

Die Mittelwürm-Warmzeit in Mitteleuropa. Neue Erkenntnisse über das Klima der letzten 70.000 Jahre.

Gernot Rabeder¹  | Doris Döppes² | Nadja Kavcik-Graumann¹  | Gerhard Withalm¹ 

¹ Universität Wien, Institut für Paläontologie, Josef-Holaubek-Platz 2 (UZA II), 1090 Wien, Österreich

² Reiss-Engelhorn-Museen, Zeughaus, C5, 68759 Mannheim, Deutschland

✉ gernot.rabeder@univie.ac.at



Published | 15.07.2026

© 2026 The Author(s)

This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC-BY 4.0), which permits unrestricted use, distribution and reproduction in any medium, provided the original authors and source are properly credited. Images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons license, unless indicated otherwise in the credit line at the material. If material is not included in the article's license, permission is to be obtained directly from the copyright holder.

Published by

Museum Burg Golling
Markt 1
5440 Golling an der Salzach
Austria
office@museumgolling.at
www.museumgolling.at

Abstract

Over 300 age determinations of fossilised mammal remains from European caves and river sediments show that the climatic conditions of the Middle Würmian period, approximately 65,000 to 25,000 years ago, can be reconstructed. The numerous cave bear remains are a particularly important indicator of past climate conditions in the Alps; over 200 remains from 39 Alpine bear caves have been radiocarbon-dated. Cave bears became extinct around 25,000 years ago, but their herbivorous diet is known. Their preferred habitat was mixed forest, dominated by deciduous trees, which reached up to 2,700 m a.s.l. during this period. The altitude of the cave site and the geological age of the fossil bears allow for a reliable estimation of the climatic conditions during the time of the cave bears, particularly with regard to average minimum temperatures. New datings of hippopotamus and hyena remains show that the lowlands of Central Europe were warm enough for these tropical and subtropical animals for around 30,000 years. These thermophilic mammals disappeared from Europe at roughly the same time. The correlations with fossil plants from lake sediments, the Milankovitch curve of solar irradiance and the oxygen isotope curves from the Greenland ice sheet are analysed in detail.

Kurzfassung

Über 300 Altersbestimmungen fossiler Säugetierreste aus europäischen Höhlen und Flusssedimenten zeigen, dass der Klimacharakter der Mittelwürm-Zeit vor etwa 65.000 bis 25.000 Jahren rekonstruierbar ist. Als Klimazeugen für die Alpen können vor allem die vielen Höhlenbären genannt werden, von denen über 200 absolut datierte Reste aus 39 alpinen Bärenhöhlen vorliegen. Die pflanzenfressenden Höhlenbären starben vor etwa 25.000 Jahren aus, ihr Speiseplan ist jedoch bekannt. Sie lebten in Laubmischwäldern, die während ihrer Zeit teilweise bis über 2.700 m Seehöhe hinauf reichten. Die Höhenlage der Fundhöhle sowie ihr geologisches Alter erlauben eine fundierte Abschätzung der klimatischen Bedingungen zur Zeit der Höhlenbären, insbesondere hinsichtlich der durchschnittlichen Mindesttemperaturen. Neue Datierungen von Flusspferd- und Hyänen-Funden belegen, dass Mitteleuropas Niederungen rund 30.000 Jahre lang warm genug für diese tropischen und subtropischen Tiere waren. Diese wärmeliebenden Säugetiere verschwanden etwa zeitgleich aus Europa. Die Zusammenhänge mit fossilen Pflanzen aus Seesedimenten, die Milankovitch-Kurve der Sonneneinstrahlung und den Sauerstoffisotopen-Kurven aus dem Grönlandeis werden dabei ausführlich analysiert.

1 | Einleitung

1.1 | Kurzer historischer Überblick

Das Mittelwürm bezeichnet eine rund 40.000 Jahre andauernde Periode im Alpenraum sowie in den angrenzenden Gebieten, welche von etwa 65.000 bis 25.000 Jahren vor unserer Zeit gedauert hat. Die entsprechende Periode im nördlichen Mitteleuropa trägt die Bezeichnung Mittel-Weichsel.

Im ursprünglichen Schema der alpinen Eiszeiten (PENCK & BRÜCKNER, 1909) gab es nur Glaziale und Interglaziale. Die letzte Glazial-Zeit, das Würm-Glazial, wurde als einheitliche Kaltzeit gesehen. Die Idee eines etwas wärmeren Abschnittes innerhalb des Würm-Glazials entstand in den folgenden Jahren allmählich. Stagnierendes Wachstum des Würm- und des Weichsel-Eises, Verlehmszonen in Niederösterreich (Paudorf) und erste absolute Altersdaten von Holzkohle aus den fossil führenden Schichten der Salzofenhöhle (2.005 m, Totes Gebirge) haben unter anderem zu der Feststellung geführt: »Das Klima im Mittelwürm war im Durchschnitt ziemlich kühl mit wärmeren und kälteren Abschnitten« (GROSS, 1964: 187). Zu ähnlichen Ergebnissen war WOLDSTEDT (1962) aus der Analyse von Löss-Profilen gekommen (Abb. 1-2). Im Folgenden werden die ersten Ansätze zur grafischen Darstellung des Mittelwürms anhand von schematischen Kurven miteinander verglichen.

WOLDSTEDT (1962) schätzte die Dauer des Mittelwürms auf fast 30.000 Jahre (etwa 53.000 bis 24.000 Jahre vor heute), was den aktuellen Erkenntnissen näherkommt als die Schätzung von Gross (ca. 49.000 bis 32.000 Jahre vor heute). Beiden Schemata ist gemeinsam, dass die Schätzung der Juli-Temperatur mit »kalt bis kühl« (WOLDSTEDT, 1962) bzw. »subarktisch bis boreal« (GROSS, 1964) weit unter den heute aus zahlreichen ¹⁴C-Daten und biologischen Daten erhobenen Temperaturwerten liegen (NAGEL et al., 2023; RABEDER et al., 2025). Gegenüber den alten Klimavorstellungen von PENCK und BRÜCKNER (1909) und vielen anderen Autoren waren die Artikel von Woldstedt und Gross aber bahnbrechend.

1.2 | Mittelwürm und Milankovitch-Kurve: gegenseitige Bestätigung

Die sogenannte Insolationskurve (= Sonneneinstrahlungs-Kurve) wurde von Milutin Milankovitch in der ersten Hälfte des 20. Jh. entwickelt und in einer umfangreichen Monografie veröffentlicht (MILANKOVITCH, 1941). Die Intensität der Sonnenbestrahlung der Erdoberfläche wurde nach den drei Erdbahnparametern der Neigung der Erdachse zur Erdbahn (Ekliptik-Schiefe), Exzentrizität der Erdbahn und dem Wandern des Frühlingspunktes (Präzession) errechnet. Für den Zeitraum des Zeitabschnittes von ca. 65.000 bis 25.000 Jahre vor heute, den wir heute Mittelwürm bzw. Mittelweichsel nennen, ergaben die Berechnungen, dass das Klima wesentlich wärmer als heute war (Abb. 3).

Im Vergleich des Milankovitch-Modells (MILANKOVITCH, 1941) mit dem Modell von GROSS (1964) ergibt sich eine überraschend enge Übereinstimmung des Zeitabschnittes, obwohl Gross die Schriften von Milankovitch offensichtlich nicht berücksichtigt hat. Auch von den meisten anderen Quartärgeologen wird die Milankovitch-Theorie negiert oder abgelehnt.

Viele Geologen sahen in der auf Grund von astronomischen Beobachtungen und Berechnungen erstellten Kurve eine zu geringe Übereinstimmung mit der Eiszeitgliederung nach PENCK und BRÜCKNER (1909), weil die astronomische Kurve nicht nur vier alpine Kaltzeiten (Günz, Mindel, Riss und Würm) enthält, sondern für die letzten 500.000 Jahre neun Glaziale: Würm 1, 2 und 3, Riss 1 und 2, Mindel 1 und 2 sowie Günz 1 und 2 (MILANKOVITCH, 1941: 613).

In jüngster Zeit wird die Milankovitch-Theorie auch kritisiert, da sie für die Abschnitte des älteren Holozäns und des jüngeren Pleistozäns auch warme Phasen errechnet hat. Diese Kritik ist möglicherweise ideologisch geprägt und stützt sich ausschließlich auf Ergebnisse der Sauerstoffisotopen-Analyse, während sie die umfangreichen paläontologischen Daten außer Acht lässt. Tatsächlich bestehen weitgehende Übereinstimmungen mit den großen Mengen an paläontologischen Daten. Dies gilt besonders für das Mittelwürm, was die Richtigkeit der Milankovitch-Kurve für den jüngeren Zeitraum des Pleistozäns untermauert, wie im Folgenden ausgeführt wird.

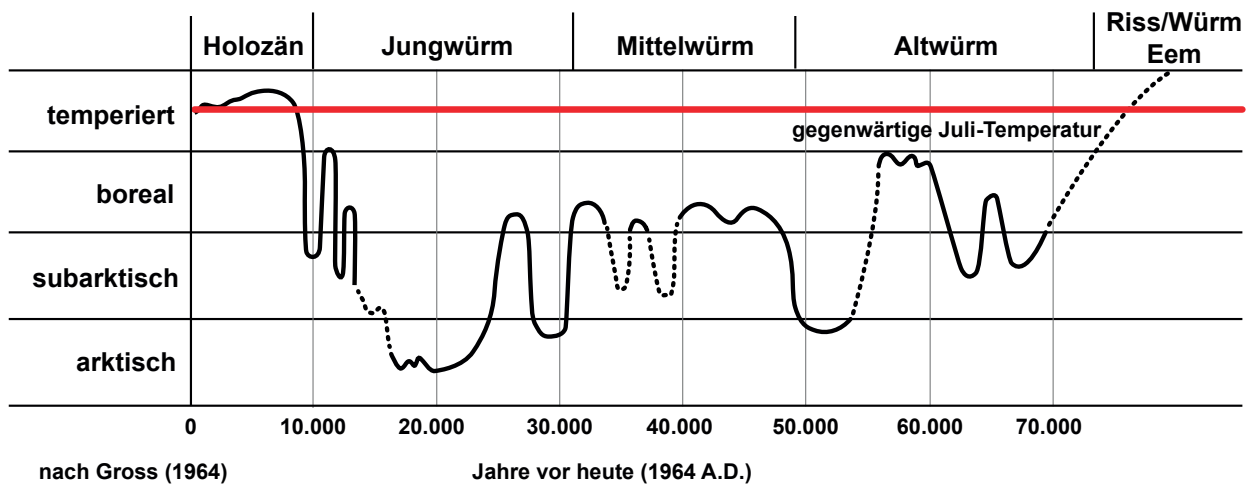


Abb. 1 | Schematische Paläotemperatur-Kurve basierend auf Schätzungen der Juli-Mitteltemperatur der letzten Eiszeit nach Gross 1964: 196, Abb. 1.

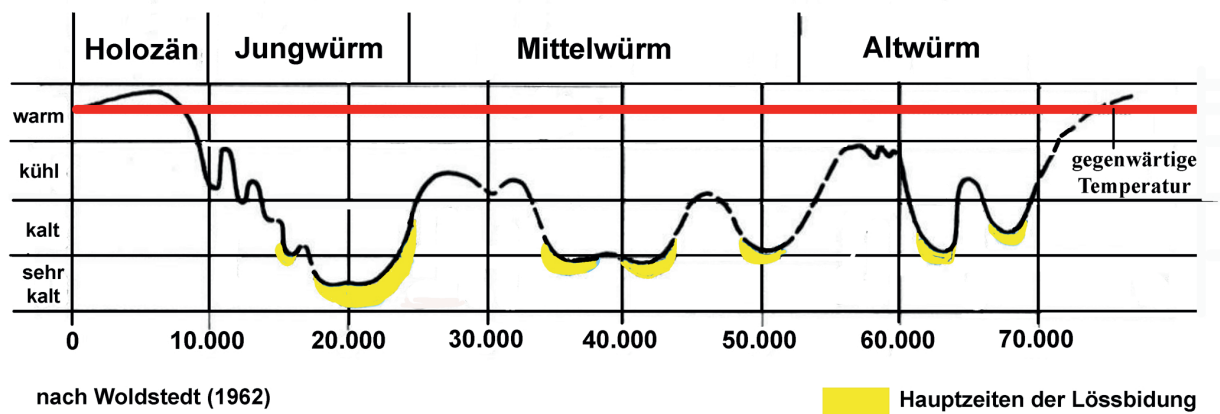


Abb. 2 | »Schematische Kurve, den (roh geschätzten) Temperaturgang der letzten Eiszeit verdeutlichend. Gelb: Hauptzeiten der Lößbildung« nach WOLDSTEDT, 1962: 121, Abb. 1.

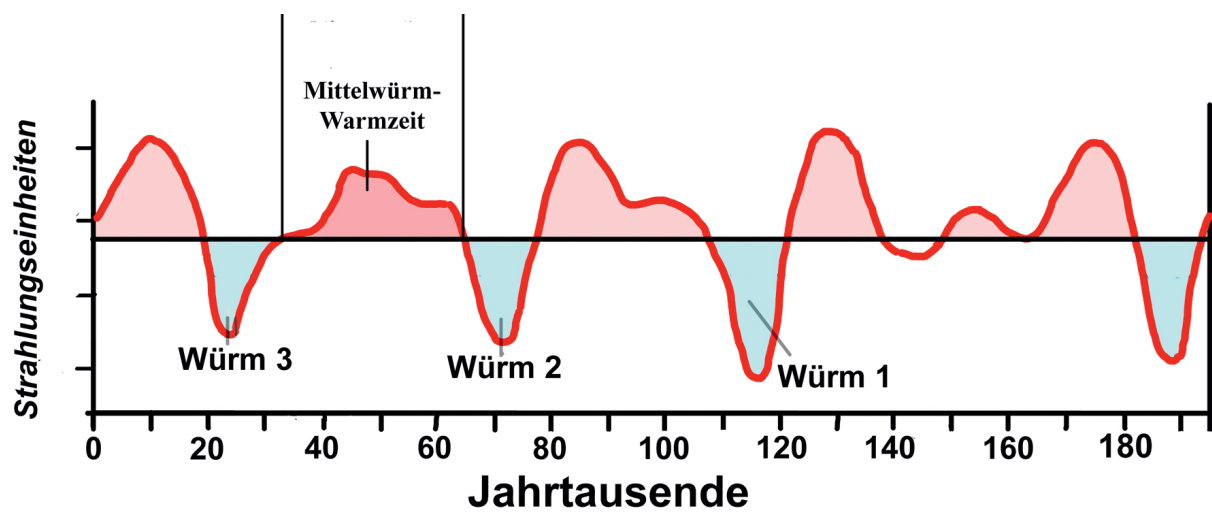


Abb. 3 | Verlauf der sommerlichen Sonnenbestrahlung der letzten 190.000 Jahre auf der nördlichen Erdhalbkugel auf 65° nördlicher Breite nach MILANKOVITCH (1941: Abb. 55).

1.3 | Die alpine Höhlenbärenzeit

Höhlenbären waren reine Pflanzenfresser, die für das Leben im Hochgebirge angepasst waren. Ausreichend energiehaltige Pflanzenkost und Höhlen zum Überwintern waren die Voraussetzungen für ein Leben im Hochgebirge. Das massenhafte Vorkommen von Höhlenbären-Resten in den Hochgebirgshöhlen bis in Höhenlagen um 2.800 m Seehöhe sind untrügliche Klimazeugen der Vergangenheit (DÖPPES et al., 2011, 2018). Höhlenbären ernährten sich hauptsächlich von Blättern und Kräutern, wie sie im Laubmischwald vorkommen. Die Höhenlage der höchstgelegenen Bärenfundstelle, der Conturineshöhle auf 2.775 m Seehöhe, lässt darauf schließen, dass die Obergrenze des Mischwaldes – auch »Buchengrenze« genannt – während der Zeit der Höhlenbären viele hundert Meter höher lag als in der Gegenwart. Es gibt inzwischen mehr als 100 Datierungen von Höhlenbärenknochen, die aus Höhlen oberhalb der heutigen Buchengrenze von 1.200 m stammen (RABEDER et al., 2025: Abb. 1). Die Höhlenbärenzeit im Hochgebirge begann vor etwa 65.000 Jahren und endete vor ca. 25.000 Jahren, was dem Verlauf der Milankovitch-Kurve nahekommt (Abb. 3).

Es gibt auch zahlreiche »älter-als-Daten« von Überresten alpiner Höhlenbären, die vermuten lassen, dass sie aus der Zeit vor 50.000 Jahren stammen – einem Zeitraum, der von der ¹⁴C-Methode nicht erfasst werden kann. Genetische Analysen und Uran-Serien-Datierungen zeigen, dass diese Höhlenbärenreste nicht aus einer älteren Warmzeit, wie z.B. dem Riss-Würm-Interglazial stammen, sondern aus dem frühen Mittelwürm zwischen 50.000 und 65.000 Jahren (RABEDER et al., 2025: Abb. 1). Allerdings ist die Menge an genetischen Daten derzeit noch gering.

Fossilien stenöker Tiere, also Arten mit geringer Toleranz gegenüber Umweltveränderungen, belegen, dass tierische Fundstücke die klimatischen Erkenntnisse aus Geologie und Astronomie sinnvoll ergänzen oder gegebenenfalls korrigieren können. Die taxonomische sowie die chronologische Bestimmung fossiler Höhlenbärenreste liefert somit unabhängige Hinweise dafür, dass in der alpinen Mittelwürm-Periode deutlich wärmere Sommerbedingungen herrschten, als bisher angenommen wurde.

1.4 | Hyänen als Klimazeugen

Höhlenhyänen sind schon lange als Bewohner europäischer Höhlen bekannt. Sie unterscheiden sich weder im Skelett noch in der Genetik von den heute in Afrika lebenden Tüpfelhyänen (*Crocota crocuta*). Da fossile Hyänenreste in manchen Höhlen zusammen mit Resten von borealen, sprich kaltzeitlich angepassten, Tieren wie Rentieren, Lemmingen und Mammuts vorkommen, wurde auch für die Hyänen der europäischen Höhlen ein borealer Charakter angenommen. Sie erhielten den Status einer eigenen Art (*Hyaena spelaea* Goldfuss 1823) mit dem deutschen Namen »Höhlenhyäne« und wurden oft auf bildlichen Darstellungen in einer verschneiten Umgebung gezeigt. Weil die rezenten Verwandten, die Tüpfelhyänen *Crocota crocuta*, heute ausschließlich in tropischen und subtropischen Regionen leben, gelten ihre Fossilien als Anzeiger für ein warmes und trockenes Klima, wie es heute in Halbwüsten, Savannen und lichten Wäldern Afrikas vorherrscht. Diese Aussage wird durch die Tatsache untermauert, dass die Beutetiere dieser Hyänen, wie der Halbesel (*Equus hemionus*), heute nur in subtropischen und tropischen Halbwüsten sowie Steppen zu finden sind (NAGEL et al., 2018). Höhlenhyänen sind aus zahlreichen Höhlen Mitteleuropas beschrieben worden. In den Alpen sind typische Hyänenhöhlen bis in eine Seehöhe von 600 m bekannt (DÖPPES & RABEDER, 1997). In jüngerer Zeit sind viele Altersbestimmungen von fossilen Hyänen aus dem östlichen Mitteleuropa und den Alpen publiziert worden: die Mittelwerte der AMS-Analysen haben Werte zwischen 49.100 und 31.400 Jahre v.h. (calBP) ergeben (STUART & LISTER 2013, NAGEL et al., 2018, KRAJCARZ et al., 2023). Einige »älter als-Daten« (> 50.000 BP) lassen vermuten, dass die ältesten Hyänenreste aus den Höhlen Mitteleuropas und aus der Zeit vor 50.000 Jahren stammen. Hyänen der Art *Crocota crocuta* leben heute ausschließlich in Afrika südlich der Sahara unter tropischen und subtropischen Klimabedingungen mit Temperaturen, deren Mittelwerte mindestens 10 °C über den heutigen Temperaturen in Mitteleuropa liegen.

1.5 | Wollhaarmammute und Rentiere im Mittelwürm

Rentiere, Elefanten, Wisente, Elche etc. haben eine migratorische Lebensweise, d.h. sie wandern jahreszeitlich hauptsächlich aus Gründen der Ernährung über große Strecken und können somit in ver-

schiedenen Klimazonen leben. Als Klimazeugen sind diese großen Pflanzenfresser nur beschränkt zu verwenden, es sei denn, dass sie Bereiche des Hochgebirges oder des Polargebietes aufsuchen, die ihnen nach heutigen Bedingungen nicht genügend Nahrung bieten würden. Als Beispiele seien die Elche und Wisente im Holozän der Alpen genannt (NAGEL et al., 2023; RABEDER et al., 2026). Rentiere (*Rangifer tarandus*) sind extreme Migratoren, die jährlich Strecken von über 10.000 km zurücklegen können und aufgrund ihrer migratorischen Lebensweise nicht als Klimazeugen zu verwenden sind.

Auch Wollhaarmammute (*Mammuthus primigenius*) lebten migratorisch und haben wahrscheinlich wie heutige Elefanten (BINDI et al., 2011) saisonale Wanderungen von mehreren tausend Kilometern zurückgelegt. Aus den großen Mengen von neuen Radiokarbondaten (DE JONG, 2016) ist zu erkennen, dass die Mittelwürm-Periode die »Große Mammutzzeit« in Europa war. Auch aus den Alpen sind Mammutfunde bekannt geworden, deren Alterswerte (durchwegs ¹⁴C-Daten) sich über fast den ganzen Zeitraum des Mittelwürm verteilen (Abb. 4). Bis jetzt gibt es nur neun finite Alterswerte zwischen rund 46.000 und 31.000 Jahren vor heute aber auch sechs »älter-als-Werte« an der Datierungsgrenze, die dafürsprechen, dass Wollhaarmammute auch in der Zeit vor 50.000 Jahren (calBP) die Alpen aufgesucht haben (KRUTTER, 2019; SPÖTL et al., 2018).

Das zeitlich gemeinsame Vorkommen von Wollhaarmammut und Höhlenbär in den Alpen muss der neuen Datenlage entsprechend diskutiert werden. Höhlenbären lebten über 30.000 Jahre lang in den Hochalpen (RABEDER et al., 2025: Abb. 1), sogar in Höhen über 2.700 m Seehöhe – ein Hinweis auf ein deutlich wärmeres Klima als heute. Ihre Lebensweise war sesshaft (sedentär), da sie an ihre Wohnhöhle gebunden waren, die ihnen das Überleben während der Wintermonate ermöglichte und jahreszeitliche Wanderungen ausschloss. Wollhaarmammute hingegen lebten migratorisch. Ihre dichte Behaarung, wie sie sich an sibirischen »Eisleichen« erhalten hat, deutet auf eine Anpassung an die subpolare Tundra hin, aber nicht darauf, dass sie das ganze Jahr über genug Nahrung in der Arktis finden konnten.

Aktuelle Altersbestimmungen von Mammutknochen zeigen, dass diese Tiere auch in Regionen vorkamen, die durch warm-gemäßigte bis subtropische Vegetation geprägt waren – also Lebensräume, in denen ebenso Höhlenbären und Flusspferde lebten. Diese Diskrepanz lässt sich durch die migratorische Lebensweise der Wollhaarmammute erklären: Abhängig von den Jahreszeiten wechselten sie ihren Lebensraum. Während des Winters hielten sie sich in frostfreien Gebieten der Alpen und im Rheintal auf. Im Frühjahr wanderten sie in nördlichere Regionen, wo das längere Tageslicht zu einem vermehrten Pflanzenwachstum führte. Auf Grundlage dieser Erkenntnis ist das bisherige Bild des Wollhaarmammuts als Kaltsteppenbewohner, der durch den Schnee stapft und sich von der kargen Tundren-Vegetation aus Moosen, Flechten, Gräsern und Zwergsträuchern ernährt, zu überdenken. Während der Mittelwürm-Periode hatten die Wollhaarmammute in den Alpen die gleichen Nahrungsquellen wie Höhlenbären. Neben Kräutern und Blättern von Laubbäumen stand ihnen insbesondere Gras als wesentliche Nahrung zur Verfügung. Da Wollhaarmammute wandernde Tiere waren, können ihre fossilen Überreste nicht als Belege für ein kühles Klima herangezogen werden.

1.6 | Flusspferde im Oberrheingraben

Für große Überraschungen sorgten die zahlreichen Altersbestimmungen von Knochenresten des Flusspferdes (*Hippopotamus amphibius*) aus den Schotter- und Sandgruben im Oberrheingraben in Baden-Württemberg (ARNOLD et al., 2025). Die ¹⁴C-Datierung erfolgte mit der AMS-Methode und erbrachte für 20 Knochenproben kalibrierte Alterswerte (calBP) zwischen rund 48.000 und 32.000 Jahren vor heute, acht Proben ergaben einen »älter-als-Wert« von > 49.000 Jahren vor heute. Flusspferde lebten in Mitteleuropa mindestens 16.000 Jahre lang, wobei diese Zeitspanne größtenteils mit der sogenannten europäischen Hyänenzeit (von etwa 49.000 bis 31.000 Jahren vor heute) sowie mit der Periode der hochalpinen Höhlenbären zusammenfiel, die zwischen ungefähr 51.000 und 32.000 Jahren die Alpenregionen oberhalb von 2.000 m Seehöhe besiedeln konnten (RABEDER et al., 2025). Das Großflusspferd (*Hippopotamus amphibius*), das genetisch eng mit den fossilen Flusspferden aus dem Oberrheingraben verwandt ist (ARNOLD et al., 2025), lebt in der Gemeinschaft und hält sich immer in der Nähe von Flüssen oder Seen auf. In diesen Gewässern finden die Paarung und die Geburt der Jungen statt (LEWISON & PLUHÁČEK, 2017). Den Tag verbringen diese Tiere aufgrund ihrer thermo-

regulatorischen Bedürfnisse im Wasser, während sie nachts an Land auf Nahrungssuche gehen und hauptsächlich unterschiedliche Grasarten, Kräuter sowie Blätter fressen. Es entstehen Weideflächen mit charakteristischen Pflanzengemeinschaften. Entlang der von Flusspferden regelmäßig genutzten Pfade entstehen neue Rinnen, kleine Tümpel und Wasseradern. Die Nährstoffe, die sie über ihren Kot ausscheiden, kurbeln die Gewässerbiotope an (VOYSEY et al., 2023).

Vorausgesetzt, die klimatischen Bedürfnisse der fossilen Flusspferde waren ähnlich wie jene der heutigen Großflusspferde, war das Klima im Mittelwürm so mild, dass die Flüsse nicht zufror und ihre Ufer das ganze Jahr frei von Eis und Schnee waren. Flusspferde leben heute ausschließlich in Afrika südlich der Sahara unter tropischen und subtropischen Klimabedingungen mit Temperaturen, die mindestens 10 °C über den heutigen Temperaturen in Mitteleuropa liegen.

1.7 | Sauerstoff-Isotopen-Kurve aus Eisbohrkernen

Die durch das Verhältnis der Sauerstoffisotope ermittelte »Klimakurve« des Pleistozäns weist in ihrer Rhythmik teilweise Übereinstimmungen mit der Penck'schen Gliederung und der Milankovitch-Kurve auf. Bei der Intensität warmer und kalter Phasen im terrestrischen Bereich gibt es jedoch deutliche Widersprüche zu paläontologischen und physikalischen Daten, wie bereits mehrfach angemerkt wurde (HILLE & RABEDER, 1986; DÖPPES & RABEDER, 1997; NAGEL et al., 2018; 2023; RABEDER et al., 2025). Während des Mittelwürms weisen die Sauerstoff-Isotopen-Kurven niedrige $\delta^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ -Werte zwischen -37 und -42 ‰ auf, was auf durchschnittliche Temperaturen von etwa 3 °C bis 9 °C unter dem heutigen Niveau hinweisen würde (RABEDER et al., 2025: Abb. 2). Bei solchen Temperaturen könnten weder Höhlenbären in 2.800 m Seehöhe noch Flusspferde im Oberrheingraben leben. Auch das Vorkommen von heute subtropischen Elementen wie Hyänen und Halbeseln in den Höhlen wäre nicht erklärbar. Die Analyse der Sauerstoffisotope ^{18}O und ^{16}O ist zur Rekonstruktion früherer Temperaturen in terrestrischen Regionen nur begrenzt einsetzbar, da die mehrfach verwendete »Oice-T-Beziehung«, die Beziehung zwischen dem ^{18}O -Gehalt und der Oberflächentemperatur, sich nicht als direkter Temperaturproxy erwiesen hat (HUBER et al., 2006). Eine Kalibrierung der $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ -Kurve als Temperaturverlauf des Mittelwürms müsste umfangreiche paläontologische Daten berücksichtigen, die auf eine abweichende Darstellung des Klimaverlaufs hinweisen.

1.8 | Hamster im alpinen Mittelwürm

Fossile Reste des Feldhamsters (*Cricetus cricetus*) aus alpinen Höhlen sind schon seit Längerem bekannt. Hamster-Fundstellen sind nicht nur aus Höhlen des Hügellandes der Voralpen bekannt, sondern auch aus dem Hochgebirge: aus der Schlenkendurchgangshöhle (1.590 m) in der Osterhorngruppe und aus der Brieglersberghöhle (1.960 m) im Toten Gebirge an der steirisch-oberösterreichischen Grenze. Direkt absolut datiert sind zwei Hamsterkiefer aus der Schlenkendurchgangshöhle mit ca. 36.000 und 37.000 Jahren vor heute (calBP), während der Hamster in der Brieglersberghöhle aus der Höhlenbärenschiefer stammt, die mit ca. 49.000 Jahren vor heute datiert ist. Feldhamster gelten als Anzeiger für ein warmes trockenes Klima, da sie heute am Rand der Alpen nur in Gebieten unter 350 m Seehöhe leben (NAGEL et al., in prep.). Die heutige Höhenbegrenzung der Hamsterverbreitung in den Alpen hängt offensichtlich mit der Schneelage und somit mit der Niederschlagsmenge zusammen. Als Hamster in den Hochalpen lebten, herrschte dort ein deutlich wärmeres und trockeneres Klima als heute.

1.9 | Alpine Flora im Mittelwürm

Die Kenntnis der alpinen und perialpinen Flora zur Zeit des Mittelwürm ist verhältnismäßig gering. Das liegt hauptsächlich daran, dass die Erhaltungsbedingungen für Pflanzenreste in Höhlen ungünstig sind. Im Gegensatz zu Knochen und Zähnen sind Blätter und Rinde, aber auch Holz nicht mineralisiert. Alle Pflanzenteile werden im feuchten Höhlenklima vor allem durch Pilze und Mikroorganismen rasch zerstört. In seltenen Fällen können fossile Pollenkörner im Höhlenlehm erhalten sein. Aus einigen Bärenhöhlen (Ramesch-Knochenhöhle, Brieglersberghöhle, Salzofenhöhle) des Toten Gebirges wurden Proben entnommen, die fossile Pollen oder Holz enthielten. Einige wärmeliebende Elemente sprechen für ein relativ warmes Klima, absolute Altersbestimmungen liegen aber nicht vor (DÖPPES &

RABEDER, 1997). Außerhalb von Höhlen sind es vor allem Seesedimente, in denen Pflanzenreste über einen längeren Zeitraum erhalten bleiben. Aufgrund der spätglazialen Vereisung (letzteiszeitliches Maximum) sind fossilführende Seeablagerungen in den Alpen kaum vorhanden. Fast alle Alpenseen sind erst postglazial entstanden.

Im Voralpenbereich sind zwei Profile in Seeablagerungen beschrieben worden, die warmzeitliche Floren enthalten und für eine Parallelisierung mit der durch Höhlenfossilien belegten Mittelwürm-Warmzeit in Frage kommen. Im Profil des Mondsees wurde ein Süßwassermergel mit Resten von Eichen, Hainbuchen, Linden und anderen Elementen des Eichenlaubmischwaldes dem Riss-Würm-Interglazial (130.000 bis 115.000 BP) zugeordnet (KLAUS, 1975).

Dies könnte aus heutiger Sicht aus diesen Gründen passiert sein:

1. Wegen des Fehlens von absoluten Daten. »Zwei Radiokarbondatierungen von Hölzern aus dem Mondseeprofil Abschnitt 6 und 7 lagen außerhalb der Erfassbarkeit der Messapparatur« und ergaben nur »älter-als-Werte« von > 35.000 BP.
2. Wegen der Nichtbeachtung der Sonneneinstrahlungskurve nach MILANKOVITCH (1941), die für den Zeitraum von rund 65.000 bis 35.000 eine ausgeprägte Warmzeit anzeigt (Abb. 3).
3. Wegen der vorgefassten Meinung, dass das Mittelwürm eine kühle Phase war. Nach heutigen Erkenntnissen dauerte diese Phase mehr als doppelt so lang wie das Riss-Würm-Interglazial und war mindestens genauso warm.

Es besteht nun der Verdacht, dass dieses so genannte »Mondsee-Interglazial« eher dem durch viele absolute Altersdaten und paläontologische Funde dokumentierte Mittelwürm zuzurechnen ist, womit es um mehr als 90.000 Jahre später endete als bisher angenommen. Für die Interglazial-Flora des Samerberges (GRÜGER, 1979) gilt wohl das Gleiche. Neue Beprobungen und ¹⁴C-Datierungen könnten dieses Rätsel eventuell lösen. Aus den Fundstellen von Flusspferd-Resten im Oberheintal wurden auch Holz-Proben bestimmt und datiert (ARNOLD et al., 2025: Tab. S2). Es handelt sich um Eichen- und Kieferreste mit einem geologischen Alter von 43.270, 40.700 und 43.850 a BP, deren klimatologische Aussagekraft allerdings bescheiden ist.

1.10 | Tropfsteine als Klimazeugen

Tropfsteine entstehen in Höhlen wahrscheinlich nur dann, wenn das Niederschlagswasser durch einen Waldboden sickert, der wegen der Wurzelatmung und der Atmung der Mikroorganismen reichlich CO₂ enthält (Gisi, 1990; SPÖTL et al., 2007). Sickert dieses kalkhaltige Wasser in einen Höhlenraum, kann es an Tropfstellen austreten und den überschüssigen Kalk in Form von Stalagmiten und Stalaktiten ausscheiden. Tropfsteine können daher als Anzeiger für ein Waldklima gesehen werden. Die Höhenverbreitung der Tropfsteinhöhlen in den Alpen ist mit diesem Phänomen – wir nennen es »Waldboden-Theorie« – zu erklären. Alle heute noch aktiven Tropfsteinhöhlen der Alpen liegen im Waldbereich, während im Hochgebirge oberhalb der Waldgrenze bisher keine aktiven Tropfsteinbildungen bekannt sind.

Für die Zeit des Mittelwürms gibt es zwei schöne Beispiele von absolut datierten Tropfsteinen, die den warmen Charakter dieser Zeit bestätigen: Im Hölloch (1.438 m) in den Allgäuer Alpen wurde ein 41 cm hoher Stalagmit beprobt (SPÖTL et al., 2006; 2011). 13 Calzitproben wurden mit der Uran-Thorium-Methode gemessen und ergaben Alter zwischen 62.000 und 37.000 Jahren vor heute, was einem Zeitraum entspricht, der vollständig innerhalb des Mittelwürms liegt. Die Umgebung des Höllochs am sogenannten »Gottesackerplateau« war höchstwahrscheinlich zur Zeit der Entstehung des Stalagmiten stärker bewaldet als heute. Das zweite Beispiel eines datierten Tropfsteins aus dem Mittelwürm ist ein 25 cm langer Stalagmit (SPA-128m) aus der Klee gruben höhle (2.165 m). 15 Daten nach der Uran-Thorium-Methode gemessen, ergaben Werte zwischen 57.000 und 47.000 Jahre vor heute (SPÖTL et al., 2007) und führen zur Vermutung, dass in diesem Zeitraum die Waldgrenze bei oder oberhalb von 2.200 m Seehöhe lag. Damit werden die klimatischen Aussagen über die hochgelegenen Bärenhöhlen der Kalkalpen wie die Conturines-, Schreiberwand- und Hennenkopfhöhle (RABEDER et al., 2019; 2025; DÖPPES et al., 2024) auch für die Zentralalpen bestätigt.

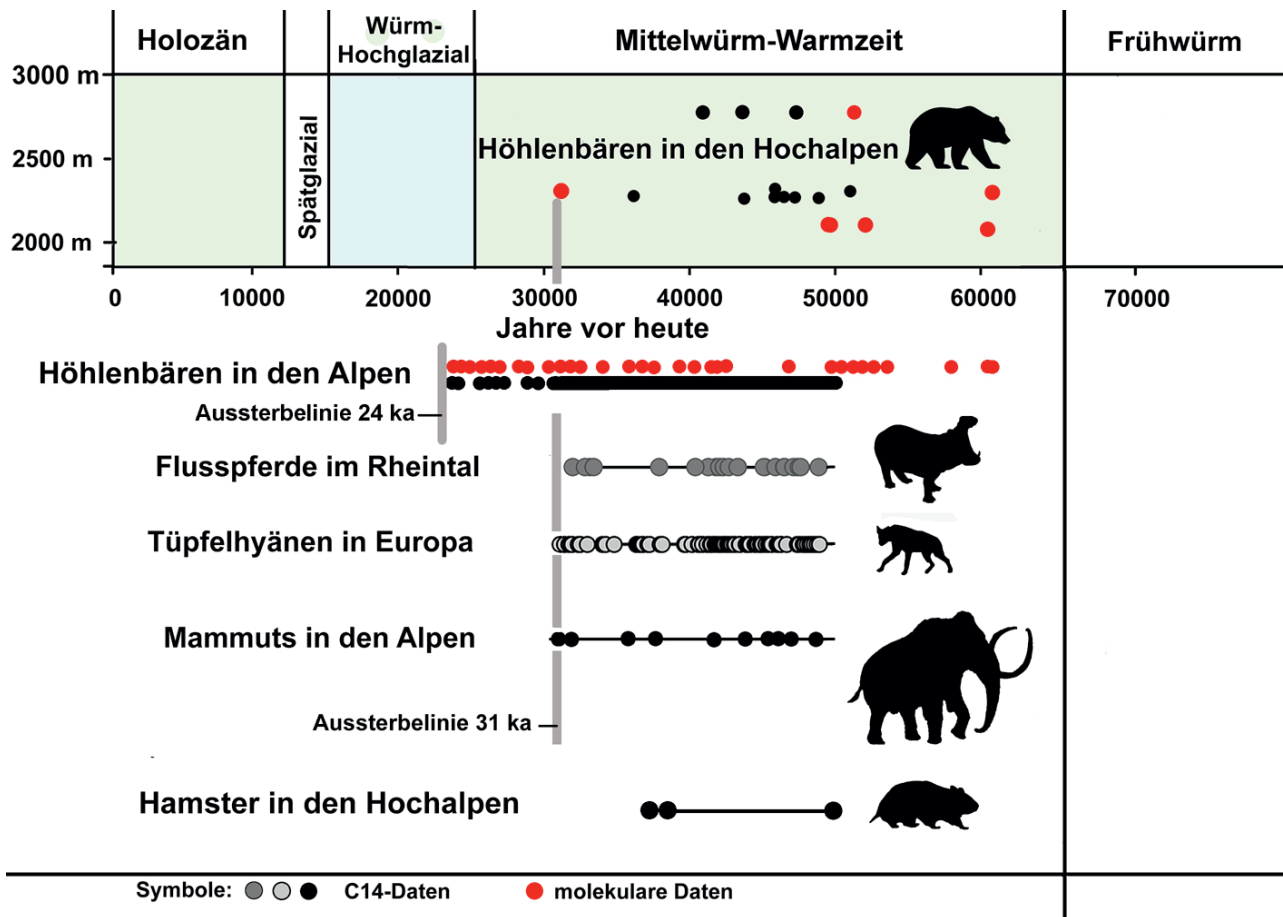


Abb. 4 | Ein Vergleich der Alterswerte von Höhlenbären aus den Alpen (RABEDER et al., 2025) mit den Daten von fossilen Flusspferden (*Hippopotamus amphibius*) aus Sand- und Schottergruben im Oberrheingraben (ARNOLD et al., 2025), Hyänen (*Crocota crocuta*) aus alpinen und außeralpinen Höhlen (STUART & LISTER, 2013; NAGEL et al., 2018; KRAJCARZ et al., 2023) und Wollhaarmammuten (*Mammuthus primigenius*) aus den Alpen (SPÖTL et al., 2018; KRUTTER, 2019). Vor 31.000 Jahren verschwanden Höhlenbären aus den Hochalpen, Flusspferde aus dem Rheintal, Hyänen aus Europa und Wollhaarmammute aus den Alpen (»Aussterbelinie 31 ka« = H3). Das endgültige Aussterben der Höhlenbären erfolgte vor 24.000 Jahren (»Aussterbelinie 24 ka« = H2). Die zeitliche Verbreitung des Feldhamsters (*Cricetus cricetus*) im alpinen Mittelwürm ist noch unzureichend bekannt.

1.11 | Datenvergleich

Abb. 4 veranschaulicht den zeitlichen Verlauf der Verbreitung des Höhlenbären in den Alpen im Vergleich zu weiteren klimarelevanten Faunenelementen des Mittelwürms. Die Radiokarbondaten aller fünf Taxa beginnen zeitlich an der ^{14}C -Datierungsgrenze vor etwa 50.000 Jahren. Molekulare Altersbestimmungen zeigen, dass die frühesten Höhlenbären bereits vor 60.000 Jahren in den Hochalpen lebten. Ähnliche Vermutungen gibt es auch für die anderen vier Gruppen. Bemerkenswert ist, dass Höhlenhyänen, Flusspferde, Wollhaarmammute und Höhlenbären nahezu gleichzeitig verschwanden (Abb. 4). Etwa um 31.000 Jahre vor heute (calBP) verschwanden die »hochalpinen« Höhlenbären aus den Gebirgslagen oberhalb von 2.000 m, die Flusspferde aus den Niederungen des Oberrheins, die Höhlenhyänen aus Mitteleuropa und die Wollhaarmammute aus den Alpen. Das endgültige Aussterben der Höhlenbären erfolgte vor 24.000 Jahren (»Aussterbelinie 24 ka« = H3). Die zeitliche Verbreitung des Feldhamsters (*Cricetus cricetus*) im alpinen Mittelwürm ist noch unzureichend bekannt.

2 | Diskussion

2.1 | Altersbestimmung von Höhlenbärenknochen ermöglicht eine neue Sichtweise auf das Mittelwürm

Vor bereits 40 Jahren wurde der Klimacharakter des alpinen Mittelwürms enträtselt und die Forschungsergebnisse in den Mitteilungen der Österreichischen Akademie der Wissenschaften ver-

öffentlich (HILLE & RABEDER, 1986). Dieser Erkenntniswandel ergab sich durch die Möglichkeit das geologische Alter der fossilen Höhlenbärenknochen aus der Ramesch-Knochenhöhle absolut zu datieren. Die Anwendung der damals neu eingeführten Uran-Thorium-Methode ergab für den unteren Schichtbereich (Schicht H) Alterswerte zwischen 118.000 und 150.000 Jahren vor heute, was dem Riss-Würm-Interglazial zuzuordnen ist. Für die oberen Schichten (Schicht B-E) wurden absolute Altersbestimmungen im Bereich von 31.000 bis 62.000 Jahren vorgenommen, die dem Mittelwürm entsprechen.

Diese neuen Daten sorgten für eine große Überraschung, da man bisher der Auffassung war, dass das Klima des Mittelwürms deutlich kälter war als heute und daher für Höhlenbären im Hochgebirge ungeeignet gewesen wäre. Einige unmittelbar darauf erfolgte Altersbestimmungen mit der Radiokarbonmethode brachten die Bestätigung: zwei Knochenproben ergaben Werte von rund 35.000 und 37.000 Jahre vor heute und damit die Erkenntnis, dass das Mittelwürm wärmer war als das heutige Klima. Das heutige Gebirgsklima in der Umgebung der Ramesch-Knochenhöhle auf 1.960 m Seehöhe würde den pflanzenfressenden Höhlenbären keine ausreichende Nahrung bieten. Zahlreiche weitere Grabungen in den Bärenhöhlen der Alpen brachten übereinstimmende Daten. Die ^{14}C -Daten sowie die molekularen Altersschätzungen von hochalpinen Bärenfundstellen brachten durchwegs Werte, die im Mittelwürm liegen (RABEDER et al., 2025, Abb. 1). Diese Höhlen, wie die Schreiberwand-Höhle am Dachstein, die Hennenkopf- und die Schreiber-Höhle am Steinernen Meer, die Bärenfalle im Tennengebirge und der Potentialschacht im Hochschwab liegen auf über 2.000 m Seehöhe und erbrachten Alterswerte, die alle zwischen 32.000 und 50.000 Jahre liegen und somit dem Mittelwürm zuzurechnen sind (DÖPPES et al., 2011; 2018; 2024; FRISCHAUF et al., 2015; KRUTTER et al., 2020; WITHALM et al., 2022). Unverständlich bleibt die fehlende Reaktion der europäischen Quartärgeologie, welche die Ergebnisse der Paläontologie bisher völlig ignoriert hat.

2.2 | Klimaschwankungen im Mittelwürm

Die globale Eiskurve, erstellt aus den Daten der Eisbohrkerne Grönlands, weist für das Mittelwürm überaus rasche und starke Wärme-Schwankungen auf, die als »Dansgaard-Oeschger-Ereignisse« (DO-3 bis DO-13) bezeichnet werden (DAANSKARD et al., 1993), sowie Kälte-Ereignisse mit dem Namen »Heinrich-Stadiale« (H2 bis H5, HEBBELN, 2015). Die Datenübersicht der absoluten Altersbestimmungen von fossilen Knochen aus alpinen Höhlen zeigt, dass die Alpen vor 55.000 bis 24.000 Jahren durchgehend von Höhlenbären bewohnt waren. Einschnitte durch Kälteeinbrüche haben sich nach diesen Daten erst am Ende der Höhlenbärenzeit ereignet. Das Verschwinden von Flusspferden, Hyänen, Wollhaarmammuten und hochalpinen Höhlenbären könnte in Zusammenhang mit dem Heinrich-Event H3 vor ca. 32.000 bis 30.000 Jahren gebracht werden und das endgültige »Aus« für die Höhlenbären vor rund 24.000 Jahren mit dem Heinrich-Event H2.

Die Temperatur zur Zeit der Höhlenbären und Flusspferde in Mitteleuropa kann im Mittelwürm nicht so niedrig gewesen sein, wie es nach den Isotopenverhältnissen von Eisbohrkernen interpretiert wird (HEBBELN, 2015; RABEDER et al., 2025). Zur Zeit der Höhlenbären in der Conturineshöhle (2.775 m) von rund 58.000 bis 44.000 Jahre vor heute müssen die mittleren Temperaturen um mindestens 10 °C höher gewesen als heute.

2.3 | Klimakurven des Mittelwürms

Drei Klimamodelle für die letzten 70.000 Jahre zeigen sowohl große Übereinstimmungen wie auch deutliche Unterschiede. Die sogenannte »höhlenpaläontologische Klimakurve« beruht ausschließlich auf absoluten Altersbestimmungen von fossilen Wirbeltierresten aus alpinen Höhlen (DÖPPES et al., 2011; 2018; NAGEL et al., 2023; RABEDER et al., 2025). Als Klimazeugen werden lediglich Überreste von Säugetierarten betrachtet, deren Ernährung und Lebensweise stark vom Klima abhängig sind und die als »sedentär« gelten, d.h. keine saisonalen Wanderungen in unterschiedliche Klimazonen unternehmen. Die mittleren Temperaturen des alpinen Mittelwürms werden anhand der Höhenlage der jeweils höchsten Höhle pro Zeitabschnitt im Vergleich zur Buchengrenze geschätzt.

Fundstelle	Lage	Relevanz	Taxon	LaborNr.	Methode	Alter (calBP)	Ereignis	Lit.
Paina	Vicenza, IT	Jüngste Höhlenbären in den Alpen	<i>Ursus ingressus</i>	ETH-79366	AMS	23.715	H2 (24 ka)	1
Trene	Vicenza, IT		<i>Ursus ingressus</i>	ETH-79368	AMS	24.004	H2 (24 ka)	1
Schwaigerhöhle	Steiermark, AU		<i>Ursus ingressus</i>	MAMS-40180	AMS	25.967	H2 (24 ka)	2
Balme Noire	Vercors, FR	Jüngste hochalpine Höhlenbären	<i>Ursus ingressus</i>	MC5_ing_Balme	mol	24.642	H2 (24 ka)	neu
Schneiber Paradieshöhle	Steinernes Meer, DE		<i>Ursus eremus</i>	Ua-16529	AMS	30.826	H3 (31 ka)	3
Schreiberwandhöhle	Dachstein, AU		<i>Ursus eremus</i>	SP364_0	mol	32.135	H3 (31 ka)	neu
Eich	Oberrhein, DE	Jüngste Flusspferde im Rheintal	<i>Hippopotamus amphibius</i>	MAMS-36756	AMS	31.680	H3 (31 ka)	4
Eich	Oberrhein, DE		<i>Hippopotamus amphibius</i>	MAMS-62249	AMS	32.884	H3 (31 ka)	4
Groß-Rohrheim	Oberrhein, DE		<i>Hippopotamus amphibius</i>	MAMS-38790	AMS	32.540	H3 (31 ka)	4
Perspektywiczna Cave	Polnischer Jura, PL	Jüngste Tüpfelhyänen in Mitteleuropa	<i>Crocota crocuta</i>	ETH-130958	AMS	30.100	H3 (31 ka)	5
Perspektywiczna Cave	Polnischer Jura, PL		<i>Crocota crocuta</i>	Poz-131676	AMS	31.800	H3 (31 ka)	5
Goyet	Namur B		<i>Crocota crocuta</i>	GrA-2812	AMS	31.433	H3 (31 ka)	6
Zwieselbachgraben	Salzburg, AU	jüngste Mammuts in den Alpen	<i>Mammuthus primigenius</i>	MAMS-31890	AMS	31.030	H3 (31 ka)	7
Bischofshofen	Salzburg, AU		<i>Mammuthus primigenius</i>	GrN-15578	AMS	32.000	H3 (31 ka)	8

Tab. 1 | Geologisch jüngste Altersbestimmungen von Höhlenbären in den gesamten Alpen, von hochalpinen Höhlenbären über 2.000 m Seehöhe, Flusspferden im Oberrheingraben, Hyänen in Mitteleuropa und Wollhaarmammutresten in den Alpen. Abkürzungen: AMS = ¹⁴C-Daten mit der Beschleuniger-Methode, mol = genetische Altersschätzung. Daten nach: (1) TERLATO et al., 2018; (2) NAGEL et al., 2024; (3) DÖPPES et al., 2011; (4) ARNOLD et al., 2025; (5) KRAJCARZ et al., 2023; (6) STUART & LISTER, 2013; (7) KRUTTER, 2019; (8) SPÖTL et al., 2018.

2.4 | Faunenschnitte und Heinrich-Ereignisse

Als Heinrich-Ereignisse werden kurze Kaltphasen bezeichnet, die durch massive kontinentale Eisvorstöße in den Atlantik erklärt werden. Zwei drastische Faunenschnitte am Ende des Mittelwürms stimmen zeitlich mit Heinrich-Ereignissen überein (HEBBELN, 2015). Das Verschwinden von Höhlenbären aus den Hochalpen, von Flusspferden aus dem Rheintal, von Hyänen aus Mitteleuropa und von Wollhaarmammuten aus den Alpen vor rund 31.000 Jahren erfolgte zeitgleich mit dem Heinrich-Ereignis H3 (Tab. 1, Abb. 5). Das endgültige Aussterben der alpinen Höhlenbären vor circa 24.000 Jahren ist zeitlich mit dem Heinrich-Ereignis H2 verknüpft. Das gilt auch für die außeralpinen Höhlenbären in Mitteleuropa (MACKIEWICZ et al., 2017). Das jüngste Alter eines Höhlenbären außerhalb der Alpen liegt bei 25.252 Jahren (calBP) und unterscheidet sich nur wenig von den Daten aus den Alpen (Tab. 1). Es sollte ebenfalls beachtet werden, dass beide Faunenschnitte mit der allgemeinen Abkühlung korrespondieren, die gemäß der Milankovitch-Kurve interpretiert werden kann. Vor rund 45.000 Jahren nahm die Sonnenstrahlung erst langsam, dann immer schneller ab. Die Heinrich-Ereignisse H2 und H3 traten während abnehmender Sonneneinstrahlung auf und lösten das Ende der Mittel-Würmzeit sowie den Beginn des letzten Glazials aus. Die durchschnittlichen Temperaturen in den Alpen sanken in der Zeit zwischen rund 32.000 (H3) und 24.000 Jahren vor heute (H2) um 12,5 °C und anschließend noch um weitere 3,5 °C bis zum Tiefstand im alpinen Hochglazial bei rund -10 °C unter den heutigen Mittelwerten (Abb. 5).

3 | Schlussfolgerungen

Die schon vor vierzig Jahren gewonnene Erkenntnis, dass das Mittelwürm in den Alpen eine Warmzeit war, ist nun durch zahlreiche Altersbestimmungen von fossilen Säugetieren eindrucksvoll bestätigt worden:

1. Die Hochalpen wurden etwa zwischen 60.000 und 31.000 Jahren vor heute von Höhlenbären der Taxa *Ursus spelaeus eremus* und *Ursus spelaeus ladonicus* bewohnt (RABEDER et al., 2004; RABEDER & HOFREITER, 2004).

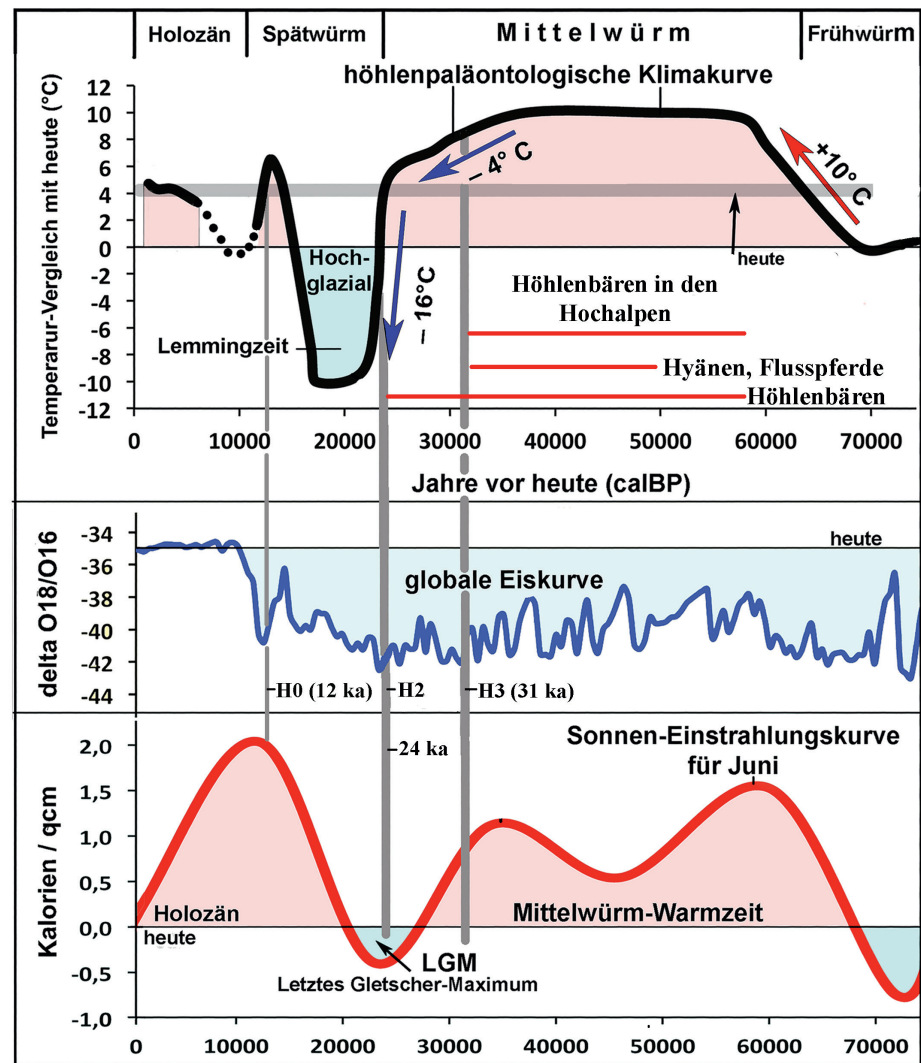


Abb. 5 | Vergleich von drei Klimakurven für den Zeitraum vom Mittelwürm bis zum Holozän. Die höhlenpaläontologische Klimakurve wurde für den Zeitbereich des Mittelwürms nach den höchst gelegenen Bärenhöhlen der Alpen und dem geologischen Alter der Höhlenbärenreste erstellt (NAGEL et al., 2023; RABEDER et al., 2025), für das Hochglazial nach den Altersdaten von arktischen und hochalpinen Kleinsäugetieren wie Lemmings und Murmeltieren in tief gelegenen Alpenhöhlen.

2. Während des größten Teils der Mittelwürmzeit waren in den Niederungen des Oberrheingraben Flusspferde heimisch. Diese Tiere standen ihren heutigen tropischen Verwandten (*Hippopotamus amphibius*) sowohl anatomisch als auch genetisch nahe. Vor etwa 31.680 Jahren verschwanden sie jedoch aus Europa.
3. Die Tüpfelhyäne (*Crocota crocuta*) lebt heute ausschließlich in den Tropen und Subtropen, war jedoch im Mittelwürm über große Teile Europas verbreitet und verschwand dort vor etwa 31.400 Jahren.
4. Das Wollhaarmammut (*Mammuthus primigenius*) wanderte während des Mittelwürms häufig in die Alpenregion, verschwand dort jedoch vor etwa 31.400 Jahren endgültig.
5. Die Landschaften der Alpen sowie des östlichen und nördlichen Alpenvorlandes müssen durch klimatische Bedingungen geprägt gewesen sein, die Großsäugern wie Höhlenbären und Hyänen ein Leben für mindestens 25.000 Jahre lang ermöglicht haben.
6. Fossilien von arktischen und boreo-alpinen Tieren, die keine jahreszeitlichen Wanderungen durchführen wie von Lemmings, sind im Mittelwürm bislang nicht nachgewiesen worden.
7. Das »Mittelwürm« der Milankovitch-Kurve (Abb. 3) stimmt mit der paläontologischen Mittelwürm-Warmzeit (Abb. 5) weitgehend überein.
8. Das Klima in Mitteleuropa war in der Zeit zwischen 60.000 und 30.000 BP nachweislich deutlich wärmer als heute. Aus diesem Grund erscheint es angemessener diese Periode als »Mittelwürm-Warmzeit« zu bezeichnen, statt sie lediglich als Interstadial einzuordnen.

4 | Literatur

- ARNOLD, P., DÖPPES, D., ALBERTI, F., FÜGLISTALER, A., LINDAUER, S., HOSELMANN, C., FRIEDRICH, R., HAJDAS, I., DICKINSON, M., MENDER, F., PAIJMANS, J. L. A., DALÉN, L., WEGMANN, D., PENKMAN, K. E. H., BARLOW, A., ROSENDAHL, W. & HOFREITER, M. (2025): Ancient DNA and dating evidence for the dispersal of hippos into central Europe during the last glacial. – *Current Biology* 35: 1–9.
- BINDI, T., HOLLAND, J. D. & MINOT, E. O. (2011): Seasonal home ranges of elephants (*Loxodonta africana*) and their movements between Sabi Sand Reserve and Kruger National Park. – *African Journal of Ecology* 50: 131–139.
- DANSGAARD, W., JOHNSEN, S. J., CLAUSEN, H. B., DAHL-JENSEN, D., GUNDESTRUP, N. S., HAMMER, C. U., HVIDBERG, C. S., STEFFENSEN, J. P., SVEINBJÖRNSDÓTTIR, A. E., JOUZEL, J. & BOND, G. (1993): Evidence for general instability of past climate from a 250-kyr ice-core record. – *Nature* 364: 218–220.
- DE JONG, Y. (2016): Fauna Europaea. Fauna Europaea Consortium. Checklist dataset. <https://doi.org/10.15468/ymk1bx> accessed via GBIF.org on 2025-12-13.
- DÖPPES, D. & RABEDER, G. (1997): Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs. Ein Katalog der wichtigsten Fossilfundstellen und ihrer Faunen. – *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften* 10: 1–411.
- DÖPPES, D., RABEDER, G. & STILLER, M. (2011): Was the Middle Würmian in the High Alps warmer than today? – *Quaternary International* 245: 193–200.
- DÖPPES, D., RABEDER, G., FRISCHAUF, C., KAVCIK-GRAUMANN, N., KROMER, B., LINDAUER, S., FRIEDRICH, R. & ROSENDAHL, W. (2018): Extinction pattern of Alpine cave bears. New data and climatological interpretation. – *Historical Biology* 31/4: 422–428.
- DÖPPES, D., STOCKHAMMER, J., CEC, P., PAVUZA, R., KAVCIK-GRAUMANN, N., RABEDER, G., FRIEDRICH, R., LINDAUER, S. & ROSENDAHL, W. (2024): The fossil bear remains from the Hennenkopf cave (Steinerne Meer, Province Salzburg, Austria). – *e-Research Reports of Museum Burg Golling* 13: 1–24.
- FRISCHAUF, C., KRUTTER, S. & RABEDER, G. (2015): Die fossile Höhlenfauna der Bärenfalle im Tennengebirge. In: KRUTTER, S. & SCHRÖDER, F. (Hrsg.), *Durch die Schichten der Zeit! Neue Erkenntnisse zwischen Mesozoikum und Gegenwart. Festschrift für Erich Urbanek zum 75. Geburtstag*. – *Forschungen des Museums Burg Golling* 1: 33–44.
- GISI, U. (1990): *Bodenökologie*. – Thieme-Verlag, Stuttgart.
- GROSS, H., (1964): Das Mittelwürm in Mitteleuropa und angrenzenden Gebieten. – *Eiszeitalter und Gegenwart* 15: 187–198.
- GRÜGER, E. (1979): Die Seeablagerungen vom Samerberg/Obb. und ihre Stellung im Jungpleistozän. – *Eiszeitalter und Gegenwart* 29: 23–34.
- HEBBELN, D. (2015): Klimaschwankungen während der letzten Eiszeit. In: LOZÁN, J. L., GRASSL, H., KASANG, D., NOTZ, D. & ESCHER-VETTER, H. (Hrsg.), *Warnsignal Klima: Das Eis der Erde*. 51–56.
- HUBER, C., LEUENBERGER, M., SPAHNI, R., FLÜCKIGER, J., SCHWANDNER, J., STOCKER, T. F., JOHNSON, S., LANDAIS, A. & JOUZEL, J. (2006): Isotope calibrated Greenland temperature record over Marine Isotope Stage 3 and its relation to CH₄. – *Earth and Planetary Science Letters* 243: 504–519.
- HILLE, P. & RABEDER, G. (1986): Die Rameschknochenhöhle im Toten Gebirge, Oberösterreich. – *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften* 6: 1–84.
- KLAUS, W. (1975): Das Mondsee-Interglazial, ein neuer Florenpunkt der Ostalpen. – *Jahrbuch des Oberösterreichischen Musealvereines* 120a: 315–344.
- KRAJCARZ, M. T., BACA, M., BAUMANN, C., BOCHERENS, H., GOSLAR, T., POPOVIĆ, D., SUDOŁ-PROCYK, M. & KRAJCARZ, M. (2023): New insights into Pleistocene cave hyena chronology and population history – the case of Perspekywiczna cave, Poland. – *Radiocarbon* 65/5: 1038–1056.
- KRUTTER, S. (2019): Ein inneralpiner Neufund des Wollhaarmammuts (*Mammuthus primigenius*) aus dem Abtenauer Becken (Salzburg, Österreich). – *Berichte der geologischen Bundesanstalt* 132: 69–88.
- KRUTTER, S., DÖPPES, D., STRASSER, W., WESSLING, R. (2019): Ein jungpleistozäner Rentierfund aus der Fürstenbrunner Quelhöhle im Untersberg (Salzburg, Österreich). – *Die Höhle* 70/1-4: 129–138.

- KRUTTER, S., FRISCHAUF, C., RABEDER, G., BRANDNER, D., DÖPPES, D., FRIEDRICH, R., LINDAUER, S., ROSENDAHL, W. & STRASSER, W. (2020): Die jungpleistozäne Höhlenfauna der Bärenfalle im Tennengebirge (Salzburg, Österreich). Ergebnisse aus der Forschungskampagne 2015-2017 – Mitteilungen aus dem Haus der Natur 26: 30–50.
- LEWISON, R. & PLUHÁČEK, J. (2017): *Hippopotamus amphibius*. In The IUCN Red List of Threatened Species. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland. Electronic file available at <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-2.RLTS.T10103A18567364.en>.
- MACHIEWICZ, P., BACA, M., POPOVIAE, D., SOCHA, P., STEFANIAK, K., MARCISZAK, A. & NADACHOWSKY, A. (2017): Estimating the extinction time of two cave bears, *Ursus spelaeus* and *U. ingressus*. – Acta Zoologica Cracoviensia 60/2: 1–14.
- MILANKOVIC, M. (1941): Kanon der Erdbestrahlung und seine Anwendung auf das Eiszeitproblem. – Königlich Serbische Akademie der Wissenschaften, Sektion Mathematik und Naturkunde 33: 1–633.
- NAGEL, D., LINDENBAUER, J., KAVCIK-GRAUMANN, N. & RABEDER, G. (2018): Subtropical steppe inhabitants in the Late Pleistocene cave faunas of Eastern Middle Europe. – Slovenský Kras, Acta Carologica Slovaca 65/1: 99–110.
- NAGEL, D., DÖPPES, D., ALBERTI, F., HOFREITER, M., KAVCIK-GRAUMANN, N., LINDAUER, S. & RABEDER, G. (2023): The climate of the Alps of the last 65,000 years. Climate reconstruction according to fossil vertebrate remains from the caves. – 28th International Cave Bear Symposium 2023 in Bayreuth (Bayern, Germany). Poster representation, abstract.
- NAGEL, D., ALBERTI, F., DÖPPES, D., KAVCIK-GRAUMANN, N., LINDAUER, S. & RABEDER, G. (2024): Jungpleistozäne Säugetierreste aus der Schwaigerhöhle bei Mixnitz im Grazer Bergland. – Die Höhle 75/1-4: 189–202.
- NAGEL, D., DÖPPES, D., KAVCIK-GRAUMANN, N., LINDAUER, S., FRIEDRICH, R., GASPARIK, M., HORÁČEK, I., ROSENDAHL, W. & RABEDER, G. (in prep.): Fossil remains of the common hamster (*Cricetus cricetus*) and the great jerboa (*Allactaga major*) as climate witnesses in the Late Pleistocene.
- PENCK, A. & BRÜCKNER, E. (1909): Die Alpen im Eiszeitalter. – Leipzig.
- RABEDER, G. & HOFREITER, M. (2004): Der neue Stammbaum der Höhlenbären. – Die Höhle 55, 1-4: 58-77.
- RABEDER, G., HOFREITER, M., NAGEL, D. & WITHALM, G. (2004): New Taxa of Alpine Cave Bears (Ursidae, Carnivora). – Cahiers scientif. / Dép. Rhône. Mus. Lyon, Hors série n° 2: 49-67.
- RABEDER, G., DÖPPES, D., KAVCIK-GRAUMANN, N. & FRISCHAUF, C. (2019). Revision der fossilen Fauna aus der Schreiberwandhöhle (1543/27) im Dachsteinmassiv (Oberösterreich). – Die Höhle 70/1-4: 120–128.
- RABEDER, G., KAVCIK-GRAUMANN, N. & WITHALM, G. (2025): The Conturines Cave in the Dolomites and the Alpine climate of the last 70,000 years. Reconstruction of the climate based on fossilized vertebrate remains from caves. – e-Research-Reports of Museum Burg Golling 15: 1–12.
- RABEDER, G., BLANT, M., KAVCIK-GRAUMANN, N., NAGEL, D. & WITHALM, G. (2026): Subfossile Elch- und Wisent-Reste aus den Schächten der Alpen und des Schweizer Jura. – Mitteilungen des Vereins für Höhlenkunde in Obersteier 43-44: 197–203.
- SPÖTL, C., MANGINI, A. & RICHARDS, D. A. (2006): Chronology and paleoenvironment of Marine Isotope Stage 3 from two high-elevation speleothems, Austrian Alps. – Quaternary Science Reviews 25/9-10: 1127–1136.
- SPÖTL, C., OFFENBECHER, K.-H., BOCH, R., MEYER, M., MANGINI, A., KRAMERS, J. & PAVUZA, R. (2007): Tropfstein-Forschung in österreichischen Höhlen – Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt 147/1-2: 117–167.
- SPÖTL, C., BOCH, R. & WOLF, A. (2011): Eiszeitliche Klimadynamik im Spiegel eines Stalagmiten aus dem Hölloch (Bayern, Vorarlberg). – Die Höhle 62: 46–53.
- SPÖTL, C., REIMER, P. J. & GÖHLICH, U. (2018): Mammoths inside the Alps during the last glacial period: Radiocarbon constraints from Austria and palaeoenvironmental. – Quaternary Science Reviews 190: 11–19.

- STUART, A. J. & LISTER, A. M. (2013): New radiocarbon evidence on the extirpation of the spotted hyaena. (*Crocota crocuta* (Erxl.) in northern Eurasia. – Quaternary Science Reviews 96: 108–116.
- TERLATO, G., BOCHERENS, H., ROMANDINI, M., NANNINI, N., HOBSON, K. A. & PERESANI, M. (2018): Chronological and Isotopic data support a revision for the timing of cave bear extinction in Mediterranean Europe. – Historical Biology, DOI:10.1080/08912963.2018.1448395.
- VOYSEY, M. D., DE BRUYN, P. J. N. & DAVIES, A. B. (2023): Are hippos Africa's most influential megaherbivore? A review of ecosystem engineering by the semi-aquatic common hippopotamus. – Biol Rev, 98: 1509–1529. <https://doi.org/10.1111/brv.1296>.
- WITHALM, G., PLAN, L., DÖPPES, D., KAVCIK-GRAUMANN, N., STOCKHAMMER, J. & RABEDER, G. (2022): Juvenile Höhlenbären (*Ursus spelaeus eremus*) aus dem Potentialschacht am Hochschwab (Steiermark). – Die Höhle 73/1-4: 66–75.
- WOLDSTEDT, P. (1962): Über die Gliederung des Quartärs und Pleistozäns. – Eiszeitalter und Gegenwart 13: 115–124.