

Nina Garutt
Bergbaumuseum, St. Petersburg

Neue Angaben über die Hörner des Fellnashorns *Coelodonta antiquitatis*

Garutt, N., 1998 - Neue Angaben über die Hörner des Fellnashorns *Coelodonta antiquitatis* - DEINSEA 4: 25-39 [ISSN 0923-9308]. Publiziert am 30. August 1998.

Es werden über zwanzig Hörner von Fellnashörnern untersucht. Die Formunterschied mit Hörner von rezenten Tiere wird diskutiert. Die seitliche Hornabplattung ist ein nach dem Tode des Tieres durch Mazeration entstandenes Merkmal. Die karakteristischen Querstreifen werden als Jahrestreifen interpretiert, infolge Saisonsbedingten Schwankungen im Wachstum der Hörner. Weiterhin werden das Geschlechtsdimorphismus und die funktionelle Morphologie der Hörner diskutiert.

New remarks about the horns of the woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* - Over twenty horns of the woolly rhinoceros have been investigated. The morphological differences with the horns of living species are described. The lateral flattening of the horns of the woolly rhinoceros is the result of post-mortem maceration of the lateral parts of the horns. The characteristic transverse ridges are interpreted as being year-rings, caused by seasonal fluctuations in the growth of the horns. Furthermore the sexual dimorphism and the functional morphology of the horns are discussed.

Nieuwe informatie over de horens van de wolharige neushoorn *Coelodonta antiquitatis* – Er werden meer dan twintig horens van de wolharige neushoorns onderzocht. De morfologische verschillen met de horens van recente neushoornsoorten worden beschreven. De laterale afplatting van de horens van de wolharige neushoorn blijkt het gevolg te zijn van post mortem maceratie. De karakteristieke dwarsbanden op de horens worden als jaarringen beschouwd. Ze ontstaan ten gevolge van seizoensfluctuaties in de groei. Tenslotte wordt aandacht besteed aan de seksuele dimorfie en de functionele anatomie van de horens.

Anschrift der Verfasserin: dr Nina Garutt, Bergbaumuseum (Mining Museum), St. Petersburg State College of Mines, 21st Liniya 2, 199026 St. Petersburg, Russia.

Schlüsselwörter: Fellnashorn, Wollhaarnashorn, *Coelodonta*, Rhinocerotidae, Pleistozän, Anatomie

Keywords: woolly rhinoceros, *Coelodonta*, Rhinocerotidae, Pleistocene, anatomy

EINLEITUNG

Obgleich Knochenreste des Fellnashorns *Coelodonta antiquitatis* (BLUMENBACH, 1799) vielfach in Quartärablagerungen angetroffen werden, sind dessen Hörner äußerst spärlich vertreten und machen nicht mehr als 5% aller Funde aus. Zurzeit sind nur zwei Funde von Fellnashornresten bekannt, die die erhalten gebliebenen Hörner dieser Individuen einschließen. Hierbei handelt es sich um den vorderen Körperteil der mumifizierten Leiche von *C. antiquitatis*, die 1907 in Ozokeriten von Starunia gefunden wurde, und um das vollständige Skelett des weiblichen Fellnashorns aus Jakutien,

das nach seinem Fundort bei der Siedlung Tschurapscha als das Tschurapschinski-Nashorn bekannt ist. Alle Funde von Hörnern, außer dem oben erwähnten aus Starunia, stammen aus spätquartären Ablagerungen in der Verbreitungszone der Reliktverfrostung im Norden Ostsbiriens und Transbaikaliens. Keratinfilamente – woraus sowohl die Hörner als auch die Haut und deren Ableitungen Haar, Hufe und Hornhäute rezenter und ausgestorbener Nashörner und Paarhufer bestehen – sind unter gewöhnlichen Verhältnissen nach dem Tode des Tieres schnell der Verwesung und Vernichtung unter dem Einfluß

von subaerischen Vorgängen ausgesetzt. Die immer niedrigen Temperaturen hartgefrorener Böden im Norden Ostsibiriens und in Transbaikalien schufen alle Bedingungen für die Konserverierung der Leichen von pleistozänen Säugetieren sowie der Hörner von *C. antiquitatis*. In den Regionen, wo die Verfrostung durch die nachfolgende Klimaerwärmung im Holozän vernichtet worden ist, bleiben nur Knochen erhalten. Eine Ausnahme stellen nur die bekannten Funde in den Ozokeriten von Starunia dar. Am häufigsten findet man die großen, massiven Vorderhörner (Nasenhörner) und seltener die bedeutend kleineren Hinterhörner (Stirnhörner). Bei den Nashörnern verwachsen die Hörner nicht fest mit den Schädelknochen, sondern werden auf einem gewebeverbindenden Kissen befestigt und an der Basis mit einem eng anliegenden "Hautmuff" umfaßt. Die jetzt lebenden Nashörner verlieren ihr Vorderhorn oft noch während ihres Lebens, wenn sie es einem heftigen Stoß aussetzen. Wenn die das Horn bildenden Gewebe durch den anschließenden Entzündungsprozeß nicht zerstört werden, wächst das Horn wieder. Nach dem Tode des Tieres und dem anschließenden Verfall der Weichgewebe trennen die Hörner sich ab, gehen durch nachfolgende Verlagerungen der Leiche und Neubegrabung der Reste ganz verloren und werden schließlich separat begraben. So läßt sich die Tatsache erklären, daß die Hörner von *C. antiquitatis* äußerst selten zusammen mit dem Schädel gefunden werden. Sie bleiben nur dann gemeinsam erhalten, wenn die Leiche des Nashorns in der Zone der aktiven Sedimentation schnell begraben und nicht von dem Todesort des Tieres her verlagert worden ist. Wenn Hörner kleineren Ausmaßes aus Ufergerölle auf die Flußstrände gelangen, bleiben sie am häufigsten unbemerkt, weil sie weniger die Aufmerksamkeit des Menschen auf sich lenken als größere Hörner. Da ist das besonders geschärfe Auge des Fachmanns notwendig, um an einen solchen Fund nicht vorbeizugehen.

MATERIAL

Zu diesem Zeitpunkt sind mir 27 Hörner von *C. antiquitatis* bekannt, von denen ich persönlich 15 untersucht habe. Die anderen Exemplare wurden auf meine Bitte hin und nach meinen

Angaben gemessen. Für wertvolle Mitteilungen über die in ihren Sammlungen aufbewahrten Fellnashörner sage ich den Mitarbeitern der Regionsmuseen Jakutiens meinen herzlichen Dank.

Die repräsentativste Hörnersammlung wird im Petersburger Zoologischen Institut der Akademie der Wissenschaften Rußlands (ZINRAN) aufbewahrt. Bis 1994 verfügte die Sammlung des Zoologischen Instituts über 9 Hörner, aber das hervorragende Horn ZINRAN nr. 10.783 wurde aus der im Sommer 1994 in Stockholm, Schweden, organisierten Ausstellung gestohlen. Den Grundstein der Petersburger Sammlung bildeten die ersten Exemplare der Hörner von *C. antiquitatis*, die der Akademiker P.S. Pallas in den sechziger Jahren des 18. Jhs. aus Jakutien mitgebracht hatte. In seinen ersten dieser Frage gewidmeten wissenschaftlichen Veröffentlichungen beschrieb er diese Hörner zum ersten Mal und äußerte seine richtige Meinung, daß diese Hörner von Nashörnern stammten, die vorzeiten diese Orte bewohnt hatten und jetzt ausgestorben waren (Pallas 1769). Zwei große Hörner werden im Bergbaumuseum der Petersburger Bergbauhochschule aufbewahrt. Zwei Hörner befinden sich auch in der Sammlung des Instituts für Evolutionsmorphologie und Ökologie der Tiere (= IZMZZ) in Moskau. Sie sind besonders hervorragend. Der erste Fund, ein wunderschönes Exemplar eines Vorderhorns von *C. antiquitatis*, wurde im Jahre 1990 von Andrei Wladimirowitsch Sher mitgebracht aus dem Gebiet des Oberlaufs des Flusses Bolschoi Homus, Jurjach, oberhalb seiner Mündung in den Fluß Diring-Jurjach (linkes Ufer). Das Horn (IZMZZ nr. 165-75; Abb. 1) ist stark seitlich abgeplattet. Zur Spitze hin wird es nicht schmäler, sondern umfangreicher, wodurch es ein wenig einem Hockeyschläger ähnlich sieht (Abb. 1). Von der Basis zur Spitze hin scheint das Horn schwach gekrümmmt zu sein, weil die äußere Hornkante an einer längeren Strecke der äußeren Krümmung entlang abgerieben und poliert ist. Die größte Hornlänge, die äußere Krümmung entlang gemessen, beträgt 1260 mm. Das Horn ist am Ende abgebrochen, was anzunehmen erlaubt, daß seine ursprüngliche Länge um 80-100 mm größer



Abbildung 1 Vorderhorn von *Coelodonta antiquitatis* aus dem Nordosten Jakutiens (Institut der Evolutionsmorphologie und Ökologie der Tiere, Moskau, Inv.-nr. 165-75).

gewesen ist und daher etwa 1300-1320 mm betragen hat. Zurzeit ist es das größte aller bekannten Hörner.

Im nächsten Jahr (1991) fand A.W. Sher ein anderes, kleineres Horn am selben Fundort. Aufgrund morphologischer Besonderheiten wurde dieses Horn von mir identifiziert als ein zweites Hinterhorn von *C. antiquitatis*. Das Horn (IZMZZ nr. 165-370) hat eine ovale Basis von 129 x 81 mm. Die größte Länge an der äußeren Krümmung entlang beträgt 395 mm. Dieses Exemplar zeichnet sich aus durch sein Ebenmaß. Es ist dünn und etwas nach hinten gekrümmmt.

Im paläontologischen Museum der Akademie der Wissenschaften Russlands in Moskau wird ein Vorderhorn von *C. antiquitatis* aufbewahrt. Über ein großes Horn verfügt die Sammlung der naturhistorischen Abteilung im Gontscharow-Landeskundemuseum in Uljanowsk (früher Simbirsk). Zwei Hörner befinden sich in Privatsammlungen in St. Petersburg. Eines davon, ein kleines Exemplar, das von mir nach seinen morphologischen Merkmalen als Stirnhorn identifiziert wurde (Abb. 2), wird aufbewahrt in der Sammlung des Professors S.W. Tomirdiaro,

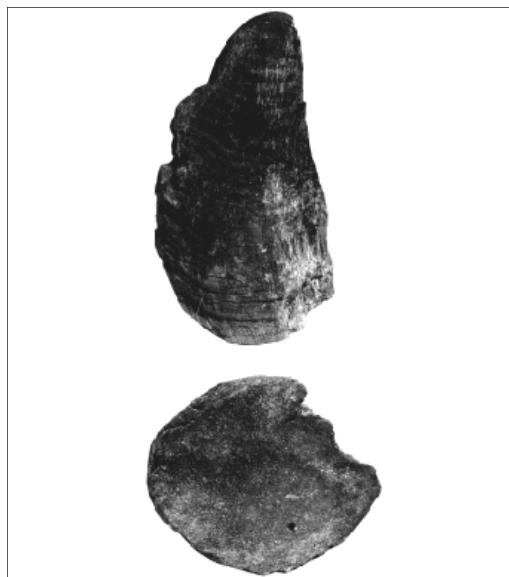


Abbildung 2 Hinterhorn des Fellnashorns *C. antiquitatis* aus Tschukotka (Fluß Anadyr, Fundgrube 'Otroshny'; Privatsammlung).

eines bekannten Forschers auf dem Gebiete der Dauerfrostbodenkunde. In Jakutien, woher ein großer Teil der Hörner von *C. antiquitatis* stammt, gibt es zurzeit keine zentralisierte Sammlung. Die Hornfunde sind auf verschiedene kleinere Sammlungen in Landeskundemuseen, Gebietsstädten und Ullusen verteilt. Das schließt den Zugang der Fachleute zu diesen Funden absolut aus. Es ist auch ein großes Problem, aus einem Ulus zum anderen zu gelangen. Das Landeskundemuseum der Stadt Jakutsk besitzt ein Vorderhorn des Fellnashorns. Im neuorganisierten Welt-Mammut-Museum in Jakutsk gibt es vier Hörner, mit Einschluß von einem Paar, das zum vollständigen Skelett vom Tscherapschinski-Nashorn gehört hat. Insgesamt zählt die Republik Jakutien sechs Hörner von *C. antiquitatis*.

Das Nashorn *C. antiquitatis* wanderte nicht über das Beringmeer und die Beringstraße nach Nordamerika, wo bis jetzt keine Funde zu verzeichnen sind. Von Tschukotka sind nur zwei Hornfunde von *C. antiquitatis* bekannt. Ein schon erwähntes Horn befindet sich in der Sammlung Tomirdiaro. Es wurde gefunden in einer Tiefe von 4 - 5 m in Torfbrüchen des Ortes Otroshny, wo der Belaja-Fluß in den Fluß Anadyr mündet. Das zweite Vorderhorn wird im



Abbildung 3 Vorderhorn von *C. antiquitatis*. Stromgebiet des Flusses Ekityki (linker Nebenfluß des Flusses Anguäma).

Landeskundemuseum der Siedlung Egwekinot auf Tschukotka aufbewahrt (Abb. 3).

Das Landeskundemuseum in der Stadt Nertschinsk, Transbaikalien, besitzt zwei Hörner von *C. antiquitatis*. Das Landeskundemuseum der Stadt Lwow (Ukraine) verfügt über das dermoplastische Präparat der mumifizierten Leiche des *C. antiquitatis* aus der Siedlung Starunia, Galizien (der erste Fund aus dem Jahre 1907). In diesem Museum befinden sich auch zwei Hörner dieses Nashorns. Schädel, Knochen eines Vorderbeins und einige Wirbel befinden sich im Institut für Tiersystematik und Evolution in der Stadt Krakow.

Im Geologischen Museum der Universität Helsinki befindet sich ein Vorderhorn von *C.*

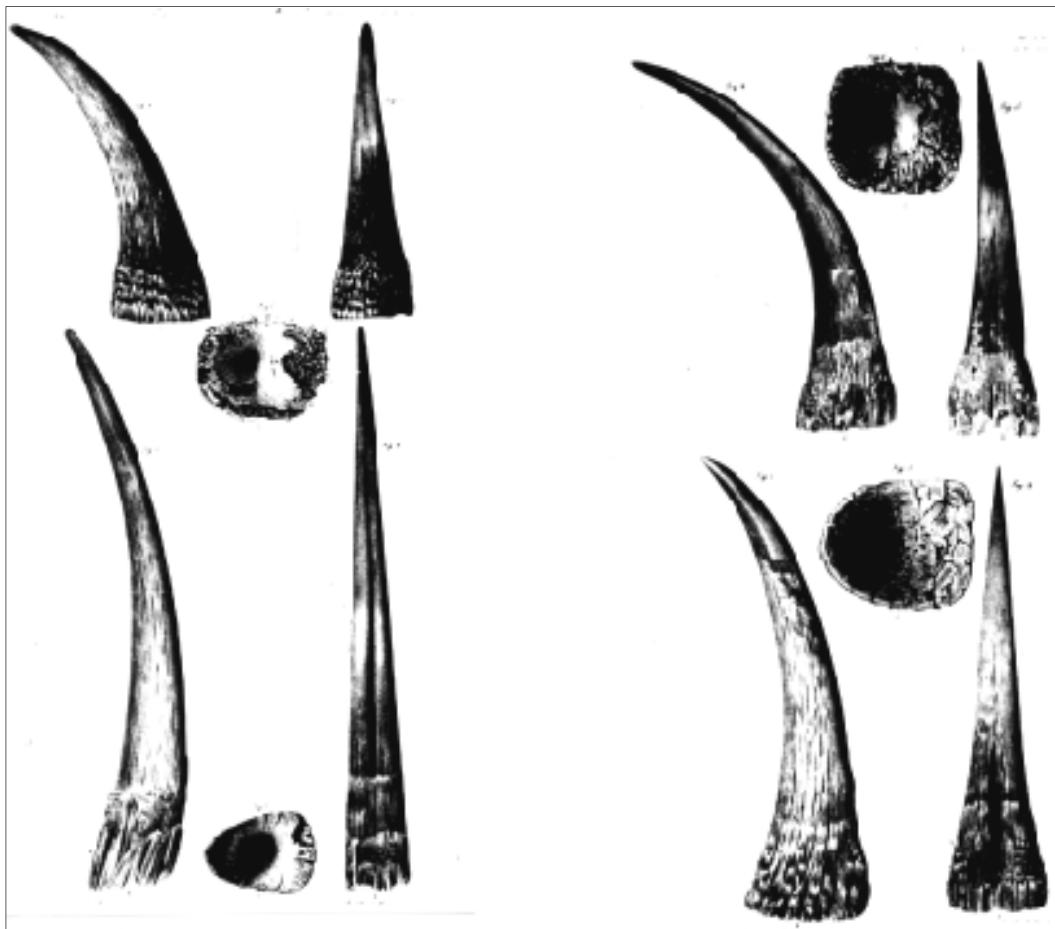


Abbildung 4 Nach den Originalen angefertigte Zeichnungen der Nashornhörner, die J. Brandt dem Nashorn *C. antiquitatis* zuschrieb.

antiquitatis. Es ist mir nicht bekannt, über wieviel Hörner von *C. antiquitatis* andere Museen Westeuropas verfügen.

ERLÄUTERUNGEN ZUR GESCHICHTE

Im Jahre 1849 veröffentlichte der russische Akademiker J. Brandt die umfangreiche Beschreibung der Sammlung der *C. antiquitatis*-Reste, die im Zoologischen Institut der Akademie der Wissenschaften Rußlands aufbewahrt wird (Brandt 1849). Aus der Analyse morphologischer Einzelheiten der Hörner von *C. antiquitatis* zog Brandt den Schluß, daß ihre seitlich abgeplattete Form das Ergebnis einer Mazeration sein mußte, durch welche die Seitenfilamente schichtweise abgetrennt worden waren. Seiner Meinung nach waren die Hörner von *C. antiquitatis* ursprünglich rundlich, und er wollte dies nachweisen anhand von Konturenzeichnungen von drei anderen Hörnern, die einem *C. antiquitatis* gehört haben sollten (Abb. 4). Brandt bezog sich darauf, daß diese Hörner von P. Pallas aus Jakutien mitgebracht worden waren. In der Sammlung des Zoologischen Instituts der Akademie der Wissenschaften Rußlands sind diese Hörner mit den Nummern 10.776, 10.780 und 10.781 versehen (Abb. 4).

Wir haben es hier jedoch zu tun mit einem bedauerlichen Fehler, der die Forscher länger als ein Jahrhundert irregeführt hat. Form und Erhaltungszustand dieser Hörner weisen darauf hin, daß sie den rezenten afrikanischen Nashörnern *Ceratotherium simum* Burchell (ZINRAN nr. 10.780 und nr. 10.781) und *Diceros bicornis* Linnaeus (Nr. 10.776) gehören haben. Diese Hörner haben von der Basis bis zur Spitze eine rundliche Form. Von der Basis aufwärts sind die Filamente zwei Drittel der Hornlänge entlang verdichtet. Die Oberfläche der Hörner ist poliert und zeigt nicht die Querstreifen, die für die Hörner eines *C. antiquitatis* kennzeichnend sind. Die Form der Hornbasis – die anscheinend von der Form des Nasenbeins bedingt ist, auf dem das Horn befestigt war – stimmt mit der Form des dem *C. antiquitatis* eigenen Nasenbeins nicht überein. Beim schwarzen afrikanischen Nashorn, *Diceros bicornis*, ist das Nasenbein kurz gewölbt und hat eine gerundete Form. Die Vorderhornbasis des *Diceros*

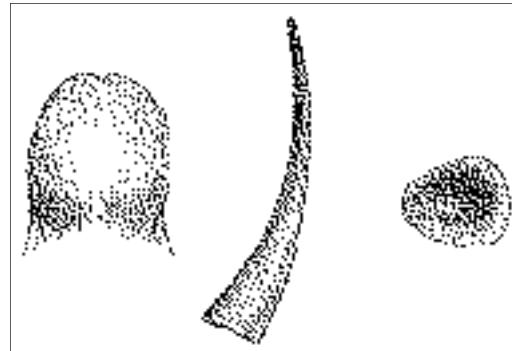


Abbildung 5 Form der Hornbasis und des Nasenbeines des Schädels von *Diceros bicornis* L.

bicornis hat eine gerundete Form und ist vertieft (Abb. 5). Beim weißen afrikanischen Nashorn, *Ceratotherium simum* Burch., ist das Nasenbein verlängert und abgeplattet und hat eine rechteckige Form. Die Vorderhornbasis des weißen Nashorns hat eine trapezartige Form und ist nicht so stark vertieft wie die Vorderhornbasis des schwarzen afrikanischen Nashorns (Abb. 6). Das Nasenbein des Fellnashorns ist bedeutend

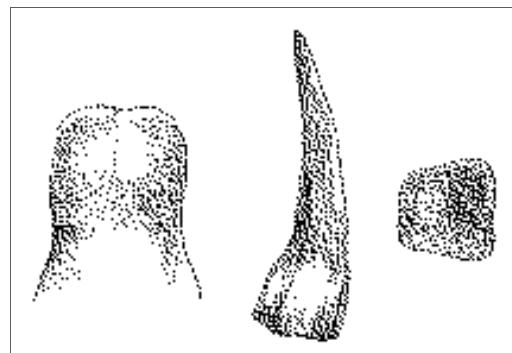


Abbildung 6 Form der Hornbasis und des Nasenbeines des Schädels von *Ceratotherium simum* Burch.

stärker verlängert als das des *Ceratotherium simum*, und es hat eine rechteckige Form. Auf der Hautoberfläche des mumifizierten Kopfes eines *C. antiquitatis* (der Fund aus dem Jahre 1877, nahe dem Fluß Bytantai, einem Nebenfluß des Flusses Jana im Werchojansker Gebiet, Jakutien) sind die Ansatzspuren des Vorder- und Hinterhorns gut erhalten geblieben. Beim Vertrocknungsprozeß wurde ihr Umfang etwas reduziert. Die Spur des Vorderhorns hat an seiner Ansatzstelle die Form einer ausgestreckten Ellipse und die Spur des Hinterhorns ist

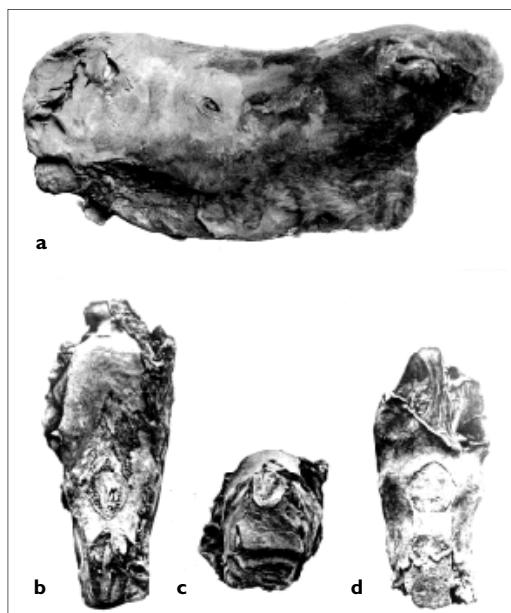


Abbildung 7 Spuren an der Ansatzstelle des Vorder- und Hinterhorns auf mumifizierten Köpfen von *C. antiquitatis*
(a,b,c): Kopf der Fund aus dem Jahre 1877, Fluß Balantai (Bytantai, ein Nebenfluß des Flusses Jana, Jakutien); **(d)**: Kopf der Fund aus dem Jahre 1907, Starunia, Galizien, Polen.

rhomatisch (Abb. 7 abc). Ähnliches können wir auch auf dem Kopf des *C. antiquitatis* aus Starunia sehen (der Fund aus 1907, Abb. 7 d). Die angeführten Beispiele bestätigen anschaulich die Tatsache, daß die Basis des Vorderhorns von *C. antiquitatis* die Form einer ausgestreckten Ellipse gehabt hat. Während der langen Aufbewahrungszeit (etwa zwei Jahrhunderte) haben sich Risse gebildet in der Hornoberfläche der Hornbasis, und es läßt sich das teilweise Abblättern kleiner Filamentenknoten feststellen. Der die Filamente verbindende Zwischenstoff (durchsichtiges, glänzendes Keratin) ist aber gut erhalten geblieben. Pallas könnte diese Hörner recenter Nashörner (die später irrtümlich für Hörner von *C. antiquitatis* gehalten wurden) mitgebracht haben aus Irkutsk, dem zentralen Ort, wo damals alle Funde und Raritäten zusammengebracht wurden. Nach Irkutsk gelangten die Hörner vermutlich mit Handelskarawanen aus China.

MORPHOLOGIE

Die seitliche Hornabplattung bei *C. antiquitatis* stellt seine wichtigste morphologische Charak-

teristik dar. Die Ausnahme bilden jedoch die kleinen, rundlichen Hörner, die man als Hinterhörner von *C. antiquitatis* zu betrachten hat. Die Hinterhörner der Nashörner von Tschuraptscha und Starunia (1907) haben eine rundliche Form. In der von mir untersuchten Hornsammlung haben zwei Exemplare eine rundliche Form, was mich dazu berechtigt, sie den sehr selten vorkommenden Hinterhörnern zuzuordnen. In der Sammlung gibt es auch kleine Hörner (unter 800 mm) mit einer platten Form. Auch das Vorderhorn aus Starunia hat eine platte Form. *C. antiquitatis* aus Starunia vertritt das juvenile Individuum, und aus diesem Grunde können kleine, abgeplattete Hörner als Vorderhörner junger Individuen bestimmt werden. Große Hörner kommen öfter vor als Kleine.

Es sind zwei Standpunkte über die Natur der Hornabplattung bei *C. antiquitatis* bekannt. Nach dem ersten erklärt sich die Hornabplattung von *C. antiquitatis* aus dem Einfluß physikalisch-chemischer Reagenzien, wodurch die Hörner der Mazeration unterlagen und teilweise zerstört wurden. Die Verfasser nehmen an, daß die Hörner ursprünglich rundlich gewesen sind, wenn auch nur bis zu einem Drittel ihrer Länge von der Basis hinauf (Brandt 1849, 1877; Garutt 1970). Der zweite Standpunkt besagt, daß die abgeplattete Hornform von *C. antiquitatis* die natürliche Form ist (Schrenck 1880, Eichwald 1835, Fortelius 1983).

Wenn wir diesen Standpunkt zur Kenntnis nehmen, dann wird es schwer zu erklären sein, wie dieses so große und massive Horn mit seinem an der Basis sehr kleinen Querschnitt haltbar auf dem Nasenbein befestigt sein und dabei große Belastungen ertragen konnte, wenn das Nashorn es benutzte. Es liegt hierin absolut keine Übereinstimmung vor mit irgendeiner Art von jetzt lebenden, zweihornigen Nashörnern. In den von mir untersuchten Hörnersammlungen gibt es Musterbeispiele, die den Standpunkt der ersten Gruppe der Verfasser bestätigen.

Exemplar ZINRAN nr. 10.785 (Abb. 8) Die Hornansatzstelle hat die Form einer gestreckten Ellipse, die im Mediale teil bedeutend breiter wird. Die Randfilamente haben eine lockere



Abbildung 8 Vorderhorn von *C. antiquitatis* (Sammlung des zoologischen Instituts der Akademie der Wissenschaften Rußlands, nr. 10.785).

Struktur im Vergleich zu Filamenten des mittleren (axialen) Hornteils. In den Randbereichen sind kleine, sich in Schichten abtrennende Büschel aus Randfilamenten sichtbar.

Exemplar ZINRAN nr. 10.788 (Abb. 9) Die Randbereiche der Hornansatzstelle haben lockerere Filamente als der Hornmittelteil.



Abbildung 9 Vorderhorn von *C. antiquitatis* (Sammlung des zoologischen Instituts der Akademie der Wissenschaften Rußlands, nr. 10.788).

Exemplar ZINRAN nr. 10.786 (Abb. 10) Die Randbereiche der Hornbasis haben lockere Filamente als der Hornmittelteil. Es gibt einen Abschnitt mit teilweise sich ablösenden Büscheln aus Seitenfilamenten.



Abbildung 10 Vorderhorn von *C. antiquitatis* (Sammlung des zoologischen Instituts der Akademie der Wissenschaften Rußlands, nr. 10.786)

Exemplar ohne Nummer (Privatsammlung; Abb. 11) Die Hornbasis ist ovoid und hat teilweise erhalten gebliebene Seitenfilamente.

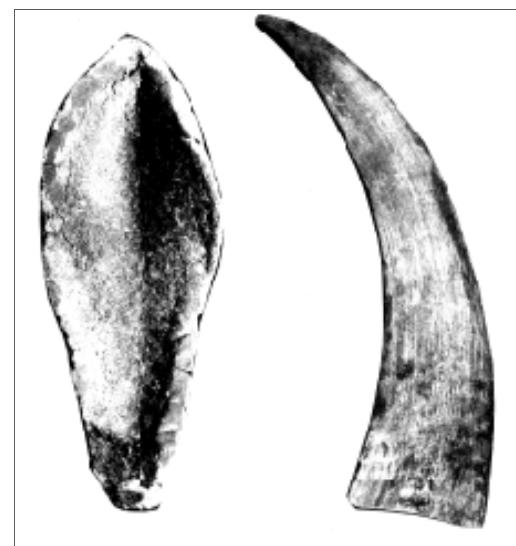


Abbildung 11 Vorderhorn von *C. antiquitatis* (Privatsammlung).



Abbildung 12 Vorderhorn von *C. antiquitatis* (Sammlung des Bergbaummuseums, St. Petersburg, nr. 82/112).

Exemplar nr. 82/112 (Bergbaumuseum St. Petersburg; Abb. 12) Die Hornbasis hat die Form einer stark ausgezogenen Ellipse. Die Filamente sind nur auf dem Nasenteil des Hornes erhalten. Die Seitenfilamente sind völlig zerstört und fehlen in diesem Exemplar.

Wegen der großen Variabilität der Form der Hornbasis beim Fellnashorn und aufgrund von Fällen, in denen die Seitenfilamente im Randbereich zum Teil erhalten waren, sehe ich die Meinung bestätigt, daß das Fellnashorn bei seinen Lebzeiten rundliche Hörner gehabt hat. Es wäre auch richtig anzunehmen, daß junge Tiere ein – von der Basis bis zur Spitze – rundliches Vorderhorn gehabt haben. Bei erwachsenen und alten Tieren einiger Populationen wurde es bis zu zwei Dritteln von der Spitze hinunter abgeplattet, weil sie ihr Vorderhorn besonders aktiv benutzten.

Bei rezenten zweihornigen afrikanischen Nashörnern wird das Vorderhorn früher angesetzt und beginnt schneller zu wachsen, wobei es in seinem Wachstum dem Hinterhorn vorausseilt. Beide Hörner sitzen mit ihrer Basis auf einem dermatischen Kissen, das Hornfilamente formt und ernährt. Aus einem Versuch unter den Bedingungen des zoologischen Gartens (Wieder-

herstellung und Wachstum des neuen Horns als Ersatz für das verletzte und verlorene bei *Diceros bicornis*; Bigalke 1946) ging hervor, daß der äußere Vorderteil des bildenden Dermas die Filamente schneller formt als der hintere Teil. Die äußeren, schnell wachsenden Filamente beginnen nach hinten zu neigen, wobei sie eine natürliche Krümmung des Vorderhorns zustandebringen. Die Wachstumsgeschwindigkeit der Filamente in den Hornseitenteilen erwies sich als die kleinste. Diese Filamente bleiben bedeutend in ihrem Wachstum zurück und erheben sich nur bis zu einem Drittel der Hornlänge, wobei sie anscheinend den zentralen Achsenteil der Filamente von der Seite umfassen. Die Seitenfilamente weisen große Hohlräume auf und sind nicht sehr eng durch Zwischenstoff miteinander verbunden. Beim schwarzen afrikanischen Nashorn mit dem Rufnamen Meri (im Tallinner zoologischen Garten) habe ich im Jahre 1990 am Vorderhorn beobachtet, wie sich die Seitenfilamente in kleinen Büscheln schichtweise abtrennten. Der Unterschied im Festigkeitsgrad der Seiten- und Mittelfilamente, der bei rezenten Nashörnern festzustellen ist, kann erklären, warum sich sehr wenige oder fast keine Seitenfilamente in Hörnern, und namentlich im Vorderhorn, erhalten.

WACHSTUM

Die Querstreifen auf den Hörnern des Fellnashorns werden von allen Forschern einstimmig als Folge der ungleichmäßigen Wachstumsgeschwindigkeit in verschiedenen Jahreszeiten angesehen. In Hörnern von *C. antiquitatis* bestehen die Querstreifen aus rhythmisch verteilten Abschnitten mit kurzen und dichten Filamenten, denen Abschnitte mit langen Filamenten folgen. Von der Basis bis zur Hälfte der Hornlänge liegen die Streifen dichter beieinander. Zur Spitze hin liegen sie immer weiter auseinander, und diese Eigentümlichkeit im Hornbau von *C. antiquitatis* ist nicht anders zu erklären, als durch ungleichmäßige Wachstumsgeschwindigkeit in verschiedenen physiologischen und Altersphasen. Es wäre auch richtig anzunehmen, daß die Wachstumsgeschwindigkeit der Filamente bei jungen Tieren maximal war. Der Beweis dafür ist, daß die Streifen auf kleineren Hörnern

weiter auseinander liegen.

Bei der ersten, im Jahre 1907 gefundenen, Leiche von *C. antiquitatis* aus Starunia ist das Vorderhorn klein (kürzer als 400 mm). Auf dem Horn befinden sich nicht mehr als zehn Querstreifen. Nach dem Erhaltungszustand der Oberkieferzähne (der Milchzahn D4 und M2 sind noch nicht abgenutzt, die Alveole des M3 ist noch nicht durchbrochen) und den nicht verwachsenen Epiphysen der Langknochen der vorderen Extremität zu urteilen, kann dieses Individuum der juvenilen Altersgruppe zugerechnet werden. Sein eigenes Alter war nicht höher als 8-10 Jahre. Die Zahl der Querstreifen auf dem Horn entspricht etwa der Zahl der Lebensjahre des Tieres.

Der Abschnitt mit dicht gelagerten Querstreifen am Horn von *C. antiquitatis* weist darauf hin, daß die Wachstumsgeschwindigkeit des Horns sich in höherem Alter bedeutend verlangsamte. Es ist gut bekannt, daß die Wachstums geschwindigkeit der Stoßzähne bei adulten Elefanten sich stark verlangsamt und im hohen Alter ganz zum Stillstand kommt. Es sind Funde großer Stoßzähne von sehr alten Mammuten bekannt, bei denen die Stoßzahnhalveolen Degenerationsvorgängen unterworfen waren. Es wäre daher der Analogieschluß möglich, daß auch die Hörner alter Individuen des Fellnashorns sich in ihrem Wachstum verlangsamen oder gar nicht mehr wuchsen.

Auf dem Hinterhorn des Fellnashorns sind die Querstreifen auch vorhanden. Die größte Zahl der Streifen auf dem Vorderhorn wurde festgestellt am Exemplar IZMZZ nr. 135-75 und beträgt 35 (Abb. 1). Die Streifenzahl auf kleinen Hörnern ist mindestens 8. Es ist schwer, die Querstreifen an der Hornoberfläche der jetzt lebenden Nashörner zu bemerken. Ihre Hörner haben eine dunkle Farbe und sind glatt an der Oberfläche. Am besten werden die Querstreifen bei den Nashörnern bemerkbar, die in zoologischen Gärten in Ländern mit bedeutenden Temperaturschwankungen zwischen Winter und Sommer leben. So habe ich die Querstreifen auf dem Horn des schwarzen afrikanischen Nashorns im Tallinner zoologischen Garten (Estland) festgestellt. Dieses Nashorn, mit dem Rufnamen Meri,

kam in den zoologischen Garten der Stadt Zürich als es zwei Jahre alt war. Als junges, geschlechtsreifes Tier wurde es in den Zoo der Stadt Tallinn gebracht. Das Tier wurde sowohl im Zoo der Stadt Zürich als auch in dem der Stadt Tallinn im Winter für einige Zeit in die Freilichthütte gelassen. Es ist möglich, daß das Leben bei scharfen Klimaschwankungen (Winter-Sommer) auf längere Zeit nicht ohne Folgen bleiben konnte und physiologische Vorgänge beim Funktionieren des humoralen Systems beeinflußte. Das könnte eine Veränderung in der saisonbedingten Wachstumsgeschwindigkeit der Hornfilamente hervorgerufen haben.

Die saisonbedingten Schwankungen im Wachstum der Hörner bei rezenten Nashörnern, die unter natürlichen Bedingungen warme Klimazonen bewohnen, brauchen nicht so stark ausgeprägt zu sein. Das Anwachsen der Filamente geht bei ihnen gleichmäßiger vor sich. Die klare Erscheinungsform der Querstreifen auf den Hörnern des Fellnashorns ist zweifellos eine Folge der Mazeration von Filamenten und der Zerstörung des Zwischenstoffs. Nach Grzimek (1973) ist die Wachstumsgeschwindigkeit des Horns bei *Diceros bicornis* 7.6 cm pro Jahr. Solch eine große Wachstumsgeschwindigkeit ist jedoch eher für ein junges Tier charakteristisch, und es ist kaum möglich, daß sie auch bei erwachsenen und alten Nashörnern so hoch ist.

GESCHLECHTS DIMORPHISMUS

Die Hörner von Weibchen und Männchen der rezenten afrikanischen Nashörner weisen deutliche Unterschiede auf. Bei den in Unfreiheit lebenden Nashörnern sind die Kennzeichen des Geschlechtsdimorphismus klarer ausgeprägt (Abb. 13). Die Weibchen haben in diesem Fall kleinere Hörner als die Männchen. Unter natürlichen Bedingungen, wenn die Tiere nicht beunruhigt werden, ist die natürliche Zuchtwahl nach dem Geschlechtsmerkmal schwächer. So wurden Rekordausmaße des Vorderhorns bei Weibchen der schwarzen und weißen afrikanischen Nashörner festgestellt (Grzimek 1973; Freim 1972). Rekordlängen des Vorderhorns waren 1380 mm bei *D. bicornis* und 1580 mm bei *Ceratotherium simum*. Obwohl die Hörner von Männchen denen von Weibchen nach Ausmaßen den Vortritt las-



Abbildung 13 *Diceros bicornis* L., Männchen und Weibchen. Zoologischer Garten Hannover, Deutschland.

[Photo: Gerhard Dierssen]

sen, sind sie massiver und daher schwerer nach dem Gewicht. Wenn wir in Betracht ziehen, daß sich das Klima und die landschaftlichen Bedingungen während des Spätleistozäns in verschiedenen Bereichen des euro-asiatischen Festlandes wiederholt veränderten, dann ist es sehr wahrscheinlich richtig anzunehmen, daß auch die Zuchtwahl nach dem Geschlechtskennzeichen der Hornausmaße bei *C. antiquitatis* in Abhängigkeit vom wechselnden Druck der (un-)günstigen Umweltbedingungen ständig schwankte. In verschiedenen geographischen Arealen und verschiedenen Populationen konnten die Hörner der Fellnashornweibchen sich im Vergleich zu denen der Männchen sowohl vergrößern als auch verkleinern. Als gutes Beispiel kann das als ‘Tschuraptschinski-Nashorn’ angedeutete Skelett eines Fellnashornweibchens dienen. Bei einer Schädellänge von 706 mm beträgt die Länge des Vorderhorns 1250 mm (Abb. 14). Die Unterschiede in den Hornausmaßen von Weibchen und Männchen bei *C. antiquitatis* waren, allgemein betrachtet, genau dieselben wie bei den rezenten Nashörnern. Die Männchen besaßen massivere

Hörner als die Weibchen.

FUNKTIONELLE MORPHOLOGIE

Coelodonta antiquitatis ist nach seiner Morphologie ein vortreffliches Beispiel äußerster Adaptation an das Leben in offenen Landschaften mit rauhem Klima. Die Hörner des Fellnashorns besitzen in ihrem Bau eine Reihe von morphologischen und Adaptationskennzeichen, die sie wesentlich von den Hörnern der anderen, rezenten und ausgestorbenen, zweihörnigen Rhinocerotidae unterscheidet. Die wichtigste Besonderheit des Vorderhorns bei *C. antiquitatis* ist die Abplattung der Seitenoberflächen, die oberhalb des ersten Drittels seiner Länge anfängt. Wie schon anhand von Beispielen gezeigt wurde, war die Basis des Vorderhorns bei Lebzeiten des Tiers ohne Zweifel viel breiter und hatte im Querschnitt die Form eines gestreckten Ovals mit leicht konkavem Rand. Das ermöglichte eine solide Befestigung auf den langen, breiten und massiven Nasenbeinen. Im Bau der Nasenbeine des Fellnashorns kann man morphologische Züge erkennen, die sich aus der Adaptation an den vom Horn ausgeübten Druck



Abbildung 14 Skelett von *C. antiquitatis* (Tschuraptschinski-Nashorn, Jakutien) das Photo wurde vom Herrn Dr. P.A. Lasarjew zur Verfügung gestellt.

erklären lassen.

Die äußere Fläche der Knochenhaut der Nasenbeine bildet die Anwüchse der Knochenexostosen, deren Höhe auf einigen Nashornsschädeln 15 mm beträgt. Genau solche Anwüchse gibt es auch an der Befestigungsstelle des Hinterhorns auf den Stirnbeinen, aber sie sind weniger entwickelt. Stark entwickelte Nasen- und Stirnbeinexostosen kommen besonders oft vor auf Schädeln von *C. antiquitatis*, die aus Gebieten Nordostsibiriens und aus Transbaikalien stammen. Auf den Fellnashornsschädeln, die aus west-, mittel- und osteuropäischen Gebieten stammen, sind die Knochenexostosen nicht so stark entwickelt und manchmal sogar fast unentwickelt. Auf Nasen- und Stirnbeinen von *C. antiquitatis* sind deutliche Abdrücke erhalten geblieben von Blutgefäßen, die das Hornfilamente bildende Dermalkissen ernährten. Auf den Nashornsschädeln, deren Knochenexostosen besonders stark entwickelt sind, vertiefen sich die Ab-

drücke der das Horn ernährenden Gefäße. Die Knochenexostosen schließen sich an mehreren Stellen zusammen und bilden so geschlossene Knochenkanäle, in denen sich große Blutgefäße befunden haben. Auf diese Weise wurde verhindert, daß die Ernährungsblutbahn zusammengedrückt wurde. Eine starke Entwicklung der Knochenexostosen auf Nasen- und Stirnbein kann auf ein großes Ausmaß und Gewicht der Hörner hinweisen, aber auch auf eine aktive Benutzung des Horns bei der Nahrungsbeschaffung. Im Verlauf der Evolution kam es nur bei den Nashörnern des Genus *Coelodonta* zu einer vollständigen Verknöcherung der Nasenscheidewand. Eine konvergente Entwicklung war in Gang bei ausgestorbenen Nashörnern des Genus *Dicerorhinus*, aber eine vollständige Verknöcherung der Nasenscheidewand fand bei den Nashörnern dieses Genus nicht statt.

Rezente Nashörner haben eine Nasenscheide-

wand die während ihres Lebens nicht verknöchert. Ihr ganzes Leben hindurch bleibt diese knorpelig. Es wurden aber einige Fälle beschrieben von Teilverknöcherung der Nasenscheidewand bei rezenten Vertretern des asiatischen Nashorns *Rhinoceros unicornis* L., 1758 und des schwarzen afrikanischen Nashorns, *Diceros bicornis* (L., 1758) (Pocock 1945). Diese Fälle sind sehr selten und nicht typisch, aber sie können darauf hinweisen, daß diese Tiere ihr Vorderhorn zeit ihres Lebens sehr aktiv bei der Nahrungssuche benutzt haben. Rezente afrikanische Nashörner benutzen ihr Vorderhorn zum Schutz gegen Raubtiere, zum Schutz gegen Einfall fremder Individuen ihrer Art in das von ihnen markierte Territorium, als Turnierwaffe während der Paarungsperiode, für das Aufgraben von Termitenhügeln und dem strukturlosen Salzboden, für das Roden kleiner Bäume und um dichtes, stacheliges Gestrüpp zu durchdringen. Aber im allen genannten Fällen, wo das Nashorn sein Vorderhorn benutzt, ist die Belastung der Nasenbeine zu klein und kurzfristig, um jene Mutationen hervorzurufen, die während des Lebens zur Verknöcherung der Nasenscheidewand führen. Früheste Evolution und weitere Entwicklung der ausgestorbenen Nashörner des Genus *Dicerorhinus* fanden im Mittel- und Spätpleistozän Westeuropas statt. Schon in dieser Periode lebte diese Gattung der Nashörner unter kalten Klimabedingungen, und war es für die Tiere lebensnotwendig, die Nahrung im Winter unter dem Schnee hervorzuschaffen. Während der langen Winterperiode belasteten die Nashörner das Horn, und damit das Nasenbein, in bedeutendem Maße durch ständiges Reiben an dem dichten Schnee und dem gefrorenen Boden. Das führte im Laufe der Evolution zur Teilverknöcherung der Nasenscheidewand und so zur Verstärkung der das große Horn tragenden Nasenbeine. Die Tatsache, daß in der erwähnten Linie der Nashörner im Laufe der Evolution keine vollständige Verknöcherung der Nasenscheidewand stattgefunden hat, dürfte davon zeugen, daß die Lebensbedingungen der Nashörner des Genus *Dicerorhinus* bedeutend milder waren in den Gebieten, wo diese Tiere entstanden waren.

Die Evolution der Nashörner der Gattung

Coelodonta ging in den Gebieten vor sich, wo das Klima schon im Mittelpaläozän bedeutend rauher gewesen war als in Westeuropa. Die oben erwähnten Einzelheiten im Bau des Nasenbeins und der Nasenscheidewand, die bei den Nashörnern der Gattung *Dicerorhinus* und der Gattung *Coelodonta* ähnlich sind, erlauben uns, eine konvergente Ähnlichkeit im Bau ihres Vorderhorns anzunehmen. Es ist auch möglich, daß das Horn bei den Nashörnern der Gattung *Dicerorhinus* im Laufe ihres Lebens seitlich abgeplattet wurde. Noch ein wesentliches Merkmal am Vorderhorn von *C. antiquitatis* zeugt davon, daß die Nashörner es unter komplizierteren Bedingungen für die Nahrungsbeschaffung benutzt haben: auf nahezu allen Vorderhörnern des Fellnashorns befindet sich an der Außenkante des Horns eine abgeriebene und geschliffene Stelle. Die Ausmaße dieser Stelle sind individuell verschieden. Beim Fellnashorn IZMZZ nr. 165-75 beträgt die Länge 720 mm, beim Tscharaptschinski-Nashorn 600 mm (Appendix 1). Das Vorhandensein eines abgeriebenen Abschnitts kann nicht anders erklärt werden als durch Hornabreiben am dichten Boden oder an der Schneekruste. Hierauf dürfte auch der Befund hinweisen, daß die Lage solcher Stellen an den Hörnern von *C. antiquitatis* immer gleich ist. Da alle Hornfunde von *C. antiquitatis* aus einer Region Nordostsibiriens und Transbaikaliens stammen, wo während des Spätpleistozäns im Winter ein besonders rauhes Klima herrschte, zeigt der Bau der Hörner des Fellnashorns aus diesem Raum eine äußerste Anpassung an die Nahrungsbeschaffung unter schwierigen Bedingungen. Unterschiede im Entwicklungsgrad der Knochenexostosen auf Nasen- und Stirnbeinen (Verringerung der Exostosenentwicklung), die sich im Laufe der Nasenscheidewandverknöcherung in den Fellnashornsädeln aus West- und Mitteleuropa gezeigt haben, können jedoch sowohl auf allgemeine Hornverkleinerung, als auch auf ungenau definierte Adaptionsmerkmale im Bau hinweisen. Die Fellnashörner können die Hornseitenflächen nicht so stark abgerieben haben, daß sie damit derartige Unterschiede hervorgerufen hätten. Man muß hoffen, daß das kommende 21. Jahrhundert uns neue wunderbare Funde bringen wird, die unsere Kenntnisse bedeutend erweitern und viele Streitfragen



klären werden.

LITERATUR

- Bigalke, R., 1945 - The regeneration of the anterior horn of the black rhinoceros, *Diceros bicornis* (Linn.) - Proceedings of the Zoological Society of London 115: 323-326
- Brandt, J.F., 1849 - De rhinocerotis antiquitatis seu tichorhini, seu Pallasii structura externa et osteologica observationes a reliquis, quae in museis Petropolitanis servanti erutae - Mémoires de l' Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg, Ser. 6, Vol. 7, Tl. 2, Vol. 5
- Brandt, J.F., 1877 - Versuch einer Monographie der tichorhinen Nashörner nebst Bemerkungen über *Rhinoceros Leptorhinus* Cuv., usw - Académie impériale des sciences de St. Petersbourg. 135 pp
- Eichwald, E., 1835 - De pecorum et pachydermorum reliquis fossilibus, in Lithuania, Volhynia et Podolia repertis commentatio - Acta Acad. Caes. Leop. Carol. Nat. Cur. 17: 675-760
- Fortelius, M., 1983 - The morphology and paleobiological significance of the horns of *Coelodonta antiquitatis* (Mammalia, Rhinocerotidae) - Journal of Vertebrate Paleontology 3 (2): 125-135
- Freim, U., 1972 - The Black Rhinoceros, *Diceros bicornis* L. - Nauka i Zièn 1: 38-142
- Garutt, W., 1970 - Neue Angaben über das Futter des Fellnashorns in Sibirien - In: Das nördliche Eismeer und seine Küste im Kainozoikum, Leningrad: 113-125
- Grzimek, B., 1973 - Among African Animals - Publishing House "Nauka", Moskva, 333 pp
- Niezabitowski, K.E., 1914 - Wykopaliska Starunkie. Slon mamut (*Elephas primigenius* Blum.). Nosorożec wlochaty (*Rhinoceros antiquitatis* Blum. s. *tichorhinus* Fisch.). Wrza z wzpolczesna flora, fauna - Krakow Nakladem Muzeum im. Dzieduszyckich czcionkami drukarni W.L. Anczyca i. sp. 385 pp
- Pallas, P.S., 1769 - De ossibus Siberiae fossilibus craniis praesertim rhinocerotum atque buffalorum, observationes - Novi Commentariorum Academiae scientiarum imperialis Petropolitanae 13: 436-477
- Pocock, R.I., 1945 - The nasal septum in existing Asiatic rhinoceroses - Annals and Magazine of Natural History 11 (12): 341-344
- Schrenck L., 1880 - Der erste Fund einer Leiche von *Rhinoceros Merckii* Jaeg. - Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Petersbourg 7 (7)

Received 18 January 1996

Accepted 14 February 1997

APPENDIX I Maße des Vorderhorns von *C. antiquitatis* (in mm.)

	herkunft																				
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX	XX	
I	1210	400	1280	1289	1275	1022	1005	962	960	932	915	893	868	840	728	534	512	1130	370	1190	
2	980		1250	1113	1005	980	795	810	800	765	755	616	687	710	516	432	365	860	270	950	
3	230	185	215	247	210	235	222	212	188	188	235	204	210	216	186	136	185	230	150	250	
4				43	45		26	40	26	29	38	45	28	32	35	27	30	60	50	42	
5				78	60		33	85	45	39	72	43	96	82	57	43	30	80		100	
6				42	40		57	27	34	47	40	45	44		22	22				42	
7				100	102	134	137	139	162	85	125	162	90	151	122	131	90	128	170	110	200
8				100	39	62	38	64	27	19	56	27	55	41	21	46	46	53	50	25	30
9										29	29									22	
10				48	48		29	65	39	25	45	43	63	51	40	40	25	55	40	25	
11				100	24	24		16	28	9	14	14	24	23	12	19	25	15	6	10	7
12	600		720	456	549		420		400	360	350	349	210	310	240	158	134	530		660	
13				6	7.5		2.5	4.8		2.5	4.2	2.8	5.2	5.0	2.0	2.0	1.5			9.8	
14	26-28			35	24	21		17	20	22	28	26	25	25		11	9	9	28	10/11	28

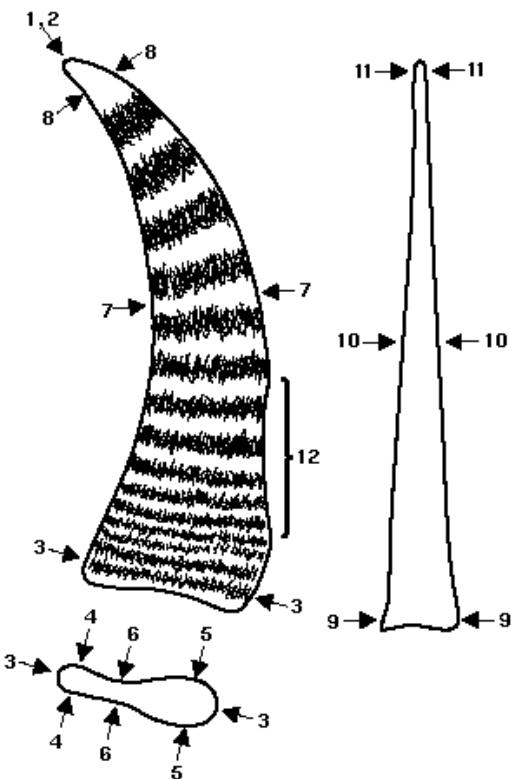
German-language editor: drs. J.A. van Essen

- I Tschuraptschinski-Nashorn, Siedlung
Tschuraptscha, Jakutien
- II Institut für Evolutionsmorphologie und Ökologie der Tiere, Moskau, nr. 165-75. Fluß Bolschoi Homus, Jurjach, Jakutien
- III Zoologisches Institut nr. 10.782, Jakutien
- IV Zoologisches Institut, Jakutien
- V Zoologisches Institut, Jakutien; gestohlen aus der Ausstellung in Stockholm, 1994
- VI Bergbaumuseum St. Petersburg, nr. 82/112, Jakutien
- VII Privatsammlung, Jakutien
- VIII Museum Werchojansk, nr. 1073. Stromgebiet des Flusses Sartan, Siedlung Bala, Umgebung von Werchojansk, Jakutien
- IX Zoologisches Institut, ohne Nummer,

- Jakutien
- X Landeskundemuseum Egwekinot, Nr. 297.
Stromgebiet des Flusses Ekityki (linker Nebenfluß des Flusses Anguäma, Tschukotka)
- XI Zoologisches Institut, nr. 10.786, Jakutien
- XII Zoologisches Institut, nr. 10.785, Jakutien
- XIII Landeskundemuseum Ulianowsk, nr. 46480, Jakutien
- XIV Bergbaumuseum, St. Petersburg, nr. 83/112, Jakutien
- XV Zoologisches Institut, nr. 10.789, Jakutien
- XVI Zoologisches Institut, nr. 11.477, Jakutien
- XVII Mumie des Nashorns aus Starunia, Polen
- XVIII Museum Lwow, Ukraine. Nashorn von Starunia
- XIX Landeskundemuseum von Jakutien, nr. 372, Jakutien

Erklärungen der Parameter bei Appendix I und 2

- I Hornlänge an der äußerem Krümmung entlang
- 2 Hornlänge an der inneren Krümmung entlang
- 3 Basislänge (Ansatzstelle) des Horns
- 4 Basisbreite des Horns im äußerem Teil
- 5 Basisbreite des Horns im inneren Teil
- 6 Basisbreite des Horns an der Verengungsstelle der Hornbasis
- 7 Länge im mittleren Teil
- 8 Länge im spitzen Endteil
- 9 Hornbreite an der Basis
- 10 Hornbreite in der Mitte
- 11 Hornbreite an der Spitze
- 12 Länge des abgeriebenen Teils an der äußerem Hornkante
- 13 Horngewicht (kg)
- 14 Zahl der Querstreifen

**APPENDIX 2** Maße des Hinterhorns von *C. antiquitatis*

XX Kreismuseum Nertschinsk, Transbaikalien

	herkunft			
	I	II	III	IV
I	360	395	180 +Abbruch	130
2	305	345		120
3	175	129	150	120
4				75
5	-	-	-	-
6	155	81	100	65
7		80		65
8		38		18
9	-	-	-	-
10		38		40
11		21		10
12	-	-	-	-
13	1.8			
14	23	26	11	

- I Privatsammlung, Fluß Anad 'Otroshny', Tschukotka
- II Institut für Evolutionsmorphologie der Tiere, Moskau, nr. I des Flusses Bolschoi Homer
- III Landeskundemuseum Egy Stromgebiet des Flusses El Nebenfluß des Flusses Ang
- IV Mumie des Nashorns aus Polen, 1907

DEINSEA - ANNUAL OF THE NATURAL HISTORY MUSEUM ROTTERDAM
P.O.Box 23452, NL-3001 KL Rotterdam The Netherlands