

Eiszeitfliegen in Westfalen

Bastian Mähler, Rico Schellhorn, Manfred Schlösser & Achim H. Schwermann

Bastian Mähler
Institut für Geowissenschaften
Abteilung Paläontologie
Rheinische Friedrich-Wilhelms-
Universität Bonn
Nussallee 8
53115 Bonn

Rico Schellhorn
Institut für Geowissenschaften
Abteilung Paläontologie
Rheinische Friedrich-Wilhelms-
Universität Bonn
Nussallee 8
53115 Bonn

Manfred Schlösser
LWL-Museum für Naturkunde
Westfälisches Landesmuseum
mit Planetarium
Sentruper Str. 285
48141 Münster

Achim H. Schwermann
LWL-Museum für Naturkunde
Westfälisches Landesmuseum
mit Planetarium
Sentruper Str. 285
48141 Münster

Korrespondierender Autor:
bastian.maehler@uni-bonn.de

Manuskript
Eingegangen: 29.03.2023
Akzeptiert: 04.07.2023
Online verfügbar: 25.08.2023
© LWL-Museum für Naturkunde

Kurzfassung

Aus den pleistozänen Flusssedimenten der Ems in Westfalen (Deutschland) wurden Schädelfragmente eines Wollhaarmammuts geborgen, in denen sich fossile Schmeißfliegenpuparien befanden. Mittels Mikro-Computertomographie, Rasterelektronen- und Stereomikroskopie wurden die Fliegenüberreste der Art *Protophormia terraenovae* (Robineau-Desvoidy, 1830) zugeordnet. Diese noch heute lebende Fliegenart gilt als eine der am besten an Kälte angepassten Fliegenarten, die sich zumeist auf Tierkadavern und menschlichen Leichen finden lässt. Aufgrund des heute bekannten Lebenszyklus dieser Art, vermuten wir, dass der Mammutschädel inklusive der Puparien zur Zeit der Einbettung unter Wasser lag. Durch die dortige Verfüllung des Schädels mit fluviatilen Sedimenten wurden die unter trockenen Umständen fragilen Puparien zerstörungsfrei zusammengedrückt und erhalten.

Schlüsselwörter: Schmeißfliegen, Calliphoridae, *Protophormia terraenovae*, Mammut, *Mammuthus primigenius*, Greven-Bockholt

Abstract

Fossil blowfly puparia were discovered from a woolly mammoth skull out of Pleistocene fluviatile sediments of the river Ems in Westphalia, Germany. Micro-computed tomography, stereo- and scanning electron microscopy were used to determine the fossil puparia as *Protophormia terraenovae* (Robineau-Desvoidy, 1830). Nowadays, this blowfly species is one of the best cold adapted flies and is mostly found on carcasses of humans and large mammals. Due to its lifecycle we assume, that the mammoth skull including the fly puparia were under water during the embedding. There, the skull was filled by fluviatile sediments and the puparia, which were fragile under dry conditions, were compressed and preserved without being destroyed.

Keywords: Calliphoridae, *Protophormia terraenovae*, mammoth, *Mammuthus primigenius*, Greven-Bockholt

Einleitung

Die Kaltphasen des Pleistozäns sind durch an Kälte angepasste Großsäuger wie das Wollhaarmammut (*Mammuthus primigenius* [Blumenbach, 1799]) und das Wollnashorn (*Coelodonta antiquitatis* [Blumenbach, 1799]) geprägt (Koenigswald 2007). Fossilreste beider Arten sind aus verschiedenen Fundstellen in Westfalen bekannt (z.B. Siegfried 1959; 1983; Schellhorn & Schlösser 2021).

Im September 2015 wurden aus einer Tiefentsandung in der Bauerschaft Bockholt (Stadt Greven, Kreis Steinfurt), 6 km südöstlich von Gimbite und 13 km nördlich von Münster (Abb. 1A), zahlreiche Teile eines Mammutschädels (WMNM P64745) zu Tage gefördert. Der Baggersee liegt nahe der Ems (Abb. 1B) im nördlichen Münsterland (UTM-Koordinaten: Z 32U; E 408546,1; N 5767704,5).

Beim Reinigen der größeren Schädelfragmente wurden im Teil des Neurocraniums, dem Gehirnschädel (Abb. 2A), von einem der Autoren (MS) 13 fossile Fliegenpuparien entdeckt (Abb. 3).

Aus der mittlerweile stillgelegten Tiefentsandung förderte das sogenannte Werk „Schiffahrt“ der Baustoffwerke Münster/Osnabrück GmbH & Co. KG (vormals Sandgrube Schencking) seit den späten 1970er Jahren Sand für die Kalksandsteinherstellung. Die fluviatilen Sande stammen überwiegend aus der Weichselzeit (vor allem Früh- und Spätglazial) und zu

einem geringen Anteil aus holozänen Flussablagerungen der Ems.

Seit Abbaubeginn wurden regelmäßig pleistozäne Knochen und Zähne sowie mittelpaläolithische bis mittelalterliche Artefakte geborgen (Niemeyer 1984a, b, 1992; Reimann & Schlösser 2004; Reimann 2006; Schlösser 1992; 1998; 2007; 2013; 2017; Stapel & Schlösser 2014; Stapel et al. 2015; Stapel 2016). Der größte Teil der Funde umfasst eine Sammlung von ca. 20.000 Fundobjekten, unter denen auch die Teile des Mammutschädels WMNM P64745 zu finden sind. Die Sammlung wurde im August 1989 durch einen der Autoren (MS) angelegt und bis April 2022 ergänzt. Derzeit wird sie im LWL-Museum für Naturkunde in Münster inventarisiert. Weitere Fundstücke befinden sich in der Sammlung des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Westfälischen Wilhelms-Universität-Münster (WWU), im Magazin der LWL-Archäologie für Westfalen und in diversen Privatsammlungen.

Die Fliegenpuppen aus dem Mammutschädel sind der erste dokumentierte Nachweis derartiger Insekten in pleistozänen Sedimenten der Ems. Auch in anderen Regionen werden solche Funde relativ selten beobachtet (Mähler et al. 2016). Puppen eiszeitlicher Fliegen sind beispielsweise aus Bottrop, Bocholt, Darmstadt, Löhne und den Niederlanden bekannt (Heinrich 1987; Niemeyer 1987; Mähler et al. 2016; Mol et al. 2020).

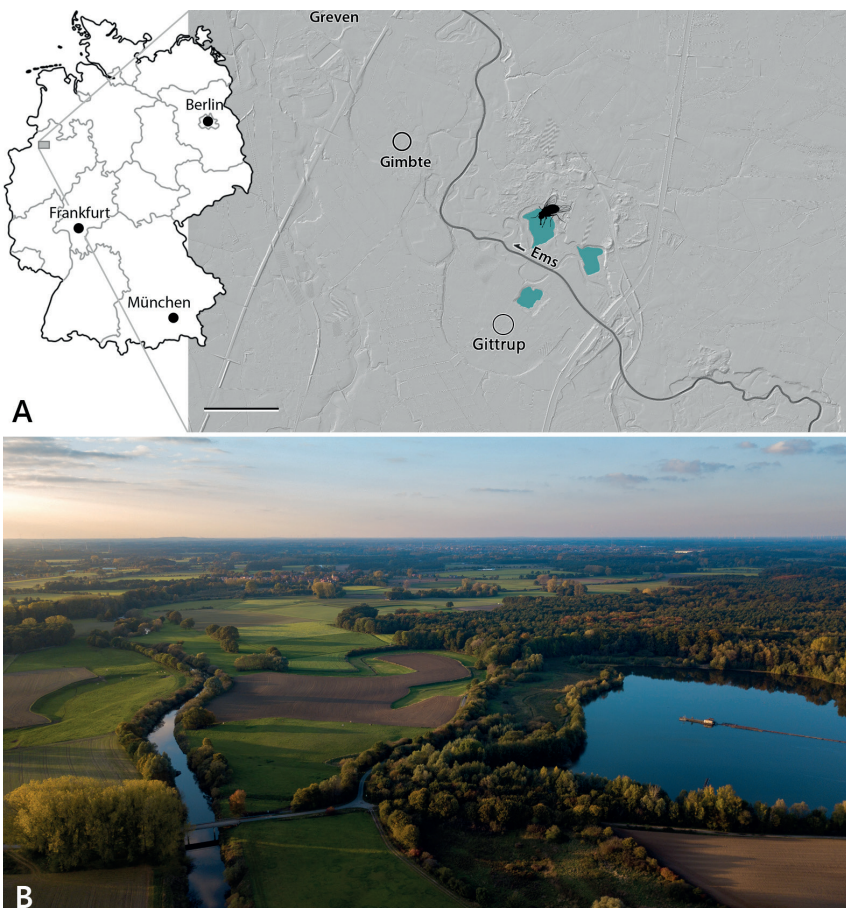


Abb. 1: A Lage der Fundstelle des Mammutschädels (WMNM P64745), in dem die fossilen Puparien gefunden wurden. Maßstab: 1000 m. B Foto der Tiefentsandung „Schiffahrt“ (rechts) in Gimbite nahe der Ems (links) bei Münster.

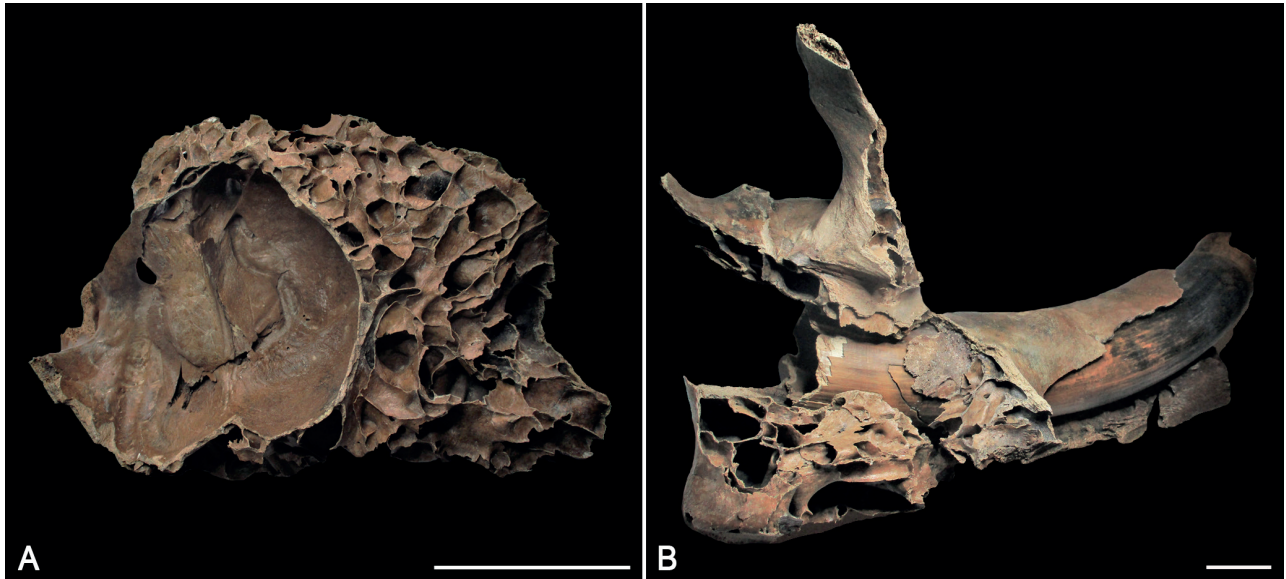


Abb. 2: Schädelfragmente eines *Mammuthus primigenius* (WMNM P64745) aus einer Tiefentsandung in Gimfte (Greven-Bockholt) bei Münster. **A** Fragment des Neurocraniums (Gehirnschädel). **B** Schädelfragment mit basalem Teil des Stoßzahns. Maßstab: 10 cm.

Abb. 3: Acht der 13 fossilen Fliegenpuparien aus dem Mammutschädel WMNM P64745. Maßstab: 5 mm.



Fund- und Befundsituation des Mammutschädels

Die Sandgewinnung im Werk „Schiffahrt“ erfolgt durch einen schwimmenden Saugbagger, der das mit Wasser angereicherte Fördergut auf höher gelegene Absetzbecken, sogenannte Spülfelder, pumpt (Abb. 4A). Das Wasser fließt anschließend über Sickerschächte, auch Mönche genannt, wieder in den Baggersee zurück. Zur Förderung der Sedimente wird das Saugrohr des Schwimmbaggers mit Hilfe einer Seilwinde auf den Grund des Sees abgesenkt. Neben der Einsaugöffnung mit einem Durchmesser von 27 cm befindet sich ein rotierender Schneidkopf, der das zu fördernde Sediment auflockert. Zwischen dem Saugrohr und der Förderpumpe des Baggers werden in einem grobmaschigen Fangkorb, dem sogenannten

Steinfang, größere Steine, Knochen und Hölzer aufgefangen um die Pumpe zu schonen (Abb. 4B).

Nicht selten setzen sich während des Pumpvorgangs größere Objekte vor die Einsaugöffnung des Förderrohres oder bleiben darin stecken. In solchen Fällen wird das Förderrohr mit der Seilwinde über den Wasserspiegel herausgehoben und die Objekte entfernt.

Nach den Angaben des Baggerfahrers befand sich während eines solchen Hebevorgangs auch der Mammutschädel, bzw. ein großer Teil des Schädelknochens, an der Saugöffnung des Förderrohres. Dieser löste sich aufgrund seines hohen Gewichts jedoch wieder von der Saugöffnung und sank auf den Grund des Baggersees zurück.



Abb. 4: **A** Spülfeld der Sandgrube Greven-Bockholt, aus dem kleinere Teile des Mammutschädels geborgen wurden. **B** Entleerung des Fangkorbs auf einem Schwimmbagger.

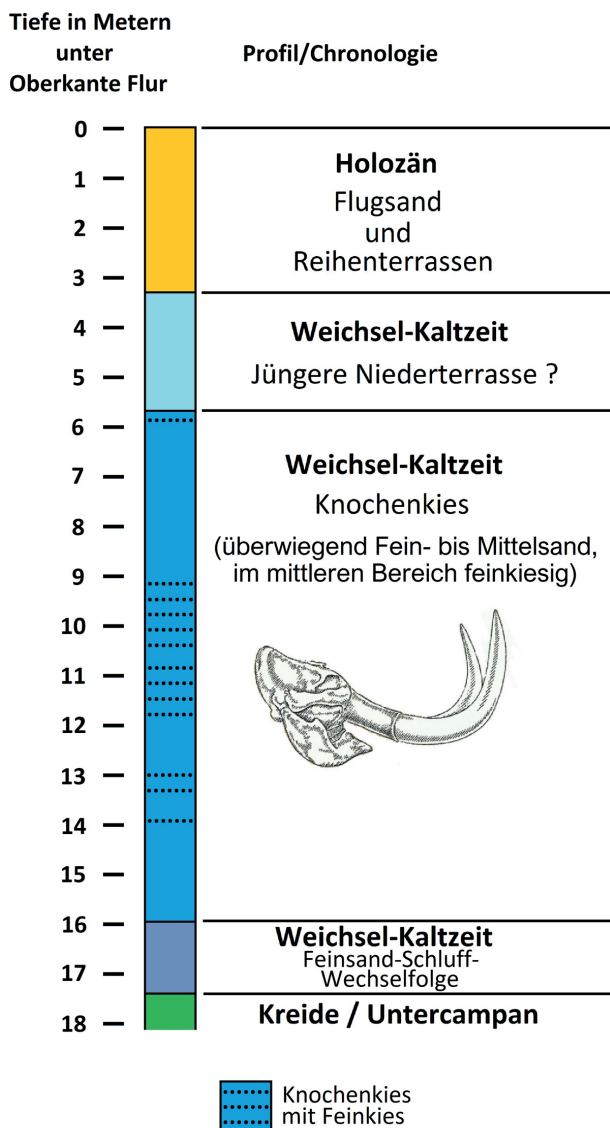


Abb. 5: Vereinfachtes Profil der Forschungsbohrung Gimble 3, nahe des Mammutschädelfundortes. Ansatzhöhe der Bohrung: 41,8 mNN.

Während der anschließenden Förderung wurde der Schädel erneut erfasst und durch den Schneidkopf des Saugrohres fragmentiert. Die größeren Teile wie das Fragment des Neurocraniums (Abb. 2A) mit den enthaltenen Fliegenpuparien sowie ein basales Stoßzahnfragment mit anpassenden Schädelteilen (Abb. 2B) landeten in dem Steinfang des Saugbaggers, während zahlreiche kleinere Fragmente auf das Spülfeld gepumpt und später geborgen wurden. Die fossilen Fliegenpuparien befanden sich in den aufgebrochenen Hohlräumen, den sogenannten Sinussen (Plural lat. Sinūs), des Kammersystems im oberen Teil des Neurocraniums neben dem Hirnhöhlenraum (Abb. 2A). Dieses wabenartige Hohlraumssystem, welches zu Lebzeiten mit Schleimhäuten ausgekleidet war, erlaubte die enorme Größe der Mammutschädel bei einem relativ geringen Gewicht.

Wie alt das Mammut zum Todeszeitpunkt war lässt sich aufgrund fehlender Backenzähne nur schwer abschätzen. Betrachtet man jedoch die Größe des Stoßzahnfragments könnte es sich um ein adultes, aber noch nicht ganz ausgewachsenes, Tier handeln. Aufgrund des Geschlechtsdimorphismus bei Mammuten ist aber auch ein ausgewachsenes, weibliches Tier denkbar, da Mammutkühe wesentlich kleinere Stoßzähne als die Bullen aufweisen (Lister & Bahn 1994; Boeskorov et al. 2020).

An der Fundposition des Mammutschädels wurden die meisten eiszeitlichen Knochen sowie der überwiegende Teil mittelpaläolithischer Artefakte zu Tage gefördert, die aus der Sandgrube „Schiffahrt“ bekannt sind. Einige Knochenfunde zeigen anthropogen verursachte Schlagmarken und sind laut ¹⁴C-Datierungen älter als 45.000 Jahre. Die mittelpaläolithischen Stein-

geräte lassen sich typochronologisch den Keilmessergruppen aus der Zeit des Neandertalers zuordnen und sind damit 80.000 bis 50.000 Jahre alt (Schlösser 1992; 1998; 2007; 2013). Ob es sich bei dem besagten Mammut um eine Jagdbeute handelt ist jedoch nicht feststellbar.

In einem Schädelhohlraum befanden sich relativ fest anhaftende Sedimente aus einem Fein- bis Grobsand mit Feinkiesanteilen in einer kalkhaltigen, tonig-schluffigen Matrix. Der Grobsand sowie der Feinkies bestehen zum Teil aus nordischen Komponenten (umgelagertes Geschiebematerial). Aufgrund dieser lithologischen Hinweise stammt der Schädel aus dem sogenannten Knochenkies, der chronologisch in die frühe Weichsel-Kaltzeit eingestuft wird und in Greven den untersten Sedimentkomplex der älteren Niederterrasse bildet (Speetzen 1990; Skupin & Staude 1995). Auf eine genauere stratigraphische Position des Schädels könnte die Forschungsbohrung Gimbe 3 hindeuten, die 1989 vom Geologischen Dienst NRW durchgeführt wurde. Da der Baggersee seit dieser Zeit enorm vergrößert wurde, befindet sich der Bohrpunkt heute innerhalb des Sees nahe der Fundposition des Mammutschädels. Sedimente, die den anhaftenden Sedimenten des Schädels entsprechen, wurden in einer Tiefe von ca. 9,2 bis 14,0 m unter der Geländeoberfläche und ca. 6,6 bis 11,4 m unterhalb des Wasserspiegels erbohrt (Abb. 5).

Methoden

Während der Reinigung des größten Schädelfragments (Abb. 2A) wurden insgesamt 13 Fliegenpuparien entdeckt. Sie werden im LWL-Museum für Naturkunde in Münster unter der Inventarnummer WMNM P88371 geführt. Drei Puparien (WMNM P88371-03 bis -05) wurden zunächst mit einem Mikro-Computertomographen (phoenix|x-ray v|tomex s 240) am Institut für Geowissenschaften, Universität Bonn, gescannt. Die Scans wurden mit 80 kV und 80 μ A durchgeführt und haben eine isotrope Voxelgröße von 0,006 mm. Für jeden Scan wurden 1000 Bilder erzeugt, die anschließend mit dem Programm VG Studio Max 3.2 nachbearbeitet wurden. Das Programm Avizo 8 diente anschließend zur Segmentierung der Mundwerkzeuge.

Die Puparien wurden in einem Ultraschallbad gereinigt und unter einem Stereomikroskop untersucht. Ein Puparium (WMNM P88371-04) wurde während der Untersuchung geöffnet, um die Mundwerkzeuge der ehemaligen Fliegenmade zu entnehmen. Die Überreste des Pupariums sowie das noch verschlossene fossile Puparium mit der Inventarnummer WMNM P88371-02 wurden auf einen Objektträger überführt und für 90 Sekunden mit Palladium bedampft. Die Proben wurden unverzüglich

mit einem Rasterelektronenmikroskop gescannt, um die detaillierten Ultrastrukturen der Objekte zu dokumentieren. Die Puparien konnten zwar nicht vollständig gereinigt werden, eine Freilegung artspezifischer Merkmale war aber möglich. Zur Identifikation der Art diente hierbei ein rezentes Exemplar aus der Publikation von Mähler et al. (2016), der Identifikationsschlüssel für Puparien forensisch relevanter Schmeißfliegen (Reiter & Wollenek 1983) und der Identifikationsschlüssel für Fliegenmaden des dritten Larvenstadiums forensisch relevanter Schmeißfliegen Europas und des Mittelmeerraums (Szpila 2010).

Beschreibung der fossilen Puparien

Die fossilen Puparien sind äußerlich vollständig erhalten, grau bis grau-braun, überwiegend flachgedrückt und weisen eine Länge von 5,69–8,84 mm auf (Abb. 6A; Tab. 1).

Die abgestoßenen Mundhaken der Made, die sich am vorderen Ende des Pupariums, dem Deckel, finden lassen, sind im Fossil WMNM P88371-04 sehr gut erhalten (Abb. 7A). Sie zeigen die gleichen morphologischen Merkmale wie die fossilen Exemplare, die von Mähler et al. (2016) beschrieben wurden. Zudem weisen sie die gleichen Merkmale auf, die auch aus den rezenten Maden der Art *Protophormia terraenovae* bekannt sind (Szpila 2010; siehe auch Abb. 7A,B). Basierend auf den μ -CT-Daten konnten zudem nicht nur die Mundhaken, sondern auch das Intermediär-Sklerit der Fliegenmade des dritten Larvenstadiums rekonstruiert werden (Abb. 8). Die Hakenkränze, die die Puparien am Ende jedes Segments umlaufen, sind sehr schlecht erhalten oder von Sediment bedeckt. Dennoch ist die dreieckige Struktur der sog. „Spines“ mit einer breiten

Tab. 1: Länge und Form der Fliegenpuparien aus der Sandgrube „Schiffahrt“; WMNM, Westfälisches Museum für Naturkunde Münster

Sammlungsnummer	Länge [mm]	Form
WMNM P88371-01	6,73	teilweise flachgedrückt
WMNM P88371-02	6,31	nicht flachgedrückt
WMNM P88371-03	8,57	teilweise flachgedrückt
WMNM P88371-04	7,1	teilweise flachgedrückt
WMNM P88371-05	8,84	nicht flachgedrückt
WMNM P88371-06	6,38	flachgedrückt
WMNM P88371-07	7,31	flachgedrückt
WMNM P88371-08	6,85	flachgedrückt
WMNM P88371-09	6,37	flachgedrückt
WMNM P88371-10	5,69	flachgedrückt
WMNM P88371-11	7,28	flachgedrückt
WMNM P88371-12	6,76	flachgedrückt
WMNM P88371-13	8,21	flachgedrückt

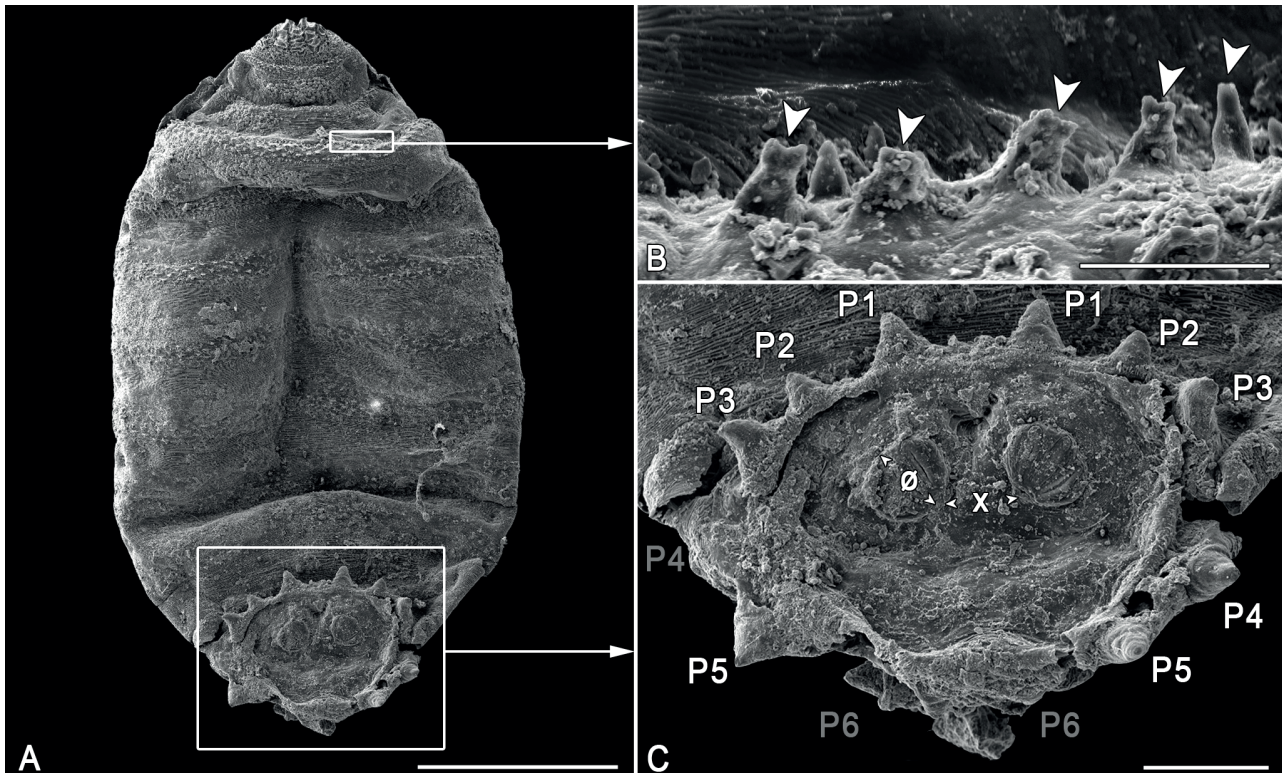


Abb. 6: REM-Bilder eines fossilen Schmeißfliegenpupariums. **A** Vollständiges Fossil eines Fliegenpupariums (WMNM P88371-02); Maßstab: 2 mm. **B** „Spines“ des dritten Thorakal-Segments mit breiter Basis nach oben dünn zulaufend mit ein bis zwei abradierten Spitzen. Maßstab: 0,1 mm. **C** Analbereich mit sechs großen, paarigen Papillen (P1-P6) und zwei Stigmenplatten mit jeweils 3 schlitzartigen Tracheenöffnungen. Maßstab: 0,5 mm. P - Papille; x - Abstand zwischen den Stigmenplatten; ø - Durchmesser der Stigmenplatte.

Basis eindeutig zu erkennen. Die „Spines“ des dritten Thorakal-Segments von *P. terraenovae* besitzen überwiegend ein bis zwei Spitzen, die bei WMNM P88371-04 stark abradiert sind (Abb. 6B und 7E,F).

Das Tracheen-Feld am hinteren Ende der Puparien ist flach bis konkav mit zwei rundlichen Stigmenplatten, die jeweils drei schlitzartige Tracheenöffnungen aufweisen (Abb. 6A,C und 7C,D). Am Rand des Tracheen-Felds finden sich sechs Paare großer Papillen, bei denen Papille 2 kleiner als Papille 1 und Papille 3 ist (Abb. 6C). Des Weiteren ist Papille 5 am größten. Der Abstand zwischen den beiden Papillen 1 ist kürzer als der Abstand von Papille 1 zu Papille 3 ($P1-P1 < P1-P3$). Der Abstand x zwischen den Stigmenplatten weist ungefähr denselben Wert auf wie der Durchmesser ø einer Stigmenplatte ($x = \varnothing$) (Abb. 6C). Zusammengefasst lassen sich die fossilen Überreste somit der Schmeißfliegen-Art *Protophormia terraenovae* zuordnen.

Systematik

Klasse: Insecta Linnaeus, 1758

Ordnung: Diptera Linnaeus, 1758

Familie: Calliphoridae Brauer & Bergenstamm, 1889

Gattung: *Protophormia* Townsend, 1908

Art: *Protophormia terraenovae* (Robineau-Desvoidy, 1830)

Entwicklungsstadium

Die vorliegenden Puparien sind vollständig entwickelt und weisen keine Merkmale eines unmittelbar bevorstehenden Schlupfes auf. Das Puppenstadium macht ca. 50 % der juvenilen Entwicklungszeit aus (Zajac & Amendt 2012), während die Gesamtdauer der Entwicklung maßgeblich von der Umgebungstemperatur beeinflusst wird. Nach der Umwandlung zur Fliege, schlüpft das Tier aus dem Puparium in dem der sogenannte Deckel „abgesprengt“ wird (Peters 1999). Solche verlassenen Puparien liegen in diesem Fall nicht vor.

Diskussion

Protophormia terraenovae ist eine noch heute lebende Fliegenart mit holarktischer Verbreitung und vor allem in kälteren Regionen anzutreffen (Grassberger & Reiter 2002).

In der Schafzucht ist diese Fliegen-Art, neben anderen Arten wie *Lucilia sericata* oder *Calliphora vomitoria*, als Erreger der Wundmyiasis bekannt (Holdaway 1932, Haddow & Thomson 1937). Durch Urin und Faeces verunreinigtes, sowie durch Schweiß und Regen dauerhaft feuchtgehaltenes Fell, kann es zu so genanntem „Wundschlag“ kommen (Holdaway 1932). Bei diesem Prozess werden die Keratin-Fasern des Fells durch Bakterien wie *Pseudomonas aerugi-*

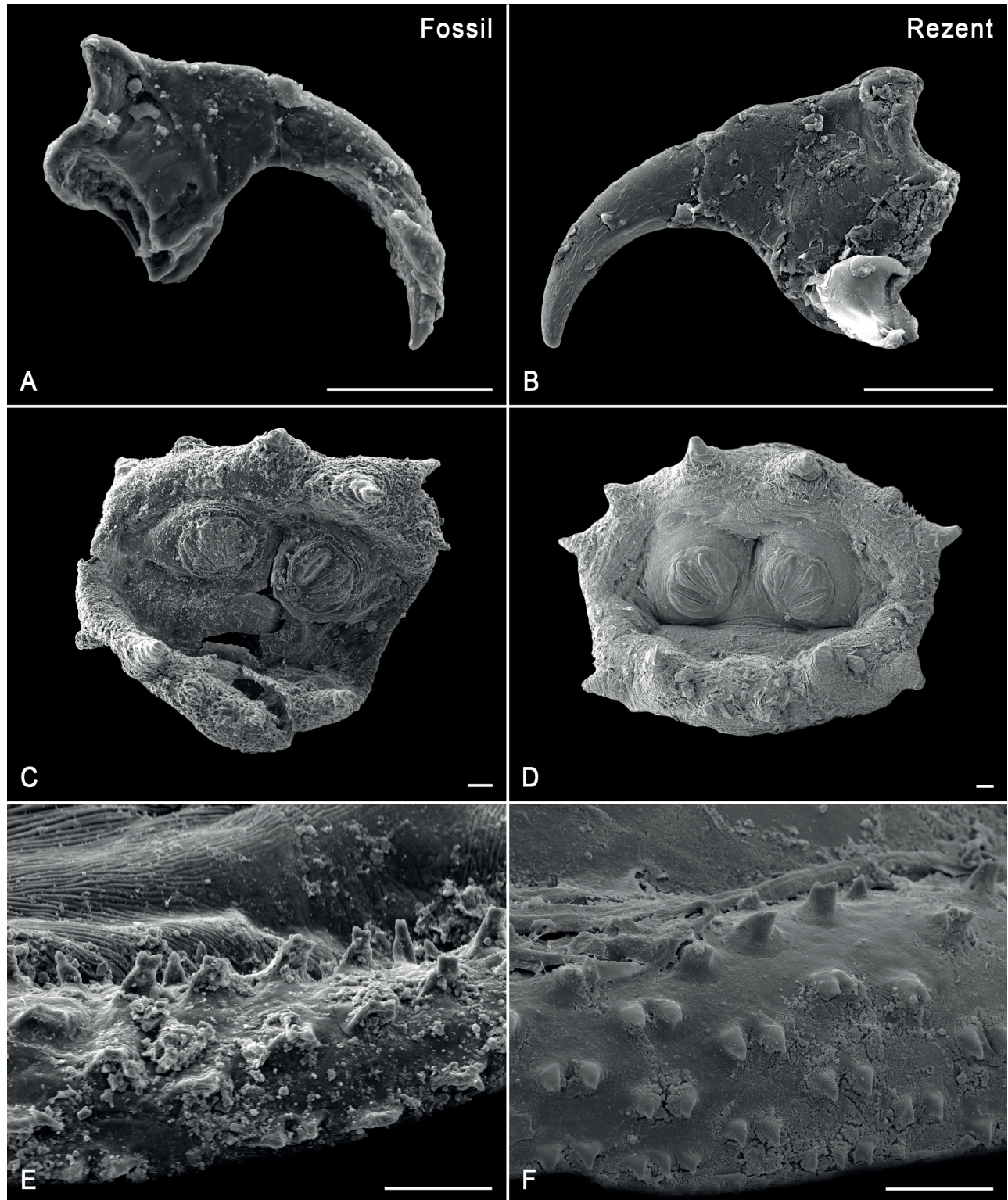


Abb. 7: REM-Bilder einiger artspezifischer Merkmale von *Protophormia terraenovae* (Robineau-Desvoidy, 1830). Die Bilder A-F zeigen die Merkmale der fossilen Überreste im Vergleich zu den Merkmalen einer rezenten Probe. **A** Linker Mundhaken der fossilen Probe WMNM P88371-04 (mediale Ansicht). **B** Linker Mundhaken einer rezenten Fliegenmade (laterale Ansicht). **C** und **D** Analbereich mit sechs großen, paarigen Papillen und zwei Stigmenplatten mit jeweils 3 schlitzartigen Tracheenöffnungen [C: fossil; D: rezent]. **E** und **F** „Spines“ des dritten Thorakal-Segments mit breiter Basis nach oben dünn zulaufend mit ein bis zwei abradierten Spitzen [E: fossil; F: rezent]. Maßstab: 0,1 mm.

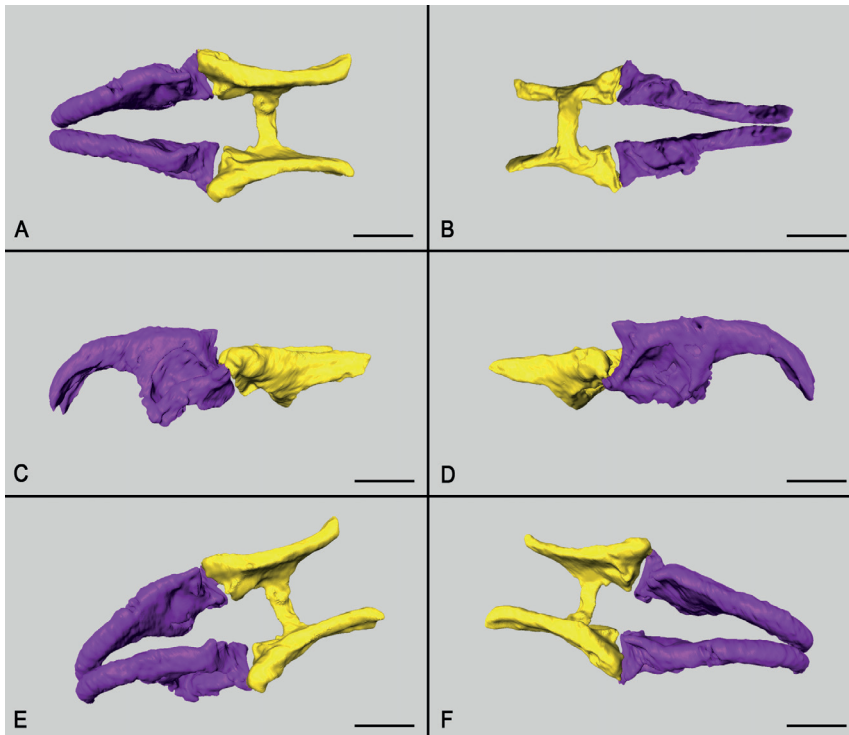


Abb. 8: 3D-Rekonstruktion zweier Mundhaken und des Intermediär-Sklerits aus einem fossilen Fliegenpuparium von *Protophormia terraenovae* (WMNM P88371-13). **A** Dorsal. **B** Ventral. **C** Lateral links. **D** Lateral rechts. **E** Dorsolateral links. **F** Dorsolateral rechts. Maßstab: 0,1 mm.

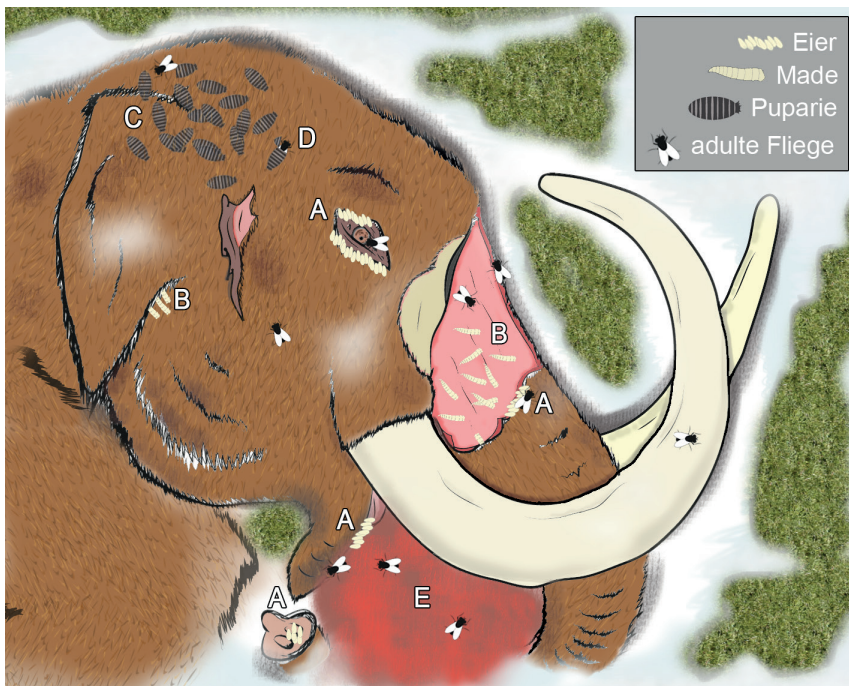


Abb. 9: Besiedlung eines Mammut-Kadavers durch Generationen von Schmeißfliegen. Nach der Eiablage an diversen Körperöffnungen (**A**) schlüpfen die Maden und fressen vom nekrotischen Gewebe (**B**), bis sie sich verpuppen (**C**) und letztendlich als adulte Tiere schlüpfen (**D**) um wieder Eier abzulegen (**A**). Die adulten Tiere ernähren sich währenddessen von diversen Körperflüssigkeiten (**E**).

nosa zersetzt und es kommt zu Entzündungserscheinungen der Haut (Holdaway 1932). Durch die wunden Stellen werden Schmeißfliegen angelockt, die ihre Eier in den offenen Hautstellen ablegen und deren Maden sich von dem entzündeten Fleisch ernähren. Die Maden wandern zur Verpuppung nicht ab, sondern verbleiben im Flies der lebenden Tiere (Haddow & Thomson 1937).

Für unseren Fall ist jedoch ein anderer ökologischer Aspekt dieser Tierart interessanter. *Protophormia terraenovae* ist die kältetoleranteste Art aller bekannten Schmeißfliegen und wird sogar noch in

den Wintermonaten auf Tierkadavern und menschlichen Leichen gefunden (Byrd & Castner 2010). Des Weiteren lassen Laborstudien und Feldversuche vermuten, dass sich diese Art in kühleren Regionen auf größere Tiere spezialisiert hat (Greenberg & Tantawi 1993). Wird ein Kadaver von den Fliegen entdeckt, werden Eier an allen erreichbaren Körperöffnungen abgelegt (Abb. 9).

Hierzu zählen vor allem Augen, Ohren, Mund und Nase, aber auch After und offene Wunden sind bevorzugte Ablageplätze. Von diesen Stellen gelangen die Fliegenmaden nach dem Schlupf besonders schnell an

leicht zu verwertendes Weichgewebe wie beispielsweise Schleimhäute, ohne dass die Hautbarriere des Kadavers überwunden werden muss. Während des Fressvorgangs wird das Gewebe mit Hilfe von Mundhaken (Abb. 7A, B und Abb. 8) regelrecht abgeraspelt. Mit sogenannten Hakenkränzen (Abb. 6B und 7E,F), die sich auf der Körperoberfläche der Maden befinden, verankern sich die Fliegenlarven im Gewebe des Kadavers und dringen mit pulsierenden Vorwärtsbewegungen immer tiefer in das verwesende Fleisch vor. Durch die schlitzartigen Tracheenöffnungen, die sich auf den zwei Stigmenplatten des letzten Abdominal-Segments befinden, sind die Maden in der Lage während des Fressvorgangs weiter zu atmen. Nachdem die Maden die drei Larvenstadien durchlaufen haben, verpuppen sie sich. Im Gegensatz zu den meisten anderen Schmeißfliegenarten verlassen die Maden der Art *P. terraenovae* den Kadaver seltener und verpuppen sich zumeist an oder auf ihm (Benecke 1998). Bei diesem Prozess verhärtet sich die Haut des letzten Larvenstadiums und die inneren Organe und Strukturen der Made werden komplett ab-

umgebaut. Lediglich die Mundwerkzeuge, das sogenannte Cephalopharyngalskelett sowie die verhärtete Haut der ursprünglichen Made bleiben erhalten. Die Verpuppung findet nicht nur bei lebenden, sondern auch bei toten Wirtstieren zumeist im Fell des befallenen Individuums statt.

Die fossil überlieferten Puparien haben sich innerhalb der pneumatisierten Bereiche (Abb. 2) des Mammutschädels erhalten. Wie sie dort hineingelangten lässt sich wie folgt erklären. Im Nasenknochen von Elefanten und Mammuts, dem Nasale, befinden sich mehrere Öffnungen, sogenannte Foramina (Abb. 10A,B), die mit dem wabenartigen Hohlraumssystem des Schädelknochens in Verbindung stehen (van der Merwe et al. 1995). Aber auch der Rachenraum ist über die sogenannte Choanenöffnung (Abb. 10C) mit dem Nasenraum verbunden (van der Merwe et al. 1995), der in die pneumatisierten Areale führt. Ein interessanter Aspekt aus der forensischen Medizin ist zudem, dass Fliegenmaden häufig in der Kopfkapsel von menschlichen Leichen gefunden werden, da sie sich durch die Augen und Augen-



Abb. 10: Schädel des Ahleener Mammuts im Geomuseum der Universität Münster. **A** Frontalansicht mit Teilen des postcranialen Skeletts. **B** Frontalansicht mit Blick auf das Nasenbein (Nasale) und die Öffnungen (Nasal Foramina), die zum pneumatisierten Innenraum des Schädelknochens führen. **C** Ventralansicht mit Blick auf das Gaumenbein (Palatinum) und die paarige Öffnung zum Nasenraum (Choanen). ch - Choanen; m - Mandibula; nf - Nasal Foramina; p - Palatinum. Foto: LWL/Steinweg.

höhlen zum Gehirn durchgefressen haben (Benecke, persönliche Kommunikation).

Somit könnten die Fliegenmaden durch den Rüssel oder, was wahrscheinlicher ist, durch die Augen und den Mund-Rachenraum, in den Schädel eingewandert sein und sich dort von den Schleimhäuten des Wabensystems ernährt und verpuppt haben.

Eine Besiedlung des Mammutkadavers durch *P. terraenovae* über mehrere Generationen hinweg, ist zusätzlich denkbar. Solch eine Besiedlung von mehreren Generationen einer Fliegenart ist im Übrigen auch aus der forensischen Entomologie bekannt. Ein Beispiel aus Finnland beschreibt den Befall einer teilmumifizierten menschlichen Leiche durch *P. terraenovae* (Pohjoismäki et al. 2010). Die Fliegenmaden hatten sich in dem Wollpullover der Leiche verpuppt und mehrere Generationen dieser Fliegenart hatten auf und in dem Schädel der Leiche gebrütet, so dass die Puparien zudem aus Augen und Mund herausquollen (Pohjoismäki et al. 2010).

Zur Zeit der Einbettung des Mammutschädels waren die Fliegenmaden schon so weit in den Schädel vorgedrungen, dass sie sich in diesem verpuppt hatten. Die Fliegenmaden, die sich im Schädel des Mammut entwickelt und verpuppt hatten, wurden in diesem eingeschlossen. Innerhalb des Schädels waren die fragilen Puparien sogar vor eventuellen Umlagerungsereignissen geschützt.

Dass die gefundenen Exemplare keine Merkmale eines unmittelbar bevorstehenden Schlupfes aufweisen, ist bedingt aussagekräftig im Hinblick auf die Entstehung der Fossilien.

Die Fliegenmaden leben subaerisch und müssen sich unter diesen Bedingungen auch bis zum vorliegenden Stand entwickelt haben. Auch wenn die Puppen von *P. terraenovae* generell eine Sedimenttiefe von bis zu 120 cm und eine Dauer von 4 Tagen unter Wasser überstehen können, haben sie in diesem Fall nicht überlebt (Singh & Greenberg 1994; Balme et al. 2012). Nach den ersten Tagen der Verpuppung kommt es im Inneren der Puparien zu einer Auflösung der larvalen Zellen, so dass die Zellkerne in der Hämolymphe treiben, und zu einem Abbau larvaler Muskulatur (Zajac & Amendt 2012). Eine Einbettung in mehr als 120 cm Tiefe und/oder ein Aufenthalt von mehr als 4 Tagen unter Wasser, während der ersten Tage nach der Verpuppung, würden zu einem Entwicklungsstopp der Tiere führen und eine Auflösung der Individuen im Inneren der Puparien zur Folge haben.

Da die Puparien zum größten Teil flachgedrückt waren, scheint es, dass der Schädel samt der gefun-

denen Puparien noch vor dem Schlupf der Tiere unter Wasser gelegen hatte, da die eigentlich sehr brüchigen Gehäuse unter Wasser flexibler werden und sich zerstörungsfrei zusammendrücken lassen (Abb. 11 A-C). Es ist also anzunehmen, dass sich die Umgebungsverhältnisse der Fliegenmaden noch zu deren Lebzeiten geändert haben. Die Maden lebten zunächst in den mit Luft gefüllten Hohlräumen des Neurocraniums, wurden anschließend durch eine Umlagerung des Schädels ins Wasser oder durch ein Steigen des Wasserspiegels eingeweicht und zum Schluss durch Sedimentaustlast kompaktiert. Erst nach dem Austrocknen der Puparien wurden diese wieder brüchig und fragil (Abb. 11 D-F). Die veränderten Umgebungsverhältnisse können auf einen gestiegenen Wasserspiegel um den Mammutschädel oder dessen Umlagerung innerhalb der Ems erklärt werden.

Ein Abfall der Umgebungstemperaturen könnte ebenfalls zum Abtöten der Fliegenmaden geführt und somit die Entwicklung bis zum Schlupf unterbrochen haben. Laboruntersuchungen mit konstanten Temperaturen zeigten, dass die Maden der rezenten Vertreter der Art *P. terraenovae* Umgebungstemperaturen von mindestens 10,3 °C benötigten, um aus dem Ei zu schlüpfen (Anderson & Warren 2011). Damit die Tiere einen kompletten Lebenszyklus durchlaufen konnten, waren hingegen Temperaturen von 11 bis 13 °C notwendig, wobei die Überlebensrate bei ca. 97 % lag. Erst konstante Temperaturen von etwas über 15 °C führten zu einem verlustfreien Schlupf der Fliegen (Warren & Anderson 2013). Diese Daten sind jedoch nicht ohne weiteres auf die Geschehnisse in der Natur übertragbar. In der Natur kommt es auf Kadavern größerer Tiere regelmäßig zur Ansammlung von Madenmassen (Wells & LaMotte 1965; Marchenko 2001), in denen die Kern-Temperatur bis zu 45 °C betragen kann. Diese enormen Temperaturen werden selbst dann erreicht, wenn die Umgebungstemperaturen nur bei 4–15 °C liegen (Marchenko 2001). Durch die Aktivität der Maden in diesen Massenansammlungen und die daraus resultierenden Temperaturerhöhungen im Massenkern werden auf dem Kadaver bessere Bedingungen für die Larval-Entwicklung geschaffen und das Überleben der Art bei Temperatureinbrüchen sichergestellt. Dieses Phänomen wird in der Literatur auch als „Maggot-Mass-Effect“ bezeichnet (Wells & LaMotte 1995) und konnte des Öfteren in kälteren Regionen bei der Art *P. terraenovae* beobachtet werden (Greenberg & Tantawi 1993).



Abb. 11: Stereomikroskopische Aufnahmen zweier geöffneter Fliegenpuparien der rezenten Schmeißfliege *Calliphora vicina*. **A** Puparium nach 2 Tagen in Leitungswasser mit Klemmzange fixiert. **B** Das Puparium aus A mit Klemmzange zusammengedrückt. **C** Puparium aus A und B nach Zusammendrücken wieder in ursprünglicher Form. **D** Puparium trocken mit Klemmzange fixiert. **E** Puparium aus D mit Klemmzange zusammengedrückt. **F** Puparium aus D und E nach dem Zusammendrücken zerbrochen und in zwei Teile geteilt. Maßstab: 1 mm.

Dank

Wir danken Thomas Martin (IGPB) für die Bereitstellung des μ -CTs. Des Weiteren danken wir Julia A. Schultz, Wighart von Koenigswald, Peter Göddertz und Olaf Dülfer (alle IGPB) für die tolle Unterstützung. Wir danken besonders Torsten Wappler, Mark Benecke und Kristina Baumjohann für das Begutachten des Manuskriptes und die hilfreichen Hinweise. BM dankt seiner Frau Malina Gupta-Mähler für die Unterstützung. BM dankt zudem der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) als Teil der DFG-Forschungsgruppe FOR 2685 „Die Grenzen des Fossilberichts: Analytische und experimentelle Ansätze zum Verständnis der Fossilisation“. Dies ist Beitrag 52 der DFG Forschungsgruppe FOR2685.

Literatur

- Anderson, G.S. & Warren, J.-A. 2011: Establishing lower development thresholds for a common blowfly: For use in estimating elapsed time since death using entomological methods. – Defence Research and Development Canada. – Centre for Security Science, Contract Report 23: 1-35.
- Balme, G.R., Denning, S.S., Cammack, J.A. & Watson, D.W. 2012: Blow flies (Diptera: Calliphoridae) survive burial: Evidence of ascending vertical dispersal. – Forensic Science International 216: e1-e4.
- Benecke, M. 1998: Six forensic entomology cases: Description and commentary. – Journal of Forensic Science 43: 797-805.
- Blumenbach, J.F. 1799: Handbuch der Naturgeschichte. Göttingen: Johann Christian Dieterich.
- Boeskorov, G., Tikhonov, A., Shchelchkova, M., Ballard, J.P. & Mol, D. 2020: Big tuskers: Maximum sizes of tusks in woolly mammoths – *Mammuthus primigenius* (Blumenbach) – from East Siberia. – Quaternary International 537: 88-96.
- Brauer, F. & von Bergenstamm, J.E. 1889: Die Zweiflügler des Kaiserlichen Museums zu Wien. IV. Vorarbeiten zu einer Monographie der Muscaria schizometopa (exclusive Anthomyidae). – Denkschriften der Akademie der Wissenschaften, Wien 56: 69-180.
- Byrd, J.H. & Castner, J.L. 2010: Forensic Entomology: The utility of Arthropods in Legal Investigations. – I Boca Raton: CRC Press, Taylor & Francis Group.
- Dettner, K & Peters, W. 1999: Lehrbuch der Entomologie. Stuttgart; Jena; Lübeck; Ulm: Gustav Fischer Verlag.
- Grassberger, M. & Reiter, C. 2002: Effect of temperature on development of the forensically important holarctic blow fly *Protophormia terraenovae* (Robineau-Desvoidy) (Diptera: Calliphoridae). – Forensic Sciences International 128: 177-182.
- Greenberg, B. & Tantawi, T. 1993: Different developmental strategies in two boreal blow flies (Diptera: Calliphoridae). – Journal of Medical Entomology 30: 481-484.
- Haddow, A.J. & Muirhead Thomson, R.C. 1937: Sheep myiasis in South-West Scotland, with special reference to the species involved. – Parasitology 29: 96-116.
- Heinrich, A. 1987: Geologie und Vorgeschichte Bottrops. Geschichte Bottrops, Band 1. – Historische Gesellschaft Bottrop (Hrsg.).
- Holdaway, F.G. 1932: Fly strike of sheep: A natural phenomenon. – Journal of the Council for Scientific and Industrial Research 5: 205-211.
- Koenigswald, W.v. 2007. Mammalian faunas from the interglacial periods in Central Europe and their stratigraphic correlation. In: Sirocko, F., Claussen, M., Sánchez Goñi, M. F. & Litt, T., (eds.). – Developments in Quaternary Sciences, 445-454. Amsterdam: Elsevier.
- Linnaeus, C. 1758: Systema naturae. Regnum animale. – Leipzig: Engelmann Verlag.
- Lister, A. & Bahn, P. 1994: Mammoths. – New York: MacMillan.
- Marchenko, M.I. 2001: Medicolegal relevance of cadaver entomofauna for the determination of the time of death. – Forensic Science International 120: 89-109.
- Mähler, B., Wappler, T., Sanmugaraja, M., Menger, F. & von Koenigswald, W. 2016: Upper Pleistocene blow flies (Diptera: Calliphoridae) trapped in fossilized crania of large mammals discovered from gravel pits in the Rhine rift valley from Hesse (Germany). – Palaeontologia Electronica 19.2.13A: 1-12.
- Mol, D., Langeveld, B., Möllmann, E., Hoekman, A., Bakker, R., & Wildschut, H. 2020: Das Mammutbuch. Dortmund: Freunde und Förderer des Naturmuseums Dortmund e.V..
- Niemeyer, J. 1984a: Paläontologische Bodendenkmalpflege. – Ausgrabungen und Funde in Westfalen-Lippe 1: 127-138.
- Niemeyer, J. 1984b: Paläontologische Bodendenkmalpflege. – Ausgrabungen und Funde in Westfalen-Lippe 2: 127-216.
- Niemeyer, J. 1987: Paläontologische Bodendenkmalpflege. – Ausgrabungen und Funde in Westfalen-Lippe 5: 515-530.
- Niemeyer, J. 1992: Paläontologische Bodendenkmalpflege. – Ausgrabungen und Funde in Westfalen-Lippe 7: 83-102.
- Pohjoismäki, J.L.O., Karhunen, P.J., Goebeler, S., Saukko, P. & Sääksjärvi, I.E. 2010: Indoors forensic entomology: Colonization of human remains in closed environments by specific species of sarcosaprophagous flies. – Forensic Science International 199: 38-42.
- Reimann, C.K. 2006: Die Fauna der pleistozänen bis holozänen Fundstelle „Sandgrube Schiffahrt“ bei Greven im Münsterland sowie Möglichkeiten der Abschätzung des Liegealters von Säugetierknochen aus fluviatilen Ablagerungen anhand ihrer Farbe, Histologie, Elementgehalt und Aminosäurerazemisierung (AAR). – Münstersche Forschungen zur Geologie und Paläontologie 60: 1-237.
- Reimann, C.K. & Schlösser, M. 2004. Cut- and bite-marks on Pleistocene and Holocene mammal bones. In: The Palaeontological Association (ed.), Newsletter 57. – Palaeontological Association Annual Meeting Lille 2004, Abstracts with program (Aberystwyth), S. 177.
- Reiter, C. & Wollenek, G. 1983: Zur Artbestimmung der Puparien forensisch bedeutsamer Schmeißfliegen. – Zeitschrift für Rechtsmedizin 91: 61-69.
- Robineau-Desvoidy, J.B. 1830. Essai sur les Myodaires. In: A l'Académie des Sciences de l'Institut de France (Hrsg.). – Mémoires. Paris: Gauthier-Villars.
- Schellhorn, R. & Schlösser, M. 2021: A partial distal forelimb of a woolly rhino (*Coelodonta antiquitatis*) from Wadersloh (Westphalia, Germany) and insights from bone compactness. – Geologie und Paläontologie in Westfalen 94: 15-35.
- Schlösser, M. 1992: Greven-Bockholt und Münster-Gittrup, zwei Fundplätze des Micoquien in der

- Westfälischen Tiefebene. – Ausgrabungen und Funde in Westfalen-Lippe 8/A: 13-24.
- Schlösser, M. 1998. Weitere neue Fundplätze an Ems und Lippe. In: Westfälisches Museum für Archäologie (Hrsg.). Neandertaler und Co., Neues zur Steinzeit in Westfalen vom Fundplatz Warendorf, 36-39. Begleitbuch zur Ausstellung vom 29.11.1998-20.06.1999 im Westfälischen Museum für Archäologie in Münster.
- Schlösser, M. 2007: Greven-Bockholt, Kreis Steinfurt (MKZ 3912, 66a), Fundchronik 1991-1995. – Ausgrabungen und Funde in Westfalen-Lippe 10: 260-269.
- Schlösser, M. 2013. Greven-Bockholt: Jagd auf eiszeitliche Steppenwisente, Wildpferde und Rentiere? In: Baales, M., Pollmann, H.-O. & Stapel, B. (Hrsg.). Westfalen in der Alt- und Mittelsteinzeit, 66-68. Münster: Gribsch & Rochol Druck GmbH & Co. KG.
- Schlösser, M. 2016: Ein Gerät aus rotem Helgoländer Feuerstein und eine Flintsichel – Importstücke in Greven. – Archäologie in Westfalen-Lippe 6: 42-45.
- Siegfried, P. 1959: Das Mammut von Ahlen. – Paläontologische Zeitschrift 33 172–184.
- Siegfried, P. 1983: Fossilien Westfalens – Eiszeitliche Säugetiere – Eine Osteologie pleistozäner Säugetiere. – Münstersche Forschungen zur Geologie und Paläontologie 60: 1-163.
- Singh, D. & Greenberg, B. 1994: Survival after submergence in the pupae of five species of blow flies (Diptera: Calliphoridae). – Journal of Medical Entomology 31: 757-759.
- Skupin, K. & Staude, H. 1995. Quartär. In: Geologisches Landesamt Nordrhein-Westfalen (Hrsg.). Geologie im Münsterland, 71-95. Krefeld: Druck & Media GmbH.
- Speetzen, E. 1990: Die Entwicklung der Flußsysteme in der Westfälischen Bucht (NW-Deutschland) während des Känozoikums. – Geologie und Paläontologie in Westfalen 16: 7-25.
- Stapel, B. 2015: Petri Heil vor 5000 Jahren in Greven-Bockholt. – Archäologie in Westfalen-Lippe 7: 48-50.
- Stapel, B. & Schlösser, M. 2013: Zwei datierte mesolithische Knochenartefakte aus Greven. – Archäologie in Westfalen-Lippe 5: 46-49.
- Stapel, B., Viola, B. & Talamo, S. 2014: Neue datierte Menschenfunde aus der Ems bei Greven. – Archäologie in Westfalen-Lippe 6: 52-54.
- Szpila, K. 2010. Key for the identification of third instars of European blowflies (Diptera: Calliphoridae) of forensic importance. In: Amendt J., Goff M.L., Campobasso C.P. & Grassberger M., (Hrsg.). Current concepts in forensic entomology, 43-56. Dordrecht: Springer.
- Townsend, C.H.T. 1908: The taxonomy of the Muscoidean flies, including descriptions of New Genera and Species. – Smithsonian Miscellaneous Collections 51: 1-138.
- Warren, J.-A. & Anderson, G.S. 2013. The development of *Protophormia terraenovae* (Robinaeu-Desvoidy) at constant temperatures and its minimum temperature threshold. – Forensic Science International 233: 374-379.
- Wells, J.D. & LaMotte, L.R. 1995. Estimating maggot age from weight using inverse prediction. – Journal of Forensic Science 40: 585-590.
- Zajac, B.K. & Amendt, J. 2012. Bestimmung des Alters forensisch relevanter Fliegenpuppen: Morphologische und histologische Methoden. – Rechtsmedizin 22: 456-465.