Ontogenetische Stadienbestimmung bei Mammut-Unterkiefern aus der historischen Sammlung des Niedersächsischen Landesmuseums Hannover

Florian Busch



Zusammenfassung

In dieser Arbeit werden drei unterschiedlich große Unterkiefer von *Mammuthus primigenius* untersucht, um ihre Entwicklungsstadien ontogenetisch einzuordnen. Die drei Unterkiefer stammen vermutlich aus weichselzeitlichen Schmelzwasserablagerungen. Neben einer zeitlichen Einordnung der Funde und einer Beschreibung des Lebensraums wird auch die phylogenetische Entwicklung der Gattung *Mammuthus* und deren artspezifischer Charakteristika, speziell die Entwicklung der Molaren, zusammengefasst. Zur Bestimmung werden die Kenntnisse über Morphologie, Evolution und Verwandtschaftsbeziehungen angewendet, um auf Basis des Aktualismusprinzips rezente Elefantenarten zur Identifikation der Molaren zu nutzen und Aussagen über das Alter der Tiere zum Zeitpunkt ihres Todes herleiten zu können. Abschließend wird anhand direkter Vergleiche zwischen rezenten Elefanten und *Mammuthus primigenius* kritisch diskutiert, wie aussagekräftig Studien der noch lebenden Elefanten zur Bestimmung ausgestorbener Taxa sind.

Abstract

In this work, three different-sized mandibles of *Mammuthus primigenius* are examined to classify their ontogenetic stages. The three mandibles are probably from Weichselian meltwater deposits. The findings are classified chronologically and a description about the habitat is given, as

well as a phylogenetic analysis of the genus *Mammuthus* and species-specific characteristics, in particular the development of the molars. The knowledge of morphology, evolution, relationship between the species and the principle of actualism is used to identify the molars and to draw conclusions about the age of the animals at the time of their deaths. Eventually the comparison between living elephants and *Mammuthus primigenius* is discussed to determine if studies on living elephants are representative and convincing for the determination of extinct taxa.

Einleitung

Das Wollhaarmammut *Mammuthus primigenius* lebte bis vor etwa 10 000 Jahren in Europa, im nördlichen Teil Asiens und auch in Nordamerika (Haynes 1991). Diese an das trockene Klima der letzten Kaltzeiten angepasste Art gilt ebenso wie das Wollhaarnashorn als Charaktertier der Eiszeit und fand in Form von Höhlenmalereien und Figuren bis kurz vor ihrem Aussterben auch den Weg in die frühe menschliche Kultur (Toepfer 1963). Anhand dieser Abbildungen und mehrerer, sehr gut erhaltener Überreste bis hin zu vollständigen Tieren aus den Permafrostböden Sibiriens, können präzise Aussagen zum Körperbau, zur Behaarung und der Ernährung von *Mammuthus primigenius* gemacht werden. In der Profilansicht glich *Mammuthus primigenius* am ehesten dem asiatischen Elefanten, *Elephas maximus*. Viele Merkmale dieses noch lebenden Vertreters der Elephantidae sind vergleichbar mit denen des Wollhaarmammuts, besonders die gewölbte Stirn, das konvexe nach hinten abfallende Profil der Wirbelsäule und die im Vergleich zum Körper kleinen Ohren (Haynes 1991). Allerdings wirkt *Mammuthus primigenius* durch die etwas stärker gebogene, kürzere Wirbelsäure und die sehr hohe Stirn gedrungener als *Elephas maximus*. Die niedrigen Temperaturen und das überwiegend trockene Klima in den Kaltzeiten begünstigten die Selektion von Individuen mit kleineren Ohren und dichter Behaarung, um den Wärmeverlust zu minimieren. Die Haare des Wollhaarmammuts waren etwa 20 bis 25 cm lang, dunkel- bis schwarzbraun gefärbt und mit etwa 50 cm langen Grannenhaaren durchsetzt (Toepfer 1963). Die charakteristischen

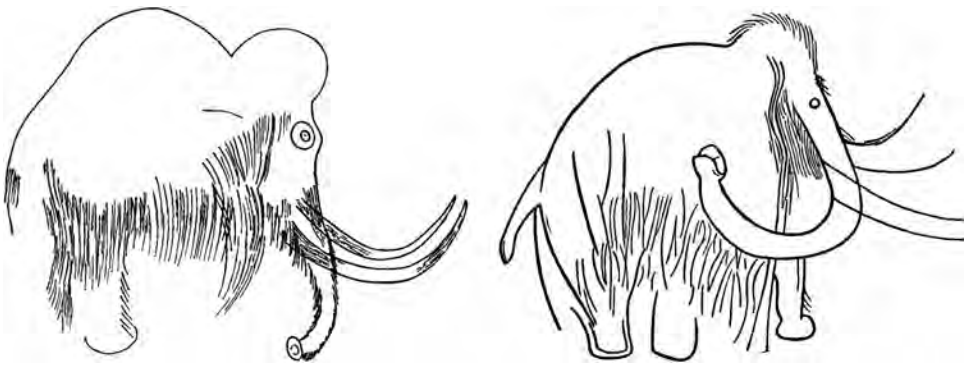


Abb. 1 Profile von *Mammuthus primigenius* aus den Höhlen Font-de-Gaume (links) und Les Combarelles (rechts) in Frankreich. Nachzeichnungen der Höhlenmalereien, (aus Engesser et al. 1996).



Abb. 2 *Elephas maximus* im Corbett Nationalpark, Indien (Vikram Gupchup 2011)

Stoßzähne traten bei beiden Geschlechtern auf, konnten bis zu 2,70 m lang werden und waren leicht spiralförmig nach oben gebogen (Haynes 1991). Der Rüssel verfügte über einen fingerähnlichen Fortsatz, mit dem ein filigranes Ergreifen von Gräsern und anderen Pflanzen möglich war (Lister & Bahn 1997). Die Nachzeichnungen der Höhlenmalereien (Abb. 1) sind noch heute eine Grundlage für die Rekonstruktion und Darstellung von *Mammuthus primigenius*. Abbildung 2 zeigt *Elephas maximus* in Profilansicht.

In den Permafrostböden Sibiriens sind neben nahezu komplett erhaltenen Individuen von *Mammuthus primigenius* auch einige mit Nahrungsresten in Magen und Darm konserviert. Diese Funde zeigen, dass Gräser und Kräuter den größten Anteil der Nahrung darstellte. Moose und Überreste holziger Gewächse wie Lärche und Birke konnten ebenfalls nachgewiesen werden (Haynes 1991).

Die ersten als *Mammuthus* klassifizierten Elephantidae lebten vor etwa 3 bis 4 Millionen Jahren im subsaharischen Afrika und begannen, von dort nach Norden zu wandern (Haynes 1991). Vor etwa 2,4 bis 3 Millionen Jahren wurden erste Exemplare der als *Mammuthus meridionales* bezeichneten Art in Europa, speziell im Mittelmeerraum und Südrußland nachgewiesen (Joger 2005). Diese Art verließ ihren ursprünglichen Lebensraum in Afrika und besiedelte große Teile Europas, Asiens und vor 1,7 Millionen Jahren auch Nordamerika und war eher in warmen Lebensräumen beheimatet (Lister & Bahn 1997). Mit nachgewiesenen Schulterhöhen von 4,5 bis 5 Metern ist dieser Elefant der wahrscheinlich größte in der Familie der Elephantidae (Engesser et al. 1996).

In Nordamerika entwickelte sich daraus schließlich die Art *Mammuthus columbi,* die an die weitläufigen, offenen Landschaften Amerikas angepasst war und bis vor etwa 10 000 Jahren dort lebte (Haynes 1991). In Eurasien hingegen entwickelte sich aus *Mammuthus meridionales* das Steppenmammut, *Mammuthus trogontherii,* welches mit einer maximalen Schulterhöhe von 4,5 m etwas kleiner als sein direkter Vorfahre war (Engesser et al. 1996). Diese Differenzierung fand vor etwa 800 000 Jahren statt und zeigt in erster Linie eine Anpassung an kältere Lebensräume. Zur besseren Energiegewinnung aus eher nährstoffarmen Gräsern wurden Zahnformen mit vielen Lamellen zur effektiveren Zerkleinerung selektiert (Joger 2005). Diese Entwicklung und die Abnahme der Körpergröße setzten sich mit *Mammuthus primigenius* fort. Typische Schulterhöhen adulter Tiere liegen zwischen 3 und 3,5 Metern (Haynes 1991). Erste Wollhaarmammuts lebten vor etwa 250 000 Jahren und zeichneten sich durch ein dickes Fell und hochspezialisierte Zähne aus, die in einer von hinten nach vorne gerichteten Kaubewegung wie zwei Reibeisen

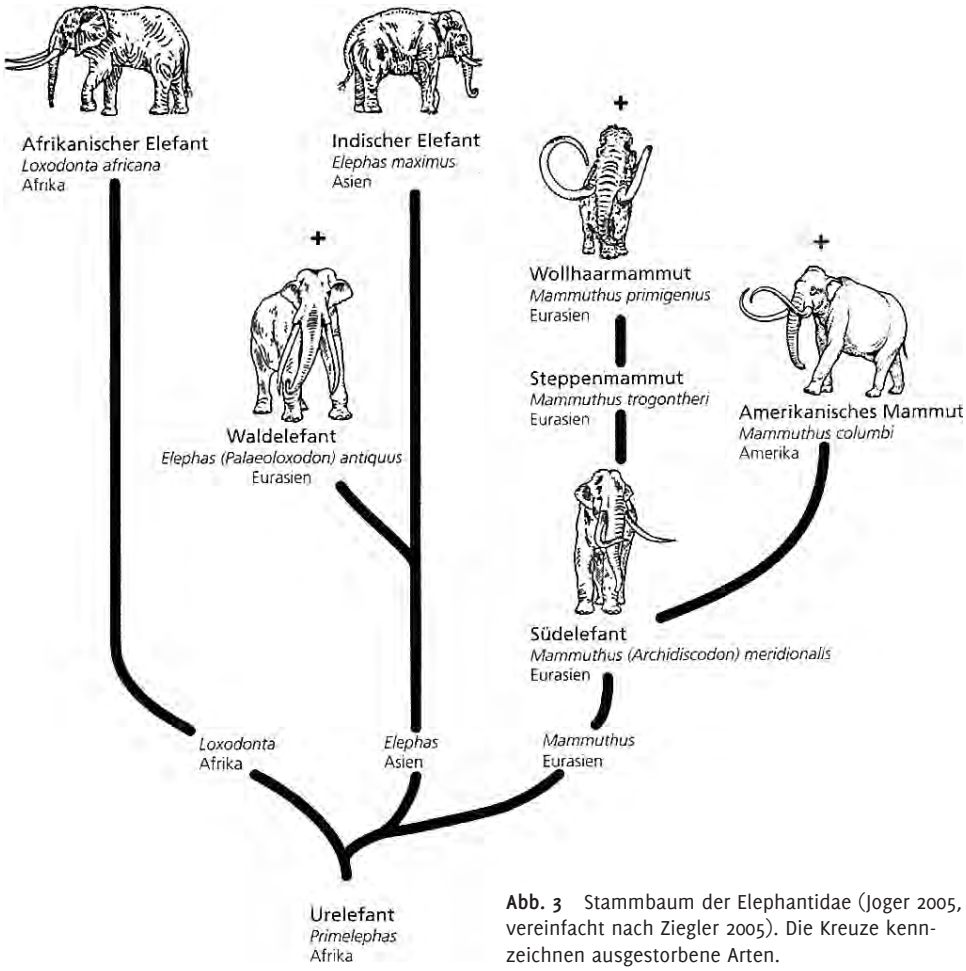


Abb. 3 Stammbaum der Elephantidae (Joger 2005, vereinfacht nach Ziegler 2005). Die Kreuze kennzeichnen ausgestorbene Arten.

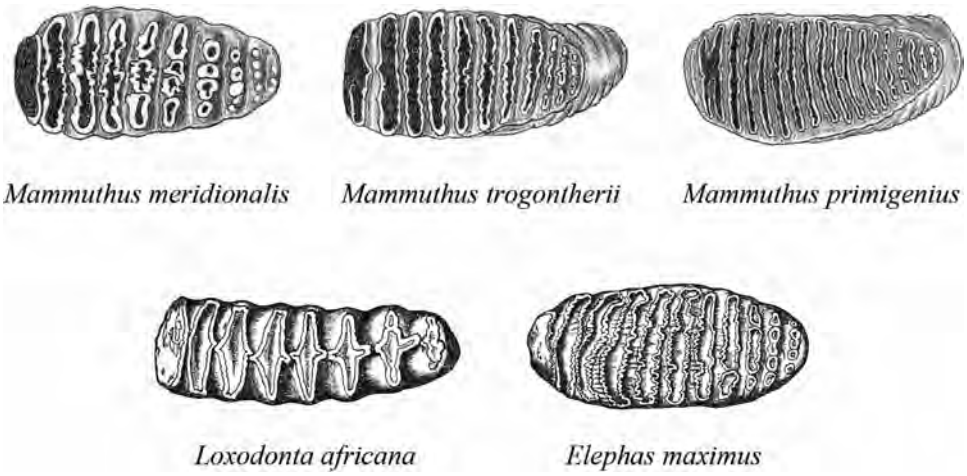


Abb. 4 Charakteristische Lamellenstrukturen der unteren Molaren verschiedener Arten in okklusaler Ansicht. Obere Reihe: Vertreter der Gattung *Mammuthus*. Untere Reihe: Zahnstrukturen der beiden noch lebenden Vertreter der Elephantidae, dem afrikanischen Elefanten *Loxodonta africana* und dem indischen Elefanten, *Elephas maximus* (verändert nach Engesser et al. 1996).

sehr effektiv im Zerkleinern grober, pflanzlicher Nahrung waren (Lister & Bahn 1997). Die schnelle Veränderung und das gute Erhaltungspotential der Zähne in Verbindung mit weitläufiger geographischer Verbreitung von *Mammuthus primigenius* lassen dieser Art einen hohen Wert in der Stratigraphie der letzten Kaltzeiten, besonders den letzten 125 000 Jahren zukommen (Adam 1960). Abbildung 3 zeigt einen vereinfachten Stammbaum der Elefanten.

Mammuthus primigenius besitzt wie auch heutige Elefanten einen horizontalen Zahnwechsel mit 6 aufeinanderfolgenden Zähnen pro Kieferquadrant (Toepfer 1963). Die Zahnformel ist $\frac{1.0.3.3}{0.0.3.3}$ und damit identisch mit der Zahnformel von *Loxodonta* und *Elephas,* den noch heute lebenden Elefanten (Haynes 1991). Der Zahnschmelz und das in den Schmelzlamellen eingeschlossene Dentin bestehen größtenteils aus CaO, P_2O_5, CO_3, F und in Spuren auch SiO_2 und Na_2O (Toepfer 1963). Die Dicke des Zahnschmelzes nahm im Laufe der phylogenetischen Entwicklung immer weiter ab. Während bei *Mammuthus meridionales* der Schmelz noch durchgehend 3 mm dick war, verdünnte er sich bei *Mammuthus trogontherii* bereits auf 1,5 bis maximal 3 mm. Bei *Mammuthus primigenius* war der Schmelz nur noch 1 mm dick, die Schmelzlamellenzahl konnte aber durch die Ausdünnung des Schmelzes zunehmen (Engesser et al. 1996). Die Entwicklung der Zahnstrukturen ist in Abb. 4 dargestellt.

Die Anzahl der in okklusaler Ansicht erkennbaren Schmelzlamellen nimmt erst durch Gebrauch stetig zu, bis alle angelegten Lamellen Abrasionsspuren durch Nutzung aufweisen. Die ersten und letzten Schmelzlamellen brechen meist, da sie dem Druck durch nachrückende Molaren auf noch bestehende nicht standhalten können. Häufig sind auch Deformationen im anterioren Bereich des Zahnes zu erkennen (Haynes 1991). Mit fortschreitender

Nutzung wird die Oberfläche des Zahnes immer glatter. Zu diesem Zeitpunkt sind aber bereits nachrückende Zähne aus dem Kiefer vorgeschoben und in Nutzung. Diese stetige Vorwärtsbewegung drückt die stark abgenutzten und sehr glatten Molaren letztendlich aus dem Kiefer. Die übrigen Fragmente werden entweder ausgespuckt oder, wenn diese klein genug sind, auch heruntergeschluckt (Haynes 1991). Über das maximale Alter, das *Mammuthus primigenius* erreichen konnte, können keine eindeutigen Aussagen getroffen werden. Selbst bei den noch lebenden Arten *Loxodonta africana* und *Elephas maximus* gehen Studien von 60 bis über 80 Jahren als Maximalalter aus, auch 100 Jahre werden für möglich gehalten, solange die Molaren noch nicht völlig abgenutzt sind und somit noch eine Nahrungsaufnahme ermöglichen (Haynes 1991). Für eine präzise Aussage müsste eine statistisch ausreichend große Gruppe von Tieren über ihr ganzes Leben beobachtet und für eine aussagekräftige Molar-Alters-Korrelation deren komplette Zahnentwicklungen dokumentiert werden. Ein solches Vorhaben ist aufgrund von sehr hohem logistischen Aufwand noch nicht durchgeführt worden. Die genauesten Ergebnisse stammen aus Untersuchungen von Elefanten bekannten Alters und gehen von 60 bis 65 Jahren als Obergrenze aus, welche auf *Mammuthus primigenius* übertragen wurde (Haynes 1991).

Material und Methoden

Geologischer Rahmen

Die Entwicklung der Gattung *Mammuthus* war gekoppelt an die vorherrschenden Klimabedingungen im Zeitalter des Quartär, welches die jüngste Periode der geologischen Zeitrechnung ist und die Zeit von 2,6 Millionen Jahre bis heute umfasst. Es ist unterteilt in zwei Epochen, das Pleistozän, das von 2,6 Millionen Jahre bis 11 700 Jahre vor heute andauerte und das darauf folgende Holozän, das bis heute besteht. Aufgrund der vollständigen Vereisung beider Pole wird das Quartär als Eiszeitalter klassifiziert (Kahlke 1994). Zeitabschnitte weitläufiger Vereisungen, die Glaziale, wechseln sich periodisch mit Abschnitten wärmeren Klimas, den Interglazialen ab (Kahlke 1994). Dieser zyklische Wechsel ist typisch für das Quartär, hält aber bis heute an. Alle Ursachen für die Schwankungen sind noch nicht mit absoluter Sicherheit bekannt, da das System „Klima“ von sehr vielen Faktoren beeinflusst wird. Allerdings gelten die nach dem jugoslawischen Geophysiker Milanković benannten Milanković-Zyklen, die 1941 beschrieben wurden, als bedeutendste Kraft hinter den Temperaturschwankungen der letzten 2,6 Millionen Jahre. Periodische Änderungen in der Erdbahngeometrie und dem Neigungswinkel der Erdachse, sowie die Präzession der Erdrotationsachse

Tab. 1 Glaziale und Interglaziale in Norddeutschland (nach Litt et al. 2007)

Zeitabschnitt	Zeitraum (Jahre vor heute)
Elster-Glazial	400 000 – 320 000
Holstein-Interglazial	320 000 – 305 000
Saale-Glazial	305 000 – 130 000
Eem-Interglazial	130 000 – 115 000
Weichsel-Glazial	115 000 – 11 700



Abb. 5 Maximale Gletscherausdehnung in den letzten 3 Glazialen in Norddeutschland (vereinfacht nach Liedtke 1981).

beeinflussen die Solarkonstante und können in Verbindung mit irdischen Ursachen, wie der Veränderung von temperaturregulierenden Meeresströmungen durch Prozesse der Plattentektonik, globale Temperaturänderungen auslösen (Liedtke 1990). Die weitläufigen Gletscherausdehnungen im Zuge der aus Skandinavien nach Südeuropa vordringenden Eisschilde werden in Deutschland nach den Flüssen benannt, die die weiteste Ausdehnung der Eismassen anzeigen. Namen und Dauer der letzten Glaziale und Interglaziale sind in Tab. 1 zusammengefasst.

Die Gletscherausdehnung variierte im Zeitraum der Glaziale und kann anhand von Moränen und proglazialen Sedimentablagerungen rekonstruiert werden. Im Elster-Glazial wurden allerdings viele Spuren noch früherer Eiszeiten verwischt und das vorherrschende Landschaftsbild maßgeblich verändert, so dass eine Rekonstruktion älterer Glaziale sehr schwierig ist (Ehlers 1994). Eine Bestimmung der Maximalausdehnung der Gletscher der letzten drei Glaziale ist aber möglich. Die Karte in Abb. 5 zeigt die Positionen der Eisränder zum Zeitpunkt ihrer maximalen

Ausdehnung im Weichsel-, Saale- und Elster-Glazial.

Die Durchschnittstemperatur im Juli lag in der Zeit der Glaziale bei etwa −6 °C, es herrschte ein überwiegend trockenes Klima in Europa (Liedtke 1990). Durch die ausgedehnten Eisschilde kühlten die über dem Gletscher liegenden Luftmassen stark ab und bildeten beständige Hochdruckgebiete, die kalte, trockene Luft in das Gletschervorland beförderten. Diese Luftströme transportierten wiederum feinen Sand und anderes leichtes Material und führten so zu teilweise bis zu 30 m mächtigen Lössablagerungen (Kahlke 1994). Karge Lösssteppen und zwergstrauchreiche Tundren dominierten daher das Landschaftsbild Europas während der Glaziale (Frenzel 1968). In den kurzen Interglazialen lagen die Durchschnittstemperaturen im Juli bei bis zu +14 °C (Liedtke 1990). Das führte in Verbindung mit dem ausbleibenden äolischen Sedimenttransport zu beschleunigter Bodenbildung in den ehemaligen Steppen (Kahlke 1994). Europa war in dieser Zeit großflächig von Linden-, Eichen- und Eichenmischwäldern mit Fichten bewachsen (Frenzel 1968). Mit Beginn eines weiteren Glazials wurden die neugebildeten Böden häufig wieder von Löss überlagert, was diese zu Paläoböden machte, die einen hohen Stellenwert für die Lössstratigraphie haben (Kahlke 1994). Die Glaziale prägten nicht nur die Landschaft der nördlichen Breitengerade, sondern beeinflussten auch die Entwicklung von Flora und Fauna maßgeblich. Der mehrmals auftretende Wechsel zwischen Glazial und Interglazial zwang einen Großteil der Lebewesen zur Abwanderung und führte, wenn das nicht möglich war, zum Aussterben von Arten (Kahlke 1994).

In den Glazialen gehörten Mammut *(Mammuthus primigenius),* Wollhaarnashorn *(Coelodonta antiquitatis),* Bison *(Bison priscus),* Moschusochse *(Ovibus moschatus),* Ren *(Rangifer tarandus),* Wolf *(Canis lupus),* Eisfuchs *(Alopex lagopus),* Höhlenbär *(Ursus spelaeus)* und das Steppenpferd *(Equus przewalskii)* zu den zahlreichsten Bewohnern der europäischen Steppen und Tundren (Kahlke 1994). Die Fauna der Interglaziale war hingegen deutlich vielfältiger. Waldelefant *(Palaeoloxodon antiquus),* Westeuropäisches Großpferd *(Equus mosbachensis),* Steinbock *(Capra ibex prisca),* Gämse *(Rupicabra rupicabra),* Reh *(Capreolus capreolus),* Hirsch *(Cervus elaphus ssp.)* und Wildschwein *(Sus scrofa)* stellten einen Großteil der herbivoren Fauna dar. Braunbär *(Ursus arctos)* und Höhlenbär *(Ursus spelaeus),* Wolf *(Canis lupus)* und Fuchs *(Vulpes vulpes)* gehörten zu den häufigsten Prädatoren, aber auch Höhlenlöwe *(Panthera spelaea),* Luchs *(Lynx lynx)* und Leopard *(Panthera pardus)* waren in den Interglazialen in Europa heimisch (Kahlke 1994).

Fundortbeschreibung

Die beiden kleinsten Mammut-Unterkiefer wurden in den 1970er-Jahren beim Ausbau des hannoverschen U-Bahnnetzes gefunden. Genaue Informationen zur Tiefe bzw. dem geologischen Untergrund der Fundstellen wurden nicht aufgenommen, so dass nur eine grobe Einordnung anhand geologischer Karten vorgenommen werden kann. Die ersten Meter des Untergrundes sind größtenteils durch Schmelzwasserablagerungen der Weichsel-Kaltzeit geprägt (Ehlers 1994). Unterkiefer I ist der kleinste der drei und wurde 1971 am Weißekreuzplatz gefunden. Unterkiefer II ist nur wenig größer und wurde 1973 in der Podbielskistraße, Ecke Waldstraße, entdeckt. Die Fundorte sind in Abb. 6 eingetragen.

Unterkiefer III ist eine Leihgabe des Niedersächsischen Landesamtes für

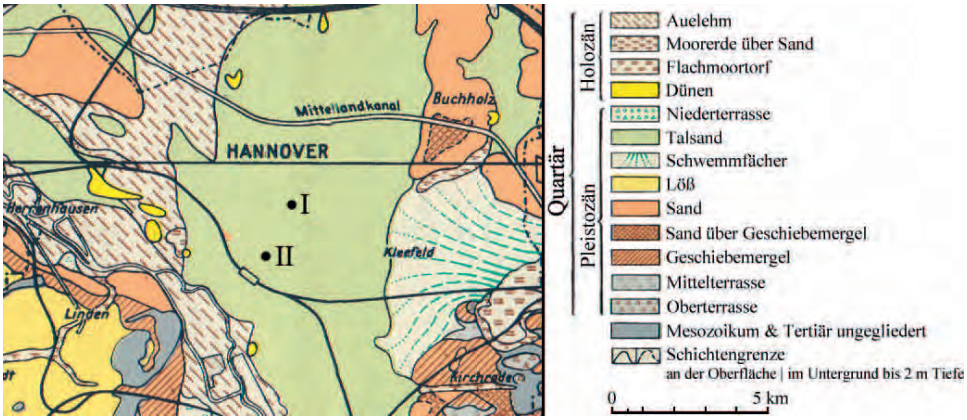


Abb. 6 Geologische Karte von Hannover mit Fundorten der Unterkiefer I und II (verändert nach Dietz 1959, © BGR Hannover.)

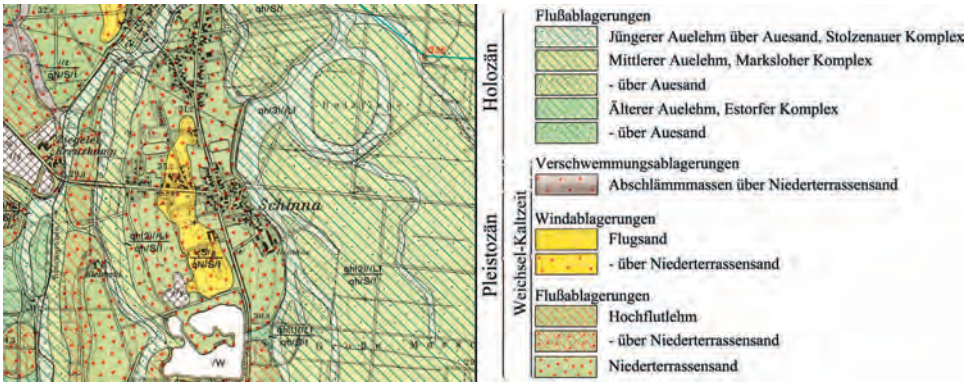


Abb. 7 Geologische Karte von Schinna und Umgebung (verändert nach Höfle 1981, © BGR Hannover). Der genaue Fundort von Unterkiefer III ist nicht bekannt.

Bodenforschung und wurde bei Schinna, einem Ortsteil von Stolzenau im niedersächsischen Landkreis Nienburg/Weser, gefunden. Die geologische Situation dieses Gebietes ist in Abb. 7 dargestellt.

Genauere Informationen über Fundort und Tiefe liegen nicht vor, allerdings kommen weder holozäne Sedimente aufgrund eines zu geringen Alters noch äolische Ablagerungen als Fundort für Makrofossilien dieser Art in Frage. Die großflächigen weichseleiszeitlichen Flussablagerungen haben das größte Potential, Fossilien der quartären Fauna zu erhalten. Einen repräsentativen Querschnitt durch die häufigsten und bekanntesten Tiere des Quartär liefert die Quartär-Sammlung des Landesmuseums Hannover, obwohl der paläontologische Schwerpunkt eher in Funden mesozoischer Fundstellen, vor allem des Jura und der Kreide liegt. Dennoch sind neben weiteren Stücken von *Mammuthus* wie diversen Molaren, Stoßzähnen und Knochen auch Funde anderer Groß- und Kleinsäuger katalogisiert und gelagert. Hervorzuheben sind ein vollständig erhaltender

Schädel eines Moschusochsen und mehrere Hirschschädel mit Geweihen. Zudem befindet sich eine große Menge Material aus der Einhornhöhle des Harzes in der Sammlung, die Ende des 19. Jahrhunderts bei Grabungen Struckmanns entdeckt wurde. Die beeindruckende Größe des dritten Unterkiefers und das Vorhandensein von zwei weiteren, kleineren Unterkiefern legten eine Untersuchung der ontogenetischen Altersstadien nahe, die in dieser Arbeit – so gut es das Material zuließ – durchgeführt wurde.

Methoden

Es wurden 3 Unterkiefer von *Mammuthus primigenius* untersucht, um eine Abschätzung des Alters der einzelnen Individuen vornehmen zu können. Die beiden kleineren Unterkiefer sind Eigentum des Landesmuseums Hannover, während der größte eine Leihgabe des Niedersächsischen Landesamtes für Bodenforschung ist. Alle Unterkiefer sind z. Z. Teil der Quartär-Sammlung des hannoverschen Landesmuseums. Unterkiefer I trägt die Sammlungsnummer 20015 und ist der kleinste der drei. Unterkiefer II ist etwas größer als der erste Unterkiefer, nur zur Hälfte erhalten und trägt keine Sammlungsnummer. Unterkiefer III ist deutlich größer als die vorherigen und ebenfalls ohne Sammlungsnummer.

Zur Altersbestimmung der einzelnen Individuen werden die Abmessungen und Eigenschaften ihrer Zähne herangezogen. Anhand der Form und Anzahl der Schmelzlamellen können Aussagen über die Art des Zahnträgers getroffen werden. Beim Verknüpfen dieser Kenntnis mit der Bestimmung des Abnutzungsgrades der Zähne ist es möglich festzustellen, wie alt das Tier zum Zeitpunkt seines Todes war (Toepfer 1963). Bei der Bezeichnung der einzelnen Zähne wird in dieser Arbeit das Schema von Laws (1966) verwendet, welches den ersten Molar als M1, den letzten als M6 bezeichnet. In vielen Studien und auch in dieser Arbeit wird keine Differenzierung der Bezeichnungen in Milchzähne und Zähne des Dauergebisses vorgenommen, da der Zahnwechsel von *Mammuthus primigenius* und anderen Elephantidae bis zum Lebensende stattfindet und in Ausnahmefällen auch ein siebter, kleinerer Molar auf M6 folgen kann (Haynes 1991). Die wichtigsten Charakteristika zur Beschreibung von Molaren der Elephantidae wurden von Todd (2010) zusammengefasst. Die Schmelzlamellen werden anterior zu posterior mit römischen Ziffern nummeriert. Abbildung 8 zeigt eine schematische Darstellung eines unteren Molars und der in dieser Arbeit verwendeten Bezeichnungen.

Um das Alter der jeweiligen Individuen zum Zeitpunkt ihres Todes festzustellen, ist zunächst eine Identifikation der Molaren nötig. Grundlage dieser Bestimmung sind die von Haynes (1991) in Tab. 2 zusammengefassten Literaturwerte.

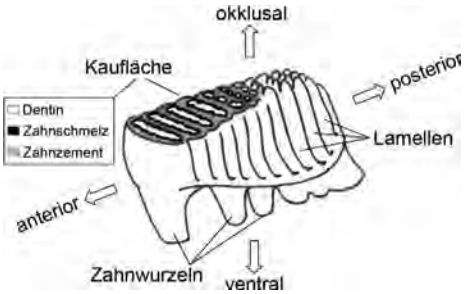


Abb. 8 Schematische Darstellung eines unteren Molars von *Mammuthus primigenius* mit Benennung der Strukturen und verwendeten Richtungsangaben (verändert nach Ferretti 2003).

Tab. 2 Anzahl der Schmelzlamellen mandibulärer Molaren in verschiedenen Funden von *Mammuthus primigenius* (verändert nach Haynes 1991)

	Osborn (1942)	Maglio (1973)	Vereshchagin (1977)	Garutt (1984)
M1	4	–	5	4–6
M2	8	8	8–10	8–10
M3	12	10–11	8–15	9–15
M4	12	11–15	10–17	11–15
M5	16	15–16	12–20	15–21
M6	24–27	20–27	23–26	20–28

Tab. 3 Mögliche Kombinationen von in Benutzung befindlicher Zähne (vereinfacht nach Haynes 1991)

	Altersspanne	
Zähne in Benutzung	Craig	Laws (1966)
Keine oder nur M1	0.0 – 0.5	0.0 – 0.5
M1 und M2	0.5 – 2.0	0.5 – 1.5
M1, M2 und M3	2.0 – 2.0 (+ 3–4 Monate)	1.5 – 2.5
M2 und M3	2.5 – 4.0	2.5 – 4.5
M3	4.0 – 5.5	4.5 – 8.0
M3 und M4	6.0 – 13.0	8.0 – 14.5
M4	13.0 – 14.5	14.5 – 18.5
M4 und M5	14.5 – 22.0	18.5 – 28.0
M5	22.0 – 27.0	28.0 – 30.0
M5 und M6	27.0 – 40.0	30.0 – 42.0
M6	40.0 – 60.0	42.0 – 60.0

Im nächsten Schritt der Altersbestimmung können die aus Tab. 2 gewonnen Informationen mit Tab. 3 abgeglichen werden. Diese zeigt die möglichen Kombinationen von in Nutzung befindlicher Zähne und die damit verknüpften Altersstadien. Diese werden in „African Elephant Years“ angegeben, beziehen sich also auf das Alter von afrikanischen Elefanten.

Abschließend wird der Abnutzungsgrad der einzelnen Molaren mit Tab. 4 verglichen, um eine Aussage über das Alter des Tieres zum Zeitpunkt des Todes machen zu können.

Die Fotos in dieser Arbeit wurden mit einer Digitalkamera von Sony, Modell DSC-S600 gemacht. Bildbearbeitung wurde mit dem Programm Paint.NET

durchgeführt. Die Zeichnung in Abb. 10 wurde mit einem Copic Multi Liner 0.3 auf Canson Transparentpapier angefertigt.

Systematische Einordnung

- Klasse: Mammalia Linnaeus, 1758
- Ordnung: Proboscidea Illiger, 1811
- Familie: Elephantidae Gray, 1821
- Gattung: Mammuthus Brookes, 1828
- Art: *Mammuthus primigenius* Blumenbach, 1799

Ergebnisse

Beschreibungen der Unterkiefer

Unterkiefer I:

Der kleinste Unterkiefer ist 36 cm lang, 32 cm breit und in einem guten Erhaltungszustand, im posterioren Bereich der sinistralen Kieferhälfte aber nicht vollständig erhalten. An der Unterseite des Kiefers gibt es zahlreiche Fehlstellen und Risse. Dextral sind zwei Molaren vorhanden, wobei nur der anteriore der beiden deutliche Abnutzungsspuren aufweist. Der im posterioren Bereich gelegene zweite Molar ist ungenutzt und aufgrund der unvollständigen Erhaltung im ventralen Bereich des Unterkiefers deutlich erkennbar. Sinistral ist nur ein Molar erhalten, allerdings ist ein im Zahnzement festgehaltener Abdruck des nachfolgenden Molars zu einem Teil erkennbar. Vor den Molaren ist jeweils eine Alveole zu erkennen. Dextral hängt diese mit der Alveole des dahinter befindlichen Molars zusammen und ist 2 cm lang, 3 cm breit und etwa 4 cm tief. Die sinistrale Alveole ist in dorsaler Ansicht rund, hat einen Durchmesser von etwa 2 cm und reicht 4 cm tief in die Mandibula. Diese Alveole ist anterior durch Knochen von der Alveole

Tab. 4 Altersabschätzung der Zahnung von Unterkiefern (verändert nach Haynes 1991)

		Zähne in Benutzung					
Laws	Craig	M1	M2	M3	M4	M5	M6
0–0.25	0.2	Keine Abnutzung					
0.75	0.5–0.7	100 % Abnutzung	30 % Abnutzung				
1.0	1	Glättung	100 % Abnutzung				
1.5	2	Verlust	100 % Abnutzung	15–20 % Abnutzung			
3.0	3		Glättung und Absplittern	75 % Abnutzung			
6.0	5		Verlust	100 % Abnutzung, anteriore Glättung			
8.0	6			75 % übrig	20 % Abnutzung		
11.5	8			30 % übrig	> 50 % Abnutzung		
13.0	10			Glättung	75 % Abnutzung		

15.0	12		Verlust	100 % Abnutzung		
18.0	14			100 % Abnutzung, anteriore Glättung	10 % Abnutzung	
22.5	16			75 % übrig, Glättung	50 % Abnutzung	
	18			≤ 30 % übrig	80–90 % Abnutzung	
26.5	20			Verlust oder sehr glatt	> 90 % Abnutzung	
	22				100 % Abnutzung	Lamellen getrennt
30	24				50 % übrig, Glättung und Absplittern	Lamellen verschmolzen
32.0	28				< 50 % übrig	20 % Abnutzung
33.0	30				30–40 % übrig	20–30 % Abnutzung
34.0	32–33				20–25 % übrig	40 % Abnutzung
37.0	35				Sehr glatt oder Verlust	50 % Abnutzung
41.0	37–38					65 % Abnutzung
	40–42					80 % Abnutzung
45.0	45–46					90 % Abnutzung
47.0	46–48					100 % Abnutzung, anteriore Glättung
50.0	50					65 % übrig, Kieferknochen verkalkend
53	52–54					> 50 % übrig
56	56					≤ 50 % übrig
57.0	56–58					30 % übrig
60.0	60					Fast komplett glatt

des dahinter liegenden Molars getrennt. Abbildung 9 zeigt den gesamten Unterkiefer. Weitere Abbildungen dazu sind in Tafel I zusammengetragen.

Der in Nutzung gewesene dextrale Molar ist 11 cm lang und 4 cm breit. Die Höhe ist nicht messbar, da der Zahn sich noch komplett im Kiefer befindet. Der Zahn ist gleichmäßig breit und zeigt keinerlei Krümmung. Da er in einer vollständig erhaltenen Mandibula sitzt, kann über die Form und Länge der Zahnwurzeln keine Aussage getroffen werden. Die Inklination der Schmelzlamellen zur leicht konkaven Zahnoberfläche ist minimal. Die Kaufläche ist 6 cm lang, 4 cm breit und wird zum posterioren Ende schmaler. Es sind insgesamt 14 Schmelzlamellen angelegt, von denen acht auf der Zahnoberfläche hervortreten und Abrasionsspuren zeigen. Risse sind nicht erkennbar. Der Schmelz ist 1 mm dick, schwarz und zeigt eine sehr schwache Faltung mit kleiner Amplitude und einer Wellenlänge von etwa 2 mm. Der mit hellbraunem Zahnzement verfüllte, leicht U-förmige Bereich zwischen den Lamellen ist etwa 3 mm breit. Die Höhendifferenz zwischen Schmelzlamellen und Zahnzement nimmt von 3 mm im anterioren Bereich bis zu unter 1 mm im posterioren Bereich des Molaren ab. Besonders auffällig ist die Differenz zwischen Lamelle III und IV. Die ersten vier anterioren Schmelzlamellen zeigen zudem eine starke Deformation in Schleifenform und laterale Kompaktion. Lamelle V und VI verlaufen parallel, sind an der Zahnoberfläche jedoch dreigeteilt. Der Höhenunterschied



Abb. 9 Unterkiefer I in dorsaler Ansicht. Der Maßstab entspricht 5 cm.

zwischen Schmelzlamellen und Tälern beträgt ab Lamelle VI weniger als 1 mm. Lamellen VII und VIII verlaufen wie die vorausgegangenen parallel, allerdings in einem Stück. Die Form von Lamelle IX ist nicht erkennbar, da diese noch von Zahnzement überzogen ist. Die Lamellen IX bis XIV sind komplett vom Zahnzement überdeckt und in okklusaler Ansicht nicht erkennbar.

Der zweite in der dextralen Mandibula befindliche Molar ist nicht vollständig erhalten. Die Länge, Breite und Höhe des Molarfragments kann nur erahnt werden, da es weder komplett, noch gut sichtbar ist. Die Hülle aus Zahnzement, die den Zahn umschließen würde, ist gut sichtbar und bietet noch Platz für 7–8 weitere Lamellen. Durch den unvollständigen Erhaltungszustandes des Zahnes sind 7 Schmelzlamellen in ventraler Ansicht erkennbar, die Zahnwurzeln fehlen komplett. Die Gesamtlänge der Hülle liegt bei etwa 14 cm. Das innerhalb der Schmelzlamellen befindliche Dentin und der umschließende Zahnzement sind nur noch im anterioren Bereich des Molarfragments vorhanden und fehlen ab Lamelle III komplett, so dass ab Lamelle III nur noch die Schmelzlamellen sichtbar sind. Der Zahnschmelz selbst ist dunkelbraun und 1 mm dick. Es ist zudem eine leichte Faltung mit geringer Amplitude und einer Wellenlänge von 1,5 mm zu erkennen.

Der sinistrale Molar ist 11 cm lang, 4 cm breit und anterior 8 cm, posterior etwa 7 cm hoch. In okklusaler Ansicht zeigt der Molar eine sehr schwache sinistrale Krümmung, aber keine deutliche Variation in der Breite. In posteriorer Ansicht kann man hingegen eine Abnahme der Breite in Richtung der Zahnwurzel und im Ausmaß einiger Millimeter auch in Richtung der Kaufläche erkennen. Die Zahnwurzel ist im posterioren Bereich nicht vollständig erhalten und im anterioren Teil des Zahnes etwa 5 cm tief im Knochen verankert und nach hinten gebogen. Die Inklination der Schmelzlamellen zu der leicht konkaven Kaufläche ist sehr schwach. Diese ist 8,5 cm lang, 4 cm breit und wird posterior schmaler.

Von den 13 angelegten Schmelzlamellen sind 10 in okklusaler Ansicht zu erkennen und durch Abrasionsspuren gezeichnet. Wie bereits beim dextralen Molar ist Lamelle I auf Höhe der Kaufläche herausgebrochen und nur noch 2 cm darunter vollständig zu erkennen. Der Zahnzement zwischen den Lamellen IV bis VI und zwischen den Lamellen VIII bis XI ist rissig. Die Lamellen XI bis XIII sind komplett vom Zahnzement überdeckt. Der Zahnschmelz ist schwarz, 1 mm breit und zeigt eine schwache Faltung mit geringer Amplitude und einer Wellenlänge zwischen 1 und 2 mm. Der Zahnzement zwischen den Schmelzlamellen ist hellbraun und liegt in etwa 3 mm breiten, schwach U-förmigen Tälern. Posterior verkleinert sich die Breite auf etwa 2 mm. Die Tiefe der Täler liegt bei 3 mm im anterioren Bereich des Molars und nimmt zum posterioren Ende um etwa 1 mm ab. Ähnlich wie beim dextralen Molar sind die ersten drei Lamellen stark deformiert und zeigen eine ausgeprägte Schleifenform. Lamelle IV ist zusammenhängend und überwiegend parallel, die darauffolgenden Lamellen V bis IX sind ausnahmslos dreigeteilt mit einer breiten, in der Mitte des Molars befindlichen parallelen Schmelzlamellenstruktur, die von zwei kleineren Strukturen umgeben ist. Die Lamellen X bis XIII sind komplett von Zahnzement überdeckt, so dass keine Aussage über die Form getroffen werden kann. Lediglich die Position der Lamellen ist durch Risse im Zement und einer kleinen Höhendifferenz zu vermuten.

Der Abdruck eines weiteren sinistralen Molars ist im Zahnzement, der sich noch

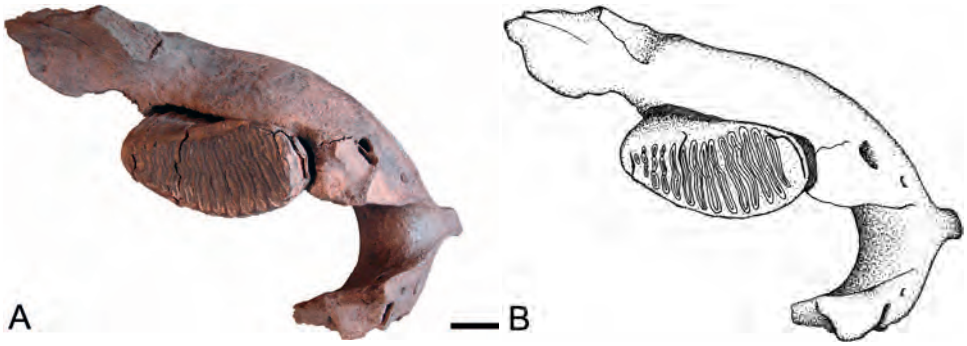


Abb. 10 Links ein Foto, rechts eine Zeichnung von Unterkiefer II in dorsaler Ansicht. Der Maßstab entspricht 5 cm. (Zeichnung F. Busch)

im Unterkiefer befindet, zu erkennen. Auf einer Länge von 7,5 cm sind die Abdrücke von fünf Schmelzlamellen zu erkennen. Weitere Aussagen können nicht getroffen werden.

Unterkiefer II:

Der mittelgroße Unterkiefer ist etwa 48 cm lang und 35 cm breit. Die dextrale Mandibula ist in anteriorer Ansicht nach etwa 8 cm gebrochen und daher nicht vollständig erhalten. Die mediale Wand der sinistralen Mandibula fehlt und ermöglicht so einen freien Blick über die gesamte Kronenhöhe des einzigen Zahnes in diesem Unterkiefer. Risse treten sowohl ventral als auch frontal auf, sind aber bis auf einen etwa 2 mm breiten von ventral nach dorsal verlaufenden Riss in der anterioren Alveole kaum sichtbar. Der Abdruck einer Zahnwurzel ist an der Bruchstelle der dextralen Mandibula zu erkennen und reicht etwa 10 cm in den Unterkiefer. Sinistral ist ein Molar vorhanden. Abbildung 10 zeigt eine Fotografie und eine Zeichnung des zweiten Unterkiefers in okklusaler Ansicht. Weitere Ansichten dieses Unterkiefers befinden sich auf Tafel II.

Der Molar ist 18 cm lang und 7 cm breit. Die Höhe nimmt posterior zu und liegt bei etwa 8 cm im anterioren und 15 cm im posterioren Ende des Unterkiefers. In okklusaler Ansicht ist die Breite des Molars konstant und zeigt in Richtung des posterioren Endes in Form einer Krümmung nach außen. In posteriorer Ansicht ist die Maximalbreite von 7 cm etwa 5 cm unterhalb der Kaufläche messbar. Sowohl in Richtung der Zahnkrone als auch in Richtung der Zahnwurzel wird der Zahn schmaler. Die eigentliche Zahnwurzel ist sehr gerade und etwa 3 cm tief im Knochen verankert und nach hinten gebogen. Die Inklination der Schmelzlamellen zur Zahnoberfläche ist schwach, aber erkennbar. Die Kaufläche ist etwa 13 cm lang, 6 cm breit und leicht konkav. Es sind 15 Schmelzlamellen angelegt, von denen alle Abrasionsspuren aufweisen. Lamelle I fehlt im Bereich der Kaufläche, ist aber 2 cm unter dieser noch erkennbar. Zwischen Lamellen X und XI verläuft ein 2 mm breiter, 4 cm tiefer Riss senkrecht zur Orientierung des Molars über die gesamte Breite. Ein weiterer, 2 mm breiter Riss befindet sich hinter Lamelle XV und reicht etwa 5 cm in die Zahnoberfläche, ist aber nur in der dextralen Hälfte des Molars ausgeprägt. Zudem sind zwei kleinere, parallel zu den Schmelzlamellen verlaufende

Risse im Bereich von Lamelle VII und X sichtbar. Der Zahnschmelz ist 2 mm breit, wird in Richtung des posterioren Endes minimal dünner und ist nicht gefaltet. Der Bereich zwischen den Schmelzlamellen ist mit Zahnzement verfüllt, etwa 3 mm breit, minimal U-förmig und liegt etwa 1 mm tiefer als die Lamellen selbst. Diese Höhendifferenz nimmt zum posterioren Ende des Molars noch weiter ab und ist dort nicht mehr messbar. Die Schmelzlamellen an der Molaroberfläche verlaufen parallel, eine Schleifenform ist bei Lamelle XI im Ansatz erkennbar, aber nicht vollständig ausgeprägt. Die Lamelle XIII ist an der Molaroberfläche nicht zusammenhängend und nur als drei runde bis ovale, voneinander getrennte Digitationen erkennbar. Die letzte Lamelle tritt als einzelner Punkt an der Molaroberfläche aus.

Unterkiefer III:

Der größte Unterkiefer ist 68 cm lang, 52 cm breit und befindet sich in einem sehr guten Erhaltungszustand. Die auffälligsten Schäden sind ein etwa 6 cm langes und 4 cm breites Loch im ventralen Bereich der dextralen Mandibula und einige sehr schmale Risse. In jeder Kieferhälfte ist ein Molar vorhanden. Abbildung 11 zeigt diesen Unterkiefer in dorsaler Ansicht. Weitere Abbildungen aus verschiedenen Ansichten sind auf Tafel III zusammengetragen.

Der dextrale Molar ist 27 cm lang und 9 cm breit. Die Höhe des Molars ist nicht ersichtlich, da er noch vollständig in der Mandibula sitzt. Auch die Länge und Form der Zahnwurzeln kann daher nicht dokumentiert werden. In okklusaler Ansicht ist eine leicht elliptische Form des Molars erkennbar. Anterior ist er 4 cm breit, wird



Abb. 11 Unterkiefer III in dorsaler Ansicht. Der Maßstab entspricht 5 cm.

bis zur Schmelzlamelle VIII breiter und erreicht dort seine Maximalbreite mit 9 cm. Die Breite verringert sich danach auf etwa 8 cm, zudem ist eine nach außen gerichtete Krümmung des Molars erkennbar. Die Inklination der Schmelzlamellen zur Kaufläche ist anterior stärker ausgeprägt als im posterioren Bereich des Molars, insgesamt aber dennoch eher schwach. Die Kaufläche ist leicht konkav und etwa 21 cm lang. Wie der gesamte Molar ist auch die Kaufläche in okklusaler Ansicht elliptisch. Anterior ist sie 4 cm, in der Mitte des Zahnes etwa 9 cm und im posterioren Ende wieder 4 cm breit. Von den 22 angelegten Schmelzlamellen sind 17 in okklusaler Ansicht erkennbar. Lamelle I ist auf Höhe der Kaufläche gebrochen und im Ansatz etwa 3 cm unterhalb der Kaufläche zu sehen. Lamelle II ist stärker abgenutzt als die übrigen Schmelzlamellen, zudem befindet sich ein Loch mit etwa 2 cm Durchmesser und 3 cm Tiefe auf Höhe der Schmelzlamelle. Der Schmelz ist schwarz, 1,5 mm dick und wird posterior etwas dicker. Eine sehr leichte Faltung des Schmelzes mit kleiner Amplitude und einer Wellenlänge von maximal 1 mm ist ab Lamelle VIII erkennbar, im anterioren Bereich zeigt der Zahnschmelz keine Faltung. Der Bereich zwischen den Schmelzlamellen ist 3 mm breit, mit Zahnzement verfüllt, schwach U-förmig und im Bereich der Lamellen VI bis VIII mit 2 mm am tiefsten. Anterior ist eine minimale Höhendifferenz von unter 1 mm vorhanden. Im posterioren Bereich beträgt die Differenz etwa 1 mm. Die Farbe des Zahnzements ist ocker, in den Tälern zwischen den Schmelzlamellen eher dunkelbraun. Dort sind zudem einige orange Verfärbungen erkennbar. Die Form der Schmelzlamellen variiert. Bis zu Lamelle IX sind sie mittig gebogen, die zwei Lamellen danach verlaufen fast parallel während die am posterioren Ende des Molars befindlichen Lamellen XIII bis XVII nur in einzelnen, unterschiedlich langen Digitationen erkennbar sind.

Der sinistrale Molar ist 28 cm lang und 9 cm breit. Die komplette Höhe ist nicht erkennbar, da sich der Molar in einer vollständig erhaltenen Mandibula befindet und keinen Blick auf die Zahnwurzeln ermöglicht. In okklusaler Ansicht ist die Form des Molars leicht elliptisch, die Maximalbreite von 9 cm wird etwa im Bereich von Lamelle VII erreicht. Es ist eine Abnahme der Breite sowohl in posteriorer als auch in anteriorer Richtung erkennbar. Zudem krümmt sich der Molar posterior minimal nach außen. Die Inklination der Schmelzlamellen zur Kaufläche ist deutlich zu erkennen. Diese ist konkav, 23 cm lang und in okklusaler Ansicht deutlich elliptisch. Anterior ist sie etwa 6 cm breit, erreicht im Bereich von Lamelle VIII die Maximalbreite von 9 cm und wird dann posterior wieder schmaler. Es sind insgesamt 22 Schmelzlamellen angelegt, von denen 17 auf der Oberfläche des Molars sichtbar sind. Alle sichtbaren Schmelzlamellen weisen Abrasionsspuren auf, die im anterioren Bereich am stärksten sind. Lamelle I ist erst 2 cm unterhalb der Kaufläche erkennbar, Lamelle II ist nur in der sinistralen Hälfte der Kaufläche sichtbar, und zwischen Lamelle III und IV befindet sich ein Loch im Molar mit einem Durchmesser von etwa 2 cm. Die übrigen Schmelzlamellen sind gleichmäßig abgenutzt. Zwischen den Lamellen XVII und XVIII sowie XVIII und XIX sind zwei schmale Risse erkennbar. Der Zahnschmelz ist etwa 1,5 mm dick und verdickt sich posterior auf 2 mm, ist schwarz und zeigt eine schwache Faltung mit geringer Amplitude und Wellenlänge von 1 mm. Der Zahnzement befindet sich in U-förmigen Tälern, die anterior sehr flach und fast nicht messbar sind, in der Mitte des Molars bis zu

2 mm und zum posterioren Ende etwa 1 mm tief sind. Die Farbe des Zahnzements ist ocker mit lokaler, orange Verfärbung auf der Kaufläche. Die Schmelzlamellen im anterioren Bereich des Molars verlaufen parallel. Eine nicht vollständig ausgeprägte Schleifenform ist ab Lamelle IV zu erkennen, die am intensivsten in Lamelle IX ausgeprägt ist, zum posterioren Ende des Molars aber wieder abnimmt. Die Lamellen X und XI verlaufen fast parallel. Die darauf folgenden Lamellen XII bis XVII sind in mehrere Digitationen unterschiedlicher Größe unterteilt. Die Form variiert von längeren, ovalen zu immer kleiner werdenden, runden Einzelstrukturen und endet im posterioren Bereich der Kaufläche in einer einzelnen, leicht ovalen Struktur.

Tabelle 5 fasst alle zur Identifikation und Altersbestimmung relevanten Daten der drei untersuchten Unterkiefer zusammen.

Deutung der Messdaten

Unterkiefer I:

Die Molaren des kleinsten Unterkiefers zeigen 13 bzw. 14 angelegte Schmelzlamellen, so dass es sich aufgrund der in Tab. 2 zusammengefassten Daten um einen M3 oder M4 handeln muss. Bei der Unterscheidung ist das Molarfragment in der dextralen Mandibula hilfreich, welches im direkten Vergleich zu den in Nutzung befindlichen Molaren länger und breiter ist und durch eine noch erhaltene Zahnzementhülle eine Extrapolation der Schmelzlamellenzahl zulässt. Dieses Molarfragment wäre im kompletten Zustand mit einer Länge von 14 cm und einer Lamellenzahl zwischen 14 bis 15 am ehesten als M4 einzuordnen und gleicht trotz einer unvollständigen Erhaltung in Form und Struktur dem Molar, der sich in Unterkiefer II befindet. Anhand der im Vergleich geringen Größe von Unterkiefer I und den Molaren an sich ist eine Klassifizierung als M3 naheliegend. Nach Tab. 4 kommt ein Alter zwischen 3 und 6 Jahren in Frage, das durch die Daten aus Tab. 3 bestätigt wird. Eine genauere Bestimmung ermöglichen die Alveolen im anterioren Bereich des Kiefers. Da diese noch nicht durch den horizontal nachrückenden M3 geschlossen wurden, kann der Verlust von M2 bis auf kurz vor dem Tod des Tieres datiert werden. In dem Fall kann das Alter des Tieres ziemlich genau auf 4 bis 5 Jahre festgelegt werden, allerdings könnten die M2 auch erst nach dem Tod verloren gegangen sein. Eine generelle Abweichung von Literaturwerten ist aber nicht festzustellen.

Unterkiefer II:

Der einzelne Molar des mittelgroßen Unterkiefers zeigt 15 Schmelzlamellen und könnte somit ein M3, M4 oder M5 sein. Im direkten Vergleich mit den

Tab. 5 Schmelzlamellenanzahl und Abnutzungsgrad der Molaren in den untersuchten Unterkiefern.

	Schmelzlamellenzahl		Abnutzungsgrad der Kaufläche		Länge / Breite (cm)	
	dextral	sinistral	dextral	sinistral	dextral	sinistral
Unterkiefer I	13	14	70 %	90 %	11 / 4	11 / 4
Unterkiefer II	–	15	–	95 %	–	18 / 7
Unterkiefer III	22	22	85 %	85 %	27 / 9	28 / 9

vollständigen Molaren in Unterkiefer I ist dieser Zahn aber deutlich länger, höher und breiter und gleicht eher dem unvollständigen, dextralen Molarfragment von Unterkiefer I in Lamellenzahl, Länge und Form. Das schließt eine Zuordnung als M3 aus. Die Zahnwurzeln sind im Vergleich zu Unterkiefer I fast doppelt so tief in der Mandibula verankert, zudem ist Unterkiefer II fast 20 % größer als Unterkiefer I. Alle diese Faktoren deuten darauf hin, dass dieser Molar ein M4 ist. Durch den schlechten Erhaltungszustand des Kiefers ist nicht ersichtlich, wie weit M5 schon aus dem Kiefer heraustrat und ob dieser schon in Benutzung war, was die Altersbestimmung präzisiert hätte. Aufgrund des bereits fehlenden M3 und des im Ansatz erkennbaren M5 lässt sich das Alter nach Craig bei etwa 13, nach Laws zwischen 15 und 18 Jahren einschätzen. Auch hier sind die Aussagen nach den Literaturwerten eindeutig.

Unterkiefer III:

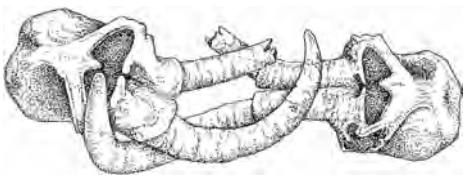
Die beiden Molaren des größten Unterkiefers liegen mit 22 Schmelzlamellen im unteren Bereich für einen M6. Da keine nachrückenden Molaren erkennbar sind und die Anzahl an Schmelzlamellen für einen M5 auffallend groß wäre, sind diese Molaren als M6 zu bestimmen. Anhand der Daten aus den Tab. 3 und 4 kann diesem Tier mit großer Sicherheit ein Alter von etwa 40 bis 45 Jahren zugeordnet werden. Abweichungen und Auffälligkeiten in der Bestimmung sind nicht zu erkennen.

Diskussion

Die Grundlage für die Bestimmung der Molaren und der damit verknüpften Altersstadien waren in erster Linie Studien an den noch lebenden Elefantenarten, speziell *Loxodonta africana*. Diese umfangreichen Untersuchungen über Zahngrößen und -strukturen sowie den Zeitpunkt der Zahnwechsel wurden mit Funden der ausgestorbenen Gattung *Mammuthus* verglichen und minimal verändert, um eine Grundlage für die Bestimmung der Molaren und des Alters der Tiere, meist in „African Elephant Years“ (AEY) angegeben, zu erhalten. Das auf lebenden Tieren basierende Bestimmungssystem ist durch viele morphologische Ähnlichkeiten aller Elephantidae ein aussagekräftiges Mittel zur Klassifikation der ausgestorbenen Taxa. Mit Hilfe der beiden lebenden Elefantenarten lassen sich auch weitere Aussagen über die Gattung *Mammuthus* treffen. *Loxodonta africana* und *Elephas maximus* stammen beide ursprünglich aus Afrika und standen im Verlauf des Pliozän und einem Großteil des Pleistozän in keiner offensichtlichen Konkurrenz zueinander (Haynes 1991). Neben den Unterschieden in Körperbau und Größe zeigt auch die Entwicklung der Molaren eine artspezifische Charakteristik. Während die Molaren des asiatischen Elefanten mit schmalen, aber zahlreichen Lamellen ausgestattet sind, weisen die des afrikanischen Elefanten eine geringere Anzahl, aber deutlich breitere Schmelzlamellen auf. Direkte Beobachtungen von afrikanischen Elefanten zeigen, dass verschiedene Nahrungsquellen genutzt werden (Haynes 1991). Neben Blättern und Ästen von Sträuchern und Bäumen sind auch Gräser als Nahrungsquelle nachgewiesen. Allerdings unterliegt die bevorzugt aufgenommene Nahrung auch den jahreszeitlichen Schwankungen des Angebots dieser Pflanzen. Trotz

widersprüchlicher Dokumentation scheinen Blätter die Hauptnahrungsquelle der afrikanischen Elefanten zu sein (Haynes 1991). Die Zahnstruktur bestätigt dieses, da Gräser und andere schwerverdauliche Bodengewächse zur Selektion von Molaren mit vielen Schmelzlamellen führen, wie es bei dem indischen Elefanten und auch Vertretern der Gattung *Mammuthus* geschehen ist, um eine effektivere Zerkleinerung der Nahrung zu begünstigen (Haynes 1991). Bei *Mammuthus primigenius* war die Vermutung einer Bevorzugung von Gräsern und anderen Kräutern aufgrund der Zahnstruktur naheliegend und wurde nach Untersuchungen von Nahrungsresten in Magen und Darm mehrerer in Sibirien gefundener Tiere bestätigt (Haynes 1991). Auch die Größenunterschiede durch Sexualdimorphismus von *Mammuthus* konnten anhand der beiden noch lebenden Taxa bestimmt werden. Ausgewachsene Bullen von *Loxodonta africana* sind bis zu einem Meter größer als weibliche Individuen gleichen Alters (Haynes 1991). Untersuchungen an vollständigen Skeletten von *Mammuthus primigenius* zeigen eine ähnliche Variation bei dieser ausgestorbenen Art. Für die Altersbestimmung ist die Kenntnis darüber von großer Wichtigkeit. Die Größe der Individuen ist proportional zur Größe der Zähne und somit zur Anzahl der Schmelzlamellen, welche wiederum stark zwischen den generell größeren männlichen und den etwa 15 bis 30 % kleineren, weiblichen Tieren variiert (Haynes 1991). Auch die Größe der Stoßzähne variiert in ähnlicher Größenordnung zwischen den Geschlechtern. Tabelle 2 verdeutlicht die Variation, die innerhalb der Schmelzlamellenanzahl eines Molars zu erwarten ist. Die Lamellenzahl afrikanischer Elefanten schwankt in gleichem Maße. M6 besteht bei ihnen in der Regel aus 9 bis 10 Schmelzlamellen, allerdings sind auch Exemplare mit bis zu 14 Schmelzlamellen dokumentiert (Haynes 1991). Die Unterscheidung von M3, M4 und M5 gestaltet sich zudem aufgrund überlappender Lamellenzahlen sowohl bei den ausgestorbenen wie den noch lebenden Arten als schwierig. Im ungünstigsten Fall kann so bei der Altersabschätzung ein älteres, weibliches Tier mit geringerer Körpergröße als juveniler Bulle interpretiert werden (Haynes 1991). In dieser Arbeit ist eine Bestimmung des Geschlechts ohne weiteres Material nicht möglich. Ansammlungen von Knochen moderner wie fossiler Elephantidae zeigen allerdings häufig einen überwiegenden Anteil an weiblichen Tieren und Jungtieren, während der Anteil männlicher Individuen in Gruppen meist deutlich geringer ist (Haynes 1991). Rezente Elefantenherden werden überwiegend von einem erfahrenen, weiblichen Tier geführt, während männliche Tiere die Herde mit beginnender sexueller Reife verlassen und ihren Lebensraum allein oder in kleinen Gruppen durchstreifen bis die Musth, eine jährlich wiederkehrende Phase hoher Aggressivität und sexueller Aktivität einsetzt und es zu Kämpfen um das andere Geschlecht kommt (Haynes 1991). Über das Verhalten der ausgestorbenen Gattung *Mammuthus* kann in der Regel keine Aussage getroffen werden. Ein Beispiel für indirekte Überlieferung ist ein seltener Fund aus Nebraska. Dieser zeigt zwei ineinander verkeilte Mammutschädel, was am ehesten als Kampfverhalten zu

Abb. 12 Verkeilte Mammutschädel aus Nebraska (Lister & Bahn 1997)



interpretieren ist, wie es auch bei heute lebenden Arten, besonders in der Paarungszeit, vorkommt. Abbildung 12 zeigt diesen interessanten Fund.

Generell ist zu bedenken, dass solche Funde die Ausnahme darstellen und noch Raum für Interpretationen lassen. Alles, was nicht fossil überliefert werden kann, überschreitet die Grenzen der Rekonstruktion und ist eher als Theorie über das Leben von *Mammuthus* zu verstehen. Bei aller morphologischer Ähnlichkeit und scheinbar identischen, aus Ansammlungen von Fossilien rekonstruierbaren Verhaltensmustern darf nicht vergessen werden, dass es sich zwar um Mitglieder derselben Tierfarmilie, aber nicht derselben Art handelt. Auch die Lebensräume von rezenten Elefanten und *Mammuthus primigenius* unterscheiden sich stärker voneinander als sie sich ähnlich sind. Andererseits lassen beispielsweise die Molarentwicklung der Gattung *Mammuthus* und die Zahnstrukturen der rezenten Art *Elephas maximus* ähnliche Mechanismen der Selektion vermuten. Die Theorie des Aktualismus würde diese Ähnlichkeiten auf jeweils vergleichbaren Selektionsdruck und Verhaltensweisen zurückführen (Haynes 1991). Nur aufgrund zahlreicher Studien an rezenten Elefanten konnte überhaupt ein System zur Molar- und Altersbestimmung ausgestorbener Elephantidae entwickelt werden, das angepasst an *Mammuthus* zu recht eindeutigen Ergebnissen führt.

Danksagung

Frau Dr. A. Richter danke ich für die Anregung, Betreuung und Prüfung dieser Arbeit, ihre konstruktive Kritik und für das umfangreiche Praktikum im Fachbereich Naturkunde des Landesmuseums Hannover, ohne das diese Arbeit nicht zustande gekommen wäre. Ebenfalls danke ich Herrn Prof. Dr. C. Brauckmann für die Prüfung dieser Arbeit. Außerdem danke ich der geologisch-paläontologischen Präparatorin Frau P. Widmann für die Vorbereitung meines Arbeitsplatzes zur sicheren Bearbeitung meines Materials, für ihre Betreuung während des Praktikums und für den einen oder anderen Tee, der ein wenig Entspannung in ein sehr spannendes Praktikum brachte. Ich danke Herrn Dr. Tom Hübner dafür, dass er seinen Arbeitsplatz mit mir teilte und konstruktiv zur Verbesserung dieses Textes beitrug. Mein Dank gilt auch Frau C. Löhr, Frau A. Schmidt und Frau S. Weitkamp, ohne die meine Recherchen mehr als einmal vor verschlossenen Türen geendet hätten. Ich danke meinen Freunden, Kommilitonen und Mitpraktikanten Frau V. Koroch und Herrn F. Kiesel für das vorbildliche geologische Teamwork vor, während und nach dem Praktikum. Besonders möchte ich auch meiner Mutter für die ständige Unterstützung während meines Studiums und dieser Bachelorarbeit danken.

Glossar

Abrasion Zahnsubstanzverlust infolge mechanischer Reibung
Aktualismusprinzip Theorie, wonach Prozesse, die heute zu beobachten sind, schon in der Vergangenheit abliefen
Alveole Zahnfach
anterior vorn liegend
dextral rechts gelegen
Dentin Zahnbein
Digitation runde Schmelzlamellenstruktur auf der Kaufläche eines Zahnes
dorsal bauchseits
Inklination Neigungswinkel
Mandibula Kieferknochen

Literaturverzeichnis und Bildnachweise

Adam, Karl Dietrich (1960): Das Mammut aus dem Grabental bei Münsingen (Kanton Bern). – Eclogae Geologicae Helvetiae, 53, 2: 481.

Augusta, Joseph; Burian, Zdeněk (1962): Menschen der Vorzeit. – Gütersloh.

Craig, Colin G.: In: Haynes (1991): Mammoths, Mastodonts, and Elephants. Tabelle 8. – Cambridge.

Dietz, Curt (1959): Erläuterungen zur geologischen Karte von Niedersachsen 1:25.000. – Blatt Hannover Nr. 3624, Tafel 3.

Ehlers, Jürgen (1994): Allgemeine und historische Quartärgeologie: 184. – Stuttgart.

Engesser, Burkart; Feijfar, Oldrick; Major, Pavel (1996): Das Mammut und seine ausgestorbenen Verwandten. – Veröffentlichungen aus dem Naturhistorischen Museum Basel, 20: 44, 48, 71, 74ff, 79, 90, 177.

Ferretti, Marco P. (2003): Structure and evolution of mammoth molar enamel. – Acta Palaeontologica Polonica, 48, 3: 385.

Frenzel, Burkhard (1968): The Pleistocene vegetation of northern Eurasia. – Science 161: 637–648.

Gupchup, Vikram (2011): Asiatischer Elefant im Corbett Nationalpark. – http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Asian_Elephant_at_Corbett_National_Park4.jpg (15.07.2012).

Haynes, Gary (1991): Mammoths, Mastodonts, and Elephants. – Cambridge.

Höfle, Hans-Christoph (1981): Geologische Karte 1:25.000 von Niedersachen. – Blatt Stolzenau Nr. 3420.

Joger, Ulrich (2005): Mammut, Elefanten der Eiszeit – Die Evolution des Mammuts. – Staatliches Naturhistorisches Museum Braunschweig: 26f.

Kahlke, Hans-Dietrich (1994): Die Eiszeit: 23, 33, 68f, 72, 104–107. – Leipzig.

Laws, Richard. M. (1966): Age criteria for the African elephant Loxodonta africana. In: Haynes (1991): Mammoths, Mastodonts, and Elephants. Tabelle 8. – Cambridge.

Liedtke, Herbert (1981): Die nordischen Vereisungen in Mitteleuropa. – Zentralausschuss für deutsche Landeskunde. – Selbstverlag, Trier.

Liedtke, Herbert (1990): Eiszeitforschung: 41f. – Darmstadt.

Lister, Adrian; Bahn, Paul (1997): Mammuts – Die Riesen der Eiszeit: 65, 78, 82f. – Sigmaringen.

Litt, Thomas; Behrke, Karl-Ernst; Meyer, Klaus-Dieter; Stephan, Hans-Jürgen; Wansa, Stefan (2007): Stratigraphische Begriffe für das Quartär des norddeutschen Vereisungsgebietes. – Eiszeitalter und Gegenwart – Quaternary Science Journal, 56, 1/2: 27f, 33ff, 44ff.

Todd, Nancy E. (2010): New Phylogenetic Analysis of the Family Elephantidae Based on Cranial-Dental Morpholgy. – The Anatomical Record, 293: 79ff.

Toepfer, Volker (1963): Tierwelt des Eiszeitalters: 120f. – Leipzig.

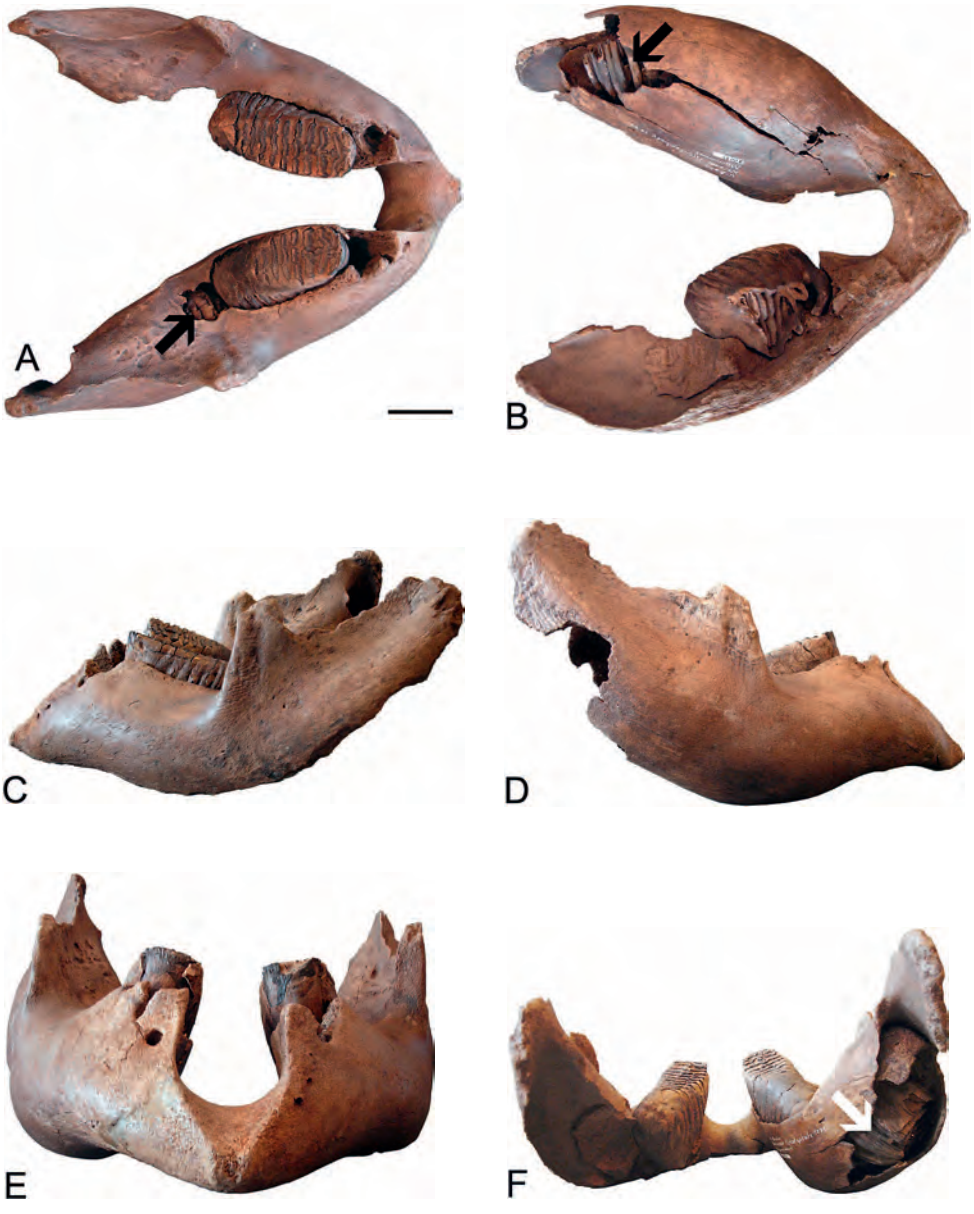
Ziegler, Reinhard (2003): Mammut und Höhlenbär: Säugetiere aus dem Eiszeitalter Südwest-Deutschlands. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie C, 52: 87; Stuttgart.

Arbeit eingereicht: 08.08.2012
Arbeit angenommen: 18.09.2012

Anschrift des Verfassers:
Florian Busch
Tieckstraße 20
30625 Hannover

Molar Zahn
okklusal auf die Kaufläche eines Zahnes bezogen
Ontogenese Entwicklung eines Individuums
Phylogenese Entwicklung eines Pflanzen- oder Tierstamms in seiner Gesamtheit
posterior hinten liegend
Präzession Taumeln der Erdrotationsachse
proglazial räumlich vor dem Gletscher liegend
Schmelzlamellen senkrecht zur Kaufläche orientierte, aus Zahnschmelz bestehende Lamellen
sinistral links gelegen
Solarkonstante Wert, der die Intensität der Sonneneinstrahlung beschreibt
ventral rückenseits

Tafel I
Unterkiefer I



Tafel I Unterkiefer I in A dorsaler, B ventraler, C sinistraler, D dextraler, E anteriorer und F posteriorer Ansicht. In den Abb. A, B und F ist der nachrückende M4-Molar in der hinteren dextralen Kieferhälfte (mit einem Pfeil gekennzeichnet) zu erkennen. Der Maßstab entspricht 5 cm.

Tafel II
Unterkiefer II



Tafel II Unterkiefer II in A dorsaler, B ventraler, C sinistraler, D dextraler, E anteriorer und F posteriorer Ansicht. Der Abdruck der etwa 10 cm in die Mandibula hineinreichenden Zahnwurzel ist in Abbildung D mit einem Pfeil gekennzeichnet. Der Maßstab entspricht 5 cm.

Tafel III
Unterkiefer III



Tafel III Unterkiefer III in A dorsaler, B sinistraler, C dextraler, D anteriorer und E posteriorer Ansicht. Der Maßstab entspricht 5 cm.









ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Naturhistorica - Berichte der Naturhistorischen Gesellschaft Hannover

Jahr/Year: 2011

Band/Volume: 153

Autor(en)/Author(s): Busch Florian

Artikel/Article: Ontogenetische Stadienbestimmung bei Mammut-Unterkiefern aus der historischen Sammlung des Niedersächsischen Landesmuseums Hannover 17-42