

RALF ANGST

Beitrag zur Kenntnis des Elefantenschädels (Mammalia: Proboscidea) – Stoßzahnlose afrikanische Elefanten in den Landes- sammlungen für Naturkunde, Karlsruhe

Kurzfassung

Sechs Schädel weiblicher afrikanischer Elefanten mit angeborenem Verlust der Stoßzähne aus der Säugetiersammlung der Landessammlungen für Naturkunde in Karlsruhe werden vorgestellt. Die Bestimmung des individuellen Alters der Tiere wird diskutiert. Maße am Schädel und das Endokranielvolumen werden bekanntgegeben. Wachstumsveränderungen des Kiefers während der postnatalen Ontogenese werden untersucht.

Abstract

Contribution to the knowledge of the skull of the elephant – Congenitally tuskless African elephants in the Landessammlungen für Naturkunde, Karlsruhe.

Six female skulls of African elephants, congenitally without tusks, from the mammal collection of the Landessammlungen für Naturkunde, Karlsruhe, are introduced. Ageing of the animals is discussed. Measurements of the skull and the endocranial volume are published. Growth changes of the jaws during postnatal ontogenesis are investigated.

Autor

Dr. RALF ANGST, Landessammlungen für Naturkunde, Postfach 40 45, Erbprinzenstraße 13, D-7500 Karlsruhe 1.

Einleitung

Von seiner Sammelreise nach Ostafrika in den Jahren 1961/63 brachte H. KNIPPER die Schädel von sechs Elefantenkühen mit. Die Tiere waren im Rahmen von Maßnahmen zur Bestandsregulierung abgeschossen worden. Die Schädel wurden von T. E. IRWIN im Frühjahr 1962 im Mahenge-District, Tanganyika, in etwa 1000 m Mh. aufgesammelt. Sie lassen sich der Unterart *Loxodonta africana africana* (BLUMENBACH, 1797) zuordnen. Bei der Auswahl wurde auf verschiedene Durchbruchstadien und unterschiedlichen Abnutzungsgrad der Molaren Wert gelegt.

Die Cranien gehörten bis auf ein Exemplar zu adulten Tieren, bei denen von Geburt keine Stoßzähne ausgebildet waren. Der kongenitale Verlust der Stoßzähne ist schon bei fossilen Rüsseltieren zu beobachten. Er wird von TOBIEN (1973) für Mastodonten, vor allem *Gomphotherium*, diskutiert.

Während beim indischen Elefanten die Stoßzähne der Kühe immer rückgebildet sind und bei der Ceylon-Unterart häufig auch den Bullen fehlen (ALTEVOGT & KURT 1972), haben beide Geschlechter der afrikanischen Gattung in der Regel gut ausgebildete Stoßzähne. Aber

auch von *Loxodonta* wird angeborener Verlust der Stoßzähne gemeldet. So fehlten sie einem hohen Prozentsatz der ursprünglich vor ihrer fast gänzlichen Vernichtung im südafrikanischen Addobusch heimischen Herde (KRUMBIEGEL 1943). FRADE (1955) weist ebenfalls auf gelegentliche Atrophie der Stoßzähne afrikanischer Elefantenkühe hin. Einen riesigen Bullen ohne Stoßzähne erwähnt bereits WARD (1899). Nach G. S. CHILD (1964) sind stoßzahnlose Elefanten in Ostafrika durchaus keine seltene Erscheinung. In einem Brief an H. KNIPPER schreibt er: „These are distributed fairly widely in Central and Southern Tanganyika. I have seen them in Kilosa, Morogoro, Mahenge, Mayoni, Dodoma, and Tabora Districts and in the Selous and Rungwa Game Reserves and have shot some in some of the places. Mr. Irwin found that almost all tuskless elephant shot during his work between Ruaha and Kilombero-Rivers were females. There are however records of male tuskless animals. It should be borne in mind that both tusked and tuskless elephant are found together in the same herd. Also tuskless cow elephant with tusked calves have been seen and the opposite has also been recorded. These animals do not represent a separate geographical race or subspecies. In all respects except the matter of tusks they are identical with tusked elephant.“ Den Oberschädel eines von Geburt stoßzahnlosen Bullen bildet KINGDON (1979) ab. Für das gehäufte Auftreten der Anomalie gibt er die Erklärung: „Like other features, the tusk-shape is genetically controlled and because the basis of elephant society is the mother-family it is not uncommon to see a group of elephants which, in spite of different ages being present, show similarly shaped tusks. Thus a single group of sixteen elephants in the Rufugi area were all tuskless and in the same region a trend towards tusklessness or small tusks was said to be associated with particularly large ears and a rather smooth skin.“

Bei allen sechs Exemplaren der Karlsruher Sammlung sind im Bereich, wo die Alveolen der fehlenden Stoßzähne zu erwarten wären, gut markierte Krater vorhanden. In ihrem Inneren sind sie mit scharfkantigen Knochenbälkchen, die in apikaler Richtung weisen, ausgekleidet (Abb. 3).

Den Kollegen des British Museum (Nat. Hist.) sei für die Ermöglichung von Messungen gedankt.

Altersbestimmung

Das individuelle Alter von Elefantenschädeln wurde bisher im wesentlichen nach Merkmalen am Gebiß bestimmt. Bei rezenten Rüsseltieren sind außer den beiden Stoßzähnen, die den oberen dritten Incisiven entsprechen, in jeder Kieferhälfte 3 Milchmolaren und 3 permanente Molaren angelegt (FRADE 1955), die successiv durchbrechen und in Occlusion treten. Die Milchzähne sind molariform. Im Gegensatz zum bei den Mammalia üblichen Schema werden sie nicht durch echte Prämolaren ersetzt (HOLLIER 1980). Aus praktischen Gründen schlug MORRISON-SCOTT (1947) vor, die sechs Zähne des Backengebisses mit römischen Ziffern von I bis VI entsprechend ihrer Eruption durchzunummerieren. Da sich die Zähne der aufeinanderfolgenden Generationen aus einer unterschiedlichen Zahl an Lamellen (laminae, ridges), die auf der Kaufläche als charakteristische Schmelzfiguren in Erscheinung treten (WEBER 1928), zusammensetzen, versuchte man dieses Merkmal zur Identifikation der einzelnen Zähne afrikanischer Elefanten heranzuziehen („ridge-formula“). Es zeigte sich jedoch, daß erhebliche Fehlerquellen, die sowohl methodisch als auch in einer scheinbaren individuellen Variation der Lamellenzahl zu suchen waren, in Kauf genommen werden mußten. MORRISON-SCOTT (1947), der die Methode dieser auf der Zahl der Lamellen beruhenden Altersbestimmung untersuchte, kam zum Ergebnis: „The number of laminae in a tooth is not a good character for determining the position of a tooth in the series. It is not possible to construct a useful ridge formula and even if it were it is seldom that the complete number of laminae can be observed. The best that can be said is that a tooth with 13–14 laminae is probably a VI.“ Der Autor betont weiter, daß eine befriedigende Diagnose der in den Alveolen der Kiefer verankerten Zähne nur bei Berücksichtigung von zusätzlichen Merkmalen wie der Größe und dem Entwicklungsgrad der Zähne, dem Zustand der Schädelnähte und Schädelmaßen gegeben ist. Über die Möglichkeiten der Identifikation der Zähne faßt er zusammen: „The conclusion is arrived at that teeth numbers I and II may always be identified with certainty, number III with fair certainty, and number VI with much less certainty. Numbers IV and V are not at all easily to be distinguished.“

Inzwischen unterzog SIKES (1966) die Lamellen der einzelnen Zähne einer eingehenden Analyse, wobei das Untersuchungsmaterial nicht mehr aus Museumsammlungen kam. An einer Serie von 40 im Rahmen eines weitreichenden Forschungsprogramms in Kenya und Uganda erlegten Elefanten unterschiedlicher Altersgruppierung konnte die Autorin zeigen, daß die Ursache für die in fossilem Material wurzelnde Verwirrung über die tatsächliche Zahl der Zahnlamellen in Fehldeutungen zu suchen war. Die Untersuchungen ergaben, daß die ersten mesial und distal am Zahn gelegenen Lamellen („Talon“) in vielen Fällen nur schwach entwickelt und nicht immer leicht ansprechbar sind oder gar

durch Friktion mit dem nachfolgenden Zahn undeutlich werden. Bevor der Zahn aus seiner alveolaren Tasche in die Kauebene geschoben wird, sind die Lamellen jedoch vorhanden. Da jede Lamelle eine eigene Pulpaöhle besitzt, muß sie auch als solche gewertet werden. So ermittelte SIKES, daß sich jeder der sechs Zähne aus einer jeweils konstanten Lamellenzahl zusammensetzt: I besteht aus 5, II aus 7, III und IV aus 10, V aus 12 und VI aus 13 potentiellen Lamellen.

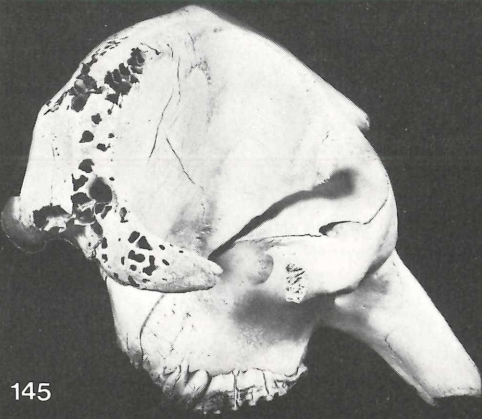
Es muß aber angemerkt werden, daß LAWS (1966) den „Talon“ als „not a true tubercle“ betrachtet. Außerdem fand inzwischen HANKS (1972) an Untersuchungsmaterial aus Zambia, daß Molar II aus 8, in einem Fall aus 9 Lamellen bestand. Da auch LAWS (1966) wie SIKES diesen Zahn bei ostafrikanischen Elefanten aus nur 7 Lamellen aufgebaut fand, schließt HANKS „that the Zambian elephants are significantly different with respect to that tooth“

Neben instruktiven Abbildungen gibt SIKES die maximalen Abmessungen der Kaufläche und Gewichte der von ihr untersuchten Molaren bekannt. Zur Identifikation der einzelnen Zähne eröffnete sie die Alveolen der rechten Unterkieferhälfte. Nach der gleichen Methode arbeiteten JOHNSON & BUSS (1965) sowie KUMREY & BUSS (1968). JOHNSON & BUSS wiesen auf die in manchen Fällen schwierige Identifikation selbst bei aus dem Kiefer isolierten IV und V hin.

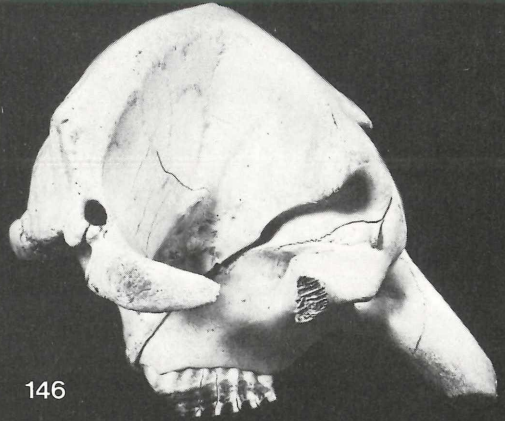
Auch LAWS (1966) benützte Zähne der rechten Mandibulahälfte, die er zum Teil freilegte. An 385 aufgesammelten Unterkiefern aus dem Queen Elizabeth National Park sowie dem Murchison Falls National Park, beide in Uganda, teilte er die Durchbruchfolge der sechs Molaren in 30 Altersgruppen, die er eingehend beschrieb und illustrierte. In einer anschaulichen Graphik demonstrierte er, wie sich die einzelnen Zähne durch Längen- und Breitenmaße unterscheiden. Seine Methoden und Ergebnisse konnten der Bearbeitung einer Fülle an Material aus der Luangwa Reserve in Zambia zugrunde gelegt und durch die geographisch entfernte Population bestätigt und erweitert werden (ELDER & RODGERS 1968, HANKS 1972). So stellte sich heraus, daß die Backenzahnmaße von Tieren, deren Geschlecht bekannt war, keine sexuell bedingten Unterschiede aufwiesen. Neuerdings zeigte sich, daß absolute Altersangaben von LAWS, besonders bei älteren Tieren Korrekturen verlangen (FATTI et al. 1980), da er das Höchstalter zu hoch ansetzte.

Eine Möglichkeit zur Festlegung des relativen Alters schlug SIKES (1966, 1967) vor, indem sie feststellte, welcher Molar des Unterkiefers gerade am Foramen mentale vorbeigeschoben wurde und welche seiner Lamellen dann genau über dem Foramen mentale lag. Sie entwickelte außerdem eine weitere Methode zur Schätzung des absoluten Alters. Auch in ihrer Tabelle ist die

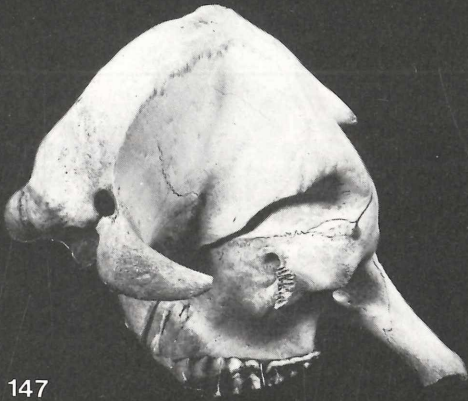
Abbildung 1. Die sechs Oberschädel von *Loxodonta*; Lateralansicht. Die Sammlungsnummern sind eingezeichnet. – Foto: H. HECKEL.



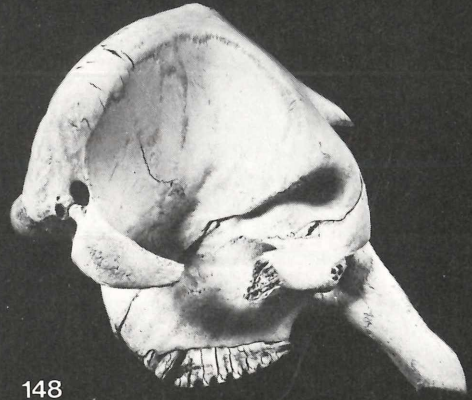
145



146



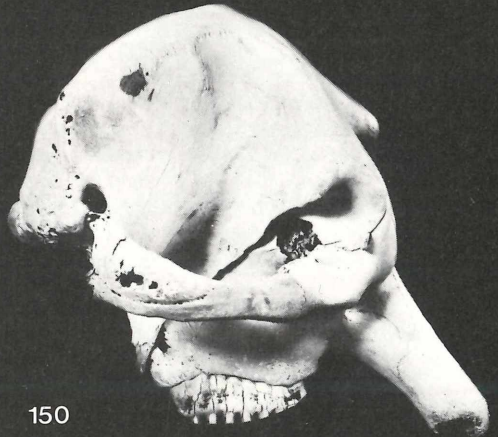
147



148



149



150

genaue Festlegung des Alters über 25 bis 30 Jahren problematisch, da entsprechende Angaben über individuell bekannte Tiere fehlen. Pionierarbeit leistete LANG (1965), als er den Zahndurchbruch von fünf im Baseler Zoo aufwachsenden afrikanischen Elefanten über mehrere Jahre intensiv verfolgte. Die Altershöchstgrenze von *Elephas maximus* untersuchte SEITZ (1967, 1975, 1976) im Anschluß an Erhebungen FLOWERS (1931, 1947/48), indem er die Lebensdaten von Individuen aus Gefangenschaft eruierte. Er stellte fest, daß Berichte über ein Alter von 70 bis 80 Jahren in keinem Fall bestätigt sind und nicht einmal ein Altersfall über 60 Jahren eindeutig nachgewiesen werden konnte. Die Grenze von 50 Jahren dürften indische Elefanten nur gelegentlich überschreiten. Schon mit 40, manchmal bereits wenig über 30 Jahren, kann ein indischer Elefant vergreisen. Kein afrikanischer Elefant hatte bis zum Zeitpunkt der Recherchen (1967) in Gefangenschaft das 40. Lebensjahr vollendet.

Bei der Altersbestimmung der Zähne der Karlsruher *Loxodonta*-Schädel erwiesen sich die von SIKES und LAWS herausgestellten Merkmale als äußerst nützlich. In Fällen, wo zwei Molaren in der Kieferhälfte vorhanden waren, wurde in Anlehnung an englische Autoren der dem Kinn genäherte als anterior und der proximale als posterior bezeichnet. Die Beurteilung der Molaren der rechten Mandibulahlälfte ergibt folgendes Bild:

Beim Schädel Nr. 145 ist Zahn V voll in Occlusion. Auf der Kaufläche sind 8 Laminae deutlich, von denen die erste mesial gelegene etwas abgebrochen ist. Die Wurzel ragt auf der Mesialseite zum Teil aus dem Kiefer. Die Wurzelteilung unter der 4. Lamelle, auf die SIKES hinweist, ist erkennbar, so daß die potentielle Lamellenzahl ermittelt werden kann. Der Unterkiefer läßt sich in Laws' Altersgruppe XVIII einreihen.

Nr. 146 besitzt zwei Zähne im Gebrauch. Von Molar IV sind nur noch 3 Lamellen vorhanden (im Oberkiefer fehlt er ganz), während auf dem V. Zahn 9 Laminae zu erkennen sind. Proximal vom V. Molaren ist der sich entwickelnde VI. im Kiefer erkennbar. Die Mandibula entspricht LAWS' group XVI. Das Cranium ist massig, was besonders im Vergleich mit Nr. 147 deutlich wird (Abb. 1).

Auch bei Nr. 147 sind zwei Zähne in Occlusion, von denen der anteriore 6 und der posteriore 5 „ridges“ erkennen läßt. Der anteriore überragt den Unterkiefer mesial plattenartig („shelf like“). Eine Bestimmung der Zähne ist schwierig, da einerseits die Wurzelteilung unter dem 4. Querjoch nicht feststellbar ist und andererseits auch ein Vergleich mit den Längenmaßen bei LAWS unmöglich ist. Die Breite des anterioren Zahns liegt im Übergangsbereich zwischen Molar IV und V. Beim posterioren ist sie noch nicht ausreichend entwickelt. SIKES ermittelte an ihrem Material als „maximal grinding width“ für Zahn IV 5,5 mm und für V 7,5 mm. Beim anterioren fraglichen Molaren beträgt die „grinding width“ 6,4 mm. Demnach kann man ihn als Molar V bestimmen. Der posteriore Zahn wäre dann Molar VI. Hierfür spricht, daß

nach Eröffnung des proximal der Zähne gelegenen Alveolenbereichs der linke Mandibulaast keinen weiteren Zahnkeim enthielt. Die Zähne können dann etwas älter als LAWS' Gruppe XXI eingestuft werden. Auf geringeres Alter könnte dagegen der auffallend grazile Bau des Schädels, vor allem des Rostrums, deuten (Abb. 1).

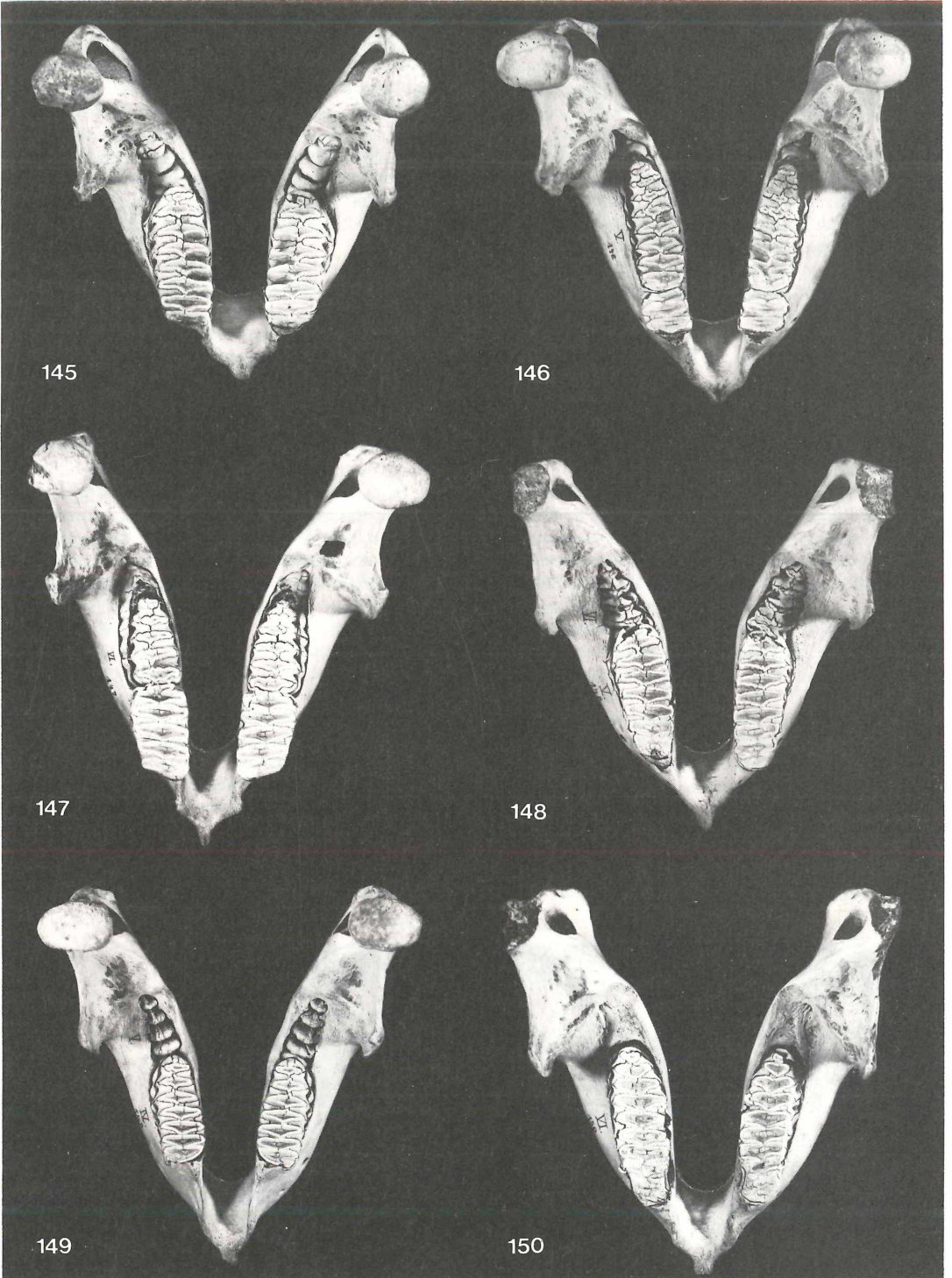
An der Mandibula von Nr. 148 läßt sich am anterioren Zahn die Wurzelteilung unter der 4. Lamelle ermitteln. Er ist auch in Einklang mit den Maßen LAWS' als Zahn V ansprechbar. Mesial sind Teile abgebrochen. 8 Lamellen können gezählt werden. Der VI. eruptierende Molar liegt fast 1 cm unter der Kaufläche, ist aber schon abgeschliffen. Der Unterkiefer reiht sich in LAWS' group XIX. Nr. 149 ist das jüngste Individuum. Der anteriore Zahn in Occlusion zeigt 7–8 Laminae auf der Kaufläche und wird als Molar IV bestimmt. Der posteriore, Zahn V, durchbricht mit seinen Spitzen gerade die Alveolenebene. Der Kiefer paßt ungefähr in LAWS' Gruppe XII. Das Rostrum des Schädels ist noch leicht gebaut. Die Schädelnähte sind während der Mazeration in der Savanne teilweise weit aufgerissen.

Beim ältesten Tier, Nr. 150, ist nur ein Zahn mit mesial Abnützungerscheinungen in Funktion. Etwa 10 Laminae sind erkennbar. Nach LAWS' Maßen fällt der Zahn in die Variation von Molar V; er nähert sich jedoch deutlich dem Bereich von VI in der Stichprobe von ELDER & RODGERS. Nach LAWS' Bemerkungen, die für diesen Zahn zutreffen, handelt es sich aber eindeutig um Molar VI: „The last tooth (M_6) can easily be distinguished after it has come into wear (group XX) because the long ‚capsule‘ enclosing the tooth becomes flattened and solid. An axe was used to chop away the bone to check that no further tooth ‚capsule‘ was present, but in no case was the initial judgement based on superficial appearance altered by this practice and it was discontinued.“ Auch die Ermittlung der potentiellen Lamellenzahl mit Hilfe der Wurzelteilung unter der 4. Lamelle bestätigt den Zahn als Molar VI. Er kann in LAWS' group XXVII eingereiht werden.

Maße und Wachstumsveränderungen des Schädels

Während zur Zeit der Geburt die Schädeltopographie weitgehend durch die Raumannsprüche der Kopforgane bestimmt wird (BIEGERT 1957), fällt bei der Gestaltung des Schädels während der postnatalen Ontogenese neben anderen Faktoren eine wesentliche Bedeutung der Entwicklung des Gehirns zu. Auch bei der Beurteilung der Evolutionshöhe spielt die Hirnmasse einer Tierform eine Rolle (STARCK 1982). So gilt das Volumen des Cavum cranii als wichtigstes Schädelmaß. Ein umfangreiches anthropologisches Schrifttum behandelt die Problematik der durch vielseitige methodische und subjektive Umstände beeinflussbaren Ermittlung dieses Ma-

Abbildung 2. Die sechs Mandibulae von *Loxodonta*: Dorsalan-sicht. – Foto: H. HECKEL.



Bes. Ein Vergleich ausgefeilter Meßmethoden, die alle das Ziel verfolgen, das Hirnschädelvolumen von *Homo* mit möglichst geringem Fehler festzustellen (vgl. BREITINGER 1936, SCHAEFER 1963) verdeutlicht die Schwierigkeiten, mit denen bei der Mensuration des drei- bis viermal so großen Volumen von *Loxodonta* gerechnet werden muß. Im vorliegenden Fall wurde der Endocranialraum – nach Verstopfen der kleineren Löcher – durch das Foramen occipitale magnum mit Milokorn (*Sorgum bicolor*, etwa 2,5 bis 3 mm Durchmesser) gefüllt, das durch Perkussion mit einem Gummihammer verdichtet wurde. Die Füllmenge ließ sich in einem Meßzylinder nach gleichartiger Verdichtung ermitteln. Aus jeweils mehreren Messungen errechnen sich die Mittelwerte für die 6 Schädel:

Nr. 145: 5270 cm³, Nr. 146: 5150 cm³, Nr. 147: 5170 cm³, Nr. 148: 5010 cm³, Nr. 149: 4950 cm³, Nr. 150: 5520 cm³.

Im Durchschnitt beträgt die Schädelkapazität der 6 Elefantenkühe 5178 cm³. Am jüngsten Schädel (Nr. 149) wurde der niedrigste, am ältesten (Nr. 150) der höchste Wert gemessen.

Auch die Erfassung von Streckenmaßen am Elefantenschädel erfordert einen anderen Aufwand als die Vermessung kleinerer Säugetiere üblicher Dimensionen. „The skulls, however, have extraordinary dimensions and it is rather difficult to locate the exact position of the landmarks when examining complete skulls“ (BADOUX, 1961). MORRISON-SCOTT beschränkt sich beim Größenvergleich seiner Schädelserien für Oberschädel wie Unterkiefer auf die beiden Maße „zygomatic width“ und „condylo-mental length“. Es ist aber möglich, eine Reihe brauchbarer Maße mit entsprechend dimensionierten Tasterzirkeln am Schädel abzugreifen. Auch wenn die einzelnen Meßpunkte – etwa durch frühzeitige Obliteration der Schädelnähte – schwer lokalisierbar sind, dürfte bei der beträchtlichen Länge der Strecken kleineren Meßgenauigkeiten geringes Gewicht zufallen. Meßpunkte wurden entsprechend der anthropologischen Technik festgelegt (siehe MARTIN & SALLER 1957). Dabei mußte das Prosthion konstruiert werden, indem

die Kontur der am weitesten rostral reichenden Bereiche der Incisiva in die Medianebene projiziert wurde. Der Parietal Vertex (PV) als höchster Punkt in der Medianen, den der dorsale Ursprung der Nackenmuskeln bildet, wurde von BADOUX übernommen. Zur Demonstration der Dimensionen der Karlsruher Schädel sind in Tabelle I zehn ausgewählte Schädelmaße aufgeführt. Aus der Zusammenstellung ist zu sehen, daß Nr. 149 als jüngstes Individuum in mehreren Maßen unter den Vergleichstieren liegt, während das älteste Tier, Nr. 150, dieselben mit Ausnahme von Breitenmaßen überschreitet.

Bei der Betrachtung linearer Maße ist die Wahl einer möglichst konservativen Ausgangsstruktur eine wichtige Voraussetzung. Am Neurocranium betont SCHULTZ (1955) bei Untersuchungen an Primaten die Wichtigkeit der Basion-Nasion-Strecke als Bezugsgröße. Die Bedeutung der Strecke wird jedoch von HOFER & SPATZ (1963) für manche Primatenschädel eingeschränkt, „da sie nicht immer die Richtung der allgemeinen Schädelbasis angibt, sondern über diese hinwegziehen kann“. Das ist in extremer Weise beim Elefantenschädel der Fall. Hinzu kommt, daß eine unterschiedliche Ausprägung der Pneumatisation im Frontale/Nasalebereich zu erhöhter Längenvariation der Basion-Nasion-Strecke beitragen kann; ganz abgesehen davon, daß die Lage des Nasion an adulten Schädeln nur vage lokalisierbar ist. Als günstig zum Formvergleich erwies sich dagegen am Elefantencranium eine Verbindungslinie des Basion mit dem Nasospinale. Wenn von einer gewissen Schwierigkeit bei der Festlegung des rostralen Punktes abgesehen wird, erhält man eine Linie, die in unterschiedlichen Altersstadien ziemlich genau den Verlauf der cerebralen Schädelbasis nachvollzieht.

Während des postnatalen ontogenetischen Gestaltwandels des Säugetierschädels sind neben der relativen Größenabnahme des Gehirns Änderungen am Kiefer auffällig. Im Kieferbereich gehorchen der maxillare und der prämaxillare Schädelabschnitt bei den Rodentia und Lagomorpha unabhängig voneinander weitgehend unterschiedlichen Entwicklungstendenzen (FREYE

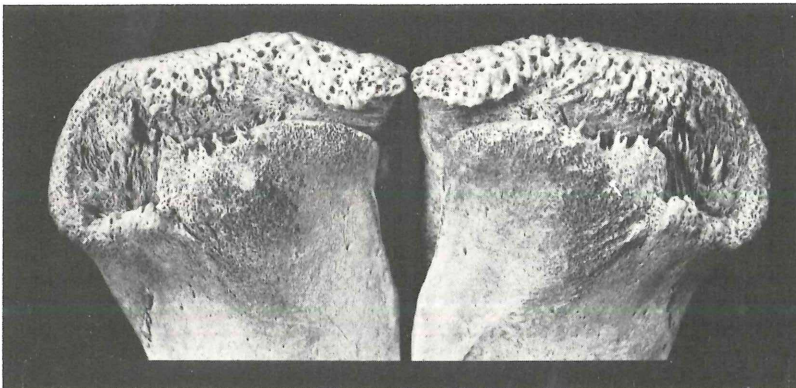


Abbildung 3. Apikaler Teil des Rostrum (Nr. 146) mit den durch Spongiosa ausgekleideten Gruben; Ventralansicht. – Foto: H. HECKEL.

Tabelle 1. Maße der sechs Schädel aus dem Mahenge-Distrikt in Millimetern.

Sammlungs-Nummer	Zahngenerationen	Basion – Prosthion	Basion – Parietal Vertex	Basion – Nasospinale	Parietal Vertex – Prosthion	Staphylion – Nasospinale	Nasospinale – Prosthion	Staphylion – Prosthion	Jochbogenbreite	Interorbitalbreite	Größte Hirnschädelbreite
145	V	627	390	475	669	365	310	414	570	339	492
146	IV–V	645	413	477	687	346	326	418	620	362	549
147	V–VI?	630	405	475	647	336	292	389	554	315	486
148	V–VI	610	377	444	680	347	327	398	563	314	506
149	IV	616	402	459	608	320	267	380	510	287	460
150	VI	669	425	491	720	381	341	436	585	378	530

1961). Für den Elefantenschädel gilt ähnliches. Unter dem Einfluß der Herausbildung von Stoßzähnen ist der Rostralteil vom Gaumenbereich funktionell getrennt. Das Wachstum des Rostrums der verschiedenen Individuen läßt sich durch den Vergleich eines Dreiecks mit den Endpunkten Basion (ba), Nasospinale (ns), Prosthion (pr) darstellen. Die Strecke Basion-Nasospinale bietet sich als Bezugsbasis an. In Abb. 4 wurden die Strecken Nasospinale-Prosthion und Basion-Prosthion in Prozent dieser Strecke ausgedrückt. Es zeigt sich, daß die Rostrumlänge von Schädel Nr. 149 als jüngstem Individuum noch unterhalb der älteren Elefanten liegt. Zusätzlich wurden zur Erläuterung der Wachstumsstendenz die Werte eines Elefanten mit Molar III in Funktion

(LNK Nr. 11 716), eines Jugendlichen mit Zahn II in Occlusion und eruptierendem Molar III (Brit. Mus. N. H. Nr. 72.1072) sowie eines Neonaten (Brit. Mus. N. H. Nr. 68.9.25.2) eingezeichnet. Während der postnatalen Ontogenese unterliegt also das Rostrum einer beträchtlichen Längenzunahme in apikaler Richtung, die bei der Schädelserie aus dem Mahenge-Distrikt lange, bis ins Alter wo Molar IV bereits in Gebrauch ist, zu verfolgen ist.

Die Lagebeziehung des Kieferschädels zum Neurocranium läßt sich nach der von HOFER (1952) vorgeschlagenen Terminologie kennzeichnen. Bei rezenten Proboscidierschädeln ist der Gaumenbereich gegenüber der Schädelbasis lordotisch erhoben. Sie gehören somit

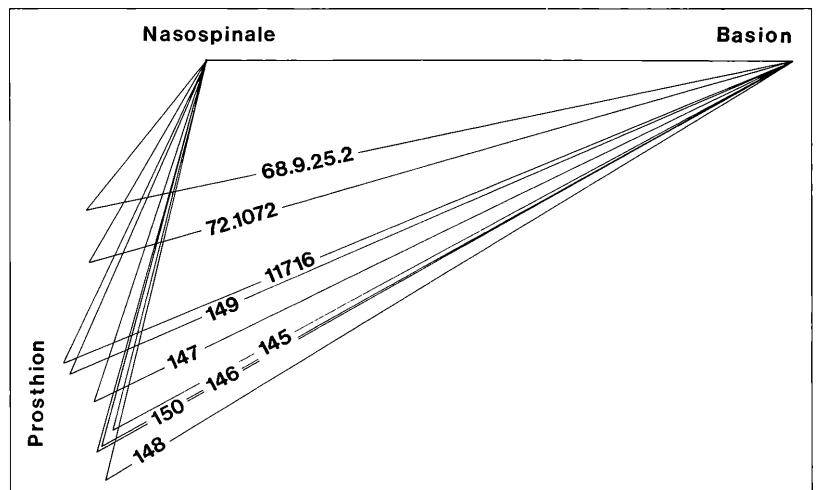


Abbildung 4. Postnatales Kieferwachstum bei *Loxodonta*. Die Sammlungsnummern der Individuen sind eingezeichnet. Nr. 149 folgt den Jungtieren, Nr. 147 schließt sich an. Weitere Erklärung im Text. Zeichnung: M. TAKÁCS.

zum aiorhynchen Typ (THENIUS 1970). Wirkungsvoll mahlend-reibende Kieferbewegungen werden durch eine hohe Lage des Kiefergelenks und einen hohen Ramus ascendens mandibulae ermöglicht.

Der Verlauf der Schädelbasis läßt sich durch median an das Basioccipitale und Basisphenoid von pharyngeal oder von cerebral angelegte Geraden wiedergeben, die aber beim Elefantenschädel in ihrer Richtung erheblich voneinander abweichen. Wie KUMMER (1957) jedoch im Rahmen von Untersuchungen der Ontogenese des menschlichen Schädels erfuhr, bestehen bei der Wahl des medianen cerebralen Umrisses des Clivus als Bezugsstruktur die gleichen Bedenken wie bei der Bevorzugung der pharyngealen Basisseite, „da beide Ebenen in Ontogenese und Phylogenese keine in bezug auf ihre unmittelbare Umgebung konstante Lage und Stellung besitzen“ (FRICK 1960). So kann man am nicht eröffneten Elefantenschädel den Verlauf der äußeren Schädelbasis in der Medianen durch die pharyngeale Kontur von Basioccipitale und Basisphenoid bestimmen. Am Cranium viscerale hat sich als Konstruktionsgerade zur Festlegung des Verlaufs des Oberkiefers bei Säugern verschiedener Ordnungen die Ebene des Nasenbodens als Verbindungslinie der Spina nasalis anterior und der Spina nasalis posterior bewährt (vgl. KUMMER 1953, MUÑOZ 1959, STARCK 1953). Am Elefantenschädel weicht aber die Ebene des Nasenbodens infolge ausgedehnter Pneumatisation von Incisivum, Maxillare und Palatinum beträchtlich von der pharyngealen Gaumenkontur ab. Zur Bestimmung der Richtung des Oberkiefers bietet sich die mediane Kontur des Palatum durum zwischen der Fissura palatina (sensu BOAS & PAULLI; entspricht etwa dem Canal naso-palatin bei ANTHONY & COUPIN) und dem Choanenrand an. Da wegen der übermäßigen Größe der intakten Cranium ein herkömmlicher Perigraph nicht einsetzbar ist, läßt sich die präbasiale Lordose durch einen der Knochenoberfläche angepaßten biegsamen Draht mit hinlänglicher Sicherheit bestimmen. Der Verlauf der bei den Karlsruher Schädeln von der Pharyngealseite gesehen im Basisbereich weitgehend konkaven und im Oberkieferbereich weitgehend konvexen Konturen kann mit Vorbehalt durch zwei Gerade wiedergegeben werden. Diese schneiden sich bei den sechs Schädeln in rostrorodorsal offenen Winkeln zwischen 130 und 138 Grad.

Während des postnatalen Wachstums erfährt die Aiorhynchie offenbar eine Steigerung. Ein Vergleichsschädel der Karlsruher Sammlung (LNK Nr. 11 716), bei dem Zahn III im Gebrauch ist, und der von BOAS & PAULLI (1925) veröffentlichte Medianschnitt eines Individuums vergleichbaren Alters zeigen noch etwas weniger elevierte Kiefer als die sechs Kühe aus dem Mahenge-Distrikt. Auch für *Elephas maximus* kann eine Änderung der präbasialen Lordose aufgezeichnet werden. Beim von BOAS & PAULLI publizierten adulten Bullen „Chang“ aus dem Kopenhagener Zoo und der erwachsenen „Molli“ des Karlsruher Stadtgarten-Tierparks (LNK Nr. 759) wie auch dem adoleszenten „Albert“ vom Frank-

furter Zoo (LNK Nr. 11 717) mißt der nach rostrorodorsal offene Schnittwinkel zwischen Kiefer- und Basisgeraden ungefähr 135°. Die Winkelwerte von vier median eröffneten Schädeln junger Tiere von neonat bis hin zum Gebrauch von Molar IV, die BOAS & PAULLI darstellten, liegen um einige Grad darüber. Gleiches gilt für einen Schädel mit Zahn II und III in Occlusion, den ANTHONY & COUPIN (1925) abbildeten.

Neben dem Kiefer wird während des postnatalen Wachstums auch das Gehirn zunehmend eleviert, was THENIUS mit der durch die Stoßzähne verursachten veränderten Schädelhaltung des lebenden Tieres in Zusammenhang bringt. Hierbei weichen auch pharyngeale und cerebrale Schädelbasis immer weiter voneinander ab, so daß sich die Keilform des Os tribasilare (VIRCHOW 1857) erheblich verstärkt.

Summary

From a collecting expedition to East Africa 1961/63 the late H. KNIPPER imported the skulls of six cow elephants, obtained in the Mahenge-District, Tanganyika, which were all without tusks congenitally. Tusless elephants are not extremely rare in East Africa. After discussing methods of ageing the skulls the molars of the right half of the mandible are defined according to the conclusions mentioned in the papers of LAWS and SIKES. The capacity of the braincase covers a range from 4950 to 5520 cm³. In the six skulls it averages 5178 cm³. Measurements of the skulls are given. Structures of the skull relatively constant to serve as a reference basis are discussed. The growth of the rostrum is considered. In the youngest animal with molar IV in occlusion it has not yet been finished. The degree of elevation of the upper jaw with reference to the neurocranial base increases during the postnatal growth in *Loxodonta* as well as in *Elephas*.

Literatur

- ALTEVOGT, R. & KURT, F. (1972): Die Rüsseltiere; Familie Elefanten. – (In:) GRZIMEK, B. (Edit.) Grzimeks Tierleben. Vol. XII: 489–514; Zürich.
- ANTHONY, R. & COUPIN, F. (1925): Nouvelles recherches sur les cavités nasales de l'Éléphant d'Asie (*Elephas indicus* L.). – Archives d'Anat. d'Hist. et Embryol., 4: 107–147.
- BADOUX, D. M. (1961): A mechanical interpretation of the shape and cyrtoccephaly in the skull of the Indian elephant, *Elephas maximus*. – Säugetierk. Mitt., 9: 97–105; München.
- BIEGERT, J. (1957): Der Formwandel des Primatenschädels und seine Beziehungen zur ontogenetischen Entwicklung und den phylogenetischen Spezialisierungen der Kopforgane. – Gegenbaurs Morph. Jb., 98: 77–199; Jena.
- BOAS, J. E. V. & PAULLI, S. (1925): The elephant's head. Studies in the comparative anatomy of the organs of the head of the Indian elephant and other animals. Second part. – 80–127, 31 plates; Kopenhagen und Jena.
- BREITINGER, E. (1936): Zur Messung der Schädelkapazität mit Senfkörnern. – Anthropol. Anz., 13: 140–148.

- ELDER, W. H. & RODGERS, D. H. (1968): Age and growth of elephants. A study in the Luangwa Valley, 1965–1967 – *African Wildlife*, **22**: 281–293; Johannesburg.
- FATTI, L. P., SMUTS, G. L., STARFIELD, A. M. & SPURDLE, A. A. (1980): Age determination in African elephants. – *J. Mamm.*, **61**: 547–551; Lawrence.
- FLOWER, S. S. (1931): Contributions to our knowledge of the duration of life in vertebrate animals. – *V. Mammals.* – *Proc. zool. Soc.* (part 1): 145–2134; London.
- FLOWER, S. S. †, edited by MATTHEWS, L. H. (1947/48): Further notes on the duration of life in mammals. – *V. The alleged and actual ages to which elephants live.* – *Proc. zool. Soc.*, **117**: 680–688; London.
- FRADE, F. (1955): Ordre des proboscidiens. – (In:) GRASSÉ, P.-P. (Edit.) *Traité de Zoologie*. Tome XVII Mammifères: 715–783; Paris.
- FREYE, H. A. (1961): Beiträge zum Problem des Gestaltwandels bei Säugetierschädeln unter besonderer Berücksichtigung der Nager (Lagomorpha et Rodentia). I, Allgemeine Bemerkungen zur Methodik. – *Gegenbaurs Morph. Jahrb.*, **102**: 137–149; Jena.
- FRICK, H. (1960): Über die Variabilität der präbasalen Kyphose bei Pavianschädeln. – *Z. Anat. Entw. Gesch.*, **121**: 446–454; Berlin.
- HANKS, J. (1972): Aspects of dentition of the African elephant, *Loxodonta africana*. – *Arnoldia*, **5**, (36): 1–8; Bulawayo.
- HOFER, H. (1952): Der Gestaltswandel des Schädels der Säugetiere und Vögel, mit besonderer Berücksichtigung der Kniakungstypen und der Schädelbasis. – *Verh. anat. Ges.*, **50**: 102–113; Marburg.
- HOFER, H. & SPATZ, W. (1963): Studien zum Problem des Gestaltwandels des Schädels der Säugetiere, insbesondere der Primaten. II. Über die Kyphosen fetaler und neonater Primatenschädel. – *Z. Morph. Anthropol.*, **53**: 29–52; Stuttgart.
- HOOIJER, D. (1980): Remarks upon dentition and tooth replacement in elephants. – *Neth. J. Zool.*, **30**: 510–515; Leiden.
- JOHNSON, O. W. & BUSS, I. O. (1965): Molariform teeth of male African elephants in relation to age, body dimensions and growth. – *J. Mammal.*, **46**: 373–348; Lawrence.
- JÖRG, E. (1976): Helmut Knipper †. – *Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl.*, **35**: 5–6; Karlsruhe.
- KINGDON, J. (1979): East African mammals. An atlas of evolution in Africa. Vol. III, Part B, (Large Mammals), 436 S.; London/New York/San Francisco.
- KNIPPER, H. (1963): Zoologische Reise 1961/63 nach Ostafrika der Landessammlungen für Naturkunde in Karlsruhe. Ein Reisebericht. I. Teil. – *Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl.*, **22**: 73–87; Karlsruhe.
- KNIPPER, H. (1964): Zoologische Reise 1961/63 nach Ostafrika der Landessammlungen für Naturkunde in Karlsruhe. Ein Reisebericht. II. Teil. – *Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl.*, **23**: 7–30; Karlsruhe.
- KRUMBIEGEL, I. (1943): Der afrikanische Elefant. – (In:) MÜLLER-Using, D. (Edit.) *Monographien der Wildsäugetiere*, Bd. IX, 152 S.; Leipzig.
- KUMMER, B. (1953): Untersuchungen über die Entwicklung der Schädelform des Menschen und einiger Anthropoiden. – *Abh. exakt. Biol.*, H. 3: 1–44; Berlin.
- KUMMER, B. (1957): Zur Frage der Orientierung von Primatenschädeln zum morphologischen Formvergleich. – *Anthrop. Anz.*, **20**: 283–290; Stuttgart.
- KUMREY, W. A. & BUSS, I. O. (1968): Age estimation, growth, and relationships between body dimensions of the female African elephant. – *J. Mammal.*, **49**: 22–31; Lawrence.
- LANG, E. M. (1965): Zahnbeobachtungen an Elefanten. – *Z. Säugetierk.*, **30**: 287–297; Berlin/Hamburg.
- LAWS, R. M. (1966): Age criteria for the African elephant, *Loxodonta africana*. – *E. Afr. Wildl. J.*, **4**: 1–37; Nairobi.
- MARTIN, R. & SALLER, K. (1957): *Lehrbuch der Anthropologie.* – Bd. I, 661 S.; Stuttgart.
- MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1947): A revision of our knowledge of African elephant's teeth, with notes on forest and „pygmy“ elephants. – *Proc. zool. Soc.*, **117**: 505–527; London.
- MUÑOZ, A. P. (1959/60): Vergleichende Untersuchungen zur endocranialen Morphologie und zur craniocerebralen Topographie von Giraffe und Okapi (Mammalia, Paraxonia, Pecora, Giraffoidea). – *Gegenbaurs morph. Jb.*, **100**: 213–264; Jena.
- SCHAEFER, U. (1963): Die Größe der Hirnschädelkapazität und ihre Bestimmung bei rezenten und vorgeschichtlichen Menschen. – *Z. Morph. Anthropol.*, **53**: 165–170; Stuttgart.
- SCHULTZ, A. H. (1955): The position of the occipital condyles and of the face relative to the skull base in Primates. – *Amer. J. phys. Anthropol. n. s.*, **13**: 97–210.
- SEITZ, A. (1967): Einige Feststellungen zur Lebensdauer der Elefanten in Zoologischen Gärten. – *Der zool. Garten (N. F.)*, **34**: 31–55; Leipzig.
- SEITZ, A. (1975): Weitere Erhebungen zur Lebensdauer Asiatischer Elefanten in Zoologischen Gärten. – *Der zool. Garten (N. F.)*, **45**: 318–324; Leipzig.
- SEITZ, A. (1976): Weitere Erhebungen zur Lebensdauer Asiatischer Elefanten, *Elephas maximus*, in Zoologischen Gärten. Teil II. – *Der zool. Garten (N. F.)*, **46**: 198–208; Leipzig.
- SIKES, S. (1966): The African elephant, *Loxodonta africana*: a field method for the estimation of age. – *J. Zool.*, **150**: 279–295; London.
- SIKES, S. (1967): The African elephant, *Loxodonta africana*: A field method for the estimation of age. – *J. Zool.*, **154**: 235–248; London.
- STARCK, D. (1953): Morphologische Untersuchungen am Kopf der Säugetiere, besonders der Prosimier, ein Beitrag zum Problem des Formwandels des Säugetierschädels. – *Z. wiss. Zool.*, **157**: 169–219; Leipzig.
- STARCK, D. (1982): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage. – Vol. 3, 1110 S.; Berlin/Heidelberg/ New York.
- THENIUS, E. (1970): Zum Problem der Airorhynchie des Säugetierschädels. Ein Deutungsversuch. *Zool. Anz.*, **185**: 159–172; Leipzig.
- TOBIEN, H. (1973): On the evolution of mastodonts (Proboscidea, Mammalia). Part 1: The bunodont trilophodont group. – *Notizbl. Hess. Landesamt Bodenforsch.*, **101**: 202–276; Wiesbaden.
- VIRCHOW, R. (1857): Untersuchungen über die Entwicklung des Schädelgrundes in gesundem und krankhaftem Zustande und über den Einfluß derselben auf Schädelform, Gesichtsbildung und Gehirnbau. – 128 S., 6 Taf.; Berlin.
- WARD, R. (1899): Records of big game with their distribution, characteristics, dimensions, weights, and measurements of horns, antlers, tusks and skins. – 3rd. edit., 504 S.; London.
- WEBER, M. (1928): Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia. Band 2. – 2. Aufl., 898 S.; Jena.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Carolinea - Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland](#)

Jahr/Year: 1985

Band/Volume: [42](#)

Autor(en)/Author(s): Angst Ralf

Artikel/Article: [Beitrag zur Kenntnis des Elefantenschädels \(Mammalia: Proboscidea\) - Stoßzahnlose afrikanische Elefanten in den Landessammlungen für Naturkunde, Karlsruhe 129-137](#)