

Titelbild

Fellnashörner der Gattung *Coelodonta* zählen zu den Charaktertieren der eiszeitlichen Kältesteppe. 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

Ralf-Dietrich Kahlke	
Nashörner der Kältesteppe	245

Karen Hahn-Hadjali, Adjima Thiombiano, Stefan Dressler, Marco Schmidt & Georg Zizka	
Unbekanntes Land am Sahelrand: Die Vielfalt von Flora und Vegetation in Burkina Faso	256

Portraits	
Martin Jansen & Martin Hormann	
Der Sperlingskauz – <i>Glaucidium passerinum</i>	266

Hilke Steinecke	
Diptam – Der „brennende Feuerbusch“	268
Martina Stebich	
<i>Epipactis palustris</i> – Eine fossile Orchidee aus den Weimarer Ilmtal-Travertinen	270

Die Kinderseite	272
-----------------	-----

Die Jugendseite	274
-----------------	-----

Aus dem Naturmuseum	276
---------------------	-----

Personalia	279
------------	-----

Buchbesprechung	280
-----------------	-----

Senckenberg-Nachrichten	282
-------------------------	-----

Programm zur 189. Ordentlichen Mitgliederversammlung	284
--	-----

Neues aus aller Welt	285
----------------------	-----

Jahresbericht 2005	288
--------------------	-----

Nashörner der Kältesteppe



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 Großsäugetiere 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 Fossilagerstätten gefunden worden. *Coelodonta*-Nashörner teilten ihren Lebensraum mit den Steppenelafen des Mittelpleistozäns (*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.

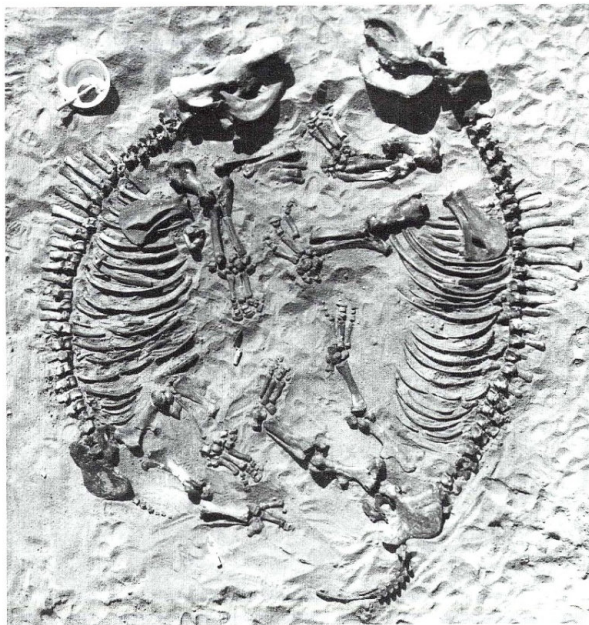


Abb. 2
„Romeo und Julia“, zwei nahezu vollständige Skelette von *Coelodonta*-Nashörnern aus dem Oberpleistozän von Zhalaier (Nord-China) in Fundposition, Inner Mongolia Museum Hohhot. Foto: Archiv R.-D. Kahlke.

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.

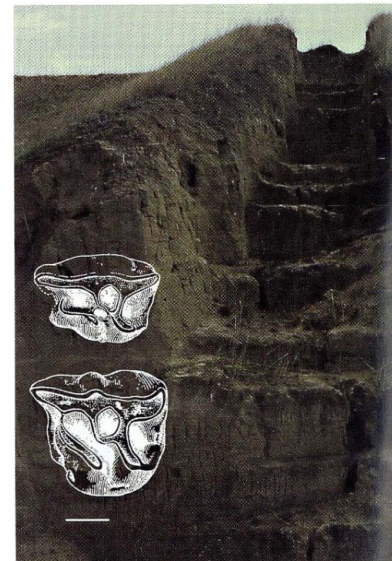
priester P. TEILHARD DE CHARDIN und dem Paläontologen J. PIVETEAU aus Lößprofilen am nordchinesischen Sankan-ho-Fluss im Nihe-wan-Becken (Provinz Hebei) beschrieben (TEILHARD DE CHARDIN & PIVETEAU 1930). Über die bislang ältesten Funde von *Coelodonta*-Nashornresten mit einem Alter von etwa 2,5 Mio. 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 (BELÄEVA in VANGENGJEIM et al. 1966). Die gegenüber den späteren, kältehartesten Fellnashörnern grazileren 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 „Steppennashorn“ unterpleistozäne Lößgebiete Innerasiens. 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 kältehartesten 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 Zhalaier 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 Oberkieferbe-zahnung 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*-Schädel fand 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 Mitteleuropa vordringenden Inlandeises gebildet hatte (STEINMÜLLER 1973). Die Fundschicht wird von Geschiebemergeln – ausgetauten Sedimentrückständen des vordringenden 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 Neukrug 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. Zumindest wurden aus zeitlich entsprechenden Fossilagerstätten Sibiriens (Olyor-Faunenkomplex in Jakutien) bislang keinerlei Nashornfunde bekannt.

Fit für die Kältesteppes

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



Abb. 4
Ältester Schädel (Fragment) 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.

etwa 2,5 Mio. Jahren Trockenheit sowie starke tages- und jahreszeitliche Temperaturschwankungen tolerierten, wie sie für kontinental geprägte Räume typisch sind. Ein solches Anpassungsmuster bildete die entscheidende Voraussetzung, um während der mittel- und oberpleistozänen Kälteeinbrüche als Bestandteil der Mammutfaunen zu überleben.

Bis vor etwa 500 000 Jahren waren die kontinentalasiatischen Steppenfaunen durch einen mehr oder weniger ausgeprägten Waldgürtel, die Taiga, von den Tundrenfaunen im Norden Eurasiens getrennt (KAHLKE 2006). Mit den frühmittelpleistozänen Klimadepressionen und einer parallel dazu stattfindenden Austrocknung (Aridisierung) mittlerer und nördlicher Landmassen Eurasiens wurden die Taigawälder weitgehend vernichtet. Es entstand ein völlig neuer, auf der Erde bislang unbekannter Typ von Offenlandschaften, die so genannte Steppentundra, Tundrensteppe oder Mammutsteppe. Sie existiert heute nicht mehr. Von Westeuropa über die mittleren und nördlichen Breiten Asiens bis auf die Beringische Landmasse und darüber

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 (*Ovibos moschatus*) – in den scheinbar

endlosen Mammutsteppen Eurasiens ausbreiten (Kartierung in Kahlke 1994, 1999). Trotz ihrer so unterschied-

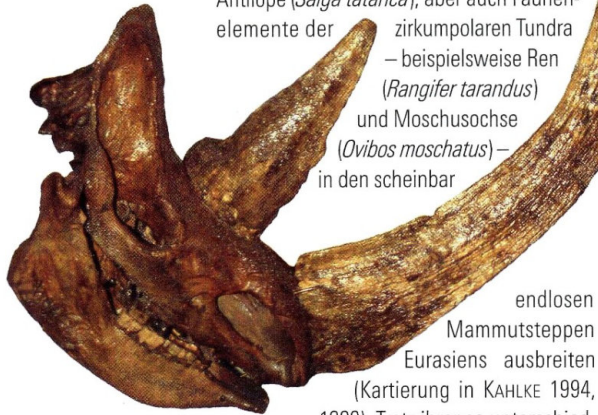
lichen biogeographischen Herkunft traten sie nun oftmals in gemeinsamen Habitaten auf. Eine neue, an kontinentale Kaltzeitverhältnisse angepasste Großsäugerfauna, die so genannte Mammutfauna (= *Mammoth-Coelodonta*-Faunenkomplex) war entstanden.

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.

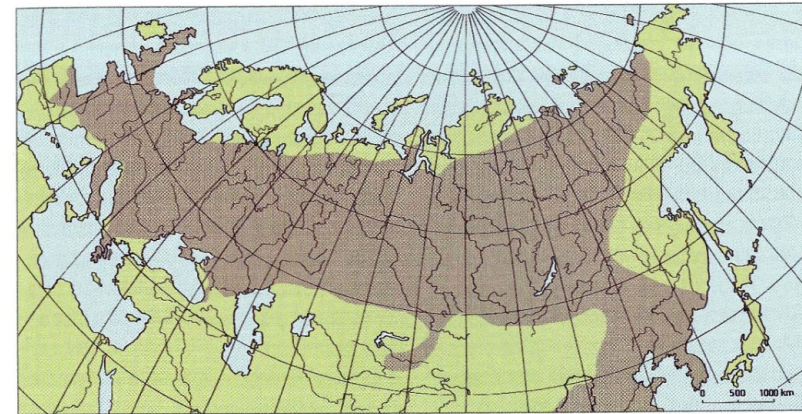
Die früheste (elsterkaltzeitliche) Westausbreitung der Fellnashörner nach Europa kann bislang nur durch einige wenige Fossilfunde

dokumentiert werden. In den Ablagerungen aus den folgenden Kälteperioden finden sich ihre Skelett- und Gebissreste deutlich häufiger. Für die Kaltzeiten des Saale-Glazials (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 Mittel- 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 Baikalsee-Gebiet und die nördliche Äußere Mongolei bis zum fernöstlichen Primorski 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 semiarider Zonen Innerasiens stark durchfeuchtete Biotope mit stehenden Gewässern über Permafrostboden, wie sie für die Landschaften in unmittelbarer Gletschernähe typisch sind (Mol et al. 2006).



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



▲ 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 Mammut-, Bison- oder Pferderesten zu den häufigsten Großsäugerfunden in den verschiedensten Fossilagerstätten insbesondere aus der letzten Kaltzeit. Kaum eine Kiesgrube in den mittleren und unteren Terrassen unserer Flusstäler, 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 (*Crocota 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

zugehörigen Hörner und einige Fellreste zutage (Abb. 5, 14-16).

Geradezu unglaublich zu nennen sind die Funde von Fellnashornleichen aus dem Erdwachs (Ozokerit) von Starunia in den Ostkarpaten (westliche Ukraine). Bei dem einbetten mineralischen Wachs handelt es sich um einen Oxidationsrückstand aus Erdöl, der die Kadaver konservierte. Da die Fundschicht zudem mit Mineralsalz angereichert ist, waren die Weichteile einem zusätzlich günstigen „Einpökelungsprozess“ ausgesetzt. Schon 1907 hatte man beim Abbau des Ozokerits im damals noch österreichischen Starunia einen gut erhaltenen Teilkadaver von *Coelodonta antiquitatis* mit Kopf, Rumpf und linkem Vorderbein entdeckt, dessen Beschreibung 1914 in Form einer opulent ausgestatteten Monographie (BAYGER et al. 1914) vorlegt wurde. Inzwischen gilt schon das Werk selbst als bibliophiles Rarissimum. Die Sensation wurde perfekt, als 1929 bei Nachgrabungen – nunmehr unter polnischer Hoheit – eine zwar etwas beschädigte, aber nahezu vollständige Nashornmumie eines jungen weiblichen Tieres entdeckt wurde (NOWAK et al. 1930), im Gegensatz zum Fund von 1907 diesmal allerdings ohne die



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

Hörner und Hufe (Abb. 7). Das rund 30000 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 gesenkten Kopf sowie als Ansatzstelle für energiespeichernde Fettreserven zweifellos belegen, scheint es doch, dass *Coelodonta antiquitatis* eine wohl individuell mehr oder

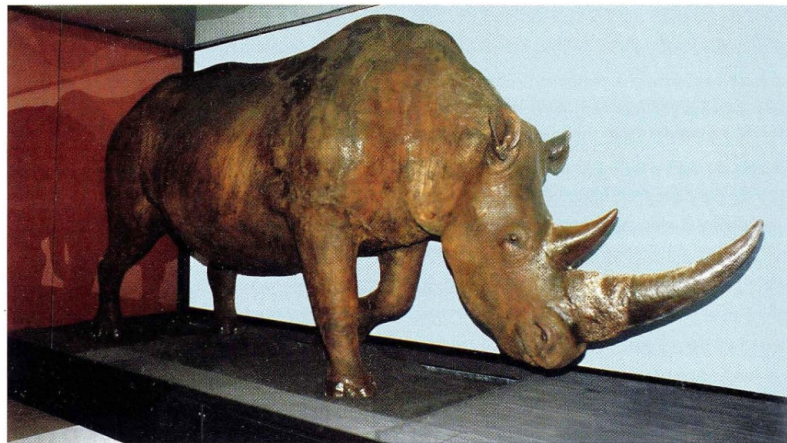
senenstadium massiv verknöcherten Nasenscheidewand gestützt (Abb. 5). Generell lässt sich bei Nashörnern das Gewicht der Hörner mit der Stärke der Nasenscheidewand korrelieren. Damit können die Horndimensionen auch bei Fossilformen, von denen man keinerlei Kadaverfunde kennt, mit einiger Sicherheit rekonstruiert 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

dem Hinterhaupt von Fellnashörnern zeigen (GARUTT 1999).

Die auf der breiteren Vorderseite der Nasalhörner zu beobachtenden, manchmal mehrere Dezimeter langen Schliiffacetten deuten aber noch ein anderes, nicht ganz unwichtiges Gebrauchsmuster der Hörner an. Da die Usurflächen unabhängig von ihrer Größe stets in eine rechte und eine linke Teil-facette gegliedert sind (GUTHRIE 1990), muss von einer alternierenden Kopfbewegung der Tiere mit regelmäßiger Bodenberührung ausgegangen werden. Ein gelegentlicher Einsatz des Nasalhorns von *Coelodonta antiquitatis* zum Freilegen überwehter oder angefrorener

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. Palaczky.



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 (KUBIAK 1969).

Coelodonta trug zwei Hörner, die den so genannten Hornstühlen, zwei gepelerten 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-

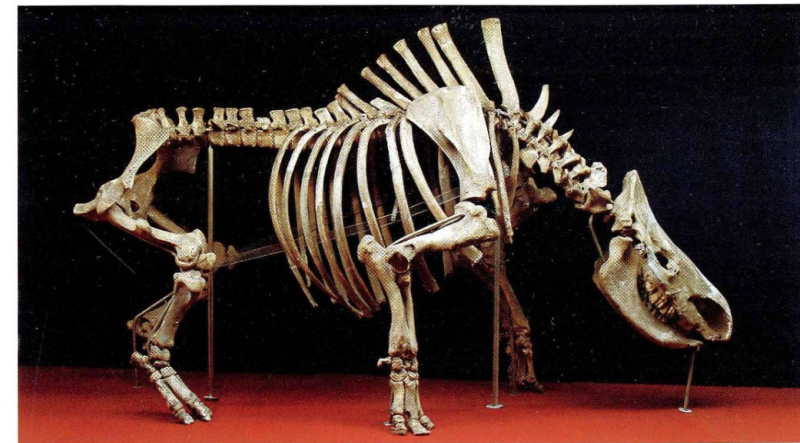


Abb. 9
Nahezu vollständiges Skelett eines pleistozänen Fellnashorns (*C. antiquitatis*) von Podbaba bei Prag mit korrekt rekonstruierter, abgesenkter Kopf- und Halspartie, Zoologisches Museum der Jagiellon Universität Krakau.
Foto: R. Garlacz.

und bis zu 123 cm langen Nasalhörner (Daten Verf.) von funktioneller Bedeutung (Abb. 5). Sie bestehen aus deutlich sichtbaren, an Haare erinnernde Keratinfibern, 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 verheilte 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 Habitaten (Abb. 1), noch hatte die trockene Mammutsteppe die erforderlichen Niederschlagsmengen aufzuweisen, um dauerhaften Tiefschnee zu ermöglichen. Zudem wäre das vordere Horn bei permanentem „Schneeflugeinsatz“ in kürzester Zeit bis zur funktionslosigkeit abgenutzt worden.

Mit dem Lebensraum der trockenen Mammutsteppe korrespondiert die hochkronige (hypsodonte) Bezahnung der Fellnashörner, die hervorragend zum Zerkleinern harter,

► Abb. 11
Zweiter rechter Oberkiefermolar eines Fellnashorns (*C. antiquitatis*) mit deutlich erkennbarer Schmelzinsel, der so genannten Mediofossette (Pfeil), aus letztglazialen Flussschottern 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 (Magdalenien) vor etwa 13 000 Jahren mit schwarzem Manganhydroxid gezeichnete Darstellung eines Fellnashorns in der Höhle von Rouffignac (Dordogne, Frankreich). Grafik: nach Powers & Strin-gar (1975).

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 Mediofossette 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

bei, die ebenfalls ein Charakteristikum für *Coelodonta* darstellt (Abb. 13). Die Schneidezähne der Tiere sind, abgesehen von gelegentlich auftretenden Rudimenten, komplett reduziert.

Fellnashörner, auch Woll- oder Wollhaarnashörner 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



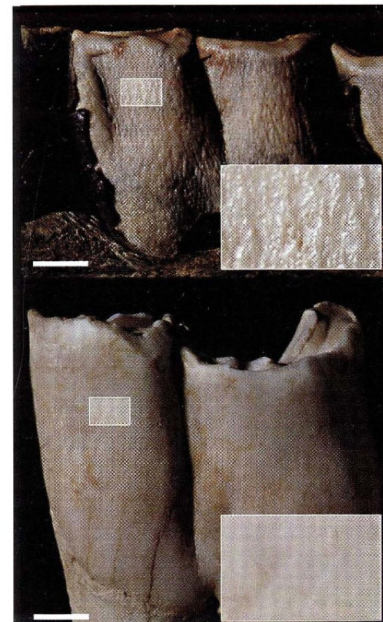
dicht herabhängend bedeckt haben. Über den jährlichen Fellwechsel wissen wir noch nichts. Aus der Analyse stabiler Isotope ist allerdings seit kurzem bekannt, dass Mammute (*Mammuthus primigenius*) ihr langes Deckhaar mehr als ein Jahr trugen (IACUMIN et al. 2005). Bei *Coelodonta antiquitatis* dürften 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. schneebeeinflusste 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 ostsibirischer Völker. So wurden die wärmenden Leggings der Ewenken aus dem gleichfalls kurzhaarigen Fell der Rentierläufe gefertigt. 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 KAHLKE & MÖL 2005). Die offene, nur gelegentlich leicht bewaldete und auch während des Winters zumeist schneelose Steppentundra bildete für beide Eiszeittiere

einen idealen Lebensraum. Fellnashörner vermieden feuchte Biotope in Gletschnähe 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 & TIRSKAA 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



Gebiss eines Fellnashorns von Chalbij in Jakutien ergab die Dominanz von Gräsern und *Artemisia*. Die mit dem zweiten *Coelodonta*-Kadaver von Starunia geborgenen Florenreste (STACH IN NOWAK et al. 1930) offenbaren dagegen einen von zahlreichen Zwergsträuchern, vor allem Zwergbirke (*Betula nana*) durchsetzten Lebensraum.



Während der maximalen Ausdehnung des letztglazialen 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
Unterkieferäste von Fellnashörnern (*C. antiquitatis*): von einem sehr jungen Tier (oben) mit Milchbezahnung 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 Jahrhunderten 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 Mammutsteppe 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 Körpergewichten über 50 kg betroffen. Als Ursache des kontinentübergreifenden Artensterbens 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 späteiszeitlicher Jäger waren und von diesen flächendeckend ausgerottet wurden. Pleistozäne Nashornjagd ist eher aus deckungsreichen Waldgebieten bekannt. Gegebenenfalls müssten sich häufiger Jagd- und Schlachtüberreste 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 Mammutsteppe 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 (Yakut 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)

Schriften

- BAYGER, J. A., HOYER, H., KIERNIK, E., KULCZYŃSKI, W., ŁOMNICKI, M., ŁOMNICKI, J., MIERZEJEWSKI, W., NIEZABITOWSKI, E., RACIBORSKI, M., SZAFAER, W. & SCHILLE, F. (1914): Wykopalska Starurkie. Słon mamut (*Elephas primigenius* Blum.). Nosorożec wtochaty (*Rhinoceros antiquitatis* Blum. s. *Tichorhinus* Fisch.). Wrzaz 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.: Mammoths 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 Pléistocène 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. – In: RÖSSLER, 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 Palaeoarctic 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 Großsäugetiere der Sibirischen Arktis. Die Cerpolex/Mammoth-Expeditionen auf Tajmyr. – Senckenberg-Buch, 77: 96 S.; Schweizerbart, Stuttgart. [KUBIAK, H. (1969): Über die Bedeutung des Kadavers des Wollhaarnashorns von Starunia. – Ber. deutsch. Ges. geol. Wiss., A. Geol. Paläont., 14 (3): 345-347. [LAZAREV, P. A. (1977): Novaâ nahodka skeleta šerstistogo nosoroga v Ėkutii. – Trudy Zool. Inst. AN SSSR, 63: 281-285. (russisch) [LAZAREV, P. A. & TIRSKAĀ, N. F. (1975): Ob ostatkah šerstistogo nosoroga v sele Čurapča (Zentral'naâ Ėkutia) i o sporovopyl'cevyh spektrah vme-saših ih otloženij. – In: TOMSKAĀ, A. I., Hrsg.: Palinologičeskie materialy k stratigrafii osadočnyh otloženij Ėkutii, 66-72; Ėkut. Knizn. Izd., Ėkutsk. (russisch) [MOL, D., TIKHONOV, A., VAN DER PLICHT, J., KAHLKE, R.-D., DEBRUYNE, R., VAN GEEL, B., VAN REENEN, G., PALS, J. P., DE MARJAVE, C. & REUMER, J. W. F. (2006): Results of the CERPOLEX/Mammoth Expeditions on the Taimyr Peninsula, Arctic Siberia, Russian Federation. – Quatern. Internat., 142-143: 186-202. [NOWAK, J., PANOW, E., TOKARSKI, J., SZAFAER, 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. Spéol. „Emile Racovitza“, 24: 85-95. [SICKENBERG, O. (1962): Die Säugetierreste aus den elsterzeitlichen Kiesen (Pleistozän) von Bornhausen am Harz. – Geol. Jb., 79: 707-736. [STEINMÜLLER, A. (1973): Die elsterzeitliche 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. [VANGENGELM, E. A., BELAËVA, E. I., GARUTT, V. E., DMITRIeva, E. L. & ZAGIN, V. S. (1966): Mlekopitašie eopleistocena zapadnogo Zabajkaľa. – 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.

Abb. 16
Grannenhaar des Fellnashorns von Čurapča (Jakutien), Sammlungen Senckenberg Weimar [Inv.-Nr. IQW 2006/28 996 (Čurapča 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