Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Luzern
Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Luzern
Band: 29 (1987)

Artikel: Faunenentwicklung im Quartär
Autor: Hünermann, Karl Alban
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-523539

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 11.08.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Faunenentwicklung im Quartär

KARL ALBAN HÜNERMANN

Abstractum

Die bedeutendsten Faunenwandlungen im Quartär werden mit Elefanten, Huftieren und Kleinsäugern dokumentiert. Faunenelemente werden als Biotopindikatoren, insbesondere im Mittel- und Jungpleistozän diskutiert.

Résumé

Les changements des faunes les plus importants sont documentés à l'exemple des éléphants, ongulés et micromammifères. Les éléments des faunes sont discutés comme indicateurs pour les biotopes en particulier au pléistocène moyen et supérieur.

Abstract

The most important events of the Quaternary faunal changes are described. These are in particular the development of elephants, hoofed mammals and micromammals. The Middle to Upper Pleistocene faunal elements are discussed as biotope indicators.

Einleitung

Der Beginn des Quartärs sowie der grösste Teil seines Ablaufes im Eiszeitalter sind im Raume der heutigen Schweiz anhand erhaltungsfähiger Überreste der eiszeitlichen (pleistozänen) Tierwelt nicht nachweisbar. Deshalb klafft in unserem Land eine grosse Dokumentationslücke zwischen der jüngsten Fauna im Tertiär und der ältesten im Pleistozän: die jüngsten Tertiärablagerungen mit Fauna in der Schweiz nach Ende der Molassesedimentation sind die Vogesensande im Becken von Charmoille im nordwestlichen Jura. Die ältesten Ablagerungen mit Säugetierresten im Pleistozän der Schweiz sind die risszeitlichen Hochterrassenschotter mit nur vereinzelten und sehr fragmentarischen Streufunden. Die Fauna von Charmoille (SCHAEFER 1961) ist eine typische,

Wertvolle Hinweise zu diesem Beitrag erhielt ich vor allem von den Herren Proff. K.-D. ADAM, Stuttgart, G. FURRER, Zürich, W. VON KOENIGSWALD, Darmstadt, und E. KUHN-SCHNYDER, Zürich. Die Abbildungen und die Tabelle 1 zeichnete mit altbekannter Meisterschaft Herr OTTO GARRAUX, Basel. Prof. H. RIEBER, Zürich, ermöglichte die Ausführung und Gestaltung dieses Beitrages. Allen genannten Herren gilt auch an dieser Stelle mein aufrichtiger Dank.

obermiozäne Hipparionfauna, benannt nach dem dreizehigen Pferd Hipparion, welches im Obermiozän (im Vallesium, nach neuerer stratigraphischer Gliederung, FAHLBUSCH 1981) in Mitteleuropa auftritt. In den Schottern der echten Hochterrasse, die HANTKE (1978) in die Riss-Kaltzeit stellt, sowie in risszeitlichen Lössen (STEHLIN 1922) sind bisher nur spärliche Reste von Elefanten und Nashörnern sowie vom Hirsch und Biber nachgewiesen, mit denen sich keine sicheren stratigrafischen und ökologischen Aussagen belegen lassen.

Vom Vallesium bis zur Riss-Kaltzeit haben sich die Säugetierfaunen Mitteleuropas morphologisch so stark abgewandelt und ökologisch differenziert, dass ohne die Kenntnis einiger Zwischenstufen kein Zusammenhang in der Faunenentwicklung sichtbar werden kann. Die zeitliche Lücke kann nur geschlossen werden, wenn man benachbarte Regionen in die Betrachtung mit einbezieht. Dies sind vor allem der Oberrheingraben und der an das Schweizerische Mittelland angrenzende, weitere Bodenseeraum. Ausserdem müssen wichtige Informationen aus den bedeutenden Fundgebieten des unteren Neckartales und der thüringischen Diluvialtravertine aus der Umgebung von Weimar mit einbezogen werden.

Historisches

Die Fundgeschichte tierischer Überreste aus dem Eiszeitalter beginnt auch in der Schweiz lange vor der Zeit, in der geologische Erscheinungen als pleistozän erkannt und formuliert worden sind (HANTKE 1978). Es ist deshalb nicht verwunderlich, dass die ältesten Knochen- und Zahnfunde aus eiszeitlichen Ablagerungen nicht gedeutet werden konnten. Die ältesten Dokumente jener Zeit aus der Schweiz stammen aus der Region des diesjährigen Tagungsortes unserer Gesellschaft! Es sind die 1577 beim Kloster Reiden im luzernischen Wiggertal ausgegrabenen Mammutknochen, die der Basler Arzt Felix PLATTER als Knochen eines 6 Meter hohen Riesen bestimmte. Die Knochen gingen als «Schweizer Riese» bzw. «Luzerner Riese» durch die «Mundi subterranei» (1657 bis 1678) des Athanasius Kircher in die Literatur ein (ABEL 1939). Über hundert Jahre später wurden sie von JOHANN FRIEDRICH BLUMENBACH (1788) zuerst als Elefantenknochen erkannt und 1799 von ihm dem Mammut zugeordnet. Blumenbach beschrieb als erster den eiszeitlichen Elefanten als *Elephas primigenius* und unterschied ihn deutlich von den beiden heutigen Elefantenarten. Aufgrund der Prioritätsregeln wird er seitdem als *Mammuthus primigenius* (BLUMENBACH 1799) bezeichnet.

Noch ein weiterer Fund ist für die Entwicklung unserer Vorstellung von dem Begriff Pleistozänfauna historisch bedeutungsvoll. Im Jahre 1708 wurde im Steinbruch von Flurlingen bei Schaffhausen ein Hirschskelett ausgegraben. JOHANN JAKOB SCHEUCHZER (1716) erwähnt dieses Skelett in seinem «Museum Diluvianum» unter den «Quadrupeda diluviana». Wenn Scheuchzer das Hirschskelett bei den diluvialen Vierfüssern unterbrachte, so ist dieser Fund nicht im heutigen Sinne als pleistozän anzusehen. Der Begriff Diluvium wurde nämlich erstmals 1823 von Buckland (MURAWSKI 1983) auf geologische Ablagerungen angewendet. Es kommt hinzu, dass Scheuchzer den in Flurlingen als Baustein gebrochenen Kalktuff für eine rezente Sinterbildung hielt (HÜNERMANN 1983). Deshalb konnte auch CUVIER noch 1823 die Hirschknochen als rezent ansehen. Auf den pleistozänen Charakter des Tuffes wies erstmals MERKLEIN (1869) hin, und HEER deutete bereits 1865 das Vorkommen des Bergahorns im Kalktuff als pleistozänes Relikt. Einen weiteren Beitrag zur Lösung der Frage nach dem wirklichen Alter des Kalktuffes leistete GUTZWILLER 1894. Er bestimmte die aus dem Anstehenden gewonnene Molluskenfauna als interstadial oder ausgehendes Interglazial. Es handelt sich hierbei um eine Landschnekkenfauna vom *Bradybaena fruticum* Typ,

welcher nach LOZEK (1964) in frühglazialen Ablagerungen kennzeichnend ist. Das interglaziale Alter des Kalktuffes konnte mit der Entdeckung des Merck'schen Waldnashorns *Dicerorhinus kirchbergensis)* durch MEISTER 1898 endgültig bestimmt werden.

Zur Bedeutung einiger Säugetiergruppen für die Gliederung des Pleistozäns

Die auffallendste und am besten belegte Formen-Abfolge unter den grossen Säugetieren des Eiszeitalters ist die der Elefanten (ADAM 1961, 1964, 1969). Sie ist mit der Grosswüchsigkeit dieser Tiere begründet, beruht jedoch vor allem auf dem relativ häufigen Vorkommen der widerstandsfähigen Backenzähne. Obwohl die Stosszähne als Fundgut viel imposanter sind und – zumal beim modernen, maschinellen Abbau von Kieslagern – leichter entdeckt werden, haben diese in systematischer Hinsicht nur untergordnete Bedeutung.

Die Backenzähne der Elefanten bestehen aus Serien von Schmelzlamellen, die an der Kronenbasis ineinander übergehen (Abb. 1). Die Hohlräume der einzelnen Lamellen sind mit Zahnbein ausgefüllt. Die Lücken zwischen den Lamellenflächen sind hingegen durch Zementauskleidung fest miteinander verbacken. Ausserdem werden die ganzen Zähne von einem mehr oder weniger geschlossenen Zementmantel umhüllt. Insbesondere die ontogenetisch zuletzt ausgebildeten Backenzähne unterscheiden sich bei den typischen Vertretern der pleistozänen Elefantenarten deutlich durch Anzahl, Form und Grösse der Lamellen sowie die Beschaffenheit des Schmelzes. Auf die Bedeutung dieser Merkmale ist ADAM bereits 1952 ausführlich eingegangen, und KUHN-SCHNYDER (1968) hat das Ergebnis eindrück-

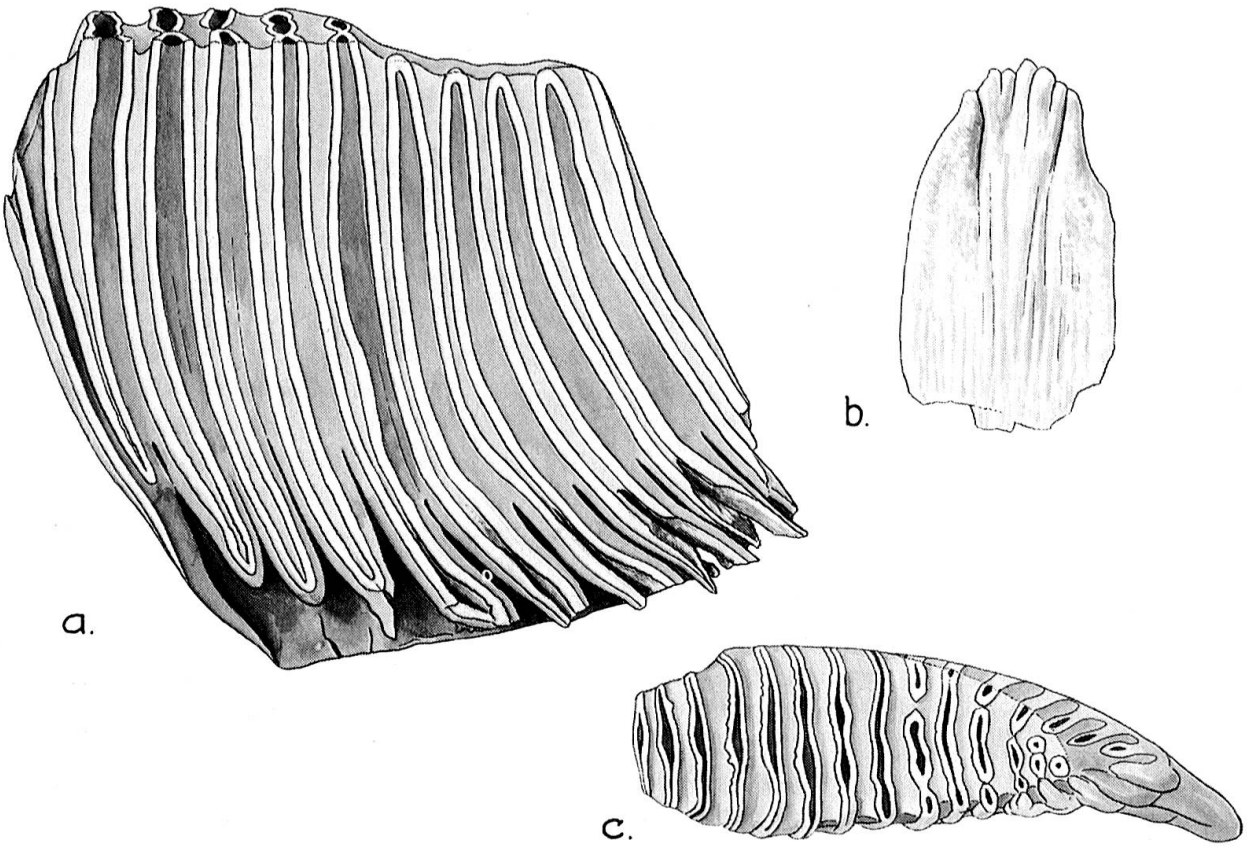


Abb. 1: Bauplan des Backenzahnes eines Elefanten. a: Längsschnitt, × 0,5, b: einzelne Lamelle ohne Abnutzungsspuren in Flächenansicht, × 0,25, c: Molar in Kauflächenansicht, Lamellen mit Abrasionsspuren, × 0,25. (Nach HÜNERMANN 1985.)

lich dargestellt. Aus diesen Beiträgen ist ersichtlich, dass wir es bei den pleistozänen Elefanten mit zwei getrennten Stammlinien zu tun haben, die sich während des Altpleistozäns ökologisch differenzieren (Tabelle 1).

Während im ausklingenden Tertiär, d.h. im Jungpliozän, die beiden letzten Mastodonten, der höckerzähnige *Anancus arvernensis* und das jochzähnige *Zygolophodon borsoni* in Mitteleuropa die Szene der Rüsselträger beherrschen, teilen sie diese Rolle im Ältestpleistozän (Villafranchium) mit *Archidiskodon meridionalis,* dem Südelefanten. Dieser erste echte Elefant ist in Mitteleuropa zunächst nur durch spärliche Reste belegt, wird aber im Verlaufe des Villafranchium vorherrschend gegenüber den immer seltener werdenden Relikten der Mastodonten. Das immer deutlichere Hervortreten des Südelefanten ist wohl vor allem auf eine fortschreitende Versteppung und damit zunehmenden Einfluss kontinentalen Klimas in Mitteleuropa zurückzuführen (TOBIEN 1975).

Der Südelefant lässt diesen Steppencharakter im ersten Entwurf am Gebiss erkennen: seine Backenzähne sind zwar nur aus wenigen und mässig hohen Lamellen aufgebaut, doch sind diese Lamellen mit einer dicken Schmelzschicht ausgestattet. Eine derartige «Reserve» für zunehmenden Schmelzverbrauch deutet den Übergang zu harter, saurer Grasnahrung an. Sie ist auch

Stufen		Elefanten		Nashörner	
		Waldformen	Steppenformen	Waldformen	Steppenformen
Jungpleistozän	Würm / Weichsel Kaltzeit		Mammuthus primigenius Typusformen		Coelodonta antiquitatis
	Eem Warmzeit	Palaeoloxodon antiquus Spätformen		Dicerorhinus kirchbergensis	Dicerorhinus hemitoechus
Mittelpleistozän	Riss / Saale Kaltzeit		Mammuthus primigenius ↑ Übergangsformen (Mammuthus trogontherii)		Coelodonta antiquitatis
	Holstein Warmzeit	Palaeoloxodon antiquus Typusformen		Dicerorhinus kirchbergensis	Dicerorhinus hemitoechus
Altpleistozän	Mindel / Elster Kaltzeit		(Mammuthus primigenius) ↑ Übergangsformen Mammuthus trogontherii		Coelodonta antiquitatis
	Mosbachium: jüngere Steppenzeit		Mammuthus trogontherii Typusformen	Dicerorhinus kirchbergensis	Dicerorhinus hemitoechus
				Dicerorhinus etruscus	
	Mosbachium: Waldzeit	Palaeoloxodon antiquus Frühformen		Dicerorhinus etruscus	
	Mosbachium: ältere Steppenzeit		Mammuthus trogontherii ↑ Übergangsformen Archidiskodon meridionalis	Dicerorhinus etruscus	
Ältestpleistozän	Villafranchium	Archidiskodon meridionalis Anancus arvernensis Zygolophodon borsoni		Dicerorhinus etruscus Dicerorhinus megarhinus	
Jung pliozän	jüngstes Tertiär	Anancus arvernensis Zygolophodon borsoni		Dicerorhinus megarhinus	

Tab. 1: Zeitliche Abfolge bei den Elefanten und Nashörnern im Pleistozän Mitteleuropas (nach HÜNERMANN 1985, leicht verändert).

einer der Hauptgründe dafür, warum *A. meridionalis* heute gerne gemeinsam mit seinen Nachfolgern, dem eigentlichen Steppenelefanten und dem Mammut, in die Gattung *Mammuthus* gestellt wird. Der Südelefant kommt also in der Literatur auch als *Mammuthus meridionalis* vor.

Während des Altpleistozäns wird *A. meridionalis* allmählich von dem typischen Steppenelefanten, *Mammuthus trogontherii,* abgelöst. Die *M. trogontherii* Typusformen weisen gegenüber *A. meridionalis* an den Backenzähnen eine starke Zunahme der Lamellenzahl auf. Die Lamellen sind breit und dünn, und ihr Schmelz ist stark gefaltet. Auf diese Weise erreichte *M. trogontherii* eine Vermehrung des Schmelzes in der Kaufläche, ohne dass die Schmelzdicke weiter zunehmen musste.

Trotz der Anpassung von *M. trogontherii* an ein Steppenbiotop, ist er keine typische Kaltform gewesen. Während des ersten grossräumigen Glazials, der Mindel-/Elster-Kaltzeit, beginnt sich unter den Steppenformen der Eiszeitelefanten der Übergang vom *M. trongontherii* zum Mammut *(Mammuthus primigenius)* abzuzeichnen. Dieser Prozess setzt sich in der Riss-/Saale-Kaltzeit fort, wobei die Steppenelefanten dieses Glazials dem typischen Mammut zunehmend ähnlich, d.h. «primigenoid», werden. Die Typusformen von *Mammuthus primigenius* bilden schliesslich die beherrschende Elefantenform des letzten Glazials, der Würm-/Weichsel-Kaltzeit. *M. primigenius* weist an seinen Backenzähnen eine hohe Anzahl dicht gedrängt stehender Lamellen auf. Seit BLUMENBACH 1799 ist unsere Kenntnis über das Mammut durch viele namhafte Forscher (siehe KUHN-SCHNYDER 1968) und eine Fülle von Belegmaterial in einem Masse bereichert worden, dass man *Mammuthus primigenius* (BLUMENBACH 1799) nicht nur als das bekannteste Säugetier des Eiszeitalters, sondern als das am besten beschriebene Fossil überhaupt bezeichnen kann.

Zwischen *A. meridionalis, M. trogontherii* und *M. primigenius* sind soviele minuziöse Übergänge nachgewiesen, dass aus den drei Steppenelefanten des Eiszeitalters eine lükkenlose Entwicklungsreihe rekonstruiert werden kann. Deshalb gilt die Abfolge: Südelefant–Steppenelefant–Mammut auch als eines der Musterbeispiele für Evolution.

Die Rolle der Steppenelefanten als Leitfossilien des Eiszeitalters wird ergänzt durch ihre Bedeutung als Faziesfossilien im wechselweisen Vorkommen mit dem Waldelefanten (ADAM 1952). Frühformen des Waldelefanten, *Palaeoloxodon antiquus,* kommen erstmals häufiger in der altpleistozänen Waldzeit vor, durch die im prämindelzeitlichen Mosbachium (ADAM 1964) eine ältere von einer jüngeren Steppenzeit unterschieden wird. Diese Waldzeit wird – im Gegensatz zu anderen Auffassungen – mit der Cromer-Warmzeit korreliert (TOBIEN 1975). Während *P. antiquus* in der jüngeren Steppenzeit des Mosbachiums allmählich wieder aus Europa verschwindet, repräsentiert er in der Holsteinwarmzeit mit Typusformen und in der Eem-Warmzeit mit Spätformen das typische, interglaziale Waldbiotop.

Die Waldelefanten weisen an den Bakkenzähnen eine Lamellenform auf, die von denen der Steppenelefantenarten deutlich verschieden ist. Die schmalen, hohen Lamellen zeigen ein rautenförmiges Kauflächenmuster, welches während ihrer gesamten Verbreitungszeit recht konstant bleibt. Auch im Skelettbau allgemein variieren die Waldelefanten nur wenig. Daraus lässt sich schliessen, dass sie immer an das gleiche Biotop angepasst geblieben sind.

Die stratigraphisch-ökologische Interpretation der Elefanten für die Gliederung des Pleistozäns lässt sich ergänzen durch Vertreter aus der Familie der Nashörner *(Rhinocerotidae),* obwohl bei diesen die morphologischen Beziehungen nicht so deutlich zutage treten wie bei den Elefanten. Die jochzähnigen Molarkronen der Nashörner bestehen im Oberkiefer aus einer Aussenwand und zwei mit ihr verbundenen, hintereinanderstehenden Querjochen. Auch hier spielt die Beschaffenheit des Schmelzes, vor allem für die ökologische Differenzierung, eine wichtige Rolle (Abb. 2).

Die pleistozänen Nashörner werden – mit Ausnahme des kaltzeitlichen Wollnashorns – zur Gattung *Dicerorhinus* gestellt. Die dicerorhinen Nashörner stellen die älteste und langlebigste Gruppe der Nashornverwandschaft. Sie treten bereits zu Beginn des Jungtertiärs auf, und ihre Terminalform ist das urtümlichste der heutigen Nashörner: *Dicerorhinus sumatrensis,* das Sumatra-Nashorn.

Als Begleiter der letzten Mastodonten wechselt das langschnäuzige *Dicerorhinus megarhinus* vom Jungpliozän in das ältestpleistozäne Villafranchium über. Dort wird

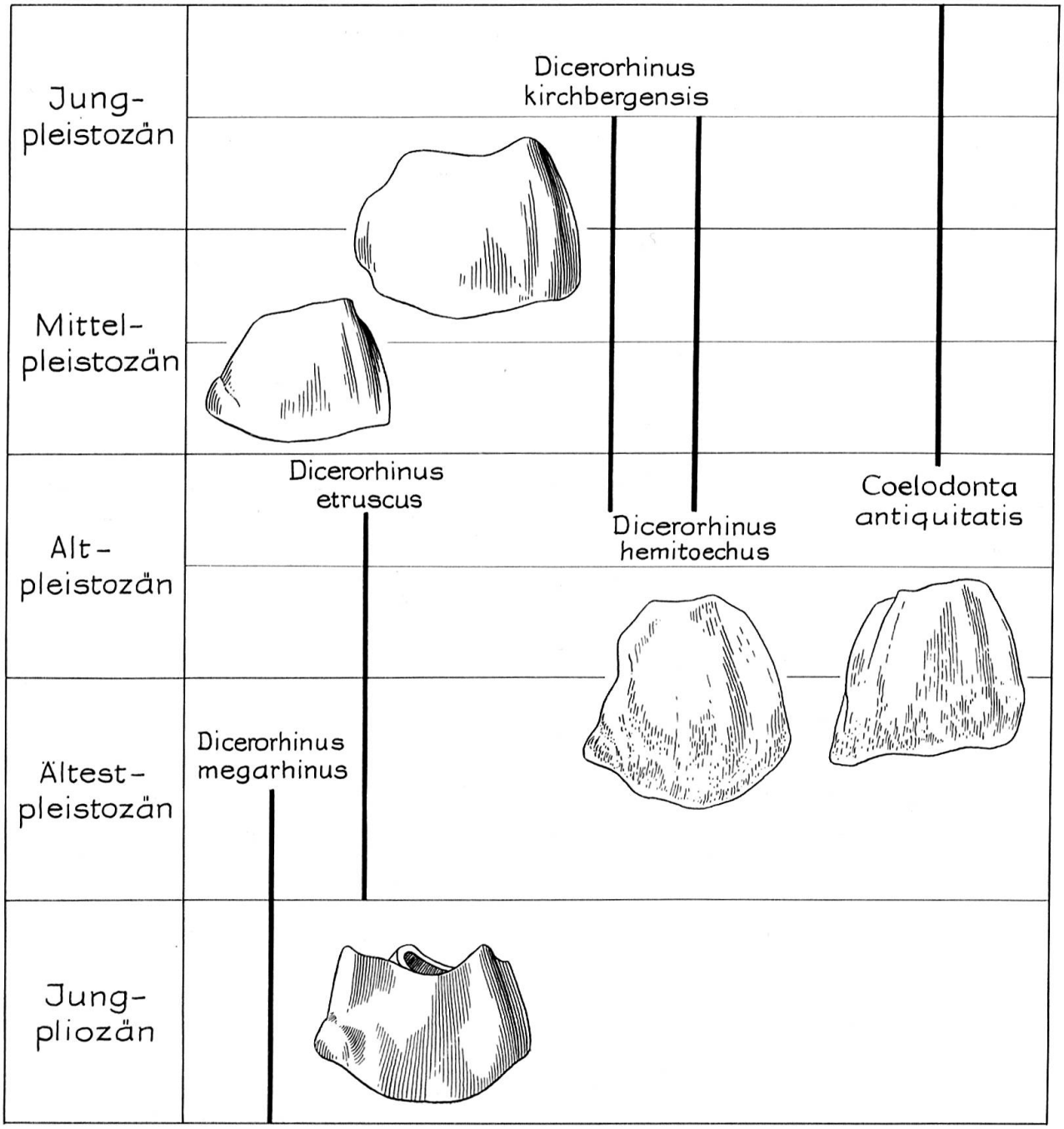


Abb. 2: Aussenwände der Oberkiefer-Backenzähne pleistozäner Nashörner und zeitliche Abfolge der Nashornarten; warmzeitliche Formen niederkronig mit glatter Schmelzoberfläche, kaltzeitliche Formen hochkronig mit rauher Schmelzoberfläche. (Nicht massstäblich!)

es sehr bald ersetzt durch das kleine, gedrungene Etruskische Nashorn *(Dicerorhinus etruscus)*. Ob beide Formen im Villafranchium Mitteleuropas von einer dritten, morphologisch vermittelnden Form begleitet werden, die *Guerin* (1972) *Dicerorhinus jeanvireti* nennt, ist noch nicht bekannt. Im Gegensatz zu *Archidiscodon meridionalis* überdauert *D. etruscus* nahezu das ganze Mosbachium und kommt gegen Ende der jüngeren Steppenzeit in einer kurzen Übergangsphase zusammen mit dem grossen Waldnashorn, *Dicerorhinus kirchbergensis* und dem etwas kleineren Steppennashorn, *Dicerorhinus hemitoechus,* vor. Die Belege für diese beiden Formen sind vor der Mindel-Kaltzeit noch sehr spärlich. Mit zunehmend glazialem Milieu begleitet nur der Einwanderer, *Coelodonta antiquitatis,* das Wollnashorn, die Steppenelefanten. In den folgenden Zeitabschnitten des Mittel- und Jungpleistozäns ist das Waldnashorn, welches auch als Merck'sches Nashorn bezeichnet wird, regelmässiger Begleiter des Waldelefanten, während das Wollnashorn in Gesellschaft des zunehmend typischeren Mammuts auftritt. In den Übergangsphasen von Kalt- zu Warmzeiten und von Warm- zu Kaltzeiten rückt das Steppennashorn, *D. hemitoechus* zusätzlich zu *D. kirchbergensis* auf den Plan. Damit ist ein wichtiger Anhaltspunkt für die Kennzeichnung solcher Steppenphasen im Übergangsbereich gegeben.

Möglichkeiten zur Unterscheidung der erwähnten Nashornformen hat ADAM bereits 1961 zusammengefasst und neuerlich wieder an einem Beispiel diskutiert (ADAM 1986). In Abbildung 2 sind die Aussenwände der Molarkronen zusammen mit den Verbreitungszeiten dargestellt. An den Aussenseiten der Molarkronen wird deutlich, dass die Waldnashörner *D. megarhinus, D. etruscus* und *D. kirchbergensis* niedrige Molarkronen mit insbesondere niedrigen Aussenwänden aufweisen, deren Schmelzbedeckung glatt und relativ dünn ist. Dabei ist zu berücksichtigen, dass diese Nashornformen offensichtlich keine so differenzierte Nahrungsanpassung aufweisen wie die gleichzeitigen Elefanten. Das geht besonders aus dem durchlaufenden Vorkommen des etruskischen Nashorns im Altpleistozän hervor. Eine Differenzierung ist erst später, mit dem Auftritt von *D. hemitoechus* erfolgt. Bei den Steppennashörnern ist die Aussenwand der Molarkronen höher, und der dicke Schmelz hat eine rauhe Oberfläche. Diese Unterschiede zum Waldnashorn sind sicher auf verschiedene Ernährungsweisen und damit auf unterschiedliche Klimaanpassungen zurückzuführen.

Ein weiteres Merkmal, das bei *Coelodonta antiquitatis* als Kälteanpassung interpretiert wird, ist die Verknöcherung der Nasenscheidewand. Ansätze dazu sind auch bei *D. hemitoechus* (STAESCHE 1941) und Terminalformen des etruskischen Nashorns (GUERIN 1980) erkennbar.

Die bisher erwähnten Elefanten und Nashörner eignen sich unter den grossen Säugetieren des Eiszeitalters besonders gut für eine stratigraphische und zugleich ökologische Gliederung des Pleistozäns in Mitteleuropa, wie sie ADAM (1964) vorgeschlagen hat. Darin kommen sowohl die Grundsätze der Formentfaltung in der Zeit als auch die Formenvielfalt infolge der klimabedingten Wanderungen zum Ausdruck. Weitere Gruppen von Grosssäugern lassen sich in diese Gliederung gut einfügen, doch sind ihre Rollen nicht so augenfällig und lückenlos, weshalb sie im folgenden Kapitel im Rahmen der Faunenfolgen behandelt werden. Es sind dies unter den Huftieren bei den Unpaarhufern *(Perissodactyla)* die Pferde, bei den Paarhufern *(Artiodactyla)* einerseits Nichtwiederkäuer: Schweine und Flusspferde, andererseits Wiederkäuer: Hirsche und Rinder. Schliesslich sind bei den Raubtieren *(Carnivora)* vor allem die Wölfe und Grosskatzen bemerkenswert.

Ihnen gegenüber steht die unübersehbar grosse Zahl der Kleinsäuger. Darunter versteht man keine systematische sondern eine arbeitsmethodische Einheit: während bei den Grosssäugern die Diagnostizierung des Gebisses und der Skelettelemente mit blos-

sem Auge erfolgen kann, wird zur Bestimmung von Kleinsäugerzähnen und -knochen die Lupe oder gar das Mikroskop benötigt. Studien an grossen Serien von Kleinsäugerresten ergänzen seit einigen Jahrzehnten in zunehmendem Masse unsere Kenntnis über Ablauf und Lebensbedingugen des Eiszeitalters. Die Kleinsäuger – es handelt sich hier im wesentlichen um Nagetiere und Insektenfresser – weisen gegenüber den Grosssäugern wesentlich schnellere Generationenfolgen und bedeutend grössere Vermehrungsraten auf. Daraus folgt, trotz geringer Grösse der Einzeltiere, eine sehr hohe Ausbreitungsgeschwindigkeit der Arten. Ausserdem haben sie mit ihrer unermesslichen Formenfülle und vielfach sehr engen Bindung an ganz spezifische Umweltbedingungen nicht nur alle grossen Biotope, sondern auch die kleinen ökologischen Nischen erobert. Schliesslich gewährleistet ihre unvorstellbar grosse Individuenzahl ein viel dichteres Netz an Fundpunkten. Diese Eigenschaften führen nicht nur zu einer Verfeinerung der stratigrafischen Gliederung, sondern wirken sich auch vorteilhaft auf die Möglichkeit von Korrelationen zwischen verschiedenen, regional umgrenzten Lebensräumen aus. Deshalb wird für Biotop-Diagnosen zunehmend den Kleinsäugern der Vorzug vor den Grosssäugern gegeben (NIETHAMMER & KRAPP 1982).

Eine Übersicht der minuziösen Wandlungen auch nur weniger Kleinsäugergruppen würde den Rahmen dieses Beitrages sprengen, was die bereits 1961 von JANOSSY gegebene Zusammenfassung des damaligen Kenntnisstandes zeigt. Selbst die Ausformungen, die eine einzige Nagerfamilie im Quartär vollzogen hat, lässt sich ohne gründliche Einführung nicht darstellen. Dies verdeutlicht der Beitrag von FEJFAR & HEINRICH über die für die Quartärstratigraphie so bemerkenswert wichtige Familie der Wühlmäuse *(Arvicolidae)*. Doch gerade das Beispiel der *Arvicolidae* veranschaulicht, dass die Gebiss-Baupläne von Gross- und Kleinsäugern denselben Prinzipien folgen. So bilden auch hier die Vermehrung der Kronenelemente, deren Vergrösserung und Höhenwachstum, die Abwandlungen des Schmelzes sowie Einlagerungen von Kronenzement die Hauptrolle bei der Abfolge in Formenreihen (VON KOENIGSWALD 1982).

Im Gegensatz dazu können die durchwegs seltenen Funde von Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln nur gelegentlich zur Erörterung ökologischer Gesichtspunkte herangezogen werden. Unter den Wirbellosen kommt ganz besonders den Landschnekkenfaunen eine hohe Wertigkeit für die klimatische Beurteilung von Lebensräumen zu (LOZEK 1964, 1982). In ganz wenigen Fällen können daran sogar zeitliche Veränderungen festgestellt werden (KOWALSKI 1986, MANIA 1978). Einige Untersuchungsergebnisse liegen auch für Insekten und Ostrakoden (DIEBEL & PIETRZENIUK 1978) vor. Die bisherigen Ergebnisse sind jedoch noch nicht überregional auf Mitteleuropa anwendbar.

Die wichtigsten Ereignisse in der quartären Faunenfolge

Die auffallendsten Veränderungen in der Abfolge der Quartärfaunen Mitteleuropas sind zweifellos bei den Säugetierfaunen zu beobachten. Deshalb werden diese im folgenden vorwiegend behandelt. Dabei stützt sich die Betrachtung vor allem auf die im Literaturverzeichnis erwähnten Originalarbeiten und zusammenfassenden Übersichten von ADAM, HEINTZ, KAHLKE, KOWALSKI, MUSIL, THENIUS und TOBIEN.

Im ausklingenden Tertiär waren die Mastodonten und *Dicerorhinus megarhinus* begleitet von zahlreichen weiteren Huftierformen. Von den Unpaarhufern waren es Terminalformen des dreizehigen Pferdes *Hipparion,* welches die Tertiär-Quartär-Wende nicht überdauerte. Bei den Paarhufern war die Gruppe der Nichtwiederkäuer (=Suiformes) vertreten durch ein kleines Wildschwein *(Sus minor)* und die Gruppe der Wiederkäuer *(Ruminantia)* durch Hirschartige *(Cervidae)* und Rinderartige *(Bovidae)*.

Die Ruminantia sind wegen ihres sehr einförmigen Gebisses an den Backenzähnen nur schlecht zu unterscheiden. Man erkennt sie leichter an ihren Schädelfortsätzen, den Geweihen bei den *Cervidae* und den Stirnzapfen bei den *Bovidae*. Die *Cervidae* obiger Fauna waren kleine Sechsender, d.h. sie bildeten an jeder Geweihstange maximal drei Sprosse aus, die nach oben-vorn ragten. Deshalb vergleicht man diese Hirsche gern mit dem rezenten, südostasiatischen Sambar *(Rusa unicolor)*. Bei den *Bovidae* trat *Parabos* auf, der älteste Vorfahre der echten Wildrinder. Seine Stirnzapfen vermitteln in Form (rinderartig) und Stellung (antilopenartig) zwischen bisonartigen Wildrindern und Antilopen mit einfachem Gehörn. Ausserdem ist aufgrund der Schädelfunde anzunehmen, dass nur die männlichen Tiere Stirnzapfen trugen. Bei den Raubtieren treten vor allem urtümliche, echte Hyänen auf, und in der Familie der Wühlmäuse machen sich erste Ansätze zur Hochkronigkeit der Backenzähne bemerkbar *(Mimomys* und weitere Gattungen).

Beim Übergang vom Tertiär zum Quartär machen sich bei den Grosssäugern Modernisierungen bemerkbar. Während des Villafranchium treten als Begleiter des Südelefanten und vor dem Erscheinen des etruskischen Nashorns echte Pferde der Gattung *Equus* und eine den Wildrindern ähnlichere Form, *Leptobos,* auf. Die Stirnzapfen von *Leptobos* sind schon weiter rinderartig seitlich abgesenkt als bei *Parabos,* doch kommen auch hier nur bei den Männchen Stirnzapfen vor. Mit dem etruskischen Nashorn wird die ältestpleistozäne Fauna bereichert durch grössere Schweine *(Sus strozzi),* erste Flusspferde *(Hippopotamus antiquus),* sowie die mutmasslichen Vorfahren der Rothirsche *(Croicetoceros ramosus),* Rehe *(«Cervus» cusanus),* Damhirsche *(Arvernoceros ardei)* und Elche *(Libralces gallicus).* Ausserdem kommt noch eine grosse Hirschart vor *(Eucladoceros senezensis* und weitere Formen), die entweder in die Vorfahrenschaft der Riesenhirsche zu stellen ist, oder deren kammförmig angeordnete Geweihsprosse als erste Anklänge an das Geweih der Rentiere angesehen werden können.

Der hohen Zahl grosser Pflanzenfresser zufolge, bilden viele Raubtierformen Elemente der Villafranchium-Faunen. Durchwegs sind es Vorläuferarten noch heute lebender *Carnivora.* Es kommen aber auch ausgestorbene Gruppen vor, wie die besonders auffallenden Säbelzahn-Grosskatzen mit ausserordentlich stark verlängerten Eckzähnen im Oberkiefer. Darunter ist die Gattung *Homotherium* von Löwengrösse und *Megantheron* von Panthergrösse. Ebenfalls von der Grösse eines Panthers, jedoch mit normalem Katzengebiss ist *Felis toscana,* während *Felis lunensis* der rezenten Wildkatze vergleichbar ist. Auch die Familie der Hundeartigen ist formenreich vertreten. Es kommen Wölfe *(Canis etruscus),* Schakale *(Canis arnensis)* und Füchse *(Vulpes alopecoides)* vor. Ausserdem war eine grosse Form des Marderhundes *(Nyctereutes megamastoideus)* vertreten, und eine ebenfalls grosse Form des Rothundes *(Cuon majori)* kam vor. Der Rothund oder Alpenwolf hat heute sein Verbreitungsgebiet in ostasiatischen Gebirgen.

Zwischen den Hunde- und den Bärenartigen steht gebissmorphologisch *Agriotherium insigne,* ein grosser Fleischfresser des ältesten Villafranchium. Ein Ahne der echten Bären ist *Ursus etruscus* (Familie *Ursidae*).

Formenreich ist auch die Familie der Marder *(Mustelidae)* vertreten. Neben Vertretern aus heute noch vorkommenden Gattungen, wie Wiesel *(Mustela),* Marder *(Martes)* und Dachs *(Meles),* treten ältest- bis altpleistozäne Musteliden auf. Im Villafranchium verbreitet ist *Baranogale helbingi,* der morphologisch dem Zorilla bzw. Bandiltis *(Ictonyx)* ähnelt. Aus diesem Grunde wird *Baranogale* auch als Einwanderer aus Afrika betrachtet. Die Steppeniltisse *Enhydrictis ardea* und *Pannonictis pliocaenica* stammen aus dem asiatischen Jungtertiär. Sie weisen allerdings grosse morphologische Übereinstimmungen mit den Grisons, südamerika-

nischen Iltissen, auf. Schliesslich ist aus dem alten Stamm der Fischotter *Aonyx bravardi* nachweisbar, der in dieselbe Gattung mit dem rezenten Kap- bzw. Fingerotter gestellt wird, welcher heute in Afrika südlich der Sahara verbreitet ist.

Wenn im Pleistozän Europas Raubtiere erwähnt werden, dürfen die Hyänen (Familie *Hyaenidae*) nicht fehlen. Im Villafranchium war eine Verwandte der Tüpfelhyäne, *Crocuta perrieri,* verbreitet. Selten ist dagegen die riesige *Pachycrocuta brevirostris* von Löwengrösse.

Bei den Wühlmäusen unter den Nagetieren werden die Backenzähne fortschreitend hochkroniger, und die ersten Formen mit Einlagerungen von Kronenzement treten auf. Zur Säugetierfauna des Villafranchium sei abschliessend erwähnt, dass von den im mitteleuropäischen Quartär ausgesprochen seltenen Primaten ein Hundsaffe (Familie *Cercopithecidae*) der Gattung *Macaca* nachgewiesen ist.

Im Altpleistozän machen sich vor allem bei den Grosssäugern auffallende Neuerungen bemerkbar, die nicht nur eine stratigraphische Untergliederung zulassen, sondern auch ökologische Differenzierungen während dieses Zeitabschnittes aufzeigen.

Bei den Steppenelefanten wird der Übergang von *A. meridionalis* zu *M. trogontherii* während der Waldzeit im Mosbachium vorübergehend in den Hintergrund gedrängt. Stattdessen tritt erstmals im mitteleuropäischen Pleistozän der Waldelefant mit *P. antiquus*-Frühformen auf.

Bei den dicerorhinen Nashörnern bleibt hingegen für die ganze Zeit *D. etruscus* vorherrschend, was beim etruskischen Nashorn auf eine weniger enge Umweltbindung schliessen lässt als bei den Elefanten. Elefanten und Nashörner befinden sich in der formenreichen Gesellschaft der Paarhufer. Unter diesen sind Formen verbreitet, die auf Gattungsebene mit den heutigen übereinstimmen, wie bei den Nichtwiederkäuern das urtümliche Flusspferd *Hippopotamus antiquus,* bei den Wiederkäuern der Breitstirnelch *(Alces latifrons),* der cromerzeitliche Damhirsch *(Dama clactoniana)* und der Waldwisent *(Bison schoetensacki).* Manche Paarhufer lassen sich von den rezenten Formen nicht einmal mehr artlich unterscheiden, so das Wildschwein *(Sus scrofa),* das Reh, *(Capreolus capreolus)* oder der Rothirsch *(Cervus elaphus).* Vom Rot- bzw. Edelhirsch sind im Altpleistozän jedoch noch keine Kronenhirsche nachgewiesen. Deshalb wird der altpleistozäne Hirsch auch als *Cervus elaphus acoronatus* bezeichnet. Schliesslich treten erstmals Formen auf, die noch während des weiteren Verlaufes des Eiszeitalters wieder aussterben, wie die echten Riesenhirsche mit ihrem ersten mitteleuropäischen Vertreter *Praemegaceros verticornis.*

Bei den Raubtieren wiegen von jetzt ab Formen vor, die sich von den rezenten Arten nicht mehr unterscheiden lassen. So vor allem die Tüpfelhyäne *(Crocuta crocuta)* und der Löwe *(Panthera leo).* Diese beiden Formen wurden früher, wegen ihrer Grösse zu den Höhlenformen, *Crocuta spelaea* und *Panthera spelaea* gestellt. Ausserdem ist der Wolf *(Canis lupus)* verbreitet, während der Panther *(Panthera pardus)* selten vorkommt. Daneben kommen Vorläufer rezenter Arten vor, z.B. der Fischotter, *Lutra simplicidens,* und der Vorfahre des Höhlenbären, *Ursus deningeri.* Wie im Villafranchium ist die säbelzähnige Grosskatze *Homotherium latidens* das auffallendste Raubtier.

Schliesslich treten bei den Nagetieren zwei grosse Formen auf, die in den Mosbachium-Faunen den Lebensraum der heutigen Biber verkörpern: Neben dem europäischen Biber *(Castor fiber)* ist es das grosse *Trogontherium cuvieri,* welches den kanadischen Biber noch an Grösse übertrifft.

Mit zunehmender Versteppung im jüngsten Teil des Mosbachium und mit fortschreitender Abkühlung gegen das Mindel-/Elster-Glazial hin, kommen Formen mit geringeren Temperaturansprüchen auf, wie die Wildziege *Soergelia elisabethae* und ein urtümlicher Vielfrass *(Gulo schlosseri).* Vor allem aus dem Kreise der Wiederkäuer tre-

ten Formen hinzu, die erstmals im Verlaufe des Pleistozäns den Lebensraum der Tundra kennzeichnen. Es sind dies die beiden Moschusochsen: *Praeovibos priscus* und *Ovibos moschatus,* sowie das Rentier *(Rangifer tarandus). Rangifer tarandus* und *Ovibos moschatus* kann man nicht mehr von den rezenten Vertretern unterscheiden. Schliesslich muss auch bei den Wiederkäuern eine grosse Form erwähnt werden, deren Klimabindung offensichtlich nicht so eng ist wie bei den Vorgenannten. Es ist der Steppenwisent *(Bison priscus).* Er wird sowohl in der Lösssteppe, als auch allgemein in offenen Landschaftstypen angetroffen.

Die Sonderung der Lebensräume im ausklingenden Mosbachium und im Verlaufe des Mindel-/Elster-Glazials wird bei den Nashörnern offensichtlich; denn es kommt zur ökologischen Differenzierung in die Waldform *Dicerorhinus kirchbergensis,* die Steppenform *Dicerorhinus hemitoechus* und die Tundrenform *Coelodonta antiquitatis.* Während des Mindel-/Elster-Glazials verarmen die Wirbeltierfaunen sowohl in der Artenzahl als auch bezüglich der Individuenzahl, was durch die geringe Anzahl der Belege zu dokumentieren ist.

Im Mittel- und Jungpleistozän nimmt die ökologische Differenzierung stark zu, und die Zeiteinheiten für diese Differenzierung werden kürzer. Deshalb muss man einerseits die kennzeichnenden Lebensräume getrennt betrachten, um eine Faunenübersicht zu erhalten (Tab. 2), andererseits wird versucht, die wenig augenfälligen Wandlungen in einzelnen Lebensräumen während der kurzen Zeit des Mittel- und Jungpleistozäns anzudeuten.

Die Holstein-Warmzeit wird vorherrschend dokumentiert durch Waldfaunen (Tab. 2, 3) mit dem Waldelefanten und dem Waldnashorn. Sie werden begleitet von zahlreichen Geweihträgern und zwar ausser den heutigen Arten vom Riesenhirsch *(Megaloceros giganteus),* dem Breitstirnelch *(Alces latifrons)* und einem Damhirsch *(Dama clactoniana).* Regelmässig, jedoch meist selten, ist das mit dem rezenten übereinstimmende Wildschwein. Wesentliche Neuerungen erfahren wir über die grossen Rinder. Der Waldwisent entspricht nun der rezenten europäischen Form, *Bison bonasus,* und erstmals tritt der Ur- bzw. Auerochse *(Bos primigenius)* auf. Schliesslich kommen die vorwiegend in wärmeren Steppenregionen lebenden Pferde *(Equus germanicus)* und Halbesel *(Equus hydruntinus)* auch in Waldfaunen vor, und die Belege von Flusspferd *(Hippopotamus amphibius)* und Wasserbüffel *(Bubalus murrensis)* lassen auf klimatisch besonders begünstigte Standorte schliessen (FRANZEN & V. KOENIGSWALD 1979).

Bei den Raubtieren kommt erstmals die Streifenhyäne *(Hyaena hyaena)* und der damals noch seltene Braunbär *(Ursus arctos)* vor, und zu einem typisch pleistozänen Fischotter *(Aonyx antiqua)* gesellt sich der bis heute überlebende Verwandte *(Lutra lutra).* Bei den Nagetieren ist die eingangs erwähnte Ausgestaltung der Wühlmaus-Backenzähne weigehend abgeschlossen, was dadurch zum Ausdruck kommt, dass *Mimomys* durch die Gattung der grossen Schermäuse *(Arvicola)* abgelöst wird.

Mit der aufkommenden Riss-/Saale-Kaltzeit werden bei den Wühlmäusen ökologische Differenzierungen in Steppen- und Tundrenformen erkennbar. Das Steppenbiotop wird dokumentiert durch den Steppenlemming *(Lagurus lagurus)* und den Hamster *(Cricetus cricetus),* die Tundra durch den Berglemming *(Lemmus lemmus)* und den Halsbandlemming *(Dicrostonyx torquatus),* die von der Wühlmaus *Microtus gregalis* begleitet werden. Schliesslich treten im Verlaufe der Riss-/Saale-Kaltzeit sämtliche Nagetiere der heutigen arktischen Steppe auf. In dieser vorletzten, grossen Eiszeit wird das Mammut regelmässig vom Wollnashorn begleitet. In dieser Zeit beginnt auch der Nachweis von Höhlenfaunen mit dem neben dem Mammut bekanntesten Pleistozänsäuger, dem Höhlenbären *(Ursus spelaeus).*

Das letzte Interglazial verursachte eine Erwärmung, welche in ihrem Optimum höher war als im Holozän. Dafür zeugt das

Tab. 2

Gegenüberstellung von Säugetierfaunen in verschiedenen Lebensräumen im Mittel- und Jungpleistozän

1. Tundra

Dicrostonyx torquatus
(Halsbandlemming)

Lemmus lemmus
(Berglemming)

Lepus timidus
(Schneehase)

Gulo gulo
(Vielfrass)

Alopex lagopus
(Eisfuchs)

Mammuthus primigenius
(Mammut)

Coelodonta antiquitatis
(Wollnashorn)

Rangifer tarandus
(Ren / Rentier)

Ovibos moschatus
(Moschusochse)

2. subarktischer Wald

Sicista betulina
(Waldbirkenmaus)

Myopus schisticolor
(Waldlemming)

Clethrionomys rutilus
(Polarrötelmaus)

Cethrionomys rufocanus
(Graurötelmaus)

Lynx lynx
(Luchs)

Ursus arctos
(Braunbär)

Gulo gulo
(Vielfrass)

Alces alces
(Elch)

Cervus elaphus
(Rothirsch / Edelhirsch)

Bos primigenius
(Ur / Auerochse)

Rangifer tarandus
(Ren / Rentier)

4. warme, kontinentale Waldsteppe (Savanne)

Die Säugetierfauna ist eine Mischfauna zwischen 3 und 5

6. Lösssteppe

Die Säugetierfauna ist eine Mischfauna zwischen 1 und 5 mit *Bison priscus* (Steppenwisent).

7. alpin

Die Säugetierfauna ist gekennzeichnet durch Formen, die heute auf die Alpen beschränkt sind: *Capra ibex* (Steinbock), *Rupicapra rupicapra* (Gemse), *Marmota marmota* (Alpenmurmeltier), *Microtus nivalis* (Schneemaus). Die Verbreitung war im Pleistozän grösser.

8. Höhlen

Ursus spelaeus (Höhlenbär), *Crocuta spelaea* (Höhlenhyäne), *Panthera spelaea* (Höhlenlöwe), *Mus musculus* (Maus), *Rattus rattus* (Ratte) als mögliche Höhlenbewohner (weitere Erläuterungen siehe Text).
Die Tabelle wurde zusammengestellt in Anlehnung an KUHN-SCHNYDER 1968 und LOZEK 1982.

3. gemässigter Wald

Sciurus vulgaris
(Eichhörnchen)
Glis glis
(Siebenschläfer)
Eliomys quercinus
(Gartenschläfer)
Muscardinus avellanarius
(Haselmaus)
Clethrionomys glareolus
(Rötelmaus)
Apodemus sylvaticus
(Waldmaus)
Lynx lynx
(Luchs)
Ursus arctos
(Braunbär)
Elephas antiquus
(Waldelefant)
Dicerorhinus kirchbergensis
(Waldnashorn/Merck'sches Nashorn)
Hippopotamus antiquus
(Flusspferd)
Alces alces
(Elch)
Cervus elaphus
(Rothirsch / Edelhirsch)
Bos primigenius
(Ur / Auerochse)
Bison bonasus
(Waldwisent)

5. warme, kontinentale Steppe

Microtus arvalis
(Feldmaus)
Cricetus cricetus
(Hamster)
Spermophilus superciliosus
(grosses Ziesel)
Sicista subtilis
(Steppenbirkenmaus)
Lagurus lagurus
(Steppenlemming)
Allactaga jaculus
(Wüstenspringmaus / Pferdespringer)
Microspalax leucodon
(Westblindmaus)
Allocricetulus bursae
(Zwerghamster)
Microtus gregalis
(Wühlmaus)
Marmota bobak
(Steppenmurmeltier)
Ochotona pusilla
(Pfeifhase)
Equus przewalskii
(Przewalski-Wildpferd)
Equus hemionus
(Kulan / Halbesel)
Saiga tartarica
(Saiga-Antilope)

Vorkommen des Flusspferdes, begleitet von der Sumpfschildkröte *(Emys orbicularis)* bis hinauf nach England. Faunen der Eem-Warmzeit sind aus zahlreichen Höhlensedimenten, Travertinablagerungen und Flözen von Schieferkohle bekannt.

In den Höhlensedimenten herrschen die Belege für die grossen Raubtiere vor: Höhlenbär *(Ursus spelaeus)*, Höhlenhyäne *(Crocuta spelaea)* und Höhlenlöwe *(Panthera spelaea)*. Dabei ist noch umstritten, ob diese grossen Räuber tatsächlich vorwiegend Höhlenbewohner waren, oder sich nur gelegentlich dorthin zurückzogen. Jedenfalls sind die Reste ihrer Beutetiere in Höhlen nicht selten. Neben den grossen sind die kleinen Höhlenbewohner bzw. -besucher erwähnenswert. Hier finden sich erstmals echte Mäuse *(Mus musculus)* und Ratten *(Rattus rattus)*, die vermutlich als Aasfresser reiche Beute fanden. Und noch ein weiterer Lebensraum wird im Jungpleistozän unterscheidbar, der durch die alpinen Elemente (Tab. 2.7) vertreten wird. Unter den Huftieren sind dies vor allem der Steinbock *(Capra ibex)* und die Gemse *(Rupicapra rupicapra)*. Von den Nagetieren sind das Murmeltier *(Marmota marmota)* und die Schneemaus

(Microtus nivalis) anzuführen. Vor allem die beiden Wildziegenarten, die heute auf den alpinen Raum beschränkt sind, kamen damals auch weit entfernt von diesem Raum vor, so etwa im Rheinischen Schiefergebirge. Deshalb wird der alpine Lebensraum für diese Formen als Reliktareal angesehen.

Die letzte Eiszeit, die Würm-/Weichsel-Kaltzeit, wird heute durchaus nicht mehr als eine einheitliche Periode extremer Kälte angesehen, sondern sie unterliegt häufigem Wechsel zwischen kälteren Phasen und wärmeren Zwischenzeiten (Interstadialen). Deshalb kommen würmzeitlich alle in Tabelle 2 angedeuteten Faunenspektren vor, wobei der Anteil der Elemente aus den warm-kontinentalen Lebensräumen (4 und 5) stets sehr gering blieb. Grundsätzlich ist hier zu berücksichtigen, dass die erwähnten Faunenkomplexe der kennzeichnenden Lebensräume keine Lokalfaunen verkörpern, sondern Kondensate mit dem Langzeitwert Mittel- bis Jungpleistozän widerspiegeln. Auf dieser Grundlage müssten die würmzeitlichen Lebensräume eigentlich als synchron betrachtet werden. Es kommt jedoch ein Gesichtspunkt hinzu, der bisher nicht hervorgehoben wurde. Beim Wechsel zwischen Kalt- und Warmzeiten kam es im mitteleuropäischen Raum zu Faunenwanderungen. Bei langzeitlichen Kälteeinbrüchen kam es zu Nord-Süd-Wanderungen, auf denen die als arktisch geltenden Formen nach Mitteleuropa vordrangen, während diejenigen mit höheren Temperaturansprüchen vor allem nach Südosten, doch auch nach Südwesten auswichen. Bei zunehmender Erwärmung, nach Abschluss einer Kaltzeit, dehnten hingegen die wärmeliebenden Formen ihr südliches Verbreitungsgebiet gegen Mitteleuropa aus, während die Formen mit niederen Temperaturansprüchen sich vor allem auf Standorte in Nordosteuropa zurückzogen. Diese Wanderungen sind in unserer bisherigen Betrachtung nicht berücksichtigt worden, weil der Faunenwandel in der Faunenfolge stets offensichtlich war. Im Würmglazial ist der Zeitraum jedoch so kurz, dass

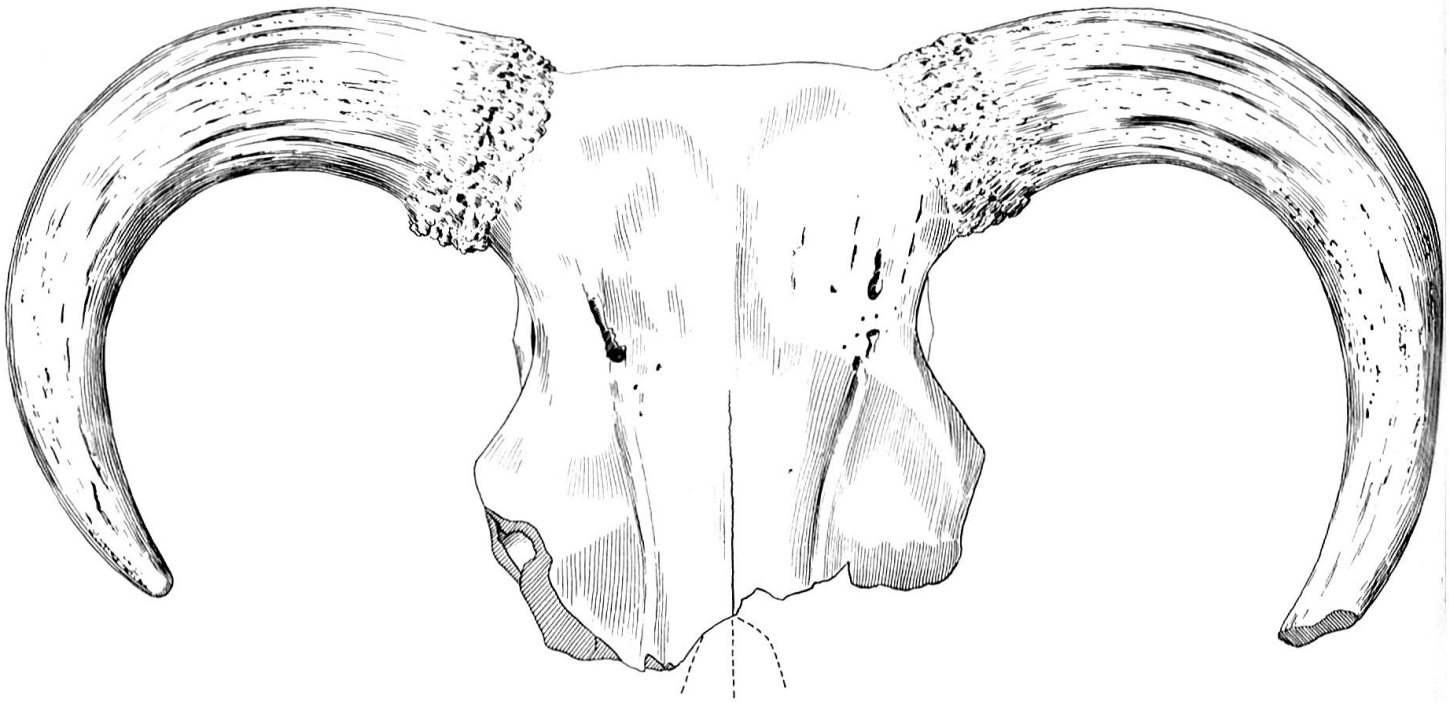


Abb. 3: Schädel eines Auerochsen *(Bos primigenius)* aus altholozänem Torf (Kt. Zürich) in Frontalansicht (nach HÜNERMANN 1968). (× 0,2.)

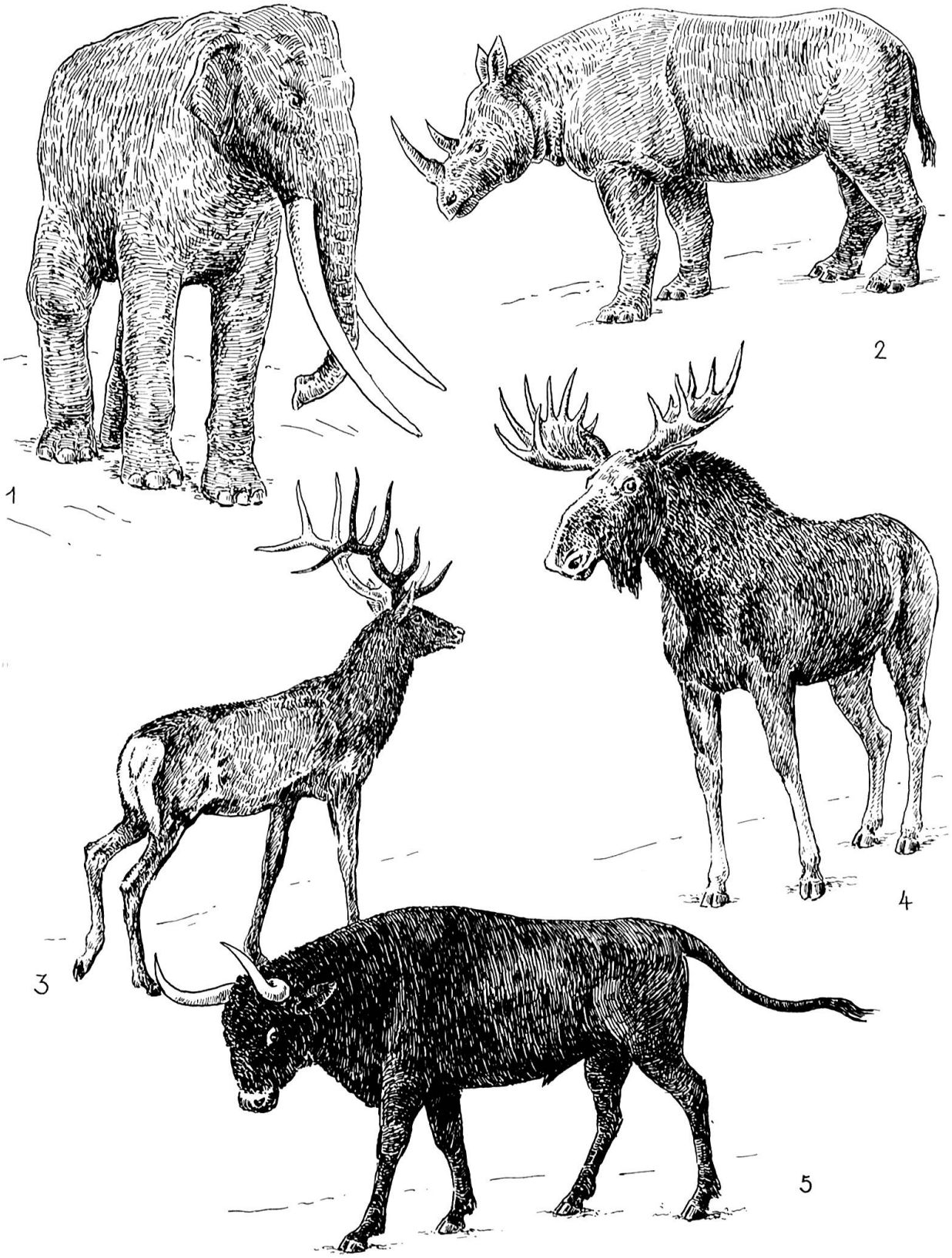


Abb. 4: Säugetierfauna aus der eemzeitlichen Schieferkohle von Dürnten (Kt. ZH); 1: *Elephas antiquus* (Waldelefant), 2: *Dicerorhinus kirchbergensis* (Waldnashorn), 3: *Cervus elaphus acoronatus* (Rothirsch ohne Geweihkrone), 4: *Alces alces* (Elch), 5: *Bos primigenius* (Ur bzw. Auerochse).

nicht einmal kleinste Wandlungen in der flexiblen Kronenmorphologie der Säugermolaren zu beobachten sind. Dennoch wird eine gewisse Abfolge erkennbar, wenn man zusätzlich dem Aussterben und den Arealverschiebungen einzelner, klimagebundener Säugetierarten einen zeitlichen Aussagewert zugesteht.

Der Waldelefant und das Merck'sche Nashorn, sowie mit ihnen der Wasserbüffel und wahrscheinlich auch das Flusspferd, verschwinden mit dem Ausklingen der Eem-Warmzeit endgültig aus Europa, während die übrigen grossen Huf-und Raubtiere den längsten Teil des letzten Glazials überdauern. Aus der Zusammensetzung der interstadialen Faunen geht hervor, dass viele Faunenelemente den grossen Kälteeinbruch des Hochwürm nicht überstanden haben. Es sind vor allem die grossen Höhlenraubtiere, Höhlenbär, Höhlenhyäne und Höhlenlöwe sowie der Riesenhirsch, der Steppenwisent, Pferde und Esel. Die ausgesprochenen Kaltformen wandern im Spätglazial nach Norden aus, angeführt vom Moschusochsen und Rentier, oder sterben in Mitteleuropa aus, so vor allem die «Symboltiere» des Eiszeitalters, das Wollnashorn und Mammut. Letzteres markiert geradezu das Ende des Spätglazials mit zahlreichen Überresten in Mitteleuropa. Das jüngste 14-C-Datum für die Schweiz liegt bei 10320 ± 210 Jahren vor heute (WEIDMANN 1974).

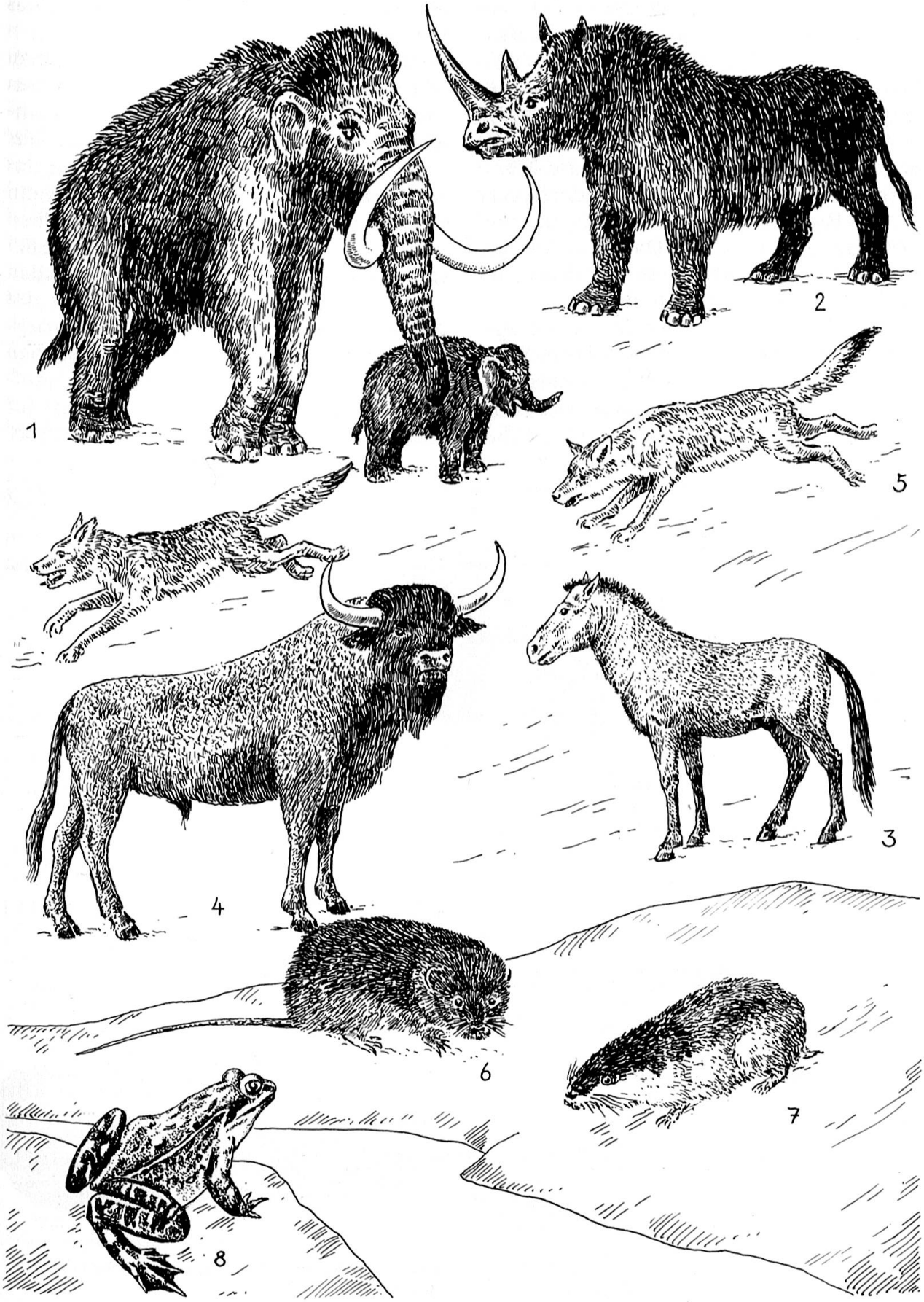
Dagegen überlebten die Schwelle zum Holozän in der Schweiz die folgenden grossen Säugetiere: Dachs, Fischotter und Marder, Wolf und Fuchs, Wildkatze und Luchs, sowie der Braunbär. Bei den Huftieren sind es nur Paarhufer: Wildschwein, Edelhirsch, Elch, sowie Auerochse (Abb. 3), Waldwisent, Steinbock und Gemse. Wobei einige heute nur noch als seltene Gäste hier anzutreffen sind wie das Wildschwein oder insbesondere der Wolf. Während des Holozäns sterben in unserem Raum aus: Braunbär und Luchs sowie Elch, Ur und Wisent. Ein recht exakter Termin für das Aussterben kann jedoch nur für den Auerochsen angegeben werden. Das letzte Exemplar ist in den Annalen des Klosters St. Gallen um das Jahr 1000 erwähnt.

Dass es jedoch auch in heutiger Zeit zu Neuankömmlingen in der Fauna kommen kann, zeigt nicht nur die bewusste Wiedereinbürgerung des Luchses in der Schweiz, sondern auch das ständige Vordringen des Marderhundes *((Nyctereutes procyonoides)* aus Osteuropa nach Westen und schliesslich bei den Kleinsäugern die Einwanderung der Bisamratte *(Ondatra zibethica),* zu welcher sich erst kürzlich STRAUB (1987) geäussert hat.

Ökologische Vergleiche und Schlussfolgerungen

Aus der Tabelle 2 geht hervor, dass bei der Gegenüberstellung von Lebensräumen keine der dazu gestellten Säugetierfaunen von den benachbarten übergangslos zu trennen ist. Auf dieselbe Schwierigkeit stösst man bei der Erforschung von Arealverschiebungen, die im Jungpleistozän und Holozän vor allem für Kleinsäuger bezeichnend sind. Das zeigen sehr detaillierte Untersuchungen an zahlreichen Beispielen in den Beiträgen von v. KOENIGSWALD, MALEC und STORCH (siehe Literaturverzeichnis). Selbst eine kurz zusammengefasste Darstellung der Ergebnisse würde den Rahmen dieses Beitrages sprengen. Um die Problematik der Klimaindikation mit Wirbeltieren dennoch aufzuzeigen, werden abschliessend zwei kleine, schon lange bekannte Faunen einander gegenübergestellt. Es ist die eemzeitliche Säuge-

Abb. 5: Wirbeltierfauna aus dem frühwürmzeitlichen Torfmoor von Niederweningen (Kt. ZH); 1: *Mammuthus primigenius* (Mammut, mit Jungtier), 2: *Coelodonta antiquitatis* (Wollnashorn), 3: *Equus przewalskii* (Wildpferd), 4: Bison *priscus* (Steppenwisent), 5: *Canis lupus* (Wolf, zwei Tiere), 6: *Arvicola terrestris* (Schermaus), 7: *Lemmus lemmus* (Berglemming), 8: *Rana temporaria* (Grasfrosch). – Zusammengestellt nach LANG 1892 und HÜNERMANN 1987.


1
2
3
4
5
6
7
8

tierfauna aus den Schieferkohlen von Dürnten/ZH und die frühwürmzeitliche Wirbeltierfauna von Niederweningen/ZH. Die Dürntener Fauna besteht nur aus Waldelefant, Waldnashorn, Rothirsch, Elch und Ur (Abb. 4). Obwohl diese Fauna sicher sehr unvollständig ist, weil beispielsweise Kleinsäuger fehlen, dokumentiert sie doch recht gut den Biotop des Waldes in kühl-gemässigtem Klima (Tab. 2.3). Dabei weisen die Wiederkäuer, insbesondere der Elch, auf die kühlere Parklandschaft hin.

Die Fauna von Niederweningen ist ausgewiesen durch Mammut, Wollnashorn, Wildpferd, Steppenwisent, Wolf, Schermaus, Lemming und Grasfrosch (Abb. 5). Auch bei dieser Fauna ist die Überlieferung sicher unvollständig. Sie spiegelt jedoch ein breites Spektrum wider. Ausserdem kommt noch ein weiterer Umstand hinzu: von demselben Fundpunkt sind Überreste mehrerer Mammutindividuen verschiedenen Alters nachgewiesen. Darunter befindet sich ein sehr junges Mammutkalb (Abb. 6); bis heute das einzige aus der Schweiz (LANG 1892). Wenn von einem Fundpunkt Individuen derselben Art und so unterschiedlichen Alters vorliegen, dann lassen die Fundumstände den Schluss zu, dass der Lebensraum und der Sterbeplatz der Tiere unmittelbar benachbart waren, was für die ökologischen Schlussfolgerungen sehr wichtig ist. Aufgrund der Faunenzusammensetzung ist für den Lebensraum auf eine Lössteppe (Tab.

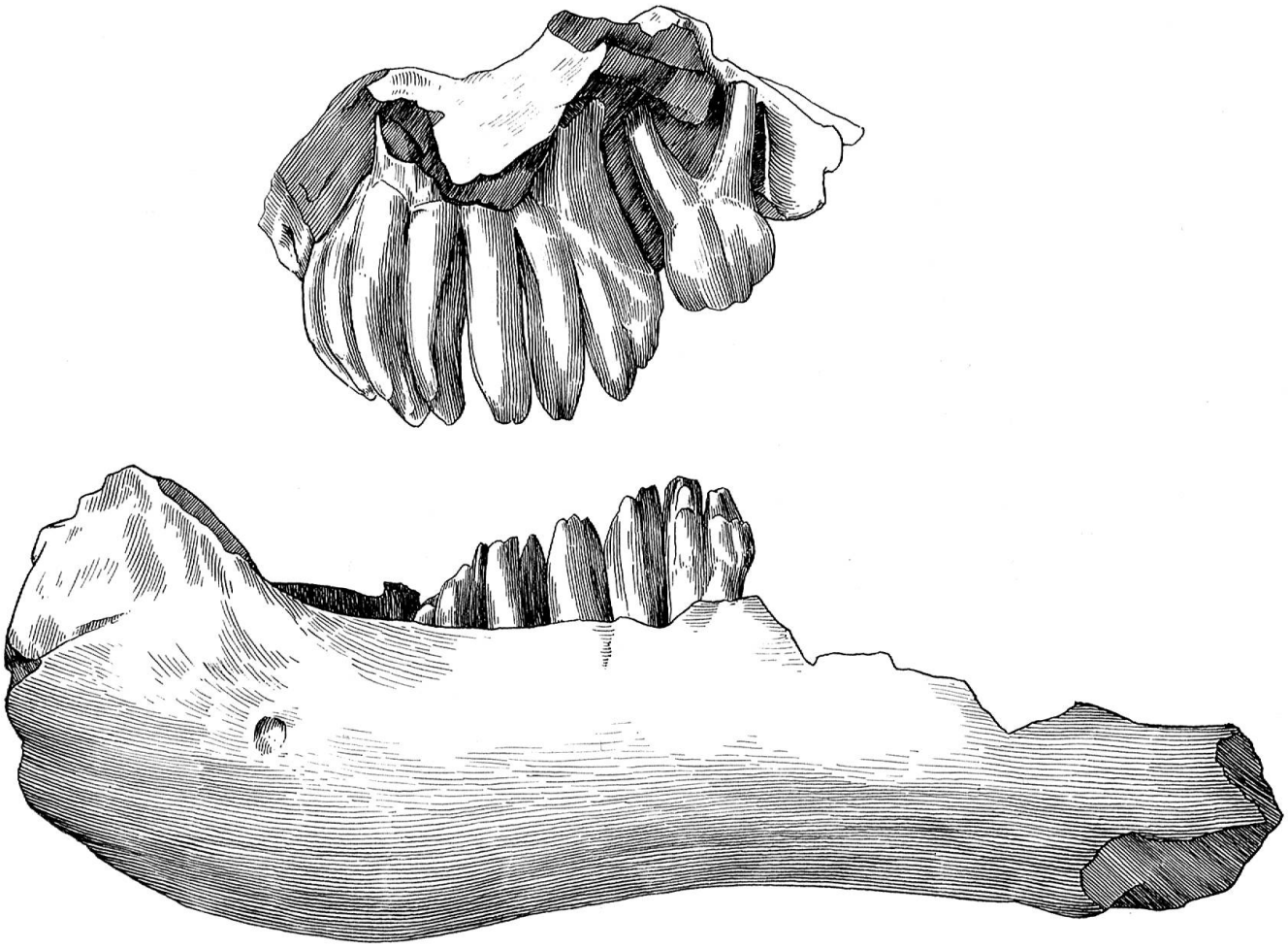


Abb. 6: Fragmente des rechten Ober- und Unterkiefers eines sehr jungen Mammuts von Niederweningen (Kt. ZH) in Aussenansicht (nach HÜNERMANN 1985). (× 0,8.)

2.6) bzw. subarktische Kältesteppe zu schliessen, wie sie in mehreren Stadialen des Würmglazials anhand von Landschneckenfaunen erkennbar ist (LOZEK 1964, 1982). Die typischen Säuger dazu sind Mammut, Wollnashorn und Lemming. Es fehlt in der Fauna die Ergänzung durch Rentier und Moschusochse, die heute wie damals unter hocharktischen Bedingungen leben (FLEROV 1982). Von den grossen, wenig kälteempfindlichen Wiederkäuern ist lediglich der Steppenwisent vorhanden. Er verstärkt jedoch nicht den arktischen Charakter der Fauna. Mit Sicherheit ebenfalls keine arktischen Formen sind Wildpferd, Wolf und Schermaus. Sie weisen geringe Temperaturbindungen auf und sind deshalb als Klimaindikatoren weniger geeignet. Der Grasfrosch, der als Amphibium auf den ersten Blick nicht so recht in die Fauna passen will, ist bekanntlich ausserordentlich anpassungsfähig an kältere Temperaturen, worauf erst kürzlich wieder im Zusammenhang mit den Niederweninger Kleinsäugern hingewiesen wurde (HÜNERMANN 1987).

Beide Faunen zeigen also Elemente mit denen sie sich – klimatisch gesehen – aufeinander zu bewegen. Die Dürntener Fauna lässt die Annahme zu, dass sie erst nach dem eemzeitlichen Temperaturoptimum gelebt hat. Die Niederweninger Fauna ist mit Sicherheit keine hochglaziale Fauna. Sie ist in der Konstellation vom Mammut mit Schermaus und Berglemming zwar typisch würmzeitlich, die jedoch vor dem letzten, grossen Kälteeinbruch des Hochwürm gelebt hat, weil eine solche Faunenzusammensetzung im Hochwürm und im Spätglazial nicht mehr vorkommt. Diese Gegenüberstellung zeigt, dass im allgemeinen nicht der Beleg eines einzelnen, quartären Tierrestes, sondern nur die Gesamtfauna über die klimatische Situation und die Altersstellung verbindliche Aussagen zulässt.

LITERATURVERZEICHNIS

ABEL, O., (1939): *Vorzeitliche Tierreste im Deutschen Mythus, Brauchtum und Volksglauben.* – xiii+304 S., Jena.

ADAM, K. D. (1952): *Die altpleistozänen Säugetierfaunen Südwestdeutschlands. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh.* 5: 229–236, Stuttgart.

ADAM, K. D. (1954): *Die mittelpleistozänen Faunen von Steinheim an der Murr (Württemberg). – Quaternaria,* 1: 131–144, Roma.

ADAM, K. D. (1961): *Die Bedeutung der pleistozänen Säugetierfaunen Mitteleuropas für die Geschichte des Eiszeitalters.* – Stuttgarter Beitr. Natkd., Nr. 78: 1–34.

ADAM, K. D. (1964): *Die Grossgliederung des Pleistozäns in Mitteleuropa.* – Stuttgarter Beitr. Natkd., Nr. 132: 1–12.

ADAM, K. D. (1969): *Zur Grossgliederung der Altsteinzeit Europas.* – Stuttgarter Beitr. Natkd., 207: 1–16.

ADAM, K. D. (1986): *Die Höhlenruine von Hunas in der Fränkischen Alb – Reflexionen zum Forschungsstand.* – Stuttgarter Beitr. Natkd., Ser. B, Nr. 121: 1–24.

BLUMENBACH, J. F. (1788): *Einige naturhistorische Bemerkungen bey Gelegenheit einer Schweizer-Reise von Versteinerungen.* – Mag. neuest. phys. Natgesch., 5/1: 13–24.

BLUMENBACH, J. F. (1799): *Handbuch der Naturgeschichte.* – 6. Aufl.: xvi+708 S., Göttingen.

CUVIER, G (1823): *Recherches sur les ossemens fossiles.* – nouv. éd., 4, 514 S., Paris.

DIEBEL, K. & PIETRZENIUK, E. (1978): *Die Ostrakoden-*

fauna des eeminterglazialen Travertins von Burgtonna in Thüringen. – Quartärpaläont., 3: 87–91, Berlin.

FAHLBUSCH, V. (1981): *Miozän und Pliozän – Was ist was? Zur Gliederung des Jungtertiärs in Süddeutschland.* – Mitt. bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 21: 121–127, München.

FEJFAR, O. & HEINRICH W.-D. (1983): *Arvicoliden-Sukzession und Biostratigraphie des Oberpliozäns und Quartärs in Europa.* – Schriftenr. geol. Wiss., H. 19–20: 61–109, Berlin.

FLEROV, C. C. (1982): *Ökologische Aspekte bei der Fossilisation pleistozäner Säugetiere im Dauerfrostboden.* – *Z. geol. Wiss.*, 10/2: 909–911, Berlin.

FRANZEN, J. L. & KOENIGSWALD, W. VON (1979): *Erste Funde vom Wasserbüffel (Bubalus murrensis) aus pleistozänen Schottern des nördlichen Oberrhein-Grabens.* – Senckenb. Lethaea, 60/1–3: 253–263.

GUERIN, C (1972): *Une nouvelle espèce de rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) à Vialette (Haute-Loire, France) et dans d'autres gisements du Villafranchien inférieur européen: Dicerorhinus jeanvireti n. sp.* – Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, Not. Mem. 49: 53–150.

GUERIN, C. (1980): *Les Rhinocéros (Mammalia Perissodactyla) du miocène terminal au Pleistocène supérieur en europe occidentale comparaison avec les espèces actuelles.* – Doc. Lab. Géol. Lyon, 79/1–3: 1–1182.

GUTZWILLER, A. G. (1894): *Die Diluvialbildungen der Umgebung von Basel.* – Verh. natf. Ges. Basel, 10/3: 512–690, [Band erschienen 1985].

HANTKE, R. (1978): *Eiszeitalter.* – 1: 1–468, Thun.

HEER, O. (1865): *Die Urwelt der Schweiz.* – 1. Aufl., xxix + 622 S., Zürich.

HEINTZ. E. (1970): Les cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. – Mém. Mus. natl. Hist. nat., n. s. C, 22/1: 1–303; 22/2: 1–206, Paris.

HÜNERMANN, K. A. (1968): *Der Schädel eines Auerochsen (Bos primigenius* BOJANUS 1828) von Ober-Illnau, Kt. Zürich. – Vjschr. natf. Ges. Zürich, 113/4: 337–345.

HÜNERMANN, K. A. (1983): *Dorcatherium (Mammalia, Artiodactyla, Tragulidae), das fossile Hirschferkel von Feuerthalen/Flurlingen (Kt. Zürich) bei Schaffhausen und seine Lagerstätte.* – Mitt. natf. Ges. Schaffhausen, 32: 179–198. [Band erschienen: 1985]

HÜNERMANN, K. A. (1985): *Eiszeit-Säugetiere aus dem Kanton Zürich.* – Vjschr. natf. Ges. Zürich, 130/3: 229–250.

HÜNERMANN, K. A. (1987): *Die Wühlmäuse (Mammalia, Rodentia, Arvicolidae) in der jungpleistozänen Wirbeltierfauna von Niederweningen, Kt. Zürich.* – im Druck [Proc. INQUA, SEQS, Symp. 1985, Zürich]

JANOSSY D. (1961): *Die Entwicklung der Kleinsäugerfauna Europas im Pleistozän.* – Z. Säugetierkd., 26/1: 40–50, Hamburg, Berlin.

KAHLKE, H.-D. (1965): *Die stratigraphische Stellung der Faunen von Voigtstedt (Zur Grenze des kontinentalen Unterpleistozän/Mittelpleistozän im zentraleuropäischen Raume).* – Paläont. Abh., A: Paläozool., 2/2–3: 691–692, Berlin.

KAHLKE, H.-D. (1963): *Ovibos aus den Kiesen von Süssenborn (Ein Beitrag zur Systematik und Phylogenie der Ovibovini und zur Stratigraphie des Pleistozäns).* – Geol., 12/8: 942–972, Berlin.

KAHLKE, H.-D. (1975): *Zur chronologischen Stellung der Travertine von Weimar-Ehringsdorf (Zur biostratigraphischen Grenze zwischen Interglazial und Glazial im mitteleuropäischen Kontinentalbereich auf der Grundlage der Grosssäuger-Assoziationen).* – Abh. zent. geol. Inst., paläont. Abb., 23: 591–596, Berlin.

KAHLKE, H.-D. (1978): *Zusammenfassender Überblick zur stratigraphischen Stellung der Travertine von Burgtonna in Thüringen.* – Quartärpaläont., 3: 171–174, Berlin.

KOENIGSWALD, W. v. (1982): *Zum Verständnis der Morphologie der Wühlmausmolaren (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia)* – Z. geol. Wiss., 10/7: 951–962, Berlin.

KOENIGSWALD, W. v. (1985): *Die Kleinsäuger aus der Allactaga-Fauna von der Villa Seckendorff in Stuttgart-Bad Cannstadt aus dem frühen letzten Glazial.* – Stuttgarter Beitr. Naturkd., B, 110: 1–40. [dort weitere Literaturbeiträge des Autors aufgeführt!]

KOENIGSWALD, W. v. (1986): *Beziehungen des pleistozänen Wasserbüffels (Bubalus murrensis) aus Europa zu den asiatischen Wasserbüffeln.* – Z. Säugetierkd., 51/5: 312–323.

KOWALSKI. K. (1986): *Die Tierwelt des Eiszeitalters.* – Erträge der Forschung, 239, vi + 147 S., Darmstadt (wiss. Buchges.).

KUHN-SCHNYDER, E. (1968): *Die Geschichte der Tierwelt des Pleistozäns und Alt-Holozäns.* – ur- und frühgesch. Archäol. Schweiz, 1: 43–68, Zürich. [hier ist die wichtigste, ältere Literatur zusammengefasst]

LANG, A. (1892): *Geschichte der Mammutfunde.* – Njbl. natf. Ges., 94: 1–35, Zürich.

LOŽEK, V. (1964): *Quartärmollusken der Tschechoslowakei.* Rozpr. ústřed. Ústavu geol., 31, 374 S., Praha.

LOŽEK, V. (1982): *Nacheiszeitliche Entwicklung der mitteleuropäischen Vertebraten- und Molluskenfauna in gegenseitiger Korrelation.* – Z. geol. Wiss., 10/7: 1019–1027, Berlin.

MALEC, F. (1978): *Kleinsäugerfauna.* – Geowiss. Unters. Gönnersdorf, 4: 105–227, Wiesbaden.

MALEC, F. & TOBIEN, H. (1976): *Die Säugetierreste-führenden Spaltenfüllungen des älteren Pleistozäns von Neuleiningen bei Grünstadt (Pfalz).* – Mainzer geowiss. Mitt., 5: 129–134.

MANIA, D.(1978): *Die Molluskenfauna aus den Travertinen von Burgtonna in Thüringen.* – Quartärpaläont., 3: 69–85, Berlin.

MEISTER, J. (1898): *Neuere Beobachtungen aus den glacialen und postglacialen Bildungen um Schaff-*

hausen. – Beil. Jb. Gymnasium. Schaffh. 1897/98, 85 S.

MERKLEIN, F. (1869): *Beitrag zur Kenntnis der Erdoberfläche um Schaffhausen.* – iv+110 S., Schaffhausen.

MURAWSKI, H. (1983): *Geologisches Wörterbuch.* – 8. Aufl., vi+281 S., Stuttgart.

MUSIL, R. (1968): *Die Mammutmolaren von Předmosti (ČSSR).* – Paläont. Abh., A, Paläozool., 3/1: 1–192, Berlin.

MUSIL, R. (1983): *Probleme und Aufgaben der Säugetierpaläontologie des Pleistozäns.* – Schriftenr. geol. Wiss., 19/20: 303–332, Berlin.

NIETHAMMER, J. & KRAPP F. (1982): *Handbuch der Säugetiere Europas, Rodentia 2.* – 2/1: xvii+649, Wiesbaden.

SCHAEFER, H. (1961): *Die pontische Säugetierfauna von Charmoille (Jura bernois).* – Eclogae geol. Helv., 54/2: 559–566.

SCHEUCHZER, J. J. (1716): *Museum Diluvianum.* – vii+111 S., Zürich.

STAESCHE, K. (1941): *Nashörner der Gattung Dicereorhinus aus dem Diluvium Württembergs.* – Abh. Reichsstelle Bodenforsch., n. F. 200, 148 S., Berlin.

STEHLIN, H. G. (1922): *Revision der Säugetierfunde aus Hochterrasse und Ablagerungen der grössten Vergletscherung.* – Eclogae geol. Helv., 27/3: 364–377.

STORCH, G. (1974): *Zur Pleistozän-Holozän-Grenze in der Kleinsäugerfauna Süddeutschlands.* – Z. Säugetierkd., 39/2: 89–97.

STRAUB, M. (1987): *Die Bisamratte im Kanton Zürich.* – Vjschr. natf. Ges. Zürich, 132/1: 19–25.

THENIUS, E. (1980): *Grundzüge der Faunen- und Verbreitungsgeschichte der Säugetiere.* – 2. Aufl., 375 S., Jena.

TOBIEN, H. (1970): *Biostratigraphy of the mammalian faunas at the Pliocene-Pleistocene boundary in Middle and Western Europe.* – Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., 8: 77–93.

TOBIEN, H. (1975): *Pleistozäne Warmzeiten und Säugetiere in Europa.* – Quartärpaläont. 1: 221–233, Berlin.

TOBIEN, H. (1980): *Säugetierfaunen von der Grenze Pliozän/Pleistozän in Rheinhessen 1. Die Spaltenfüllungen von Gundersheim bei Worms.* – Mainzer geowiss. Mitt., 8: 209–218.

WEIDMANN, M. (1974): *Sur quelques gisements de vertébrés dans le Quaternaire du canton de Vaud.* – Bull. Lab. Géol. etc. Mus. géol. Univ. Lausanne, 209: 1–10.

Dr. K.A. Hünermann
Paläontologisches Institut
und Museum der Universität
Künstlergasse 16
8006 Zürich