

ZUR FRAGE DES AUSSTERBENS VON EISZEITLICHEN GROSSSAÜGERN – INSBESONDERE DER MAMMUTE – IN MITTELEUROPA

Ekke W. Guenther

DAS AUSSTERBEN VON TIERARTEN IN DER GEOLOGISCHEN GESCHICHTE DER ERDE

Die Geschichte der Erde und des Lebens auf ihr kennt man aus einem Zeitraum von mehr als einer halben Milliarde von Jahren. In dieser Zeit erscheinen und verschwinden überaus viele Tierarten.

Zuerst gab es nur im Meere lebende Tiere, doch später eroberten sie auch das Festland, wozu wesentliche Umbildungen erforderlich waren. Mitunter hatten einzelne Arten besonders günstige Lebensbedingungen, so dass sie nicht an einen genau fixierten Baustil gebunden waren und sich mit einzelnen Merkmalen stärkere Variationen erlauben konnten, ohne hierdurch in ihrer Existenz gefährdet zu sein. Eine dieser Variationen war dann vielleicht für eine ganz bestimmte Lebensmöglichkeit besonders geeignet, woraus sich allmählich eine von der Ursprungsform abweichende neue Art herausbildete. Entscheidend ist in vielen Fällen die Lebensmöglichkeit. Ist eine solche nicht schon von anderen Arten besetzt, findet sich – vielleicht erst nach einiger Zeit – eine Tierart, die sich diesem Biotop zunehmend einfügt und ihn – oft unter einer starken Vermehrungsrate – besetzt.

Über das Erlöschen vieler vorher erfolgreicher Arten wird immer wieder diskutiert. Warum verschwinden die im Paläozoikum so reich vertretenen Graptolithen und Trilobiten; oder, am Ende des Mesozoikums, die Ammonoidea und Belemniten, welche die Weltmeere lange Zeit in überaus grosser Zahl an Arten und Individuen besiedelt hatten? Besonders Beachtung findet das Aussterben der meisten Reptilarten am Ende des Mesozoikums, wodurch Lebensmöglichkeiten frei wurden, in die sich die Marsupialier und Mammalier hineinentwickeln konnten. Warum starben in

Amerika zu Beginn des Holozäns sämtliche Pferde, die noch im jüngeren Pleistozän mit mehreren Arten eine sehr grosse Verbreitung hatten, restlos aus? Erst die Spanier brachten aus Europa wieder erste Pferde zu dem neuen Kontinent.

Den heute lebenden Tieren steht eine überaus grössere Zahl von ausgestorbenen Arten gegenüber und im Hinblick hierauf ist es nicht weiter erstaunlich, dass auch im Pleistozän und dem beginnenden Holozän zahlreiche Säuger, wie der Waldelefant, das Mammut, der Riesenhirsch, oder das merckische und das wollhaarige Nashorn, verschwanden.

Sind Tierarten einem extremen Biotop besonders stark angepasst, so sind sie oft, schon bei einer nicht sehr grossen Änderung desselben, nicht mehr existenzfähig. Nur sehr einfache Formen, wie z.B. einige Brachiopoden- und Molluskenarten, können mitunter lange geologische Zeiträume überdauern und sind deshalb in vielen Formationen anwesend.

Einzelne Tierarten sterben in verschiedenen Gebieten zu unterschiedlichen Zeiten aus. Während die Mastodonten in Europa bereits zu Beginn des Pleistozäns verschwinden (innerhalb der Val d'Arno-Ablagerungen, im Villafranchiano), lebten sie in Amerika noch bis zum Beginn des Holozäns. Auch die Mammute erlöschten in Mitteleuropa mit der Zeit des Magdalenien, während sie in Sibirien noch bis zur Nacheiszeit nachgewiesen sind. Die jüngste Datierung eines Mammutfundes am Uribbev-Fluss in Sibirien nennt die Zeit von 9730 ± 100 Jahre vor heute.

In einzelnen Fällen werden auch in jüngeren Kulturschichten des Menschen noch Reste des Mammut, vor allem der Stosszähne, gefunden, was jedoch nicht in allen Fällen ein

Beweis dafür ist, dass diese Tiere auch dann noch gelebt haben. Im obersten Pleistozän und dem beginnenden Holozän lagen sicher Knochen und Zähne von bereits ausgestorbenen Tierarten auf der Erde herum, die bei einem kalten und kühlen Klima noch nicht verwittert waren. In Sibirien hat man in den letzten 250 bis 350 Jahren die Reste von 20.000 bis 25.000 Mammuten gefunden (ABEL, 1922), deren Stosszähne zumeist in erstklassigem Zustande erhalten waren. Man kann also davon ausgehen, dass der jungeszeitliche Jäger auf seinen Streifzügen auf Knochen und Zähne von Tieren stiess, die schon vor vielen Tausenden bis Zehntausenden von Jahren verendet waren. Und da nahm er dann wohl auch einmal einen Zahn zu seinem Lagerplatz mit. Die Erdoberfläche in Mitteleuropa mag damals etwa so ausgesehen haben wie heute noch Teile des Bodens der Nordsee, von dem niederländische und englische Fischer mit ihren Grundnetzen immer wieder die Überreste eiszeitlicher Tiere heraufholen.

KLIMA UND SÄUGETIERFAUNEN IM OBEREN PLEISTOZÄN

Das Klima beeinträchtigt entscheidend die Lebensmöglichkeiten von Pflanzen und Tieren. Während der Weichselkaltzeit gab es mehrfache Wechsel zwischen wärmeren und kälteren Zeitphasen, sowie der Höhe und jahreszeitlichen Verteilung der Niederschläge. Eine von SERET (1985) nach Beobachtungen auf dem Festland (Grand Pile) und der Untersuchung von Meeresedimenten aufgestellte Temperaturkurve zeigt Abbildung 1.

Das Klima der Eem-Warmzeit entspricht etwa dem der Nacheiszeit, des Holozäns. Vorübergehend mag es auch einmal etwas wärmer gewesen sein. Nach einer grösseren Anzahl absoluter Altersdatierungen von Ablagerungen des Festlandes und von Meeressedimenten ging die eigentliche Warmzeit vor etwas über 100.000 Jahren zu Ende. Es folgte ein Zeitabschnitt, in dem es wechselnd wärmer oder auch kühler war, und einige Autoren stellen Teile dieser Nachphasen noch zum Interglazial. Bei den Lössprofilen des südlichen Oberrheintales (Abb.1) enthält der obere Abschnitt des Eembodens noch die Bodenbildungen eines Teiles dieser Nachphasen, vielleicht auch diejenige des Amersfoort-Interstadials. Nach SCHÜTRUPF (1967), der zahlreiche schleswig-holsteinische Bodenprofile auf ihren Pollengehalt hin überprüfte, gibt es durchgehend Baumpollen vom Eem bis einschliesslich dem Brörup-Interstadial; in geschützten Lagen wuchsen also durchgehend Bäume bis zum Ende dieser Zeit.

Auf Abbildung 2 wird versucht, nach dem gegenwärtigen Wissensstand, zu zeigen, wie einige besonders kennzeichnende Grosssäuger während des obersten Pleistozäns kamen und verschwanden. Das Diagramm bezieht sich auf Mitteleuropa, etwa das deutsche Gebiet zwischen der Schweiz und Dänemark. Dies ist ein recht grosser Raum, in welchem auch während des Pleistozäns kein völlig einheitliches Klima herrschte. Im nördlichen Teil gab es, im Anschluss an das skandinavische Inlandeis, vorwiegend Tundra, einschliesslich Strauch- und Bauntundra. Im südlichen Bereich herrschte Lösssteppe vor, wobei es in geschützten Lagen auch Inseln mit kälteresistenten Bäumen gab. Erst südlich der Alpen wuchsen in weitem Umfang Laubmischwälder.

Bei den Grosssäugern bestätigen ein vorwiegend kaltes, glaziales Klima vor allem das Ren (*Rangifer tarandus*), das Mammut (*Mammuthus primigenius*) und das wollhaariige Nashorn (*Coelodonta antiquitatis*) bei einem warmen, interglazialen Klima lebten der Waldelefant (*Elephas antiquus*), das merckische Nashorn (*Dicerorhinus kirchbergensis*) und das Reh (*Capreolus capreolus*). Auf Abbildung 2 ist das Vorkommen dieser drei Arten durch eine schwarze Farbe herausgehoben. Bison und Equus sind vorwiegend eurytherm. Der Ur (*Bos primigenius*) vertrug Kalte wohl etwas weniger als der Bison (*Bison priscus*).

Dieses generelle zeitliche Auftauchen und Verschwinden von Grosssäugern kann natürlich in Ausnahmefällen einmal eine Änderung erfahren, wenn z.B. eine an sich kalte Zeitphase durch eine Reihe von wärmeren Jahren unterbrochen wird, und kälteempfindliche Tiere verlockt werden, in weiter nördlich liegende Gebiete vorzurücken. Dies wird dadurch begünstigt, dass die meisten herbivoren Grosssäuger in der Lage sind auch grössere Entfernungen in relativ kurzen Zeiträumen zurückzulegen. Ferner ist zu berücksichtigen, dass im Verlaufe des Eiszeitalters einige Tierarten sich zunehmend vor allem einem kälteren Lebensraum angepasst haben.

Die Eem-Warmzeit wird in Mitteleuropa charakterisiert durch das reiche Vorkommen des Rehs (*Capreolus capreolus*), durch den Ur (*Bos primigenius*), den Waldelefanten (*Elephas antiquus*) und das merckische Nashorn (*Dicerorhinus kirchbergensis*). Mit dem eigentlichen Eem stirbt der Waldelefant aus und wohl nicht sehr viel später das merckische Nashorn (Abb. 2).

Während der Eem-Warmzeit waren die Mammute in Mitteleuropa verschwunden, doch gibt es einige Funde eines in seiner Grösse reduzierten, diminutiven Mammuts im Norden von Deutschland, offenbar aus denselben Schichten, aus denen auch Reste des Waldelefanten stammen (GUENTHER, 1954).

Man gewinnt den Eindruck, dass die Mammute auf ein ihnen wenig zusagendes, zu warmes Klima mit einer Verminderung der Grösse reagierten. Auch am Ende der Weichsel-Kaltzeit und in dem beginnenden Holozän, als es auch in Sibirien warmer wurde, bildeten die Mammute im Norden von Asien vermehrt Diminutivformen (GUENTHER, 1986/87).

In den Lössprofilen des Oberrheintales folgt dem überaus intensiv ausgebildeten Eem-Boden (Riegel-C) mit einer nahezu vollständigen Entkalkung, zum Teil bis zu einer Tiefe von mehr als 2,5 m, eine Ablagerung, in der verschwemmte, als Fliesserdunen umgelagerte, aber auch äolisch herangeführte Lössse eine Kaltphase bezeugen. Eine Unterbrechung derselben wird durch eine Bodenbildung bestätigt (Riegel-D). In diesen wurden neben verschiedenen Pferdearten das wollhaarige Nashorn (*Coelodonta antiquitatis*), aber auch der Riesenhirsch sowie der Rothirsch nachgewiesen (GUENTHER, 1971). Es ist die Fauna eines Interstadials, wobei nicht gesagt werden kann, ob es sich um das Brörup-Interstadial handelt.

Die Klimakurven (Abb. 1 und 2) zeigen zwischen den Eem-Nachphasen und dem nächsten Boden den Zeitraum eines kühleren Klimas. Die Lössablagerungen aus dieser Zeit sind jedoch relativ mächtig und enthalten auch äolisch herangeführtes Material, was für eine nicht ganz kurze, stärkere Abkühlung spricht.

Es ist nicht ganz unwahrscheinlich, dass vor ungefähr 60.000 bis 50.000 Jahren das skandinavische Eis den Ostseetrog weitgehend ausgefüllt hat und bis zur schleswig-holsteinischen Ostküste vorstieß. Vielleicht stammen unter den jüngeren Moränen liegende, ältere Schutthanhaufungen (Moränenkerne) im Gebiet von Heiligenhafen aus dieser Zeit. Der Sander von Guster, westlich von Lübeck, gehört nach den Funden einiger Elefanten-Backenzähne, die wohl aus tieferen Schichten stammen, in die ältere Weichsel-Kaltzeit.

Die Proboscider des Beginns der Weichsel-Kaltzeit sind zum Teil reine Mammute, zum anderen Teil haben sie trogontheroide Merkmale. Bei einem deutlichen Geschlechtsdimorphismus sind die weiblichen Tiere hochentwickelte Mammute, während die grossen Ele-

fantentullen derselben Population von vielen Autoren als *Mammuthus primigenius-trogontherii* bestimmt werden (Abb.2).

Die Grenze zwischen den älteren Lössen und dem jüngeren Löss wird durch einen Boden (Riegel-E) gebildet. Er hat eine Verwitterungstiefe von etwa 1,5 m, zeigt jedoch eine nicht vollständige Entkalkung. Es gibt Neubildungen von sekundären Tonmineralien. Der Boden entstand während eines langdauernden Interstadials, wohl in der Zeit, die in Sibirien als Karginsk-Interstadial bezeichnet wird. Nach dem Pflanzenwuchs war es dort zeitweise ebenso warm wie heute, zeitweise vielleicht sogar noch etwas wärmer (UKRAINTSEVA, 1979, 1985).

In Sibirien lebten Pferde, Bisonten und Mammute (Abb.1). Im südlichen Oberrheintal gab es verschiedene Pferdearten, Bisonten (*Bison priscus*), Rothirsch (*Cervus elaphus*) und den Riesenhirsch (*Megaloceros giganteus*); nur mit einem Fund nachgewiesen, auch ein Reh (*Capreolus capreolus*); den Biber (*Castor fiber*), das Murmeltier (*Arctomys marmota*), die Hyäne (*Crocuta crocuta*) und den Wolf (*Canis lupus*). Als Zeugen eines zeitweise auch kälteren Klimaabschnittes fanden sich Reste vom Ren (*Rangifer tarandus*), häufiger des wollhaarigen Nashorns (*Coelodonta antiquitatis*) und des Mammuts (*Mammuthus primigenius*). Diese Faunenzusammensetzung entspricht einem Interstadial in dem es wechselnd kälter und wärmer war.

Unter einer Überbewertung der Aussagekraft von Bodenbildungen (Parabraunerden) sehen verschiedene Autoren in den Böden dieser Zeit Bildungen des Eem-Interglazials, was jedoch weder nach der absoluten Altersdatierung noch nach der Fauna richtig sein kann.

Erst nach dem Interstadial gab es die weitesten Vorstösse des skandinavischen Eises, das nun den Osten von Schleswig-Holstein überfuhr und seine Sander weit nach Westen vorschüttete.

In der Zeit des obersten Pleistozäns und des beginnenden Holozäns findet ein mehrfacher Wechsel des Klimas von kalt zu warm und wieder zu kalt statt. Schon die Zeit der weitesten Eisvorstösse wird von einer wärmeren Phase unterbrochen, in welcher der Riesenhirsch (*Megaloceros giganteus*) und der Elch (*Alces alces*) in Gebiete vordrangen, die vorher und nachher von Eis bedeckt waren. Ihre Reste fanden sich in Moränen begraben, die durch einen erneuten Eisvorstoss gestaucht waren (Stauchmoränen). Der ältesten Dryaszeit folgte dann die vorübergehende Erwärmung der Bolling-Phase, die durch die kalte, ältere Dryaszeit abgelöst

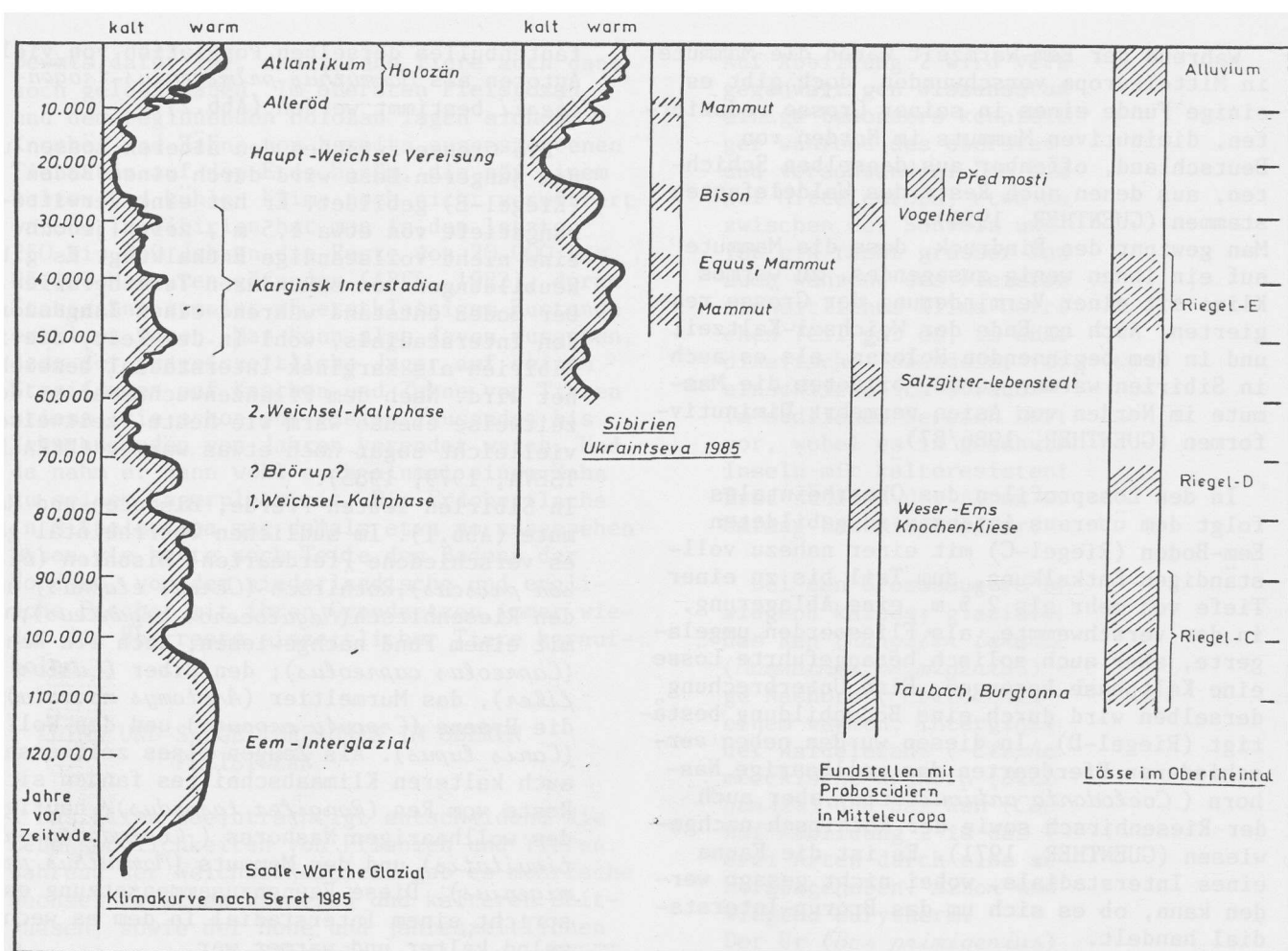


Abb. 1 Temperaturverlauf des obersten Pleistozäns in Mitteleuropa nach G. SERET (1985). Böden in Lössen des südlichen Oberrheintals und die ungefähre zeitliche Einordnung einiger bekannter Fundstellen. Die zweite Klimakurve, gibt den Temperaturablauf in Sibirien und die Funde einiger Grosssäuger nach UKRAINTSEVA (1985).

wird. Im darauffolgenden Alleröd gibt es eine neue Erwärmung und anschliessend wird es in der jüngeren Dryaszeit wieder kälter. Erst mit dem Praeboreal beginnt dann die endgültige Erwärmung der Postglazialzeit.

Mit diesen mehrfachen Temperatur- und sicher auch Niederschlagswechseln änderte sich jeweils auch die Vegetation. Während der wärmeren Phasen gab es stärkere Vernässungen und Versumpfungen, und damit wuchsen bevorzugt Riedgräser, wie Seggen und Wollgras, sowie Moose, mit einem niederen Nährwert. Diese haben einen geringen Gehalt an Proteinsubstanzen, Albuminaten und bestimmten mineralischen Stoffen.

Während der Zeiten der kälteren, aber trockeneren Tundra, war das Angebot an nahrhaften Pflanzen grösser. UKRAINTSEVA (1985) hat die Mageninhalte von sibirischen Mammuten, Pferden, Bisons und dem wollhaarigen Nas-

horn untersucht und diese Feststellungen getroffen.

Mammut und wollhaariges Nashorn, mit ihrem grossen Bedarf an möglichst vollwertiger Nahrung, reagierten besonders empfindlich auf die weniger gute Ernährung der wärmeren Zwischenzeiten des oberen Pleistozäns und untersten Holozäns. Ihre Geburtenrate verringerte sich und die Sterblichkeit stieg an, was zu einer Verminderung der Gesamtmenge führen musste, bei den Mammuten vielleicht auch zu einer Reduktion ihrer Grösse, da kleinere Tiere einen geringeren Nahrungsbedarf haben. Erschwerend kam ein mehrfacher, verhältnismässig kurzfristiger Wechsel von wärmeren und kälteren, feuchteren und trockeneren Klimaten hinzu, der den Tieren nicht ausreichend Zeit liess, sich jeweils bestimmten ökologischen Situationen anzupassen.

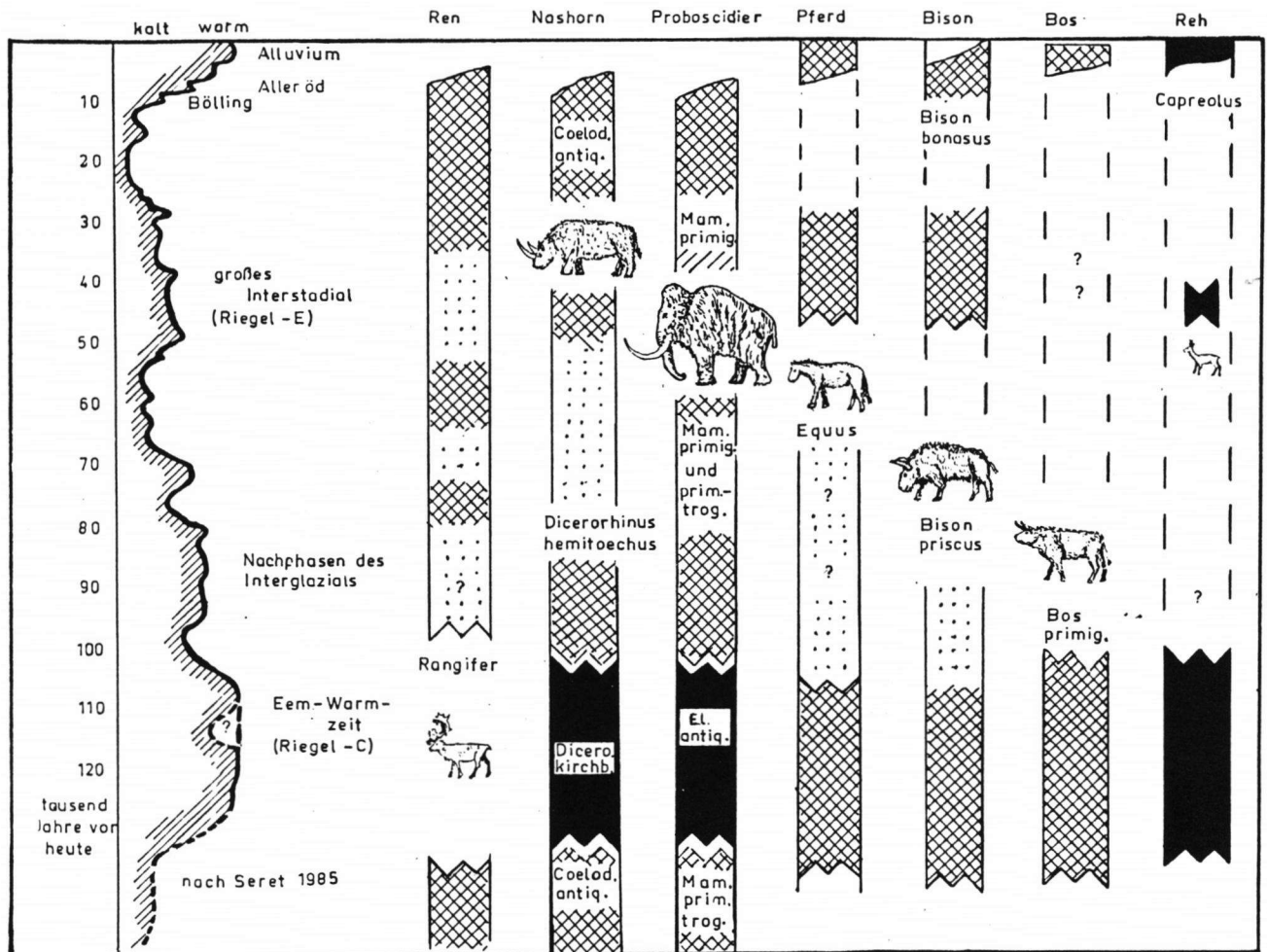


Abb. 2 Auftreten und Verschwinden einiger Grosssäuger in Mitteleuropa.

DAS MAMMUT UND SCHLÜSSE, DIE SICH AUS SEINEM GEBISS ERGEBEN

Kaum ein ausgestorbenes Säugetier kennt man derart gut, wie das Mammut. Einmal hat man sehr grosse Mengen seiner Knochen, vor allem auch der Zähne, gefunden. Sodann hat der Eiszeitjäger (in erster Linie im Tal der Vézère) seine charakteristische Erscheinungsform in Gravierungen und Bildern festgehalten. Ferner hat man in Sibirien und Alaska gar nicht ganz selten tiefgefrorene Kadaver mit Weichteilen und Fellresten entdeckt, wobei das zum Teil mehr als 40.000 Jahre alte Fleisch noch Wölfen und Hunden zur Nahrung dienen konnte.

Somit kann das Mammut in erster Linie Auskunft geben über Ursachen, die zu seinem Aussterben geführt haben.

Elefanten sind schlechte Futterverwerter, etwa die Hälfte der aufgenommenen Nahrung wird in grossen Kotballen wieder ausgeschie-

den. Kleine Kühe des heutigen indischen Elefanten benötigen pro Tag etwa 2 Zentner, grosse Bullen bis zu 7 Zentner Grünfutter. Die Nahrung soll gehaltvoll sein. Der Verbrauch an Wasser liegt bei 50 bis 100 Liter pro Tag. Die Darmlänge übertrifft diejenige aller anderen Säuger. Der Dünndarm ist etwa 25 m lang, die Gesamtlänge des Darmes (Dünndarm, Blinddarm, Dickdarm und Enddarm) liegt bei etwa 37 m.

Entscheidend für eine ausreichende Ernährung ist die gute Aufbereitung des Futters durch das Gebiss. Die Nahrung soll möglichst fein zerrieben und gut von Speichel durchtränkt dem Magen zugeführt werden.

Bei den Mastodonten, den Vorläufern der wirklichen Elefanten, haben die Backenzähne kräftige Höcker; Ober- und Unterkiefer-Backenzähne können daher lediglich gegeneinander gepresst werden, wodurch die Pflanzen zerschnitten und zerquetscht werden. Die vielhöckerigen Zähne haben den Tieren den Namen gegeben. Das griechische Wort

mastós bedeutet 'Hügel, Brustwarze, Höcker', und *odóús,odontos* heisst 'Zahn'. Die Mastodonten sind also die 'Höckerzähler'.

Bei den wirklichen Elefanten sind die Höcker zu Querjochen verschmolzen, die im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung unter starker Vermehrung immer schmaler werden. Man bezeichnet sie dann als Lamellen. Ihre Zahl steigt bei den hochentwickelten Mammuts bis zu 27 an. Bei den Waldelefanten der Interglazialzeiten bleiben die Lamellen wesentlich dicker und erreichen eine Anzahl von etwa 20.

Jede Lamelle besteht aus einem Dentinkern, der von einer Schmelzschicht umschlossen ist. Zwischen die einzelnen Lamellen wird Zement, das sogenannte Zwischenzement, eingelagert, wodurch ein kompaktes Kauwerkzeug entsteht. Am härtesten ist der Schmelz, weniger hart das Dentin und am weichsten das Zement. Die Kaufläche ist im ganzen gesehen einigermaßen eben, doch werden die einzelnen Bauelemente beim Kauprozess je nach ihrer Härte verschieden stark abradert. Hierdurch entstehen Querleisten, so dass der Elefant die Möglichkeit hat, durch Pressung und eine Mahlbewegung, seine Nahrung – wie zwischen zwei Mühlsteinen – besonders gut aufzubereiten.

Im seitlichen Kronenzement der Backenzähne, mehr oder weniger weit von der Kaufläche entfernt und unterschiedlich parallel zu dieser, findet man nicht selten 1 bis 1,5 mm breite Rillen. Sind mehrere Rillen vorhanden, folgen sie einander mit einem Abstand von 3–5 mm, was etwa der jährlichen Abkautung eines Zahnes entspricht. Ist ein Zahn erkrankt, z.B. an Karies, sind die Rillen ganz besonders stark ausgebildet. Auch an den Inzisiven des Menschen gibt es mitunter solche Rillen und hier werden sie als 'Hypoplasien' bezeichnet. In der Mehrzahl der Fälle entstehen sie durch eine jahreszeitlich falsche oder unzureichende Ernährung, durch Stoffwechselstörungen, Mangel an Vitaminen oder auch durch infektiöse Erkrankungen des Darmes. Sie geben also einen Hinweis auf den Gesundheitszustand, auch der Elefanten, oft während mehrerer der letzten Lebensjahre.

Die Elefanten wechseln 5 Mal ihre Zähne, und zwar nicht vertikal (von der Wurzelseite her), sondern horizontal, also von rückwärts. In der Alveole bildet sich hinter dem sich in Funktion befindenden Zahn der nächstfolgende. Er schiebt sich langsam in den Mundraum vor und übernimmt immer mehr das Kauen. Eine Zeit lang wird dann in jedem Kieferteil mit zwei Zähnen gekaut, bis von dem vorausgehenden nur noch ein Reststumpfen vorhanden ist. Dieser sitzt – nachdem die Re-

sorption auch die Wurzel erfasst hat – nur noch lose im Zahnfleisch. Der Zahnrest fällt dann aus, wird herausgekaut oder mit dem Rüssel herausgezogen. Lediglich bei den dritten Molaren, denen kein weiterer Zahn folgt, wird die Wurzel durch Dentinanlage verstärkt und ausgebaut, so dass der Elefant zuletzt nur noch auf Wurzeldentin kaut. Es fehlen jetzt jedoch die raspelartigen Querrippen der Lamellen. Das glatte Dentinplanum ermöglicht kein zerfetzen der Nahrung mehr, so dass diese ungenügend aufbereitet wird. Das Tier wird nicht mehr ausreichend ernährt, wird immer schwächer und geht schliesslich ein.

Die Zähne führen bei dem Vorwärtswandern im Kiefer eine Kippung durch, die im Verlaufe der Dentition sowie in der phylogenetischen Evolution zunimmt.

Bei diesem komplizierten Zahnwechsel ist es notwendig, dass Abrasion und Nachschub gut aufeinander abgestimmt sind. Wird der nachfolgende Zahn nachgeschoben, bevor der vorausgehende ausreichend abgekaut ist, entstehen Missbildungen.

Der vorausgehende Zahn wird in sich verbogen oder geknickt und oft werden auch Lamellen seitlich abgepresst. In extremen Fällen wird seine Vorderseite gegen den Gegenzahn des anderen, oberen oder unteren Kieferteils vorgeschoben, so dass der Elefant nur noch mit der Vorderseite des verschobenen Zahnes kauen kann. In Zoologischen Gärten gab es solche Fälle, wenn die Tiere nur weiches Futter bekamen, welches die Backenzähne nicht ausreichend abraderte, und wenn dann der nun falsch liegende Zahn nicht herausgezogen werden konnte, ging das Tier ein. Ist der vorausgehende Zahn bereits zu stark abgekaut, überragt ihn der nachfolgende in der Kauflächenebene. Der nachfolgende Zahn wird dann zunächst nur an der Vorderseite des vorderen Talons und der ersten Lamelle abgenutzt.

Das richtige Funktionieren des Zahnwechsels verlangt also eine Übereinstimmung zwischen Abrasion und Zahnnachschub. Fehlt diese, so gibt es Missbildungen und das Leben des Tieres mit seinem grossen Bedarf an gut aufbereiteter Nahrung ist gefährdet.

Von verschiedenen Autoren wird angenommen, dass die Backenzähne der Proboscider der Waldelefanten- und der Mammut-Reihe im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung, vom ältesten zum jüngsten Pleistozän, kontinuierlich höher werden. Es sei dies eine Gegenmassnahme gegen eine zunehmend stärkere Abrasion, bedingt durch eine immer härtere Nahrung. Dieser Schluss ist wenigstens für

die Waldelefanten nicht wahrscheinlich, da deren Nahrung sich von Interglazial zu Interglazial wohl nicht wesentlich verändert hat.

Zur Überprüfung des Höhenwachstums wurden die zweiten und dritten Molaren von folgenden Fundplätzen, von denen ausreichend Material vorlag, miteinander verglichen.

FAUNEN MIT WALDELEFANTEN

- Holstein-Interglazial: Steinheim an der Murr, Swanscombe an der Themse und Bilzingsleben in Thüringen.
- Eem-Interglazial: Travertinlager in Thüringen; Weimar, Taubach, Burgtonna.

ELEFANTEN DER *Mammuthus*-STAMMREIHE

- *Mammuthus meridionalis* aus dem Val d'Arno südlich von Florenz (Alt-Pleistozän).
- *Mammuthus trogontherii* aus Mosbach bei Mainz und Süssenborn bei Weimar (Mittel-Pleistozän).
- Übergangsfauna *Mammuthus primigenius* - *trogontherii* zu *Mammuthus primigenius*.^{*} Plagwitz bei Leipzig, Schotter der Weser und der Ems (Beginnendes Jung-Pleistozän).
- *Mammuthus primigenius* aus Předmostí in der CSSR (Jüngstes Pleistozän, Würm II/III).

Der Vergleich zeigt folgendes:

1. Die Oberkiefermolaren sind in der Regel höher als die entsprechenden Zähne der Unterkiefer.
2. Die Unterkiefermolaren sind in der Regel länger als die entsprechenden Zähne der Oberkiefer.
3. *Mammuthus meridionalis* hat mit Abstand die niedrigsten Zähne. In der Länge werden sie im mittleren Wert von den dritten Molaren der Waldelefanten von Steinheim und Swanscombe übertroffen, sowie von den Molaren der Mammutstammreihe von Mosbach und Süssenborn. Die zweiten und dritten Molaren aus den Weserschottern, von Plagwitz und Předmostí sind im mittleren Wert kürzer als diejenigen aus dem Val d'Arno.
4. Höhe und Länge verhalten sich in der Regel kongruent, was bedeutet, dass die Zunahme der Höhe eine Folge der Zunahme der Grösse eines Zahnes ist. Lediglich *Mammuthus meridionalis* verhält sich in diesen Werten anders.
5. Die Backenzähne der mittel- und jungpleistozänen eiszeitlichen Elefanten Mit-

teleuropas variieren in ihrer Grösse. Es gibt Faunen mit bevorzugt grösseren und auch mit vermehrt kleineren Tieren und es gibt keine Regel, dass die Zahnhöhe von *Mammuthus trogontherii* und *M. primigenius* eine gleichmässige Entwicklungstendenz gehabt hätte.

6. Das Hoherwerden der Backenzähne von den Mastodonten und *Mammuthus meridionalis* zu *Mammuthus trogontherii* und *M. primigenius* lässt sich eher erklären durch ein verändertes Kauen, das von einem Zerquetschen der Nahrung zu einem Zermahlen übergang. Letzteres musste die Abrasion ganz wesentlich verstärken, so dass höhere Zähne eine Notwendigkeit wurden.

BESONDERE GEFÄHRDUNGEN DER EISZEITLICHEN ELEFANTEN, DIE IHR AUSSTERBEN BEGÜNSTIGT HABEN MÖGEN

Es wurde bereits darauf hingewiesen, dass die Elefanten eine sehr reichhaltige und möglichst vollwertige Nahrung benötigen und dass deren gute Aufbereitung und Verdauung für ihr Wohlbefinden von entscheidender Bedeutung sei. Ein gleiches gilt auch für andere pflanzenfressende Grosssäuger, wie z.B. das wollhaarige Nashorn.

Die heutigen Elefanten sind einigermassen anfällig und werden durch verschiedene Krankheiten gefährdet. J.H. WILLIAMS (1950) hat während vieler Jahre in Birma Elefanten betreut und sich eine gute Kenntnis der Tiere erworben. Er nennt folgende Erkrankungen: Besonders gefährlich sei der Milzbrand, der in kürzester Zeit zum Tode führe. Mitunter sei die Leber von Plattwürmern befallen. Es gebe Erkältungen, Fieber und auch den Herzschlag. Häufigste Krankheiten seien jedoch Störungen der Verdauung. Nach körperlichen Anstrengungen, vielleicht auch mit unzureichender Ernährung, benötigen die Tiere zur Rekonvaleszenz häufig Zeiten von mehreren Monaten.

Ein 1900 an der Beresowka aufgefundenes und mit Weichteilen erhaltenes Mammut hatte von starken Blutergüssen begleitete Frakturen eines Oberarms und von Beckenknochen, die ohne Zweifel zum Tode führten. Vielleicht hatte das Tier versucht, eine Uferböschung hinabzusteigen, um am Flusse zu trinken, wobei der Durst, bei seinem grossen Wasserbedarf, ein unvorsichtiges Verhalten begünstigt haben mag.

Es wurde bereits angeführt, dass am Ende der letzten Kaltzeit das Klima und damit die Umwelt sich mehrfach kurzfristig geän-

dert haben, was die Tiere nötigte, sich immer wieder auf andere Lebensbedingungen einzustellen.

In den vegetationsarmen kalten Zeitphasen konnte der Wind Staub und Sand verblasen, wodurch Löss und Dünen abgelagert wurden. Dadurch wurden die Pflanzen von schmirgelartig wirkenden Mineralkörnern überkleidet, was zu einem verstärkten Abrieb der Backenzähne – vor allem bei der mahelnden Kaubewegung der Elefanten – führen musste. Hierdurch wurden die Zähne besonders schnell abgekaut.

In den Zeiten eines wärmeren und auch niederschlagsreicheren Klimas bewuchsen viele vorher vegetationslose Flächen, wodurch der äolische Sand- und Staubtransport sich verringerte oder auch ganz aufhörte, Änderungen, die sich in nicht sehr langen Zeiten vollzogen. Einmal wurden die Zähne schneller, ein anderes Mal langsamer abgenutzt. Abrasion und Zahnnachschub mussten jedoch miteinander übereinstimmen. War dies nicht der Fall, kam es zu Fehlbildungen der Gebisse, was zu einer unzureichenden Ernährung, zur Schwächung und schliesslich zum Tode der Tiere führte.

UKRAINTSEVA (1985) hat, worauf bereits hingewiesen wurde, bei der Untersuchung des Mageninhalts von Grosssäugern, die mit Weichteilen erhalten waren, festgestellt, dass in Sibirien während der wärmeren Zeitphasen die Ernährung ungünstiger war, als während der kalten Abschnitte. Die sommerliche und winterliche Todesrate der Grosssäuger hat somit während der wärmeren Zeiten zugenommen. Dies mag zum Erlöschen einiger Tierarten, wie Mammot und Wollnashorn, und zur Reduzierung von *Bison*, *Ovikos* und *Saiga* beigetragen haben.

Die Hypoplasien an den Molaren der Elefanten geben in vielen Fällen Auskunft über den Ernährungs- und Gesundheitszustand. Auf den Molaren der Waldelefanten der thüringischen Travertin-Fundstellen sind nur in Einzelfällen tiefe, krankheitsbedingte Rillen zu erkennen. Der Gesundheitszustand dieser Faunen war zumeist zufriedenstellend. Die überwiegende Zahl der Zähne zeigt jedoch sehr schwache, ganz regelmässige wellenförmige Einsenkungen, die wohl so zu deuten sind, dass das Deckzement in einem jahreszeitlichen, vielleicht Sommer-Winter-Rhythmus, abgeschieden wurde.

Tiefe, durch Erkrankung oder unzureichende Ernährung entstandene Rillen finden sich dagegen vermehrt an den Mammutzähnen, vor allem von solchen Tieren, die kurz vor oder kurz nach einer wärmeren Phase gelebt haben.

Die Grosssäuger, die sich im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung immer mehr einer subarktischen bis arktischen Umwelt angepasst hatten, waren bei mehrfachen, kurzfristigen Änderungen der Lebensbedingungen besonders gefährdet, zumal wenn sie, wie Elefanten und Nashörner, einen sehr grossen Bedarf an vollwertiger Nahrung hatten. Somit ist es nicht weiter verwunderlich, dass diese Tiere den Wechsel von Pleistozän zu Holozän nicht überlebt haben.

samenvatting

In het eerste gedeelte van dit artikel geeft de auteur voorbeelden van het uitsterven van diersoorten tijdens oudere geologische perioden. De oorzaak hiervan wordt gezocht in het feit dat zeer sterk aangepaste diersoorten veranderingen in het biotoop niet of nauwelijks kunnen volgen door verdere aanpassing.

In het tweede gedeelte wordt het uitsterven van diersoorten in het Laat Pleistocene besproken. Het afwisselen van koude en warme perioden zou van invloed zijn geweest op het voorkomen van verschillende diersoorten in verschillende gebieden tijdens deze periode.

In het bijzonder wordt ingegaan op het uitsterven van de mammoet en de wolharige neushoorn. Deze dieren hebben een grote voedselbehoefte. Tijdens de warme perioden van het Laat Pleistocene is er minder voldoende voedsel voorradig. Daardoor neemt het geboortecijfer af en het sterftecijfer toe, wat een vermindering van het aantal individuen tot gevolg heeft. Bovendien heeft het verminderde voedselaanbod een afname van de grootte van de dieren tot gevolg. De meervoudige afwisseling van koude en warme perioden met een afwisselend vochtiger en droger klimaat zou de dieren te weinig tijd gegeven hebben zich aan de veranderende omstandigheden aan te passen.

Het derde gedeelte is toegespitst op het gebit van de olifanten en de conclusies die daaruit getrokken kunnen worden.

Olifanten kunnen hun plantaardige voedsel in hun toch lange darmkanaal slecht verteren. Daarom is een goede voorbereiding van het voedsel op het verteringsproces noodzakelijk. Hiertoe wordt het voedsel zeer klein gemalen en goed met speeksel doordrenkt.

De evolutie van de olifantskiezen wordt beschreven van de knobbelkiezen van de mastodont tot aan de 'moderne' mammoetkiezen met lamellen. Afwijkingen aan de morphologie van de kiezen zouden veroorzaakt kunnen

worden door ontoereikende voeding, stofwisselingsziekten, darminfecties en vitaminegebrek. Ook wordt de 'horizontale tandwisseling' van olifanten besproken.

Door vergelijking van de tweede en derde molaren van verschillende vindplaatsen - in ouderdom variërend van Vroeg- tot Laat Pleistoceen - komt de auteur tot de volgende conclusies:

1. Bovenkaaksmolaren zijn in het algemeen hoger dan de vergelijkbare onderkaaksmolaren.
2. onderkaaksmolaren zijn in het algemeen langer dan de vergelijkbare molaren in de bovenkaak.
3. *Mammuthus meridionalis* heeft duidelijk de laagste molaren. Hun lengte wordt overtroffen door de molaren van sommige bosolifanten en middenpleistocene steppe-mammoeten.
4. Hoogte en lengte van de molaren verhouden zich normaal gesproken congruent; d.i. een zelfde toename in de hoogte als in de grootte (*Mammuthus meridionalis* wijkt hier af).
5. Tijdens het Midden- en Laat Pleistoceen variëren de olifantenmolaren in grootte.
6. Het hoger worden van de molaren van *Mastodon*, *Mammuthus meridionalis*, *M. trogontherii* tot *M. primigenius* kan verklaard worden als een aanpassing aan harder voedsel, waardoor het afslijtingsproces sneller verloopt.

Tenslotte noemt de auteur oorzaken die aan het uitsterven hebben bijgedragen:

- Ziekten als miltvuur, leveraandoeningen en als belangrijkste, stofwisselingsstoornissen;
- Het zich telkens weer aan de veranderde omstandigheden moeten aanpassen;
- Discrepancie tussen de aanmaak en het afslijten van de molaren (snellere afslijting tijdens de koude perioden doordat de vegetatie met zand overdekt was), waardoor afwijkingen aan de molaren ontstonden. Dit had een minder goede voedselvoorbereiding tot gevolg, waardoor de dieren verzwakten en eerder doodgingen;
- Een ongunstige voedselvoorziening tijdens de warme perioden.

Morphologische afwijkingen aan de molaren van olifanten komen juist voor bij de dieren die kort voor of vlak na een warme periode hebben geleefd.

De grote zoogdieren hebben, zoals uit het voorgaande blijkt, het meest te lijden gehad van de meervoudige, kortstondige afwisselingen van warme en koude perioden. Het is vol-

gens de auteur dan ook niet verwonderlijk, dat juist zij de overgang van het Weichselien, de laatste ijstijd, naar het Holoceen niet hebben overleefd.

LITERATUR

- ABEL, O., 1922: Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. Jena, 1-643
- GUENTHER, E.W., 1954: Die diluvialen Elefantenzähne aus dem Nord-Ostsee-Kanal. Meyniana, 2, 34-69. Kiel
- GUENTHER, E.W., 1971: Die Fauna von Achenheim-Hangenbieten im Elsass und ihre Aussage zur Altersdatierung der Lössprofile. Quartär, 22, 55-71. Bonn
- GUENTHER, E.W., 1986/1987: Mammute und ihre Kümmerformen von Eurasien bis Mexiko. Quartär, 37/38. Bonn
- SCHÜTRUMPF, R., 1967: Die Profile von Loopstedt und Geesthacht in Schleswig-Holstein. Ein Beitrag zur vegetationsgeschichtlichen Gliederung des jüngeren Pleistozäns.
- SERET, G., 1985: Die eiszeitlichen Vergletscherungen der lothringischen Vogesen und ihre Stratigraphie. Deutscher Quartärver. 22. wissenschaftl. Tagung in Freiburg i.Br. Sept. 1985. Exkursion V: 15-97. Hannover
- UKRAINTSEVA, V.V., 1979: Vegetation of warm Intervals of the late Pleistocene and the Extinction of some large Herbivorous Mammals. Bot.J., 64, 3, 318-330
- UKRAINTSEVA, V.V., 1985: Forage of the large Mammals of the Epoch of the Mammoth. Acta Zool. Fennica, 170, 215-220. Helsinki
- WILLIAMS, J.H., 1952: Hmit Ma Oh. Wien, 1-231

ANSCHRIFT DES AUTORS:

Prof. Dr. Ekke W. Guenther
Lehenhof
7801 Ehrenkirchen 2
b. Freiburg i.Br.
B.R.D.