

Die pleistozänen Hirsche der ostmediterranen Inseln Kreta, Kasos, Karpathos und Rhodos (Griechenland)

von

Siegfried E. Kuss, Freiburg i. Br.¹

mit 8 Abbildungen, 4 Tafeln, 3 Tabellen

Dem Andenken an meine verehrten Lehrer Ludwig RÜGER, † 15. 5. 1955,
und Dieter HOENES, † 10. 8. 1955, anlässlich ihres 20. Todestages.

Inhalt	Seite
1. Zusammenfassung	26
2. Abstract	26
3. Einleitung (<i>Candiacervus</i> gen. nov).	27
4. Die Hirsche von Kreta	28
4.1. <i>Candiacervus cretensis</i> (SIM.)	29
4.1.1. Die Erhaltung des Fundgutes im Grida-Avláki-Niveau	29
4.1.2. Fundbeschreibung	30
4.1.3. Das Extremitätenskelet	39
4.2. <i>Candiacervus rethymnensis</i> n. sp.	41
4.2.1. Beschreibung des Fundgutes	42
4.2.2. Diskussion	46
5. Die Hirsche von Kasos	47
6. Die Hirsche von Karpathos	48
6.1. Die Fundstellen	49
6.2. <i>Candiacervus cerigensis</i> n. sp.	50
6.2.1. Fundbeschreibung	50
6.2.2. Diskussion	55
6.3. <i>Candiacervus pigadiensis</i> n. sp.	56
6.3.1. Fundbeschreibung	57
6.3.2. Diskussion	60
7. Der Hirsch von Rhodos (<i>Cervus</i> sp.)	61
8. Phylogenetische Trends im Genus <i>Candiacervus</i>	62
9. Geologische Bedingtheiten	66
10. Danksagung	68
11. Angeführte Schriften	69

¹ Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. S. Kuss, Freiburg i. Br., Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität, Hebelstraße 40.

1. Zusammenfassung

Von den ostmediterranen Inseln Kreta, Kasos und Karpathos werden vier pleistozäne Hirscharten beschrieben und verglichen, die eng verwandt und auf dieselbe tertiäre Wurzel zurückzuführen sind. Sie werden alle dem Genus *Candiacervus* gen. nov. zugeordnet. Auf Kreta waren eine kleine, *C. cretensis* (SIM.), und eine mittelgroße Art, *C. rethymnensis* n. sp., heimisch. Ebenfalls eine kleine, *C. cerigensis* n. sp., und eine mittelgroße Art, *C. pigadiensis* n. sp., kamen im Pleistozän auf Kasos und Karpathos vor. Die morphologische Analyse ergibt, daß bei den beiden besser überschaubaren kleinen Arten konservativere und progressivere Züge mosaikartig abwechseln. Alle vier Arten haben Spezialisierungen erfahren, Degeneration liegt nicht vor. Die Evolution des *C. cretensis* läßt sich vom Mindel-Glazial (?) bis ins Holozän verfolgen. Sie macht deutlich, daß im Zuge einer geringen Größenminderung auch eine durchgreifende Abänderung des Geweihs vom maximalen Vierender in der Kaló-Choráfi-Fauna zum maximalen Achtender in der Grida-Avláki-Fauna eingetreten ist. *C. cerigensis* hat ein maximal zehneindiges Geweih anderen Baustils hervorgebracht. — AZZAROLIS Ansicht, *C. cretensis* sei aus einem Megaceriden hervorgegangen, wird widerlegt. — Die Entstehung getrennter Arten beruht auf der räumlichen Isolierung von Kreta einerseits und Kasos-Karpathos andererseits infolge tektonischer Ereignisse im Jungtertiär. Da der Hirsch von Rhodos nicht mit *Candiacervus* identisch ist, wird vermutet, daß die als biogeographische Grenze erster Ordnung bekannte „Ägäislangenseinkung“ identisch ist mit einem Grabenbruch, der vom Golf von Suez bis zum Golf von Thessaloniki reicht.

2. Abstract

From the eastern mediterranean islands of Crete, Kasos and Karpathos, four pleistocene stag species are described and compared, which are closely related and can be traced back to the same Tertiary root. They are all classified in the genus of *Candiacervus* gen. nov. Indigenous to Crete were a small species, *C. cretensis* (SIM.), and a middlesized species, *C. rethymnensis* n. sp. Also, a small species, *C. cerigensis* n. sp., and a middlesized species, *C. pigadiensis* n. sp., appeared during the Pleistocene on Kasos and Karpathos. The morphological analysis shows, that in the two more easily surveyed smaller species, more conservative and more progressive traits alternate in a mosaic-like way. All four species have gone through specialisations, degeneration is not present. The evolution of *C. cretensis* can be traced from the Mindel-glacial (?) to the Holocene. This shows clearly, that in the process of slight decrease in size, a thorough modification of the antlers from the maximum two prongs per beam in the Kaló-Choráfi-fauna to the maximum four prongs per beam in the Grida Avláki-fauna occurred. *C. cerigensis* produced maximal five prongs per beam and in a different style. AZZAROLIS opinion, that *C. cretensis* arose from a megaceride, is disproved. The origin of separate species is due to the spatial isolation of Crete on the one hand, and Kasos-Karpathos on the other hand, owing to tectonic events during the later Tertiary. Since the stag of Rhodos is not identical with *Candiacervus*, the "longitudinal Aegaeen depression", known as a first-rank biogeographic border, is presumed to be identical with a graben reaching from the Gulf of Suez to the Gulf of Thessaloniki.

3. Einleitung

Seit SIMONELLIS Publikation (1907) über *Anoglochis cretensis*, einen kleinen Hirsch pleistozänen Alters von der Insel Kreta, ist über dessen systematische Stellung noch keine Klarheit erzielt worden. Meinungsverschiedenheiten gab und gibt es vor allem darüber, ob es sich, wie SIMONELLI meinte, um einen altertümlichen Typus mit Anklängen an tertiäre Hirsche oder um einen \pm degenerierten Hirsch handelt, der von Riesenhirschen herzuleiten ist. Diese letzte Auffassung hat zuerst AZZAROLI (1953, 1961) vertreten, und die späteren Autoren sind ihm — zumindest anfangs — gefolgt.

Beweise für die Richtigkeit der einen oder anderen Auffassung konnten nur auf dem Wege über die Aufhellung der Stammesgeschichte erzielt werden. Deshalb verschaffte ich mir Aufsammlungen unterschiedlichen geochronologischen Alters, die zumindest phylogenetische Trends sichtbar machen. Außerdem war ich bemüht, Kenntnisse über die Hirsche von benachbarten Inseln zu erwerben, um daraus eventuell weitere Hinweise zur Klärung der Problematik zu gewinnen.

In der Tat stellte sich heraus, daß die Hirsche von Kasos und Karpathos mit den kretischen eng verwandt sind, während der einzige von Rhodos bisher ergrabene Cervide nicht zu dieser Sippe gehört. Dabei zeigte sich sogleich, daß trotz der nahen Verwandtschaft wohl niemand auf den Gedanken einer Ableitung von Megaceriden gekommen wäre, wenn die Form von Kasos-Karpathos zuerst beschrieben worden wäre, denn die Geweihe dieser Tiere schließen derartige Vermutungen von vornherein aus.

Meine im Laufe von zehn Jahren ergrabenen Materialien liefern ein anschauliches Modell für Mosaikentwicklung einer ursprünglich einheitlichen Art, die sich nach Separation ihres Territoriums in endemische Formen aufspaltet. Zwar läßt sich bisher nur die jüngste Geschichte des kleinen kretischen Hirsches direkt belegen, etwa vom Mindel-Glazial bis ins Holozän, jedoch gibt es recht zuverlässige Anhaltspunkte dafür, daß dieser Entwicklungsprozeß mindestens 6 Millionen Jahre gedauert hat.

Die folgenden Ausführungen werden zeigen, daß SIMONELLI grundsätzlich recht hatte: „*Anoglochis*“ *cretensis* SIM. ist eine tertiäre Reliktform, deren ursprüngliche Charaktere im Laufe der Zeit durch Anpassung an einen fixierten und damit unentrinnbaren Lebensraum (Insel) überdeckt wurden. Sieht man von der nunmehr beweisbaren Größenminderung ab, so erscheinen alle erworbenen Merkmale als Spezialisierungen und nicht als Regressionen oder gar Degenerationen. Das Tier hat in guter Harmonie zu seiner Umwelt bis in historische Zeit ausgedauert, und sein Ende war kein „Aussterben“, sondern Ausrottung durch den Menschen.

Da, wie gesagt, die stammesgeschichtlichen Wurzeln der nahe verwandten Hirsche von Kreta, Kasos und Karpathos in noch unbekanntem miozänen

Vorfahren zu suchen sind, die damals ein gemeinsames Areal innehatten, und eine Beziehung zu irgendwelchen jüngeren festländischen Hirschen vollkommen ausgeschlossen erscheint — also auch zu dem Genus *Anoglochis* (bzw. *Anaglochis*, vgl. SIGOGNEAU) —, muß ein neues Genus errichtet werden. Deshalb schlage ich für diese ostmediterrane Sippe den Namen *Candiacervus* gen. nov. vor.

Typus-Art: *Candiacervus cretensis* (SIMONELLI).

Diagnose: Plesiometacarpale Cervinae von mittlerer bis zwerghafter Größe, vermutlich ohne Afterzehen. Ethmoidallücken und Tränengruben am Schädel entweder fehlend oder sehr schwach entwickelt. Zähne hypsodont. Augensprosse des Geweihs in mindestens 5 cm Abstand vom Petschaft, Rose orad \pm lippenförmig verlängert. Achsenskelet relativ lang und kräftig.

Verbreitung: Bisher bekannt von Kreta, Kasos und Karpathos, eventuell auch von Amorgos (KUSS, 1973). Geochronologisch belegt vom Mindel-Glazial (?) bis ins Holozän, wahrscheinlich bis ins Mittelmiozän zurückreichend.

Derivatio nominis Candia, ital. = Kreta.

Nach SIGOGNEAU (1960) hatten CROIZET & JOBERT unterschieden zwischen Hirschen mit nahe der Basis abzweigender 1. Sprosse (= Subgenus *Cataglochis*) und solchen, bei denen die 1. Sprosse von der Basis Abstand hält (= Subgenus *Anaglochis*). LYDEKKER gibt die Nomina in der Schreibweise *Catoglochis* und *Anoglochis* wieder. Er weist auch darauf hin, daß die Genus- und Artnamen bei CROIZET & JOBERT (1928) nur auf den „original covers“ erschienen und der Text niemals veröffentlicht worden sei. (Mir war dieser Tafelband leider nicht zugänglich.) Gegen den Einspruch DEPÉRETS (1884) hält LYDEKKER das erwähnte Gliederungsprinzip für gerechtfertigt und ordnet dem Genus *Anoglochis* drei Arten zu: *A. ardeus* CROIZET & JOBERT, *A. sedgwicki* (FALCONER) und *A. tetracerus* (DAWKINS). HEINTZ (1970) unterstellt diese Arten den Genera *Arvernoceros* und *Eucladoceros*. Nach dieser Arbeit gewinne ich den Eindruck, daß die Schreibung „*Anaglochis*“ eine sekundäre Schreibweise ist, die auf POMEL (Catal. méthodique) zurückgeht.

4. Die Hirsche von Kreta

Während des Pleistozäns waren auf Kreta zwei Hirscharten heimisch: *Candiacervus cretensis* (SIM.) und *Candiacervus rethymnensis* n. sp. Die zweite Art wird hier erstmals beschrieben. Alles, was in meiner ersten unkritischen Faunenliste (1965) in den Gruppen Cervicornia und Cavicornia aufgrund von Angaben früherer Autoren aufgeführt werden mußte, reduziert sich auf diese beiden Spezies. Cavicornia hat es im Pleistozän auf Kreta nicht gegeben, wie ich heute weiß.

4.1. *Candiacervus cretensis* (SIMONELLI)

Synonymie

- 1907 *Anoglochis cretensis*. — SIMONELLI, Mamm., quat.
 1929 *Cervus (Eucladoceros) creticus*. — VAUFREY, Eléphants nains.
 1953 *Megaceros cretensis*. — AZZAROLI, La sistemática.
 non 1957 *Megaceros cretensis* SIM. — COMASCHI CARIA, Resti di Cervi.
 1960 *Cervus cretensis*. — SIGOGNEAU, Etude.
 1965 *Megaceros cretensis* (SIMONELLI). — KUSS, Pleist. Säugetierfauna.
 1969 *Cervus cretensis*. — KUSS, Kasos (Nur das Nomen).
 1971 *Megaloceros cretensis*. — SONDAAR, Paleozoogeography.

Holotypus: Bisher nicht festgelegt. Ein Lectotypus sollte aus dem Material SIMONELLIS bestimmt werden.

Locus typicus: Karstspalte bei Grida Avláki (vgl. Kuss, 1970).

Stratum typicum: Grida-Avláki-Stufe (vgl. Kuss, 1970), wahrscheinlich Riß/Würm-Interglazial.

Verbreitung: Bekannt vom Mindel-Glazial (?) bis in historische Zeit auf der Insel Kreta.

Diagnose: Kleine Art des Genus *Candiacervus* von rund 0,55 m Schulterhöhe. Schnauze kurz, aber etwas länger als bei *C. cerigensis*. Foramina supraorbitalia weit. Ethmoidallücken maximal 10 mm lang, Tränengruben sehr schwach oder fehlend. Geweih im Laufe des Jüngeren Pleistozäns in Abwandlung begriffen vom Vierender zum Achtender. Stangen erwachsener Tiere \pm verplattet.

4.1.1. Die Erhaltung des Fundgutes im Grida-Avláki-Niveau

1965 habe ich berichtet, daß das Knochenmaterial vom Kaló Choráfi² im allgemeinen vorzüglich erhalten ist. Beeinträchtigung durch Transport ließ sich nicht nachweisen. Bemerkenswert war eine Anzahl von Situsfunden. An den jüngeren Fundstellen ist dies stellenweise anders. Situsfunde fehlen hier generell. Deshalb dürften die Skelete schon vor der Einbettung gänzlich zerfallen gewesen sein. Das konnte entweder vor dem Transport im Karstsystem auf dem Lande geschehen oder bei der Verfrachtung durch Wasser.

Einen Hinweis liefern ungewöhnlich rauhe, dünne und zerbrechliche Hirschknochen, die sich besonders häufig an den Fundstellen Mawro Muri IV, VI und VII fanden². Sie erweckten zunächst den Eindruck, als handele es sich hier um krankhafte Veränderungen. Herr Professor BOESSNECK in München, den ich um Rat fragte, vermittelte mir freundlicherweise Auskünfte fachkundiger Kollegen.

² Fundstellenverzeichnis vgl. Kuss 1970.

Herr Privat-Dozent Dr. DÄMMRICH von der FU Berlin konnte mit Hilfe von Schlifflern ermitteln, daß Rauigkeiten und Ausdünnung der Compacta postmortal entstanden sind und pathologische Ursachen zweifelsfrei ausschließen.

Häufig an den Knochen zu beobachtende Löcher, die in keiner Beziehung zur Anatomie der Knochen stehen, diagnostizierte Herr Professor Dr. PEUS von der FU Berlin als „ganz evident und über allen Zweifel erhaben“ exogene Erscheinungen, die „so gut wie sicher“ auf „einen Polychaeten aus der Gattung *Polydora* (Fam. Spionidae)“ zurückgehen. „Die Bohrlöcher zeigen eindeutig alle Merkmale, die für die Bohrtechnik der Polydoren charakteristisch sind.“ In einigen Fällen werden auch Bohrschnecken in die Urheberschaft einbezogen.

Diese Auskünfte, für die ich den genannten Herren herzlich danken möchte, stellen klar, daß das Fundgut in direkten Kontakt mit dem Meerwasser gekommen ist. Das scheint allerdings nur in bestimmten, eng begrenzten Horizonten der Fall gewesen zu sein. Eine mehr oder weniger fortgeschrittene Zerstörung auf der Landoberfläche wird dadurch nicht ausgeschlossen. In einigen Fällen läßt sich sogar beobachten, daß ein Teil des Knochens, der offenbar im Sediment steckte, nicht beeinträchtigt wurde, während der andere den zerstörenden Kräften ausgesetzt war. Weder am Kaló Choráfi noch an anderen, älteren Fundstellen habe ich derartiges je gesehen.

4.1.2. Fundbeschreibung

Der Schädel (Tafel 1, Figuren a—c, Abb. 1, Figuren a, b)

Grundlage der Beschreibung bilden drei männliche (Nr. 1—2, 5) und zwei weibliche (Nr. 3—4) Schädel aus der Höhle Gerani westlich von Rethymnon (Kuss, 1973, S. 58).

Auffälligste Merkmale bei beiden Geschlechtern sind:

- Einknickung der Stirnfläche zwischen den Orbiten,
- rasche Verjüngung der Schnauze zwischen Orbiten und Foramina infraorbitalia,
- schwach ausgebildete Tränengruben,
- minimal entwickelte Ethmoidallücken.

Während bei *C. elaphus* und beispielsweise auch bei *Megaloceros giganteus* der orale Schädelteil von der Schnauzenspitze bis zum vorderen Orbitalrand beträchtlich länger ist als die aborale Partie, liegen bei *C. cretensis* die Verhältnisse genau umgekehrt. (Über Einzelheiten der Schädelproportionen unterrichtet Tabelle 1.) Die Praemaxillaria sind relativ kompakt und schließen auf der Gaumenseite eng zusammen. Ebenso stellt der Kontakt mit den Supramaxillaria und Nasalia eine feste Verbindung dar. Die Nasalia grei-

fen im Bereich der Ethmoidallücken relativ weit nach lateral aus; ein Kontakt zu den Lacrimalia scheint jedoch nicht zu bestehen. Der erwähnte Knick auf den Frontalia vollzieht sich in der vorderen Hälfte dieser Knochen. Nur in einem Falle (Nr. 1) erhebt sich die Sutura frontalis als leicht erhöhter Kamm über seine Umgebung. Während bei den weiblichen Schädeln der frontale Abschnitt der Orbitalumrandung laterad nur geringfügig aufwärts umbiegt, zeigen die männlichen Schädel eine kräftige Erhöhung, der im Bereich der Foramina supraorbitalia eine ebenso kräftige Eintiefung (= Sulcus supraorbitalis) vorausgegangen ist. Die Foramina supraorbitalia erreichen

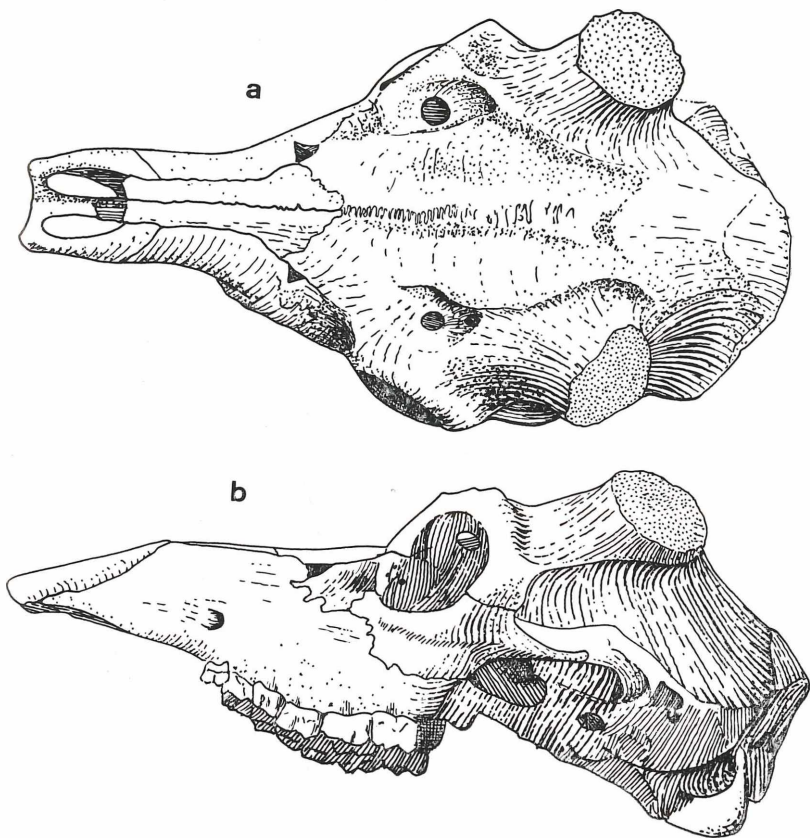


Abb. 1: *Candiacervus cretensis* (SIM.), Schädel eines erwachsenen Männchens von Gerani IV/Kreta. Im Hinterhauptsbereich zahlreiche Defekte. a = Stirnseite, b = Lateralseite. 1:2.

Durchmesser bis zu 8 mm; sie sind annähernd rund, jedoch können Größe und Form schon am gleichen Schädel wechseln. Am aboralen Ende des Sulcus supraorbitalis findet sich jeweils ein weiteres, jedoch wesentlich kleineres Foramen. Im hinteren-äußeren Teil der Frontalia entspringen bei den Männchen die Rosenstöcke. Diese richten sich nach rückwärts-auswärts. Ihre Basis ist markiert durch Knochenleisten, die an den oberen Augenhöhlenrändern sehr kräftig beginnen, um dann aboral unter Abschwächung mediad herumzubiegen und in Höhe des Rosenstockhinterrandes in einem Höcker auf der Frontoparietalnaht zu enden. — Im Gegensatz zu dem 1965 (Kuss, S. 309) beschriebenen Scheitelbein aus dem Kaló Choráfi weist an den hier in Rede stehenden Schädeln keiner eine Spur von Parietalöffnungen auf. Es mag sein, daß sie entweder sehr selten sind oder man darin einen phylogenetisch bedingten Abbau zu sehen hat.

Das Hinterhaupt bildet bei allen fünf Stücken eine verschmolzene Knochenplatte. Eine Protuberantia occipitalis externa scheint in ihrer unterschiedlichen Stärke ohne Rücksicht auf das Geschlecht zu variieren. Obwohl männliche Schädel ein erheblich breiteres Hinterhaupt aufweisen als weibliche, halten sich andererseits die Unterschiede in den Proportionen von Hinterhauptshöckern und Foramen magnum in engen Grenzen. Infolge regelmäßiger Beschädigung läßt sich über die Ausbildung des Proc. jugularis nichts Definitives aussagen. Bemerkenswerte Abweichungen im Vergleich zu *C. elaphus* scheinen nicht zu bestehen.

Maxillare und Zygomaticum auf der lateralen und Frontale auf der medialen Seite umrahmen das Lacrimale unter Freilassung einer sehr viel kleineren Ethmoidallücke, als sie moderne Cerviden besitzen. Das Lacrimale weist rechteckigen Umriss auf. Der Sulcus praeorbitalis, Sitz des Antorbitalorgans, ist allgemein nur sehr schwach entwickelt. In diesem engen Rahmen scheinen individuelles Alter und Geschlecht über den Grad der Eintiefung zu entscheiden, denn die beiden älteren Männchen verfügen über relativ ausgeprägte Gruben, während sie einem jungen Weibchen gänzlich fehlen. Dasselbe gilt für ein junges Männchen. Bei dem individuell ältesten Schädel eines Weibchens ist nur eine seichte Grube vorhanden. Von den jederseits zwei Foramina lacrimalia liegt das untere kurz vor, das obere auf dem Orbitalrand. Eine dazwischengeschaltete Knochenprotuberanz, wie sie bei *C. elaphus* vorhanden ist, scheint auch beim kretischen Tier die Regel zu sein; bei *C. elaphus* liegen beide Foramina jedoch auf dem Orbitalrand und untereinander. Mit der schwachen Ausbildung der Antorbitalgruben mag es zusammenhängen, daß bei *C. cretensis* Maxillare und Zygomaticum unter dem hinteren Drittel der Grube in fast senkrechter Linie zusammenstoßen, während sich bei *C. elaphus* ein Keil des Zygomaticums weit nach vorn vorschiebt. Auch in der unteren Orbitalumrandung besteht ein nennenswerter Unterschied zwischen beiden: Bei *C. elaphus* fällt das Zygomaticum in recht

gleichmäßigem Verlauf gaumenwärts ab; bei *C. cretensis* hingegen entsteht durch scharfes Einknicken eine ausgeprägte Knochenleiste, die auf den aboralen Orbitalrand übergreift und ihn absolut stärker erscheinen läßt als am relativ viel größeren *C. elaphus*. Das gilt insbesondere für die männlichen Schädel. Der Arcus zygomaticus zeigt bei *C. cretensis* im oralen Abschnitt eine leichte Abwärtsbiegung, die *C. elaphus* fehlt. Die Nebenöffnung des Meatus temporalis zur Schläfengrube liegt bei *C. cretensis* noch auf dem Proc. zygomaticus des Temporale und deshalb nahezu horizontal; bei *C. elaphus* ist sie mehr schräg gestellt und aboral versetzt. Die Felsenbeinpyramide zeigt eine Reihe von Unterschieden zwischen beiden verglichenen Arten, die eine spezielle Bearbeitung erfahren sollten.

Auch auf der Gaumenseite fällt zunächst auf, daß keiner der *cretensis*-Schädel eine Caninus-Alveole enthält. Selbst bei den männlichen Hirschen wurde der Zahn also nicht mehr angelegt. Entsprechend der stärkeren Schnauzenverschmälerung von *cretensis* sind die Oberkieferzahnreihen stärker gekrümmt. Der Vomer endet nicht, wie bei *elaphus*, hinter, sondern vor dem Hamulus des Pterygoids. Das Tuber maxillare bleibt an Stärke gegenüber *elaphus* beträchtlich zurück.

Über Unterkiefer und Gebiß habe ich 1965 ausführlich berichtet, so daß hier auf Einzelheiten verzichtet werden kann.

Diskussion des Schädels

Zunächst sind einige Korrekturen an meinen Ausführungen von 1965 (S. 310), die auf ungleich schlechterem Schädelmaterial basierten, anzubringen.

Der Proc. zygomaticus des Frontale verbindet sich nicht „ \pm vertikal“ mit dem Proc. frontalis des Zygomaticum, wie ich damals vermutete, sondern in gleicher Weise horizontal wie bei *C. elaphus*.

Meine damals angekündigte spezielle Untersuchung des Innenohres von *cretensis* wurde zwar ins Werk gesetzt, sie scheiterte jedoch daran, daß mein Material auf dem Wege zu den mir persönlich nicht bekannten Spezialisten in Verlust geriet. Ob das Hörvermögen des Kretahirsches tatsächlich beschränkt war, wie es die morphologische Variabilität der Innenohrkapseln anzudeuten schien, möchte ich heute eher bezweifeln.

Das jetzt vorliegende Fundgut widerlegt auch meine frühere Vermutung vom Vorhandensein nur eines einzigen Foramen lacrimale.

Bestätigung findet hingegen mein damaliger Verdacht, daß die Ossifikation des Schädels keineswegs so gering war, wie AZZAROLI festgestellt zu haben glaubte. Besonders die männlichen Schädel weisen außerordentlich kräftigen Knochenbau auf.

In der Frage des Vorhandenseins oder Fehlens von Ethmoidallücken besteht ein scheinbarer Widerspruch zur früheren Darstellung. Gab es an dem

Tabelle I: Schädelmaße*

	<i>C. elaphus</i>			<i>C. cretensis</i>			Kasos**	
	I	II	III	IV	I	II		
Basilarlänge	320	194	—	—	—	—	—	—
Profillänge	350	222	—	—	—	—	—	—
Kleine Schädellänge (Basion — P ²)	210	140	133	127	ca. 210	—	—	—
Basiskranialaxis (Basion — Hermon)	85	—	56	58	—	—	—	—
Gesichtslänge (Nasion — Prosthion)	191	100	—	—	—	—	—	—
Maullänge (Prosthion — For. infraorb.)	120	62	—	—	—	—	—	—
Mediane Stirnlänge (Nasion — Opisthokran.)	173	123	118	112	122	—	—	—
Entorbitalstirnlänge	167	124	110	113	97	—	—	—
Ectorbitalstirnlänge	136	109	91	95	71	—	—	—
Sagittale Länge des Stirnbeins (Nasion — Bregma)	106	73	68	57	45	—	—	—
Mediane Länge d. Parietalia (Bregma-Lambda)	67	—	42	45	—	—	—	—
Länge der Nasenbeine (Nasion — Rhinion)	120	± 64	—	—	—	—	—	—
Länge der Infraorbitalbrücke	82	46	49	44	—	—	—	—
Mediane Gaumenlänge	212	± 116	—	—	—	—	—	—
Größte Maxillarlänge	141	80	—	—	—	—	—	—
Mediane Länge des Gaumenbeins	35	22	19	± 27	—	—	—	—
Länge der Backzahnreihe	105	63	67	63	63	—	—	66
Orbitallänge	50	34	31	30	—	—	—	—
Längsdurchmesser des Foramen magnum	28	19	16	19	—	—	—	—
Größte Schädelbreite	145	116	96	95	—	—	—	—
Innere Augenbreite	92	68	60	61	—	—	—	—
Größte Breite der Nasenbeine	40	26	22	28	—	—	—	—
Gaumenbreite vor den Molaren	84	60	57	60	56	—	—	58
Hinterhauptsbreite am Otion	96	± 85	76	74	—	—	—	74
Breite der Hinterhauptskondylen	66	54	43	43	—	—	—	—
Breite des Foramen magnum	28	± 23	19	20	—	—	—	19

* Maße nach DUERST.

** Bei den Schädeln von Kasos handelt es sich um *C. cretensis*

Material aus dem Kaló Choráfi Hinweise dafür, daß die Lücken zumeist geschlossen waren, so belegt das chronologisch jüngere Fundgut diese Öffnungen ohne Ausnahme. AZZAROLI galt es als sicher, daß die Ethmoidalfissuren „reduziert“ worden seien. Leider läßt sich nicht überblicken, auf welche Argumente der Autor sich bei dieser Feststellung stützte, denn die vorhandenen Hinweise aus dem kretischen Material sprechen eher für das Gegenteil, daß nämlich die ursprünglich geschlossene Knochendecke sich an dieser Stelle zu öffnen begann.

1965 übersah ich noch nicht, daß es unzulässig war, AZZAROLIS Aussage über den Grad der Hyperostosis am Unterkiefer des Kretahirsches anhand des Kaló-Choráfi-Materials in Abrede zu stellen. AZZAROLI hatte recht mit der Feststellung, daß sein Unterkiefer-Material „nicht die charakteristische Hyperostosis der Megaceriden“ aufweist, denn sie ist, wie ich jetzt weiß, bei Tieren der Grida-Avláki-Fauna tatsächlich nicht vorhanden. In der Kaló-Choráfi-Fauna tritt sie jedoch in der 1965 geschilderten Weise auf. Es handelt sich also um eine zeitbedingte Erscheinung, die offenbar im Zusammenhang steht mit dem Nahrungsangebot. Auch der Elefant der Kaló-Choráfi-Fauna liefert entsprechende Hinweise (Kuss, 1965).

Die genauere Kenntnis des *cretensis*-Schädels gibt AZZAROLI weitgehend recht in der Feststellung, daß es „bei dem kleinen Hirsch von Kreta keinerlei primitive Züge gibt“, er sei „im Gegenteil hoch entwickelt“. Die relativ hypsodonten Zähne weisen sich ganz eindeutig als progressive Entwicklung aus. Auch die eingeknickte Stirn und die kurze, vorn stark verjüngte Schnauze können nicht als archaische Züge gedeutet werden. In der Wertung der schwach entwickelten Ethmoidallücken und Lacrimalgruben bin ich jedoch anderer Ansicht als AZZAROLI.

Das Geweih

Seit meinem ersten Bericht über den Kretahirsch (1965) hat sich die Dokumentation der Geweihe beträchtlich erweitert, so daß ergänzende Mitteilungen notwendig sind.

Die apodiktische Feststellung AZZAROLIS (1952), der Kretahirsch sei ein stark verzweigter Megaceride mit reduziertem Geweih, verführte mich anfänglich zu der Annahme (KUSS & MISONNE, 1968, S. 58), daß die Fauna vom Kaló Choráfi jünger sein müsse als diejenige von Grida Avláki, weil die Geweihe vom Kaló Choráfi einfacher gebaut sind. Im Zuge weiterer Untersuchungen stellten sich jedoch Widersprüche zu dieser Deutung ein, die mich 1970 veranlaßten, die Einstufung umzukehren. Mit Sicherheit kann ich heute feststellen, daß

- in der überschaubaren Entwicklung des Kretahirsches die phylogenetische Tendenz nicht auf Vereinfachung, sondern auf Komplizierung des Geweihs gerichtet ist,

— somit keine Degeneration eines modernen, sondern die progressive Evolution eines altertümlichen Geweihs vorliegt.

Da das Geweih des Hirsches vom Kaló Choráfi hinreichend bekannt ist, kann ich mich auf den Geweihtypus der Grida-Avláki-Fauna beschränken. Zum Verständnis sei noch vermerkt, daß alle Geweihe in Fundstellen des Stavrós-Niveaus dem Kaló-Choráfi-Typus folgen, soweit ich beobachten konnte.

Beschreibungen und/oder Abbildungen von Geweihen der Grida-Avláki-Stufe liegen bereits vor von SIMONELLI (1907), AZZAROLI (1961), KUSS (1969), Abb. 2) und ACCORDI (1972).

Abgesehen von Unregelmäßigkeiten beim Althirsch kann man sagen, daß im Stavrós- und Kaló-Choráfi-Niveau je zwei, im Grida-Avláki-Niveau bis zu vier Enden pro Stange ausgebildet wurden. Aus der Fülle meines Materials läßt sich folgende Entwicklung ableiten (Abb. 2):

Stadium 1³, Spieß: Einfache Stange ohne Verzweigung (Abb. 2, Fig. b). Sie ist in der Regel leicht S-förmig gebogen und besitzt runden bis ovalen Querschnitt. Anstelle einer Rose findet sich am proximalen Ende ein \pm deutlich markierter Kranz von Knochenperlen, die sich mitunter auf das proximale Viertel der Stange ausbreiten können. Solche Stücke haben überraschende Ähnlichkeit mit Spießern von *Capreolus*. Das Stangenende kann spitz oder stumpf ausgebildet sein. Dabei möchte ich jedoch die Einschränkung machen, daß stumpfe Enden eventuell nicht mehr den ursprünglichen Zustand repräsentieren. Das Petschaft ist gegen den Rosenstock etwas uhrglasförmig vorgewölbt.— In diesem Stadium hatte der Rosenstock eine Länge von etwa 30 mm. Er war, ähnlich wie bei *Capreolus*, schräg nach rückwärts gerichtet. Der Gabelungswinkel öffnete sich nur minimal. — Diesem Stadium möchte ich noch einen Spieß zuordnen, bei dem sich terminal bereits eine Gabel andeutet (Abb. 2, Figur b₁).

Stadium 2, Stange mit Augensprosse: Mit ihm ist die normale Entwicklung der Geweihe vom Kaló Choráfi bereits abgeschlossen (Abb. 2, Figur a, c). Für die Tiere der Grida-Avláki-Fauna ist es ein Durchgangsstadium. Trotz gleicher Endenzahl fällt auf, daß die Stangen der jüngeren Stufe meist gerundeten, die der Kaló-Choráfi-Fauna überwiegend ovalen Querschnitt haben. Das Petschaft ist im allgemeinen etwas konkav. Die Rose besitzt ihre deutlichste Ausprägung durch Perlen in der aboralen Hälfte. Die orale Hälfte wölbt sich lippenartig vor. Dieses Merkmal, das für den Kretahirsch

³ Die Gruppierung nach „Stadien“ der Geweihausformung und die Unterscheidung von „Nebenformen“ geschieht nach rein typologischen Gesichtspunkten. Zuordnung zu Lebensjahren ist noch nicht möglich. Es wäre denkbar, daß die „Nebenformen“ in den normalen Geweihzyklus hineingehören. — Der Ausdruck „Augensprosse“ wird hier rein morphologisch angewendet.

so außerordentlich signifikant ist, muß im Zusammenhang mit der starken Neigung der Stangen nach rückwärts-auswärts gesehen werden. Durch die Vorwölbung war der Rosenstock auf der Stirnseite gut geschützt. — Die Augensprosse teilt die Stange fast ausnahmslos in einen kürzeren proximalen und einen längeren distalen Abschnitt. Sie hat meist ovalen Querschnitt mit senkrecht gerichtetem längerem Durchmesser und bildet mit dem rückwärts gebogenen freien Stangenteil etwa einen rechten Winkel. Das freie Stangenende läßt außer der erwähnten Krümmung nach rückwärts zumeist auch eine Umbiegung zur Mediane hin erkennen. In diesem Entwicklungsstadium erreichte der Rosenstock ausweislich des Petschaftes bereits Durchmesser bis zu 20 mm. Zahlreiche Schädelfragmente erlauben die Feststellung, daß Rosenstöcke dieser Stärke die Höhe von 10 mm noch überschritten. — An der Fundstelle Mawro Muri III² traf ich eine auffällige Häufung dieses Geweihstadiums an. — Gelegentlich mischen sich unter Stücke des geschilderten Typus auch solche, die große Ähnlichkeit mit Geweihen vom Kaló Choráfi haben. — Wie im Stadium 1 kommt auch im Stadium 2 als Seltenheit bereits ein fortschrittlicherer Typus vor, bei dem die Stangen in zwei Spitzen enden (Abb. 2, Figur c₁).

Stadium 3, Stange mit Augen- und Rücksprosse: In der einfachsten Form bildet das Stangenende hier eine kurz-zinkige Gabel mit annähernd gleich-

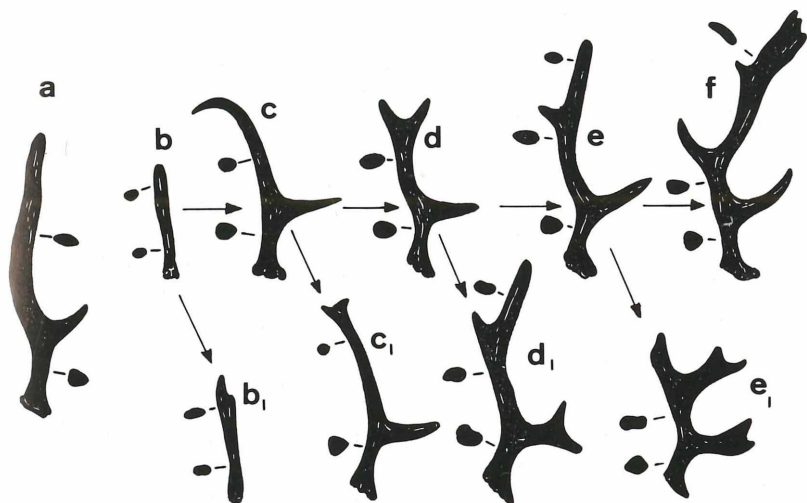


Abb. 2: Geweihentwicklung des *Candiacervus cretensis* (Sim.). a = Stange eines erwachsenen Hirsches der Kaló-Choráfi-Stufe. b–f = Entwicklungsstadien in der Grida-Avlaki-Stufe. b₁–e₁ = „Nebenformen“.

langen Spitzen (Abb. 2, Figur d). Die Augensprosse ist leicht gebogen und auf der Medialseite etwas konkav. Im gleichen Sinne wendet sich die vordere Endsprosse. Alle Querschnitte ab der Augensprossenbasis weisen schwache mediolaterale Verplattung auf. — In Abb. 2, Figur e, bleibt der Hinterzacken der morphologischen Rücksprosse \pm unverändert, während sich der Vorderzacken stark verlängert und die Rolle der Stangenachse übernimmt. Dabei verplattet der mittlere Stangenabschnitt stärker als in der vorigen Phase (Abb. 2, Fig. d). Gelegentlich ändert dieses Bild in der Weise ab, daß die vordere Endsprosse schräg nach vorn abknickt und die Hintersprosse die Richtung der Stangenachse fortsetzt. In seltenen Fällen kann die Augensprosse eine Gabel bilden (Abb. 2, Figur d₁).

Stadium 4, Stange mit Augensprosse und 2 Rücksprossen: Die Endphase der Geweientwicklung des Kretahirsches wird in Abb. 2, Figur f, skizziert. Hier erhält die vordere Endsprosse weiteren Zuwachs, der i. a. die Stangenachse fortsetzt. An seiner Basis entsteht eine zweite Rücksprosse. Die vollendete Ausgestaltung erreicht die Stange auf Tafel III, Figur a. Hier fasert die Stangenachse auf in drei Spitzen, von denen die hintere am längsten ist. Eine zweite schmiegt sich nach vorn eng an, während die dritte sich deutlich ausgliedert. Mit dieser Ausbildung tritt eine ausgeprägte Verplattung ein, wodurch gewisse Ähnlichkeit zu *Dama* oder *Megaceros* entsteht. Im Kaló-Choráfi-Niveau, in dem das Augensprossenstadium bereits das Ende der Entwicklung darstellte, setzte auch die Verplattung bereits früher ein. — Abweichungen vom Normalfall treten auch in diesem Stadium auf. So zeichnet sich beispielsweise die in Abb. 2, Figur e₁, dargestellte Stange aus durch Augensprossengabelung und Beibehaltung der abgeknickten Vordersprosse des Stadiums 3, die aber wiederum aufspaltet.

Läßt sich die Geweientwicklung in der geschilderten Weise trotz aller Vielfalt einigermaßen klar überschauen, so finde ich keinen geeigneten Ansatz, um die verschiedenen Stadien auf bestimmte Lebensalter zu verteilen. Eine gewisse Wertung ergibt sich bereits aus Abb. 2, in der ich die „Normalentwicklung“ von den „Nebenformen“ zu trennen versuchte. — Vom Rothirsch ist hinreichend bekannt, daß individuelles Alter, individuelle Anlage und Umwelt auf die Ausgestaltung des Geweihs Einfluß nehmen und die theoretisch gültige Regel eines zusätzlichen Endenpaares pro Jahr in vielfältiger Weise modifizieren können. An dem fossilen Material befindet sich der Bearbeiter einstweilen in einer aussichtslosen Situation. So führte auch der Versuch, auf den Rosenstöcken „Jahresringe“ zu ermitteln, zu keinem Ergebnis. — In der Tat erscheint es recht fraglich, ob die hinsichtlich ihrer Größe sehr unterschiedlichen Spieße alle gleiches individuelles Alter haben oder ob nicht vielmehr — angesichts der geringen Endenzahl des Kretahirsches — zwei oder drei Generationen von Spießern geschoben wurden. Dasselbe gilt für die übrigen Stadien und Phasen. Trotz aller Unterschiede im Durchmesser von Rose und Stange ist es doch überraschend, daß die

Höhe zwischen Petschaft und erster Rücksporse nur in ziemlich geringen Grenzen schwankt. Vergleicht man mit den Geweihen vom Kaló Choráfi, bleibt ferner die Gesamtlänge trotz der zunehmenden Ausgestaltung etwa die gleiche.

4.1.3. Das Extremitätenskelet

wurde schon früher ausführlich beschrieben (Kuss, 1965). Deshalb beschränke ich mich jetzt auf zwei Gesichtspunkte, die erst nach Kenntnis verschieden alter Populationen sichtbar werden, nämlich auf

- die Größenabnahme und
- das Problem der Verwachsungen zwischen Fußwurzel und Mittelfuß.

In Abb. 3 stelle ich die Längenmaße von Metacarpalia und Matatarsalia des Kretahirsches, geordnet nach der Länge, in Kurven dar. Trotz unterschiedlicher Anzahl der Meßwerte, die sich natürlich an der Zahl der zur Verfügung stehenden Knochen orientiert, zeigt sich, daß die Metapodien

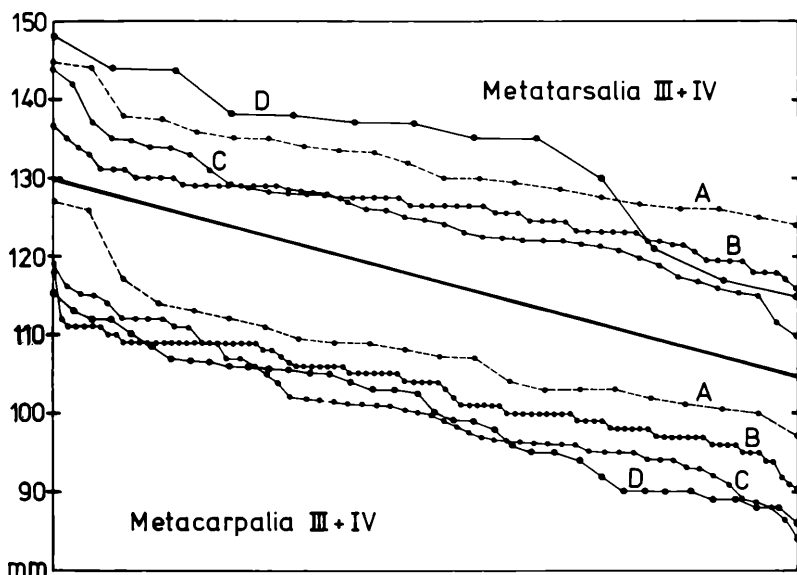


Abb. 3: Diagramm der Längenvariabilität von Metacarpalia und Metatarsalia. Die Stücke sind der Größe nach geordnet; jeder Punkt entspricht einer Messung. — A = *C. cretensis* vom Kaló Choráfi. B = *C. cretensis* aus der SIMONELLI-Cave. C = *C. cretensis* aus mehreren Höhlen westlich Rethymnon. D = *C. cerigensis* von Karpathos. (Vgl. Text S. 63—64).

vom Kaló Choráfi um einige Millimeter länger sind als diejenigen aus der Grida-Avláki-Fauna. Damit ist zum ersten Male bewiesen, was bisher nur vermutet wurde, daß nämlich eine Größenabnahme in der Zeit stattgefunden hat.

Dank der Grabungstätigkeit meines langjährigen Mitarbeiters Ch. TSIKALAS, die er im Auftrag der Stadt Rethymnon durchführte, liegt inzwischen auch eine relativ reichhaltige Aufsammlung von Metapodien aus einer einzigen Höhle vor. Dabei handelt es sich um jene Höhle, die ACCORDI (1972) & Mitarbeiter „SIMONELLI-Cave“ getauft haben, obwohl SIMONELLI in ihr nicht gegraben hat, sondern an anderer Stelle. Die anhand dieses Materials erstellte Längenkurve weist gleichmäßigeren Verlauf und geringere Extremwerte auf. Der Unterschied kann wohl nur dadurch erklärt werden, daß entgegen meiner Annahme die Fundstellen westlich von Rethymnon, die ich bisher für zeitgleich im Sinne meiner Altersgliederung hielt, eben doch nicht einheitlich sind. Um dies zu demonstrieren, habe ich die Kurve C nicht korrigiert. Bei der Überprüfung ergibt sich, daß z. B. die Fundstelle Panajia II, an der auffällig viele Geweihe vom Kaló-Choráfi-Typus zutage kamen, auch die höchsten Metapodienwerte geliefert hat. Andererseits gehören Jerani III-IV und Skaleta zu einem jüngeren Faunentyp, für den ich 1973 die Bezeichnung „Skaléta-Fauna“ vorgeschlagen habe. Es könnte sich jedoch herausstellen, daß andere Fundlokalitäten nicht ganz einheitlich sind und höhere Lagen des Profils jünger sind als tiefere. Um darüber Klarheit zu gewinnen, bedarf es gezielter Grabungen.

Vergleicht man nun die verlässlichen Werte vom Kaló Choráfi und der SIMONELLI-Cave, so ergibt sich für das Metatarsale eine Längenminderung von 6—8 mm, für das Metacarpale von etwa 3 mm. Wegen der deutlichen Abweichung des Kasoshirsches wird man diesen Unterschied nicht unbeachtet lassen dürfen. Offensichtlich vollzog sich im Zuge der Größenabnahme eine Angleichung in den Längen von Vorder- und Hinterextremitäten. Abnahme der Sprungkraft und damit der Schnelligkeit scheint die Konsequenz der veränderten Bewegungsmechanik zu sein. Mit dem Fehlen von Verfolgern, die zu schneller Flucht nötigen, läßt sich die Umkonstruktion zwanglos erklären.

Vorteile für die Bewegung in langsamer Gangart sehen LEINDERS & SONDAAR (1973) in dem Verschmelzungsprozeß von Knochen der Fußwurzel und Mittelfuß bei „*Cervus cretensis*“ und anderen Artiodactyla. Pathologische Einflüsse schließen sie aus.

Nun hatte ich schon 1965 einige Beispiele solcher Verwachsungen beim Kretahirsch beschrieben und abgebildet. Zweifelloser pathologischer Ursprungs ist der Verschmelzungskomplex in Tafel VI, Figur 3, jener Publikation. Einer Zuschrift von Herrn Dr. BAY/Basel verdanke ich die Kenntnis, daß es sich hier um ein „typisches Gorham-Bild“ (GORHAM'sche Krankheit) handelt.

Verwachsungen, wie ich sie damals in Tafel VI, Figur 4, abgebildet habe, dürften dem Beispiel entsprechen, das LEINDERS & SONDAAR in Tafel I, Figur C 1—3, vorstellten. Herr Professor Dr. J. BOESSNECK, Direktor des Instituts für Palaeoanatomie in München, bestätigte mir nach Übersendung entsprechenden Materials, daß es sich um eine Erkrankung handelt, die unter der Bezeichnung „Spat“ (Arthropatia chronica ancylopoetica) besonders von Hauspferden bekannt ist. Dazu führt er aus: „Der Spat ist eine Überlastungserscheinung. Das häufigere Vorkommen an Skeletten von männlichen Tieren kann mit der stärkeren Belastung der Geweihträger zusammenhängen. An sich tritt Spat bei Wildtieren nur ausnahmsweise auf.

Der Spat könnte also durchaus eine Begleiterscheinung einer degenerativen Größenminderung sein.“ (Frl. briefl. Mitt. vom 17. 11. 1967.)

Es hat also den Anschein, als würde ein ursprünglich pathologisch bedingter Effekt allmählich erblich und zum bewegungsmechanischen Vorteil. Jedoch wird dieser Verdacht von dem mir bisher vorliegenden Material nicht gedeckt, weil Spat in der Kaló-Choráfi-Fauna häufiger auftritt als in der jüngeren Grida-Avláki-Fauna. Allerdings ist nicht auszuschließen, daß die Kaló-Choráfi-Fauna insofern nicht vergleichbar ist, als sie offenbar besonders ungünstigen ökologischen Verhältnissen unterworfen war.

Unter Hunderten von aufgesammelten Phalangen des *C. cretensis* befindet sich keine, die sich als Glied von A f t e r z e h e n deuten ließe. Der Verdacht, daß *C. cretensis* — und vielleicht auch die übrigen Gattungsglieder — keine Afterzehen mehr ausgebildet haben, wird bestärkt durch eine Anzahl von Situsfunden aus dem Kaló Choráfi. Obwohl hier selbst die Sesamoide überliefert sind, fehlen Elemente der Afterzehen generell.

4. 2. *Candiacervus rethymnensis* n. sp.

Synonymie:

1905 „horns and teeth of o deer“ — BATE, Four and a half month etc., S. 196 (Fundstelle „Kutri or Phalasarna“).

?1907 „Bovide“. — SIMONELLI, Mammiferi quaternari etc.

?1965 „Bovide?“ — KUSS, Eine pleistozäne Säugetierfauna etc., S. 342.

1967 „der bisher stärkste kretische Cervide“. — KUSS, Pleistozäne Säugetierfunde etc., S. 209, Taf. I, Fig. 2 (Unterkieferfragment mit P₄—M₂ fragm.). Das Stück wurde später nachpräpariert.

1970 *Cervus* sp. — KUSS, Abfolge und Alter etc., S. 74.

1973 *Cervus* sp. — KUSS, Die pleistozänen Säugetierfaunen etc., S. 50.

H o l o t y p u s: Rechtes Metacarpale III + IV, Tafel IV, Figur o. Sammlung des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Universität Freiburg i. Br.

L o c u s t y p i c u s Fundstelle Mawro Muri IV, westlich Rethymnon/Kreta (Kuss, 1970, Abb. 1, Text S. 77).

Stratum typicum: Grida-Avláki-Fauna (Kuss, 1970), wahrscheinlich Riß/Würm-Interglazial.

Derivatio nominis: Benannt nach der Bezirkshauptstadt Rethymnon/Kreta, aus deren Umgebung der überwiegende Teil der Dokumente herrührt.

Diagnose: Cervide, der *Candiacervus cretensis* (SIMONELLI) morphologisch ähnlich, jedoch um 1/3 bis 1/2 größer ist. Backenzähne mit kräftigem Innencingulum, z. T. mit Basalpeiler. Geweih des erwachsenen Hirsches im Normalfall nur mit Augensprosse. Metapodien in den Proportionen mehr *Cervus*-artig als bei *C. cretensis*. — Weitaus seltener als *C. cretensis*.

4.2.1. Beschreibung des Fundgutes

Die *Metacarpalia* zeichnen sich gegenüber *C. cretensis* aus durch gestreckteren, schlanken Bau, der ihnen elaphines Aussehen verleiht. In den Details kehrt sich die Ähnlichkeit eher um, indem die *cretensis*-Ähnlichkeit überwiegt. — Der sehr flache Sulcus auf der Koaleszenznaht beginnt auf der Dorsalseite unterhalb der proximalen Gelenkfläche in Höhe des auffällig schwach entwickelten durchbohrenden Kanals; distad setzt er sich unter teilweiser Abschwächung fort bis zum Foramen nutricum und darüber hinaus. Vor dem Foramen findet keine Eintiefung statt, wie sie für *C. elaphus* charakteristisch ist. Unvergleichlich schwächer fällt auch die für cervine Hirsche typische „Aushöhlung“ (STEHLIN, 1928) der Volarseite aus. Infolgedessen besitzt die Diaphyse an der Stelle ihres größten dorsovolaren Durchmessers (dicht unterhalb der Kontaktstelle Mc IV/V) größere Breite als Dicke. Dasselbe gilt für *C. cretensis*, während sich bei *C. elaphus* die Proportionen umkehren. Eine Artikulationsfläche, wie sie am Metacarpalcanon des Rot- und Maltahirsches für das Mc V vorhanden ist, fehlt beiden kretischen Cerviden. Auch in der Ausgestaltung der proximalen Gelenkflächen für die *Carपालia* besteht Übereinstimmung bei den Kretahirschen und entsprechende Abweichung gegenüber den anderen genannten. Der in Dorsalansicht deutlich erkennbare stufenförmige Abfall von der medialen zur lateralen *Carपालfacette* bei *elaphus* fehlt den kretischen Stücken weitgehend gemeinsam. In den morphologischen Einzelheiten des distalen Teils der *Mcc* gleichen sich wiederum die beiden Kretahirsche und weichen von den anderen ab: Im proximodistalen Versatz der beiden Zehengelenkswalzen; der Zwischenrollenausschnitt greift dorsoproximad auf die Gelenkswalzen über; alle Bandgruben sind relativ seicht.

Die morphologische Analyse führt also zu dem zunächst überraschenden Ergebnis, daß trotz der durch Größe und Schlankheit bedingten Ähnlichkeit zu elaphinen Hirschen im Detail eine engere Verwandtschaft der kretischen Hirsche sichtbar wird.

Material: 1 Mc dext., 1 Mc sin., je 1 rechtes prox. und dist. Fragment.

Obwohl die Dokumentation dürftiger ist, legen die *Metatarsalia* eher noch größere Gemeinsamkeiten der kretischen Formen an den Tag. Wird das Kanonenbein von *C. elaphus* durch die leistenförmige Wölbung der lateroplantaren Kante charakterisiert, so fehlt dieses Merkmal beiden kretischen Hirschen. Die Plantarfläche ist nur schwach gefurcht bis glatt. Entsprechend geringfügig erweist sich der dorsale Höhenunterschied zwischen den Anteilen von Mt III und IV, und der Längssulcus fällt flacher aus. Vielleicht gibt es im letzten Detail gewisse Varianten. Am Diaphysenfragment, das einem starken männlichen Tier angehörte, nähern sich die dargestellten Verhältnisse dorsal mehr *C. elaphus*, plantar fehlt die Längsfurche jedoch vollständig. — Auf der proximalen Gelenkfläche ist die Facette für das Os tarsale primum besonders klein wie bei *C. cretensis* und weicht dadurch von *elaphus* ab. Für das distale Ende gelten dieselben Übereinstimmungen mit *cretensis* und Abweichungen von *elaphus* wie bei den Mcc.

Material: 2 prox. Fragmente dext., 2 distale Fragmente dext. et sin., 1 juv. Diaphyse sin.

An weiteren Extremitätenresten stehen mir zur Verfügung: 1 Femur (dext.), 1 Radius (dext.), 1 Phalanx I und 1 Phalanx II. Einige weitere Stücke befinden sich im Britischen Museum (Nat. Hist.) und Rathaus Rethymnon. Diese Reste sind einwandfrei auf den großen Cerviden festzulegen. Bei anderen, deren Größe entweder für kleine Vertreter des großen oder große Vertreter des kleinen Hirsches sprechen könnte, versagt auch die morphologische Analyse bei der Entscheidung, denn es stellt sich heraus, daß auch Radius, Femur und Phalangen praktisch nur durch die Größe unterscheidbar sind. Bei den langen Röhrenknochen fällt die geringe Krümmung der Diaphyse auf. Das Femur verfügt auf der Medioplantarseite in Höhe der Fossa plantaris in voller Übereinstimmung mit *C. cretensis* einen ausgeprägten Bandhöcker; der Trochanter minor ist zur Medialseite gerückt und daher von der Seite kaum sichtbar. Im Querschnitt ergibt sich eine gerundet-rechteckige Form des Schaftes, die bei *C. elaphus* wegen einer ausgeprägten Längskante mandelförmig gestaltet ist.

Da Schädel am kretischen Material allgemein schlecht erhalten sind, fällt es auch besonders schwer, entsprechende Dokumente für *Cervus rethymnensis* auszumachen. Ein aborales Calvarium-Fragment aus der Nähe von Fundstelle Gumbes III (Kuss, 1970), das im Brandungsbereich lag, könnte ein solcher Repräsentant sein. Die wenigen zuverlässig abnehmbaren Maße verdeutlichen die Größe im Vergleich zu *cretensis*:

	<i>rethymnensis</i>	<i>cretensis</i>
— Halbe Schädeldachbreite (Sagittalnaht bis Außenkante der Rose)	72	57
— Breite des Rosenstocks	38	30
— Hinterrand des Sulcus supraorbitalis sagittal bis Hinterhauptsrand	103	86 mm

Weder im Verlauf der Profillinie noch in Gestalt und Richtung der Rosenstöcke vermag ich nennenswerte Unterschiede zu *cretensis* zu entdecken.

Von der Fundstelle Mawro Muri IV (Kuss, 1970, Abb. 1) stammt ein linker Unterkieferast von auffälliger Stärke. Die Gesamtlänge (Symphysenvorderrand bis Aboralrand) mag etwa 200 mm betragen haben. Weitere Maße: Länge $P_2-M_3 = 86,5$; Kieferhöhe unter $M_2 = 34,5$; Kieferbreite unter $M_2 = 17,6$; Länge des Diastems = 38,6 mm. — Der Symphysenbereich ist kräftig und über 30 mm lang. Da die Zähne stark abgekaut sind, kann über deren Höhe nichts gesagt werden.

Ein isolierter I_1 sin. von Gerani I (Tafel II, Figur c—d), der wegen seiner Größe aus dem Rahmen fällt, belegt trotz eingeleiteter Abkautung starke Hypsodontie. Er übertrifft sogar das I_1 -Fragment, das ich 1965 auf S. 325 abgebildet habe. (Vielleicht gehört dieses überhaupt zur gleichen Art.) In frischem Zustand muß die Kronenhöhe 23 mm übertroffen haben. Sie beträgt im gegenwärtigen Zustand 22 mm, die Breite 14,2 mm. Die Innenseite der Krone weist eine Längsfurche auf, wie ich sie 1965 (S. 324) schon von *cretensis* erwähnt habe. Jedoch bin ich heute im Zweifel, ob deren Entstehung, wie ich damals meinte, auf seitliche Überlappung beider I_1 zurückzuführen ist. Es wird sich eher um Abnutzungsspuren handeln, die beim Ausrupfen von Gras in der Zahnlucke entstanden. Die Dicke an der Kronenbasis mißt 10,3 mm. Im Gegensatz zu *cretensis* ist keine Spur eines lingualen Cingulums erkennbar.

Ein Oberkieferfragment mit P^2-P^4 (Lg. = 38,4 mm) zeichnet sich durch hohe Zahnkronen aus. So beträgt die Höhe der Außenwand von P^4 trotz leichten Defekts noch über 19 mm. Alle Zähne weisen scharf markierte Vertikalfurchen an den Außenseiten und kräftige Basalbänder an den Innenseiten auf.

Eine weitere Zahnreihe ($P^2-M^3 = 76,9$ mm) von Grida Avláki möchte ich unter Vorbehalt auf den großen Hirsch beziehen.

Anläßlich der Beschreibung des Geweihmaterials vom Kaló Choráfi (1965) habe ich bereits mein Erstaunen über die scheinbare Größenvariation ausgedrückt: „... kann man sich zunächst gar nicht vorstellen, daß alle zu einer Art gehören sollen.“ Da die dort gefundenen Geweihe, gleichgültig ob groß oder klein, im Grundtypus alle einfach und gleichförmig gebaut sind, blieb nichts anderes übrig, als sie nach damaligem Kenntnisstand alle der gleichen Art zuzuordnen, zumal der Verdacht auf das Vorkommen von zwei Arten nicht zwingend war.

Im Grida-Avláki-Niveau mit den entwickelteren Geweihen von *cretensis* fällt die Unterscheidung leichter: Die großen Geweihe folgen immer dem voraufgegangenen konservativen Typus, bestehend aus Stangen mit alleiniger Augensprosse. Da liegt es natürlich nahe, zuerst an zurückgesetzte

Altersgeweihe zu denken. Diese Möglichkeit ist in der Tat nicht restlos zu widerlegen. Dagegen spricht aber vor allem, daß Rosenstockdurchmesser von 45 mm, wie ihn die auf Tafel III, Figur c, gezeigte Stange aufgrund ihres Petschaftes besessen haben muß, auf den kleinen Schädeln von *cretensis* einfach keinen Platz gefunden haben können. Während Altersgeweihe sich in der Regel durch Vielfalt auszeichnen, scheint für die Geweihe von *C. rethymnensis* eher streng gesetzmäßiger Aufbau zu herrschen: Die nach rückwärts-auswärts sich neigende Stange erfährt über der Augensprosse zunächst einen leichten Knick nach abwärts-auswärts, um im Abstand von etwa 100 mm in einem weiteren Knick die über der Rose eingeschlagene Richtung wieder aufzunehmen. Durch ganz allmähliches Einwärtsbiegen nähern sich die (niemals ganz vollständig erhaltenen) Enden wieder der Medianebene. Solche kapitalen Stangen dürften über einen halben Meter Länge erreicht haben.

Dabei stellt sich heraus, daß die kräftigste Stange zugleich auch am stärksten verplattet ist. Bei *C. cretensis* bedeutet Verplattung, wie wir gesehen haben, Entwicklungshöhepunkt und nicht Abbau.

Selbstverständlich sollte man erwarten, daß auch die Jugendstadien der Geweihentwicklung im Fundgut enthalten sind. Wahrscheinlich findet die auffällige Unterschiedlichkeit in der Länge der Spieße so ihre natürlichste Erklärung. Deshalb ordne ich den längsten Spieß (Länge: 250 mm) *C. rethymnensis* zu.

Trotz des geschilderten Konservatismus in der Geweihbildung bleibt zu betonen, daß die lippen- oder pantoffelartige Vorwölbung der Rose, die für *C. cretensis* so charakteristisch ist, auch bei *C. rethymnensis* vorkommt und damit die enge Verwandtschaft beider Formen unterstreicht. Aber eben diese Ähnlichkeit ist es wiederum, die eine Unterscheidung beider Formen so außerordentlich erschwert.

Tabelle II: Maße für *C. rethymnensis*

R a d i u s	
Größte Länge	204 mm
Proximale Breite	+ 35,2
Kleinste Diaphysenbreite	22,4
Durchmesser Diaphyse (+ Ulna)	17,7
Distale Epiphysenbreite	36,2
Breite der Carpalgelenkfläche	32,8
F e m u r	
Größte Länge	240 mm
Größte Breite d. prox. Epiphyse	61,6
Craniocaudaler Durchmesser des Caput	26,0
Geringste Breite d. Diaphyse	22,4
Geringster Durchmesser d. Diaphyse	25,5
Größte Breite der Condylen	53,1
Größter Durchmesser d. dist. Epiphyse	73,0

Metapodien	Mc dext.	Mc sin.	Mc dext.	Mc dext.	Mt sin.
Größte Länge	185,0	193,0	—	—	—
Größte Breite d. prox. Epiphyse	29,8	29,8	31,6	26,5	—
Durchmesser d. prox. Epiphyse	21,6	21,1	22,2	26,5	—
Kleinste Breite d. Diaphyse	16,5	18,3	19,3	15,5	18,7
Größter Durchmesser d. Diaphyse	15,8	16,5	—	—	16,0
Größter Durchmesser d. dist. Gelenkwalze	19,5	20,4	—	—	23,0
Größte Breite der dist. Epiphyse	31,0	32,4	—	—	33,4
Phalangen	Phal. I		Phal. II		
Größte Länge	47,7		33,6		
Größte proximale Breite	19,4		17,3		
Größte distale Breite	18,7		14,8		
Größter proximaler Durchmesser	23,9		22,1		
Größter distaler Durchmesser	14,8		19,0		

4.2.2. Diskussion

D. BATE (1905) war schon aufgefallen, daß im Fundgut der kretischen Höhlen gelegentlich „two species of ruminants“ enthalten waren. Sie unterschied zwischen „Antilope“ und „Hirsch“. Nachdem ich Gelegenheit hatte, ihre Aufsammlungen in London zu studieren, bin ich sicher, daß die vermeintliche Antilope *C. cretensis* und der Hirsch *C. rethymnensis* entsprechen (Kuss, 1966).

Ohne das Material von SIMONELLI aus eigener Anschauung zu kennen, vermute ich, daß der erwähnte inedite „Bovide“ — ebenso wie der von mir (Kuss, 1965) signalisierte — sich in Wahrheit auf schwer bestimmbare Reste des *C. rethymnensis* bezieht. Bestimmungsschwierigkeiten dieser Art sind ja wohl bekannt. Boviden finden sich auf Kreta frühestens in neolithischen Komplexen. Höchstwahrscheinlich hat sie der Neolithiker vom Festland mitgebracht.

Ohne eine Identifizierung zu wagen, habe ich in anderem Zusammenhang bereits einen Beleg für *C. rethymnensis* publiziert (Kuss, 1967, Tafel I, Figur 2; hier Tafel III, Figur e). Das Stück ist Repräsentant der jüngeren Stavrós-Stufe mit *Kritimys* und *Hippopotamus creutzburgi parvus* (Kuss, 1975), also beträchtlich älter als die Dokumente aus dem Raum von Rethymnon. Deshalb ist seine bisher unübertroffene Größe gegenüber geochronologisch jüngeren wohl kaum zufallsbedingt, sondern Ausdruck der Erwartung, daß auch *C. rethymnensis* im Laufe der Zeit eine Größenminderung erfahren hat. Größenmäßig am nächsten kommt ihm ein Unterkieferfragment von Gumbes IV:

Stavrós: Länge M₂ bis einschließlich Vorderlobus M₃ = 51,3 mm,
 Gumbes IV: Länge M₂ bis einschließlich Vorderlobus M₃ = 47,8 mm.

Morphologisch besteht völlige Übereinstimmung in der Hypsodontie der Backenzähne bei relativ schmalen Grundriß und im Besitz von Basalpilelern

am Eingang der Quartäler. Damit würde *C. rethymnensis* vom Jüngeren *Kritimys*-Niveau bis in das Jüngere *Mus-minotaurus*-Niveau belegt sein.

Die relative Seltenheit der Funde insgesamt läßt vermuten, daß der große kretische Hirsch gegenüber *C. cretensis* eine Minderheit bildete.

Angesichts der geringen Stückzahl, die bisher keine Vorstellung über die natürliche Größenvariation vermittelt hat, ist es mitunter schwierig, die beiden kretischen Formen exakt zu trennen, zumal die morphologische Unterscheidung nicht in allen Teilen des Skelets deutlich wird.

Am klarsten differieren die Metapodien, denn sie sind rund ein Drittel länger und besitzen deshalb eine wesentlich größere Ähnlichkeit mit *Cervus elaphus* als diejenigen von *C. cretensis*. Alle anderen Reste jedoch— soweit sie belegt sind — machen die Entscheidung weitaus schwieriger. Legen die Metapodien den Verdacht eines weiten taxonomischen Abstandes zwischen *cretensis* und *rethymnensis* nahe, so zeugen die übrigen Reste eher für sehr nahe Verwandtschaft. Bevor ich darangegangen bin, das gesamte Fundgut auf die eventuelle Zugehörigkeit zur Spezies *C. rethymnensis* zu überprüfen, habe ich lange und vergeblich versucht, die Metapodien an eines der bekannten altweltlichen Genera anzuschließen. Es wäre in der Tat auch sehr unwahrscheinlich, daß die Metapodien mit den übrigen auffällig großen Resten nicht in Verbindung gebracht werden dürften.

Wie problematisch die Unterscheidung im Einzelfall sein kann, beweist das Mißgeschick SIMONELLIS, als er aufgrund eines 131 mm langen Metacarpale zu der Feststellung gelangte, die Metacarpalia und Metatarsalia von *Anoglochis cretensis* hätten „fast völlig gleiche Länge“. Wie Abb. 3 zeigt, ist unter meinen Materialien nicht ein einziger Metacarpus von *cretensis*, der diese Länge erreicht. Sollte es sich um ein Metacarpale von *C. rethymnensis* handeln, wäre es allerdings wiederum ungewöhnlich kurz.

In *Candiacervus rethymnensis* besaß Kreta also während des Pleistozäns eine zweite Hirschart, die *C. cretensis* nahe verwandt, aber weitaus seltener war. Erste Hinweise sprechen dafür, daß auch *C. rethymnensis* im Laufe der Zeit verzweigte. Dieser Prozeß scheint jedoch entweder langsamer verlaufen zu sein als bei *C. cretensis* oder später eingesetzt zu haben. Auf diese Problematik werde ich später zurückkommen (Kapitel 8). Die geringere Größenabnahme wäre demnach als Konservativismus zu deuten. Dafür sprechen auch die einfacher gebauten Geweihe.

5. Die Hirsche von Kasos

Über die pleistozänen Hirsche von Kasos habe ich bereits 1969 berichtet. Seither ist kein neues Material hinzugekommen. Ein Vergleich der Schädel mit *C. cretensis* stand jedoch noch aus, weil von Kreta damals nur sehr

schlecht erhaltene Dokumente vorlagen. Inzwischen hat sich die Dokumentation verbessert (Tabelle I).

Aus dem Vergleich ergibt sich, daß im Rahmen der durch Erhaltungsmängel abgesteckten Möglichkeiten nahezu vollständige Übereinstimmung mit *C. cretensis* festgestellt werden kann. Dies gilt sowohl für die Größe wie auch für morphologische Einzelheiten wie Zähne, Ethmoidallücke und Tränengruben.

Da von Karpathos bisher keine auch nur annähernd vollständigen Schädel vorliegen, Geweih und Körperskelet der kleinen Arten von Kasos und Karpathos aber völlig identisch sind, darf man die Übereinstimmung des Schädels mit hoher Wahrscheinlichkeit auch auf den kleinen Hirsch von Karpathos übertragen. Umgekehrt füllt das viel umfangreichere Material von Karpathos auch Kenntnislücken bei den Hirschen von Kasos aus.

Aufgrund dieser Identität dürfte der Artbestand auf Kasos derselbe wie auf Karpathos gewesen sein: *Candiacervus cerigensis* n. sp. und *Candiacervus pigadiensis* n. sp. Die letztere Art ist verkörpert in den auffällig großen Geweihen, über die ich 1969 berichtet habe. Damals sah ich jedoch noch keinen zwingenden Grund, um das Fundgut auf zwei Arten zu verteilen.

Zwischen den Fundlokalitäten von Karpathos und Kasos besteht insofern ein Unterschied, als die fossilen Reste auf Kasos in einem fossilen Dünen-sandstein liegen, auf Karpathos hingegen in normalen Karstsedimenten. Es könnte deshalb sein, daß die Lokalität von Kasos tatsächlich etwas jünger — nämlich in das Würm-Glazial — einzustufen ist, wie ich damals schon vermutet habe. Angesichts der jungen Tektonik in dieser Inselflur können Kriterien dieser Art allerdings leicht zu Trugschlüssen führen.

In einem Punkt muß ich mich korrigieren: Die 1969 ausgesprochene Erwartung, der Kasoshirsch repräsentiere wahrscheinlich ein fortgeschritteneres Entwicklungsstadium der Geweihe als das von *C. cretensis*, das sich auf Kreta an den jüngsten (damals noch nicht bekannten) Repräsentanten ebenfalls vollzogen haben könne, hat sich nicht erfüllt. Auf Kreta ist die Geweihentwicklung anders verlaufen.

6. Die Hirsche von Karpathos

Von Karpathos signalisierte ich 1967 einen kleinen, *C. cretensis* nahestehenden Hirsch. Das damals erreichbare Material war dürftig, weil die Fundstelle nahe Pigadia als einzige bekannt war und wenig erbrachte. Im gleichen Jahr veröffentlichten SONDAAR & BOEKSCHOTEN ein Unterkieferfragment von der gleichen Stelle. Eingehende Nachsuche führte zu besseren Erfolgen. Dabei war ich bestrebt, Fundstellen verschiedenen Alters zu finden, um wenigstens einen Teil der stammesgeschichtlichen Entwicklung dieses Hir-

sches sichtbar machen zu können. In dieser Hinsicht erhielt ich keine eindeutigen Ergebnisse.

Das gesamte Fundgut besteht überwiegend aus Hirschresten und in geringer Zahl aus Plastron-Fragmenten einer Schildkrötenart. Elefant und Flußpferd fehlen. Mit einiger Sicherheit darf man schließen, daß sie Karpathos nicht erreicht haben.

6.1. Die Fundstellen

An der Nordostküste der Halbinsel Patella, östlich bis südöstlich Pigadia, fand ich vier solcher Stellen. Nur die südlichste von ihnen, die Höhle Kandilia, erwies sich als lohnend. Sie liegt innerhalb von gelb- bis rosafarbenen Dolomiten mit roten Hornsteinen, die auf der geologischen Karte von CHRISTODOULOU als Oberkreide bezeichnet sind und der adriatisch-ionischen Zone zugerechnet werden. Ich halte sie für Gesteine der Olonós-Pindos-Gruppe im Sinne von KUSS & THORBECKE (1974).

Die Höhle Kandilia hat stollenartige Form. Sie ist etwa 15 m lang, 4—5 m breit und 6 m hoch. Ihr Boden liegt so wenig über dem Meeressniveau, daß er bei unruhigem Wetter vom Meer erreicht wird. Teile sind ständig von Wasser bedeckt. Beim Eindringen in den Boden trifft man sofort auf Wasser. Die Gewinnung des Fundgutes glich deshalb eher einem Fischzug als einer Grabung.

Wände und Decke der Höhle sind von Bohrmuschellöchern bedeckt, die sich in diesem Küstenabschnitt bis 110 m über NN erstrecken (Kuss, 1973, S. 59). In der Annahme gleichen Alters für die Bohrmuschellöcher auf Kreta und Karpathos halte ich auch die Höhlensedimente und damit die Fauna für altersgleich. Dem widerspricht jedoch die Tatsache, daß auf Kreta in der Regel Faunen von Grida-Avláki-Alter im Karst von Neogengesteinen gefunden werden. Andere tektonische Verhältnisse könnten auf Karpathos für diese Abweichung verantwortlich sein.

Drei weitere Fundstellen enthalten vielleicht ältere Faunen:

a) Höhle 250 m nördlich Kap Tragopíma nördlich der Bucht von Pigadia, ca. 150 m über NN. Sie liegt in Tripolitza-Kalk. Rote Sedimente vor dem Höhleneingang enthalten Hirschreste.

b) Höhle am Südrand der Bucht von Levkóu auf der Westseite der Insel. Die Stelle ist knapp 3 km vom Dorf Mesochóri entfernt. Der Höhleneingang liegt ca. 70 m über NN in angeblich jurassischem Tripolitza-Kalk. Obwohl der Fels Bohrmuschellöcher enthält, sind diese im Höhleninneren nicht zu erkennen. In einer der Höhlenwände stecken Hirschreste.

c) Karstspalte 5 m unterhalb der Straße Apéri-Mesochóri, ca. 1,5 km südwestlich Mesochóri, 200 m über NN. Die Spalte ist gefüllt mit Rot-sedimenten, in denen Hirschreste vorkommen.

Alle drei Fundstellen weisen ungewöhnlich große Höhenlage über NN auf und enthalten sehr verhärtete Karstfüllungen. Der Verdacht auf höheres Alter als bei den Stellen südwestlich Pigadia gründet sich allein auf die Erfahrung, daß harte Matrix und größere Höhenlage oftmals auch höheres Alter bedeuten. Die Funde selbst können diesen Verdacht weder bestärken noch widerlegen. So fehlt es denn auf Karpathos einstweilen an gesicherten älteren Fundstellen, die Einblick in den Evolutionsablauf gewähren würden.

6.2. *Candiacervus cerigensis* n. sp.

(Tafel III, Figur f; Tafel IV, Figuren c, e, i, m, q; Abb 4)

Synonymie

pars 1969 „jüngere Entwicklungsstufe des *Cervus cretensis*“. — Kuss, Säugetierfauna der Insel Kasos, S. 175, Abb. 1, Figuren a—k (non Figur l).

H o l o t y p u s : Linke Geweihstange mit 5 Enden (Tafel III, Figur f).

L o c u s t y p i c u s : Höhle Kandilia auf Karpathos, 1,5 km südöstlich Pigadia.

S t r a t u m t y p i c u m : Wahrscheinlich Riß/Würm-Interglazial.

D e r i v a t i o n o m i n i s : Cerigo, ital. = Karpathos.

Diagnose

Cervide, der *Candiacervus cretensis* in Größe und Skelettbau sehr ähnlich ist. Geweih stärker gefurcht und nicht verplattet, mit maximal 5 Enden pro Stange, Endenzuwachs monopodial, Rose oftmals weniger deutlich lippenförmig verlängert. Schnauze kürzer, Vorderextremität kürzer und kräftiger, Hinterextremität länger und schwächer als bei *C. cretensis*.

6.2.1. Fundbeschreibung

Komplette Schädel liegen nicht vor. Mehrere Reste, überwiegend aus der Frontoparietalregion, und ein Hinterhaupt bezeugen die Übereinstimmung mit dem Schädel des Kasoshirsches. Die Rosenstöcke sind in der Jugend mehr nach rückwärts, mit zunehmendem Alter mehr nach auswärts gerichtet. Eine Abweichung gegenüber dem Schädel von *cretensis* besteht in einer häufigen, jedoch nicht generell auftretenden Eindellung im Schnittpunkt von Sutura parietalis und Pfeilnaht. Zahlreiche Gefäßöffnungen in anscheinend regelloser Verteilung durchbohren äußerlich Parietale und Frontalia.

Wie gewöhnlich sind auch hier die Unterkiefer am oralen und aboralen Ende beschädigt. Im Corpus fällt das Vorkommen von extrem schlanken Stücken auf. Zwei Öffnungen des Foramen mentale sind die Regel. Vergleicht man Unterkiefer gleicher Backenzahlänge aus der kretischen Grida-Avláki-Fauna mit solchen von Karpathos, so erweist sich die Diastemlänge

bei den letzteren regelmäßig als fast um einen cm kürzer. (Genauere Messungen sind wegen der Schwierigkeit, im Bereich der Frontzähne exakte Meßpunkte festzulegen, nicht durchführbar.) Es besteht also die Wahrscheinlichkeit, daß die Schnauzenlänge des Karpathoshirsches spezifisch etwas kürzer ist als bei *C. cretensis*.

Daß die Frontzähne nicht gefunden wurden, liegt wohl in den mißlichen Grabungsverhältnissen begründet. Obere Backenzähne treten gegenüber unteren zahlenmäßig zurück. Alle Molaren mit Einschluß der Prä- und Milchmolaren weisen volle Übereinstimmung mit jenen von *C. cretensis* auf. Beim Vergleich der Zahnlänge P_2 — M_3 bleibt der Karpathoshirsch mit einem Durchschnitt von 74,9 mm (16 Exemplare) gegenüber 78,8 mm (14 Exemplare) bei *C. cretensis* aus der Grida-Avláki-Stufe etwas zurück.

Die Geweihe⁴ bilden einen bemerkenswerten Kontrast zur fast völligen Übereinstimmung von Schädel und Zähnen der kretischen und karpathischen Hirsche. Auf den ersten Blick erscheint die Geweihkonstruktion gänzlich verschieden. Bei genauerem Hinsehen mildern sich die Unterschiede durch zwei Gemeinsamkeiten:

- Auch das Geweih des Karpathoshirsches weist schräg zu den Stangenachsen liegende und oral lippenförmig vorgezogene Rosen auf.
- Wie auf Kreta haben die Geweihe recht unterschiedliche Größe. Dies resultiert aber, wie sich herausstellen wird, aus der Existenz einer zweiten, größeren Art.

Der wichtigste Unterschied liegt in der Tatsache begründet, daß der kleine Karpathoshirsch im Normalgeweih eine höhere Endenzahl erreicht und überdies weitaus weniger zur Verplattung der Stangen neigt als der kretische. Das erreichbare Maximum scheint bei fünf Enden pro Stange zu liegen. Die erkennbare Fähigkeit zur Ausbildung von Kronen dürfte sich auf die große Art beschränken. Die Analyse der individuellen Geweihentwicklung führt zu der Einsicht, daß die Mehrendigkeit vom vierten Kopf

⁴ Schrammenartige Querfurchen, die an den Geweihen der kretischen Hirsche im *Mus-minotaurus*-Niveau häufig auftreten, finden sich an karpathischen Geweihen nur selten (z. B. Abb. 7, Fig. d, links oben). 1969 habe ich diese Furchen als Spuren menschlicher Einwirkung gedeutet. SUTCLIFFE (1973) gibt neuerdings eine andere Erklärung: Es soll sich um Marken handeln, welche die Hirsche durch Benagen der Stangen selbst hervorgebracht haben. Ursache sei wahrscheinlich der Mangel an gewissen Spurenelementen, besonders an Phosphor. Wenn das zuträfe, was ich nicht ausschließen will, wäre es im Sinne der auf S. 68 angesprochenen Problematik wiederum recht verwunderlich, weshalb gerade der Karpathoshirsch als Bewohner der weitaus kleineren Insel weniger Schwierigkeiten in der Deckung seines Bedarfs an Spurenelementen gehabt und deshalb nur selten der Osteophagie gefrönt haben soll.

an auf anderem Wege erreicht wird als bei *cretensis*, indem das Monopodium konsequent erhalten bleibt.

Ausgehend von der Annahme, daß in Übereinstimmung mit *C. cretensis* die Stangenlänge ab dem zweiten Kopf nur begrenzt zunimmt und größere Abweichungen der größeren Art zuzuweisen sind, würde sich aus der verwirrenden Vielfalt jenes Bild der Stangenentwicklung herauskristallisieren, wie ich es in Abb. 4 darstelle:

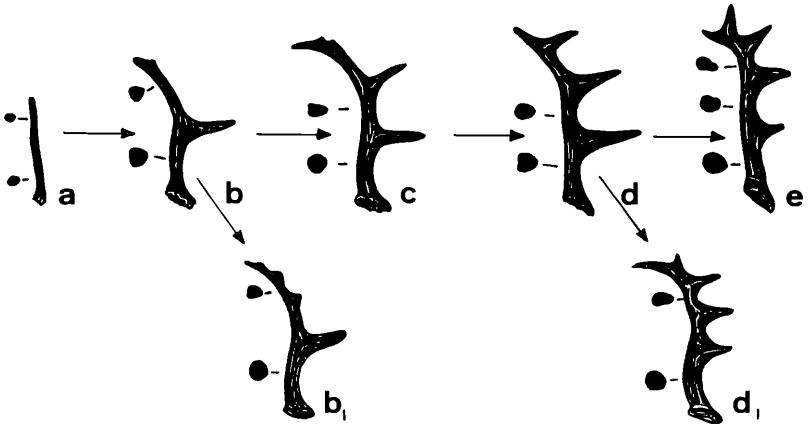


Abb. 4: Geweihentwicklung des *Candiaceruus cerigensis* n. sp.

Stadium 1, Spieß: Der leicht gekrümmte Spieß hat annähernd drehunden Querschnitt. Längsfurchung tritt bedeutend stärker hervor als bei *C. cretensis*. Zwei besonders breite Rillen bezeichnen die leicht konkave Aboralseite. Ob am vorliegenden Stück die Rose abgebrochen ist oder nicht ausgebildet war, läßt sich nicht entscheiden (Abb. 4, Figur a).

Stadium 2, Stange mit Augensprosse: Etwa 7—8 cm von der Rose entfernt biegt (bei senkrechter Orientierung) die Augensprosse ab. Das Stangenende, etwas kürzer als der basale Abschnitt, richtet sich nach rückwärts-aufwärts und erhält zugleich eine leichte Konkavität auf der Medialseite. Das Ende verjüngt sich kurz vor der Spitze. Dieses letzte Stück kann entweder beiderseits abgeplattet sein oder die Außenseite weist eine Aushöhlung auf. Die schon am Spieß auftretenden Haupttrillen beginnen über der Rose. Eine von ihnen folgt der Rückseite, die andere greift auf die Außenseite über. Petschaft und Rose bilden mit der Stangenachse einen deutlichen Winkel (Abb. 4, Figur b).

Stadium 3, drei Enden: Deutlicher als in den Stadien zuvor tritt eine aboral gerichtete Durchbiegung der Stangenbasis in Erscheinung, deren Rück-

ken zwischen den beiden Hauptrillen liegt. Das Stangenende hat sich kaum verändert; zwischen ihm und der Augensprosse hat sich jedoch eine zusätzliche Vordersprosse eingeschaltet. Beide Vordersprossen haben entweder annähernd gleiche Länge oder die distale ist bedeutend länger als die proximale und steil nach aufwärts gerichtet. Ich finde Grund zu der Annahme, daß Stangen des zuletzt genannten Typs auf den großen Hirsch zu beziehen sind. — Mehrfach belegt ist der Fall, wo das freie Stangenende vor der verjüngten Spitze einen oder gar zwei schwache Buckel (Figur b_1), manchmal auch eine kleine zusätzliche, nach oben gerichtete Spitze erkennen läßt. Jäger, habe ich mir sagen lassen, sprechen in solchen Fällen von „Zukunftsgeweihen“, weil sich in ihnen gewissermaßen die prospektive Potenz des Geweihs zu erkennen gibt.

Stadium 4, vier Enden: Am Stangenende, das sich gegenüber dem vorigen Stadium nur noch wenig gestreckt hat, entspringt eine dritte Vordersprosse (Abb. 4, Figur d).

Stadium 5, fünf Enden: Zwischen Stangenende und oberster Vordersprosse schaltet sich eine nach oben gerichtete Sprosse ein. Der Querschnitt ist im basalen Teil immer noch rund, zwischen 2. und 3. Vordersprosse infolge Verstärkung auf der Vorderseite etwas flacher (Abb. 4, Figur e).

Natürlich ist nicht sicher, daß im vorliegenden Material alle möglichen Enden verwirklicht sind. Einen Hinweis auf das normale Entwicklungsende entnehme ich aber aus dem Umstand, daß der kleine Hirsch immer — d. h. auch dort, wo die Sprossen noch nicht ausentwickelt sind — höchstens vier Sproßknoten hervorbringt (Figur b_1).

Neben diesen kleinen Stangen, die im Laufe des Geweihwechsels ab dem Dreisprossenstadium nur noch unerheblich an Größe zunehmen, gibt es nun eine Minderzahl auffallend großer Stangen in allen Entwicklungsstadien. Ihre Länge kann bei proportional zunehmender Stärke mehr als das Doppelte betragen. Dabei weichen einzelne Sprossen zugleich von der zuvor geschilderten Norm durch z. T. unverhältnismäßig größere Länge ab. Diese ordne ich der größeren Art, *Candiacervus pigadiensis*, zu (vgl. S. 56).

Das postcraniale Skelet ähnelt wiederum stark demjenigen von *C. cretensis*.

Unter den Wirbeln ist allein der Atlas häufiger belegt. Er unterscheidet sich nicht erkennbar von demjenigen des *C. cretensis*.

Der Humerus sieht demjenigen von *C. cretensis* zum Verwechseln ähnlich. Bei vergleichbar großen Stücken verjüngt sich die distale Schaft Hälfte meist weniger deutlich, wodurch der Knochen insgesamt ein knorrigeres Aussehen erhält. Die Crista humeri ist weniger scharf modelliert, die Crista epicondylialis lateralis hingegen schärfer ausgeprägt. Der Sulcus intertubercularis fällt in der Regel schwächer aus. In der Mitte des Schaftes findet sich auf der Caudal-seite regelmäßig eine Gefäßöffnung, die *cretensis* meist fehlt.

Auch das *Antebrachium* wirkt insgesamt plumper als bei *cretensis*. Das *Corpus ulnae* bleibt auch im distalen Abschnitt deutlich erkennbar. Hier scheint die Verschmelzung beider Knochen weniger innig als bei *cretensis* zu sein. Bei dorsaler Orientierung bleibt das *Corpus ulnae* noch sichtbar, während es bei *cretensis* meist vollkommen durch den *Radius* verdeckt wird.

Relative Plumpheit zeichnet auch das *Metacarpale* aus; proximale und distale Enden heben sich weniger deutlich vom Schaft ab als bei *cretensis*. In vielen Fällen, nicht generell, ist die volare Längsrinne flacher. Die rudimentären Strahlen II und V scheinen etwas länger gewesen zu sein als bei *cretensis*, aber auch weniger fest mit dem *Canon* verbunden, denn ich habe sie niemals in Verbindung gefunden. Daß die *Mcc* im Vergleich zu *cretensis* relativ etwas kürzer waren, wird später noch zu besprechen sein.

Im *Femur* ist die Ähnlichkeit mit *cretensis* so groß, daß ich keine fixierbaren Unterschiede festzustellen vermag. Vielleicht könnte man sagen, daß das *Caput* etwas weniger weit mediad vorspringt als bei *cretensis*.

Auch die *Tibia* stimmt mit *cretensis* vollkommen überein. Fiel jedoch in der Vorderextremität relative Plumpheit ins Auge, so erscheinen die vorliegenden Schienbeine eher etwas schlanker als bei *cretensis*. Ein Stück hebt sich wegen seiner Länge von 205 mm deutlich von allen übrigen ab. Es dürfte auf *C. pigadiensis* zu beziehen sein.

Tabelle III: Maße für *C. cerigensis* (in mm)

U n t e r k i e f e r										
Länge P ₂ —M ₃	86,0	78,5	78,4	76,4	75,1	74,4	72,8	72,3	71,6	70,0
Kieferhöhe unter Mitte M ₁	18,7	23,5	22,2	28,0	19,4	22,3	22,7	20,7	16,2	23,1
H u m e r u s										
Größte Länge				154,0	153,0	± 153	149,0	+ 141	—	—
Größte proximale Breite				43,7	41,0	—	+ 40	—	—	—
Kleinste Breite d. Diaphyse				21,9	17,9	18,5	19,2	21,1	19,8	—
Distale Epiphysenbreite				40,2	41,0	38,0	38,4	36,3	36,8	—
R a d i u s										
Größte Länge				161,0	152,0	151,5	148,0	139,5	—	—
Proximale Breite				35,9	34,9	31,2	30,6	29,4	—	—
Kleinste Diaphysenbreite				21,5	22,0	19,1	17,9	14,8	—	—
Distale Epiphysenbreite				—	+ 31,5	32,1	31,3	29,7	—	—
F e m u r										
Größte Länge				174,0		+ 172	148,3	—	—	—
Größte Breite der prox. Epiphyse				48,3		+ 50	43,8	—	—	—
Craniocaud. Durchmesser d. Caput				22,4		22,5	19,4	—	—	—
Geringste Diaphysenbreite				16,6		18,9	14,5	—	—	—
Größte Breite d. dist. Epiphyse				40,7		43,2	40,0	—	—	—
Größter Durchmesser d. Condylen				50,3		52,2	50,1	—	—	—

Tibia

Größte Länge	188,0	184,0	172,0	166,0	163,0	163,0	160,0
Größte prox. Breite d. Epiphyse	+ 43	41,2	—	39,5	36,4	38,0	37,4
Kleinste Breite d. Diaphyse	14,4	14,6	14,5	13,5	13,0	12,4	12,1
Größte dist. Epiphysenbreite	27,0	26,0	27,0	24,6	24,5	24,3	23,2

Astragalus

Größte Länge	33,2	33,0	33,0	32,5	32,4	32,1	31,8	31,7	31,2	30,0
Größte Breite	20,9	22,5	21,0	21,8	21,2	22,0	21,5	21,8	20,1	18,5

Mcc und Mtt

	Mcc			Mtt		
Größte Länge	110,0	103,7	89,6	152,0	134,2	114,8
Größte Breite d. prox. Epiphyse	24,5	24,5	20,9	22,4	22,2	19,0
Durchmesser d. prox. Epiphyse	17,1	16,4	14,1	23,0	21,5	17,9
Kleinste Breite d. Diaphyse	17,7	17,2	15,4	14,8	14,1	11,2
Größte Breite der dist. Epiphyse	27,9	28,5	24,1	29,3	27,4	23,5
Gr. Durchmesser d. dist. Gelenkwalzen	16,1	15,4	13,7	17,3	15,5	12,6

Ein vorliegendes *Os centrodorsale* verdient nur insofern Erwähnung, als es keine Verwachsung mit anderen Knochen der Fußwurzel aufweist. Anders als beim kretischen Kleinhirsch läßt sich auch an den *Metatarsalia* kein Fall einer Verwachsung mit Fußwurzelknochen nachweisen.

Auf dem *Astragalus* weist der proximale Rollkamm vor dem Umbiegen auf die Plantarseite eine geringe Verbreiterung auf, die bei *cretensis* nicht vorhanden ist.

Das *Metatarsale* unterscheidet sich gegenüber *cretensis* am auffälligsten durch den auf der Dorsalseite weiter distad ausgedehnten *Mediansulcus*. Dadurch liegt das *Foramen nutricum* näher am *Zwischenrollenausschnitt*. Auf der Plantarseite gleicht sich die Position des *Foramens* wieder mehr an, weil es den Knochen fast dorsoplantar durchdringt, bei *cretensis* hingegen mehr in diagonalen Richtung.

Phalangen sind nur in geringer Zahl vertreten und bieten keinen Anhaltspunkt für zuverlässige Unterscheidung.

6.2.2. Diskussion

Die Fundbeschreibung hat gezeigt, daß die Unterscheidung zwischen *C. cerigensis* und *C. cretensis* sowohl im cranialen wie im postcranialen Skelet zumeist schwierig, teilweise ausgeschlossen ist. Dies spricht für nahe Verwandtschaft und rechtfertigt die Einreihung in das gleiche Genus. In zwei Merkmalen werden Abweichungen jedoch überaus evident: Im Bau des Geweihs und in den Proportionen der *Metapodien*. Würde man nur die Geweihe kennen, so wäre man wahrscheinlich versucht, die Kleinhirsche von Karpathos und Kreta systematisch viel einschneidender zu differenzieren.

Das erstaunlichste Ergebnis der Geweihanalyse liegt darin, daß *C. cerigensis* einen viel konsequenteren Bauplan verfolgt als *C. cretensis*. Er blieb

bis zum Endstadium bei der monopodialen Endenvermehrung, während *C. cretensis* nach monopodialelem Beginn zum dochotomen Bauprinzip überging (vgl. Abb. 5).

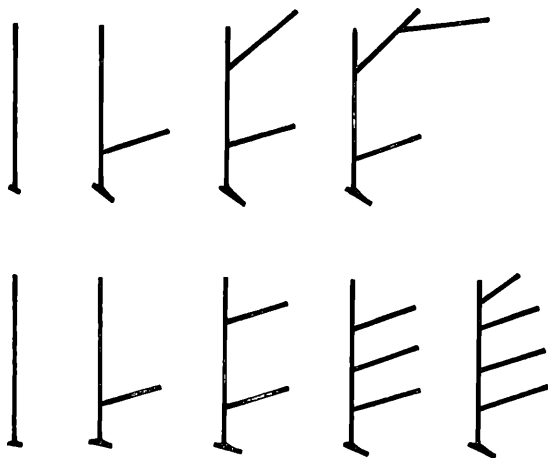


Abb. 5: Schema der Geweihentwicklung von *C. cretensis* (= obere Reihe) und *C. cerigensis* (= untere Reihe).

Schon die beiden ersten Metatarsalia des *C. cerigensis*, die ich 1969 von Kasos vorweisen konnte, erwiesen sich als „länger, als sie statistisch zu erwarten wären“. Meine damals angestellten Überlegungen sind im Lichte heutiger Kenntnis nicht einmal so falsch, denn das relative Längenverhältnis von Mcc zu Mtt, das sich in Abb. 3 ablesen läßt, macht deutlich, daß die Mcc durchschnittlich kürzer und die Mtt länger sind als bei *C. cretensis*. Dieser Unterschied drückt insgesamt eine relativ kürzere Vorderextremität und entsprechend längere Hinterextremität aus. Die Hinterextremität als „Stemm- und Wurfhebelwerk des Körpers“ (NICKEL-SCHUMMER-SEIFERLE) erhielt dadurch verstärkte Hebelwirksamkeit und Zunahme der Sprungkraft. Andererseits war die Vorderextremität als Träger des Körpergewichts beim Sprung erhöhter Belastung ausgesetzt. Ihre Knochenelemente wirken deshalb morphologisch kräftiger oder plumper. — Auf diese Problematik werde ich in den Kapiteln 8 und 9 noch einmal zurückkommen.

6.3. *Candiacervus pigadiensis* n. sp. (Abb. 6, Abb. 7, Tafel IV, Figuren h, l)

Synonymie:

pars 1969 „jüngere Entwicklungsstufe des *Cervus cretensis*“ — Kuss, Säugetierfauna der Insel Kasos, S. 175, Abb. 1, Fig. 1 (non Fig. a—k).

Holotypus: Rechte Tibia von 205 mm Länge (Tafel IV, Figur 1). Sammlung des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Universität Freiburg i. Br.

Locus typicus: Höhle Kandilia auf der Insel Karpathos/Griechenland, 1,5 km südostwärts Pigadia.

Stratum typicum: Wahrscheinlich Riß/Würm-Interglazial.

Derivatio nominis: Benannt nach dem Hauptort der Insel, Pigadia.

Verbreitung: Inseln Karpathos und Kasos.

Diagnose: Cervide, der *Candiacervus rethymnensis* in Größe und Skelettbau sehr ähnlich ist. Geweih stärker gefurcht, maximal (?) vier Enden pro Stange; Stangenende im Augensprossenstadium gelegentlich als dreizackige Krone entwickelt; Rose weniger deutlich lippenförmig verlängert als bei *C. rethymnensis*.

6.3.1. Fundbeschreibung

Der Schädel ist nicht belegt. Er dürfte demjenigen des *C. rethymnensis* weitgehend entsprechen.

In den Geweihen, die in größerer Zahl repräsentiert sind als vom kretischen Großhirsch, zeichnet sich eine nahe Beziehung zum karpathischen Kleinhirsch ab, weil sich auch bei ihm eine beträchtliche Zunahme der Endenzahl vollzogen hat. Obwohl sich die Stangen des *C. pigadiensis* im allgemeinen größenmäßig deutlich von denen des Kleinhirshes abheben, bleibt dennoch ein Rest übrig, bei dem die Entscheidung über Zuordnung zur einen oder anderen Art schwerfällt.

Unter Außerachtlassung dieser möglichen Fehlerquelle ergibt sich für die individuelle Stangenentwicklung folgendes Bild (Abb. 6, Abb. 7).

Stadium 1, Spieß: Er ist fast doppelt so lang und stark wie der des *C. cerigensis*. Der bemerkenswerteste Formunterschied kommt im schärferen Umbiegen des letzten Stangendrittels zum Ausdruck. Daneben liegen Spieße mit terminaler ungleichzinkiger Gabel vor (Abb. 6, Figuren a, a₁).

Stadium 2, Stange mit Augensprosse: Die Stange ist kaum länger als der Spieß. Etwa in Stangenmitte entspringt die Augensprosse. Dieses Bild entspricht vollkommen dem Augensprossenstadium von *C. cerigensis* (Abb. 6, Figuren b, b₁). Daneben verfüge ich jedoch über vier Stücke, bei denen entweder sicher oder doch sehr wahrscheinlich ist, daß es sich um das gleiche Stadium handelt, wo die Stange in einer dreizinkigen Krone endet (Abb. 7). Je nach Stärke der Stange erreichen die Zacken unterschiedliche Länge und Stärke. Der nach rückwärts gerichtete Zacken ist in der Regel am längsten, ihm folgt der vordere und schließlich der mittlere, der zumeist deutlich laterad versetzt steht. — Allem Anschein nach repräsentiert die Krone nichts anderes als ein Durchgangsstadium, von dem aus sich mehr oder weniger klar

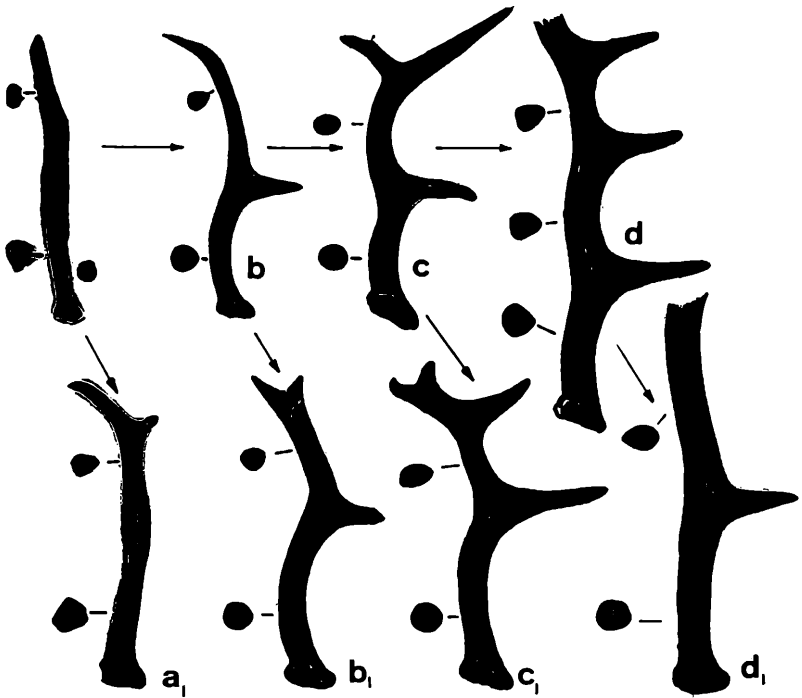


Abb. 6: Geweihentwicklung des *Candiacerous pigadiensis* n. sp. von Karpathos.

die Einbeziehung der Zinken in das Monopodium verfolgen läßt. So hat z. B. das auf Tafel IV, Figur h, abgebildete Fragment den Vorderzacken bereits zur zweiten Vordersprosse umgestaltet, während die beiden Hinterzacken nahezu unverändert persistieren. Im Zuge der weiteren Entwicklung würde der ursprüngliche Mittelzacken der Krone zur dritten und letzten Vordersprosse werden. Der Hinterzacken bleibt immer terminales Stangenende. Wichtig ist in diesem Zusammenhang die Tatsache, daß die Krone niemals mehr als drei Zinken ausbildet, zusammen mit der Augensprosse also nicht mehr als insgesamt vier Enden pro Stange auftreten. Zusätzliche Zacken kommen, wie beschrieben, auch an den „Zukunftsgeweihen“ von *C. cerigensis* im Augensprossenstadium vor, jedoch scheinen sie sich niemals zur Krone zu formieren. Bei *C. pigadiensis* selbst rangiert Kronenbildung zahlenmäßig deutlich hinter dem Normalfall.

Stadium 3, Stange mit zwei Vordersprossen: Im wesentlichen herrscht Übereinstimmung mit dem entsprechenden Stadium von *C. cerigensis*. Das

terminale Stangenende biegt jedoch scharf in aboraler Richtung um und nimmt die Position einer Rücksprosse ein. Dadurch entsteht gewisse Ähnlichkeit zu *C. cretensis*, zumal die obere Vordersprosse wie bei diesem sehr stark verlängert ist. Verplattung tritt nur im Ausnahmefall auf. Dies trifft zu für das zuvor schon erwähnte Stück (Tafel IV, Figur h), bei dem über der oberen Vordersprosse noch zwei Zacken folgen, die ich (vgl. Stadium 2) als Kronenrelikt deutete. — Ob die in Abb. 6, Figur c₁, abgebildete Stange mit zwei kräftigen Vordersprossen und terminaler Gabel noch diesem Stadium zuzurechnen ist oder bereits dem Endstadium mit vier Enden pro Stange entspricht, läßt sich noch nicht zuverlässig entscheiden.

Stadium 4, Stange mit drei Vordersprossen: Figur d in Abb. 6 und Figur h in Tafel III zeigen eine terminal defekte Stange mit drei Vordersprossen, die alle annähernd gleiche Größe haben. Verplattung fehlt gänzlich. Die Schaftlänge des Fragments beträgt 325 mm. Aus den zuvor diskutierten Argumenten ergibt sich die Vermutung, daß in diesem Stadium die Ausgestaltung des Geweihs abgeschlossen ist. — Eine weitere Stange von etwa gleicher Länge und Stärke weist indessen nur die Augensprosse auf. Sie hat ein Analogon in jedem Fragment von Kasos, das ich 1969 (Abb. 1, Figur l) schon abgebildet habe. Hier tritt große Ähnlichkeit mit dem Endstadium von *C. rethymnensis* zutage. Ein nicht zu übersehender Unterschied liegt jedoch darin, daß der kretische Hirsch oberhalb der Augensprosse immer ein geknicktes Stangenende besitzt (Tafel III, Figuren c, d). Nachdem die Mehr-

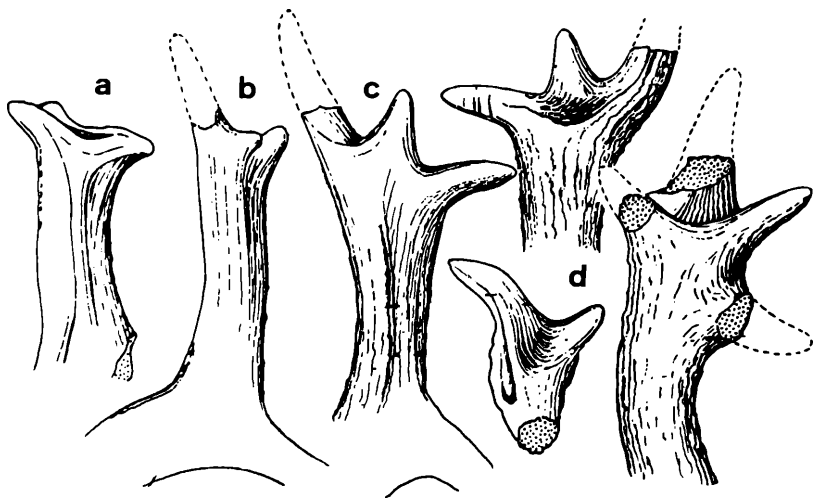


Abb. 7: Kronenbildung am Geweih des *Candiacervus pigadiensis* n. sp. von Karpathos.

sprossigkeit des *C. pigadiensis* gesichert ist, hat es die größte Wahrscheinlichkeit, in solchen einfachen oder vereinfachten Bildungen ein Altersstadium zu sehen.

Vom postcranialen Skelet liegt allein die rechte, distal leicht defekte Tibia von 205 mm Länge vor (Tafel IV, Figur 1). Sie ist rund 1/5 länger als die Tibia von *C. cerigensis*. Die größte Breite beträgt proximal 47, distal 28,5 mm. Da es sich um ein Einzelstück handelt, ist den geringen morphologischen Abweichungen von *C. cerigensis* vorerst kein entscheidender diagnostischer Wert beizumessen.

6.3.2. Diskussion

Ebenso wie Kreta in *C. rethymnensis* haben auch Kasos und Karpathos im Pleistozän in *C. pigadiensis* neben jeweils einer kleineren Art auch einen größeren Hirsch besessen. Und ebenso wie auf Kreta stehen sich die beiden heimischen Arten morphologisch und damit verwandtschaftlich näher als die jeweiligen kleinen oder größeren Arten untereinander. Das kommt besonders klar in den Geweihkonstruktionen zum Ausdruck. In beiden Fällen bleibt das Geweih der größeren Arten in der Endenzahl hinter dem der kleineren etwas zurück. Sie erweisen sich in diesem Punkte also als konservativer als die kleineren Verwandten. Leider ist die gegenwärtige Dokumentation noch zu lückenhaft, um für die größeren Formen phylogenetische Trends herauszuarbeiten, wie es im Kapitel 8 für die kleineren versucht werden soll. Es scheint aber so, als sei die Größendifferenz zwischen *C. cerigensis* und *C. pigadiensis* geringer gewesen als zwischen den beiden kretischen Arten. Im Vergleich zu *C. rethymnensis* wäre *C. pigadiensis* demnach sowohl in der Geweihkonstruktion als auch in der Größenabnahme die fortschrittlichere Form. — Ob die temporäre Kronenbildung bei *C. pigadiensis* wirklich artspezifisch ist oder auch bei *C. cerigensis* vorkam, muß an einem reichhaltigeren Material überprüft werden.

Wenn die Rose am Geweih des *C. pigadiensis* laut Diagnose orad weniger deutlich lippenförmig vorgezogen ist als bei den übrigen Arten des Genus, so steht dieses Merkmal wahrscheinlich im Zusammenhang mit einer geringeren Neigung der Stangen. (Um zu schlüssiger Aussage zu gelangen, müßte man die Rosenstöcke kennen.) Tatsächlich ist der Winkel zwischen Petschaft und Stangenachse nicht unbeträchtlich größer als etwa bei *C. rethymnensis*. Zwar folgt *C. cerigensis* in diesem Punkte zumeist den kretischen Arten, jedoch kommen auch Anklänge an die Rosenform von *C. pigadiensis* vor. Die karpathischen Spezies stehen sich also auch in dieser Hinsicht näher als einer kretischen Art. — Vielleicht gehört in den gleichen Kausalzusammenhang auch die Tatsache, daß am Geweih des *C. pigadiensis* die Augensprosse beträchtlich höher entspringt als bei dem größeren kretischen Verwandten.

7. Der Hirsch von Rhodos

(Tafel II, Figuren c—k)

1970 signalisierte ich von Rhodos „Reste eines relativ großen Cerviden“ Fundort ist eine Karstspalte in Pindoskalken an der Westküste der Insel westlich des Dorfes Kritinia. Hier liegen in rostroten Karstsedimenten von großer Härte zahlreiche Reste, die anscheinend alle der gleichen Cerviden-Spezies angehören. Wegen der Gesteinhärte konnten nur wenige Stücke geborgen werden.

Von vier Oberkieferfermolaren lassen sich zwei stark abgekaute Zähne in situ als M^3 — M^2 bestimmen (Tafel II, Figur e). Die beiden anderen sind jeweils am hinteren-äußeren Halbmond etwas defekt und nicht oder nur wenig usiert. Wahrscheinlich handelt es sich um M^2 und/oder M^3 . Die Größe dieser Zähne entspricht derjenigen eines mittelstarken Rothirsches, ebenso die Kronenhöhe und Stärke des Schmelzes. Die beiden letzten Merkmale schließen nähere Beziehungen zur größeren *Candiacervus*-Art aus. Im Vergleich zu *C. elaphus* fällt auf, daß die Falte am äußeren Vordereck des hinteren Außenhalbmondes relativ schwach entwickelt ist und der Vorderarm des hinteren Innenhalbmondes Verbindung zur Außenwand aufnimmt (Maße: Länge M^3 — M^2 = 38,2; Breite M^3 = 20,4. Isolierte M sup. Länge = 21,0 und 20,7, Breite = 22,3 und 22,9 mm).

Ein P_3 dext. in situ (Tafel II, Figuren i—k) kommt wiederum *C. elaphus* viel näher als *Candiacervus*. Seine aborale Hälfte weist eine isolierte und zwei verschmolzene Schlingen auf (Länge = 16,6, Breite = 9,1 mm). Die Kieferhöhe unter P_3 ist mit 27,7 mm ungewöhnlich gering.

Ein proximales Fragment des Radius in sehr schlechter Erhaltung scheint eine wesentlich breitere Humerus-Facette zu besitzen als *C. elaphus*. Der Diaphysendurchmesser wird etwa 30 x 26 mm betragen haben und damit wesentlich weniger abgeflacht gewesen sein als bei *C. elaphus* und *Candiacervus*.

Ebenso schlecht erhalten ist ein distales Stück des Metacarpalcanons, dessen Breite mindestens 34 mm beträgt. Gut sichtbar ist das volare Foramen nutricum, das 37 mm über dem distalsten Punkt der Zehengelenksvalzen liegt. Daraus geht hervor, daß eine Identität mit *Candiacervus* und *Dama* ausgeschlossen ist.

Vom Geweih liegen zwei Fragmente vor. Bei dem ersten handelt es sich um das proximale Stangenende mit Teilen des konkaven Petschaftes und der Rose. Flanke und Petschaft bilden einen Winkel von ca. 60 Grad. Das besagt, daß es sich um die orale Seite der Stangenbasis handelt, an der die Augensprosse entspringt. Von ihr findet sich aber auf einer Distanz von 50 mm keine Spur. Falls die dargestellte Orientierung zutrifft, wäre damit zugleich gesichert, daß die für *Candiacervus* charakteristische lippenförmige

Verlängerung der Rose nicht ausgebildet ist. — Zwar weist das zweite Stangenfragment einen mehr ovalen Querschnitt auf, jedoch scheint es sich um die Abzweigungsstelle einer Sprosse zu handeln. — Danach läßt sich über das Geweih des Rhodoshirches zunächst nicht mehr aussagen, als daß das proximale Stangenende runden Querschnitt hat und (in diesem speziellen Fall) 5 cm über der Rose wahrscheinlich keine Augensprosse besaß.

Die wenigen Informationen, die das vorliegende Material zu bieten hatte, schließen mit einiger Bestimmtheit nähere Verwandtschaft zwischen dem Rhodoshirsch und *Candiacervus* aus. Unwahrscheinlich sind auch Beziehungen zu *Dama* und *Cervus elaphus*. *Dama* ist bekanntlich das Wappentier der Insel.

Einstweilen sollte der Rhodoshirsch unter der Bezeichnung *Cervus* sp. geführt werden.

8. Phylogenetische Trends im Genus *Candiacervus*

Die Geschichte des *Candiacervus cretensis* ist derzeit überschaubar etwa vom Mindel-Glazial bis in historische Zeit. In diesem relativ kurzen Intervall haben sich so deutliche Entwicklungen vollzogen, daß man die Trends mit hinreichender Sicherheit erkennen kann.

Das klarste und zugleich am meisten fehlinterpretierte Bild liefert das Geweih. Aufgrund der geochronologischen Daten kann nunmehr kein Zweifel mehr darüber bestehen, daß die Geweihentwicklung ganz normal vom einfachen zum komplizierten Baustil verläuft. Mit guten Gründen wendet sich BUBENIK (1966) unter Berufung auf das „DOLLOSche Gesetz“ gegen Ausdeutungen, die mit der Rückentwicklung von Geweihen rechnen (z. B. bei südamerikanischen Trughirschen). Angebliche Ausnahmen von der Regel scheinen also gänzlich unbewiesen zu sein. *Candiacervus* bildet ebenfalls keine Ausnahme.

Nach den vorliegenden Dokumenten hat sich die Geweihentwicklung vom Vierender zum Achtender in relativ kurzer Zeit vollzogen, nämlich, soweit man heute zu urteilen vermag, zwischen dem Riß-Glazial und dem Riß/Würm-Interglazial. Nach den erwähnten Indizien für erschwerte Lebensbedingungen im Riß-Glazial liegt es nahe, in ihnen den Anstoß zu veränderter Geweichtrophik zu sehen. Ein biologischer Vorteil ist jedoch nicht ohne weiteres zu erkennen, denn weder in der Zusammensetzung der Fauna noch in der Notwendigkeit zu verstärktem Einsatz der Geweihe hat sich etwas geändert. Deshalb könnte es sich um eine Entwicklung handeln, die man gewöhnlich mit dem Begriff „Luxurieren“ mehr um- als beschreibt. Nach dem Riß/Würm-Interglazial scheint keine weitere Veränderung mehr eingetreten zu sein.

Schon an den einfachen Geweihen der Kaló-Choráfi-Fauna — vielleicht auch bereits früher — macht sich die Tendenz zur Verplattung der Stangen bemerkbar. Spieße behalten den runden Querschnitt bei, den vermutlich auch die Ausgangsformen besessen haben werden. Mit zunehmender Endenzahl verzögert sich die Abplattung, indem zweiendige Stangen zunächst noch den runden Querschnitt bewahren. Erst vom dritten Kopf ab, sofern diese Numerierung zutrifft, setzt allmählich die Verplattung ein, um im Endstadium zur vollen Entfaltung zu gelangen. Derartige „Schaufeln“ werden AZZAROLI vermutlich Anlaß für die Zuordnung zu den Megaceriden gewesen sein.

Da die Geweihentwicklung also keine Rückbildung darstellt, muß das einfache Geweih vor dem Riß/Würm-Interglazial als konservative und nicht als degenerative Bildung betrachtet werden.

Trotz der stärkeren Verzweigung scheint das Geweihgewicht sich nur geringfügig erhöht zu haben. Deshalb wäre es abwegig, zwischen den erwähnten Späterkrankungen an den Extremitäten und der Geweihentwicklung einen direkten Zusammenhang sehen zu wollen.

Der kleine Karpathoshirsch, dessen Stammesgeschichte wir vorerst nicht mit Funden belegen können, erweist sich in seiner Geweihentwicklung fortschrittlicher als *C. cretensis*. Er brachte nicht nur eine größere Endenzahl hervor, sondern er folgte auch einem anderen Baustil. Niemals wird eine Tendenz zur Verplattung sichtbar. Daraus folgt, daß die Verschlechterung der Lebensbedingungen im Riß-Glazial nicht einen generellen Impuls zur Geweihverplattung im Genus *Candiacervus* auslöste. Wahrscheinlich erfolgte der Anstoß bei *C. cretensis* bereits früher, zumal die großen Hirsche von Kreta und Karpathos in dieser Hinsicht jeweils ihren kleineren Verwandten folgten. Trotz des ausgeprägteren Konservatismus bei den großen Formen weist der karpathische Vertreter auch die Tendenz zu erhöhter Endenzahl auf.

Im relativen Längenverhältnis von Vorder- zu Hinterextremität sind wegen der Seltenheit der großen nur die beiden kleinen Hirsche einstweilen einem Vergleich zugänglich. Wenn sich bei *C. cretensis* ermitteln ließ, daß infolge ungleicher Verkürzung beide Extremitäten auf Abbau der Längenunterschiede zustreben, so ist *cretensis* in dieser Hinsicht weiter vorangekommen als *cerigensis*. Es besteht also Grund zu der Annahme, daß eine stark verlängerte Hinterextremität als die ursprünglichere Konstruktion zu betrachten ist, die in der Stammform wahrscheinlich noch stärker ausgeprägt war. Mit Abnahme des Zwanges zu schnellem Laufen bildeten sich auf Kreta rascher als auf Karpathos Extremitätenproportionen aus, die jenen von Schaf und Ziege nahekommen und als Anpassung an die Erfordernisse einer Gebirgslandschaft zu verstehen sind.

Nachdem nun eine echte Größenabnahme für *C. cretensis* belegt ist, die nach BUBENIK im Pleistozän auch an Ur, Schwein, Reh und Hirsch nachgewiesen werden konnte, ohne daß diese „Deminutionstendenz“ als rückläufige Konstruktionsänderung verstanden werden darf, stellt sich die Frage nach der ursprünglichen Größe der Ausgangsformen. Da Fossilfunde fehlen, die darüber Auskunft geben könnten, erscheint nicht abwegig, die beiden großen Hirsche als Modell ins Auge zu fassen. Mindestens ihre Größe werden vermutlich auch die kleinen Arten ursprünglich besessen haben. Dabei ist zu bemerken, daß von *C. rethymnensis* noch im Jungpleistozän die Größe mittlerer Rothirsche erreicht werden konnte.

Es erscheint rätselhaft, wie sich die großen Arten in so relativ geringer Zahl halten konnten und warum sie den phylogenetischen Trends der kleinen Gattungsgenossen so zögernd folgten. Vielleicht waren und blieben sie Bewohner der Ebenen, während die kleinen Arten in den Bergen lebten. Daß sich auf diese Weise auch die Artabgrenzung vollzogen haben könnte, halte ich für sehr unwahrscheinlich. Man wird sich eher vorzustellen haben, daß die Artbildung sich bereits in einer Zeit einstellte, als der Lebensraum noch weitaus größer war als auf den heutigen Inseln. Dafür spricht nicht zuletzt das überraschende Nebeneinander je einer großen und einer kleinen Art auf Kreta und Kasos-Karpathos, das zudem eine Entsprechung auf Kreta im Genus *Kritimys* findet. Die Artentrennung scheint sich bereits vollzogen zu haben, bevor der gemeinsame Lebensraum unterbrochen wurde.

Schnauzenverkürzung scheint ein allgemeiner Trend gewesen zu sein. Bei *C. cerigensis* ist sie in stärkerem Maße verwirklicht als bei *C. cretensis*.

Im Vorhandensein von Parietalöffnungen, die bei *C. cretensis* in der Kaló-Choráfi-Fauna noch nachweisbar waren, später jedoch abgebaut worden sind, verhält *C. cerigensis* sich wiederum konservativer.

In der folgenden Übersicht fasse ich alle graduell verschieden ausgeprägten phylogenetischen Trends noch einmal zusammen. Dabei bedeutet „+“ = spezialisierter als „—“

	<i>C. cretensis</i>	<i>C. cerigensis</i>
Geweih: Endenzahl	—	+
Verplattung	+	—
Schnauzenverkürzung	—	+
Abbau der Parietalöffnungen	+	—
Längenangleichung der Extremitäten	+	—
Verkürzung der Metatarsalia II und V	+	—

AZZAROLI wertete die schwache Ausbildung von Ethmoidallücken und Tränengruben am Schädel von *C. cretensis* als Ergebnis reduktiver Entwicklung. Ich halte es für sehr unwahrscheinlich, daß so spezielle Erwerbungen

wieder abgebaut wurden. Leider wissen wir noch zu wenig über den Schädelbau der tertiären Cerviden, um daraus einen Bewertungsmaßstab zu gewinnen. Dennoch wird man im geschlossenen Gesichtsschädel den ursprünglicheren Bauplan zu sehen haben. Dasselbe gilt für die fehlenden Tränenrinnen. Sie enthalten Drüsen, welche nach WALTHER bei gewissen Paarhufern zur Markierung des Territoriums benutzt werden. Schafe z. B. besitzen sie auch, benutzen sie aber nicht. Trotzdem haben sie die Antorbitalorgane nicht zurückgebildet. — *C. cretensis*, der seiner Fundhäufigkeit nach die Insel in großen Herden bevölkert haben muß, wird vermutlich kaum Gelegenheit gefunden haben, das Territorium aufzuteilen. Ich nehme deshalb an, daß im Genus *Candiacervus* Antorbitalorgane überhaupt nicht angelegt worden sind.

Es gibt also keinen Beweis für die These AZZAROLIS, der kleine Kretahirsch sei ein durch reduktive Entwicklung umgestalteter Megaceride gewesen. Alle überschaubaren und chronologisch kontrollierbaren phylogenetischen Trends sprechen vielmehr für zunehmende Spezialisierung, die von unspezialisierten Stammformen ihren Ausgang genommen hat. Deshalb habe ich 1973 meine im Vertrauen auf die Autorität AZZAROLIS früher ausgesprochene Vermutung, der Kretahirsch sei im Pleistozän eingewandert, widerrufen zugunsten der Vorstellung, daß *C. cretensis* „eine Reliktform aus dem Tertiär“ darstelle. Abstammung von miozänen Vorläufern hielt ich für wahrscheinlicher als von pliozänen. Damit war der Zeitpunkt der Besiedelung Kretas durch die Ausgangsformen angesprochen.

Nachdem die phylogenetische Analyse eine Reihe von Trends aufgedeckt hat, wäre es wohl reizvoll, ein Bild von den Ausgangsformen zu entwerfen. Ich mache mir folgende Vorstellung:

— Die Stammformen werden mittelgroß gewesen sein. Der im Pleistozän erkennbare Größenunterschied zwischen den kleineren und größeren Arten dürfte schon vor der Separierung der Lebensräume bestanden haben.

— Der lange Gesichtsschädel war geschlossen in dem Sinne, daß Ethmoidallücken und Tränenrinnen fehlten.

— Der Ausgangsform der Geweihe scheint mir die in Abb. 6, Figur a₁, dargestellte Stange von *C. pigadiensis* am nächsten zu kommen: Ein kurzer Schaft ohne Rose mit terminaler, kurz-zinkiger Gabel. Der Vorderzacken verlagerte sich mit fortschreitender Rückwärtsneigung später stirnwärts. Erst im Jüngeren Pleistozän traten weitere Sprossen hinzu, nachdem sich schon im Tertiär die Rose ausgebildet hatte. (Die temporäre Kronenbildung von *C. pigadiensis*, die an ähnliche Bildungen bei *Stephanocemas* oder *Lagomeryx* erinnert, dürfte allerdings für eine Beziehung zu diesen Formen nicht in Frage kommen.) Der tertiäre Gabelspieß hatte vermutlich nahezu senkrechte Stellung auf dem Frontale.

— Die Extremitäten waren einer raschen Fortbewegungsweise angepaßt, d. h. die Hinterextremitäten übertrafen die Vorderextremitäten an Länge beträchtlich. Nicht vorhanden war die relative Plumpheit in der Vorderextremität des *C. cerigensis*. Sie wird wohl erst im Gefolge der Umproportionierung im Zusammenhang mit der Größenabnahme entstanden sein.

In dieses Bild lassen sich weitere, schon durch den geochronologischen Altersunterschied in Relation zur generellen Entwicklungshöhe bedingte Merkmale wie Niederkronigkeit der Zähne etc. einfügen.

Ich hege die ernsthafte Hoffnung, die Ausgangsform(en) der kretischen Hirsche selbst noch kennenzulernen.

9. Geologische Bedingungen

Die geologische Geschichte Kretas ist inzwischen soweit aufgehellert (KUSS & THORBECKE, 1973), daß sich die Möglichkeiten einer präpleistozänen Einwanderung von Landsäugetieren in den kretischen Raum zeitlich einengen lassen. Tertiäre Landphasen, wahrscheinlich mit Anschluß an das europäische Festland, bestanden auf Kreta vom Oligozän bis ins Mittlere Torton⁵. Die folgende Transgression erfaßte wiederum nicht alle Teile des kretischen Raumes und ließ beschränkte Lebensräume frei. Theoretisch hätten Landsäugetiere also von der ersten Landphase ab bis in die Gegenwart überleben können.

Da es Geweihträger in Europa schon vor dem mittleren Torton gab und direkte Vorläufer von *Candiacervus* vorläufig unbekannt sind, kann man die Einwanderung bereits vor der Tortontransgression nicht ausschließen. Genauer läßt sich der Einwanderungszeitpunkt zunächst nicht definieren.

Aufgrund der Verbreitung des Genus *Candiacervus* muß man folgern, daß auch Kasos und Karpathos bereits zu jener Zeit von den gleichen Hirschen erreicht wurden. Ob auch Rhodos damals von den *Candiacervus*-Vorläufern besiedelt war, ist unbekannt. Die Anwesenheit eines anderen pleistozänen Hirsches auf der Insel in Gemeinschaft mit *Leptobos*, *Equus* und *Sus* deutet auf festländischen Charakter der dortigen Pleistozänfauna hin. Wäre

⁵ Es könnte sein, daß der Zeitraum Oligozän-Mitteltorton sich noch beträchtlich einengen wird. Mein Mitarbeiter Dr. G. THORBECKE fand unlängst auf Kreta einen Flysch, der mit Hilfe von Mikrofossilien auf Chatt-Aquitani datiert wurde. Noch ist allerdings nicht sicher, ob es sich um autochthone oder allochthone Flysch handelt. — Einige Hinweise deuten auch auf früheren Beginn der Miozäntransgression hin. So fand R. SCHEUCH (1970) unmittelbar über dem Basalkonglomerat *Borelis melo* (FICHTEL & MOLL), während J. KARFUNKEL *Clypeatser doma* POMEL nachweisen konnte, dessen stratigraphischer Schwerpunkt im Helvet liegt. Dabei ist zu berücksichtigen, daß in beiden Fällen das Fundniveau einige Hunderte Meter über dem gegenwärtigen Meeresspiegel liegt.

der *Candiacervus*-Vorläufer also nach Rhodos gelangt, so wäre er im Pleistozän schon ebenso verschwunden gewesen wie die Ausgangspopulation auf dem Festland auch. Dennoch bestand zwischen Karpathos und Rhodos offenbar eine Barriere, die einen Faunenaustausch in beiden Richtungen verhinderte.

Den Neontologen ist die scharfe biogeographische Grenze zwischen Karpathos und Rhodos unter der Bezeichnung „Ägäis-längseinsenkung“ (WETTSTEIN, 1953) längst geläufig. Inzwischen ergaben sich auch geologische Hinweise zur Charakterisierung dieser alten Grenzlinie: Während auf Kreta, Kasos und Rhodos noch autochthone Gesteine zutage treten, fehlen sie oberflächlich auf Karpathos (KUSS & THORBECKE). Sie liegen dort in der Tiefe verborgen unter Gesteinen der Tripolitza- und Pindosdecke. In der engen

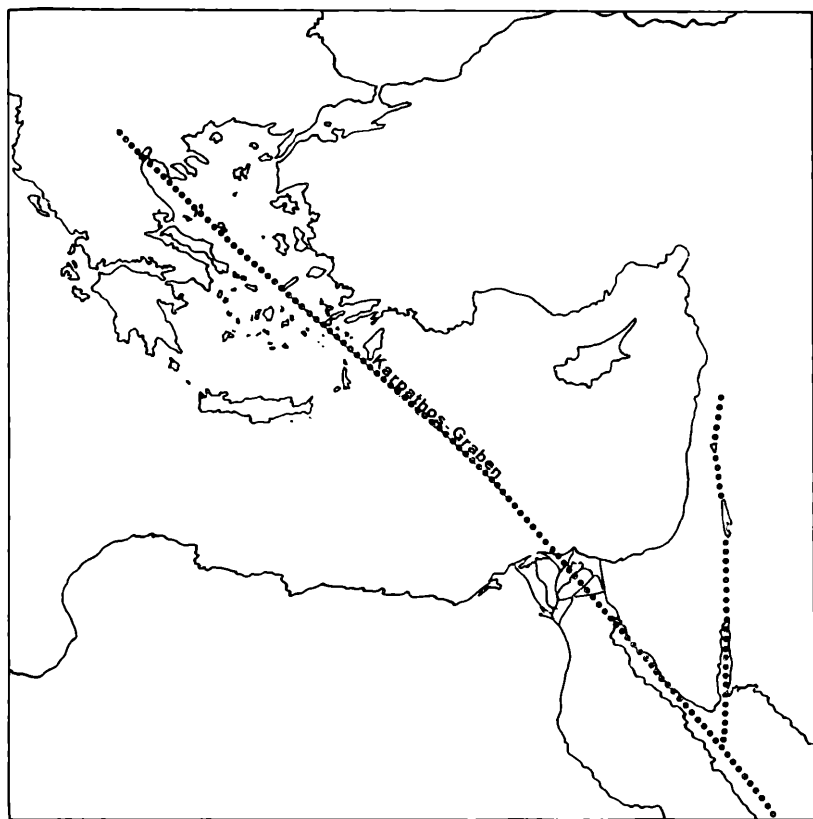


Abb. 8: Die vermutliche Lage des „Karpathos-Grabens“ mit abzweigendem Jordan-Graben. (Vgl. Text S. 00).

Straße zwischen Kasos und Karpathos verläuft also eine tektonische Linie, an der Karpathos sich um mindestens 1500 m relativ abgesenkt hat. Zwischen Karpathos und Rhodos zeichnet sich auf der Landkarte eine inselfreie Zone ab, die von NNW nach SSE verläuft. Hier ist der Einbruch also am tiefsten. Diese Zone mündet ein in den Golf von Thessaloniki (Abb. 8) und läßt sich in umgekehrter Richtung bis zum Golf von Suez verfolgen. (Auf der bathymetrischen Mittelmeerkarte von PFANNENSTIEL & GIERMANN, 1960, sind hier mehrere Tiefen über 3000 m in fast gerader Linie verzeichnet.) Vieles spricht also dafür, daß die „Ägäislängeinsenkung“ der Neontologen einen Grabenbruch darstellt, der mit dem ostafrikanischen Grabensystem in direkter Verbindung steht.

Herr Prof. PFANNENSTIEL in Freiburg machte mich freundlicherweise darauf aufmerksam, daß auch v. SEIDLITZ (1928) und SIEBERG (1932) aufgrund von seismotektonischen Beobachtungen Zusammenhänge zwischen dem ostafrikanischen Grabensystem und der Ägäis vermutet haben. Tatsächlich gibt SIEBERG z. B. (Fig. 26) schon eine sehr detaillierte Karte vom Bruchschollenbau des östlichen Mittelmeerbeckens, deren Details überwiegend auch neueren Forschungen standhalten werden. SIEBERG setzt den Grabenbruch NNW Thessaloniki fort durch Anschluß an den Wardargaben.

Nach ILLIES (1970) erfolgte der Einbruch des Suezgrabens, von Süd nach Nord fortschreitend, im Miozän. RUSHDI SAID stuft die miozänen Sedimente des Roten Meeres jünger ein als diejenigen des Suezgrabens. Danach würde sich der Einbruch in umgekehrter Richtung vollzogen haben. — Es könnte sein, daß dieser „*Karpathos-Graben*“ mit seinen Fortsetzungen sich als das längste Grabensystem Eurafrikas erweist.

Manche zunächst unlösbar erscheinende Frage im Zusammenhang mit den Hirschen der genannten Inseln wird nur mit Hilfe der Geologie beantwortet werden können. So erscheint es beispielsweise aus paläontologischer Sicht geradezu widersinnig, daß der kleine Karpathoshirsch Extremitäten bewahrt hat, die auf schnelle Fortbewegung ausgerichtet sind, während *C. cretensis* sich schon mehr an das Klettern im Gebirge angepaßt hat. Schließlich ist Karpathos doch viel kleiner als Kreta, und Ebenen sind noch viel seltener. — Auch der Dualismus von größeren und kleineren verwandten Hirschen auf Inseln mit recht einheitlichem Lebensraum (Gebirge) findet keine plausible Erklärung. Ich vermute deshalb, daß die Inseln nur Relikte eines vor nicht langer geologischer Zeit noch viel weiträumigeren Territoriums sind, das infolge tektonischer Ereignisse im Meer versank. Gerade Karpathos bietet zahlreiche Hinweise dafür.

10. Danksagung

Bei den Grabungen zwischen 1963 und 1973 auf Kreta, Kasos, Karpathos und Rhodos unterstützte mich mein Freund CHARALAMBOS TSICALAS aus Sisses/Kreta mit viel Umsicht und Geschick. — Herr D. ARCHONTAKIS, Bürgermeister der Stadt

Rethymnon/Kreta, gestattete mir die Auswertung von Fundmaterial, das im Auftrage der Stadt ergraben worden ist. — Die Herren Prof. Dr. BOESSNECK/München, Prof. Dr. PEUS/Berlin und Priv.-Doz. Dr. DÄMMRICH/Berlin berieten mich in der Ausdeutung scheinbar pathologischer Phänomene am Fundgut. — Herr Prof. Dr. Dr. M. PFANNENSTIEL/Freiburg i. Br. erteilte mir einige Literaturhinweise. — Herr G. FINHOLD, Fotomeister am Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Freiburg i. Br., fertigte die fotografischen Unterlagen der Bildtafeln an.

Allen genannten Herren gilt mein verbindlichster Dank.

Zu danken habe ich auch der DEUTSCHEN FORSCHUNGSGEMEINSCHAFT für finanzielle Unterstützung bei Durchführung der Grabungen.

11. Angeführte Schriften

- ACCORDI, B.: Lo scavo della „Grotta SIMONELLI“, con cervi nani del quaternario, effettuato a Creta nel 1971 etc. — *Accad. Naz. Linc.* **167**, 3—17, 3 Fig., 2 Taf., Roma 1972.
- AZZAROLI, A.: La sistematica dei cervi giganti e i cervi nani delle isole. — *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat., Mem.* **59** (1952), Pisa 1953.
- Il nanismo nei cervi insulari. — *Palaeont. Ital.* **56**, 1—32, Pisa 1961.
- BATE, D.: Four and a half Month in Crete in search of Pleistocene Mammalian Remains. — *Geol. Mag., N.S.* **5**, 2, 5, 193—202, London 1905.
- BUBENIK, A. B.: Das Geweih. Entwicklung, Aufbau und Ausformung der Geweihe und Gehörne. — Verlag PAUL PAREY, Berlin und Hamburg 1966.
- CHRISTODOULOU, G.: Geologische Spezialkarte 1:50 000 der geologischen Karte von Griechenland, Blatt Karpachos. Athen 1963.
- DEPÉRET, CH.: Nouvelles études sur les Ruminants pliocènes et quaternaires d'Auvergne. — *Bull. Soc. Géol. France*, 3. sér., 247—284, Paris 1884.
- HEINTZ, E.: Les Cervidés Villafranchiens de France et d'Espagne. 2 Bde. — *Mém. Mus. Nat. Hist. Natur., N. S., C.* **XXII**, Paris 1970.
- ILLIES, J. H.: Graben Tectonics as Related Crust-Mantle Interaction. — *Intern. Upper Mantle Project. Sci. Report* **27**, 4—27, 15 Abb., Stuttgart 1970.
- KARFUNKEL, J.: Geologie des nördlichen Psiloriti-Massives/Kreta. — *Maschinenschr. Diplomarbeit Univ. Freiburg i. Br.*, 1970.
- KUSS, S. E.: Eine pleistozäne Säugetierfauna der Insel Kreta. — *Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br.*, **55**, 271—348, 6 Abb., 6 Taf., Freiburg 1965.
- Beiträge zur Pleistozän-Fauna der Insel Kreta. — I. Die von D. BATE 1904 gesammelten Elefanten- und Cerviden-Reste. — *Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br.* **56**, 169—181, 4 Abb., Freiburg 1966.
- Pleistozäne Säugetierfunde auf den ostmediterranen Inseln Kythera und Karpachos. — *Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br.* **57**, 207—216, 2 Taf., Freiburg 1967

- KUSS, S. E.: Die paläolithische osteokeratische „Kultur“ der Insel Kreta/Griechenland. — Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. **59**, 137—168, 3 Abb., 6 Taf., Freiburg 1969. [1969 a].
- Die erste pleistozäne Säugetierfauna der Insel Kasos (Griechenland). — Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. **59**, 169—177, 1 Abb., Freiburg 1969. [1969 b].
- Abfolge und Alter der pleistozänen Säugetierfaunen der Insel Kreta. — Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. **60**, 35—83, 21 Abb., Freiburg 1970.
- Die pleistozänen Säugetierfaunen der ostmediterranen Inseln. Ihr Alter und ihre Herkunft. — Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. **63**, 49—71. Freiburg 1973.
- *Hippopotamus creutzburgi parvus* n. ssp., ein pleistozänes Zwergflußpferd von der Insel Kreta (Griechenland). — Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. **65**, 3 Taf., 2 Abb., Freiburg 1975.
- & MISONNE, X.: Pleistozäne Muriden der Insel Kreta. — N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **132**, 1, 55—69, 8 Abb., Stuttgart 1968.
- & THORBECKE, G.: Die präeogenen Gesteine der Insel Kreta und ihre Korrelierbarkeit im ägäischen Raum. — Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. **64**, 39—75, 6 Abb., 1 Tab., 1 Karte, Freiburg 1974.
- LEINDERS, J. J., & SONDAAR, P. Y., On functional fusions in footbones of Ungulates. — Z. Säugetierkunde **39**, 2, 109—115, 2 Abb., Hamburg 1974.
- LYDEKKER, R.: The deer of all lands. — London 1898.
- NICKEL-SCHUMMER-SEIFERLE: Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. — P. PAREY, Berlin und Hamburg 1954.
- PAPP, A.: Die paläogeographische Entstehung der Ägäis nach dem derzeitigen Stand unserer Erkenntnisse. — In: O. WETTSTEIN: Herpetologia aegaea. — Wien 1955.
- PFANNENSTIEL, M.: Bathymetrische Karten des östlichen Mittelmeeres (mit Erläuterungen). — Bull. Inst. Océanogr., Nr. 1192, Monaco 1960.
- SAID, R.: The Geology of Egypt. — Elsevier Publ. Comp., Amsterdam — New York 1962.
- SCHEUCH, R.: Geologie des nordwestlichen Psiloriti-Massives/Kreta. — Maschinenschriftl. Diplomarbeit Univ. Freiburg i. Br. 1970.
- SEIDLITZ, W. v.: Der Einbruch der Ägäis und die Bruchbildungen im levantinischen Gebiet. — Jenaische Z. Naturwiss. **64**, N.F. 57, 21—32, Jena 1929.
- SIEBERG, A.: Untersuchungen über Erdbeben und Bruchschollenbau im östlichen Mittelmeergebiet. — Denkschr. Med.-Naturwiss. Ges. Jena, **18**, 2, 159—273, 65 Abb., 2 Karten, Jena 1932.
- SIGOGNEAU, D.: Etude d'un Cervidé Pléistocène de Corse. — Ann. Paléont. **46**, 49—77, 9 Fig., 3 Tab., 2 Taf., Paris 1960.
- SIMONELLI, V.: Mammiferi quaternari dell'isola di Candia. — Mem. Accad., Sci. Ist. Bologna. — Cl. Sci. fis. VI, 4, Bologna 1907.
- SONDAAR, P. Y.: Paleozoogeography of the Pleistocene Mammals from the Aegaeen. — In: A. STRID (Ed.): Evolution in the Aegaeen. Opera Botanica, no. 30, 60—70, 1971.

- SONDAAR, P. Y., & BOEKSCHOTEN, J. G. Quaternary Mammals in the South Aegean Island Arc with Notes on the other Fossil Mammals from the Coastal Regions of the Mediterranean. I/II. — Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. Amsterdam, B 70, 5, 556—576, 5 Taf., 2 Abb., Amsterdam 1967.
- STEHLIN, H. G.: Über eine altpleistozäne Säugetierfauna der Insel Pianosa. — Eclog. geol. Helv. 21, 2, 433—460, 14 Abb., Basel 1928.
- SUTCLIFFE, A. J.: Similarity of Bones and Antlers gnawed by Deer to Human Artefacts. — Nature, 246, 5433, 428—430, 1973.
- WALTHER, F.: Huftierterritorien und ihre Markierung. — In: HEDIGER: Die Straßen der Tiere. — Braunschweig 1967.
- WETTSTEIN, O.: Herpetologia aegaea. — S-Ber. Österr. Akad. Wiss., Mathem.-naturwiss. Kl., Abt. 1, I, 162, 2 Karten, 8 Taf., Wien 1953.

Tafel I (Alle Fig. 1:2)

Candiacervus cretensis (SIM.) von Kreta

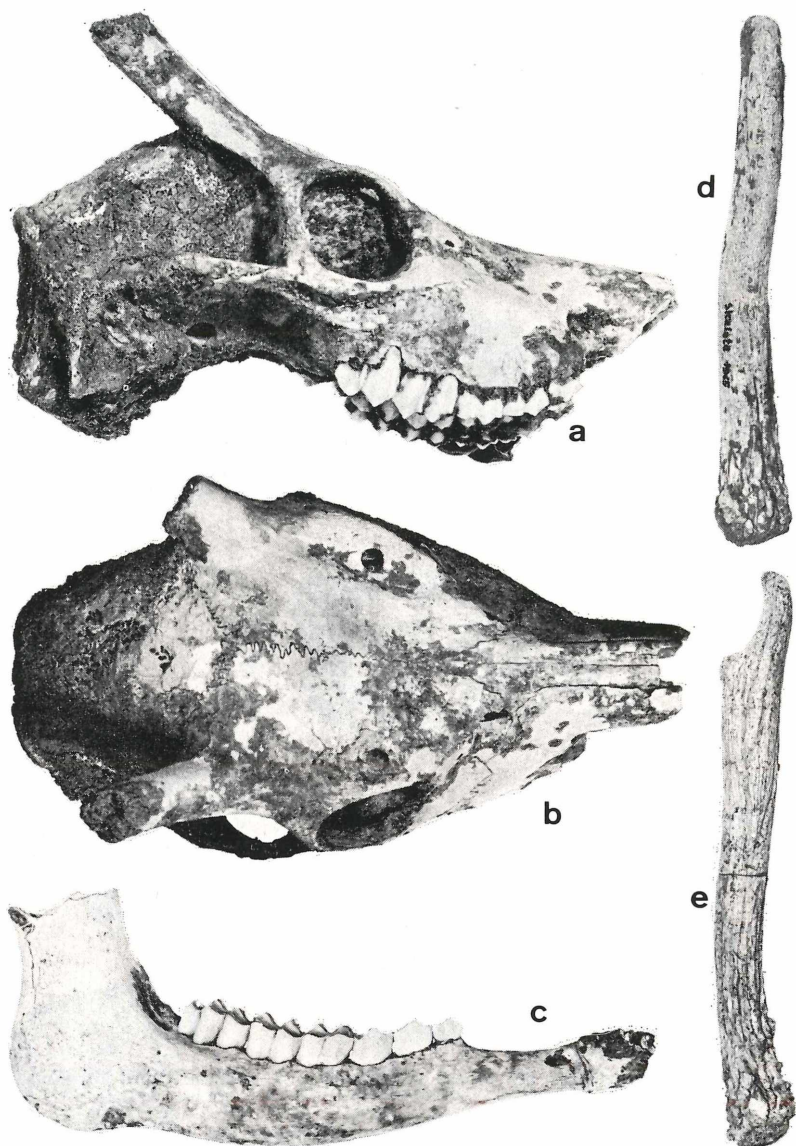
Fig. a: Calvarium eines jungen Männchens, M³ eben im Durchbruch. Schnauzenspitze defekt. Lateralansicht. — Gerani IV.

Fig. b: wie Fig. a, Stirnseite.

Fig. c: Rechter Mandibelast eines adulten Hirsches. Lateralansicht. — Gerani IV.

Fig. d: Spieß mit gerundeter Spitze. — Skaleta.

Fig. e: Spieß mit angedeuteter Gabel. — Mawro Muri IV.



Tafel II (Alle Fig. 1:1)

Candiacervus cretensis (SIM.) von Kreta

Fig. a—b: Obere rechte Backenzahnreihe P²-M³, a = lateral, b = occlusal. — Mawro Muri IV.

Candiacervus rethymnensis n. sp. von Kreta

Fig. c—d: I₁ dext., c = labial, d = lingual. — Gerani I.

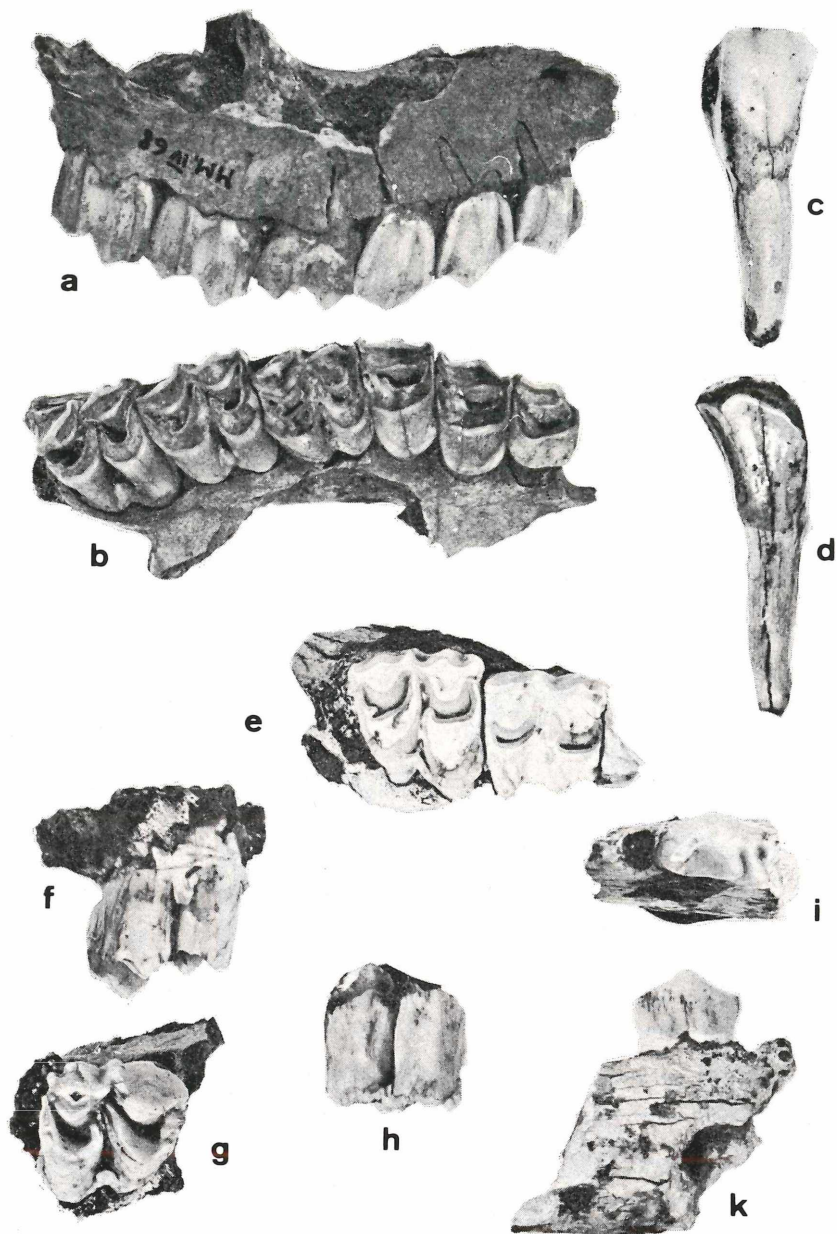
Cervus sp. von Kritinia/Rhodos

Fig. e: M²—M³ dext., occlusal.

Fig. f—g: Wenig usierter M³ sin., f = lingual, g = occlusal (vorderer Außenhügel defekt).

Fig. h: Frischer M³ dext., lingual (vorderer Außenhügel defekt).

Fig. i—k: Unterkieferrest mit P₃ dext., i = occlusal, k = lingual.



Tafel III (Alle Fig. 1:4, Fig. e 1:2)

Candiacervus cretensis (SIM.) von Kreta

Fig. a: Stange eines adulten Hirsches. — Gerani I.

Fig. b: Stange eines senilen (?) Hirsches. — „SIMONELLI-Cave“

Candiacervus rethymnensis n. sp. von Kreta

Fig. c: Stange eines adulten Hirsches, Augensprosse abgebrochen, Kaló Chorafi.

Fig. d: Stange eines adulten Hirsches, Augensprosse defekt. — Gerani IV

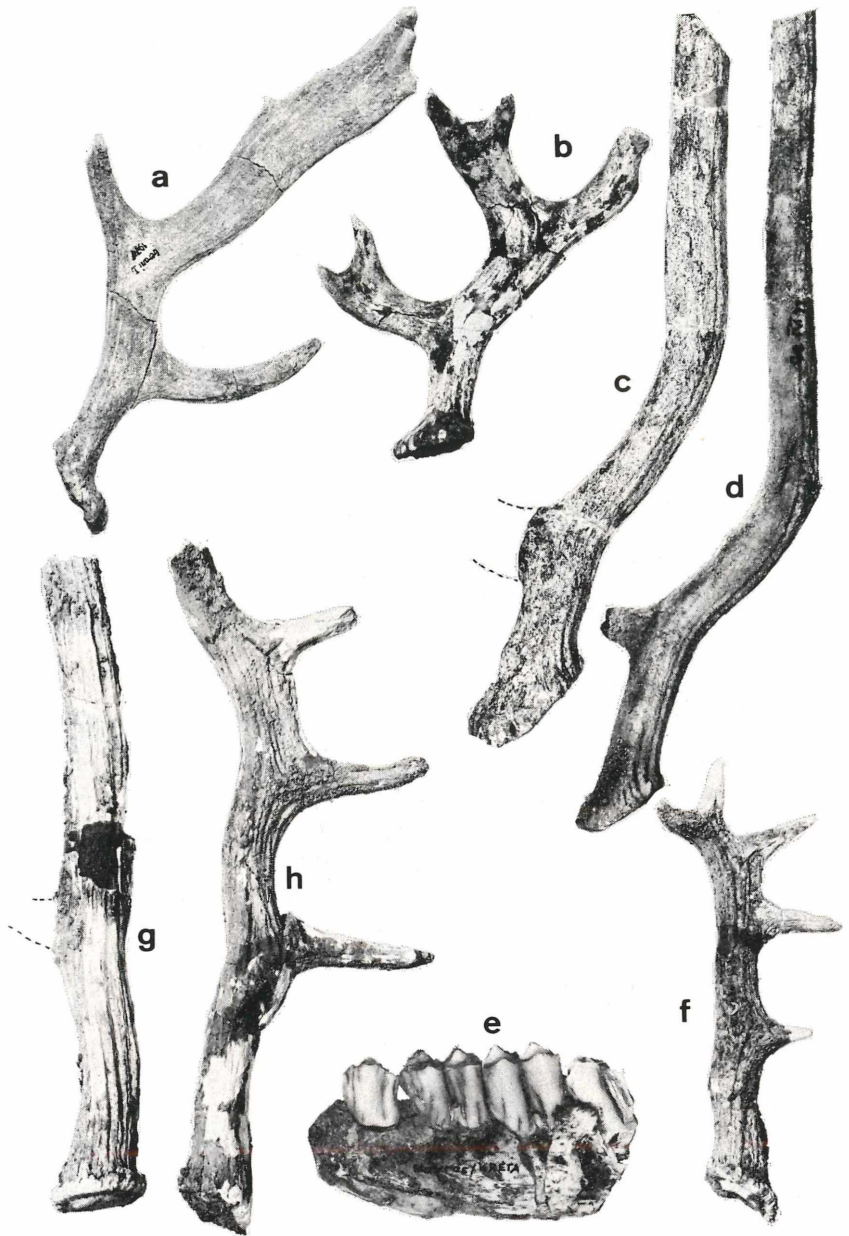
Fig. e: Linkes Unterkieferfragment mit P₄—M₂, Vorderlobus M₃. — Stavrós.

Candiacervus cerigensis n. sp. von Karpathos, Pigadia IV

Fig. f: Stange eines adulten Hirsches mit maximaler Endenzahl.

Candiacervus pigadiensis n. sp. von Karpathos, Pigadia IV

Fig. g—h: Stangen von adulten Hirschen, g = nur mit (abgebrochener) Augensprosse, h = mit maximaler (?) Endenzahl.



Tafel IV (Alle Fig. 1:3)

Candiacervus cretensis (SIM.), Fig. b, d, f, k, n, r.

b: Linkes Femur, plantar, Kreta, Kaló Chorafi

d: Rechtes Mt, dorsal, Kreta, Kaló Chorafi

f: Rechtes Antebrachium, lateral, Kreta, Mawro Muri IV

k: Linkes Mc, dorsal, Kreta, Mawro Muri IV

n: Rechte Tibia, dorsal, Kreta, Mawro Muri IV

Linker Humerus, volar, Kreta, Kaló Chorafi.

Candiacervus rethymnensis n. sp., Fig. a, g, o, p.

a: Rechtes Femur, plantar, Kreta, Mawro Muri IV

g: Rechter Radius, dorsal, Kreta, Panajia II

o: Rechtes Mc, dorsal, Kreta, Mawro Muri IV

p: Linkes juveniles Mt, dorsal, Kreta, Mawro Muri IV.

Candiacervus cerigensis n. sp., Fig. c, e, i, m, q.

Rechtes Femur, plantar, Karpathos, Pigadia IV

Linkes Mt, dorsal, Karpathos, Pigadia IV

Rechtes Mc, dorsal, Karpathos, Pigadia IV

m: Linke Tibia, dorsal, Karpathos, Pigadia IV

q: Linker Humerus, mediovolar, Karpathos, Pigadia IV.

Candiacervus pigadiensis n. sp., Fig. h, l.

h: Distales Stangenfragment, Karpathos, Pigadia IV

l: Rechte Tibia, dorsal, Karpathos, Pigadia IV.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau](#)

Jahr/Year: 1975

Band/Volume: [65](#)

Autor(en)/Author(s): Kuss Siegfried Ernst

Artikel/Article: [Die pleistozänen Hirsche der ostmediterranen Inseln Kreta, Kasos, Karpathos und Rhodos \(Griechenland\) 25-79](#)