

### 3. Fauna und Umwelt in den einzelnen Zeitscheiben

Das Auftreten der behandelten Säugetiere in den entsprechenden Zeitscheiben und Regionen ist in Tab. 3.1 dargestellt. Dabei wurden ausschließlich sicher zeitlich eingeordnete Funde berücksichtigt. Die Arten und Gattungen sind in allen den folgenden Tabellen nach Klimakategorien und innerhalb dieser systematisch geordnet.

Zeit (ka <sup>14</sup> C BP)		12,5	12,0	10,8	10,0	
Taxon	Klima-anpas-sung	1	2	3	4	5
<i>Sorex alpinus</i>	kt					W
<i>Sorex minutissimus</i>	kt	WS				
<i>Ochotona pusilla</i>	kt	WS	S	NWS	WS	
<i>Lepus timidus</i>	kt	WSE	NWS	NWS	W	N
<i>Spermophilus</i> sp.	kt	WS	NS	N	W	
<i>Marmota marmota</i>	kt	S	E	WS		
<i>Cricetus cricetus</i>	kt	S	WS	WS	W	WSE
† <i>Cricetus major</i>	kt	W	S			
<i>Phodopus sungorus</i>	kt	WS	S	W		
<i>Microtus gregalis</i>	kt	WSE	WSE	NWS	WS	SE
<i>Chionomys nivalis</i>	kt	S	WSE	WS	W	S
<i>Dicrostonyx</i> sp.	kt	WSE	WSE	WS	WS	SE
<i>Lemmus lemmus</i>	kt	S	NWSE	NW	NW	NWS
<i>Alopex lagopus</i>	kt	WSE	WSE	WS	W	
<i>Ursus maritimus</i>	kt			N		
<i>Gulo gulo</i>	kt	W	NS	NS		
<i>Mustela nivalis</i>	kt	WS	S	WS	WS	NS
† <i>Mammuthus primigenius</i>	kt	NWSE	WSE			
<i>Equus</i> sp.	kt	WSE	NWSE	NWSE	NWS	NWE
† <i>Coelodonta antiquitatis</i>	kt	W				
<i>Rangifer tarandus</i>	kt	WSE	NWSE	NWSE	NW	NW
† <i>Bison priscus</i>	kt	W		W		
<i>Saiga tatarica</i>	kt	NWE	WSE			
<i>Ovibos moschatus</i>	kt	W		S		
<i>Rupicapra rupicapra</i>	kt	W	S	WS		
<i>Capra ibex</i>	kt	WS	WS	WS	W	
<i>Neomys fodiens</i>	kf	S		WS	W	NS
<i>Desmana moschata</i>	kf		N	N	N	
<i>Castor fiber</i>	kf	S	S	NWS		NWS
<i>Microtus oeconomus</i>	kf	WS	WSE	NWS	WS	WSE
<i>Alces alces</i>	kf	S	WE	NWS	N	NWSE
<i>Erinaceus europaeus</i>	te					NS
<i>Crociodura leucodon-russula</i>	te	S			W	NWS
<i>Neomys anomalus</i>	te	W			W	NW
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	te					WS
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	te					S
<i>Myotis bechsteini</i>	te					W
<i>Myotis myotis</i>	te					WS
<i>Myotis emarginatus</i>	te					W
<i>Nyctalus</i> sp.	te			W		
<i>Nyctalus noctula</i>	te					S
<i>Eptesicus serotinus</i>	te		E			
<i>Barbastella barbastellus</i>	te			S		WS
<i>Lepus europaeus</i>	te					NWS
<i>Sciurus vulgaris</i>	te					NWS
<i>Microtus arvalis</i>	te	W		W		NWS
<i>Microtus subterraneus</i>	te		E			NWS
<i>Myodes glareolus</i>	te	S	WSE	WS	WS	NWSE

<i>Myodes rutilus</i>	te			W		
<i>Apodemus agrarius</i>	te					N
<i>Apodemus flavicollis</i>	te	W	SE	WS	W	NWS
<i>Apodemus sylvaticus</i>	te				W	NWS
<i>Glis glis</i>	te					WS
<i>Eliomys quercinus</i>	te		E			NWS
<i>Muscardinus avellanarius</i>	te					NWS
<i>Vulpes vulpes</i>	te	WSE	WSE	WS	W	NWSE
<i>Lutra lutra</i>	te					NS
<i>Meles meles</i>	te		NE	WS		NWSE
<i>Martes martes</i>	te	S				NWS
<i>Felis silvestris</i>	te	SE				NWS
<i>Sus scrofa</i>	te		WE	WSE		NWS
<i>Capreolus capreolus</i>	te		WE	WS		NWS
† <i>Megaloceros giganteus</i>	te		N	N	N	
<i>Bison bonasus</i>	te				N	NWE
† <i>Bos primigenius</i>	te		E	WS	NWE	NWS
<i>Sorex araneus</i>	i	S	SE	NWS	WS	NWSE
<i>Sorex minutus</i>	i	WS		NWS	W	NWS
<i>Talpa europaea</i>	i	WS	SE	WS	WS	NWSE
<i>Vespertilio murinus</i>	i					S
<i>Plecotus auritus</i>	i			W		NWS
<i>Arvicola terrestris</i>	i	WS	WSE	NWS	WS	NWSE
<i>Microtus agrestis</i>	i	W		WS		NWSE
<i>Micromys minutus</i>	i					W
<i>Sicista betulina</i>	i		W	NW	WS	W
<i>Canis lupus</i>	i	WSE	WSE	WS	NW	NWS
<i>Ursus arctos</i>	i	WSE	WE	NWSE	S	NWSE
† <i>Ursus spelaeus/ingressus</i>	i	S?	S?			
<i>Martes foina</i>	i					WS
<i>Mustela erminea</i>	i	SE	S	WS	W	NWS
<i>Mustela putorius</i>	i	S	NE			NS
† <i>Crocuta crocuta spelaea</i>	i	S?				
<i>Lynx lynx</i>	i	SE	WS			NSE
<i>Panthera pardus</i>	i		E			
† <i>Panthera leo spelaea</i>	i	S	S			
<i>Cervus elaphus</i>	i	WSE	WSE	NWS	W	NWSE
<i>Ovis aries</i>	i		E			S
<i>Canis lupus familiaris</i>	domestiziert	E	WE	W	W	NWSE
<i>Bos taurus</i>	domestiziert			N?		S

Tab. 3.1. Gesichertes Auftreten terrestrischer Säugetiere vom späten Pleniglazial bis zum Boreal in den Regionen (N: Norden; W: Westen; S: Süden; E: Osten), geordnet nach klimatischer Präferenz (kt: kalt und/oder trocken; kf: feucht, kältetolerant; te: temperiert; i: klimatisch indifferent).

Der Säugetier-Faunenwandel hat sich keineswegs unabhängig oder ausschließlich klimainduziert vollzogen. Veränderungen der Landschaft einschließlich der Lage der Gletscher (Abb. 2.3 und 2.4), der Flora (Abb. 2.4) und der übrigen Fauna inklusive der Ausbreitung des Menschen bedingten zusätzlich die Fluktuationen in der Theriofauna, da Säugetiere bestimmte Bedingungen an ihre Umwelt stellen (Nahrung, Unterschlupf, etc.; s. App. 4) bzw. selbst gejagt werden. Die Ergebnisse zur Säugetierfauna werden daher nachfolgend für jede Zeitscheibe im ökologischen Kontext dargestellt. Im Anschluss daran wird auf die jeweilige Faunenzusammensetzung im Zigeunerfels eingegangen.

Im Text werden zunächst die ausgestorbenen (pleistozänen) und anschließend die rezenten Formen behandelt. Dies geschieht zum einen, weil für die ersteren die zur Interpretation ihrer

Verbreitung nicht, wie bei den rezenten Säugern, der aktualistische Ansatz genutzt werden kann und sie daher z. B. nicht in der Arealanalyse eingesetzt werden können. zum anderen wird das Aussterben der pleistozänen Großsäuger ein viel diskutiertes Thema, auf das auch in dieser Arbeit gezielt eingegangen werden soll.

Die Zusammenhänge des Faunenwandels mit biogenen und abiogenen Faktoren sind im Anschluss an dieses Kapitel in Tab. 3.2 zusammenfassend dargestellt.

### **3.1 Zeitscheibe 1: Spätes Pleniglazial (vor 12.500 BP)**

#### 3.1.1 Zeitliche Abgrenzung und ökologischer Kontext

##### *3.1.1.1 Abgrenzung*

Als spätes Pleniglazial wird die Übergangszeit nach der Maximalvereisung und vor der ersten deutlich nachweisbaren Wiedererwärmung um ca. 12.500 BP bzw. 14.450 Warvenjahre BP bezeichnet (BOKELMANN et al. 1983; BRAUER et al. 1999; FISCHER & TAUBER 1986; LITT & STEBICH 1999; LITT et al. 2001).

##### *3.1.1.2 Klima*

Zur Zeit während und kurz nach der Maximalvereisung, dem Greenland Stadial GS-2 der Isotopen-Stratigrafie des Grönlandeises (z. B. BJÖRCK et al. 1998; RASMUSSEN et al. 2006; vgl. App. 2) war das Klima im europäischen Periglazialraum stark von den Gletschern geprägt. Katabatische Winde sorgten (in Zusammenwirkung mit zyklonischen und azyklonischen Luftbewegungen um den Gletscher herum) für arktische Bedingungen. Der beste Nachweis derartiger, starker Winde sind die weit verbreiteten Löss- und Sandablagerungen, aber auch so genannte "Windkanter", Sand geschliffene Steine, die von äolischem Sedimenttransport zeugen. Diese starken Winde sorgten für Trockenheit. Kalte Temperaturen (im Winter bis zu 20°C niedriger als heute) sind in der Frostsprengung von Gesteinen und charakteristischen Strukturen ehemaliger Permafrostböden dokumentiert (EHLERS 1994). Der eisfreie Korridor zwischen den nördlichen und alpinen Vereisungsgebieten bot somit weitestgehend lebensfeindliche Bedingungen (z. B. KOENIGSWALD 2002).

Die erste markante Klimaerwärmung (Greenland Interstadial GI-1e) ist in den Grönland-Eisbohrkernen um 14.650 Kalenderjahren vor heute verzeichnet (z. B. DANSGAARD et al. 1993; BJÖRCK et al. 1998; RASMUSSEN 2006), der wahrscheinlich eine Erhöhung der Sommertemperaturen bereits ab 17.000 BP vorausging (ANDERSEN & BORNES 1994).

### *3.1.1.3 Eisbedeckung und Landschaft*

In Europa erreichte die weichselzeitliche Gletscher-Ausdehnung ihren Höhepunkt zwischen ca. 21.000 und 17.000 BP. Die Linie der Maximalvereisung im Norden zieht sich in Südkandinavien und Mitteleuropa vom Norden Dänemarks nach Süden (nur den Ostteil Dänemarks und Schleswig-Holsteins bedeckend) bis in den Norden der Stadt Hamburg, weiter nach Südosten etwa bis auf die Höhe Berlins und von dort in einem weiten Bogen nordostwärts. Auch die Alpen waren zu dieser Zeit fast vollständig vergletschert (ANDERSEN & BORNS 1994) (s. auch Abb. 4.1 und 4.2). Die Eisfront im Norden begann sich zurück zu ziehen, stieß aber, wie anhand von Endmoränen festgestellt wurde, noch mehrfach vor (Brandenburger, Pommersche und Mecklenburger Phase). Die Datierung dieser Vorstöße führte zu Ergebnissen, die zum Teil um 1.000 Jahre voneinander abweichen. Die neueren dieser Ergebnisse sprechen für die Eisfreiwerdung der Pommerschen Bucht bereits ca. 14.000 BP (GÖRSDORF & KAISER 2001) und die letzte Gletscheraktivität in Schleswig-Holstein für ca. 14.000-13.000 BP an. LITT et al. (2007) nennen für den letzten Vorstoß der Mecklenburg-Phase ein Datum von 17.000-15.000 calBP.

Die Nordsee lag trocken und wurde von der Elbe durchflossen (Abb. 2.4 A). Zwischen 18.000 und 13.000 BP entstanden mit dem einsetzenden Abschmelzen des nordischen Eisschildes subglaziale Rinnen (z. B. das Ahrensburger Tunneltal) und Urstromtäler, und es kam zur Bildung von Eisstauseen, die sich schließlich zum Baltischen Eisstausee vereinigten. Die Größe und Form dieses nach Westen hin entwässerten Sees änderten sich kontinuierlich in Abhängigkeit des weiteren Abschmelzens des Gletschereises und der Landhebung (ANDERSEN & BORNS 1994; EHLERS 1994). Die Öresund-Landbrücke verschwand bereits etwas früher als 13.000 BP (BJÖRCK 1996). In Dänemark und Norddeutschland kam es zur Abschnürung einzelner Toteisblöcke, Oberflächenformen einer Eiszerfallslandschaft blieben zurück. Bereits ab 17.000 BP entstanden derartige Strukturen aufgrund eines kräftigen Gletscherrückganges in den Alpen, und auch hier kam es zur Moränenbildung (ANDERSEN & BORNS 1994; EHLERS 1994; HEUBERGER 1968).

### *3.1.1.4 Flora*

Während der weichselzeitlichen Maximalvereisung dominierten Tundra und offene Steppenvegetation den Großteil des eisfreien Europas. Die Vegetation reagierte zwischen 18.000 und 13.000 BP noch nicht auf den beginnenden Gletscherrückzug, die Lage der Vegetationszonen blieb zunächst ähnlich (Abb. 2.4 A). Ab 13.000 BP begann die Verlagerung der Vegetationszonen nach Nordosten (ANDERSEN & BORNS 1994; EHLERS 1994).

KOENIGSWALD (2002) nimmt an, dass der pflanzliche Bewuchs im eisfreien Gebiet nicht zur Versorgung der Säugetierfauna ausreichte. BJÖRCK (1996) vermutet für das südliche Skandinavien die erste pflanzliche Wiederbesiedlung des ehemaligen Vergletscherungsraumes vor 13.300 BP.

#### 3.1.1.5 *Gastropoden*

Im Pleniglazial herrschte eine artenarme *Pupilla*-Fauna mit maximal 10 Arten vor. Diese sind widerstandsfähig und typisch für die Löss-Steppe, wo sie kalt-trockene Bedingungen anzeigen (MANIA 1973).

#### 3.1.1.6 *Mensch*

Im Hochglazial ist keine menschliche Besiedlung des Raumes zwischen den Vereisungsgebieten der Alpen und Skandinaviens bekannt (KOENIGSWALD & HEINRICH 1996). STREET & TERBERGER (2000) vermuten allerdings für den Zeitraum von 23.000 bis 15.000 BP gelegentliche "Besuche" des Menschen in Mitteleuropa.

Die erste Wiederbesiedlung erfolgte wohl noch vor der beginnenden Wiedererwärmung (TERBERGER 2006a), und die Haupt-Ausbreitungsphase des Magdaléniens von Südwesten her lag zwischen 13.500 und 12.500 BP (STREET & TERBERGER 2000). Im Magdalénien von Gönnersdorf und Andernach-Martinsberg am Mittelrhein wurden dorffähnliche Strukturen nachgewiesen, die lange bewohnt waren. Belege des Kontaktes mit anderen Gruppen existieren. Weiter südwestlich gelegene Fundstellen stellen eher Jäger-Camps an den Wanderwegen des Jagdwildes dar. Derartige Strukturen fehlen im Rheinland (BOSINSKI et al. 1995).

#### 3.1.2 Lokalitäten

In der Zeitscheibe 1 wurden insgesamt 79 Fundschichten aus 43 Fundstellen berücksichtigt (Abb. 3.1.1). Die Armut von Fundstellen im norddeutschen und skandinavischen Raum in dieser Zeit ergibt sich aus dem direkten Einfluss des Gletschers bzw. seines Abschmelzens.

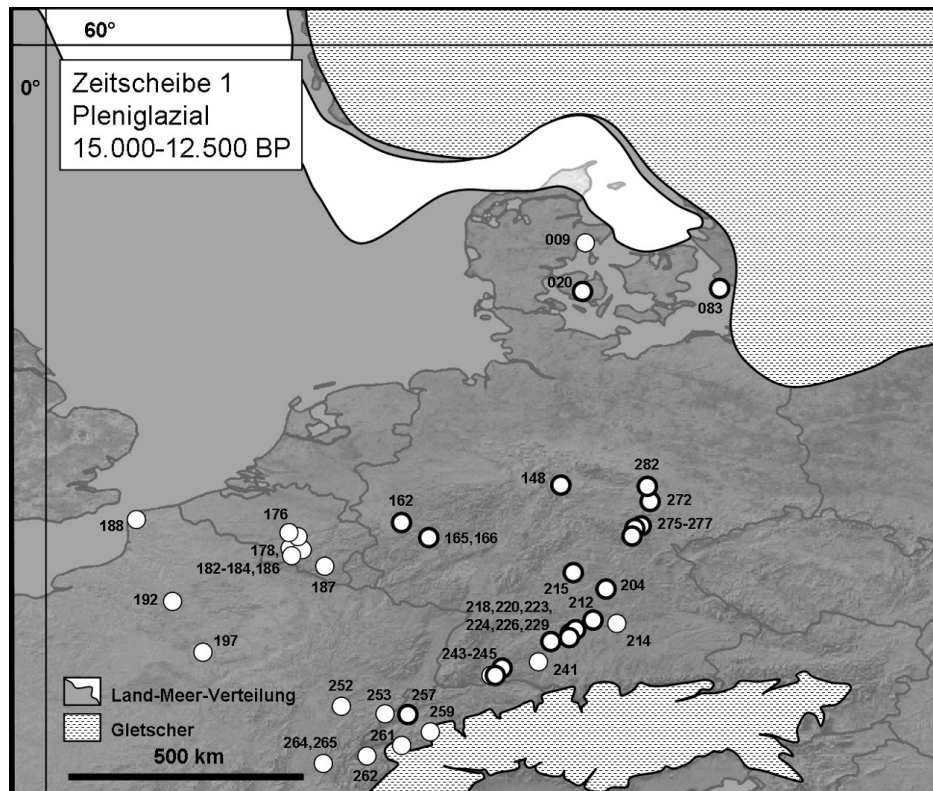


Abb. 3.1.1. Fundstellen der Zeitscheibe 1. 009 Rosmos; 020 Boltinggård's Skov; 083 Lockarp; 148 Stendel; 162 Metternich; 165 Gönnersdorf; 166 Andernach-Martinsberg; 176 Spy, Betche-aux-Rotches; 178 Trou de Burnot; 182 Trou de Chaleux; 183 Trou des Nutons, Furfooz; 184 Trou de Frontal; 186 Trou des Blaireaux; 187 Spy Grotte de Si; 188 Rinxent; 192 Verberie, Buisson Campin; 197 Marolles-sur-Seine; 199 Grotte du Renne, 204 Buttental; 212 Kaufertsberg; 214 Weinberghöhlen bei Mauern; 215 Große Ofnethöhle; 218 Spitalhöhle; 220 Spitzbubenhöhle; 223 Hohlenstein Stadel; 224 Kleine Scheuer am Hohlenstein/Lonetal; 226 Geißenklösterle; 229 Hohle Fels; 241 Schussenquelle; 243 Petersfels; 244 Schweizerbild; 245 Kesslerloch; 253 Champnévevres; 257 Monruz; 259 Schnurenloch; 261 Source-du-Chatelard; 262 Abri Taillefer; 264 La Colombière; 265 Gay; 272 Saaleck; 275 Kniegrotte; 276 Teufelsbrücke; 277 Oelknitz; 282 Nebra. Kreise mit dünner Linie: nur ausgewählte Arten aufgenommen oder ausschließlich unsicher datierte Fundschicht(en).

Die wichtigsten Fundstellen in dieser Zeit sind im Norden sicherlich Lockarp (083) in Schonen, in der das Auftreten des Mammuts *Mammuthus primigenius* belegt ist, und Boltinggård's Skov (020) auf Fünen, wo die Saiga-Antilope *Saiga tatarica* auftrat (AARIS-SØRENSEN 2006; AARIS-SØRENSEN et al. 1999; FREDÉN 1984). Im Westen spielen die Faunen aus Gönnersdorf (165) und Andernach (166) eine bedeutende Rolle (BOSINSKI 1981; MALEC 1978; POPLIN 1972; STREET 1993; STREET & BAALES 1999; STREET et al. 1994, 2006b). Im südlichen Mitteleuropa sind die Höhlen bzw. Abris im Lonetal bzw. an der Oberen Donau (218, 220, 223, 224, 229, 243) von herausragender Bedeutung für die Umweltrekonstruktion, da sie sehr eingehend untersucht worden sind (z. B. ALBRECHT et al. 1983; HAHN 1981, 1984; HAHN & KOENIGSWALD 1977; HAHN et al. 1973; HELLER 1957; JAGUTTIS-EMDEN 1983; KOENIGSWALD 1984a; KOKEN 1912; MARKERT 1996; STORCH 1983). Fundstellen des Saale-Gebietes (275, 276, 282) geben einen guten Einblick in die Faunenzusammensetzung des

östlichen Mitteleuropas (z. B. FEUSTEL 1974, 1980; 282; GAUDZINSKI & STREET 2003; MANIA 1999; MUSIL 1974, 1980; KNORRE 1980).

### 3.1.3 Ergebnisse zur Säugetierfauna der Zeitscheibe 1

#### 3.1.3.1 Verbreitung einzelner Arten

Im Folgenden werden die in Zeitscheibe 1 auftretenden Säugetiere gelistet (Tab. 3.1.1).

Taxon	Klima- anpassung	Sicherer Nachweis	Erstauftreten	Letztes Auftreten	Unsicherer Nachweis
<i>Sorex minutissimus</i>	kt	x		x	
<i>Ochotona pusilla</i>	kt	x			
<i>Lepus timidus</i>	kt	x			
<i>Spermophilus</i> sp.	kt	x			
<i>Marmota marmota</i>	kt	x			
<i>Cricetus cricetus</i>	kt	x			
† <i>Cricetus major</i>	kt	x			
<i>Phodopus sungorus</i>	kt	x			
<i>Microtus gregalis</i>	kt	x			
<i>Chionomys nivalis</i>	kt	x			
<i>Dicrostonyx</i> sp.	kt	x			
<i>Lemmus lemmus</i>	kt	x			
<i>Alopex lagopus</i>	kt	x			
<i>Gulo gulo</i>	kt	x			
<i>Mustela nivalis</i>	kt	x			
<i>Mustela eversmanni</i>	kt				x
† <i>Mammuthus primigenius</i>	kt	x			
<i>Equus</i> sp.	kt	x			
† <i>Coelodonta antiquitatis</i>	kt	x		x	
<i>Rangifer tarandus</i>	kt	x			
<i>Bison priscus</i>	kt	x			
<i>Saiga tatarica</i>	kt	x			
<i>Ovibos moschatus</i>	kt	x			
<i>Rupicapra rupicapra</i>	kt	x			
<i>Capra ibex</i>	kt	x			
<i>Neomys fodiens</i>	kf	x			
<i>Castor fiber</i>	kf	x			
<i>Microtus oeconomus</i>	kf	x			
<i>Alces alces</i>	kf	x	?		
<i>Crociodura leucodon-russula</i>	te	x	x		
<i>Neomys anomalus</i>	te	x	x		
<i>Microtus arvalis</i>	te	x	x		
<i>Microtus subterraneus</i>	te				x
<i>Myodes glareolus</i>	te	x	x		
<i>Apodemus flavicollis</i>	te	x	x		
<i>Glis glis</i>	te				x
<i>Eliomys quercinus</i>	te				x
<i>Muscardinus avellanarius</i>	te				x
<i>Vulpes vulpes</i>	te	x	x		
<i>Lutra lutra</i>	te				x
<i>Martes martes</i>	te	x	x		
<i>Felis silvestris</i>	te	x	x		
† <i>Sorex kennardi</i>	i				x
<i>Sorex araneus</i>	i	x			
<i>Sorex minutus</i>	i	x			
<i>Talpa europaea</i>	i	x			
<i>Arvicola terrestris</i>	i	x			

<i>Microtus agrestis</i>	i	x			
<i>Sicista betulina</i>	i				x
<i>Canis lupus</i>	i	x			
<i>Ursus arctos</i>	i	x			
† <i>Ursus spelaeus/ingressus</i>	i	x			
<i>Mustela erminea</i>	i	x			
<i>Mustela putorius</i>	i	x			
† <i>Crocuta crocuta spelaea</i>	i	x		x?	
<i>Lynx lynx</i>	i	x			
† <i>Panthera leo spelaea</i>	i	x			
<i>Cervus elaphus</i>	i	x			
<hr/>					
<i>Canis lupus familiaris</i>	domestiziert	x	x		

Tab. 3.1.1. Säugetiere der Zeitscheibe 1 und deren klimatische Anpassung (kt: kalt und/oder trocken; kf: feucht, kältetolerant; te: temperiert; i: klimatisch indifferent).

In der Zeitscheibe 1 sind insgesamt 50 Arten und Gattungen, die in eine der ökologischen Gruppen eingestuft werden konnten und nicht domestiziert sind, sicher nachgewiesen. Dabei überwiegen Tiere, die an kalt-trockene Bedingungen angepasst sind über die anderen Kategorien. Ob diese erstmals nach der Maximalvereisung in Mitteleuropa erscheinen, kann nicht mit Sicherheit gesagt werden. Zwar sind keine Säugetierfaunen während des Hochglazials belegt (KOENIGSWALD & HEINRICH 1996). Dennoch kann nicht gänzlich ausgeschlossen werden, dass kälteliebende Säugetiere zumindest sporadisch in den eisfreien Korridor zwischen den Gletschern vordrangen. Ähnliches muss für Säugetiere der Kategorien kf und i angenommen werden.

Typische pleistozäne Formen wie das Mammuthus (*Mammuthus primigenius*) und das Wollhaarnashorn (*Coelodonta antiquitatis*) waren noch im späten Pleniglazial in Mitteleuropa verbreitet (Abb. 3.1.2). Die spärlichen Knochenfunde dieser Tiere aus dem Magdalénien von Gönnersdorf (165) datieren etwa 1.000 Jahre älter als die Besiedlung (ca. 13.600 bis 14.400 BP; STUART et al. 2002; entsprechend ca. 16.700 bis 17.600 calBP). Gravierungen auf Schieferplatten belegen jedoch ihr Vorkommen während noch der Besiedlungsphase. Erst um ca. 13.300 BP (ca. 16.200 calBP) trat das erste Mammuthus nach dem Hochglazial in Schonen auf (BERGLUND et al. 1976; LILJEGREN & EKSTRÖM 1996). Ein Nachweis des Mammuthus in Norddänemark (Rosmos, 009) wurde von AARIS-SØRENSEN et al. (1990) ebenfalls in das Pleniglazial datiert, jedoch von STUART et al. (2002) aufgrund einer Neudatierung vor der Maximalvereisung eingeordnet. Dennoch ist das Auftreten des Mammuthus in Zeitscheibe 1 in Dänemark wahrscheinlich (vgl. AARIS-SØRENSEN im Druck). Das Mammuthus näherte sich unter allen nachgewiesenen Säugern am weitesten dem zurückweichenden Gletscher Skandinaviens. Das Wollnashorn trat seltener auf als das weit verbreitete Mammuthus und kam



nur noch im Westen Mitteleuropas sicher vor. Es ist in der Zeitscheibe 1 letztmalig sicher am Mittelrhein (165) belegt.

Ebenfalls nur am Mittelrhein (165) kam der Steppenbison (*Bison priscus*) vor.

Funde des pleistozänen Höhlenlöwen (*Panthera leo spelaea*), der in Süddeutschland (Hohlenstein Stadel III, 223) vorkam, sind selten (Abb. 3.1.2). Auch er ist durch Darstellungen in Gönnersdorf (165) belegt (STUART 1991). Ob die Menschen dieses Tier jedoch direkt vor Ort gesehen haben, kann nicht mit Sicherheit gesagt werden.

Der Höhlenbär (*Ursus spelaeus* bzw. *U. ingressus*) war gleichfalls nur im Süden verbreitet, ist aber im Fossilbericht etwas häufiger (223, 226, 229, 259). Diese Funde sind indirekt bzw. relativ datiert, nicht jedoch direkt. PACHER & STUART (2008) und STUART & LISTER (2007) vermuten das Aussterben des Höhlenbären anhand von direkten Radiokarbonaten bereits um ca. 24.000 BP. Diese Problematik wird in den Abschnitten 3.2.3.1 und 4.1.1.1 genauer besprochen. Zumindest für das Achtal (hier 226, 229) wird aufgrund genetischer Studien angenommen, dass *U. spelaeus* um 28.000 BP von *U. ingressus* abgelöst wurde (z. B. HOFREITER et al. 2007; MÜNZEL et al. 2007, im Druck), der sich jedoch in der Ökologie nicht wesentlich von *U. spelaeus* unterschied (BOCHERENS et al. 2007). Allerdings ist die Zugehörigkeit speziell der hier angeführten Funde nicht geklärt.

Die Höhlenhyäne (*Crocota crocuta spelaea*) ist wie der Höhlenlöwe aus den spätpleniglazialen Schichten vom Hohlenstein Stadel (223) belegt. Jüngere Funde sind nicht bekannt. Sowohl für den Höhlenbären als auch für die Höhlenhyäne nehmen PACHER & STUART (2008) und STUART & LISTER (2007) bereits ein Aussterben vor dem LGM an. Dieser Umstand wird in Abschnitt 4.1.1.1. diskutiert.

Unter den kalt und/oder trocken angepassten rezenten Säugern zeigt das Auftreten der Saiga-Antilope (*Saiga tatarica*), die heute in asiatischen Steppen und Halbwüsten beheimatet ist, in Dänemark (020) extrem kalte und trockene Bedingungen an. Dies ist das erste (ca. 13.900 bis 14.000 BP; ca. 17.100 bis 17.300 calBP) und nördlichste Vorkommen der Saiga im betrachteten Gebiet (AARIS-SØRENSEN 2006; AARIS-SØRENSEN et al. 1999). Außerdem kam sie am Mittelrhein (165, 166) und in Ostdeutschland vor (275, 276), jedoch nicht weiter südlich. Darin unterscheidet sich die Saiga-Antilope vom Moschusochsen (*Ovibos moschatus*), der zwar rezent ebenfalls kalte und vor allem trockene Bedingungen anzeigt, aber damals nicht so gletschernah vorkam. Der Moschusochse ist aus dem belgischen Troux de Chaleux (182) belegt und seine Überreste auf  $12.860 \pm 140$  BP ( $15.430 \pm 200$  calBP) datiert

(OxA-4129; DE BIE & VERMEERSCH 1998; HEDGES et al. 1993). Der heute ausschließlich alpine Steinbock (*Capra ibex*) kam ebenfalls dort, und zudem weiter südlich vor (Abb. 3.1.3).

Die Gämse (*Rupicapra rupicapra*), die als hervorragend an das Leben im Hochgebirge angepasst gilt, ist auch aus Troux de Chaleux (182), außerdem aus Gönnersdorf (165) und Andernach (166) am Mittelrhein und somit hinab bis auf 80-90 m über NN belegt.

Das als arktische Form mit guter Kälteanpassung geltende Rentier (*Rangifer tarandus*) und das Pferd (*Equus* sp.), ein Anzeiger trockener Bedingungen und offener Landschaften, waren im späten Pleniglazial weit verbreitet und kamen ab ca. 13.100 BP (ca. 16.000 calBP) bereits bis in die nordwestdeutschen Mittelgebirge vor (148; BRONK RAMSEY et al. 2002). Doch auch sie besiedelten noch nicht wieder den Norden Mitteleuropas, geschweige denn Südschweden. Beide waren sowohl im Flachland als auch in höheren Regionen verbreitet (Abb. 3.1.4). Beachtlich ist die kurze Entfernung vom alpinen Gletscher, in der das Rentier auftrat (261; VERMEERSCH 2006).

Unter den Arten der Kategorie kt waren in der Zeitscheibe 1 auch viele Kleinsäugern in Mitteleuropa verbreitet. Von der Knirpspitzmaus (*Sorex minutissimus*), heute ein Bewohner der Taiga, sind keine jüngeren Belege im Spätglazial bekannt. Sie kam wie der an das Steppenleben angepasste Steppenpfeifhase (*Ochotona pusilla*) und der heute in Tundra und Taiga verbreitete Schneehase (*Lepus timidus*) im Süden und Westen Mitteleuropas vor (165, 218, 220, 224, 229), der Schneehase ist noch weiter südwestlich und aus Magdalénien-Siedlungen Ostdeutschlands belegt (257, 275, 282). Der steppenbewohnende Ziesel (*Spermophilus* sp.) war im Westen und Süden Mitteleuropas verbreitet (192, 220, 257). Das Alpenmurmeltier (*Marmota marmota*), heute auf Gebirgsregionen beschränkt, trat in der Schweiz (257) auf, dort aber – wie schon für die montanen Artiodactylen festgestellt – bis in sehr niedrige Höhen (etwas über 400 m ü NN; STREET & BAALES 1999; vgl. BRIDAULT & CHAIX 2002).

Unter den heutzutage tundrenbewohnenden Lemmingen war der Halsbandlemming (*Dicrostonyx* sp.) weiter nach Norden (Mittelrhein, 165, und Thüringer Wald, 276) verbreitet als der Berglemming (*Lemmus lemmus*), der etwas feuchtere Habitate vertragen kann und nur in Süddeutschland (220, 229) vorkam (Abb. 3.1.5). Halsbandlemminge hatten somit in der Zeitscheibe 1 ein ähnliches Verbreitungsareal wie die Hamsterarten (*Cricetus* spp.) und der rezent auf Wermutsteppen Ostkasachstans und Südwestsibiriens beschränkte Dschungarische Zwerghamster (*Phodopus sungorus*), das sich von den süddeutschen Höhlen (218, 220, 226) bis zum Mittelrhein (165, 166) erstreckte.

Die Verbreitung der Sibirischen Zwiebelmaus (*Microtus gregalis*), die heute nur noch in der Steppe/Tundra Sibiriens vorkommt, ist zu der des Halsbandlemmings vergleichbar. Die rezent im Gebirge vorkommende Schneemaus (*Chionomys nivalis*) war wie der Berglemming nur im süddeutschen Raum (220, 226, 229) verbreitet.

Der am weitesten verbreitete Carnivore in den spätpleniglazialen Faunen war der Eisfuchs (*Alopex lagopus*) (165, 223, 243, 257, 275, 276, 282), der heutzutage in verschiedenen Lebensräumen der Tundrenzzone auftritt. Außerdem kamen der Vielfraß (*Gulo gulo*) (182, 183, Abb. 3.1.3) und das Mauswiesel (*Mustela nivalis*) (165, 224, 226) vor, die ebenfalls kalt-trockene Bedingungen anzeigen.

Unter den kältetoleranten Tieren des späten Pleniglazials waren nicht nur Trockenheitsanzeiger, sondern auch solche, die feuchte Habitate bevorzugen (kf). So kamen in Süddeutschland der Elch (*Alces alces*) (223) und der Biber (*Castor fiber*) (218, 229) vor (Abb. 3.1.6), jedoch nicht so gletschernah wie beispielsweise das Rentier. Wie der Biber sind auch die Sumpfmaus (*Microtus oeconomus*) und die Wasserspitzmaus (*Neomys fodiens*) in der Schicht 3/IIa in der Fundstelle Hohle Fels (Nische) (229) nachgewiesen, deren ältestes Datum  $17.100 \pm 150$  BP ( $20.560 \pm 170$  calBP) ist (H-5120-4569; MARKERT 1996; STREET & TERBERGER 2000). Daher ist in Betracht zu ziehen ist, dass diese drei Arten in den Tälern der Schwäbischen Alb das LGM überdauern konnten. Die Sumpfmaus war außerdem weiter nördlich verbreitet (165).

Sichere Erstnachweise für temperiert angepasste Arten existieren für die Feldspitzmaus (*Crocidura leucodon*) von der Schwäbischen Alb (229), sowie für die Sumpfspitzmaus (*Neomys anomalus*) und die Feldmaus (*Microtus arvalis*) vom Mittelrhein (beide 165). Die Rötelmaus (*Myodes glareolus*) und die Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis*) waren bereits in der Zeitscheibe 1 im süd- und westdeutschen Raum verbreitet (Abb. 3.1.7).

Carnivoren, die aufgrund ihrer bevorzugten Lebensräume (s. App. 4) als eher temperiert angepasst gelten müssen, waren ebenfalls schon in der Zeitscheibe 1 vorhanden. Der älteste Fund des bereits weit verbreiteten Rotfuchses (*Vulpes vulpes*) stammt aus der Kniegrotte (275) in Thüringen, Schicht VIII, die zwischen 13.100 und 14.500 BP (ca. 16.000 bis 17.600 calBP) datiert (HOUSLEY et al. 1997; HEDGES et al. 1998). Da die Unterscheidung zwischen dem Rotfuchs und dem Eisfuchs anhand weniger postcranialer Überreste schwierig ist, könnte es bei der Bestimmung zu Verwechslungen gekommen sein. Dennoch ist davon auszugehen,

dass der Rotfuchs als Carnivorer nicht allzu streng an warmzeitliche Bedingungen gebunden und sein frühes Auftreten daher durchaus wahrscheinlich ist.

Der Baummarder (*Martes martes*) und die Wildkatze (*Felis silvestris*), beide eher thermophil, sind aus dem Hohlenstein Stadel (223), Horizont III nachgewiesen. Das älteste Datum aus dieser Schicht ist  $13.550 \pm 130$  BP bzw.  $16.740 \pm 160$  calBP (H-3799-3033; HAHN 1981). Die Wildkatze kam zudem weiter östlich vor (282).

Weitere temperiert angepasste Arten sind im späten Pleniglazial nur unsicher bestimmt oder datiert.

Unter den Arten ohne besondere klimatische Aussagekraft (i), die in der Zeitscheibe 1 nachgewiesen sind, waren der Wolf *Canis lupus* (165, 223, 275, 282) und der Braunbär (*Ursus arctos*) (182, 204, 275) besonders weit verbreitet. Gleiches gilt für den Rothirsch (*Cervus elaphus*) (166, 182, 223, 275). Weitere klimatisch eher anspruchslose Arten des späten Pleniglazials waren: die Waldspitzmaus (*Sorex araneus*), die Zwergspitzmaus (*Sorex minutus*), der Maulwurf (*Talpa europaea*), die Schermaus (*Arvicola terrestris*) und die Erdmaus (*Microtus agrestis*), sowie der Iltis (*Mustela putorius*) und das Hermelin (*Mustela erminea*), die allesamt im südlichen und/oder westlichen Mitteleuropa vertreten waren. Das Hermelin kam zusätzlich im Osten (276) vor. Der Luchs (*Lynx lynx*) ist nur aus der Schicht VIII der Kniegrotte (275) sicher belegt, denn in den Fundschichten GH 8 bzw. GH 3-4 der süddeutschen Fundstellen Spitzbubenhöhle (220) und Geißenklösterle (226) kam es nachweislich zur Beimischung holozäner Elemente (z. B. HAHN et al. 1977; KOENIGSWALD 1984; SOMMER 2007), so dass die autochthone Lagerung bezweifelt werden muss.

Aus der Kniegrotte (275), Schicht VIII, wurden Funde eines Caniden von MUSIL (1974) als "*Canis cf. familiaris*" identifiziert. Diese Schicht datiert auf ca. 13.100 bis 14.500 BP (ca. 16.000 bis 17.600 calBP) (HOUSLEY et al 1997; HEDGES et al. 1998). Somit ist der domestizierte Hund im Magdalénien Ostdeutschlands möglicherweise sogar noch etwas früher zu finden als im Westen (Oberkassel, 159, s. Zeitscheibe 2). Damit übereinstimmend stammen die ersten Funde domestizierter Hunde überhaupt aus Russland (ab ca. 17.000 BP; SABLIN & KHLOPACHEV 2002).

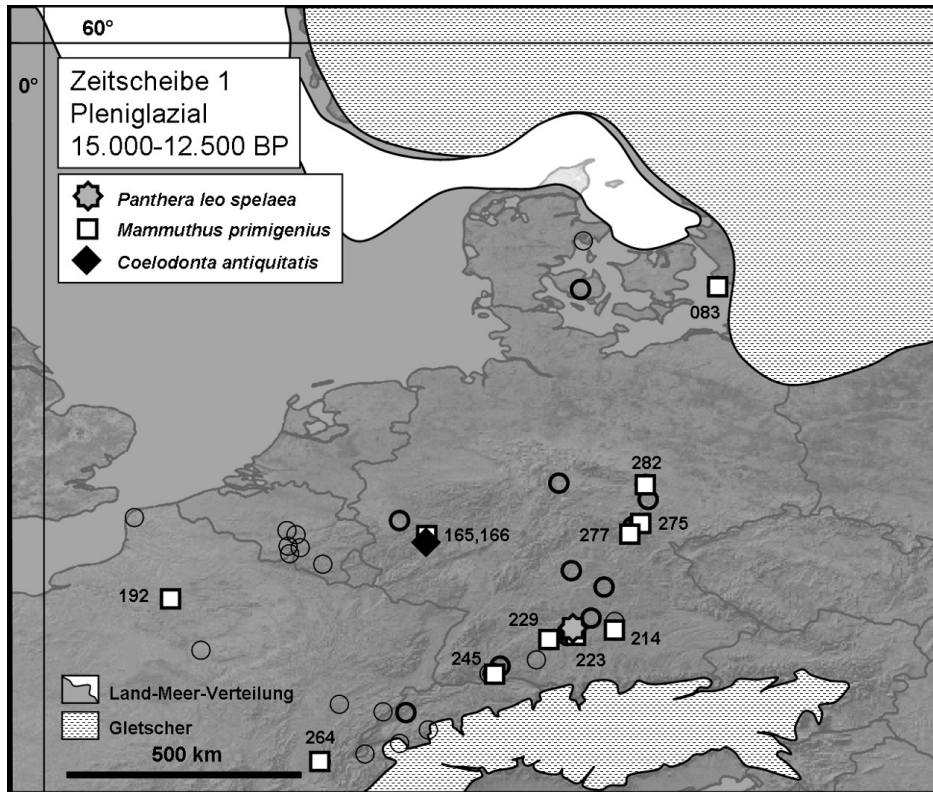


Abb. 3.1.2. Zeitscheibe 1. Sicher eingeordnete Nachweise der ausgestorbenen Formen *Panthera leo spelaea* (i), *Mammuthus primigenius* und *Coelodonta antiquitatis* (beide kt). Lokalitäten s. Abb. 3.1.1 bzw. App. 3. Leere Kreise: Fundstellen dieser Zeitscheibe ohne Nachweis. Leere Kreise mit dünner Linie: nur ausgewählte Arten aufgenommen oder unsichere Datierung. Alter in unkalibrierten Radiokarbonjahren vor heute.

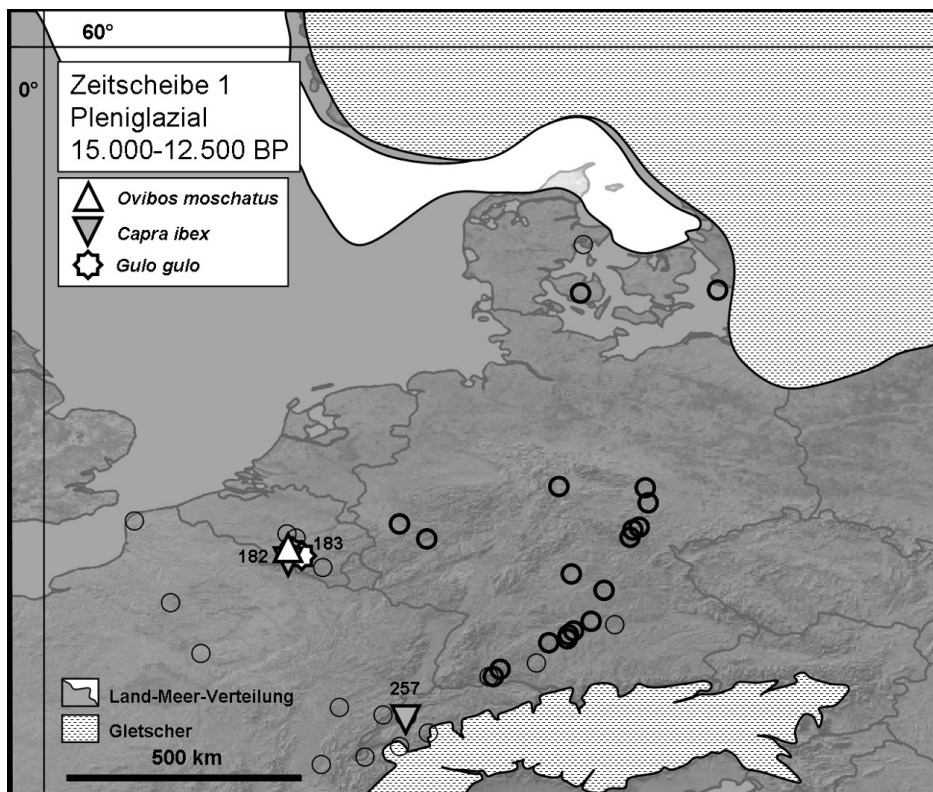


Abb. 3.1.3. Zeitscheibe 1. Sicher eingeordnete Nachweise von *Ovibos moschatus*, *Capra ibex* und *Gulo gulo* (alle kt). Lokalitäten s. Abb. 3.1.1 bzw. App. 3. Leere Kreise: Fundstellen dieser Zeitscheibe ohne Nachweis. Leere Kreise mit dünner Linie: nur ausgewählte Arten aufgenommen oder unsichere Datierung. Alter in unkalibrierten Radiokarbonjahren vor heute.

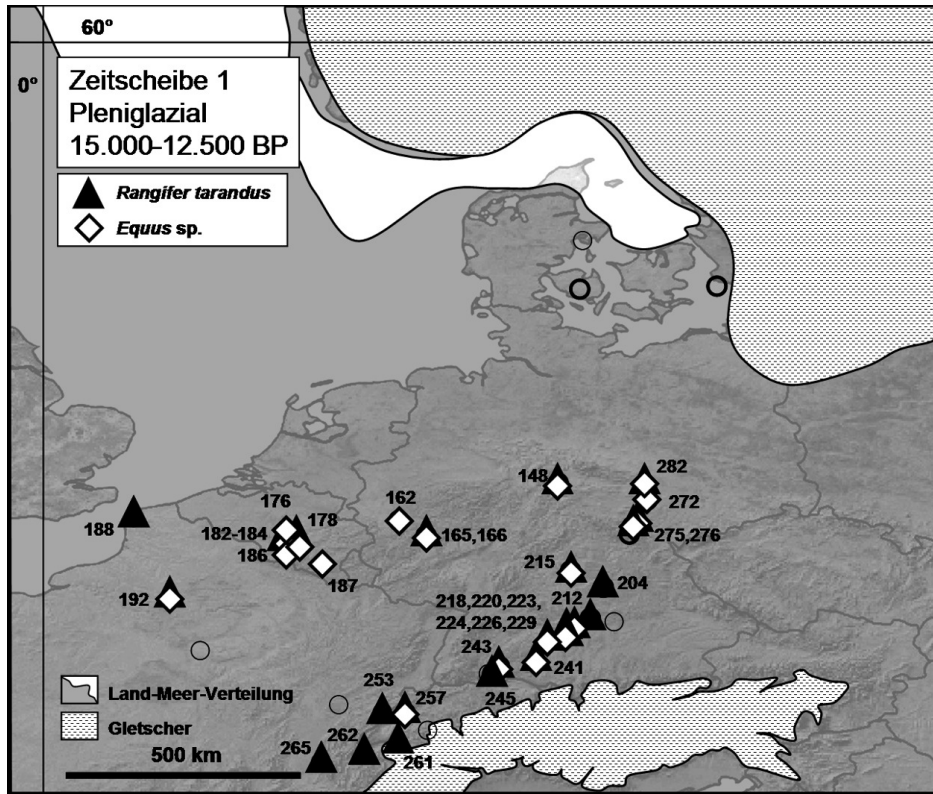


Abb. 3.1.4. Zeitscheibe 1. Sicher eingeordnete Nachweise von *Rangifer tarandus* und *Equus sp.* (beide kt). Lokalitäten s. Abb. 3.1.1 bzw. App. 3. Leere Kreise: Fundstellen dieser Zeitscheibe ohne Nachweis. Leere Kreise mit dünner Linie: nur ausgewählte Arten aufgenommen oder unsichere Datierung. Alter in unkalibrierten Radiokarbonjahren vor heute.

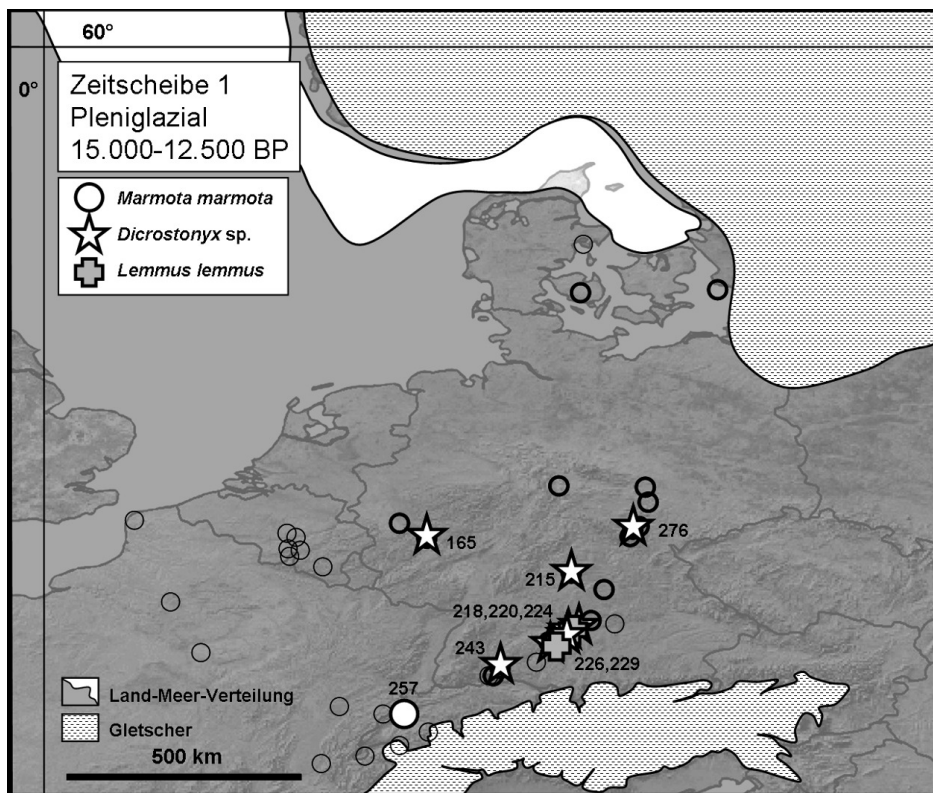


Abb. 3.1.5. Zeitscheibe 1. Sicher eingeordnete Nachweise von *Marmota marmota*, *Dicrostonyx sp.* und *Lemmus lemmus* (alle kt). Lokalitäten s. Abb. 3.1.1 bzw. App. 3. Leere Kreise: Fundstellen dieser Zeitscheibe ohne Nachweis. Leere Kreise mit dünner Linie: nur ausgewählte Arten aufgenommen oder unsichere Datierung. Alter in unkalibrierten Radiokarbonjahren vor heute.

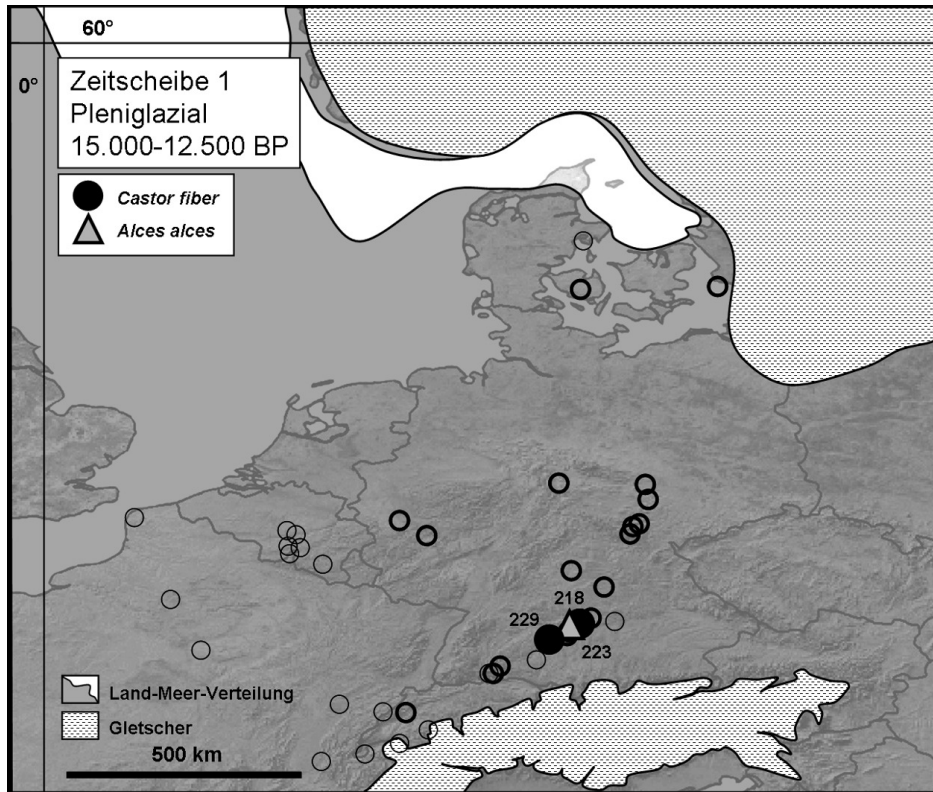


Abb. 3.1.6.  
Zeitscheibe 1.  
Sicher  
eingordnete  
Nachweise von  
*Castor fiber* und  
*Alces alces* (beide  
kf). Lokalitäten s.  
Abb. 3.1.1 bzw.  
App. 3. Leere  
Kreise:  
Fundstellen dieser  
Zeitscheibe ohne  
Nachweis. Leere  
Kreise mit dünner  
Linie: nur  
ausgewählte Arten  
aufgenommen oder  
unsichere  
Datierung. Alter in  
unkalibrierten  
Radiokarbonjahren  
vor heute.

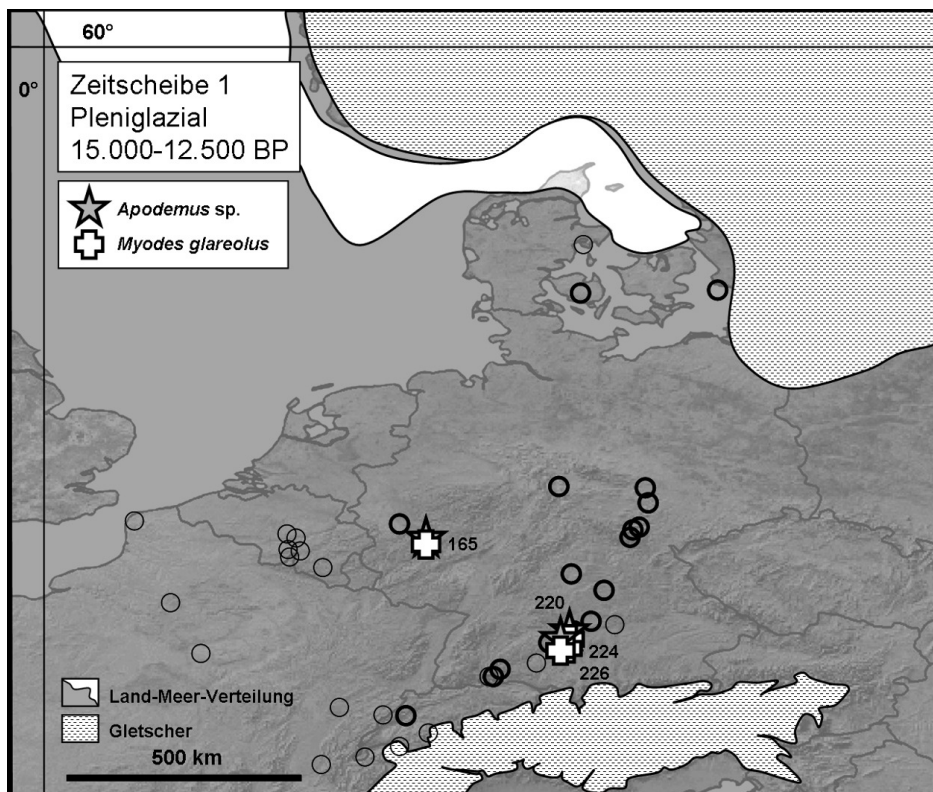


Abb. 3.1.7.  
Zeitscheibe 1. Sicher  
eingordnete  
Nachweise von  
*Apodemus sp.* und  
*Myodes glareolus*  
(beide te).  
Lokalitäten s. Abb.  
3.1.1 bzw. App. 3.  
Leere Kreise:  
Fundstellen dieser  
Zeitscheibe ohne  
Nachweis. Leere  
Kreise mit dünner  
Linie: nur  
ausgewählte Arten  
aufgenommen oder  
unsichere Datierung.  
Alter in  
unkalibrierten  
Radiokarbonjahren  
vor heute.

### 3.1.3.2 Interregionaler Vergleich

Teilt man die Lokalitäten in Regionen und die Säugetiere in Klimakategorien ein (s. App. 7), wird ein überregionaler Vergleich der anteiligen Faunenzusammensetzung in jeder Zeitscheibe möglich.

Die Säugetierfauna des gesamten Mitteleuropas (Abb. 3.1.8) war im späten Pleniglazial geprägt von kalt-trocken angepassten Arten (24 von 50 = 48%). Vier der vorkommenden Säugetiere sind der Kategorie kf zugeordnet (8%). Schon in der Zeitscheibe 1 setzte sich die Fauna zu einem Anteil von 16% (acht Arten/Gattungen) aus Säugern der Gruppe te zusammen. 14 (28%) der Säugetiere aus dieser Zeit sind nicht an spezielle klimatische Bedingungen gebunden.

In Abb. 3.1.9 sind für die Zeitscheibe 1 die Faunenzusammensetzungen des westlichen, südlichen und östlichen Mitteleuropas in Säulendiagrammen gegenübergestellt. Für das nördliche Mitteleuropa und Südschweden sind nicht ausreichend Arten nachgewiesen (n = 2), und es liegen keinerlei Assoziationen aus dieser Region vor.

Insgesamt ergibt sich bei der Betrachtung der Verteilung der Kategorien kt, kf, te und i ein recht einheitliches Bild: Der Anteil der Kälte- und Trockenheitsanzeiger überwog in der Zeitscheibe 1 überall. Den größten Faunenanteil nahm diese Kategorie in der westlichen Region ein (20 von 32 nachgewiesenen Taxa = 63%). Dort kamen außerdem sieben indifferente (22%), aber lediglich vier temperiert angepasste Säuger (13%) und eine Art (3%), die feucht-kalte Bedingungen bevorzugt (kf; *Microtus oeconomus*), vor. Diese Verteilung spricht für sehr kalte bzw. trockene Bedingungen im westlichen Mitteleuropa.

Im Süden sind die meisten Arten und Gattungen nachgewiesen (n = 39). Der Anteil der Gruppe kt war mit 17 Arten/Gattungen niedriger (44%), da mehr Säuger aus den Kategorien kf (4 Arten = 10%) und i (13 Arten = 33%) vorkamen. Der Anteil der thermophilen Spezies war etwa mit dem Westen vergleichbar (5 Arten = 13%). Daraus lässt sich auf etwas feuchtere Bedingungen als im Westen schließen.

Die Fauna im Osten Mitteleuropas war im späten Pleniglazial anscheinend recht artenarm (n = 15 sicher nachgewiesene). Die Anteile, die die Klimagruppen te und i ausmachten, waren ähnlich denen des südlichen Raumes. Zu beachten ist jedoch, dass insgesamt jeweils weniger Arten diese Anteile ausmachen. Die einzigen zwei nachgewiesenen Arten der Gruppe te sind zudem Raubtiere (*Vulpes vulpes* und *Felis silvestris*), die niemals sehr streng in ihren klimatischen Bedürfnissen sind. Die kaltzeitlichen Säuger machten mit acht Taxa 53% der



Fauna aus. Es kamen keinerlei Feuchtigkeitsanzeiger vor. In einzelnen Assoziationen konnte der Anteil der kalt-trocken angepassten Säuger bis zu 75% ausmachen (Teufelsbrücke 1 und 2, 276). Auf Basis dieser Verteilung ist also zu vermuten, dass das harscheste, zumindest aber das trockenste Klima im östlichen Mitteleuropa herrschte.

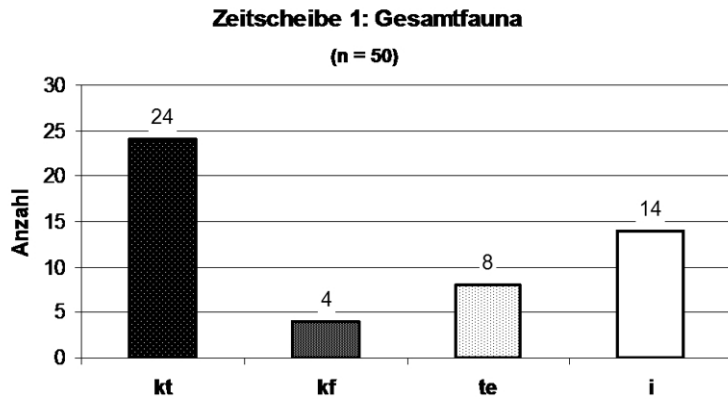


Abb. 3.1.8. Zeitscheibe 1. Faunenzusammensetzung für Gesamt-Mitteleuropa. Darstellung der Anteile von Säugetieren, die an temperierte Bedingungen angepasst sind (te), bei Kältetoleranz feuchte Habitate bevorzugen (kf), kalte und/oder trockene Bedingungen anzeigen (kt) oder klimatisch indifferent sind (i). n: Gesamtzahl.

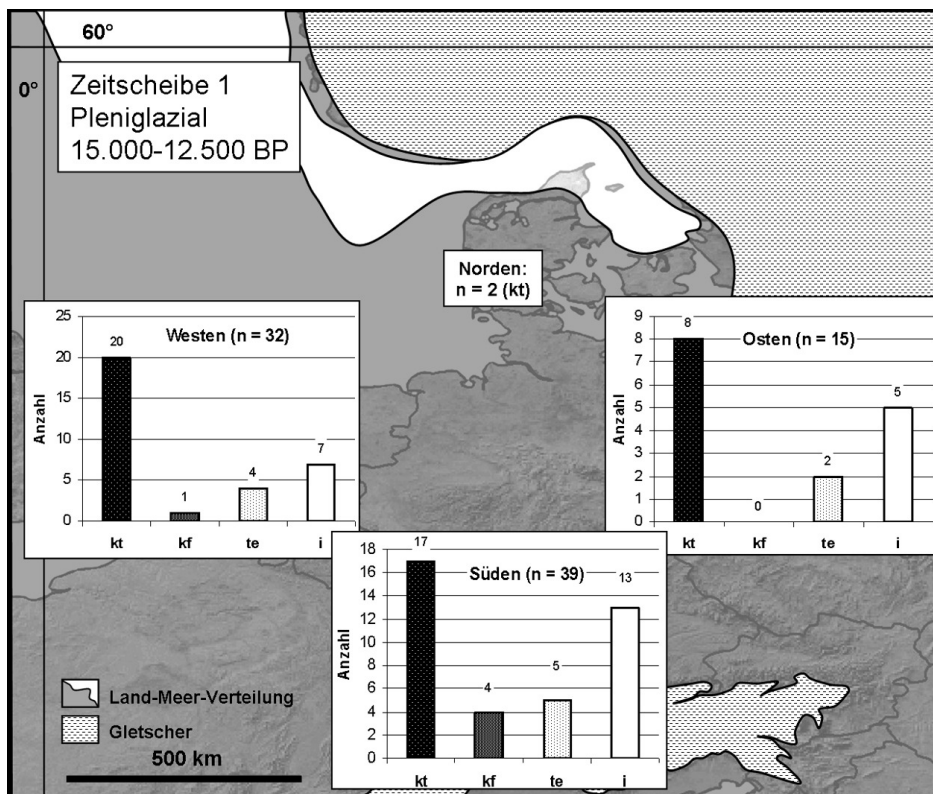


Abb. 3.1.9. Zeitscheibe 1. Überregionaler Vergleich der Faunenzusammensetzungen. Darstellung der Anteile von Säugetieren, die an temperierte Bedingungen angepasst sind (te), bei Kältetoleranz feuchte Habitate bevorzugen (kf), kalte und/oder trockene Bedingungen anzeigen (kt) oder klimatisch indifferent sind (i). n: Gesamtzahl. Alter in unkalibrierten Radiokarbonjahren vor heute.

### 3.1.4 Einordnung der Zigeunerfels-Fauna

Die Datierungen ergaben, dass aus dem Zigeunerfels bislang kein Faunennachweis aus dem Pleniglazial existiert.

### 3.1.5 Zusammenfassung und Diskussion Zeitscheibe 1

Zusammenfassend für die Zeitscheibe 1 müssen folgende Punkte hervorgehoben werden: Viele der Taxa des ausgehenden Pleniglazials gehören zum so genannten "*Mammuthus-Coelodonta*"-Faunenkomplex (KAHLKE 1993, 1994). Pleistozäne (ausgestorbene) Formen traten in unterschiedlicher Häufigkeit und Ausbreitung auf. Typisch alpine Säugetiere kamen gemeinsam mit Steppenbewohnern vor und waren bis ins Flachland verbreitet, während arktische Arten auch montane Gegenden besiedelten.

Unter den Tieren der Steppe bildet der Westen Mitteleuropas einen klaren Verbreitungsschwerpunkt (vgl. BRIDAULT 1998). Dies spricht für relativ trockene Bedingungen dort. Dennoch kann eine beginnende frühe Wiedererwärmung im Südwesten nicht ausgeschlossen werden, denn es kamen bereits außerdem warmzeitliche Arten vor.

DELPECH (1975) bemerkt das heutige Fehlen der Gämse (*Rupicapra rupicapra*) und des Steinbocks (*Capra ibex*) im Permafrostbereich. Möglicherweise belegt ihre Verbreitung im Südwesten den dortigen Beginn des Abtauens, und die Nord- bzw. Ostgrenze ihrer Verbreitungsgebiete könnte (zumindest in der Zeitscheibe 1) für die Ausdehnung der Permafrostgebiete stehen.

Aus der Faunenzusammensetzung geht hervor, dass die Klimaveränderung im Süden am weitesten fortgeschritten war. Im Osten herrschten streng kontinentale Bedingungen vor.

Der Entwicklungsstand der regionalen Säugetierfaunen ist im Einklang mit den oben Aufgeführten paläoökologischen Studien: Induziert von der sehr zeitigen Erhöhung der Sommertemperaturen (ANDERSEN & BORNS 1994) breiteten sich die Vegetationszonen um 13.000 BP nach Norden aus (ANDERSEN & BORNS 1994; EHLERS 1994). Ihnen müssen in sehr kurzem zeitlichem Abstand gemeinsam mit dem Menschen (STREET & TERBERGER 2000) die ersten warmzeitlichen Säuger von Südwesten bzw. Feuchtigkeitsanzeiger von Süden her gefolgt sein. Dies gilt jedoch nicht für temperiert angepasste Raubtiere, die schon vor 13.000 BP aus diversen Fundstellen, u. a. im Osten, belegt sind (s. o.). Sie waren möglicherweise flexibel in ihrer Beutewahl und mehr auf die höheren Temperaturen als auf dichten Bewuchs angewiesen.

Nördlich der Mittelgebirge sind ausschließlich Mammut (*Mammuthus primigenius*) und Saiga-Antilope (*Saiga tatarica*) sicher nachgewiesen. Das dortige Fehlen von Faunenassoziationen spricht für lebensfeindliches Klima und bestätigt die Ergebnisse von KOENIGSWALD (2002a), KOENIGSWALD & HEINRICH (1996) und BJÖRCK (1996).