der Faktor Herbivorie für das Erscheinungsbild von Landschaften und ihrer Vegetation vernachlässigt werden könnte.



Abb. 4: Der Wolf (*Canis lupus*) und andere Raubtiere können wahrscheinlich die Dichte ortsfester kleinerer Herbivorenarten wie Wildschwein oder Reh beeinflussen, während die Populationsgrößen von Megaherbivoren wie Nashörnern und von wandernden Herdentieren wie Pferd und Rentier durch das Nahrungsangebot bestimmt werden dürften. (Foto: Bunzel-Drücke)

6. Warum erklärt die Klimahypothese das Aussterben zahlreicher Großtierarten zum Ende des Pleistozäns nicht?

Von vielen Großtieren sind nur Skelette in Museen oder Darstellungen steinzeitlicher Künstler übriggeblieben. Zahlreiche Arten verschwanden in einer Aussterbewelle zum Ende des Quartärs. Von den ehemals typischen europäischen Großtierarten sind 20 heute nicht mehr in Europa vertreten. 12 sind sogar weltweit ausgestorben, darunter zwei Elefanten- und drei Nashornarten.

In der Erdgeschichte hat es mindestens sechs „Aussterbewellen“ gegeben; die am Ende des Pleistozäns unterscheidet sich jedoch wesentlich von den anderen: Bei den vorhergehenden Aussterbewellen waren Land- und Meerestiere aller Größen betroffen. Am Ende des Eiszeitalters dagegen verschwanden nur Landtiere, und zwar weit überwiegend große Tiere.

Als Grund für das Aussterben der Eiszeit-Tiere werden heute nur noch zwei konkurrierende Thesen ernsthaft in Betracht gezogen: die Klimahypothese und die Overkillhypothese. Beiden Hypothesen ist gemeinsam, daß die größten Tierarten mit niedriger Reproduktions-

rate und relativ geringer Populationsdichte besonders verletzlich sind.

Viele Großtiere verschwanden während der letzten Eiszeit, aber die meisten nicht, wie man erwarten könnte, während des Kältemaximums vor etwa 18 000 Jahren, sondern danach, als die Temperaturen wieder stiegen und die Gletscher zurückwichen.

Die Verfechter der verschiedenen, einander z.T. widersprechenden Klimahypothesen (s. z.B. MARTIN & KLEIN 1984) haben ein gravierendes Problem. Physikalische Daten zeigen eine deutliche Regelmäßigkeit der Klimazyklen innerhalb der letzten rund 500 000 Jahre (z.B. IMBRIE & IMBRIE 1981). Der Temperaturanstieg vom Hochglazial bis zum Höhepunkt der heutigen Warmzeit verlief nahezu gleich wie diejenigen am Ende weiter zurückliegender Eiszeiten. Und jedesmal überlebten die meisten Tierarten den in erdgeschichtlichen Zeiträumen betrachtet sehr abrupten Kalt-Warm-Wechsel. Wie unterschied sich also das Klima am Ende der letzten Eiszeit von dem während anderer Erwärmungen? Gesucht werden Klima-Phänomene, die gravierend genug waren, das Aussterben der Großtiere zu verursachen und die zeitlich mit den Aussterbevorgängen zusammenfielen. Die Phänomene dürfen aber vorher nicht oder nicht im gleichen Umfang aufgetreten sein wie zu dem Zeitpunkt, als das Artensterben einsetzte; sollte diese Einmaligkeit nicht abzuschließen sein, dürfte zumindest das Gegenteil nicht beweisbar sein.

Direkte Auswirkungen des Klimas auf viele Großtiere sind schlecht vorstellbar, zumal eine ganz Reihe von Arten in Kalt- und Warmzeiten in Europa vorkam.

Im folgenden soll nur die ausgefeiltste Klimahypothese vorgestellt werden, die GUTHRIE (1982, 1984) für Nordamerika entwickelte und für die gesamte Holarktische Region verallgemeinerte (Abb. 5). Nach dieser Hypothese wurde die Vegetationszeit kürzer und die Witterung innerhalb eines Jahres weniger variabel, was weder nachzuweisen noch zu widerlegen ist. Durch die Klimaänderungen fanden viele Pflanzenarten, die zuvor in der Mosaik-Landschaft der Mammutsteppe vorkamen, keine passenden Lebensräume mehr.

Das komplexe Mosaik aus den verschiedensten Pflanzen während des Pleistozäns bedeutete eine hohe lokale Nahrungsdiversität. Die veränderten Umweltbedingungen am Ende der letzten Eiszeit verursachten nach GUTHRIE nicht einfach eine Verschiebung von biotischen Zonen, sondern eine Auflösung des reichen Biotopmosaiks und damit eine Begünstigung von Tierarten, die mit einer geringeren Nahrungsdiversität zurechtkommen. Von der „Entmischung“ des Pflanzenmosaiks besonders betroffen waren Tierarten, die eine große Nahrungsdiversität brauchen - vor allem große Nichtwiederkäuer wie Mastodon, Mammut, Nashorn, Riesenfaultier, Esel oder Pferd. Sie sind angepaßt an rohfaserreiche Nahrung mit geringem Proteingehalt, aber ohne toxischen Fraßschutz. Die Entmischung der Mosaik überlebten vor allem die kleineren Wiederkäuer, die auf energiereiche Nahrung spezialisiert sind und die Pflanzentoxine abbauen können. Giftstoffe enthalten oft solche Pflanzen, die auf stickstoffreichen Standorten leben und eine kurze, nährstoffreiche Wachstumsperiode haben. Die von der Hypothese geforderte Verkürzung der Vegetationszeit würde solche Pflanzen begünstigen.

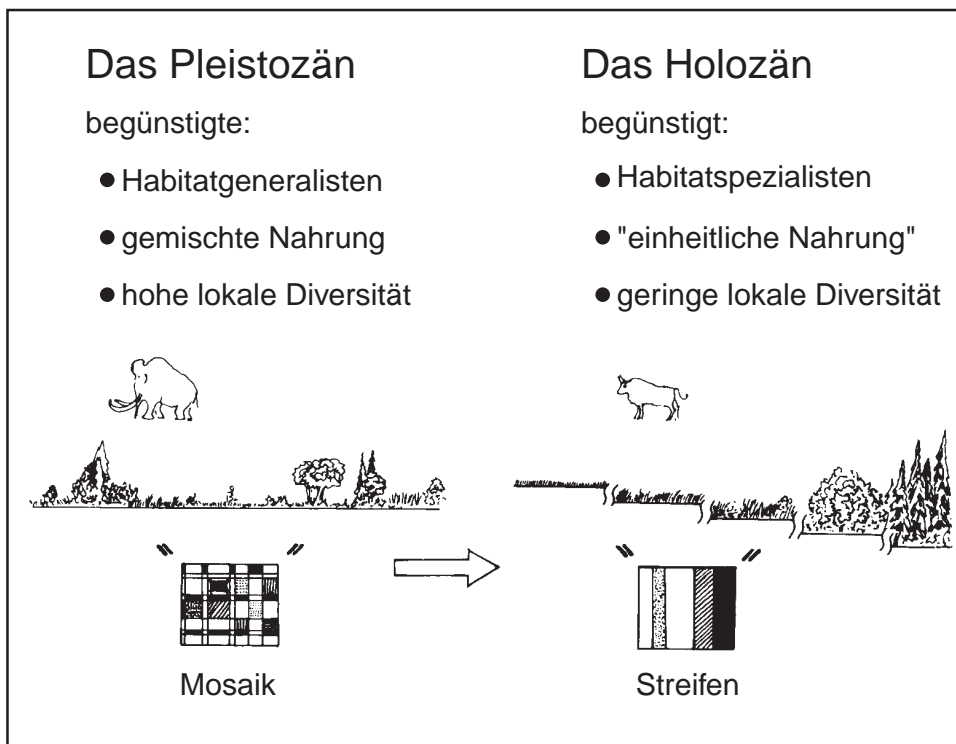


Abb. 5: Klimahypothese von GUTHRIE (1984): Die längere, innerhalb eines Jahres variablere Vegetationszeit des Pleistozäns begünstigte eine höhere lokale Diversität von Pflanzenarten. Dies war vorteilhaft für diejenigen großen Herbivoren, die abwechslungsreiche Nahrung benötigen und viele verschiedene Habitate nutzen können. Der Umschwung zu den kürzeren, einheitlicheren Wachstumszeiten des Holozäns hatte eine stärkere Zonierung der Lebensräume zur Folge. Dadurch wurden artenärmere Tiergemeinschaften aus Habitat- und Nahrungsspezialisten begünstigt. (nach GUTHRIE 1984)

GUTHRIE'S Modell teilt eine Reihe von Problemen mit anderen Klimahypothesen:

- Kein Klimamodell erklärt das Verschwinden zahlreicher Großtierarten auf der ganzen Welt. Jede Theorie gilt jeweils nur für Teilbereiche - für bestimmte geographische Gebiete oder für einzelne Tierarten oder -gruppen. Das weltweit nachgewiesene Aussterben von Großtierarten geschah in verschiedenen Regionen zu unterschiedlichen Zeiten (Abb. 7).
- Die Hypothesen basieren notgedrungen auf Klimafaktoren, deren Einmaligkeit nicht gesichert ist oder die sich physikalisch (noch) nicht nachweisen lassen.
- Bestimmte Vorgänge, wie z.B. die Entmischung der Vegetationsmosaike in Nordamerika oder die dichtere Bewaldung Europas im Holozän können nicht nur Ursache für das Aussterben der Großtiere gewesen sein, sondern auch die Folge davon.

In Europa (unter Ausschluß der Mittelmeerinseln) kamen während der Weichsel-Eiszeit und des vorangegangenen Eem-Interglazials mindestens 44 Großtierarten vor (BUNZEL-DRÜKE 1997b). Nur zwei verschwanden sicher oder wahrscheinlich früher als vor 50 000 Jahren. In Europa und Zentral- sowie Nordasien begann die Einwanderung von *Homo sapiens* vor 45 000 Jahren. Andere Menschenarten wie der Neandertaler wurden rasch ersetzt. Der Verlust von Großtieren begann in Südeuropa vor mehr als 30 000 Jahren mit dem Aussterben von Flußpferd, Waldelefant und Waldnashorn. Zahlreiche weitere Arten verschwanden in Sibirien und Europa nach dem Höhepunkt des Glazials und im frühen Holozän, einige wie Auerochse, Wildpferd und Wisent sogar erst in „geschichtlicher“ Zeit. Das Aussterben von Großtieren in Europa zog sich also über einen Zeitraum von mehreren 10 000 Jahren hin, der Klimaphasen von der kältesten Periode der letzten Eiszeit bis zur wärmsten des Holozäns umfaßte (Abb. 6). Dieser Verlauf spricht gegen ein Klimaphänomen als Ursache der Aussterbewelle.

7. Welche Rolle spielte die Jagd beim Aussterben von Großtierarten?

Nahezu weltweit trat zum Ende des Pleistozäns ein Verlust von Großtierarten auf, der gut mit der Ausbreitung des modernen Menschen (*Homo sapiens*) synchronisiert ist (Abb. 7). Die Overkill-Hypothese erklärt den Artenschwund durch Überjagung (z.B. MARTIN & WRIGHT 1967, REMMERT 1982, MARTIN & KLEIN 1984, DIAMOND 1989, OWEN-SMITH 1989, MARTIN 1990, SCHÜLE 1990, 1992, BEUTLER & SCHILLING 1991, PUTSHKOV 1991 - 1994, STUART 1991, BEUTLER 1992, WILSON 1992, BUNZEL-DRÜKE et al. 1994, FLANNERY 1994, BUNZEL-DRÜKE 1997b, WARD 1997).

Die Gattung *Homo* erschien vor etwa 2 Millionen Jahren in Afrika, und vor mehr als einer Million Jahre breitete sich *Homo erectus* nach Südasien und in das gemäßigte Europa aus, wo eine Weiterentwicklung zum Neandertaler (*Homo neanderthalensis*) stattfand (STRINGER & MCKIE 1996, TATTERSALL 1997). Obwohl bereits *Homo erectus* und Neandertaler Großwild jagten, verschwanden nur wenige Tierarten in diesem Zeitraum in Afrika, Asien und Europa, möglicherweise weil sie Zeit hatten, sich an den neu auftretenden Beutegreifer anzupassen.

Der moderne Mensch (*Homo sapiens*) entstand vor etwa 150 000 Jahren in Afrika; seine Ausbreitung nach Südasien erfolgte vor rund 100 000 Jahren (STRINGER & MCKIE 1996). Als Sammler und Jäger erbeutete auch er Elefanten und andere Großtiere, die er mit z.T. neu entwickelten Fernwaffen wie der Speerschleuder (Atlatl) jagte.

Australien ist seit mehr als 40 000 Jahren vom modernen Menschen bewohnt. Vor mehr als 30 000 Jahren begann eine Aussterbewelle, der die meisten Großtierarten zum Opfer fielen, darunter zahlreiche herbivore Beuteltiere bis Nashorngröße (MURRAY 1984, 1991, FLANNERY 1994).

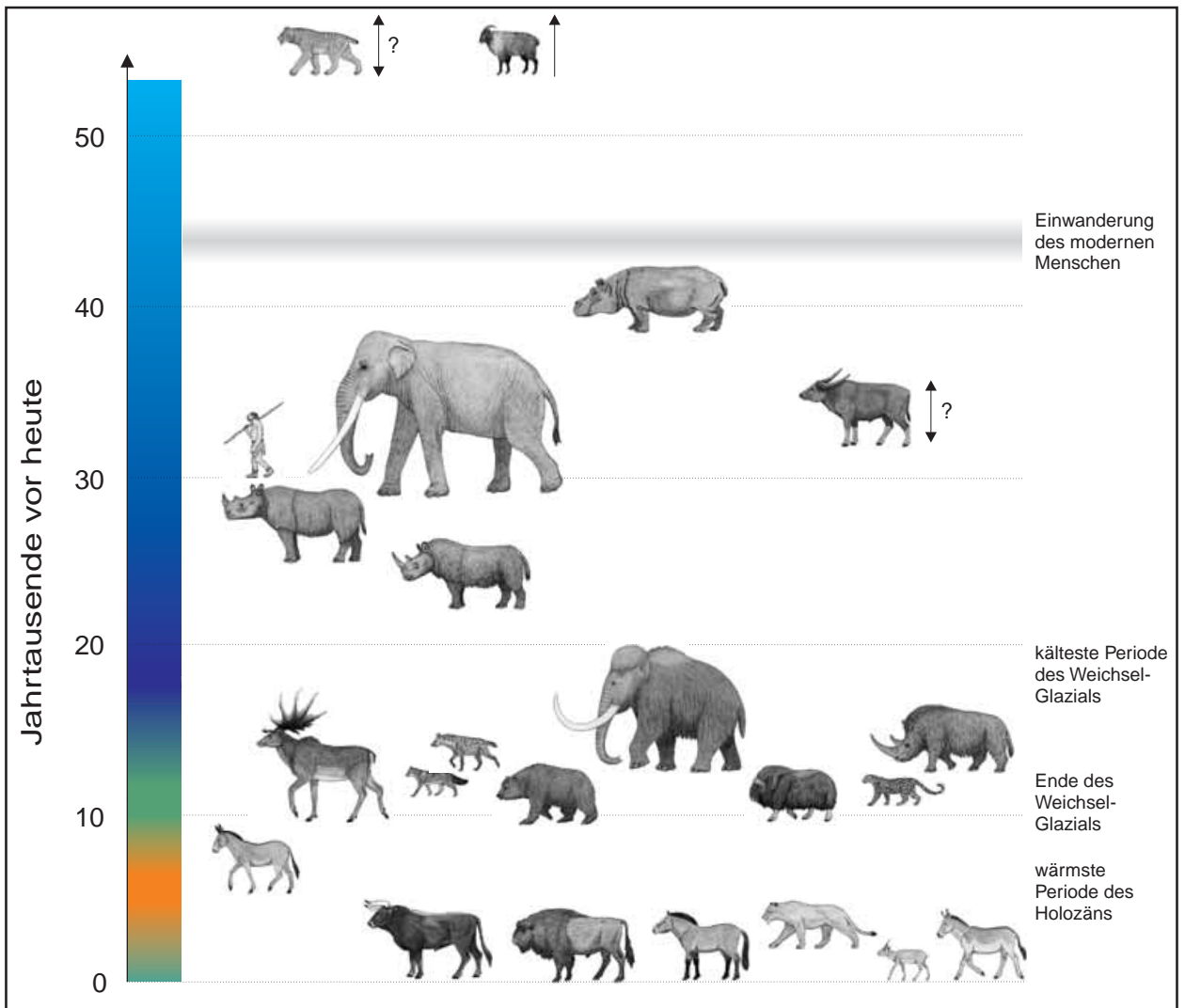


Abb. 6: Aussterbetermine der verschwundenen Großtiere Europas (anthropogene Wiederansiedlungen nicht berücksichtigt)

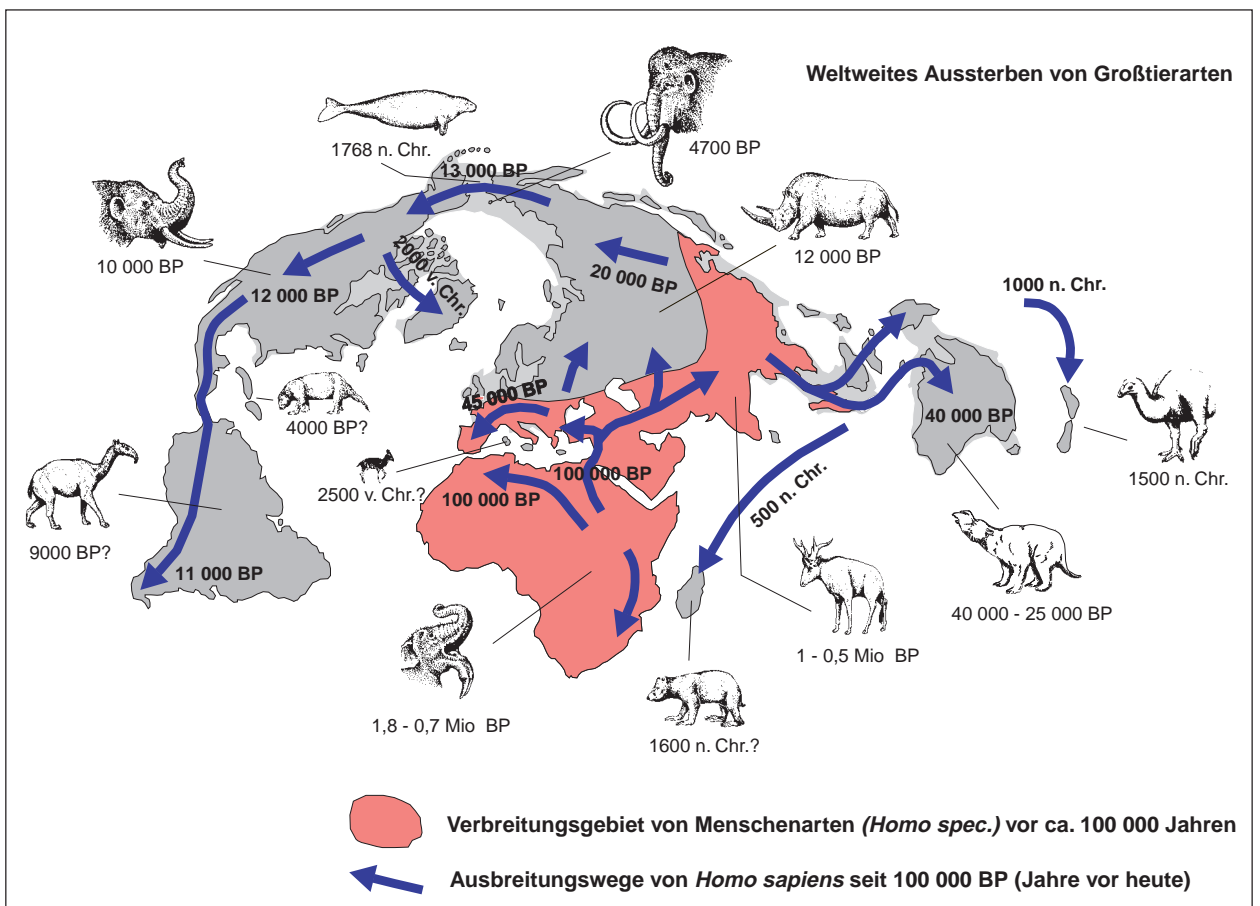


Abb. 7: Ausbreitung des modernen Menschen und Verschwinden von Großtierarten (Tierabbildungen aus MARTIN & KLEIN 1984)

Wahrscheinlich erst vor etwa 13 000 Jahren erreichten Menschen Nordamerika südlich des kanadischen Eisschildes und breiteten sich innerhalb von höchstens 2000 Jahren bis zur Südspitze Südamerikas aus. Wenig später verschwanden die meisten Großtierarten wie Mammuts, Mastodons, Pferde, Kamele, Riesenfaultiere, Löwen und Säbelzahnkatzen (KURTÉN & ANDERSON 1980, MARTIN 1984, STUART 1991).

Auf Madagaskar traf der Mensch erst etwa 500 n. Chr. ein. Rund 500 Jahre später waren die größten Lemurenarten, Flußpferd und alle Elefantenvögel oder Madagaskarstrauße ausgerottet (DEWAR 1984). Als letzte große Insel wurde Neuseeland um 1500 n. Chr. besiedelt. Innerhalb weniger Jahrhunderte waren alle Moas und andere endemische, z.T. flugunfähige Vogelarten ausgestorben (A. ANDERSON 1984, 1989, TROTTER & MCCULLOCH 1984, FLANNERY 1994).

In Abbildung 7 ist die Ausbreitung des modernen Menschen und das Verschwinden von Großtierarten zusammenfassend dargestellt. Auffällig ist, daß die ökologisch als besonders anfällig geltenden Inselpopulationen verschiedener Großtiere in vielen Fällen den Untergang der Festlandsfauna um längere Zeit überlebten (Mammuts auf der Wrangel-Insel bis 4 700 BP (VARTANYAN et al. 1993), Balearengemse auf Mallorca bis 4 500 BP (CLUTTON-BROCK 1987), Zwergelofanten auf einigen Mittelmeerinseln bis 4 400 BP (H. D. KAHLKE 1994), Bodenfaultiere auf den Großen Antillen bis etwa 4000 BP (E. ANDERSON 1984, MARTIN 1984, NOWAK 1991)). Der Mensch besiedelte die Inseln erst später.

Weltweit betrachtet überlebten die meisten Großtierarten in denjenigen Gebieten, die schon sehr lange von Menschen bewohnt waren. Wo dagegen *Homo sapiens* als erste Menschenform auftrat, starben zahlreiche Großtierarten oft sehr schnell aus. Das zeitliche Zusammentreffen von Einwanderung des modernen Menschen und Aussterben von Tierarten einige Jahrtausende später ist ein starkes Indiz für die wesentliche Rolle des Menschen beim Großtierschwund.

Häufig angeführte Gegenargumente, die nachfolgend näher untersucht werden sollen, sind:

- es gibt zu wenige Belege für die Jagd des modernen Menschen auf Großtiere,
- die steinzeitlichen Waffen waren zu primitiv für die Großwildjagd,
- die menschliche Siedlungsdichte war zu gering, um einen wesentlichen Einfluß auf Tierpopulationen ausüben zu können,
- es sind nicht alle durch den steinzeitlichen Menschen bejagten Arten ausgestorben,
- die ausgestorbenen Arten waren durch die Klimaveränderungen am Ende der letzten Eiszeit „vorgeschädigt“.

8. Gibt es zu wenige Belege für die Jagd?

Es gibt einige; Abbildung 8 zeigt als Beispiel das Auerochsen skelett von Prejlerup. Dieser vor etwa 8500 Jahren getötete Urstier wurde in einem Moor auf der dänischen Insel Seeland gefunden (AARIS-SORENSEN & PETERSEN 1986). Es ist klar, daß dieses Tier nicht vom Men-

schen genutzt wurde. Der angeschossene Auerochse entkam den Jägern und ging im Sumpf zugrunde. Hätten die Jäger ihre Beute erreicht, wäre der Tierkörper zerlegt und mitgenommen worden. Die Pfeile hätte man sicher herausgeschnitten und zumindest die Spitzen wiederverwendet. Die Knochen der Beute wären zu Hause auf den Abfall geworfen oder zu Werkzeugen verarbeitet oder als Brennstoff verheizt worden. Was bleibt dann als Nachweis für die Jagd? Wie will man in 10 000 Jahren feststellen, in welchem Umfang 1999 Rehe gejagt wurden?

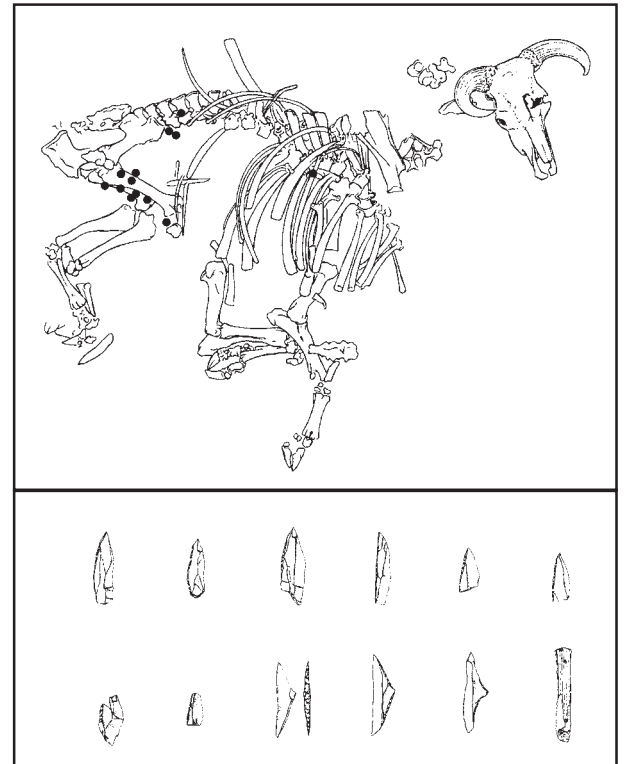


Abb. 8: Das Skelett des Auerochsen von Prejlerup. Die Punkte im Skelett markieren Fundstellen der darunter abgebildeten Pfeilreste. (nach AARIS-SORENSEN & PETERSEN 1986)

Auch andere Aspekte sind zu beachten. Der moderne Mensch lebt höchstens 45 000 Jahre in Europa, die von ihm bejagten Arten aber seit vielen 100 000 Jahren. Damit sind die meisten Tiere, die jemals gelebt haben, eindeutig nicht vom modernen Menschen getötet worden. Je kürzer das Zusammenleben von Mensch und Beute war, desto weniger Belege für eine Jagd sind zu erwarten. Wenn die Ausrottung verschiedener Großtierarten in Nordamerika tatsächlich innerhalb von 1000 bis 2000 Jahren abließ, kann es nur sehr wenige Funde gejagter Tiere geben.

9. Waren die steinzeitlichen Waffen zu primitiv für die Großwildjagd?

Nach der Einwanderung des modernen Menschen in Europa traten die bisher vom Neandertaler benutzten Wurfspere in verbesserter Form auf, außerdem wurden neue Fernwaffen erfunden (z.B. STRAUS 1986, 1993) (Abb. 9).

Die Erfindung der Speerschleuder (Atlatl) verdoppelte den Jagdradius (Abb. 9 rechts). Mit Methoden der experimentellen Archäologie wurde festgestellt, daß mit dem Atlatl geworfene Speere mit scharfen Feuersteinspitzen für das Töten von Großtieren gut geeignet sind (STODIEK & PAULSEN 1996). Die steinzeitlichen Waffen mögen uns heute primitiv erscheinen, aber sie erfüllten ihren Zweck.

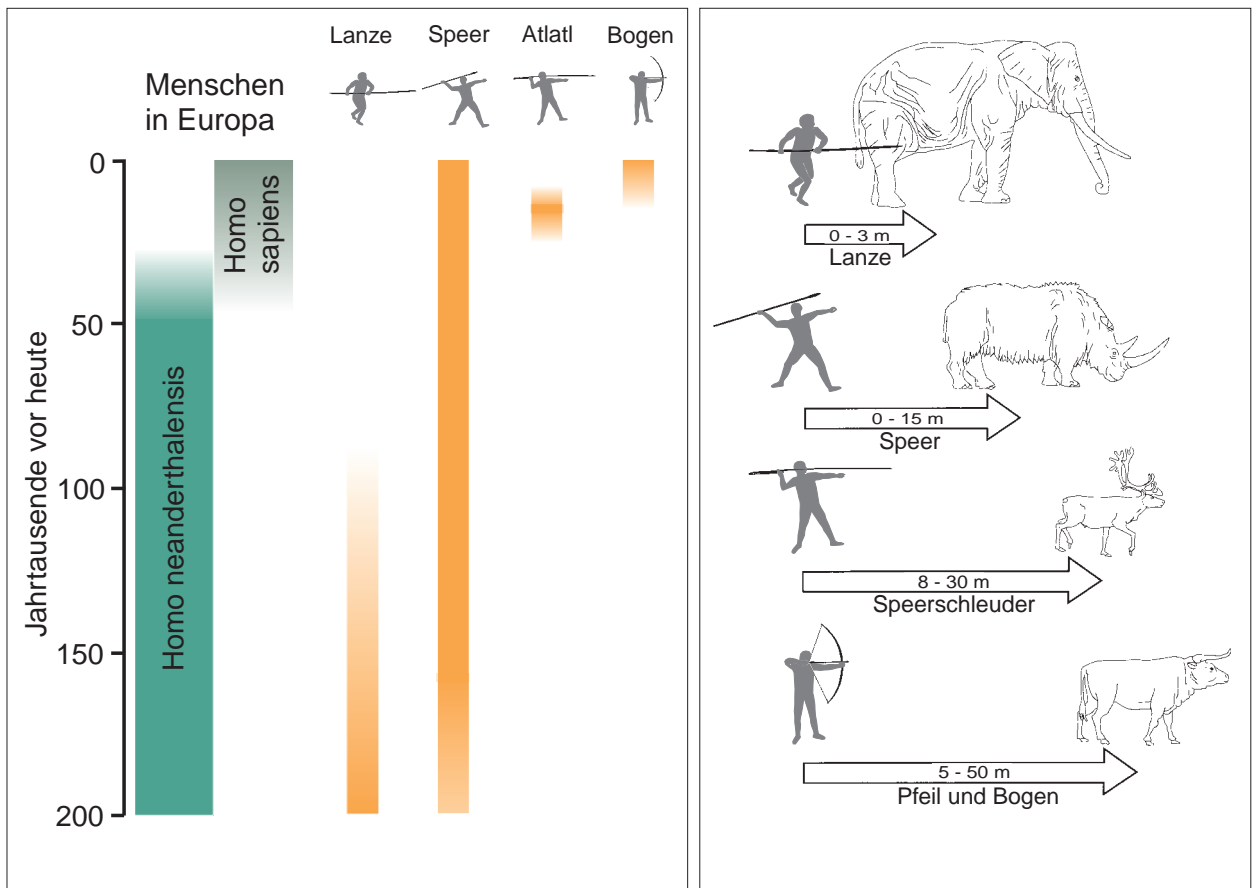


Abb. 9: Zeitliches Vorkommen (links) und Reichweiten (rechts) der wichtigsten steinzeitlichen Jagdwaffen in Europa (links verändert nach STODIEK & PAULSEN 1996, rechts aus STODIEK & PAULSEN 1996)

10. War die menschliche Siedlungsdichte zum Ende der Eiszeit groß genug, um einen nennenswerten Einfluß auf Tierpopulationen auszuüben?

Warum starben nur einige der bejagten Arten aus?

Zur Beantwortung dieser Fragen soll ein gut untersuchtes Beispiel vorgestellt werden: die russischen Ebenen, insbesondere die Region am Dnjpr in der heutigen Ukraine (SOFFER 1985, 1993, MITHEN 1993). Um den Höhepunkt der letzten Eiszeit lebten dort 0,1 - 0,2 Menschen pro km², eine für Jäger und Sammler hohe Dichte. An etwa 15 Fundplätzen wurden rund 70 aus Mammutknochen erbaute halbunterirdische Hütten gefunden. Die Behausungen wurden vor 20 000 bis 12 000 Jahren von modernen Menschen erbaut. Allein in der fünf Hütten umfassenden Siedlung von Mezhirich waren Knochen von mindestens 149 Mammuts verwendet worden. Zur Klärung der Frage, ob die Knochen aufgesammelt worden waren oder von erjagten Mammuts stammten, führte MITHEN (1993) eine Modellrechnung durch. Dabei wurden für Altersaufbau, Geburtsrate und Mortalität der Mammutpopulation entsprechende Werte von rezenten Elefantenpopulationen verwendet. Die Ergebnisse der Simulation sind erstaunlich. Zunächst einmal: Die Hütten von Mezhirich sind wohl überwiegend aus aufgesammelten Knochen gebaut. Denn Mammutpopulationen reagieren so empfindlich auf Bejagung, daß das mindestens 7000jährige Zusammenleben von Menschen und Mammuts in den russischen Ebenen nicht erklärt werden könnte, wenn die Elefanten in größerem Umfang gejagt worden wären. Das Rechenmodell zeigt nämlich, daß eine gesunde Mammutpopulation un-

weigerlich ausstirbt (in 100 - 1000 Jahren), wenn pro Jahr mehr als 4 % der jeweils vorhandenen Tiere getötet werden, und selbst ein geringerer Prozentsatz garantiert noch nicht das Überleben der Population. Rentiere mit ihrer wesentlich höheren Reproduktionsrate vertragen dagegen in Simulationen eine jährliche Entnahme von 21 %. Es ist also kein Wunder, daß Mammute ausgestorben sind und Rentiere überlebt haben. Die Ergebnisse von MITHEN (1993) zeigen nicht, daß Mammuts in der Ukraine nicht gejagt wurden - sie wurden gejagt. Diese Jagd ging offenbar 7000 Jahre gut. Dann änderten sich die Bedingungen; vielleicht nahm die menschliche Bevölkerungsdichte weiter zu, vielleicht wurden die Jagdtechniken nochmals verbessert oder die Reproduktionsrate der Mammuts ging klimabedingt zurück. MITHEN sieht jedenfalls aufgrund der festgestellten Empfindlichkeit von Mammutpopulationen gegenüber Bejagung eine große Wahrscheinlichkeit, daß menschliche Jäger eine wesentliche Rolle beim Aussterben der Mammuts in der alten und neuen Welt gespielt haben.

11. Waren die ausgestorbenen Großtierarten durch Klimaänderungen „vorgeschädigt“, hat also der jagende Mensch geschwächten Populationen nur noch den Todesstoß versetzt?

Klimaänderungen, auch in sehr kurzer Zeit, sind typisch für das Quartär. Und Klimaänderungen wirken auf Tierbestände. Während einer Eiszeit starben die nördlichen Teilpopulationen etwa des Waldelefanten aus, sein Verbreitungsgebiet verkleinerte sich dadurch. Nach dem Rückzug der Gletscher besiedelte der Elefant Mitteleuro-

pa auf's neue, während kälteangepaßte Arten wie das Mammut in der Warmzeit südliche und westliche Areale verloren und diese erst in der nächsten Eiszeit zurückgewinnen konnten.

Als der moderne Mensch vor 40 000 Jahren - während der letzten Eiszeit - Europa erreichte, waren die Verbreitungsgebiete von Arten wie Waldelefant und Waldnashorn gerade relativ klein. Dadurch waren sie durch Jagd stärker gefährdet als während der wärmsten Phase eines Interglazials mit maximalen Verbreitungsgebieten dieser Arten. Daraus jedoch eine „Vorschädigung“ zu konstruieren, ist biologisch unsinnig. Klimabedingte Arealverluste und Bestandsreduktionen traten im Quartär bei den meisten Großtierarten mehrfach auf. Die Weichsel/Würm-Eiszeit war nicht das härteste Glazial und der Klimaverlauf an ihrem Ende - soweit bekannt - nicht ungewöhnlich. Waldelefant, Mammut, Nashörner und die meisten anderen Arten überlebten alle vorherigen Klimaumschwünge. Der einzige neue Faktor, der zum Ende des letzten Glazials in Erscheinung trat, war der moderne Mensch mit seinen verbesserten Jagdwaffen.

12. Fazit

Die Anzahl großer Pflanzenfresserarten im heutigen Europa ist in Folge von menschlichen Einflüssen wesentlich geringer als sie in der Naturlandschaft wäre. Dabei ist der durch Eiszeitjäger verursachte Artenschwund in Europa nicht einmal so groß wie in anderen Kontinenten, z.B. Australien oder Südamerika, wo fast alle Großtiere ausstarben. In Europa sind einige Arten sogar erst im Holozän aus der Landschaft verschwunden, so daß große Herbivoren wie Auerochse, Wisent und Pferd auch noch nach der Eiszeit die Vegetation gestaltet haben (VERA 1997 und in diesem Band).

Abbildung 10 zeigt die Arten großer Pflanzenfresser, die heute in deutschen Schutzgebieten leben und Vegetation und Landschaft formen könnten. Zwar fehlen die größten Arten, aber die verschiedenen „ökologischen Plankstellen“ ließen sich durchaus besetzen, wodurch ein wesentlicher Teil der in der Naturlandschaft von den Großtieren in Gang gehaltenen natürlichen Prozesse wieder möglich wäre. Und dies heißt auch: Unabhängig davon,

ob man der Klima- oder der Overkill-Hypothese zuneigt - schon die überlebenden Herbivorenarten geben hinreichend Anlaß für die Erforschung ihrer Wirkungen in den nacheiszeitlichen Lebensgemeinschaften. Unter dem Einfluß großer Pflanzenfresser dürfte die Landschaft Mitteleuropas ein räumlich wie auch zeitlich sehr heterogenes und dynamisches Mosaik aller denkbaren Zwischenstadien zwischen Wald und Steppe sein (vgl. z.B. BUNZEL-DRÜKE 1997a, BUNZEL-DRÜKE et al. 1999).

Es liegt nun an uns, ob wir den großen Tieren ihre Rolle im Ökosystem zurückgeben wollen - gedanklich und in der Realität.



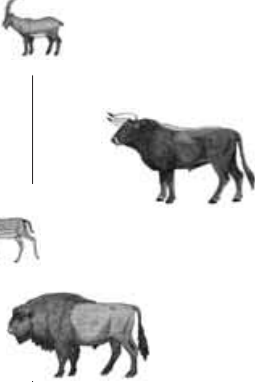



	Konzentrat-selektierer ("browser") u. Allesfresser	Intermediär-typen	Grasfresser ("grazer")
Wiederkäuer			
Nichtwiederkäuer			

Abb. 10:

In Deutschland potentielle Großherbivorenfauna

13. Literatur

- AARIS-SORENSEN, K. & E. B. PETERSEN (1986): The Prejlerup Aurochs - an Archaeozoological Discovery from Boreal Denmark. - *Striae* 24: 111 - 117.
- ANDERSON, A. (1984): The Extinction of Moa in Southern New Zealand. In: MARTIN, P. S. & R. G. KLEIN (eds.): Quaternary Extinctions: 728 - 740. - The University of Arizona Press, Tucson.
- ANDERSON, A. (1989): Prodigious birds: moas and moa hunting in prehistoric New Zealand. - Cambridge University Press, Cambridge.
- ANDERSON, E. (1984): Who's Who in the Pleistocene: A Mammalian Bestiary. In: MARTIN, P. S. & R. G. KLEIN (eds.): Quaternary extinctions: a Prehistoric Revolution: 40 - 89. - The University of Arizona Press, Tucson.
- BEUTLER, A. (1992): Die Großtierfauna Mitteleuropas und ihr Einfluß auf die Landschaft. - *Landschaftsökologie Weihenstephan Heft* 6: 49 - 69.
- BEUTLER, A. & D. SCHILLING (1991): Säugetiere (ohne Fledermäuse und hochmarine Arten). - In: KAULE, G.: Arten- und Biotop-schutz, 2. Aufl.: 198 - 205. - Ulmer, Stuttgart.
- BUNZEL-DRÜKE, M. (1997a): Großherbivore und Naturlandschaft. - *Schr.-R. Landschaftspfl. u. Natursch.* 54: 109 - 128.
- BUNZEL-DRÜKE, M. (1997b): Klima oder Übernutzung - Wodurch starben Großtiere am Ende des Eiszeitalters aus? - In: GERKEN, B. & C. MEYER (Hrsg.): Natur- und Kulturlandschaft 2: Vom Waldinnensaum zur Hecke - Geschichte, Situation und Perspektiven eines Natur-Lebensraum-Gefüges: 152 - 193. - Universität-Gesamthochschule Paderborn, Höxter.
- BUNZEL-DRÜKE, M., J. DRÜKE, L. HAUSWIRTH & H. VIERHAUS (1999): Großtiere und Landschaft - Von der Praxis zur Theorie. - In: GERKEN, B. & M. GÖRNER (Hrsg.): Europäische Landschafts-entwicklung mit großen Weidetieren - Geschichte, Modelle und Perspektiven. - Natur- und Kulturlandschaft (Höxter/Jena) 3: 210 - 232.
- BUNZEL-DRÜKE, M., J. DRÜKE & H. VIERHAUS (1994): Quaternary Park - Überlegungen zu Wald, Mensch und Megafauna. - *ABUinfo* 17/18 (4/93 & 1/94): 4 - 38.
- CLUTTON-BROCK, J. (1987): A Natural History of Domesticated Mammals. - Cambridge University Press, British Museum (Natural History), 208 pp.
- DAVIDSON, D. W. (1993): The effects of herbivory and granivory on terrestrial plant succession. - *Oikos* 68: 23 - 35.
- DRENT, R. H. & R. VAN DER WAL (1999): Cyclic grazing in vertebrates and the manipulation of the food resource. In: OLFF, H., V. K. BROWN & R. H. DRENT (eds.): Herbivores: Between Plants and Predators: 271 - 299. Blackwell Science, Oxford.
- DIAMOND, J. M. (1989): Quaternary Megafaunal Extinctions: Variations on a Theme by Paganini. - *Journal of Archaeological Science* 16: 167 - 175.
- FLANNERY, T. F. (1994): The future eaters: An ecological history of the Australasian lands and people. - Reed Books, Port Melbourne, 417 pp.
- GUTHRIE, R. D. (1982): Mammals of the Mammoth Steppe as Paleo-environmental Indicators. - In: HOPKINS, D. M., J. V. MATTHEWS JR., C. E. SCHWEGER & S. B. YOUNG (eds.): Paleogeology of Beringia: 307 - 326. - Academic Press, New York.
- GUTHRIE, R. D. (1984): Mosaics, Allelochemicals and Nutrients: An Ecological Theory of Late Pleistocene Megafaunal Extinctions. - In: MARTIN, P. S. & R. G. KLEIN (eds.): Quaternary Extinctions: 259 - 298. - The University of Arizona Press, Tucson.
- HOFMANN, R. R. (1989): Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. - *Oecologia* 78: 443 - 457.
- HOFMANN, R. R. & K. SCHEIBE (1997): Überlegungen zur Rekonstruktion der natürlichen Großtierfauna Mitteleuropas auf der Grundlage ihrer morphophysiologischen Differenzierung und ihrer potentiellen ökologischen Nischen. In: GERKEN, B. & C. MEYER (Hrsg.): Natur- und Kulturlandschaft 2: Vom Waldinnensaum zur Hecke - Geschichte, Situation und Perspektiven eines Natur-Lebensraum-Gefüges: 207 - 214. - Universität-Gesamthochschule Paderborn, Höxter.
- IMBRIE, J. & K. P. IMBRIE (1981): Die Eiszeiten - Naturgewalten verändern unsere Welt. - Econ, Düsseldorf & Wien.
- KAHLKE, H. D. (1994): Die Eiszeit. 3., korrt. Aufl.. - Urania, Leipzig, Jena, Berlin, 192 pp.
- KAHLKE, R.-D. (1994): Die Entstehungs-, Entwicklungs- und Verbreitungsgeschichte des oberpleistozänen Mammuthus-Coelodonta-Faunenkomplexes in Eurasien (Großsäuger). - *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 546. Kramer, Frankfurt a.M., 164 pp.
- KOENIGSWALD, W. VON (1991): Exoten in der Großsäuger-Fauna des letzten Interglazials von Mitteleuropa. - *Eiszeitalter und Gegenwart* 41: 70 - 84.
- KORTLANDT, A. (1984): Vegetation research and the „bulldozer“ herbivores of tropical Africa. - In: CHADWICK, A. C. & S. L. SUTTON (eds.): Tropical Rain-Forests: The Leeds Symposium. - Leeds Philosophical and Literary Society, Leeds: 205 - 226.
- KREBS, C. J., A. R. E. SINCLAIR, R. BOONSTRA, S. BOUTIN, K. MARTIN & J. N. M. SMITH (1999): Community dynamics of vertebrate herbivores: how can we untangle the web? - In: OLFF, H., V. K. BROWN & R. H. DRENT (eds.): Herbivores: Between Plants and Predators: 447 - 473. Blackwell Science, Oxford.
- KURTÉN, B. & E. ANDERSON (1980): Pleistocene Mammals of North America. - Columbia University Press, New York.
- MARTIN, P. S. (1984): Prehistoric Overkill: The Global Model. In: MARTIN, P. S. & R. G. KLEIN (eds.): Quaternary Extinctions: a Prehistoric Revolution: 354 - 403. - The University of Arizona Press, Tucson.
- MARTIN, P. S. (1990): 40,000 years of extinctions on the „planet of doom“. - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 82: 187 - 201.
- MARTIN, P. S. & R. G. KLEIN (eds.) (1984): Quaternary Extinctions: a Prehistoric Revolution. - The University of Arizona Press, Tucson.
- MARTIN, P. S. & H. E. WRIGHT JR. (eds.) (1967): Pleistocene extinctions: the search for a cause. - Yale University Press, New Haven.
- MITHEN, S. (1993): Simulating Mammoth Hunting and Extinction: Implications for the Late Pleistocene of the Central Russian Plain. - In: PETERKIN, G. L., H. M. BRICKER & P. MELLARS (eds.): Hunting and Animal Exploitation in the Later Palaeolithic and Mesolithic of Eurasia. - *Archeological Papers of the American Anthropological Association Number* 4: 163 - 178.
- MURRAY, P. (1984): Extinctions Downunder: A Bestiary of Extinct Australian Late Pleistocene Monotremes and Marsupials. - In: MARTIN, P. S. & R. G. KLEIN (eds.): Quaternary Extinctions: a Prehistoric Revolution: 600 - 628. - The University of Arizona Press, Tucson.
- MURRAY, P. (1991): The Pleistocene megafauna of Australia. - In: VICKERS-RICH, P., J. M. MONAGHAN, R. F. BAIRD & T. H. RICH (eds.): Vertebrate Palaeontology of Australasia: 1071 - 1164. - Pioneer Design Studio, Victoria & Monash University Publications Committee, Melbourne.
- NAIMANN, J. R., C. A. JOHNSTON & J. C. KELLEY (1988): Alteration of North American streams by beaver. - *BioScience* 38: 753 - 761.
- NOWAK, R. M. (1991): Walker's Mammals of the World, 5. ed.. - John Hopkins University Press, Baltimore & London, 1629 pp.
- OWEN-SMITH, R. N. (1987): Pleistocene extinctions: the pivotal role of megaherbivores. - *Paleobiology* 13: 351 - 362.
- OWEN-SMITH, R. N. (1988): Megaherbivores: The influence of very large body size on ecology. - Cambridge University Press, Cambridge, 369 pp.
- OWEN-SMITH, R. N. (1989): Megafaunal Extinctions: The Conservation Message from 11,000 Years B.P. - *Conservation Biology* 3: 405 - 412.
- PUTSHKOV, P. V. (1991 - 1994): Uncompensated Würm Extinctions, 1 - 6. - *Vestnik Zoologii* 1991 (5): 45 - 53, 1992 (1): 58 - 66, 1992 (4): 73 - 81, 1993 (1): 63 - 71, 1993 (4): 59 - 67, 1994 (4): 59 - 67 (russ. m. engl. Zusammenfassung).
- REMMERT, H. (1982): The evolution of man and the extinction of animals. - *Naturwissenschaften* 69: 524 - 527.

- SCHÜLE, W. (1990a): Human evolution, animal behaviour, and quaternary extinctions: A paleoecology of hunting. - *Homo* 41: 228 - 250.
- SCHÜLE, W. (1990b): Landscapes and Climate in Prehistory: Interactions of Wildlife, Man, and Fire. - In: GOLDAMMER, J. G. (ed.): *Fire in the Tropical Biota - Ecosystem Processes and Global Challenges*. - *Ecological Studies*, Vol. 84: 273 - 318. - Springer, Berlin.
- SCHÜLE, W. (1992): Vegetation, Megaherbivores, Man and Climate in the Quaternary and the Genesis of Closed Forests. - In: GOLDAMMER, J. G. (ed.): *Tropical Forests in Transition*: 45 - 76. - Birkhäuser, Basel.
- SINCLAIR, A. R. E. & P. ARCESE (eds.) (1995): *Serengeti II: Dynamics, Management, and Conservation of an Ecosystem*. - The University of Chicago Press, Chicago & London, 665 pp.
- SOFFER, O. (1985): *The Upper Paleolithic of the Central Russian Plain*. Academic Press, Orlando, 526 pp.
- SOFFER, O. (1993): Upper Paleolithic Adaptations in Central and Eastern Europe and Man-Mammoth Interactions. In: SOFFER, O. & N. D. PRASLOV (eds.): *From Kostenki to Clovis: Upper Paleolithic-Paleo-Indian Adaptations*: 31 - 49. Plenum Press, New York & London.
- STODIEK, U. & H. PAULSEN (1996): „Mit dem Pfeil, dem Bogen ...“ - Technik der steinzeitlichen Jagd. Begleitschrift zu einer Ausstellung des Staatlichen Museums für Naturkunde und Vorgeschichte Oldenburg. - Isensee, Oldenburg, 69 S.
- STRAUS, L. G. (1986): Hunting in Late Upper Paleolithic Western Europe. - In: NITECKI, M. H. & D. V. NITECKI (eds.): *The Evolution of Human Hunting*: 147 - 176. - Plenum Press, New York & London.
- STRAUS, L. G. (1993): Upper Paleolithic Hunting Tactics and Weapons in Western Europe. - In: PETERKIN, G. L., H. M. BRICKER & P. MELLARS (eds.): *Hunting and Animal Exploitation in the Later Palaeolithic and Mesolithic of Eurasia*. - *Archeological Papers of the American Anthropological Association* Number 4: 83 - 93.
- STRINGER, C. & R. MCKIE (1996): *African exodus*. - Pimlico, London.
- STUART, A. J. (1991): Mammalian extinctions in the late Pleistocene of Northern Eurasia and North America. - *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 66: 453 - 562.
- TATTERSALL, I. (1997): Ein neues Modell der *Homo*-Evolution. - *Spektrum der Wissenschaft* 1997 (6): 64 - 72.
- TROTTER, M. M. & B. McCULLOCH (1984): Moas, Men, and Middens. In: MARTIN, P. S. & R. G. KLEIN (eds.): *Quaternary Extinctions: a Prehistoric Revolution*: 708 - 727. - The University of Arizona Press, Tucson.
- VARTANYAN, S. L., V. E. GARUTT & A. V. SHER (1993): Holocene dwarf mammoths from Wrangel Island in the Siberian Arctic. - *Nature* 362: 337 - 340.
- VERA, F. (1997): *Metaforen voor de Wildernis - Eik, Hazelaar, Rund, Paard*. - Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, 's-Gravenhage, 426 pp.
- WARD, P. D. (1997): *The Call of Distant Mammoths: Why the Ice Age Mammals Disappeared*. - Copernicus, New York, 241 pp.
- WILSON, E. O. (1992): *The diversity of life*. - Penguin, London, 406 pp.

Anschrift der Verfasserin:
 Arbeitsgemeinschaft Biologischer Umweltschutz im
 Kreis Soest e.V., Teichstr. 19
 59505 Bad Sassendorf-Lohne