

Natur und Museum

Die Senckenberg-Naturzeitschrift

Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft (SNG)

Senckenbergenanlage 25

D-60325 Frankfurt am Main

Tel: +49 69 7542-0 Fax: +49 69 746238

Homepage: <http://www.senckenberg.de>

„Natur und Museum“ erscheint sechsmal jährlich und ist im Mitgliedsbeitrag der SNG enthalten.

Ralf-Dietrich Kahlke

Nashörner der Kältesteppe



Titelbild

Fellnashörner der Gattung *Coelodonta* zählen zu den Charaktertieren der eiszeitlichen Kältesteppen. Mittels faszinierender Anpassungsstrategien eroberten die Tiere gigantische Lebensräume in Eurasien und stießen sogar bis zum Polarkreis vor.

Grafik: Dionisio Álvarez unter Beratung von Ralf-Dietrich Kahlke (Abdruck mit freundlicher Genehmigung der Caja de Cantabria Santander, Spanien)

Inhalt

Herausgeber	Wolfgang Strutz	
	Prof. Dr. Volker Mosbrugger	
Schriftleiter	Ralf-Dietrich Kahlke	
Redakteur	Thorsten Wenzel	
Layout & Setz, Bildbearbeitung	Kevin Nolte	
Sprachliches Lektorat	Helmut Diethert	
	Erdmute Richter	
Fachliches Lektorat		
Botanik	Dr. Stefan Dressler	
Limnologie & Naturschutzforschung	Dr. Peter Haase	
Marine Zoologie	Dr. Michael Türkay	
Museumspädagogik	Dr. Gerhard Winter	
Paläoanthropologie	Dr. Ottmar Kullmer	
Paläontologie	Dr. Ulrich Jansen	
Quartärforschung	Dr. Ralf-Dietrich Kahlke	
Terrestrische Zoologie	Dr. Gunther Köhler	
Kontakt		
Redaktion „Natur und Museum“		
Senckenbergenanlage 25		
D-60325 Frankfurt am Main		
Tel: +49 69 75 42-200		
E-Mail: redaktion-num@senckenberg.de		
Druck		
Societäts-Druck		
Frankenallee 71-81		
D-60327 Frankfurt am Main		
Copyright		
Diese Zeitschrift und sämtliche in ihr enthaltenen Beiträge und Abbildungen sind urheberrechtlich geschützt. Eine Verwertung einschließlich des Nachdrucks ist nur mit schriftlicher Zustimmung der Gesellschaft/Redaktion gestattet.		
Haftungsausschluss		
Für unverlangt eingesandte Manuskripte und Abbildungen übernehmen Gesellschaft und Redaktion keine Haftung. Für den Inhalt der Beiträge sind die Autoren verantwortlich. Alle redaktionellen Beiträge sind nach bestem Wissen recherchiert, für die Richtigkeit der Angaben wird jedoch keine Haftung übernommen.		
ISSN-Nr. 0028-1301		
Unser Hauptsponsor		
 kfw BANKENGRUPPE		

Ist es vorstellbar, dass Nashörner während der Klimadepressionen des Pleistozäns als Wegbegleiter der Mammuts bis in mittlere und nördliche Breiten des eurasischen Kontinents vorstießen? Heute kennen wir Rhinocerotiden nur noch aus asiatischen Reliktarealen südlich des 30. Breitengrades sowie aus Afrika. Anders im Eiszeitalter: Während trockenkalter Perioden zwischen 500 000 und 11 500 Jahren vor heute etablierten sich felltragende Nashörner (*Coelodonta antiquitatis*) in den Kaltzeitfaunen Eurasiens, besetzten gigantische Verbreitungsräume und stießen sogar bis zum Polarkreis vor.

Fossilien dieser beeindruckenden Großsäugertiere sind aus Tausenden von Fundstellen in Europa und Asien überliefert. Auch in Mitteleuropa sind zahlreiche Gebiss- und Skelettreste in Kiesgruben, Höhlen- oder Spaltenfüllungen und anderen Fossillagerstätten gefunden worden. *Coelodonta*-Nashörner teilten ihren Lebensraum mit den Steppenelefanten des Mittelpliestozäns (*Mammuthus trogontherii*) und später mit den kälteresistenten Fellmammuts (*M. primigenius*). Das regelmäßig gemeinsame Vorkommen der beiden eiszeitlichen Charakterformen führte zur Be-

nennung der Mammutfaunen als *Mammuthus-Coelodonta*-Faunenkomplex (KAHLKE 1994, 1999). Im Folgenden sollen die bemerkenswerten Nashörner der Kältesteppe ein wenig ausführlicher betrachtet werden (Abb. 1).

Aus Innerasien

Von mehreren Fundstellen Zentral- bzw. Ostasiens aus der Zeitspanne des späten Pliozäns sowie des Unterpleistozäns (ca. 2,5-0,8 Mio. Jahre v. h.) liegen Fossilfunde einer bereits sehr spezialisierten Nashornform vor, die erstmals von dem französischen Jesuiten-

Abb. 1
Lebensgroße Rekonstruktion eines letztglazialen Fellnashorns (*Coelodonta antiquitatis*), Naturpark Ecomare auf der Insel Texel (Niederlande). Foto: D. Mol.

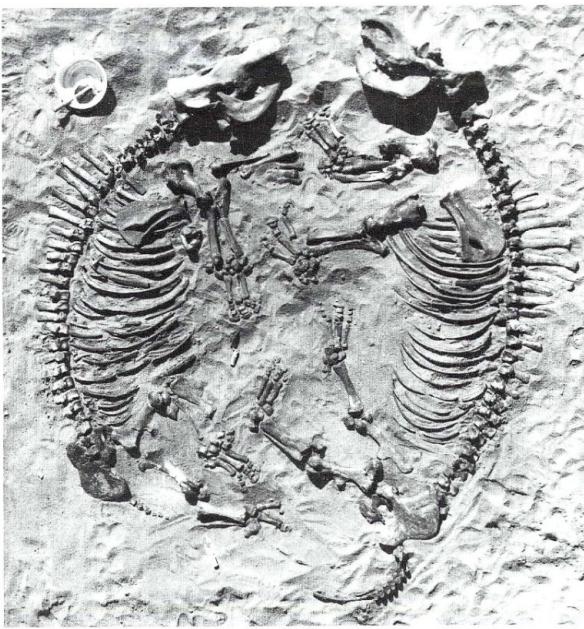


Abb. 2 „Romeo und Julia“, zwei nahezu vollständige Skelette von *Coelodonta*-Nashörnern aus dem Oberpleistozän von Zhalainoer (Nord-China) in Fundposition, Inner Mongolia Museum Hohhot. Foto: Archiv R.-D. Kahlke.

► Abb. 3 Grabungsschnitt in frühmittelpleistozänen Sedimenten am Tologoj-Berg bei Ulan-Ude in Burjatien (Transbaikalien) sowie erster und zweiter Oberkiefermilchzahn des asiatischen Steppennashorns (*Coelodonta tologojensis*), Maßstab der Zähne: 1 cm. Foto: R.-D. Kahlke (1992), Grafik: nach Vangengejm et al. 1966.

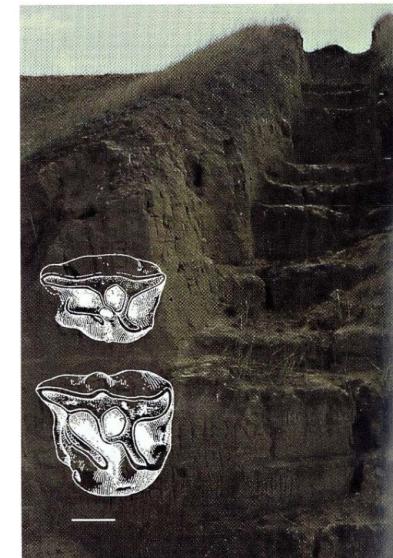
priester P. TEILHARD DE CHARDIN und dem Paläontologen J. PIVETEAU aus Lößprofilen am nordchinesischen Sankan-ho-Fluss im Nihewan-Becken (Provinz Hebei) beschrieben wurden (TEILHARD DE CHARDIN & PIVETEAU 1930). Über die bislang ältesten Funde von *Coelodonta*-Nashornresten mit einem Alter von etwa 2,5 Mio. Jahren aus dem Wucheng-Löß des Linxia-Beckens (Gansu, Nord-China) berichtete DENG auf der 18. Internationalen Senckenberg-Konferenz in Weimar (DENG 2004). Schon während der 1950er Jahre hatte man aus etwa 1,2-0,6 Mio. Jahre alten Fundhorizonten am Tologoj-Berg bei Ulan-Ude in Burjatien (Transbaikalien) recht umfangreiche *Coelodonta*-Funde (Abb. 3) ausgegraben (BELAEVA in VANGENGEJM et al. 1966). Die gegenüber den späteren, kälteharten Fellnashörnern grazieren und leichteren Tiere erhielten den wissenschaftlichen Namen *Coelodonta tologojensis*. Morphologisch stehen sie den chinesischen Funden von Nihewan sehr nahe. Zentral- und Ostasien darf also zweifellos als Entstehungszentrum der *Coelodonta*-Nashörner gelten.

Zunächst besiedelte *Coelodonta* als „Stepennashorn“ unterpleistozäne Lößgebiete Innerei-asiens. Fast zwei Millionen Jahre blieb sie auf diesen durch Trockenheit und vor allem

durch starke jahres- und tageszeitliche Temperaturschwankungen geprägten Lebensraum beschränkt. Ihre ausgeprägte Toleranz gegenüber geringen Niederschlagsmengen und periodischer Kälte ließ die frühe *Coelodonta* zur Ausgangsform der eiszeitlichen Fellnashörner werden. Unabhängig von diesen ausgesprochen kälteharten Formen (s.u.) überlebten in Zentralasien bis zum Ende des Pleistozäns relativ leicht gebaute *Coelodonta*-Steppennashörner, die bislang kaum untersucht wurden. Dazu gehören zwei Skelette aus dem Oberpleistozän der Kohlengruben von Zhalainoer in der nördlichen Inneren Mongolei (Nord-China), die im Inner Mongolia Museum Hohhot (Neimenggu Bowuguan) in ihrer ursprünglichen Fundposition, Körper an Körper, gezeigt werden (Abb. 2). Ihr Ausgräber, der Wirbeltierpaläontologe Li Rong, hat ihnen die liebevollen Namen „Romeo und Julia“ gegeben.

In den fernen Westen

Scheinbar völlig unvermittelt tauchten *Coelodonta*-Nashörner vor etwa 450 000 Jahren



in Thüringen auf. Wesentliche Teile eines Schädels mit fragmentarischer Oberkieferbezahlung wurden bereits Ende des 19. Jahrhunderts in der Grube Rose bei Bad Frankenhausen südlich des Kyffhäusergebirges ge-

borgen. Sie befinden sich heute in der Thüringen-Sammlung der Senckenbergischen Forschungsstation für Quartärpaläontologie in Weimar und wurden erst kürzlich zusammengesetzt (Abb. 4). Der wertvolle und in Europa älteste *Coelodonta*-Schädelfund gehörte bereits einer frühen Fellnashornform (*C. antiquitatis* ssp.) an. Er war in blockreichen Kiesen eines Schmelzwasserdeltas eingebettet, das sich unweit der Gletscherfront des erstmals bis nach Mitteldeutschland vorrückenden Inlandeises gebildet hatte (STEINMÜLLER 1973). Die Fundsicht wird von Geschiebemergeln – ausgetauten Sedimentrückständen des vorrückenden Elster-Eises – überlagert. Damit lässt sich beweisen, dass Fellnashörner bereits vor dem ersten pleistozänen Gletschereis Mitteleuropa erreicht hatten.

Wahrscheinlich der gleichen ersten Einwanderungswelle von *Coelodonta* nach Europa gehören vereinzelte Funde aus elsterzeitlichen Lößfundstellen im südöstlichen Transsylvanien, Rumänien (RADULESCU & SAMSON 1985), sowie aus Kiesen von Bornhausen und Neukekrug am Harz (SICKENBERG 1962) an. Während die ältesten europäischen Fellnashörner bis in den Raum des heutigen Deutschland vordringen konnten, bot ihnen der west- und südwesteuropäische Raum offenbar weniger geeignete Lebensbedingungen.

Zwischen den *Coelodonta*-Funden von Tologoj in Transbaikalien (s. o.) und dem ersten Auftreten der Fellnashörner in Europa klafft eine beträchtliche räumlich-zeitliche Lücke. Während *Coelodonta* ihr Verbreitungsareal vom fernöstlichen Teil des eurasischen Großkontinents bis in den „fernen Westen“ Europas ausdehnte, entwickelte sie eine zunehmende Kälteresistenz, die aber offenbar noch nicht so weit fortgeschritten war, dass der hohe Norden Asiens besiedelt werden konnte. Zum mindesten wurden aus zeitlich entsprechenden Fossillagerstätten Sibiriens (Olyor-Fau-nenkomplex in Jakutien) bislang keinerlei Nashornfunde bekannt.

Fit für die Kältesteppe

Die ältesten Fossilnachweise belegen, dass *Coelodonta*-Nashörner in Asien bereits vor



Abb. 4 Ältester Schädel (Fragmente) eines europäischen Fellnashorns (*C. antiquitatis* ssp.) aus dem frühen Elster-Glazial der ehemaligen Grube Rose bei Bad Frankenhausen (Thüringen), Sammlungen Senckenberg Weimar [Inv.-Nr. IQW 1974/14 011 (Frkhsn. 13 965)], Maßstab: 5 cm. Foto: T. Korn.

hinaus hatte sich ein mehr oder weniger uniformer Lebensraum herausgebildet, in dem zwar sehr unwirtlich trocken kalte Lebensbedingungen herrschten, der aber für grasende Großsäugetiere, die harte Steppennahrung aufschließen konnten, ein überaus reiches Nahrungsangebot bereithielt. *Coelodonta* besaß alle körperlichen Voraussetzungen, um in diesen neuen Lebensraum einzuziehen.

Mit dem periodischen Verschwinden des eurasischen Taigagürtels konnten sich neben *Coelodonta* auch andere Steppenbewohner Innerasiens – zum Beispiel die Saiga-Antilope (*Saiga tatarica*), aber auch Faunenelemente der

zirkumpolaren Tundra

– beispielsweise Ren

(*Rangifer tarandus*)

und Moschusochse

(*Ovis moschatus*) –

in den scheinbar



Abb. 5
Schädel des *Coelodonta*-Skelettes von Čurapča (Jakutien) mit angehörigem Frontal- und Nasalhorn (rechts), Mammut-Museum Jakutsk. Foto: R.-D. Kahlke.

Die mittel- und oberpleistozänen Warmzeiten (Interglaziale) mit ihren höheren Jahresdurchschnittstemperaturen und Niederschlagsmengen führten in den mittleren Breiten Eurasiens zu ausgedehnten Wiederbewaldungsprozessen. Viele Vertreter der Mammutfauna waren dadurch gezwungen, sich in ihre vornehmlich asiatischen Ursprungsräume zurückzuziehen, um bei nächster ökologischer Gelegenheit – während kommender Kälteperioden – erneut zu expandieren.

Die früheste (elsterkaltzeitliche) Westausbreitung der Fellnashörner nach Europa kann bislang nur durch einige wenige Fossilfunde

dokumentiert werden. In den Ablagerungen aus den folgenden Kälteperioden finden sich ihre Skelett- und Gebissreste deutlich häufiger. Für die Kaltzeiten des Saale-Gratials (ca. 280 000 - 125 000 Jahre v. h.) lässt sich ein erneutes Vorstoßen von *Coelodonta* bis nach Frankreich und England nachzeichnen. Instruktives Fundmaterial von La Fage (Corrèze, Frankreich) zeigt, dass die Tiere (*Coelodonta antiquitatis praecursor*; GUÉRIN 1980) noch nicht den robusten Körperbau der oberpleistozänen Fellnashörner erreicht hatten, sondern in ihrem grazileren Extremitätenbau an die asiatischen Stammformen erinnern.

Während des letzten Glazials, der Weichsel-Kaltzeit (ca. 110 000 - 11 500 Jahre v. h.) eroberten massiv gebaute Fellnashörner ihren maximalen Verbreitungsraum (Abb. 6). Zehntausende von Fundstellen bezeugen ihr Auftreten von der Iberischen Halbinsel und dem Pyrenäenraum sowie Frankreich und England im Westen über Belgien, Dänemark, die Niederlande und die südliche Nordsee (Dredgefunde) bis nach Italien und auf den Balkan. Über Mitteleuropa und Osteuropa setzte sich der Lebensraum bis Transkaukasien, nach Nord- und Nordost-Kasachstan sowie unter Umgehung von Wüstengebieten sogar bis nach Kirgisien fort. An die Vorkommen im europäischen Teil Russlands schlossen sich Verbreitungsräume vom Ural und Westsibirien über das Baikalgebiet und die nördliche Äußere Mongolei bis zum fernöstlichen Primoski Krai an. Im Süden wurden Korea sowie die nördlichen und nordöstlichen Provinzen Chinas erreicht.

Die Nordexpansion der Gattung erstreckte sich nun auch bis nach Jakutien und über die heutigen Schelfgebiete des Arktischen Ozeans bis auf die Neusibirischen Inseln sowie zur Wrangel-Insel. Die nordsibirische Tajmyr-Halbinsel sowie der äußerste Nordosten Eurasiens und Alaska wurden aber wohl nicht erreicht. Möglicherweise vermieden die Fellnashörner als Abkömmlinge von Formen semi-arider Zonen Innerasiens stark durchfeuchte Biotope mit stehenden Gewässern über Permafrostboden, wie sie für die Landschaften in unmittelbarer Gletschernähe typisch sind (MOL et al. 2006).



Abb. 6
Letztglaziale Maximalverbreitung des Fellnashorns (*C. antiquitatis*) in Eurasien. Graphik: umgezeichnet und aktualisiert nach R.-D. Kahlke (1999).

Skelette und Kadaver

Isolierte Gebiss- oder Skelettelemente von *Coelodonta antiquitatis* zählen neben Mammutf-, Bison- und Pferderesten zu den häufigsten Großsägerfunden in den verschiedensten Fossillagerstätten insbesondere aus der letzten Kaltzeit. Kaum eine Kiesgrube in den mittleren und unteren Terrassen unserer Flussläufe, in der nicht *Coelodonta*-Funde schlummern. Auch in Höhlenfüllungen sind sie nicht selten. Hier wurden Kadaverteile der Nashörner (und anderer Beutetiere) oftmals von den so genannten Höhlenhyänen (*Crocuta crocuta spelaea*) zusammengetragen. Typische Beispiele sind die Gulongshan Cave in Nordost-China, aus der etwa eintausend, zumeist stark bekaute *Coelodonta*-Funde stammen (Liaoning Natural Museum Dalian) sowie die Lindentaler Hyänenhöhle in Gera, in der sogar ein *Coelodonta*-Teilskelett gefunden wurde (Museum für Naturkunde Gera).

Nahezu vollständige, also nicht aus Resten verschiedener Individuen kombinierte *Coelodonta*-Skelette zählen trotz der generellen Häufigkeit von Fellnashornresten zu den ausgesprochen seltenen Funden. In den Sammlungen und Museen Europas und Asiens dürfte es kaum mehr als 20 derartige Präparate geben. Anatomisch besonders aufschlussreich ist der Fund von Čurapča (= Churapcha) in Zentraljakutien. Es handelt sich um das komplette Skelett eines älteren weiblichen Nashornindividuums, das 1972 aus der Auftauzone (Thermokarst) lößartiger Sedimente geborgen wurde (LAZAREV 1977). Es kamen dabei auch Weichteile der Füße sowie die



Abb. 7
Gipsabguss der Mumie eines jungen weiblichen Fellnashorns (*C. antiquitatis*) aus der Erdwachsgrube von Starunia (Ukraine) in Fundposition, Museum der Akademie der Wissenschaften Krakau. Foto: L. C. Maul.

Hörner und Hufe (Abb. 7). Das rund 30 000 Jahre alte Tier misst 358 cm Körperlänge, der Schwanz weitere 51 cm. Die Schnauzenbreite, gemessen vor dem präparatorischen Häuten des Kadavers, betrug 27 cm. Das zugehörige Skelett wird neben der weltweit einzigen Dermoplastik eines Fellnashorns (Abb. 8) im Museum der Akademie der Wissenschaften Krakau verwahrt.

Der Körperbau – auch im Detail perfekt

Wie bereits festgestellt, entwickelten die *Coelodonta*-Nashörner der kaltzeitlichen Steppen Eurasiens einen zunehmend massiven Körperbau. Die meisten der in den Museen Euro-

haltung mit entsprechend anderer Hinterhaupts- und Halskonstruktion.

Diskutiert wird die Größe und Gestalt des „Buckels“ von *Coelodonta antiquitatis*, der vor allem in den Darstellungen altsteinzeitlicher Künstler – den Augenzeugen eiszeitlicher Großtierwelt – gelegentlich besonders betont ausfällt (Beispiele in POWERS & STRINGER 1975). Wenngleich die Spinalfortsätze der vorderen Brustwirbel das Vorhandensein eines Buckels als mechanisches Widerlager für den gesunkenen Kopf sowie als Ansatzstelle für energiespeichernde Fettreserven zweifellos belegen, scheint es doch, dass *Coelodonta antiquitatis* eine wohl individuell mehr oder

oder weniger ausgeprägte Mähne trug. Diese wurde natürlich in die Darstellungen aus spätpleistozäner Künstlerhand einbezogen (Abb. 10). Die hinter dem Kopf der zweiten Nashornleiche von Starunia besonders zahlreich vorhandenen Haargruben unterstützen eine solche Vorstellung (KUPIAK 1969).

Neben den kürzeren rundlichen Frontalhörnern (hinten) sind vor allem die flachen

senenstadium massiv verknöcherten Nasenscheidewand gestützt (Abb. 5). Generell lässt sich bei Nashörnern das Gewicht der Hörner mit der Stärke der Nasenscheidewand korrelieren. Damit können die Horndimensionen auch bei Fossilformen, von denen man keinerlei Kadaverfunde kennt, mit einiger Sicherheit rekonstruiert werden. Hornlose Vertreter der Rhinocerotiden, zum Beispiel *Aceratherium incisivum* aus den Waldlandschaften des europäischen Obermiozäns, besaßen geringe Nasenbeine und nur schwache Scheidewände (ausführliche Übersicht in HEISSIG 1999).

Neben den kürzeren rundlichen Frontalhörnern (hinten) sind vor allem die flachen

Abb. 8

Dermoplastik des 1929 bei Starunia geborgenen Fellnashorns mit ergänzten Hörnern. Da sich die Behaarung des Tieres bereits während seiner Einbettung im Sediment aus der Haut gelöst hatte, ist die Körperform sehr deutlich sichtbar. Museum der Akademie der Wissenschaften Krakau. Foto: A. Palaczyk.



pas und Asiens aufgestellten Skelettmontagen werden den tatsächlichen anatomischen Gegebenheiten allerdings nicht in vollem Umfang gerecht. Oftmals tragen die „Museumsnashörner“ den Kopf zu hoch. Schon 1934 hatte ZEUNER in einer anatomischen Studie gezeigt, wie sich aus der Achse der Hinterhauptsöffnung (foramen magnum) und dem spitzen Winkel des Hinterhauptes selbst die Kopfhaltung von Nashörnern sehr genau rekonstruieren lässt. Danach waren bei *Coelodonta* Hals und Kopf sehr deutlich abgesenkt (Abb. 9) – eine Haltung, die in ähnlicher Weise wie beim heutigen Breitmaulnashorn Afrikas (*Ceratotherium simum*) auf grasende Lebensweise hindeutet. Äsende, d.h. laubfressende Arten, wie das afrikanische Spitzmaulnashorn (*Diceros bicornis*) zeigen eine horizontale bis leicht aufgerichtete Kopf-

weniger ausgeprägte Mähne trug. Diese wurde natürlich in die Darstellungen aus spätpleistozäner Künstlerhand einbezogen (Abb. 10). Die hinter dem Kopf der zweiten Nashornleiche von Starunia besonders zahlreich vorhandenen Haargruben unterstützen eine solche Vorstellung (KUPIAK 1969).

Coelodonta trug zwei Hörner, die den so genannten Hornstühlen, zwei geperlten und leicht gewölbten Knochenstrukturen auf den Nasenbein-Knochen sowie dem Stirnbein aufsaßen. Sibirische Ureinwohner und auch Europäer des Mittelalters hielten die aus dem sibirischen Permafrostboden stammenden gelegentlichen Hornfunde für Krallen riesiger Vögel. Legenden zur Gestalt des sagenhaften Vogels Greif mögen dadurch genährt worden sein. Die gewaltigen Waffen der eiszeitlichen Fellnashörner wurden von einer im Erwach-

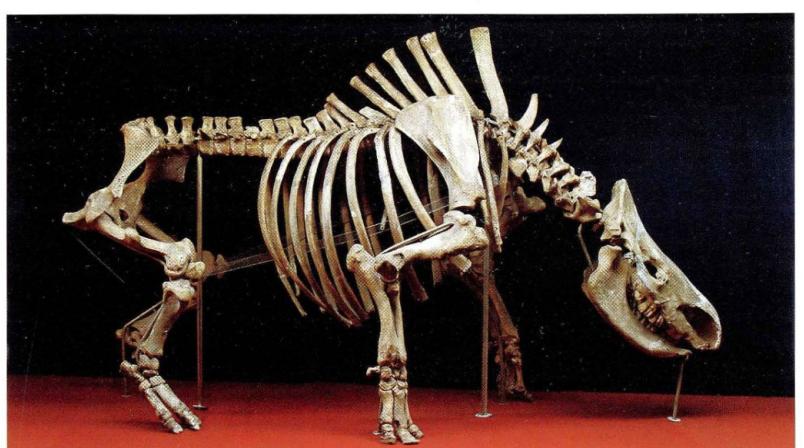


Abb. 9

Nahezu vollständiges Skelett eines pleistozänen Fellnashorns (*C. antiquitatis*) von Podbabá bei Prag mit korrekt rekonstruierter, abgesenkter Kopf- und Halspartie, Zoologisches Museum der Jagiellon Universität Krakau. Foto: R. Garlacz.

und bis zu 123 cm langen Nasalhörner (Daten Verf.) von funktioneller Bedeutung (Abb. 5). Sie bestehen aus deutlich sichtbaren, an Haare erinnernde Keratinfasern, die zonal enger bzw. lockerer miteinander verbunden sind. Daraus resultiert eine gebänderte Struktur, die wahrscheinlich jahreszeitlichen Wachstumszonen entspricht (FORTELIUS 1983). Bei normal gesenkter Kopfhaltung war das Nasalhorn schräg nach vorn gerichtet. Über die Funktion der Hörner als soziale „Statussymbole“, d.h. als innerartliches Signal, das die individuelle Körperkraft des Trägers widerspiegelt, kann es keinen Zweifel geben. Ebenso dürften die Hörner als Waffe gegen Feinde und auch gegen Rivalen eingesetzt worden sein, wie die gelegentlichen Nachweise verheilter Verletzungen an Kiefergelenken, Augenhöhlen, Nasenbeinen und sogar

Bodenvegetation dürfte die Ursache sein. Völlig auszuschließen ist, dass sich *Coelodonta* mit ihrer Hornbewehrung den Weg durch weite Schneefelder bahnte, wie es in älteren Rekonstruktionen immer wieder dargestellt wurde. Weder erlaubte das hohe Körpergewicht mit den relativ kurzen Beinen den Tieren ein Leben in tief verschneiten Habiten (Abb. 1), noch hatte die trockene Mammutsteppe die erforderlichen Niederschlagsmengen aufzuweisen, um dauerhaften Tiefschnee zu ermöglichen. Zudem wäre das vordere Horn bei permanentem „Schneepflugesatz“ in kürzester Zeit bis zur Funktionslosigkeit abgenutzt worden.

Mit dem Lebensraum der trockenkalten Mammutsteppe korrespondiert die hochkronige (hypodont) Bezahlung der Fellnashörner, die hervorragend zum Zerkleinern harter,

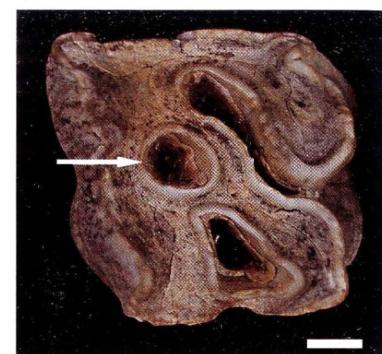
► Abb. 11
Zweiter rechter Oberkiefermolar eines Fellnashorns (*C. antiquitatis*) mit deutlich erkennbarer Schmelzinsel, der so genannten Mediofosette (Pfeil), aus letzglazialen Flusschottern von Heringen (Thüringen), Sammlungen Senckenberg Weimar [Inv.-Nr. IQW 1987/21 869 (Heringen 21 388)], Maßstab: 1 cm. Foto: T. Korn.



Abb. 10
Während der jüngeren Altsteinzeit (Magdalénien) vor etwa 13 000 Jahren mit schwarzem Manganhydroxid gezeichnete Darstellung eines Fellnashorns in der Höhle von Rouffignac (Dordogne, Frankreich). Grafik: nach Powers & Stringer (1975).

Fellnashörner, auch Woll- oder Wollhaar-nashörner genannt, besaßen als Anpassung an ihre kalten Lebensräume ein Fell, das am Rumpf aus dichter, isolierender Unterwolle und langem, schützenden Deck- oder Grannenhaar bestand (Abb. 16). Da bislang eine vollständig behaarte Nashornleiche nicht gefunden wurde, ist auch die Fellanatomie von *Coelodonta* weniger detailliert bekannt, als beispielsweise die der Mammuts. Zumindest das Grannenhaar des Nashorns von Čurapča ist deutlich dünner, weicher und geschmeidiger, als entsprechende Proben von Mammuthaar. Es dürfte den Körper der Tiere

staubiger Nahrungskomponenten geeignet war. Zwischen den beiden Schmelzrippen der Oberkieferzähne ist eine flächige Verbindung entstanden, die eine backenseitig (buccal) liegende Schmelzinsel umschließt (Abb. 11). Darin liegt als so genannte Mediofosette eine etwa fingerkuppengroße Grube, die sich als untrügliches Merkmal zur Unterscheidung isolierter *Coelodonta*-Zähne von denen anderer Nashornarten bewährt. Gegenüber den plio- bis unterpleistozänen Stammformen Zentralasiens verstärkte die kaltzeitliche *Coelodonta antiquitatis* die harten Schmelzwände in ihren Zahnkronen. Die Kronen der Fellnashornzähne sind außerdem, wie bei vielen Grasern, von einem kräftigen Sekundärzement umhüllt, der bei gut erhaltenen Funden durchaus erhalten sein kann (Abb. 12). Zu seiner Fixierung trägt vor allem die sehr typisch rauhe Schmelzoberfläche der Zähne



dicht herabhängend bedeckt haben. Über den jährlichen Fellwechsel wissen wir noch nichts. Aus der Analyse stabiler Isotope ist allerdings seit kurzem bekannt, dass Mammute (*Mammuthus primigenius*) ihr langes Deckhaar mehr als ein Jahr trugen (IACUMIN et al. 2005). Bei *Coelodonta antiquitatis* dürften die Verhältnisse ähnlich gewesen sein. Füße und Beine waren nur kurz behaart (Abb. 15). Knappe Behaarung im unteren Extremitätenbereich ist eine Anpassung an frost- bzw. schneeeinflusste Habitate. Ein für die Fortbewegung hinderliches Anhaften größerer Harsch- oder Eismengen wird damit unterbunden. Funktionsmorphologische Parallelen finden sich in der traditionellen winterlichen Jagdbekleidung und -ausrüstung ostsbirischer Völker. So wurden die wärmenden Leggings der Ewenken aus dem gleichfalls kurzaarigen Fell der Rentierläufe verfertigt. Ähnliches gilt für die Schneeschuhe sibirischer Jäger, die mit Beinfell von Ren oder Elch bespannt sind.

Anpassung bis zum Artentod

Während der einzelnen Kälteperioden des Mittel- und Oberpleistozäns perfektionierte sich die Anpassung der Fellnashörner an Trockenheit und Kälte immer mehr. Während des letzten Glazials waren die progressivsten Vertreter von *Coelodonta antiquitatis* gemeinsam mit den Fellmammuts (*Mammuthus primigenius*) in riesigen Arealen Eurasiens verbreitet (zur Entwicklungsgeschichte der Mammuts KAHLE & MOL 2005). Die offene, nur gelegentlich leicht bewaldete und auch während des Winters zumeist schneefreie Steppentundra bildete für beide Eiszeittiere

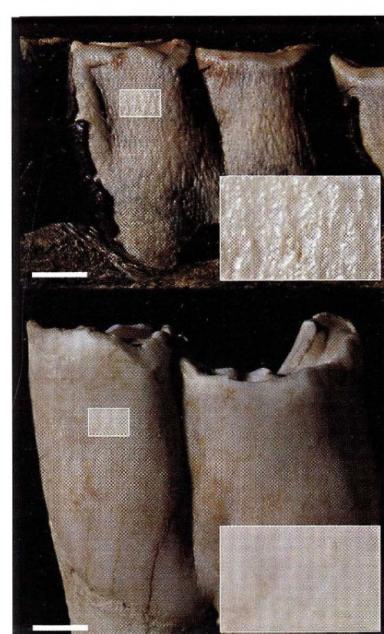
einen idealen Lebensraum. Fellnashörner vermeideten feuchte Biotope in Gletschernähe und waldreiche Gegenden, wie sie sich entlang der Pazifikküste unter dem Einfluss des ozeanischen Klimas auch während kältester Zeitabschnitte hielten. Die zentralasiatischen Halbwüsten und Wüsten wurden ebenfalls umgangen (Abb. 6).

Die mit dem jakutischen Nashornfund von Čurapča gewonnenen Inhaltsstoffe des Magen-Darm-Traktes bestehen vornehmlich aus Gras, Wollgras und Seggentrieben. Das entsprechende Pollenspektrum beinhaltete in der Hauptsache Gräser (89%), Korbblütler (4,5%) und Beifuss (*Artemisia*; 2,5%) (LAZAREV & TIRSKAĀ 1975). Das Tier lebte also in einer Graslandschaft, verendete während des Sommers und wurde im nachfolgenden Winter von Dauerfrostsediment umschlossen. Auch die Analyse von Nahrungsresten aus dem



Während der maximalen Ausdehnung des letzglazialen Inlandeises, ungefähr zwischen 22 000 und 20 000 Jahren v. h., existierte in Mitteleuropa ein nur schmaler Gürtel eisfreier Landschaft zwischen dem aus Skandinavien vordringenden Baltischen Eisschild und den Alpengletschern. Fellnashörner dürften hier entsprechend ihrer ökologischen Vorlieben bereits recht selten gewesen sein. Dass die beeindruckenden Tiere in Europa zu jener Zeit aber noch nicht völlig ausgestorben waren, zeigen künstlerische Darstellungen des paläolithischen Menschen zum Beispiel in der Höhle von Rouffignac (Dordogne, Abb. 10), die erst vor etwa 13 000 Jahren entstanden. Gegen Ende des Eiszeitalters nahm die Zahl der Fellnashörner rapide ab. Ihre Habitate verringerten sich und zersplitterten zunehmend. Dies hatte gravierende Auswirkungen auf die Populationsdynamik und möglicherweise sogar auf das Verhalten der Tiere.

Generell gelten Nashörner als recht aggressiv, wenngleich sich die Verhaltensmuster rezenter Arten durchaus unterscheiden. Innerartliche Kämpfe werden oftmals in ritualisierter Form, gelegentlich aber auch sehr körperbetont ausgetragen. Dabei kann es durchaus zu Verletzungen vor allem im Kopfbereich kommen. Solches hat sich auch bei der pleistozänen *Coelodonta antiquitatis* abgespielt, wie die Spuren verheilter Schädeltraumata zeigen. In jüngerer Zeit wird diskutiert, ob die Verringerung des verfügbaren Lebensraumes der wahrscheinlich territorial lebenden *Coelodonta* die innerspezifische Aggressivität der Tiere steigerte und ob dies gegen Ende des Pleistozäns zu vermehrten Konflikten geführt haben könnte (GARUTT 1999).



► Abb. 12
Unterkieferoste von Fellnashörnern (*C. antiquitatis*): von einem sehr jungen Tier (oben) mit Milchbezahlung aus dem Stadtgebiet von Halle / Saale (spiegelverkehrt) sowie von einem Individuum aus Heringen (Thüringen) mit Dauergebiss und teilweise erhaltenem Sekundärzement (dunkler Kronenbelag), Sammlungen Senckenberg Weimar [Inv.-Nr. IQW 1974/14 270 (Halle 14 100), IQW 1987/21 889 (Heringen 21 408)], Maßstab: 5 cm. Foto: T. Korn.

► Abb. 13
Zahnschmelzoberfläche fossiler Nashornarten im Vergleich (jeweils zweiter Unterkiefermolar, buccal): kaltzeitliches Fellnashorn (*C. antiquitatis*) von Heringen mit rauher Oberfläche (oben) sowie warmzeitliches Waldnashorn (*Stephanorhinus kirchbergensis*) von Weimar-Ehringsdorf mit glatter Oberfläche (unten), Sammlungen Senckenberg Weimar [Inv.-Nr. IQW 1987/21 869 (Heringen 21 408), IQW 1965/3 957 (Ehr. 3 876)], Maßstäbe: 1 cm. Fotos: T. Korn.

► Abb. 14
Linkes Vorderfußskelett des *Coelodonta*-Fundes von Čurapča (Jakutien), Mammut-Museum Jakutsk, Maßstab: 5 cm. Foto: R.-D. Kahlke.



von Feuerwaffen und großflächige Landschaftsumnutzung gefährden die Bestände ernsthaft.

Wie wir gesehen haben, war es *Coelodonta* über eine Zeitspanne von Jahrhunderttausenden gelungen, sich in sehr komplexer Weise an einen speziellen, aber vielversprechenden und für sie attraktiven Lebensraum anzupassen. Die Vernichtung der für die Eiszeiten des Quartärs so prägenden Mammusteppe erfolgte dagegen in nur wenigen Jahrtausenden. Sie wurde durch nacheiszeitliche, zumeist bewaldete Landschaften ersetzt. Während sich Saiga-Antilopen in die Steppegebiete Innerasiens zurückziehen konnten und Rentiere sowie Moschusochsen im zirkumpolaren Tundrengürtel weiterleben, waren die bisher so erfolgreichen Fellnashörner nicht in der Lage, einen dieser Refugial-

► Abb. 15
Rechter Hinterfuß des *Coelodonta*-Fundes von Čurapča (Jakutien), Mammut-Museum Jakutsk, Maßstab: 5 cm. Foto: R.-D. Kahlke.



Das endpleistozäne Aussterben der Fellnashörner ist global gesehen kein isoliertes Phänomen. Vor allem auf der Nordhemisphäre der Erde waren davon über 200 Tierarten mit Körpermassen über 50 kg betroffen. Als Ursache des kontinentübergreifenden Artenodes werden zwei hauptsächliche Theorien bemüht (ausführlicher in KAHLKE & MOL 2005). Zum einen könnten klimatische Veränderungen während der besagten Zeitspanne drastische Abwandlungen der Umweltverhältnisse bewirkt haben, die zum Verlust der Lebensgrundlagen der einzelnen Arten führten. Eine andere, vor allem im amerikanischen Raum vertretene Vorstellung geht hingegen davon aus, dass die jagdlichen Aktivitäten des sich zunehmend ausbreitenden *Homo sapiens* das sukzessive Aussterben der großen Eiszeittiere verursachte („prehistoric overkill“).

Für *Coelodonta* erscheint es mehr als unwahrscheinlich, dass die gefährlichen Offenlandbewohner bevorzugte Jagdbeute spät-eiszeitlicher Jäger waren und von diesen flächendeckend ausgerottet wurden. Pleistozäne Nashornjagd ist eher aus deckungsreichen Waldgebieten bekannt. Gegebenenfalls müssten sich häufiger Jagd- und Schlachterreste von Fellnashörnern zusammen mit entsprechenden Steinwerkzeugen oder zumindest mit deren Schnittspuren finden. Dies ist aber nicht der Fall. Auch in Asien und Afrika wurden die uns noch heute bekannten Nashörner keineswegs durch die Aktivitäten von Steinzeitkulturen vernichtet. Erst der Einsatz

räume für sich zu nutzen. Weder die heutigen Steppen noch die arktische Tundra könnten die Tiere ernähren. Beide Landschaftstypen sind ungleich weniger produktiv, als es die eiszeitliche Mammusteppe war. Die Nashörner der Kältesteppe fielen also letztendlich ihrer eigenen, während des Pleistozäns entwickelten Spezialisierung zum Opfer.

Dank

Für zahlreiche Unterstützungen vor Ort danke ich Frau Dr. M. ERBAEVA (Geological Institute Ulan-Ude) sowie den Herren Dr. O. GRINENKO (Jakut Institute of Geosciences Jakutsk) und

Prof. Dr. Li R. (Inner Mongolia Museum Hohhot) sehr herzlich. Herr D. RÖSSLER (Senckenberg Weimar) präparierte die Schädelreste von Bad Frankenhausen, so dass nun erstmals die Konturen des ältesten europäischen *Coelodonta*-Schädels sichtbar sind. Den Herren Dr. R. GARLACZ und Prof. Dr. J. WOJTUSIAK (Jagiellonian University Krakau), T. KORN und Dr. L. C. MAUL (Senckenberg Weimar) sowie D. MOL (Naturmuseum Rotterdam) und Prof. Dr. A. NADACHOWSKI (Institute of Systematics and Evolution of Animals Krakau) gebührt herzlicher Dank für die Vermittlung bzw. Anfertigung verwendeter Fotos. Die Bildbearbeitung für den vorliegenden Beitrag übernahm freundlicherweise Herr G. UTSCHIG (Senckenberg Weimar)



► Abb. 16
Grannenhaar des Fellnashorns von Čurapča (Jakutien), Sammlungen Senckenberg Weimar [Inv.-Nr. IOW 2006/28 996 (Churapča 28 158)], Maßstab: 1 cm. Foto: T. Korn.

Verfasser

R. D. Kahlke,
Forschungsinstitut
und Naturmuseum
Senckenberg,
Forschungsstation für
Quartärpaläontologie,
Am Jakobskirchhof 4,
D-99423 Weimar

Schriften

- BAYER, J. A., HOYER, H., KIERNIK, E., KULCZYNSKI, W., ŁOMNIK, M., ŁOMNIK, J., MIERZEJEWSKI, W., NIEZABITOWSKI, E., RACIBORSKI, M., SZAFER, W. & SCHILLE, F. (1914): Wykopaliska Staruńskie. Ston mamut (*Elephas primigenius* Blum.). Nosorożec włochaty (*Rhinoceros antiquitatis* Blum. s. *Tichorhinus* Fisch.). Wraz z współczesna flora i fauna. – x + 386 S. + Atlas Taf. I-LXVII; Nakładem Muzeum im. Dzieduszyckich, Kraków. ■ DENG, T. (2004): The sequence of Cenozoic rhinocerotid fossils from the Linxia Basin (Gansu, China). – In: MAUL, L. C. & KAHLKE, R.-D., Hrsg.: Late Neogene and Quaternary biodiversity and evolution: Regional developments and interregional correlations. Conference Volume. 18th International Senckenberg Conference. VI International Palaeontological Colloquium in Weimar (Germany), 25th - 30th April, 2004. – Terra Nostra, 2004 (2): 98-99. ■ FORTELIUS, M. (1983): The morphology and paleobiological significance of the horns of *Coelodonta antiquitatis* (Mammalia: Rhinocerotidae). – Journ. Vert. Paleont., 3 (2): 125-135. ■ GARUTT, N. (1999): Skull pathologies in *Coelodonta antiquitatis*: implications about social behaviour and ecology. – In: HAYNES, G., KLIMOVICZ, J. & REUMER, J. W. F., Hrsg.: Mastodons and the Mammoth Fauna: Studies of an Extinct Ecosystem. Proceedings of the First International Mammoth Conference St. Petersburg, Russia, October 16-21, 1995. – Deinsea, 6: 175-185. ■ GUÉRIN, C. (1980): Les Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. Quatrième Partie. Le carrefour du Pléistocene moyen et supérieur (suite). – Doc. Lab. Géol. Lyon, 79 (3): 785-1185. ■ GUTHRIE, R. D. (1990): Frozen Fauna of the Mammoth Steppe. The Story of Blue Babe. – xiv + 323 S.; Univ. Chicago Press, Chicago, London. ■ HEISSIG, K. (1999): Family Rhinocerotidae; 175-188. – In: RÖSSNER, G. & HEISSIG, K., Hrsg.: The Miocene Land Mammals of Europe; Pfeil, München. ■ IACUMIN, P., DAVANZO, S. & NIKOLAEV, V. (2005): Short-term climatic changes recorded by mammoth hair in the Arctic environment. – Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol., 218: 317-324. ■ KAHLKE, R.-D. (1994): Die Entstehungs-, Entwicklungs- und Verbreitungsgeschichte des oberpleistozänen *Mammuthus-Coelodonta*-Faunenkomplexes in Eurasien (Großsäuger). – Abh. Senck. Naturf. Ges., 546: 1-164 + 23 Karten. ■ KAHLKE, R.-D. (1999): The History of the Origin, Evolution and Dispersal of the Late Pleistocene *Mammuthus-Coelodonta* Faunal Complex in Eurasia (Large Mammals). – 219 S.; Fenske, Rapid City. ■ KAHLKE, R.-D. (2006): Asiatic origins of Palaeartic cold-adapted larger mammal faunas. – Abstract Int. Symp. „Stratigraphy, paleontology and paleoenvironment of Pliocene-Pleistocene of Transbaikalia and interregional correlations“, Ulan-Ude (im Druck). ■ KAHLKE, R.-D. & MOL, D. (2005): Eiszeitliche Großsäugeiere der Sibirischen Arktis. Die Cerpolex/Mammuthus-Expeditionen auf Tajmyr. – Senckenberg-Buch, 77: 96 S.; Schweizerbart, Stuttgart. ■ KUBIAK, H. (1969): Über die Bedeutung des Kadavers des Wolhaarnashorns von Starunia. – Ber. deutsch. Ges. geol. Paläont., 14 (3): 345-347. ■ LAZAREV, P. A. (1977): Novaā nahodka skeleta šerstistogo nosoroga v Ākutii. – Trudy Zool. Inst. AN SSSR, 63: 281-285. (russisch) ■ LAZAREV, P. A. & TIRSKAĀ, N. F. (1975): Ob ostakast řeřetistogo nosoroga v sеле Čurapča (Zentral'nā Ākutia) i sporovopryf'cevyy spektrah vmešaūsilih otloženij. – In: TOMSKĀ, A. I., Hrsg.: Palinologičeskie materialy k stratigrafi osadočnyh otloženij Ākutii, 66-72; Ākut. Knizn. Izd., Ākutsk. (russisch) ■ MOL, D., TIKHONOV, A., VAN DER PLICHT, J., KAHLKE, R.-D., DEBRUYNE, R., VAN GEEL, B., VAN REE-NEN, G., PALS, J. P., DE MARLAVE, C. & REUMER, J. W. F. (2006): Results of the CERPOLEX/Mammuthus Expeditions on the Taimyr Peninsula, Arctic Siberia, Russian Federation. – Quatern. Internat., 142-143: 186-202. ■ NOWAK, J., PANOW, E., TOKARSKI, J., SZAFER, W. & STACH, J. (1930): The second woolly Rhinoceros (*Coelodonta antiquitatis* Blum.) from Starunia, Poland (Geology, Mineralogy, Flora and Fauna). – Bull. Internat. de l'Acad. Polonaise des Sciences et des Lettres, Cl. Sci. Math. Nat., Sér. B: Sci. Nat., Suppl.: 1-47 + pl. 1-10. ■ POWERS, R. & STRINGER, C. B. (1975): Palaeolithic Cave Art Fauna. – Stud. Speleol., 2 (7-8): 266-298. ■ RADULESCU, C. & SAMSON, P. (1985): Pliocene and Pleistocene mammalian biostratigraphy in southeastern Transylvania (Romania). – Trav. Inst. Spél. „Emile Racovita“, 24: 85-95. ■ SICKENBERG, O. (1962): Die Säugetierreste aus den elsterzeitlichen Kiesen (Pleistozän) von Bonnhausen am Harz. – Geol. Jb., 79: 707-736. ■ STEINMÜLLER, A. (1973): Die elsterzeitlichen Schichtenfolge von Bad Frankenhausen am Kyffhäuser. – Z. geol. Wiss., 1 (9): 1173-1185. ■ TEILHARD DE CHARDIN, P. & PIVETEAU, J. (1930): Les Mammifères fossiles de Nihowan (Chine). – Ann. Paléont., 19 (1-4): 1-134 + 23 Taf. ■ VANGENEGJM, E. A., BELAEV, E. I., GARUTT, V. E., DMITRIEVA, E. L. & ZAZIGIN, V. S. (1966): Mlekopitajusie eopleistocena zapadnogo Zabajkala. – 162 S.; Nauka, Moskva. (russisch) ■ ZEUNER, F. (1934): Die Beziehungen zwischen Schädelform und Lebensweise bei den rezenten und fossilen Nashörnern. – Ber. Naturforsch. Ges. Freiburg i. Br., 34: 21-80.