

Rekonstruktion von Körpermassen
pleistozäner Rhinocerotidae
in der Sammlung von Koenigswald

Diplomarbeit
im Fachbereich Biowissenschaften der
Johann Wolfgang Goethe-Universität
Frankfurt am Main

vorgelegt von
Andreas Wagner
Juni 2007

Thema der Diplomarbeit:
"Rekonstruktion von Körpermassen pleistozäner Rhinocerotidae
in der Sammlung von Koenigswald"

Arbeitskreis:
Paläobiologie der Wirbeltiere

Betreuer:
Prof. Dr. Friedemann Schrenk

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	1
1.1. Historie der Sammlung von Koenigswald	1
1.2. Zahnmorphologie der Rhinocerotidae	2
1.3. Systematik	5
1.4. Das Pleistozän in Europa und Südost-Asien	6
1.5. Zielsetzung	10
2. Material und Methoden	11
2.1. Erstellung des Rezentmodells	11
2.2. Untersuchte Arten	14
2.2.1. Rezente Spezies	14
2.2.2. Fossile Spezies	18
2.3. Fossiles Zahnmaterial	21
2.4. Körpermassenrekonstruktion nach Legendre (1986)	22
2.5. Unterscheidung von Körpermassenklassen	22
2.6. Statistik	23
2.6.1. Rezentmodell	23
2.6.2. Körpermassen	24
2.7. Mess- und Auswertungswerkzeug	24

3. Ergebnisse	25
3.1. Rezentmodell	26
3.2. Vergleich der Messstrecken	28
3.3. Vergleich der Faunenlevel Javas (Indonesien)	30
3.4. Körpermassentrends rezenter Rhinocerotidae im Pleistozän	31
3.5. Vergleich von Insel- und Festlandformen	34
3.6. Interspeziesvergleich	36
4. Diskussion	38
4.1. Zusammenfassung	38
4.2. Qualität des Rezentmodells	39
4.3. Übertragbarkeit des Rezentmodells auf Fossilien	41
4.4. Eignung der Messstrecken	43
4.5. Vergleich der Faunenlevel Javas	44
4.6. Inselnanismus kontra Migration	46
4.7. Interspeziesvergleich	48
4.8. Schlußbetrachtung	50
5. Danksagung	52
6. Quellennachweis	53
6.1. Literatur	53
6.2. Bildquellen	57
7. Anhang	58

Abkürzungsverzeichnis

C	-	Caninus, Reißzahn
dext	-	dexter, rechts (hier: rechte Seite des Zahnbogens)
I	-	Incisivus, Schneidezahn
inf	-	inferior, untergeordnet (hier: im Unterkiefer)
Ka	-	Tausend Jahre
M	-	Molar, Backenzahn
Ma	-	Millionen Jahre
P	-	Prämolar, Vorbackenzahn
sin	-	sinister, links (hier: linke Seite des Zahnbogens)
sup	-	superior, übergeordnet (hier: im Oberkiefer)

1. Einleitung

1.1. Historie der Sammlung von Koenigswald

Die Sammlung von Koenigswald geht auf den deutschen Naturforscher Gustav Heinrich Ralph von Koenigswald (*Berlin 1902, †Bad Homburg 1982) zurück. Von Koenigswald studierte in Berlin, Tübingen, Köln und München Geologie und Paläontologie. Im Jahre 1928 wurde ihm in München der Doktorgrad verliehen. Während seiner Assistenzzeit in der Bayrischen Staatssammlung bot sich ihm die Möglichkeit, als Säugetierpaläontologe im Dienste des niederländischen Geological Surveys Java zu besuchen. Seine erste Aufgabe war die Anfertigung einer Säugetierstratigraphie für das Pleistozän Javas. Schon kurz nach seiner Ankunft nahm er an Ausgrabungen in Ngandong teil. Von Koenigswald beschrieb die gefundenen Säugetierspezies und erarbeitete seine Stratigraphie. Als 1934 gravierende finanzielle Kürzungen den Geological Survey zwangen von Koenigswald zu entlassen, entschied er sich dennoch auf Java zu bleiben. Da einige niederländische Stiftungen ihn unterstützten konnte er seine Arbeit fortsetzen. Im Jahr 1936 wurde ein Cranium eines jungen Kindes von *Pithecanthropus erectus* (heute *Homo erectus*) gefunden. Durch die Beschreibung dieses Schädels sowie anschließende Präsentationen in Amerika und Europa konnte von Koenigswald zahlreiche Unterstützer für seine Ausgrabungen gewinnen. Sein vermutlich größter Erfolg war in den folgenden Jahren die Entdeckung der Fundstelle Sangiran, auch heute eine der weltweit bekanntesten Fundstellen.

Die Sammlung von Koenigswald überstand den Zweiten Weltkrieg unbeschädigt. Sie konnte, bis auf einen Schädel aus Ngandong, vor dem japanischen Militär versteckt werden. Aber auch dieser wurde nach Beendigung der Kämpfe zurückgegeben. Nach dem Krieg fanden von Koenigswald und seine Sammlung eine neue Heimat zunächst in New York und 1948 in Utrecht, wo er eine Professur der Rijksuniversiteit Utrecht annahm. Als von Koenigswald 1968 in den Ruhestand ging, nahm er ein letztes Ziel in Angriff, die Schaffung eines Forschungszentrums für menschliche Evolution. Dieses Zentrum wurde im Frankfurter Forschungsinstitut Senckenberg geschaffen (Hertler in press).

Die von Koenigswald Sammlung besteht zum überwiegenden Teil aus Funden von der Insel Java und aus Ankäufen aus chinesischen Apotheken. Sie ist heute an zwei Orten zu finden: ein Teil befindet sich in Frankfurt am Main und der andere Teil verblieb zunächst in Utrecht und ist aktuell im Museum .naturalis in Leiden zu finden.

1.2. Zahnmorphologie der Rhinocerotidae

Das Gebiss der Nashörner ist ein Pflanzenfressergebiss mit zahlreichen harten Schmelzfalten. Dennoch zeigen sich deutliche Unterschiede innerhalb der Gebisse der einzelnen Spezies. So zeigen die rezenten Breitmaulnashörner Afrikas (*Ceratotherium simum*) und die fossilen Fellnashörner (*Coelodonta antiquitatis*) einen Zahnaufbau, der vor allem der Zerkleinerung fester silikatreicher Nahrung dient. Beide besitzen hypsodonte (hochkronige) Zähne mit zahlreichen Schmelzkanten (Tab. 1.2).

Die bei ursprünglichen Nashörnern vorhandenen Incisiven und Caninen sind bei den rezenten Nashörnern Afrikas, sowie bei *Coelodonta* komplett reduziert (Abb. 1.1 und 1.2). Man kann jedoch noch Rudimente der Zähne im Kiefer der Tiere finden. Bei den heutigen asiatischen Rhinocerotidae werden je nach Spezies Incisiven und auch Caninen ausgebildet, hier dienen sie jedoch als Waffen. Vor allem *Rhinoceros unicornis*, das Panzernashorn, ist für seine stark ausgeprägten Unterkieferincisiven bekannt, die bei Rankkämpfen oft zu schweren Verletzungen oder gar zum Tode führen können (Abb. 1.1). Auch in der übrigen Bezahnung stellt das Panzernashorn eine Besonderheit dar. Die Zähne sind nur mäßig hypsodont, haben keine Zementeinlagerung wie *Ceratotherium*, aber zeigen eine Tendenz zur Bildung einer Mediofossette bei Oberkieferzähnen zur Vermehrung von Schmelzkanten.

Die übrigen rezenten Rhinocerotidae besitzen Zähne die einander sehr ähnlich sind. Alle sind niederkronig, ohne Mediofossette. Wie Lacomat (2006) für die Stepanorhini Europas und Hooijer (1946) für die Rhinocerotinae und Dicerorhini Asiens darlegen, ist eine Unterscheidung aufgrund von Zahnparametern oftmals sehr schwer. Meist sind einzelne Parameter nur in unterschiedlichen

Ausprägungen vorhanden, und eine Zuordnung kann nur durch Summation von Einzeleindrücken vorgenommen werden.

Tab. 1.2: Vergleich von Zähnen blattfressender (Browser) und grasfressender (Grazer) Rhinocerotidae am Beispiel von fossilen *Rhinoceros sondaicus* und *Coelodonta antiquitatis*.

Zahnposition	Browser (<i>Rhinoceros sondaicus</i>)	Grazer (<i>Coelodonta antiquitatis</i>)
M1 dext sup		
M1 dext inf		
M3 dext inf		

Rhinoceros unicornis
(Asien)



Ceratotherium simum
(Afrika)



Abb. 1.1 und 1.2: Vergleich der Zahnbögen zweier Nashornspezies. Bei *Rhinoceros unicornis* stark entwickelte Unterkieferincisiven, bei *Ceratotherium simum* sind Incisiven und Caninen vollständig reduziert.

1.3. Systematik

Die Systematik der Nashörner ist ein stark diskutiertes Feld. Sowohl in naher als auch in ferner Vergangenheit wurden zahlreiche Kontroversen geführt, in welchem Zusammenhang die einzelnen Arten stehen, aber auch über die Variabilität innerhalb der einzelnen Arten. So erhielt die von Kretzoi (1942) beschriebene Gattung *Stephanorhinus* vor wenigen Jahren durch Auflösung der Stämme Dicerinae und Dicerorhininae Zulauf. Dennoch ist die genaue Stellung immer noch unklar (Groves 1983). Unter dieser Gattung werden heute zahlreiche fossile Arten des Pleistozäns der alten Welt subsidiert, welche vormals zu *Dicerorhinus* gezählt wurden. Tabelle 1.1 zeigt die systematische Einordnung der pleistozänen Nashörner Eurasiens.

Tab.1.1: Systematik der pleistozänen Nashörner Eurasiens (nach Cerdeño 1998; Romer 1966). Rot dargestellt sind die untersuchten Arten, Kreuze markieren ausgestorbene Arten.

Klasse	Mammalia
Unterklasse	Theria
Ordnung	Perissodactyla
Unterordnung	Tapiromorpha
Familie	Rhinocerotidae
Gattung & Art	<i>Coelodonta antiquitatis</i> (†)
	<i>Coelodonta nihowanensis</i> (†)
	<i>Dicerorhinus lantianensis</i> (†)
	<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>
	<i>Elasmotherium peii</i> (†)
	<i>Elasmotherium sibiricum</i> (†)
	<i>Rhinoceros sondaicus</i>
	<i>Rhinoceros unicornis kendengindicus</i> (†)
	<i>Rhinoceros unicornis</i>
	<i>Stephanorhinus etruscus</i> (†)
	<i>Stephanorhinus hemitoechus</i> (†)
	<i>Stephanorhinus hundsheimensis</i> (†)
	<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i> (†)

1.4. Das Pleistozän in Europa und Südost-Asien

Das Pleistozän umfasst den Zeitraum von vor 1,806 Millionen bis vor 11.800 Jahren (Gradstein et al. 2004). Als geologische Epoche unterscheidet es sich deutlich vom vorangegangenen Pliozän. Während im Verlauf des Pliozäns die Temperatur stetig sank ist das Pleistozän von starken Temperaturschwankungen gekennzeichnet. Die Auswirkungen dieser Schwankungen sind jedoch in Europa und Südost-Asien verschieden. So führten Abkühlungen im nördlichen Europa zu massiven Vorstößen von Gletschern, in Mitteleuropa zur Bildung von Tundren mit Permafrostböden und in Südeuropa zu Grastundren mit wenigen Wäldern (Abb. 1.3). Eine Erwärmung führte zum Rückzug der Gletscher und einer sukzessiven Ausdehnung von Waldgebieten.

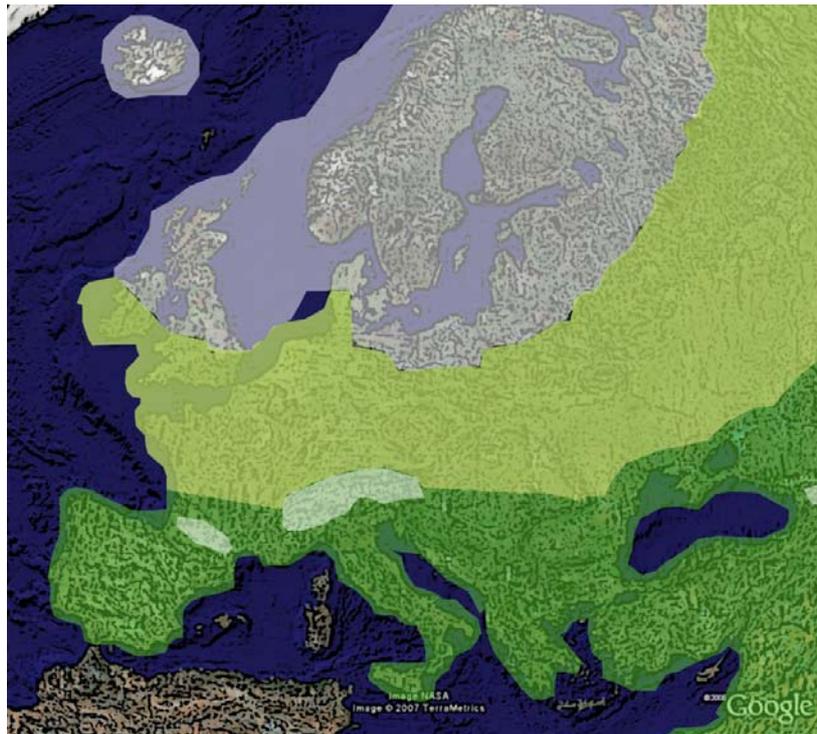


Abb. 1.3: Europa zur Zeit des Weichselglazials vor 20.000 Jahren. Weiß unterlegt sind Gletschergebiete, gelb Tundrenlandschaften mit Permafrostböden, grün Grastundren und Wälder (verändert nach von Koenigswald 2002).

In Südost-Asien ist der primäre Effekt einer Abkühlung dagegen ein Zugewinn von Land durch das Absinken des Meeresspiegels. Im so genannten Sunda Archipel, welcher die indonesischen Inseln Sumatra, Java und Borneo umfasst,

sind diese Auswirkungen besonders gut zu erkennen. Bei heutigem Stand des Meeresspiegels durch Meeresstraßen getrennt, bildeten alle drei Inseln in Kälteperioden des Pleistozäns das Sundaland, eine zusammenhängende Landmasse mit Anbindung an das Festland Asiens (Abb.1.4).

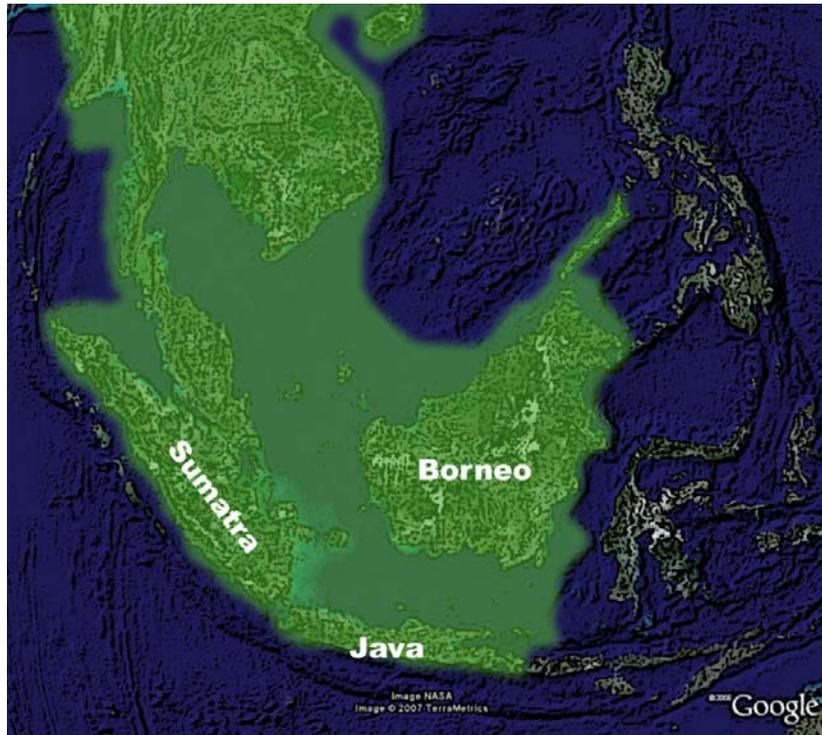


Abb. 1.4: Sundaland. Die indonesischen Inseln Sumatra, Java und Borneo bilden eine geologische Einheit. Grün unterlegt die Landmasse die bei einer Absenkung des Meeresspiegels um 120m entsteht (verändert nach de Vos 1998; van den Bergh et al 2001).

Bei der Entstehung von Landbrücken kommt es zu einem Artenaustausch zwischen Insel- und Festlandfaunen. Da Inseln typischerweise weniger Spezies pro Flächeneinheit aufweisen als das Festland, führt eine Landanbindung meist zu einer Einwanderung von Spezies (Whittaker 2007). Dieser Zusammenhang prägt sich zunehmend stärker aus, je kleiner die Insel ist (Rosenzweig 1995). Wenn nun, wie im Falle des Sunda Archipels, Landbrücken häufig entstehen und wieder verschwinden, führen Migration und endemische Artbildung zu rasch wechselnden Faunenzusammensetzungen und Habitaten (de Vos und Long 1998; van den Bergh et al. 2001).

Die aufeinander folgenden Faunenlevel Javas sind in Tabelle 1.3 angegeben.

Tab. 1.3: Übersicht über die Faunenlevel Javas, ihre zeitliche Einordnung sowie eine Rekonstruktion des vorliegenden Habitats (nach de Vos 1998; Semáh 1984; van den Bergh et al. 2001)

Faunenlevel	Datierung	Rekonstruktion
Rezent		offenes Waldland
Punung	~ 60 – 125 Ka	Regenwald
Ngandong	spätes Pleistozän	offenes Waldland
Kedung Brubus	~ 700 – 800 Ka	offenes Waldland
Trinil H. K.	~ 900 Ka	offenes Waldland
Ci Saat	~ 1,0 – 1,2 Ma	feuchtes offenes Waldland
Satir	~ 1,5 – 2,0 Ma	Moore, Mangroven

Die Faunenlevel Javas wurden nach den Fundstellen benannt, an welchen sie zum ersten Mal beschrieben wurden. Neue Fundstellen werden heute zunächst datiert und in die bereits bestehenden Level eingeordnet. Problematisch ist hierbei die noch immer strittige Datierung des Ngandong-Levels (de Vos 1998). Die Unterscheidung einzelner Faunenlevel erfolgt aufgrund von besonders charakteristischen Spezies. Im Falle Javas meist Elefanten- und Mastodontenarten. Je fortgeschrittener das Wissen über die in einem Faunenlevel existierenden Spezies ist, desto genauer kann auch das Habitat beschrieben werden. So deutet beispielsweise das Vorkommen von *Geochelone* in der Satir Fauna auf ein sehr humides Inselhabitat. Viele Arten von Primaten wie in der Punung-Fauna auf Regenwald.

Eine genaue Artenzusammensetzung lieferten 2001 van den Bergh et al.. Darin erkennt man, dass zwei Arten von Rhinocerotiden im Pleistozän Javas existierten, *Rhinoceros unicornis kendengindicus* und das auch heute dort lebende Javanashorn, *Rhinoceros sondaicus*. Allerdings ist *R. unicornis* bisher nur für die Kedung Brubus Fauna belegt, *R. sondaicus* dagegen in Trinil H.K., Kedung Brubus und Punung.

Nashörner sind im Gegensatz zu Hirschen, Elefanten und Flußpferden nicht in der Lage, große Wasserstrecken zu überwinden (von Koenigswald 1988). Daher deutet ein Nachweis von Nashörnern neben passenden Habitaten auch auf Landbrücken hin. Besonders aufschlussreich ist aus diesem Grunde das

erste Auftreten an den Fossilfundstellen, da hieraus auf Migrationen geschlossen werden kann. Abbildung 1.5 zeigt wichtige Fundstellen auf Java.

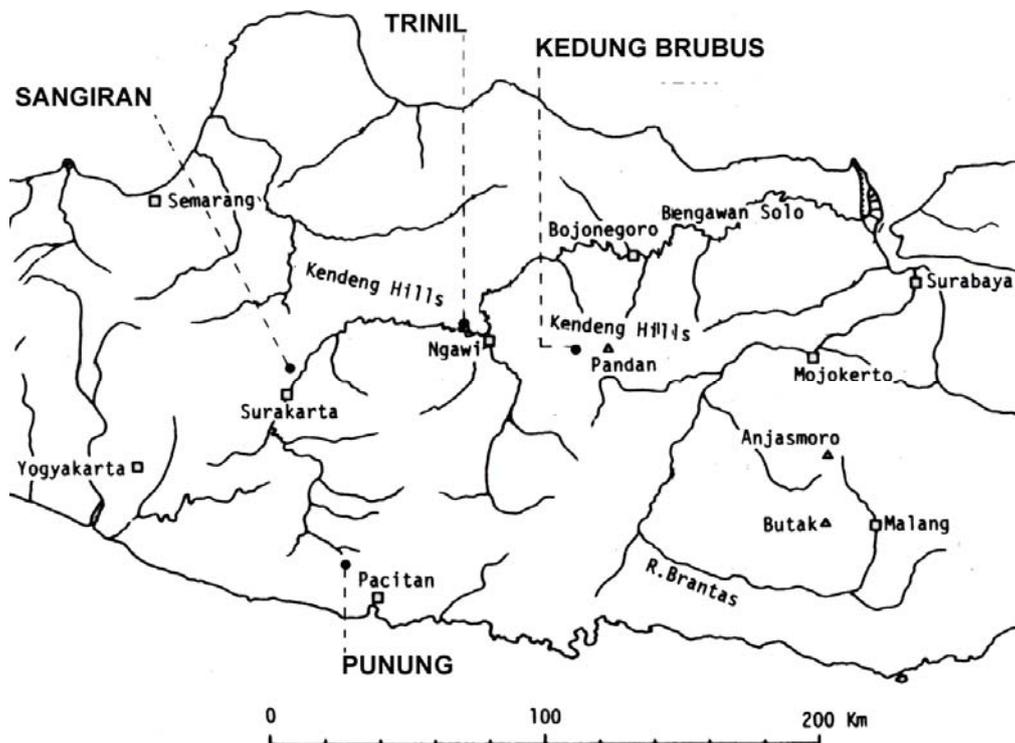


Abb. 1.5: Geographische Lage von Erstfundstellen von Faunenleveln und Sangiran. Dargestellt sind nur Fundstellen in welchen Rhinocerotiden beschrieben wurden. (verändert nach Wantabe und Kadar 1985)

Die Fundstellen der europäischen Nashörner liegen alle innerhalb des Bereiches der Permafrostböden (Abb. 1.3). Leider fehlen hier oftmals genaue Angaben zum Fundort sowie zu den Fundumständen. Eine hohe Anzahl der Zähne von *Coelodonta antiquitatis* kann zeitlich auf die Kaltzeiten am Ende des Pleistozäns festgelegt werden. Es handelt sich um Funde aus dem Bereich der Nordsee zwischen Großbritannien und den Niederlanden. Während der letzten Kaltzeiten bildeten diese Gebiete eine Landverbindung zu den britischen Inseln. Aufgrund der Einteilung von Cerdeño (1998) kann für *Stephanorhinus etruscus* von Spätpliozänen bis Frühpleistozänen Fundhorizonten ausgegangen werden. Bei *S. hemitoechus* und *S. kirchbergensis* darf von einem Mittel-Spätpleistozänem und für *Coelodonta antiquitatis* von einem Spätpleistozänen Alter ausgegangen werden. Vollkommen unklar ist das Alter der Zähne, welche von Koenigwald in chinesischen Apotheken aufkaufte.

1.5. Zielsetzung

Die Körpermasse wird heute bei lebenden herbivoren Tieren meist nur als Angabe gesehen, die den Ernährungsgrad oder das Alter eines Individuums widerspiegelt. Schlüsse aus der Körpermasse auf die Lebenswelt der Tiere werden gezogen, falls sie sich der direkten Beobachtung entziehen. Die Körpermassenrekonstruktion fossiler Tiere ermöglicht diese Einblicke in die direkten Lebensumstände. Dazu gehören Einflüsse durch Prädatoren, inner- und außerartliche Konkurrenz oder auch das Klima. Daher ermöglicht sie Ökosysteme vergangener Zeiten zu rekonstruieren, aber auch Schlüsse auf zukünftige Entwicklungen in unserer heutigen Lebenswelt durch Veränderungen in wichtigen Komponenten, wie beispielsweise dem Klima zu ziehen.

Das erste Ziel dieser Diplomarbeit ist es, die von Janis (1990) entwickelte Methode der Nutzung linearer Regressionen zur Bestimmung von Körpermassen bei Huftieren für Rhinocerotidae zu spezialisieren.

Hierzu wird anhand der heute lebenden asiatischen Spezies dieser Familie ein Rezentmodell erstellt.

Das zweite Ziel ist die Anwendung dieses Modells auf fossiles Material. Das fossile Zahnmaterial stammt hierbei aus der von Koenigswald Sammlung in Frankfurt am Main, aber auch aus der Dubois, Nordsee und Tegelen Sammlung in Leiden, sowie aus den Archiven der naturkundlichen Museen Stuttgarts und Wiesbadens.

Das dritte Ziel ist, soweit dies mit den untersuchten Materialien möglich ist, die Identifikation von Einflüssen, die auf die Körpermasse der fossilen Tiere gewirkt haben.

Als viertes Ziel sollen Vor- und Nachteile dieses Modells im Vergleich zur allgemein anerkannten Formel von Legendre (1986) aufgedeckt werden.

2. Material und Methoden

2.1. Erstellung des Rezentmodells

Die Anwendung linearer Regressionen ist eine Möglichkeit zur Bestimmung der Körpermasse fossiler Tiere.

Viele Maße von Körperstrukturen korrelieren mit der Körpermasse. Vor allem für Strukturen die die Masse eines Tieres tragen ist dies bekannt. Aber auch die Maße von Zähnen korrelieren mit der Körpermasse. Daher kann von einer Veränderung der Abmessungen eines Zahnes auf die Körpermasse geschlossen werden.

Zur Erstellung des Rezentmodells wurde bei Oberkieferzähnen die vestibuläre Länge und die mesiale Breite an der Basis des Zahnes genommen. Eine Ausnahme stellt hier der M3 des Oberkiefers dar. Hier wurden die maximale und die anatomische Breite als Grundlage der Auswertungen gewählt, da definitive Messpunkte für die vestibuläre Länge nicht festlegbar sind und die Messpunkte an der mesialen Breite bei M3 eine hohe Varianz aufweisen (Abb. 2.1). Am Unterkiefer wurden die maximale Länge an der Basis des Zahns, sowie die mesiale und distale Breite aufgenommen (Abb 2.2). Aus diesen Längen- und Breitenmessungen ist die jeweilige Fläche errechnet worden. Die morphologischen Bezeichnungen folgen Guérin (1980) und Fortelius et al. (1993).

Das rezente Material umfasst alle Zahnpositionen, jedoch wurde der P1 des Ober- und Unterkiefers für die Regressionen vernachlässigt. Dieser Zahn ist von den untersuchten rezenten Spezies nur von *Rhinoceros sondaicus* normal im Oberkiefer ausgebildet, bei den anderen Arten kommt er nur rudimentär vor. Aber auch *Rhinoceros sondaicus* verliert ihn meist vor der Geschlechtsreife. P1 sind nur bei rezenten Tieren festgestellt worden.

Aus Angaben der IUCN Asian Rhino Specialist Group (2002) sind Literaturwerte zur Körpermasse der heutigen Tiere bekannt.

Nachdem die Werte für die einzelnen Messstrecken ermittelt waren, wurden die minimalen und maximalen bekannten Körpermassen der rezenten adulten asiatischen Nashörner einzeln gegen die Mittelwerte der Zahnabmessungen

aufgetragen. Wendet man eine lineare Regression auf diese Werte an, erhält man eine Regressionsgerade die den Werten entspricht, eine Gleichung die diese Gerade beschreibt und ein Bestimmtheitsmaß r^2 das angibt wie gut die erstellte Gerade den Einzelwerten entspricht. Durch Einsetzen von gemessenen Werten von Zähnen, deren zugehöriges Gewicht unbekannt ist, in diese Gleichung kann die gesuchte Körpermasse errechnet werden.

Dieses Verfahren wurde von Janis (1990) zur Körpermassenrekonstruktion unterschiedlicher Ernährungstypen verwendet.

Eine minimale und eine maximale Körpermasse wurden ermittelt, um der hohen Variabilität innerhalb der Familie Rechnung zu tragen. Ist die relative Größe innerhalb des fossilen Samples bekannt, können die untersuchten Zähne in Gruppen geteilt werden, die je nach Größe mit der minimalen oder der maximalen Regressionsgleichung behandelt werden. In dieser Arbeit wurde jedoch aus den beiden erhaltenen Körpermassen für einen Zahnparameter ein Mittelwert gebildet, um Vergleichbarkeit mit der von Legendre (1986) vorgestellten Formel zu gewährleisten.

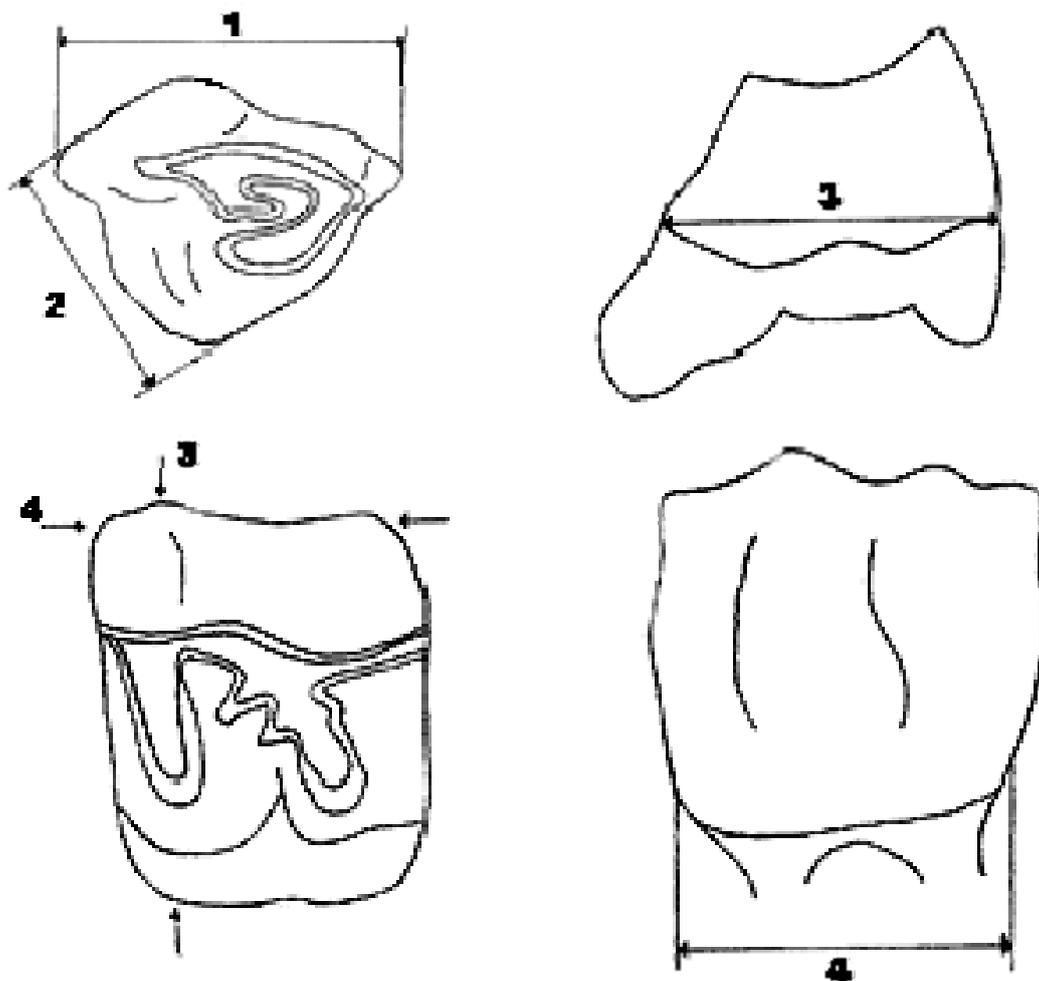


Abb. 2.1: Messstrecken an Oberkieferzähnen: 1 = maximale Breite; 2 = anatomische Breite; 3 = mesiale Breite der Zahnbasis; 4 = vestibuläre Länge der Zahnbasis (verändert nach Lacombat 2006).

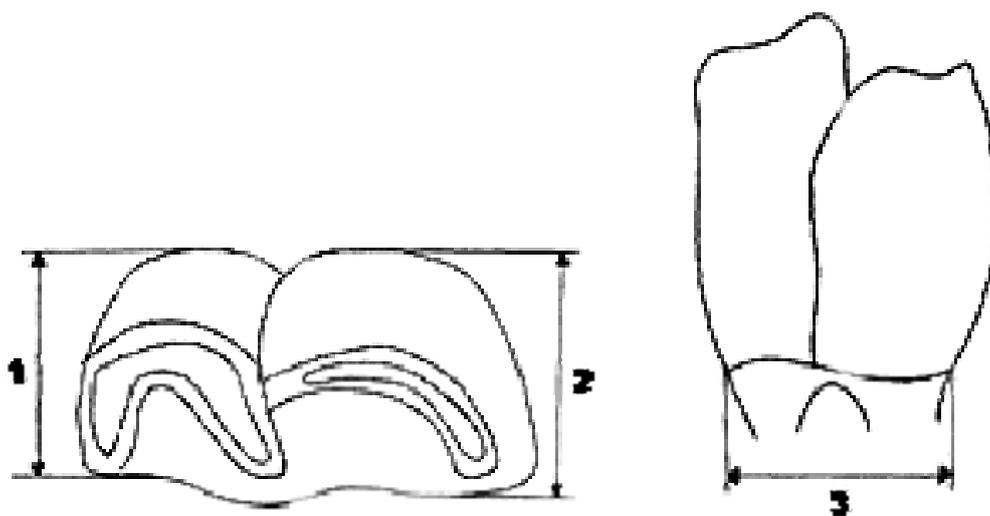


Abb. 2.2: Messstrecken an Unterkieferzähnen: 1 = mesiale Breite der Zahnbasis; 2 = distale Breite der Zahnbasis; 3 = vestibuläre Länge der Zahnbasis (verändert nach Lacombat 2006).

2.2. Untersuchte Arten

Die ältesten bekannten Nashörner (Rhinocerotidae) gehörten zur Gattung *Teletaceras* und lebten im mittleren Eozän in Nordamerika und Asien (Hanson 1989). Die ersten Mitglieder der Familie der Rhinocerotidae in Europa konnten im frühen Oligozän nachgewiesen werden. In Afrika erschienen die ersten Nashörner erst im frühen Miozän. Australien wurde nie erreicht. Die Familie selbst zeichnet sich durch große Variabilität und Vielfalt aus. So lebten die Nashörner in verschiedensten Ökosystemen.

Das namensgebende Nasenhorn wurde in unterschiedlicher Anzahl oder auch garnicht ausgebildet, und ihr Vertreter *Iranotherium* wuchs zum größten heute bekannten landlebenden Säugetier der Erdgeschichte heran. Heute sind alle verbliebenen fünf Arten in ihrem Bestand gefährdet oder sogar direkt vom Aussterben bedroht. Die Gründe hierfür sind zahlreich, doch vor allem bei den asiatischen Rhinocerotidae sind anthropogene Ursachen wie Habitatsverlust und Wilderei dominant.

2.2.1. Rezente Spezies

Die Basis aller Berechnungen bilden die asiatischen Arten. Die afrikanischen Arten, welche zunächst als nahe Verwandte der fossilen Tiere in die Auswertung aufgenommen wurden, zeigen starke Abweichungen im Verhältnis ihrer Zahnparameter. So ist hier die Molarisierung der Prämolaren stärker ausgeprägt und die Körpermasse ist zu den Zahnmaßen umgekehrt proportional. Dieser Unterschied drückt sich auch in der Phylogenie aus. Die rezenten afrikanischen Arten sind nur sehr fern mit den fossilen untersuchten Spezies verwandt. Im Gegensatz dazu stehen die rezenten asiatischen Arten den fossilen Formen näher als den rezenten afrikanischen Arten (Groves 1983). Die allgemeine Zahnformel für alle heute lebenden Rhinocerotidae lautet:

$$\frac{0-1 \quad 0-0 \quad 3-4 \quad 3}{0-1 \quad 0-1 \quad 3-4 \quad 3}$$

2.2.1.1. *Dicerorhinus sumatrensis* (Fischer 1814)



Abb.2.3: *Dicerorhinus sumatrensis*

Dicerorhinus sumatrensis, das Sumatranashorn, wurde lange wegen der dichten Behaarung und eines Lokomotionsapparates, der den Tapiren ähnelt (van Strien 1986) als das ursprünglichste rezente Nashorn angesehen (Groves 1967).

Die Gattung *Dicerorhinus* entstand erst am Anfang des Pleistozäns mit *Dicerorhinus lantianensis* (Xu 1989). Als ihr nächster fossiler Verwandter wird das Wollhaarnashorn *Coelodonta antiquitatis* angesehen.

Von den heutigen Nashörnern stehen sie der Gattung *Rhinoceros* am nächsten. Nachgewiesen ist *Dicerorhinus sumatrensis* heute nur noch in Indonesien, Malaysia, Myanmar, Thailand und Vietnam. Stark gefährdet sind die Tiere in Bangladesch und Brunei. In Kambodscha, Indien und Laos kommen seltene Sichtungen vor.

Sie sind nacht- bis dämmerungsaktiv und strikt an tropischen Regenwald gebunden. Die Nahrung besteht hauptsächlich aus Schößlingen, Lianen und Zweigen (Schenkel 1987). Die Reviere umfassen bei Weibchen 10-15 km², bei Männchen 50 km² (van Strien 1986). Die Körpermasse liegt bei 650-900 kg (IUCN Asian Rhino Specialist Group 2002).

2.2.1.2. *Rhinoceros sondaicus* (Desmarest 1822)



Abb. 2.4: *Rhinoceros sondaicus*

Der weltweite Bestand des Javanashorns, *Rhinoceros sondaicus*, wird auf weniger als 100 Tiere geschätzt (Foose and van Strien 1997). Davon leben die meisten Tiere im Ujung Kulon Nationalpark auf Java (Indonesien) und im Cat Tien Nationalpark in Vietnam. Auch in

Malaysia gibt es noch ein gesichertes Vorkommen. Seltene Sichtungen werden aus Bangladesch, Kambodscha, China, Indien, Laos, Myanmar und Thailand gemeldet. Diese sind aber oft umstritten und unbestätigt.

Phylogenetisch steht das Javanashorn *Rhinoceros unicornis* am nächsten. Dies gilt sowohl für die rezenten Nashörner als auch für fossile Formen. Beide Formen haben einen gemeinsamen Vorfahren am Anfang des Pliozäns.

Als Lebensraum benötigt das Javanashorn dichten Regenwald und eine gute Versorgung mit Wasser. Die Ernährung ähnelt stark dem Sumatranashorn mit Schößlingen, Zweigen und jungen Blättern. Im Gegensatz zu diesem verschmäht *Rhinoceros sondaicus* aber auch Fallobst nicht. Die Reviere variieren nach Geschlechtern und Lebensumständen. So spricht die Literatur von 20 km² bei Männchen, 10 km² bei solitären Weibchen und gerade einmal 2-3 km² bei Weibchen mit Kälbern (Schenkel und Schenkel-Hullinger 1969). Die Körpermasse liegt bei 900-2.300 kg (IUCN Asian Rhino Specialist Group 2002).

2.2.1.3. *Rhinoceros unicornis* (Linné 1758)



Abb. 2.5: *Rhinoceros unicornis*

Das bekannteste Nashorn Südostasiens ist *Rhinoceros unicornis*. Im Deutschen nach dem charakteristischen Aussehen seiner Haut Panzernashorn genannt, geht der wissenschaftliche Name auf Marco Polo zurück. Dieser nahm an, das sagenumwobene Einhorn

gefunden zu haben, als er auf seiner Chinareise ein Panzernashorn erblickte. Dieses Nashorn ist mit ca. 2.500 Individuen in Asien zahlenmäßig am stärksten verbreitet. Vor allem in Bhutan, Indien und Nepal sind vitale Vorkommen anzutreffen. In Bangladesch und Pakistan ist es dagegen regional ausgestorben.

Im Gegensatz zu den anderen rezenten Spezies lebt es eher in offenen Habitaten wie Schwemm- und Grasland, Mooren und Wäldern. Entsprechend weicht die Ernährung ebenfalls ab. Janis führt es 1990 als „Intermediate-Feeder“. Es ernährt sich sowohl von Gras, als auch von Blättern, Zweigen, Feldfrüchten, Wasserpflanzen und Früchten. Reviere umfassen 20km² bei Männchen und 3-4 km² bei Weibchen (Laurie 1983).

Rhinoceros unicornis entwickelte sich im Pliozän. Früher als eigenständig angesehene Spezies wie *R. sivalensis* und *R. kendengindicus* werden heute als Subspezies von *Rhinoceros unicornis* geführt (Guérin 1980; Groves 1983; Laurie et al. 1983). Die Körpermasse liegt bei 1.800-2.700 kg (IUCN Asian Rhino Specialist Group 2002).

2.2.2. Fossile Spezies

Alle in dieser Arbeit behandelten fossilen Spezies Südost-Asiens sind auch heute in diesem Lebensraum verbreitet. Ihre Besonderheiten sind bereits unter 2.2.1. Rezente Spezies behandelt worden. Daher sollen hier nur die fossilen Arten Europas beschrieben werden. Die Stephanorhini und Coelodonten Europas stehen sich phylogenetisch sehr nahe. Während die Coelodonten am nächsten mit den Dicerorhini verwandt sind, zeigen die Stephanorhini nahe Verwandtschaft zur Gattung *Rhinoceros* (Groves 1983).

2.2.2.1. *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach 1799)

Das Fellsnashorn, *Coelodonta antiquitatis*, war im letzten Glazial in ganz Eurasien mit Ausnahme der vergletscherten Gebiete, der tropischen Waldbereiche und Kamtschatkas verbreitet. Das erste Auftreten in Europa erfolgte kurz vor dem Elsterglazial. In Warmzeiten zog sich dieses Nashorn oft in Refugialräume zurück, um sich bei einer klimatischen Abkühlung wieder auszubreiten. Am Ende des Weichsel-Glazials starb *Coelodonta* dann sehr rasch aus, da auch die Refugialräume verschwanden und eine Anpassung an die veränderten Umweltbedingungen für diesen spezialisierten Kältesteppenbewohner nicht mehr möglich war (Kahlke 1994; von Koenigswald 2002).

Obwohl seine Zahnmorphologie auf den ersten Blick auf Verwandtschaft mit dem rezenten Breitmaulnashorn hindeutet, ist es mit dem afrikanischen Nashorn nur sehr weitläufig verwandt. Die Ähnlichkeit der dentalen Parameter deutet vielmehr auf vergleichbare Nahrung hin. Beide Tiere sind primär Grasfresser, mehr als 90% der Nahrung besteht aus Gräsern. Von den untersuchten fossilen Spezies ist *Coelodonta* der einzige Grasfresser. Entsprechend besteht das Gebiss aus hypsodonten Zähnen mit sehr rauem Schmelz.

Bei Fortelius (2007) wird die durchschnittliche Körpermasse mit 2.900 kg angegeben.

2.2.2.2. *Stephanorhinus etruscus* (Falconer 1859)

Das Etruskernashorn, *Stephanorhinus etruscus*, ist die älteste in dieser Arbeit behandelte Art. Bei Cerdeño (1998) tritt es mit dem frühen Villafranchium im mittleren Pliozän Europas und Asiens auf und wird Ende des Villafranchiums im Pleistozän von *Stephanorhinus hundsheimensis* verdrängt. Ein Großteil der heutigen Funde kommt aus Deutschland, Frankreich und den Niederlanden.

Als Habitat wird ein geschlossenes Waldland und eine Ernährung als Browser angenommen (Mendoza et al. 2005). Dagegen weisen Mesowear-Studien an Funden aus Voigtstedt und Süßenborn auf eine hohe Variabilität in der Diät hin. So ergab sich für Tiere aus Voigtstedt ein charakteristisches Nahrungsspektrum im Bereich von blattfressenden Arten. Die Abnutzungsstudien an den Tieren aus Süßenborn deuteten dagegen daraufhin, dass es sich um eine Gras fressende Art gehandelt hat (Kaiser und Kahlke 2005). Also war *etruscus* vermutlich eine relativ unspezialisierte Art, die ihre Ernährung sich leicht an das Nahrungsangebot anpasste. Die allgemeine dentale Morphologie ähnelt dem rezenten *Rhinoceros sondaicus*, aber Proto-, Meta- und Ektoloph sind deutlich breiter angelegt. Der Zahnschmelz ist sehr glatt.

2.2.2.3. *Stephanorhinus hemitoechus* (Falconer 1868)

Dieses Nashorn wird als Steppennashorn angesehen. Im Gegensatz zum Fellnashorn ist *S. hemitoechus* beschränkt auf die temperierte Steppe (Fortelius 1982). Funde auf den britischen Inseln in Bereichen, die im Pleistozän offene Waldgebiete darstellten, legen nahe, dass *S. hemitoechus* nur eine hohe Toleranz gegenüber kälterem Klima aufwies, aber nicht an Kälte gebunden war wie *Coelodonta antiquitatis*. Auf dem Festland waren die Waldgebiete aber bereits durch *Stephanorhinus kirchbergensis* belegt. Diese Art erreichte die britischen Inseln nie, so dass sich *S. hemitoechus* in diesem sonst untypischen Habitat ausbreiten konnte (von Koenigswald 1988). Erstmals ist *S. hemitoechus* im mittleren Pleistozän in Asien nachgewiesen. Jedoch ist seine Herkunft umstritten, da für die Stephanorhini ein europäischer Ursprung angenommen wird. Im späten Pleistozän taucht *S. hemitoechus* auch in Afrika auf, stirbt aber

mit dem Ende des Pleistozäns auf allen Kontinenten aus (Cerdeño 1998). Die durchschnittliche Körpermasse wird mit 1.400kg (Fortelius 2007) angegeben.

2.2.2.4. *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jaeger 1839)

Das Waldhabitat im Pleistozän wurde von *Stephanorhinus kirchbergensis*, dem Waldnashorn, belegt. Bei Fortelius (2007) wird ein Durchschnittsgewicht von 1.600kg angegeben. Das Waldnashorn trat erstmals im mittleren Pleistozän Europas auf, war aber auch in ganz Asien zu finden. Es verschwindet mit dem Ende des Pleistozäns. Es wird als Browser angesehen (Nowak 1999).

2.3. Fossiles Zahnmaterial

Das fossile Zahnmaterial der untersuchten Tiere umfasst 556 Zähne von 7 Spezies (Abb 2.6).

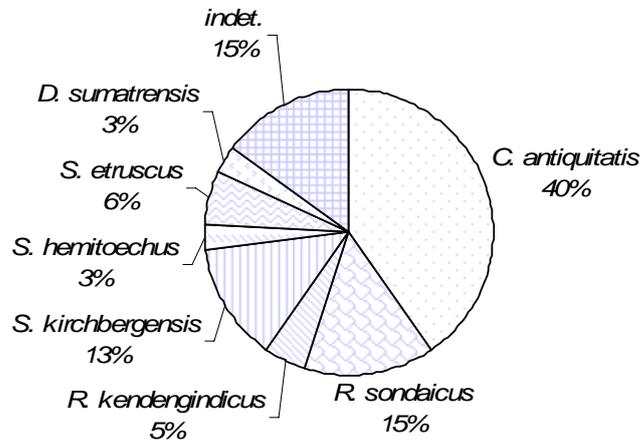


Abb. 2.6: Mengenverteilung des fossilen Zahnmaterials, aufgeschlüsselt nach den untersuchten Spezies.

Von diesen Zähnen wurden, soweit möglich, die in den Abbildungen 2.1 und 2.2 gezeigten Zahnparameter genommen. Leider ist bei fossilen Zähnen oft unklar welche taphonomischen Prozesse auf den Zahn gewirkt haben und daher ob der fossile Zahn noch dem Zahn ähnelt, der eingebettet wurde. Auch äußerlich zeigen fossile Zähne normalerweise Spuren ihres Alters. Viele sind erodiert oder es sind Teile abgebrochen.

Für jeden messbaren Zahnparameter wurde eine Körpermasse nach den Gleichungen für minimale Gewichte und eine Masse nach den Gleichungen für maximale Gewichte errechnet. Aus den beiden resultierenden Werten wurde eine mittlere Körpermasse für den fraglichen Zahnparameter erstellt.

2.4. Körpermassenrekonstruktion nach Legendre (1986)

Legendre stellte 1986 Formeln zur Berechnung von Körpermassen in Säugetiergesellschaften auf. Unter diesen Formeln befindet sich auch eine Gleichung zur Berechnung des Gewichtes von Perissodactylen, welche heute allgemein Verwendung findet. Sie lautet:

$$\ln X = a \ln Y + \ln b$$

Hierin ist X das Gewicht, Y die Fläche des inferioren M1 und a und $\ln b$ sind Konstanten, für Perissodactylen 1,564 und 3,267 (Cerdeño 1998). Man erhält Körpermassen, die sich gut den realen Werten nähern, mit vergleichsweise geringer Standardabweichung.

2.5. Unterscheidung von Körpermassenklassen

Die ermittelten Körpermassen stellen absolute Werte dar. Da die Körpermasse bei Nashörnern generell sehr variabel ist und des Weiteren auch von dem physiologischen Zustand des Tieres abhängt, wurden die Tiere in Körpermassenklassen eingeteilt. Diese Einteilung (Tab. 2.1) beruht auf einer Einteilung von Hemmer (2004), wurde jedoch angepasst.

Tab. 2.1: Einteilung in Körpermassenklassen.

Klasse	1	2	3	4	5
a	0,1-0,2	1-2	10-20	100-200	1000-2000
b	0,2-0,5	2-5	20-50	200-500	2000-5000
c	0,5-1	5-10	50-100	500-1000	>5000

Nach dieser Einteilung fallen alle heute lebenden Rhinocerotidae in die Klassen 4c, 5a und 5b.

2.6. Statistik

2.6.1. Rezentmodell

Um eine Zufallsverteilung der Werte auszuschließen, wurde die Signifikanz der Korrelation des Gewichts mit den einzelnen Zahnparametern ermittelt. Tabelle 2.2 zeigt die verschiedenen Signifikanzniveaus.

Tab. 2.2: Übersicht der verschiedenen Signifikanzniveaus.

Irrtumswahrscheinlichkeit (p)	Kennzeichnung	Bedeutung
$\leq 0,001$	***	Nullhypothese (kein signifikanter Zusammenhang) wird in 0,1% der Fälle erfüllt
$\leq 0,01$	**	Nullhypothese wird in 1% der Fälle erfüllt
$\leq 0,05$	*	Nullhypothese wird in 5% der Fälle erfüllt
$> 0,05$	ns	Es gibt keinen signifikanten Zusammenhang

Um die statistische Stärke des Bestimmtheitsmaßes r^2 zu überprüfen, wurden nach van Valkenburgh (1990) drei weitere Parameter ermittelt: der Standardfehler SE, der prozentuale Vorhersagefehler %PE und der prozentuale Standardfehler %SEE. Der Standardfehler sagt aus, wie groß der Fehler des zu einem x-Wert (log Zahnparameter) gehörenden y-Werts (log Körpermasse) ist. Der prozentuale Vorhersagefehler gibt an, um wie viel Prozent der durch die Regression erhaltene Wert für die Körpermasse von dem realen Wert der Körpermasse abweicht.

$$\%PE = \frac{[\text{Observed} - \text{Predicted}]}{\text{Predicted}} \times 100$$

„Observed“ ist hierbei die aus der Literatur entnommene minimale bzw. maximale Körpermasse. „Predicted“ gibt die mit Hilfe der Regressionen ermittelten Werte wieder. Der Mittelwert von %PE bietet einen Vergleichsindex der Genauigkeit der Regressionen.

Der prozentuale Standardfehler %SEE spiegelt wider, wie gut man von dem Logarithmus der Basis 10 der Zahnparameter auf den Logarithmus zur Basis 10 der Körpermasse schließen kann. Er wird nach folgender Formel ermittelt:

$$\%SEE = (10^{(SEE+2)}) - 100$$

2.6.2. Körpermassen

Die statistische Signifikanz von Unterschieden in den über das Rezentmodell ermittelten Körpermassen wurde durch t-Tests und bei mehr als zwei Stichproben durch einfache ANOVAs mit Tukey's post Test überprüft. t-Tests und einfache ANOVAs dienen der Überprüfung signifikanter Abweichungen des Mittelwertes einer Stichprobe, Tukey's post Test ermöglicht Vergleiche aller Stichproben untereinander.

Die Berechnungen wurden in Graphpad Prism 4 durchgeführt.

2.7. Mess- und Auswertungswerkzeug

Für alle Längen- und Breitenmessungen wurde eine analoge Schieblehre mit Tastspitzen der Firma Helios verwendet. Die kleinste messbare Einheit beträgt bei diesem Gerät 0,05 mm. Die maximal abnehmbare Strecke sind 170 mm.

Die Regressionsgleichungen wurden mit dem Programm Microsoft® excel 2003 berechnet. Alle statistischen Berechnungen wurden mit Graphpad Prism 4 durchgeführt.

3. Ergebnisse

Alle nachfolgend aufgeführten Vergleiche basieren auf den Mittelwerten der Körpermasse errechnet aus den jeweils minimalen und maximalen Regressionen der Zähne, exclusive P2 und M3 superior.

Unter 3.2. Vergleich der Messstrecken werden die ermittelten Körpermassen aus allen Zahnparametern einander gegenübergestellt. Die übrigen Ergebnisse resultieren aus den Körpermassen der superioren Fläche und der inferioren mesialen Fläche. Diese Einschränkung wurde aus Gründen der Übersichtlichkeit vorgenommen. Außerdem sollen durch diese Darstellung Vergleiche mit der Formel von Legendre (1986) gewährleistet werden. Werte aus dieser Formel sind nur in 3.2. Vergleich der Messstrecken und 3.6. Interspeziesvergleich zu finden, da sich unter den untersuchten fossilen Zähnen verhältnismäßig wenige M1 inferior befanden.

3.1. Rezentmodell

Tab. 3.1: Ermittelte Regressionsgleichungen aus den Mittelwerten der rezenten asiatischen Arten. Dargestellt sind die Gleichungen zur Errechnung der maximalen Körpermasse des Tieres, Rot sind Messstrecken deren Eignung zur Bestimmung von Körpermassen fraglich ist. p = ungemitteltes Signifikanzniveau, r² = Bestimmtheitsmaß, %SEE = prozentualer Standardfehler, %PE = prozentualer Vorhersagefehler.

Minimale Körpermasse	Steigung	y-Achsenabschnitt	p	r ²	Standardfehler	%SEE	%PE
Messstrecke							
P2 inf Fläche mesial	1,4619	- 0,7724	0,0001***	0,7682	0,0251	5,9	19,1
P2 sup Fläche	2,034	- 3,3753	<0,0001***	0,1718	0,0129	3,0	36,9
P3 inf Fläche mesial	1,1974	- 0,3975	<0,0001***	0,8848	0,0240	5,7	14,0
P3 sup Fläche	1,3869	- 1,4515	<0,0001***	0,8049	0,0138	3,2	17,7
P4 inf Fläche mesial	1,6484	- 1,8859	<0,0001***	0,8872	0,0149	3,5	13,8
P4 sup Fläche	1,8032	- 2,9353	<0,0001***	0,6929	0,0108	2,5	21,5
M1 inf Fläche mesial	2,8575	- 5,6207	<0,0001***	0,859	0,0104	2,4	15,3
M1 sup Fläche	3,1201	- 7,4728	0,0003***	0,8542	0,0065	1,5	15,6
M2 inf Fläche mesial	1,98	- 3,1181	<0,0001***	0,9365	0,0151	3,5	10,5
M2 sup Fläche	2,159	- 4,3916	<0,0001***	0,9936	0,0090	2,1	3,4
M3 inf Fläche mesial	2,0446	- 3,3364	<0,0001***	0,9999	0,0164	3,8	0,4
M3 sup Fläche	1,8874	- 3,368	0,0102*	0,9309	0,0116	2,7	10,4

Tab. 3.2: Ermittelte Regressionsgleichungen aus den Mittelwerten der rezenten asiatischen Arten. Dargestellt sind die Gleichungen zur Errechnung der maximalen Körpermasse des Tieres, Rot sind Messstrecken deren Eignung zur Bestimmung von Körpermassen fraglich ist. p = ungemitteltes Signifikanzniveau, r² = Bestimmtheitsmaß, %SEE = prozentualer Standardfehler, %PE = prozentualer Vorhersagefehler.

Maximale Körpermasse	Steigung	y-Achsenabschnitt	p	r ²	Standardfehler	%SEE	%PE
Messstrecke							
P2 inf Fläche mesial	1,6882	- 1,0945	<0,0001***	0,9992	0,0251	5,9	1,2
P2 sup Fläche	-0,5123	+ 4,8617	<0,0001***	0,0106	0,0129	3,0	40,9
P3 inf Fläche mesial	1,2672	- 0,334	<0,0001***	0,9664	0,0240	5,7	7,9
P3 sup Fläche	1,5611	- 1,749	<0,0001***	0,9947	0,0138	3,2	3,0
P4 inf Fläche mesial	1,7408	- 1,8984	<0,0001***	0,965	0,0149	3,5	8,1
P4 sup Fläche	2,19	- 3,9463	<0,0001***	0,9968	0,0108	2,5	2,2
M1 inf Fläche mesial	3,0888	- 6,0569	<0,0001***	0,9789	0,0104	2,4	6,2
M1 sup Fläche	3,3853	- 8,1015	<0,0001***	0,9808	0,0065	1,5	5,9
M2 inf Fläche mesial	1,9933	- 2,8983	<0,0001***	0,9258	0,0151	3,5	12,0
M2 sup Fläche	1,974	- 3,4974	0,0006***	0,8102	0,0090	2,1	19,6
M3 inf Fläche mesial	1,7742	- 2,2379	0,0001***	0,7344	0,0164	3,8	23,1
M3 sup Fläche	1,3847	- 1,4122	0,7735^{ns}	0,4887	0,0116	2,7	29,7

Die Mittelwerte des prozentualen Vorhersagefehlers liegen bei Betrachtung der minimalen Körpermassen bei 15,1 und für die maximalen Körpermassen bei 15,7.

3.2. Vergleich der Messstrecken

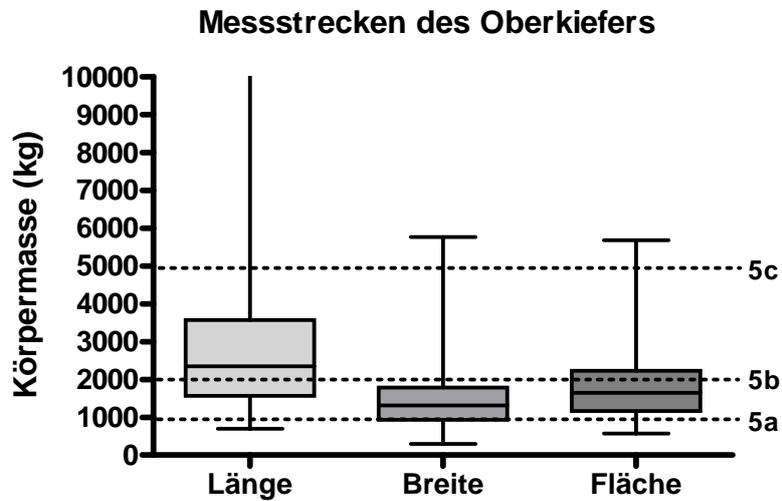


Abb. 3.1: Messstrecken des Oberkiefers. Die Grafik basiert auf allen untersuchten fossilen Zähnen, exclusive P2 und M3.

Einfache ANOVA mit Tukey's post Test:

Länge vs Breite $P < 0,001^{***}$

Länge vs Fläche $P < 0,001^{***}$

Breite vs Fläche $P < 0,05^*$

Standardabweichung des Mittelwertes:

Länge 2076

Breite 897,6

Fläche 1021

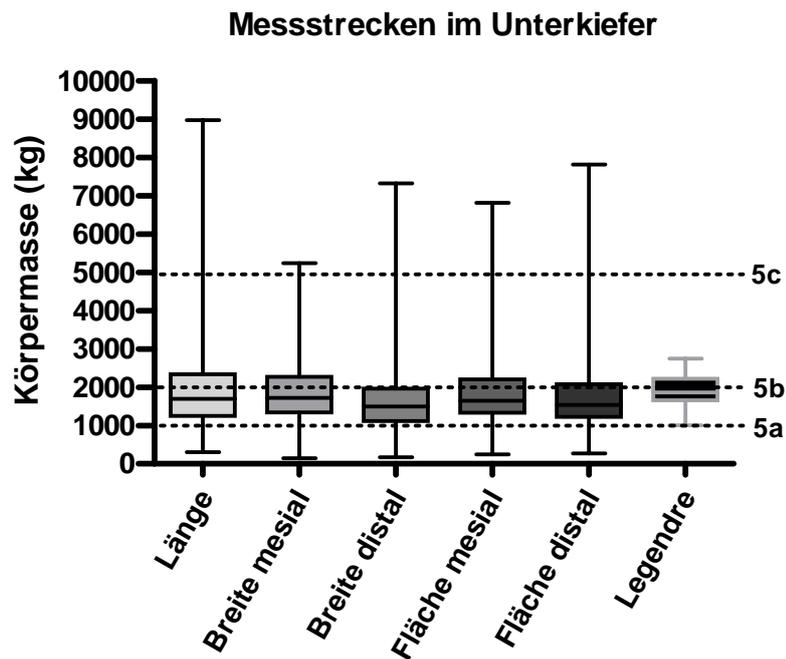


Abb. 3.2: Messstrecken des Unterkiefers. Die Grafik basiert auf allen untersuchten fossilen Zähnen.

Einfache ANOVA mit Tukey's post Test:

Keine signifikanten Unterschiede vorhanden.

Standardabweichung des Mittelwertes:

Länge	1372
Breite mesial	862,6
Breite distal	1176
Fläche mesial	960,5
Fläche distal	1057
Legendre	379,4

Die Abbildungen 3.1 und 3.2 zeigen Abweichungen von ermittelten Körpermassen durch Wahl eines Zahnparameters. Zur Erstellung dieser Grafiken wurden die ermittelten Körpermassen aus allen vermessenen fossilen Zähnen aufgetragen.

3.3. Vergleich der Faunenlevel Javas (Indonesien)

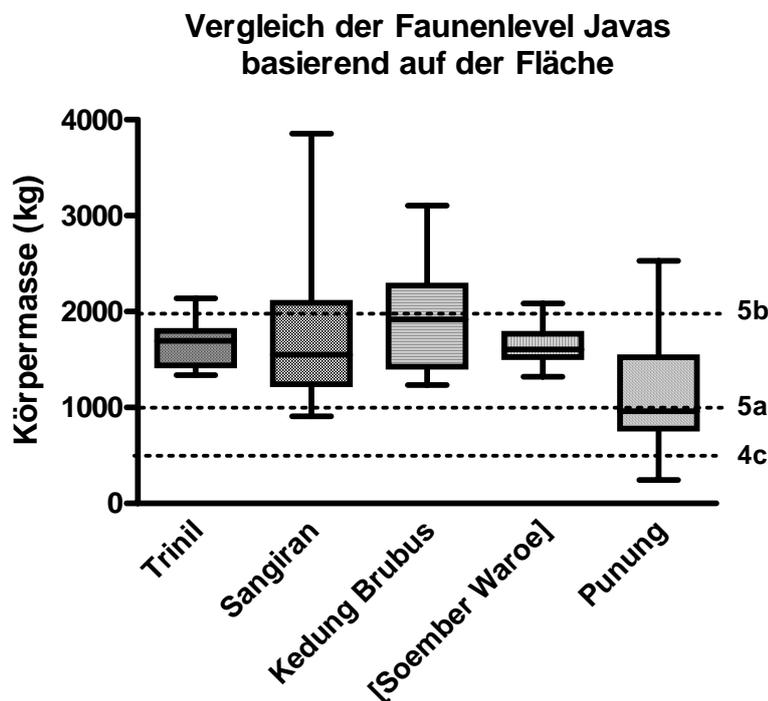


Abb. 3.3: Vergleich der fossilen Zähne der Fundstellen Javas (Indonesien). Für Fundstellen in Klammern sind das Alter und die Zuordnung unbekannt.

Einfache ANOVA mit Tukey's post Test:

Trinil vs Sangiran	$p > 0,05^{ns}$
Trinil vs Kedung Brubus	$p > 0,05^{ns}$
Trinil vs Soember Waroe	$p > 0,05^{ns}$
Trinil vs Punung	$p > 0,05^{ns}$
Sangiran vs Kedung Brubus	$p > 0,05^{ns}$
Sangiran vs Soember Waroe	$p > 0,05^{ns}$
Sangiran vs Punung	$p < 0,01^{**}$
Kedung Brubus vs Soember Waroe	$p > 0,05^{ns}$
Kedung Brubus vs Punung	$p > 0,001^{***}$
Soember Waroe vs Punung	$p > 0,05^{ns}$

Die in der Abbildung 3.3 untersuchten Zähne stammen aus der Sammlung von Koenigswald und der Dubois Sammlung.

3.4. Körpermassentrends rezenter Rhinocerotidae im Pleistozän

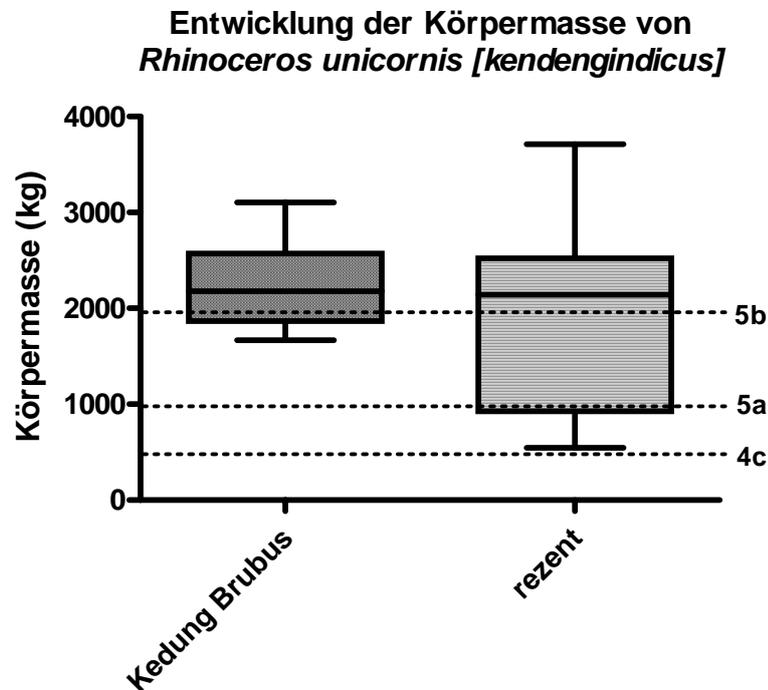


Abb. 3.4: Ermittelte Körpermassen für *Rhinoceros unicornis* für den Faunenlevel Kedung Brubus auf Java und die rezenter Tiere.

t-Test für ungepaarte Stichproben:

Kedung Brubus vs rezent $p > 0,05^{ns}$

In Abbildung 3.4 sind die über die Regressionsgleichungen ermittelten Werte für fossile Ober- und Unterkieferzähne aus der Dubois Sammlung, sowie alle vermessenen rezenter *Rhinoceros unicornis*, einschließlich Jungtiere, dargestellt.

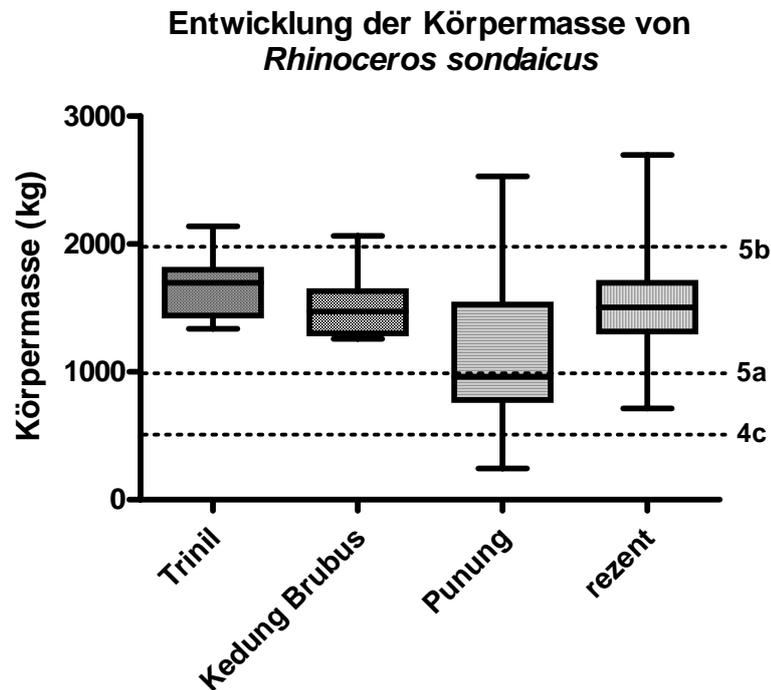


Abb. 3.5: Ermittelte Körpermassen für *Rhinoceros sondaicus* für die Faunenlevel Trinil, Kedung Brubus und Punung auf Java, sowie die rezenten Tiere.

Einfache ANOVA mit Tukey's post Test:

Trinil vs Kedung Brubus	$p > 0,05^{ns}$
Trinil vs Punung	$p < 0,001^{***}$
Trinil vs rezent	$p > 0,05^{ns}$
Kedung Brubus vs Punung	$p < 0,05^*$
Kedung Brubus vs rezent	$p > 0,05^{ns}$
Punung vs rezent	$p < 0,001^{***}$

In Abbildung 3.5 sind die über die Regressionsgleichungen ermittelten Werte für fossile Zähne aus der Dubois und der von Koenigswald Sammlung, sowie alle vermessenen rezenten *Rhinoceros sondaicus*, einschließlich Jungtiere, dargestellt.

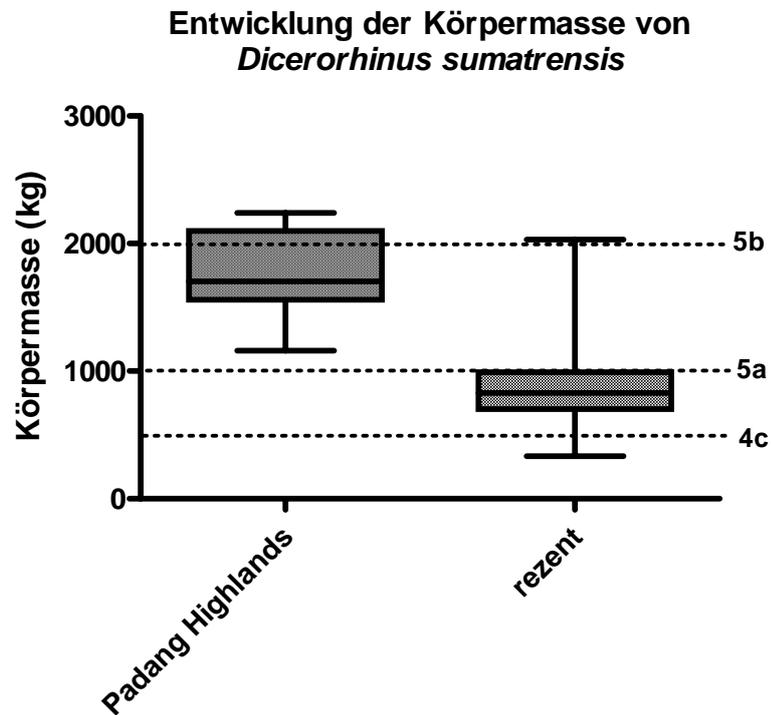


Abb. 3.6: Ermittelte Körpermassen für *Dicerorhinus sumatrensis* für Funde aus den Padang Highlands Sumatras und die rezenten Tiere.

t-Test für ungepaarte Stichproben:

Padang Highlands vs rezent $p < 0,001^{***}$

In Abbildung 3.6 sind die über die Regressionsgleichungen ermittelten Werte für fossile Zähne aus der Dubois Sammlung, sowie alle vermessenen rezenten *Dicerorhinus sumatrensis*, einschließlich Jungtiere, dargestellt. Die Datenbasis für die Padang Highlands besteht ausschließlich aus Oberkieferzähnen.

3.5. Vergleich von Insel- und Festlandformen

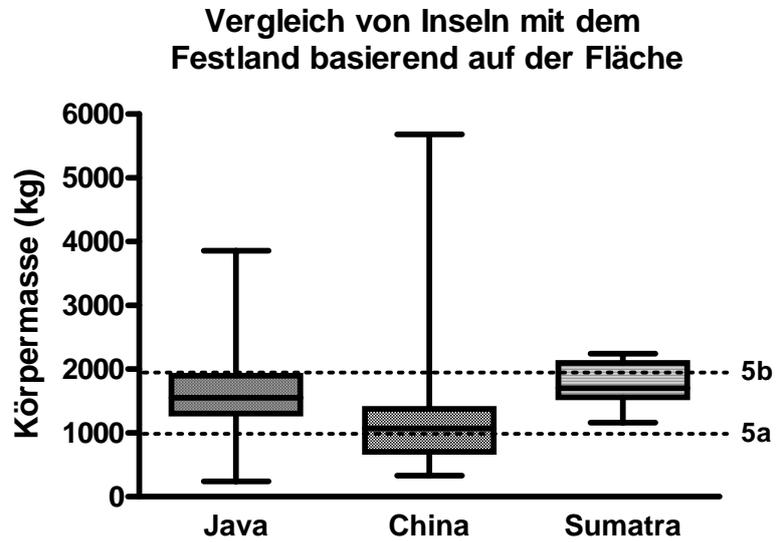


Abb. 3.7: Vergleich der Körpermasse fossiler Nashörner der Inseln Java und Sumatra mit dem Festland Chinas.

Einfache ANOVA mit Tukey's post Test:

Keine signifikanten Unterschiede vorhanden.

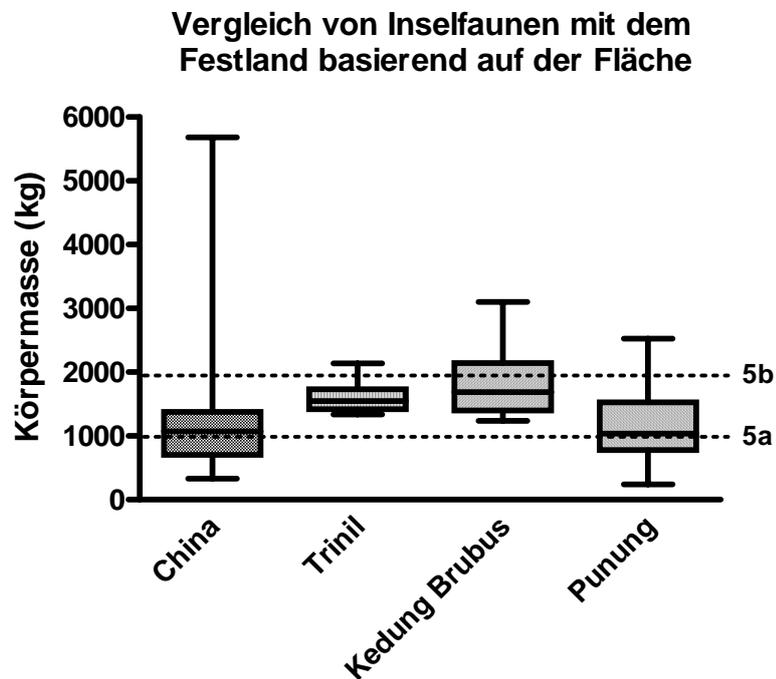


Abb. 3.8: Vergleich der Körpermasse fossiler Nashörner aus Inselfaunen Javas mit dem Festland Chinas.

Einfache ANOVA mit Tukey's post Test:

China vs Trinil	$p > 0,05^{ns}$
China vs Kedung Brubus	$p > 0,05^{ns}$
China vs Punung	$p > 0,05^{ns}$
Trinil vs Kedung Brubus	$p > 0,05^{ns}$
Trinil vs Punung	$p > 0,05^{ns}$
Kedung Brubus vs Punung	$p < 0,05^*$

In den Abbildungen 3.7 und 3.8 beschränken sich die Funde vom Festland auf Apothekenfauna der von Koenigswald Sammlung. Die Funde auf Java und Sumatra stammen aus der von Koenigswald Sammlung und der Dubois Sammlung. In die Werte aus Sumatra gingen nur Oberkieferzähne ein.

3.6. Interspeziesvergleich

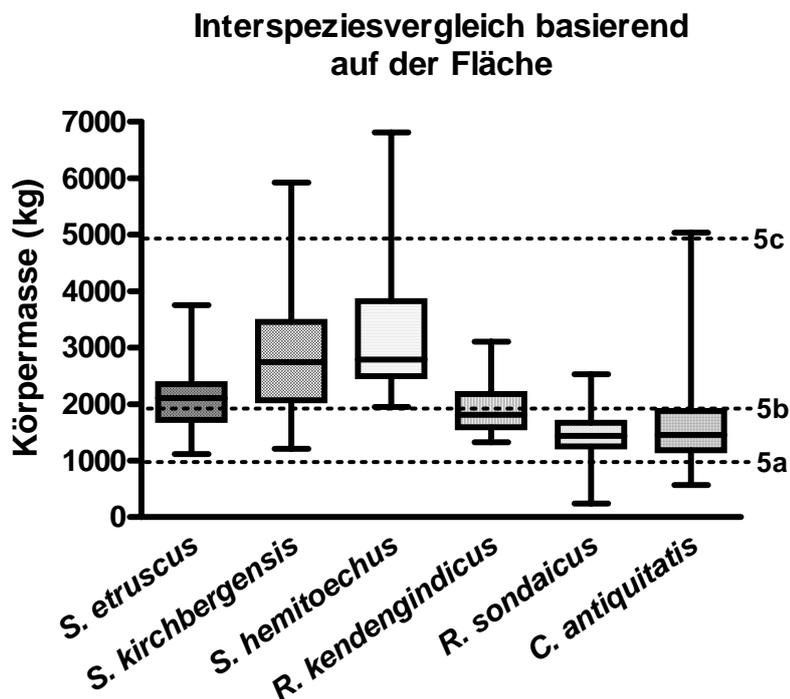


Abb. 3.9: Vergleich der Körpermasse der untersuchten fossilen Spezies Eurasiens.

Einfache ANOVA mit Tukey's post Test:

<i>S. etruscus</i> vs <i>S. kirchbergensis</i>	$p < 0,001^{***}$
<i>S. etruscus</i> vs <i>S. hemitoechus</i>	$p < 0,001^{***}$
<i>S. etruscus</i> vs <i>R. kendengindicus</i>	$p > 0,05^{ns}$
<i>S. etruscus</i> vs <i>R. sondaicus</i>	$p < 0,001^{***}$
<i>S. etruscus</i> vs <i>C. antiquitatis</i>	$p < 0,001^{***}$
<i>S. kirchbergensis</i> vs <i>S. hemitoechus</i>	$p > 0,05^{ns}$
<i>S. kirchbergensis</i> vs <i>R. kendengindicus</i>	$p < 0,001^{***}$
<i>S. kirchbergensis</i> vs <i>R. sondaicus</i>	$p < 0,001^{***}$
<i>S. kirchbergensis</i> vs <i>C. antiquitatis</i>	$p < 0,001^{***}$
<i>S. hemitoechus</i> vs <i>R. kendengindicus</i>	$p < 0,001^{***}$
<i>S. hemitoechus</i> vs <i>R. sondaicus</i>	$p < 0,001^{***}$
<i>S. hemitoechus</i> vs <i>C. antiquitatis</i>	$p < 0,001^{***}$
<i>R. kendengindicus</i> vs <i>R. sondaicus</i>	$p > 0,05^{ns}$
<i>R. kendengindicus</i> vs <i>C. antiquitatis</i>	$p > 0,05^{ns}$
<i>R. sondaicus</i> vs <i>C. antiquitatis</i>	$p > 0,05^{ns}$

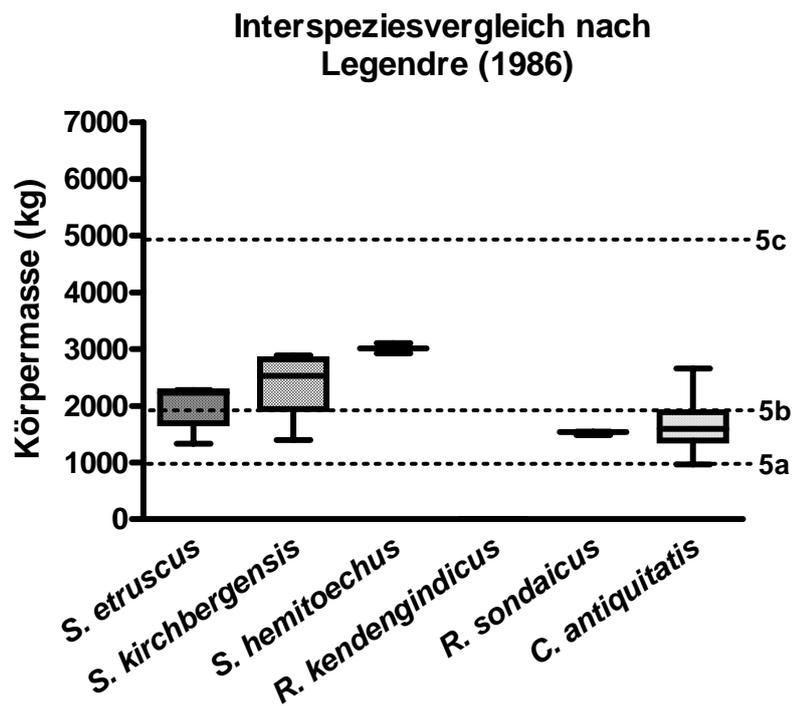


Abb. 3.10: Vergleich der Körpermasse der untersuchten fossilen Spezies Eurasiens basierend auf der Formel von Legendre.

Einfache ANOVA mit Tukey's post Test:

<i>S. etruscus</i> vs <i>S. kirchbergensis</i>	$p > 0,05^{ns}$
<i>S. etruscus</i> vs <i>S. hemitoechus</i>	$p > 0,05^{ns}$
<i>S. etruscus</i> vs <i>R. sondaicus</i>	$p > 0,05^{ns}$
<i>S. kirchbergensis</i> vs <i>S. hemitoechus</i>	$p > 0,05^{ns}$
<i>S. kirchbergensis</i> vs <i>R. sondaicus</i>	$p > 0,05^{ns}$
<i>S. hemitoechus</i> vs <i>R. sondaicus</i>	$p < 0,05^*$

In die Abbildungen 3.9 und 3.10 gehen Zähne aus allen besuchten Sammlungen ein.

4. Diskussion

4.1. Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit umfasst die Rekonstruktion der Körpermasse pleistozäner Rhinocerotidae in Europa und Südost-Asien, hier speziell der Insel Java. Methodisch wird dieses Ziel durch lineare Regressionen nach Janis (1990) verfolgt. Zunächst wird ein Rezentmodell erstellt, das es ermöglicht Körpermasse mit verschiedenen Zahnparametern in Zusammenhang zu bringen. Die aus dem Rezentmodell resultierenden Regressionsgleichungen für jeden Zahn werden dann für die Rekonstruktion fossiler Körpermassen verwendet.

Das fossile Zahnmaterial wurde vermessen und die Körpermassen für alle Zahnparameter errechnet. Um einen Vergleich mit veröffentlichten Werten zu ermöglichen, wurde die Körpermasse gleichfalls nach Legendre (1986) ermittelt, welcher eine Formel zur Körpermassenrekonstruktion entwickelte, die heute allgemein Verwendung findet.

Um die oftmals sehr großen Schwankungen in der Körpermasse, verursacht durch Ernährungs- und Gesundheitszustand eines Tieres abzufedern, sind die absoluten Werte in Körpermassenklassen eingeteilt.

Die ermittelten Körpermassen wurden dann in verschiedenen Zusammenhängen betrachtet und, soweit möglich, Aussagen über Gründe für Veränderungen oder Unterschiede zwischen Messstrecken, Zeiträumen, Habitaten oder auch Spezies genannt.

4.2. Qualität des Rezentmodells

Das Rezentmodell dieser Arbeit basiert auf der Vermessung und Berechnung verschiedener Zahnparameter von Unter- und Oberkieferzähnen rezenter, adulter asiatischer Rhinocerotidae. Um die Körpermasse der fossilen Verwandten zu erhalten, werden die Werte der Zahnparameter gegen Literaturwerte der Körpermasse logarithmiert aufgetragen. Erstellt man eine lineare Regression aus diesen Werten ergibt sich eine Regressionsgleichung, über welche dann näherungsweise die Körpermasse des fossilen Tieres errechnet werden kann. Eine Überprüfung der erhaltenen Werte bietet die Errechnung der Körpermassen der vermessenen rezenter Tiere. Hierbei ermittelt man Gewichte heute lebender Tiere, deren Körpermassen aus der Literatur bekannt sind. Betrachtet man in den Abbildungen 3.4 bis 3.6 die errechneten Körpermassen der rezenter Tiere, fallen keine Unterschiede zu Literaturwerten auf.

Für *Dicerorhinus sumatrensis*, *Rhinoceros sondaicus* und *Rhinoceros unicornis* werden in der Literatur Körpermassen von 650-900, 900-2.300 respektive 1.800-2.700 kg angegeben. Die Abbildungen zeigen Mittelwerte der Körpermassen von 877, 1.512 und 1.927 kg. Alle errechneten Mittelwerte liegen im Bereich der Literaturwerte. Eine Überprüfung der errechneten Werte auf signifikante Unterschiede in der Körpermasse zeigt, dass diese Werte mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 0,001 verschieden sind, so könnte dieses erstellte Rezentmodell sogar Hinweise auf Bestimmungsfehler geben. Vor allem juvenile Nashörner der Gattung *Rhinoceros* unterscheiden sich kaum in ihrer Zahnmorphologie. Sollte es daher möglich sein Einzelzähne aufgrund der Abmessungen der Zähne zu unterscheiden wäre dies hilfreich bei Bestimmung fossiler Tiere, aber auch begrenzt zur Bestimmung rezenter Nashörner. Da sich die rezenter Vertreter *Rhinoceros sondaicus* und *Rhinoceros unicornis* in ihren Körpermassenspektren überschneiden ist eine definitive Einordnung aufgrund der Abmessungen jedoch nicht möglich.

Betrachtet man die einzelnen Zahnparameter hinsichtlich ihrer Eignung zur Körpermassenrekonstruktion fallen die Werte für den P2 und den M3 im Oberkiefer auf. Sie unterscheiden sich von den anderen Parametern vor allem durch das Bestimmtheitsmaß r^2 . Liegt dieses für andere Messstrecken meist

zwischen 0,75 und 1, ist es hier weitaus geringer. Auch der prozentuale Vorhersagefehler %PE liegt meist über 30%, und damit doppelt so hoch wie der Durchschnitt aller Vorhersagefehler, der bei 15,1% für die minimalen und 15,7% für die maximalen errechneten Körpermassen liegt. So scheinen diese Zahnparameter ungeeignet zur Körpermassenrekonstruktion.

Die Irrtumswahrscheinlichkeit p der Werte des P2 superior deutet dagegen eine sehr gute Eignung zur Berechnung an. Die Irrtumswahrscheinlichkeit beschreibt in diesem Falle, wie wahrscheinlich es ist, dass kein Zusammenhang zwischen den Werten besteht. Hier liegt p unter 0,001, das heißt nur in weniger als einem von tausend Fällen wird die Nullhypothese erfüllt.

Die gleiche Richtung zeigt der prozentuale Standardfehler der Stichprobe an. Die Werte hier zeigen keinerlei besondere Abweichung. Auch bei P2 und M3 superior liegt die Wahrscheinlichkeit, einen Fehler beim Schluss von einem Zahnparameter auf die Körpermasse zu machen, nur im Bereich von 2,4 bis 3,0%. Körpermassen errechnet aus den Gleichungen dieser Zähne liegen im gleichen Bereich wie Körpermassen ermittelt aus den Gleichungen anderer Zahnparameter. Dennoch sollten die über diese Parameter bestimmten Körpermassen mit angemessener Vorsicht behandelt werden. Für die Ergebnisse dieser Arbeit wurden sie vernachlässigt.

4.3. Übertragbarkeit des Rezentmodells auf Fossilien

Die Eignung eines Rezentmodells zur Rekonstruktion nicht direkt greifbarer Eigenschaften eines Tieres hängt von zahlreichen Faktoren ab. Diese Faktoren, welche Probleme bei der Übertragung auf Fossilien bereiten, liegen einerseits auf der Seite der Fossilien, andererseits aber auch bei den rezenten Tieren.

So ist bei den fossilen Tieren die phylogenetische Entfernung der einzelnen Nashornspezies oft unklar. Daher kann schwer abgeschätzt werden, wann beispielsweise ein Merkmal plesiomorph ist oder eine neue Anpassung an eine Lebensbedingung durch Entwicklung einer vermeintlich ursprünglichen Eigenschaft.

Groves (1983) zeigte einen solchen Fall anhand des Lokomotionsapparates des Sumatranashorns, der lange Zeit als primitives Merkmal galt, aber inzwischen als Anpassung an das morastige Habitat des Tieres allgemein akzeptiert ist.

Solche Verschiebungen gelten natürlich auch für die Körpermasse. So ist für Panzernashörner allgemein bekannt, dass vor allem die männlichen Tiere bei Zoothaltung eine starke Gewichtszunahme zeigen. Dies ist teilweise auf mangelhafte Bewegungsfreiheit zurückzuführen, aber außerdem auf das Fehlen von Konkurrenz bei der Paarung und Futter mit zu hohen Nährwerten. Die Bezahnung spiegelt dies natürlich nicht wider, daher wurden in dieser Arbeit die Körpermassenklassen bestimmt.

Des Weiteren darf die Ernährung bei Rekonstruktionen über Zähne der Tiere nicht außer Acht gelassen werden. Die einzige rezente Nashornart, die sich von Gras ernährt, ist das afrikanische Breitmaulnashorn. Vergleicht man dessen Zähne mit Zähnen des Wollhaarnashorns, könnte man aufgrund der Ähnlichkeit auf nahe Verwandtschaft schließen. Dies ist aber nicht der Fall.

Beide Linien trennten sich bereits im Miozän. Vielmehr ist die Zahnmorphologie Ausdruck der Ernährungsweise. So ist die Anwendung eines Rezentmodelles, das rein auf Zähnen von Tieren beruht, die sich nur zu geringen Anteilen von Gras ernähren, auf eine Art wie *Coelodonta antiquitatis* natürlich problematisch.

Janis (1990) näherte sich diesem Problem durch ein Rezentmodell, das auf ferner verwandten grasfressenden Arten wie Pferden und Kängurus beruhte.

Jedoch ist auch hierbei die Morphologie der Zähne verschieden. Diesmal wegen der verwandtschaftlichen Ferne.

Auch die Vermessung der fossilen Zähne stellt ein Problem dar, da es im Einzelnen unbekannt ist, welche taphonomischen Prozesse auf den Zahn gewirkt haben. Auch äußerlich zeigen fossile Zähne normalerweise Spuren ihres Alters. Viele sind erodiert oder es sind Teile abgebrochen.

Diese Probleme bei fossilen Zähnen bewirken, dass eine Formel für einen bestimmten Zahn wie von Legendre (1986) vorgestellt, zwar für diesen Zahn funktioniert, aber auch hohe Ansprüche an die Unversehrtheit der Fossilien stellt.

Die Probleme auf der Seite der rezenten Tiere, welche zur Erstellung des Rezentmodells verwendet wurden sind ebenfalls vielfältig. Diese stammen aus Sammlungen von Museen, deren Tiere sind oft ungenau beschrieben. Teils ist die Bestimmung der Artebene falsch. Teils ist es unklar, woher das Tier stammt. Ein weiterer großer Anteil der Stücke in Museen stammt aus Zoos, wo oftmals keine Nahrung verfüttert wird, die den Tieren in der Natur zur Verfügung stünde. Für diese Arbeit wurden alle Messparameter an der Basis der Zähne genommen, was es ermöglicht, Veränderungen durch unnatürliche Abkautung weitgehend zu umgehen. Leider stehen auch bei Zootieren keinerlei gemessene Körpermassen zur Verfügung, so dass ein Literaturwert für die Korrelation angenommen werden muss. Dadurch kann man nur eine Annäherung erzielen jedoch keine exakte auf das Tier bezogene Korrelation.

4.4. Eignung der Messstrecken

Wie die Ergebnisse in 3.2 zeigen gibt es signifikante Unterschiede in der Höhe der errechneten Körpermassen bei Oberkieferzähnen. Auch die Variabilität innerhalb der einzelnen Messstrecken ist auffallend höher. So liegt die Standardabweichung bei der Länge der superioren Zähne doppelt so hoch wie bei anderen Messstrecken. Ein Grund hierfür könnte die bereits angesprochene unterschiedliche Morphologie der untersuchten Zähne durch abweichende Ernährungsweisen sein.

So tendieren grasfressende Arten zu einer deutlichen Vergrößerung der Kaufläche sowie zur Bildung von hochkronigen Zähnen. Diese Veränderungen müssen zwangsläufig auch Effekte auf die untersuchten Zahnparameter haben. So erkennt man in Abbildung 3.1 das die Errechnung der Körpermasse über die Länge von Oberkieferzähnen stets ein höheres Gewicht ergibt als beispielsweise die Breite der Oberkieferzähne. Vergleicht man diese Unterschiede zwischen zwei Zahnparametern bei verschiedenen Nashornarten fällt jedoch auf, dass die Größenordnung des Unterschieds gleichbleibt. Die Länge ergibt, unabhängig von der Spezies und deren Ernährungsweise, immer Körpermassen die etwa doppelt so hoch liegen wie Körpermassen aus der Breite.

Während es an Unterkieferzähnen verhältnismäßig einfach ist eine standardisierte Länge abzunehmen, da sie sich bis zur Zahnkrone kontinuierlich langsam verkürzen, können Längen an Oberkieferzähnen je nach Höhe am Zahn um mehrere Millimeter schwanken. Daher sollten Ergebnisse aus der superioren Länge eines Zahns stets als relative Werte gesehen werden, um Vergleiche mit Werten herzustellen, welche auf die gleiche Art ermittelt wurden. Die superiore Fläche kann dagegen durchaus für Vergleiche mit absoluten Werten aus Unterkieferzähnen verwendet werden. Ein Signifikanztest zum Vergleich der Fläche von Oberkieferzähnen mit allen Messstrecken an Unterkieferzähnen sowie den Werten ermittelt aus Legendre's Formel ergab keinerlei signifikante Abweichungen.

4.5. Vergleich der Faunenlevel Javas

Nach van den Bergh et al. (2001) sind Nashörner im Pleistozän nur aus drei der sieben Faunenlevel bekannt, welche von Koenigswald bei Erstellung seiner ersten Biostratigraphie erstellte (Tab.1.3). Diese Level sind Trinil H.K. mit einem Alter von 0,9 Ma, Kedung Brubus mit 0,8 - 0,7 Ma und Punung mit 60 - 125 Ka. In diesen Leveln kommt *Rhinoceros sondaicus* vor, in Kedung Brubus zusätzlich *Rhinoceros unicornis kendengindicus*. In Abbildung 3.3 sind zusätzlich die Fundstellen Sangiran und Soember Waroe aufgetragen. Sangiran ist eine sehr bekannte Fundstelle, einerseits da von dort zahlreiche Hominidenfunde stammen, andererseits da sie Zugriff auf einen großen geologischen Zeitraum sowie eine Fülle an Fossilien bietet.

Die ältesten Schichten Sangirans sind etwa 3 Ma alt und liegen somit noch im Pliozän, die jüngsten sind etwa 250 Ka alt und sind damit in das späte Pleistozän einzuordnen (Watanabe und Kadar 1985). Bisher wurden in Sangiran alle Faunenlevel außer Ngandong und Punung identifiziert. Leider wurde während der Grabungen von von Koenigswald in Sangiran nicht auf Zugehörigkeit der Funde zu einzelnen Faunenleveln geachtet. Daher kann für diese Funde nur gesagt werden, dass sie entweder zum Faunenlevel Trinil, Kedung Brubus oder beiden gehören. So scheint Sangiran bei Betrachtung der Abbildung 3.3 auch intermediär zwischen den beiden fraglichen Leveln zu liegen. Soember Waroe ist eine Fundstelle benannt nach einer Siedlung auf Java, leider konnte sie durch Literatur keinem bestimmten Alter oder Faunenlevel zugeordnet werden. Auch die errechneten Körpermassen lassen keine eindeutige Einordnung zu.

Vergleicht man die errechneten Körpermassen für die einzelnen Faunenlevel, findet man Tendenzen, aber kaum signifikante Unterschiede. So scheint sich eine Tendenz zur Körpermassenzunahme der Nashörner bis vor 0,7 Ma anzudeuten, in der Punung Fauna wird die Masse wieder reduziert. Die Tendenz zur Größenzunahme ist jedoch nicht signifikant. Die Verschiebung der Körpermassen im Faunenlevel Kedung Brubus könnte auf das Auftreten von *Rhinoceros unicornis kendengindicus* zurückzuführen sein. Das Durchschnittsgewicht von *Rhinoceros unicornis* heute ist höher als das von *Rhinoceros sondaicus*, jedoch überschneiden sich die Gewichtsspektren beider

Arten, so dass eine Unterscheidung aufgrund der Körpermasse unmöglich ist. Nur der Faunenlevel Punung zeigt signifikant unterschiedliche Körpermassen zu Sangiran und Kedung Brubus. Einer der Gründe hierfür könnte eine Änderung des Habitats sein. Während alle anderen hier angesprochenen Faunenlevel bei van den Bergh et al. (2001) als offenes Waldwald rekonstruiert wurden, wurde Punung als Regenwald beschrieben.

Untersucht man nun die rezent in Südost-Asien vorkommenden Nashornarten auf Unterschiede zu ihren direkten fossilen Vorfahren (Abb. 3.4 bis 3.6) zeigt sich ein sehr abwechslungsreiches und teils überrschendes Bild. *Rhinoceros unicornis* war fossil in der Kedung Brubus Fauna mit einer mittleren Körpermasse von 2.247 kg nur unwesentlich schwerer als die heute lebenden Tiere mit 1.927 kg. Bei *Rhinoceros sondaicus* zeigt sich dagegen die schon angesprochene Veränderung in der Punung Fauna. Während die Faunenlevel Trinil H.K., Kedung Brubus und heutige Tiere keinerlei signifikante Unterschiede im Gewicht aufweisen, ist das rekonstruierte Gewicht der Tiere der Punung Fauna signifikant verschieden zu allen anderen ermittelten Werten für *Rhinoceros sondaicus* bei den Nashörnern Javas. Besonders auffallend ist jedoch die deutliche Veränderung der Körpermassen bei *Dicerorhinus sumatrensis*.

Während die errechneten Werte einen Mittelwert für die rezenten Tiere von 878 kg ergeben, liegt dieser bei den fossilen Tieren mit 1.745 kg fast doppelt so hoch. Die Standardabweichungen beider Stichproben liegen mit 299,2 für die rezenten und 335,8 für die fossilen Tiere im gleichen Bereich. Es gibt verschiedene Gründe für diese deutlichen Unterschiede. Ein Vorkommen von *Dicerorhinus sumatrensis* auf Java ist nicht bekannt. Die Sedimente der Höhlen in den Padang Highlands auf Sumatra liegen jedoch mit 60 – 80 Ka in einem Altersbereich mit der Punung Fauna (Drawhorn 1994).

Da ein Absinken des Meeresspiegels durch eine Kaltzeit im späten Pleistozän beide Inseln mit dem Festland vereint, ist es sehr wahrscheinlich, dass *Rhinoceros sondaicus* neben Java auch Sumatra erreichte, so wie Java zu dieser Zeit auch von dem Sumatranashorn besiedelt worden ist. Unterstützung erhält diese These durch einen Blick auf die Habitate der heutigen Vertreter der beiden Spezies, sie bevorzugen Regenwald. Wie Hooijer schon 1946 feststellte

ist es schwer, die beiden Arten anhand von Zahnmerkmalen zu unterscheiden. Hooijer liefert einige Unterscheidungsmerkmale, kommt jedoch auch nicht umhin auf Verhältniswerte und Einzelbetrachtungen zurückzugreifen. Leider wurde dieses Problem nach Hooijer kaum noch behandelt. So kann für alle Stichproben aus der Zeit der Punung Fauna schwerlich mit Sicherheit gesagt werden, um welche Arten es sich handelt, da nur Einzelzähne vorliegen. Sollten beide Spezies korrekt bestimmt sein stellt sich die Frage, warum im gleichen geologischen Zeitraum die Tiere auf Sumatra kleiner wurden, während die Tiere auf Java an Körpermasse zunahmen. Eine Antwort könnten die Ausführungen des Kapitels 4.6 geben.

4.6. Inselnanismus kontra Migration

Von Säugern, die auf Inseln isoliert leben, sind oftmals Größenveränderungen bekannt. Großsäuger tendieren zur Verzweigung (Nanismus), Kleinsäuger zu Riesenwuchs (Gigantismus). Dies liegt an den speziellen Faktoren, die ein Inselhabitat ausmachen. Erstens geringer Fraßdruck durch Prädatoren. Raubtiere benötigen meist große Reviere, die auf Inseln nicht zur Verfügung stehen. Zweitens ist die Konkurrenz innerhalb der Populationen ist deutlich höher, da die Gebiete die dem Einzeltier zur Verfügung stehen kleiner sind. Drittens ist noch der Zugang zu Nahrung ein regulierender Faktor (Whittaker 1998). Da Großsäuger, und hier im besonderen Nashörner, der Prädation auf dem Festland durch ihre enorme Körpermasse entgehen, ist diese in einem Umfeld, das keine großen Raubtiere ernähren kann nicht mehr notwendig. Die Tiere werden kleiner. Dies führt dazu, dass mehr Individuen in dem gleichen begrenzten Lebensraum Nahrung finden und dabei nicht in beständiger Konkurrenz zu Artgenossen stehen.

Natürlich wirken diese Faktoren nicht auf dem Festland. Bei Bildung von Landbrücken zum Festland können daher die nicht verzweigten Arten erneut einwandern. Falls durch die Isolation keine weiteren evolutionären Vorteile neben der geringeren Körpermasse entstanden sind oder die Landbrücken nur sehr kurz bestehen, werden die Zwergformen dann normalerweise rasch verdrängt. Grund sind die über Landbrücken ebenfalls einwandernden großen

Prädatoren, für die die Zwergformen eine vergleichsweise einfache Beute darstellen. Während des Pleistozäns wurde das Sundaland (Abb. 1.4) mehrfach vom Festland besiedelt. Vergleicht man nun die errechneten Körpermassen für alle Zahnfunde vom Festland mit jenen der Sundainseln Java und Sumatra (Abb. 3.7), sind keine signifikanten Unterschiede in der Körpermasse zu erkennen.

Auch bei der Vergleich einzelner Faunenlevel Javas mit dem Festland, fällt der Faunenlevel Punung durch einen signifikanten Unterschied zu den anderen Faunenleveln Javas auf, jedoch nicht durch eine signifikante Abweichung im Vergleich zum Festland (Abb. 3.8). Leider gibt es keinerlei Angaben zu den Arten aus welchen die Stichprobe des Festlandes besteht. Zudem stammen alle untersuchten Zähne aus chinesischen Apotheken, ihr Alter ist also unbekannt. Dennoch deuten die Ergebnisse darauf hin, dass während der letzten Eiszeit eine erneute Migration vom Festland nach Java stattgefunden hat.

Sumatra dagegen könnte von dieser Migration umgangen worden sein, resultierend in Nanismus der Tiere. Da aber auch vom Festland *Dicerorhinus sumatrensis* rezent nicht mit einer Körpermasse von über 1.000 kg bekannt ist, war das Sumatranashorn entweder im späten Pleistozän sehr viel größer als heute oder die *Dicerorhinus sumatrensis* zugeordneten Zähne der Padang Highlands der Dubois Sammlung sind in Wirklichkeit *Rhinoceros sondaicus* oder gar *Rhinoceros unicornis* zuzuordnen. Zur Klärung dieser Zusammenhänge sollten Körpermassen fossiler Sumatranashörner des Festlandes erhoben werden.

4.7. Interspeziesvergleich

Während das Pleistozän mit seinem Wechsel von Warm- und Kaltzeiten auf den Inseln Südost-Asiens zu wiederholten Einwanderungen in isolierte Gebiete führte, ist das Pleistozän Europas geprägt von einer beständigen Änderung der Habitate. Die Nashörner Europas spezialisierten sich auf bestimmte Habitate, deren Änderungen sie folgten.

Dank des Aussterbens zahlreicher Nashornarten Mitte des Pliozäns konnte *Stephanorhinus etruscus* noch als unspezialisierter Opportunist bis Mitte des Pleistozäns überleben (Kaiser und Kahlke 2005). Als das Klima in Europa dann jedoch deutlich wechselhafter wurde, musste *Stephanorhinus etruscus* zahlreichen spezialisierteren Arten weichen. Unter diesen befanden sich *Stephanorhinus kirchbergensis*, ein Waldbewohner, *Stephanorhinus hemiteochus*, ein Bewohner offenen Waldlandes und *Coelodonta antiquitatis* ein Kältesteppentier. Abbildung 3.9 zeigt die rekonstruierten Körpermassen der einzelnen Arten Europas und Asiens. Vor allem die Waldbewohner Europas stechen durch ihre verhältnismäßig große Körpermasse hervor. Die Körpergewichte für *Stephanorhinus hemiteochus* und *Stephanorhinus kirchbergensis* werden bei Fortelius (2007) mit 1.400 respektive 1.600 kg angegeben, die Mittelwerte der rekonstruierten Werte liegen bei 3.400 bzw. 2902 kg. Die Standardabweichungen liegen mit 1.411 für *Stephanorhinus hemiteochus* und 1.174 für *Stephanorhinus kirchbergensis* ebenfalls sehr hoch. Errechnet man nun die Körpermassen nur über die Fläche des M1 inferior nach Legendre (Abb.3.10), erhält man vergleichbare Werte. Dies gilt für alle für diesen Speziesvergleich errechneten Werte, also auch für *Coelodonta antiquitatis*, dessen mittlere Körpermasse hier bei bei 1.590 kg liegt, bei Fortelius (2007) jedoch mit 2.900 kg angegeben wird. Die Standardabweichungen sind bei Legendre deutlich geringer, jedoch auch die Stichprobe. Vergleicht man nun die Ergebnisse beider Methoden auf signifikante Unterschiede zwischen den Spezies, zeigt sich ein klarer Unterschied zwischen beiden Ansätzen. Über Legendre kann nur ein schwach signifikanter Unterschied beim Vergleich von *Stephanorhinus hemiteochus* und *Rhinoceros sondaicus* festgestellt werden sowie zahlreiche Tendenzen. Über die erstellten Regressionen können dagegen aufgrund der deutlich größeren

Stichprobe zahlreiche signifikante Unterschiede in der Körpermasse der pleistozänen Rhinocerotidae festgestellt werden. So kann *Coelodonta antiquitatis* über die Körpermasse deutlich von den anderen europäischen Nashörnern unterschieden werden, aber nicht von den untersuchten asiatischen Rhinocerotidae. Angesichts der Tatsache, dass sich die Zähne von *Coelodonta antiquitatis* bereits in der Morphologie deutlich von allen anderen untersuchten Spezies unterscheiden ist dies jedoch von untergeordneter Bedeutung.

Auch *Stephanorhinus etruscus* ähnelt in der Körpermasse nur *Rhinoceros kendengindicus* und *Stephanorhinus hemitoechus* nur *Stephanorhinus kirchbergensis*. Falls diese Unterscheidung aufgrund der Körpermasse weiteren Untersuchungen standhält, könnte sie dazu dienen neue Funde zu kategorisieren, was allem bei den schwer vergleichbaren Zähnen von Nashörnern ein gewinnbringender Ansatz wäre. Leider sind die Arten Südost-Asiens auch in der Körpermasse nicht zu unterscheiden.

4.8. Schlußbetrachtung

Betrachtet man die vorliegenden Ergebnisse, lassen sich verschiedene allgemeine Aussagen treffen. Alle über Regressionen ermittelten Körpermassen liegen in denselben Körpermassenklassen wie Körpermassen errechnet über die sehr bekannte Formel von Legendre (1986).

Vorteil der Regressionen ist, dass sie es ermöglichen, nahezu alle Zähne einer Fundstelle zur Rekonstruktion der Körpermasse zu verwenden, nur aufgrund von Zahnfragmenten ist keine Körpermasse mehr zu errechnen. In der Anwendung ermöglicht dies deutlich präzisere Unterscheidungen selbst bei geringen Fundmengen. Legendre's Formel ist speziell für Perissodactylen erarbeitet worden. Diese Einschränkung auf verwandtschaftliche Nähe teilen die Regressionen. Ebenso müssen bei beiden Verfahren möglichst wenige Unterschiede in der Nahrung vorliegen, da funktionelle Veränderungen der gewählten morphometrischen Parameter zu verzerrten Ergebnissen führen können (Fortelius 1990). Die Schwäche der Formel von Legendre ist ihre Einschränkung auf eine bestimmte Zahnposition, welche zwar durchaus einen großen Teil der Funde ausmacht, aber dennoch viele vernachlässigt. Des Weiteren erfordert diese Art der Rekonstruktion intaktes Zahnmaterial, da sowohl die maximale Länge als auch die maximale Breite bestimmt werden müssen, um die Fläche des unteren M1 zu erhalten. Außerdem ist die bearbeitbare Stichprobe deutlich geringer. Hierdurch werden oft nur Tendenzen sichtbar, diese können aber nicht statistisch belegt werden.

Über die Regressionen kann für jeden Zahn eine Aussage über das Gewicht seines Besitzers getroffen werden. Leider können diese Aussagen nicht immer als absolute Werte gesehen werden, da einige Zahnparameter deutlich unterschiedliche Werte für den gleichen Zahn ergeben. Eine Einführung von Korrekturfaktoren könnte dieses Problem beheben. Dennoch bleiben die relativen Zusammenhänge verschiedener Stichproben stets erhalten. Daher können lineare Regressionen trotz höherer Abweichungen in Einzelwerten ein deutlich präziseres Bild der Lebensumstände fossiler Tiere zeichnen als Legendre's Formel.

Blickt man auf die Körpermassenklassen, in welche die Rhinocerotidae der Abbildungen 3.1 bis 3.10 eingeteilt sind, zeigt sich, dass auch die fossilen

Nashörner primär in den Klassen 4c, 5a und 5b anzusiedeln sind. Es hat also keine starken Gewichtsverschiebungen innerhalb der Familie im Zeitraum des Plio-Pleistozäns gegeben.

5. Danksagung

Allen voran möchte ich Prof. Dr. Friedemann Schrenk und Dr. Christine Hertler für Betreuung, Unterstützung und hilfreiche Gespräche bei der Anfertigung der vorliegenden Diplomarbeit danken.

Die Vermessung der Nashörner Eurasiens wurde mir ermöglicht durch Dr. Henrik Turni und Irene Thomas vom Museum für Naturkunde der Humboldt Universität in Berlin, Dr. Rainer Hutterer und Dr. Gustav Peters vom Museum Alexander König in Bonn, Katrin Krohmann vom Forschungsinstitut Senckenberg Frankfurt am Main, Dr. Fritz Geller-Grimm und Gerhard Heinrich von der Naturhistorischen Landessammlung Wiesbaden. Ihnen danke ich für die tatkräftige Unterstützung. Besonderen Dank schulde ich Dr. Doris Mörike und Dr. Reinhard Ziegler vom Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart für Einblicke in die osteologischen Strukturen und Funktionen, die Nashörner einzigartig machen.

Für den Zugang zum fossilen Material der Dubois Sammlung, der Tegelen Sammlung sowie zu zahlreichen Fundstücken aus der Nordsee und ihre freundliche und konstruktive Hilfe danke ich Dr. John de Vos und Rainier van Zelst vom Museum .naturalis in Leiden besonders.

Für Fragen und Antworten auf schwierigem Terrain und eine großartige Formel danke ich Dr. Frederic Lacombat.

Abschließend möchte ich Susanne Denzau, Sandra Engels, Tim von Issendorff, Carina Raue und Rebekka Volmer für die Hilfe bei den Besuchen in Sammlungen, sowie für zahlreiche ermutigende Gespräche danken. Ulrike Anders, Silke Karl und allen anderen Mitgliedern der Arbeitsgruppe Paläobiologie der Wirbeltiere in Frankfurt am Main danke ich für Hinweise, Korrekturen und Unterstützung während der Zeit meiner Diplomarbeit.

6. Quellennachweis

6.1. Literatur

Cerdeño, E. (1998): Diversity and evolutionary trends of the Family Rhinocerotidae (Perissodactyla). – *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 141:13-34; Amsterdam.

De Vos, J., The Long, V., (1998): First settlements: Relations between Continental und Insular Southeast Asia. Resumés des Communications: Colloques international. Origines des Peuplements Chronologie des Cultures paleolitiques dans de Sud-est asiatique. Paris 3.-5. Juni 1998 24: 225 – 249.

Drawhorn, G.M. (1994): The systematics and paleodemography of fossil orangutans (Genus Pongo). Proefschrift University of California.

Falconer, H. (1868): *Paleontological memoirs and notes, vol. II Mastodon, elephant, rhinoceros, ossiferous caves, primeval man and his contemporaries*. 675p., R. Hardwicke ed., London.

Foose, T.J. and van Strien, N. (eds) 1997: *Asian Rhinos. Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Asian Rhino Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland.

Fortelius, M., (2007): Neogene of the Old World Database of Fossil Mammals (NOW). University of Helsinki. <http://www.helsinki.fi/science/now/> .

Fortelius, M., Mazza, P., Sala, B. (1993): *Stephanorhinus* (Mammalia, Rhinocerotidae) of the western European Pleistocene, with a special revision of *Stephanorhinus etruscus* (Falconer, 1868). *Paleontogr. Ital.*, 80, tavV., 1-16: 63-155, Pisa.

Fortelius, M. (1990): Problems with using fossil teeth to estimate body sizes of extinct mammals. In: *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*, John Damuth and J. MacFadden, eds., Cambridge University Press 1990.

Fortelius, M. (1982): Ecological aspects of dental functional morphology in the plio-pleistocene rhinoceroses of Europe. In: Kurten, B. (ed.). *Teeth Form, Function and Evolution*. 163-181, Columbia University Press, New York.

Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Smith, A.G. et al. (2004): *A Geologic Time Scale 2004*. Cambridge University Press.

Groves, C.P. (1967): On the rhinoceroses of South-East Asia. Sonderdruck aus Säugetierkundliche Mitteilungen Heft 5, S. 221-257; München.

Groves, C.P. (1983): Phylogeny of the living species of Rhinoceros. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 21, 293-313. Paul Parey, Hamburg und Berlin.

Guérin C. (1980): A propos des rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) néogènes et quaternaires d' Afrique: essai de synthèse sur les espèces et sur les gisements. Proc. 8th Panafr. Congr. Prehist. Quat. Stud., Nairobi 1977, pp. 58-63.

Hemmer, H. (2004): Notes on the ecological role of European cats (Mammalia: Felidae) of the last two million years. In: Baquedano, E., Rubio Jara, S. (eds.): Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre, Vol. II, Paleontología: 214-232. Zona Arqueológica, 4, Museo Arqueológico Regional, Alcalá de Henares, 2004.

Hertler, C. (in press): Gustav Heinrich Ralph von Koenigswald. In: Dictionary of scientific Biography. Vol. Paleoanthropology. Thomson and Gale, Farmington Hills, Michigan USA.

Hooijer, D.A. (1946): Prehistoric and fossil rhinoceroses from the Malay Archipelago and India. E.J.Brill, 1-138, Leiden.

IUCN Asian Rhino Specialist Group (2002): <http://www.rhinos-irf.org>

Janis, C.M. (1990): Correlation of cranial and dental variables with body size in ungulates and macropodoids. In: Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications, John Damuth and J. MacFadden, eds., Cambridge University Press 1990.

Kaiser, M., Kahlke, R.-D. (2005): The highly flexible feeding strategy of *Stephanorhinus etruscus* (Falconer, 1859) (Rhinocerotidae, Mammalia) during the early middle Pleistocene in central Europe. 75. Jahrestagung der Paläontologischen Gesellschaft Graz, Österreich 27. August – 2. September 2005. Ber. Inst. Erdwiss. K.-F.-Univ. Graz. Band 10: 50-53.

Kahlke, R.-D. (1994): Die Entstehungs-, Entwicklungs- und Verbreitungsgeschichte des oberpleistozänen *Mammuthus-Coelodonta*-Faunenkomplexes in Eurasien (Großsäuger). Abh. senckenberg. naturforsch. Ges.. 546, 1-164.

Kretzoi, M. (1942): Bemerkungen zum System der nachmiozänen Nashorn-Gattungen. Foldt. Kozl. 72, 309-323.

Lacombat, F. (2006): Morphological and biometrical differentiation of the teeth from Pleistocene species of *Stephanorhinus* (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae) in Mediterranean Europe and the Massif Central, France. – *Palaeontographica* 274: 71-111; Stuttgart.

Laurie, A. (1982): Behavioral ecology of the Greater one-horned rhinoceros (*Rhinoceros unicornis*). *J.Zool.Lond.* 196, 307-341.

Laurie, W.A., Lang, E.M., Groves, C.P. (1983): *Rhinoceros unicornis*. *Mamm. Species* 211, 1-6.

Legendre, S. (1986): Analysis of mammalian communities from the late Eocene and Oligocene of Southern France. *Paleovertebrata* 16, 191-212.

Mendoza, M., Janis, C.M., Palmqvist, P. (2005): Ecological patterns in the trophic-size structure of large mammal communities: a 'taxon-free' characterization. *Evol. Ecol. Res.* 7: 505–530.

Nowak, R.M., (1999): *Walker's Mammals of the World, Sixth Edition* 2: 837-1936

Romer, A.F. (1966): *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*. Paul Parey, Hamburg und Berlin.

Rosenzweig, M.L.. (1995): *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.

Schenkel, R., Schenkel-Hullinger, L. (1969): *Ecology and behavior of the black rhinoceros (Diceros bicornis)*. *Mammalia depicta*. Paul Parey, Hamburg, Germany.

Schenkel, R. (1987): In: *Grzimeks Enzyklopädie der Säugetiere Band 4*, S. 610-642, Kindler, München.

Semáh, A.-M. (1984): *Palynology and Javanese Pithecanthropus Paleoenvironment*. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 69, p. 237-243.

Van den Bergh, G. D., de Vos, J., Sondaar, P. Y. (2001): The Late Quaternary paleogeography of mammal evolution in the Indonesian Archipelago. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 171: 385 – 408.

Van Strien, N. (1986): The Sumatran rhinoceros – *Dicerorhinus sumatrensis* (Fischer, 1814) – in the Gunung Leuser National Park, Sumatra, Indonesia: its distribution, ecology and conservation. *Mammalia depicta* 12, S. 179-182, Parey, Hamburg.

Van Valkenburgh, B. (1990): Body mass in carnivores. In: Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications, John Damuth and J. MacFadden, eds., Cambridge University Press 1990.

Von Koenigswald, W. (1988): Zur Paläoklimatologie des letzten Interglazials im Nordteil der Oberrheinebene. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart New York.

Von Koenigswald, W. (2002): Lebendige Eiszeit. Klima und Tierwelt im Wandel. Wissenschaftl. Buchges.

Watabe, N.; Kadar, D. (1985): Quaternary Geology of the Hominid Fossil Bearing Formations in Java. Special Publication of the Geological Research and Development Centre, Bandung, 4: 1 – 378.

Whittaker, R.J., (1998): Island Biogeography – Ecology, Evolution and Conservation, Oxford University Press, New York.

Whittaker, R.J., Fernández-Palacios, J.M. (2007): Island Biogeography. Ecology, Evolution and Conservation. Oxford University Press, New York.

Xu, Q. (1989): Late Cenozoic mammalian events in North China and correlation with those in North America and Europe. *Vertebrate PalAsiat.* 27 (2), 117-127.

6.2. Bildquellen

Alle nicht genannten Abbildungen sind selbst erstellt.

Abb. 1.3: verändert nach von Koenigswald 2002, TerraMetrics 2007; Google Earth Version 4.1 (beta) <http://earth.google.de/download-earth.html> :

Europa zur Zeit des Weichselglazials vor 20.000 Jahren.....6

Abb. 1.4: verändert nach de Vos 1998, van den Bergh et al. 2001, TerraMetrics 2007: Google Earth Version 4.1 (beta) <http://earth.google.de/download-earth.html> :

Sundaland. Die indonesischen Inseln Sumatra, Java und Borneo.....7

Abb. 1.5: verändert nach Wantabe und Kadar 1985:

Geographische Lage von Erstfundstellen von Faunenleveln und Sangiran.....9

Abb. 2.1: verändert nach Lacombat 2006:

Messstrecken an Oberkieferzähnen.....13

Abb. 2.2: verändert nach Lacombat 2006:

Messstrecken an Unterkieferzähnen.....13

Abb. 2.3: Foose und van Strien 1997:

Dicerorhinus sumatrensis.....15

Abb. 2.4: Foose und van Strien 1997:

Rhinoceros sondaicus.....16

Abb. 2.5: Foose und van Strien 1997:

Rhinoceros unicornis.....17

7. Anhang

Alle Anhänge sind digital beigefügt, sie enthalten:

3.1 – 3.10.pzf:

Die statistischen Auswertungen der entsprechenden Grafiken.

Inventar-rezent.xls:

Auflistung der Tiere aus welchen die Regressionsgleichungen errechnet wurden.

Körpermassen-fossil.xls:

Alle errechneten Körpermassen aus fossilen Zähnen.

Körpermassen-rezent.xls:

Alle errechneten Körpermassen aus Zähnen rezenter Tiere.

Messwerte.xls:

Die Rohdaten aller Messungen, die für diese Arbeit erhoben wurden.

Diplom.doc:

Die vorliegende Diplomarbeit als Word-Dokument.

Regressionsgleichungen.doc:

Alle ermittelten Regressionsgleichungen sowie zugehörige Statistik.

Erklärung

Ich erkläre hiermit, dass ich die Diplomarbeit selbständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe.

Frankfurt am Main, Juni 2007

Andreas Wagner