

PACHYGNATHIE BEI HIRSCHEN.

Von

ADOLF BACHOFEN-ECHT

(Wien).

Mit Tafel X—XII.

(Eingelangt am 6. September 1937.)

Baron NOPCSA hat in außerordentlich interessanter Weise den Nachweis geführt, daß bei Einwanderung von Wirbeltieren ins Meer weitgehende Veränderungen am Skelett eine häufige Erscheinung sind. Es tritt bei Wirbeltieren, die aus dem Süßwasser oder unmittelbar vom Land her in das Meer vordringen, eine Verdickung der Knochen ein (1). NOPCSA zeigte das an den zu wiederholten Malen in das Meer eingewanderten Schlangen, an Sauriern und Sirenen. Über letztere hat SICKENBERG später sehr eingehende Studien gemacht (2). Wir besitzen aus dem Eozän Ägyptens, wo sie zuerst auftreten, ein reiches Material und können ihre weitere Entwicklung in den jüngeren Tertiärschichten Europas sehr genau verfolgen. Bei den ältesten Arten sind die Rippen so verdickt, daß sie fast einen geschlossenen Panzer bilden, bei den jüngeren nimmt die Verdickung, von vorne beginnend, ab und ist bei den lebenden Arten fast verschwunden. Als Ursache der Erscheinung betrachtet Baron NOPCSA die gesteigerte Zufuhr von Jod und dessen Wirkung auf die Hormone. Gerade bei den von Tang lebenden Sirenen muß die Zufuhr von Jod ja besonders stark sein.

Schwerer als bei den das Meer bewohnenden, pflanzenfressenden Säugetieren ist es, die ungeheure Steigerung der Erzeugung von Knochenmaterial bei der Familie der Hirsche zu erklären.

Seit dem Alttertiär erscheinen Hirsche, die kleine Geweihe trugen und zweifellos, wenn auch nicht in so regelmäßigen Perioden

wie die jetzt lebenden, abwarfen und neu bildeten. Im Pliozän steigert sich die Größe der Geweihe ganz bedeutend und erreicht im Plistozän die gewaltigsten Ausmaße bei *Megaceros* und *Alces latifrons*, die erst im Holozän, in historischer Zeit, erlöschen (3). Aber auch unter den heute lebenden Arten finden wir einige, die im Verhältnis zu ihrem Körpergewicht ungeheuer schwere Geweihe tragen. Ein Karpathen-Hirsch von 300 kg bringt es zu einem Geweih bis zu 12 kg, also 4 % seines Körpergewichtes. Bei Wapiti, Elch und Sambur dürfte das Verhältnis nicht viel anders sein. Ein starker Hirsch wirft in Form von Geweihen, die er während seines etwa 20 Jahre währenden Lebens bildet, mehr als sein Körpergewicht oder ein Vielfaches des Gewichtes seines Skelettes ab. Es ist sehr bemerkenswert, daß neben dieser ungeheuren Erzeugung von Knochenmasse, die periodisch eintritt und abgeschieden wird, bei manchen Arten auch Teile des Skelettes außerordentlich verstärkt werden, und daß diese Verstärkung mit der Funktion dieser Knochen nichts zu tun hat. Es ist selbstverständlich, daß die das Geweih tragenden Teile, die Stirnzapfen und umliegenden Schädelknochen, bei den Geweihe tragenden männlichen Tieren stärker sind als bei den Weibchen; aber sehr merkwürdig ist, daß der Unterkiefer bei manchen Arten, die im übrigen Skelett gleiche Verhältnisse zeigen wie die sonstigen Cerviden, außerordentlich verstärkt ist und daß sich auch die Struktur der Knochen eigenartig verhält. Bei den meisten Cerviden liegen die Verhältniszahlen zwischen Höhe und Dicke des Unterkiefers zwischen 100 : 33 und 100 : 45. Die Figuren 1—3 auf Tafel X zeigen einen normalen Unterkieferast von *Cervus elaphus*.

Ein außerordentlich reiches Material über Kieferverdickungen finden wir in der Arbeit ZDANSKY'S über die fossilen Hirsche Chinas (4). Zum erstenmal tritt hier diese Erscheinung bei *Pseudaxis magnus*, dem ältesten Vertreter der Axis in Nordchina, der nahe verwandt mit lebenden Arten ist, auf. Er trug ein starkes Geweih, Funde einer Anzahl Kiefer zeigen eine starke Verdickung sowohl des aufsteigenden Astes wie des waagrechten. Die Verdickung ist in der Gegend des M_3 am bedeutendsten und nimmt langsam nach vorne ab. Das Verhältnis von Höhe zu Dicke ist am Ende von P_3 100 : 75 bis 100 : 88 (Taf. X, Fig. 4).

Im jüngsten Pliozän findet sich als erster der *Rusa*-Gruppe in Nordchina *Epirusa hilzheimeri*, bei dem die Verdickung ähnlichen

Verlauf nimmt wie bei *Pseudaxis magnus*. Das Verhältnis Höhe zu Dicke ist 100 : 89 (Taf. X, Fig. 5).

Ein naher Verwandter des eben genannten Hirsches findet sich in der Lößformation, *Rusa pachygnathus*, bei dem das Höhen-Dicken-Verhältnis 100 : 85,3 beträgt, dem vorigen also sehr nahe steht. Die Erhaltung der Kiefer ermöglichte eine genaue Untersuchung der Struktur, die sich als abnorm erwies. Das Knochengefüge läßt keine Haversische Lamellen erkennen und die Kanäle sind eingeschmolzen. Der Schnitt durch den Kiefer zeigt eine ganz außergewöhnliche Form, der Alveolarkanal ist durchgehends sehr verengt. Auffallend ist außerdem, daß weit mehr Kiefer junger Individuen gefunden wurden als solche alter. Es scheint dies darauf hinzuweisen, daß die Art am Erlöschen war (Taf. XI, Fig. 1, 2).

Im jüngsten Löß der Mandschurei fand ZDANSKY an verschiedenen Stellen reichliches Material eines Elaphiden, der *Cervus canadensis* sehr nahe steht und ein mächtiges Geweih trug. Er beschreibt ihn als *Cervus canadensis fossilis*. Die Verdickung des Kiefers erreicht bei diesem Hirsch das Verhältnis von 100 : 97,3. Höhe und Dicke sind also nahezu gleich. Wie bei *Rusa pachygnathus* ist der Knochen auffallend dicht und der Alveolarkanal eingeengt. Die Verdickung setzt sich in den aufsteigenden Ast fort, der Processus coronideus ist wesentlich derber als bei der rezenten Art und der Condylus variiert bei verschiedenen Individuen (Taf. XI, Fig. 3).

In Europa finden wir ebenfalls Hirsche mit ausgesprochen pachygnathem Unterkiefer. Aus dem mittleren Tertiär von Rosiers beschreibt STEHLIN *Cervus dupuisi*, dessen Mandibel das Verhältnis von 100 : 73 aufweist. Der ganze Kiefer scheint nach der Beschreibung verdickt gewesen zu sein und auch andere Skeletteile dieses Hirsches weisen derbere Maße auf als rezente Hirsche.

POMEL beschrieb als erster *Cervus pachygenys* aus Algerien 1893 (5). Später hat JOLEAUD die Art neuerdings bearbeitet, jedoch, obwohl ihm ein wesentlich größeres Material zur Verfügung stand, kaum Neues gefunden (6). Mousterienwerkzeuge, die zusammen mit den Knochen in Höhlen gefunden wurden, bewiesen, daß der Mensch diesen Hirsch gejagt hat, und geben die Möglichkeit genauer Zeitbestimmung. Die Dicke des Kiefers verhält sich zur Höhe wie 100 : 100, ist aber mehr nach rückwärts verlagert als bei den früher beschriebenen Formen. Von M_1 an nimmt die Dicke und Höhe nach vorne stark ab, während der aufsteigende Ast ganz außerordentlich

massig ist. Die Vorderkante desselben verläuft steiler als bei allen anderen Hirschen, der Processus coronideus ist kurz und pyramidenförmig, der Condylus ebenfalls kurz, massig und breit. Einen ähnlichen Kiefer gibt es bei keinem Ruminanten und das Wichtigste ist, daß alle gefundenen Reste gleiche Formen zeigen. POMEL sagt richtig, daß er am meisten an Kiefer von *Megatherium* erinnert. Geweihreste, die sich fanden, erinnern am ehesten an solche von *Elaphus*, aber durchaus nicht an *Megaceros*, wie JOLEAUD anzunehmen scheint, da er den Namen *Megaceroides* vorschlägt.

Weder ein Vorfahre dieses Hirsches hat sich in Algerien gefunden, noch können wir annehmen, daß er lange dort gelebt hat, da jüngere Funde, die auf ihn bezogen werden können, nicht vorkommen (Taf. XI, Fig. 4—6).

Die bekannteste Erscheinung von Pachygnathie ist die bei *Megaceros*, dem größten Hirsch, der Europa bewohnt hat, zugleich dem größten Geweihträger überhaupt. Durchgehends bei pliozänen und holozänen Funden aus Irland, Deutschland, Ungarn, Polen finden wir, daß in der Gegend des M_3 die Verdickung am stärksten ist, nach vorne ziemlich gleichmäßig, nach rückwärts rasch abnimmt, so daß der ansteigende Ast davon frei ist und ähnlich wie bei *Elaphus* verläuft. Manche Kiefer sind aber auch unter der ganzen Zahnreihe verdickt, so daß der Ausdruck „zylindrisch“, den SCHLOSSER gebraucht, voll berechtigt ist. Gewöhnlich ist das Verhältnis Höhe zu Dicke zwischen 100 71 und 100 100. Die schlankste Mandibula, die im Emscher-Kanal gefunden wurde, zeigt ein Verhältnis von 100 59. Wahrscheinlich handelt es sich da um den Kiefer eines weiblichen Tieres. Während auch dieser Kiefer weit mehr verdickt ist als der von *Elaphus*, stehen die Proportionen im übrigen Skelett von *Megaceros* denen von *Elaphus* durchgehends nahe. Leider sind von dem in der Nähe von Peking gefundenen *Megaceros* nur Geweih und Schädel bekannt geworden, jedoch kein Unterkiefer. Es wäre außerordentlich interessant zu wissen, ob auch dort ähnliche Erscheinungen sich finden wie bei dem europäischen *Megaceros*, da beide Arten unzweifelhaft auf dieselbe Stammform zurückgehen (Taf. XI, Fig. 7).

Die Zusammenstellung aller Funde von Kieferverdickungen bei Hirschen zeigt als gemeinsamen Zug, daß diese Erscheinung bei Arten eintritt, deren Vorfahren aus der Gegend, in der wir sie finden, nicht bekannt sind. Es scheint sich also um Einwanderer

aus anderen Lebensräumen zu handeln. *Pseudaxis magnus* ist der erste *Axis* in Ostasien, der im Pliozän vorkommt, *Epirusa hiltzeimeri* spielt dieselbe Rolle im späteren Pliozän, *Cervus canadensis fossilis* im Löß. Ähnliche Erfahrungen machen wir im Westen, wo *Cervus pachygenys* in Algier erscheint und erlischt, *Megaceros* in Europa seine ungeheurere Größe erreicht, während seine Voreltern unbekannt sind.

Wohl alle diese Hirsche haben ihr Stammland in Zentralasien und wandern von da, wie so viele Tierstämme, nach Osten und Westen ab. Wie bei *Megaceros* und *Cervus canadensis*, der *Elaphus* so nahe steht, sind die Ahnen zweifellos die gleichen, obwohl die Nachkommen so fern voneinander in Erscheinung treten. Die Vermutung liegt nahe, daß veränderte Ernährungsverhältnisse und damit die Änderung oder Mehrerzeugung gewisser Hormone einerseits die ungeheurere Entwicklung der Geweihe förderte, andererseits auch Mengen von Knochenbaustoff schuf, die in anderen Skelettteilen abgelagert wurden. Warum gerade im Unterkiefer diese Ablagerung große Ausmaße annahm, bleibt eine offene Frage. Vielleicht liegt der Grund im Verlaufe von Arterien, die beiden Teilen Aufbaumaterial zuführten. Diese Frage kann nur eine Lösung finden, wenn es gelingt, ähnliche Erscheinungen auch bei rezenten Hirschen festzustellen, von denen wir nicht nur das Skelett, sondern auch Blutgefäße, Nerven und Muskeln untersuchen können.

Trotz eifriger Sichtung alles mir zugänglichen Materials fand ich lange nur zwei Kiefer, die deutlich, aber doch nur in geringem Ausmaß, Verdickungen zeigten. Beide stammten von Hirschen, die in zoologischen Gärten gelebt hatten, es handelte sich um einen *Cervus elaphus* und einen *C. canadensis*. Die Veränderungen ließen wohl darauf schließen, daß die veränderte Lebensweise und Ernährung Einfluß genommen hatten, aber das Material war zu gering, um weitergehende Schlüsse zu ziehen (Tafel XII, Fig. 1).

Erst die seit mehr als 10 Jahren mit großer Genauigkeit und Zielsicherheit geführten Zuchtversuche im Gatter auf dem Schneeberg bei Bodenbach in Böhmen eröffnen Aussicht auf wertvolle Beobachtungen. Es ist längst bekannt, daß durch Zusatz von Phosphorsalzen zur Nahrung bei Hirschen eine wesentliche Steigerung des Geweihaufbaues erzielt werden kann. Ich zeigte selbst in einer Studie über *Capreolus*, daß ein in Gefangenschaft gehaltener und mit großer Umsicht versorgter Rehbock durch viele Jahre regelmäßig

ein vielfach stärkeres Geweih schob als alle in freier Wildbahn lebenden Böcke der Gegend, aus der er stammte (7).

Der Besitzer des Schneeberger Gatters ging bei seinen Hirschen und Rehböcken einen eigenen Weg. Er gab nicht Mineralstoffe dem Futter bei, sondern suchte nach Nahrungsmitteln, die möglichst vitaminreich sind und Stoffe enthalten, die den Aufbau des Geweihes fördern konnten. Als Zuchttiere nahm er Hirsche, bei denen er überzeugt sein konnte, daß keine Mischung mit *C. canadensis* stattgefunden hatte, und Rehe aus verschiedenen Teilen Europas. Der Erfolg seiner Fütterung war, daß er bei unserem Edelhirsch Geweihe erzielte, die die ihrer Vorfahren an Stärke weit übertrafen. Die Geweihe drei- und vierjähriger Hirsche waren nicht geringer als die von sechs- bis achtjährigen Karpathen-Hirschen. Ein Hirsch von 160 kg trug ein Geweih von 15 kg, ein dreijähriger ein solches von 7 kg. Da die Hirsche erst mit höherem Alter abgeschossen werden, kamen bisher meist solche, die jung eingeführt waren, zum Abschluß, bei denen Veränderungen nicht feststellbar waren. Nur ein junger Hirsch, der schon im Gatter geboren war, zeigt bereits deutliche Verdickung. Das Verhältnis Höhe zur Dicke ist 100 : 47, das Gewicht des Kiefers war um zirka 8,8 % höher als bei einem alten Hirsch aus den Donauauen.

Die Aussicht, bei Rehen aus dem Schneeberg-Gatter Veränderungen zu finden, war natürlich wesentlich besser, weil dieselben jünger abgeschossen wurden, somit bereits Individuen der dritten oder vierten im Gatter geborenen Generation untersucht werden konnten. Tatsächlich weisen alle Kiefer, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, ganz erhebliche Verdickungen auf. Die Rosenstöcke der Geweihe sind verstärkt, was ja direkt mit dem Aufbau des Geweihes zusammenhängt. Die Kiefer zeigen ein Verhältnis von Höhe zu Dicke, das weder von fossilen, noch rezenten derselben Art erreicht wird. Der auf die Länge bezogen niedrige Kiefer des Rehes hat normal ein Verhältnis von Höhe zu Dicke von 100 : 55, die Schneeberger Kiefer zeigen 100 : 61,5. Noch auffallender ist die Steigerung des Gewichtes. Der waagrechte Ast eines normalen Bockes wog 44 g, der eines Bockes von Schneeberg 67 g, also um 50 % mehr (Taf. XII, Fig. 2—9).

Damit ist wohl der Beweis erbracht, daß in wenigen Generationen ein Aufenthalts- und Nahrungswechsel bei Cerviden eine bedeutende Vergrößerung der Geweihe, aber auch zugleich ein Mas-

sigerwerden der Kiefer bedingen kann. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, daß bei fossilen Arten bei der Einwanderung aus höhergelegenen Gegenden mit anderer Pflanzenwelt in die Ebene Veränderungen in der Lebensweise eintreten, die auf Geweih- und Knochenbildung tiefgehende Wirkungen ausübten.

Sehr charakteristisch ist gerade das Fehlen jeder derartigen Veränderung bei allen fossilen Rehen wie bei dem heute in Freiheit lebenden Reh. Das Gebiet, in dem es sich entwickelte, war wohl nicht Hochasien, sondern es waren Hügelländer oder wahrscheinlicher Ebenen, worauf schon seine Fußbildung hinweist. Die Lage der Reste der Metacarpalia II und V am distalen Ende der verbleibenden Mittelhandknochen III und IV hat es gemein mit *Alces* und *Rangifer*, während *Cervus*, *Megaceros* und *Elaphurus* dieselben am proximalen Ende der Mittelhandknochen tragen. *Capreolus* erscheint schon in einer den jetzigen Arten sehr nahe stehenden Gestalt und Geweihbildung in der Hipparion-Fauna von Ostasien und von Samos. Seine Variationsbreite ist im frühesten Plistozän genau auf demselben Stand wie heute. Freilebend ist das Reh ein großer Feinschmecker und weiß sehr genau ihm zusagende Kräuter zu finden. Im Gatter auf dem Schneeberg, wo das Wild durchaus auf die Nahrung angewiesen ist, die der Besitzer vorschreibt, ist es voll der Wirkung dieses Zwanges ausgesetzt. Die Folge ist große Zunahme der Geweihe, aber gleichzeitig der Stärke der Kiefer und Schwererwerden seiner Knochen. Daß diese Änderungen schon in der dritten Generation derartig große Ausmaße angenommen haben, ist überraschend, zeigt aber, wie empfindlich gerade der Organismus der Cerviden gegen Veränderung in der Ernährung ist. Aus dieser Beobachtung dürfen wir wohl den Schluß ziehen, daß die ungeheuerere Steigerung im Aufbau der Geweihe und die immer wieder vorkommende Verdickung der Kiefer ihre Ursache in der Veränderung des Lebensraumes und der Nahrung hatten.

Literatur.

1. NOPCSA, FR., Vorläufige Notiz über die Pachyostose und Osteosklerose einiger mariner Wirbeltiere. Anat. Anz. 56, 1923.
 2. SICKENBERG, O., Morphologie und Stammesgeschichte der Sirenen. Paläobiologica 4, 1931.
 3. BACHOFEN-ECHT, A., Bildliche Darstellung des Riesenhirsches aus vorgeschichtlicher und geschichtlicher Zeit. Zeitschr. f. Säugetierk. 12, 1937.
 4. ZDANSKY, O., Fossile Hirsche Chinas. Pal. Sin, Ser. C, vol. 2, fasc. 3, 1925.
 5. POMEL, A., Monogr. Pal., Carte Geol. Alger., Camel, et Cerv. 1893.
 6. JOLEAUD, L., On the "Pachygenes" or "Pachygnathes" (Thick-jawed quarternary Deer from Africa and Asia). Bull. Geol. Soc. China, 9, 1930.
 7. BACHOFEN-ECHT, A., Beobachtungen über die Variationsbreite von *Capreolus capreolus*. Zeitschr. für Säugetierkunde, 8, 1933.
-

Tafelerklärungen.

T a f e l X.

Fig. 1: Unterkiefer von *Cervus elaphus* (rezent), von oben gesehen. $\frac{1}{3}$ nat. Größe. Der Kiefer zeigt die den Cerviden normale schlanke Gestalt.

Fig. 2: Derselbe Unterkiefer wie Fig. 1, von unten gesehen. $\frac{1}{3}$ natürlicher Größe.

Fig. 3: Derselbe Unterkiefer wie in Fig. 1 und 2, von außen gesehen. $\frac{1}{3}$ nat. Größe.

Fig. 4: Verdickter Unterkiefer von *Pseudaxis magnus*, aus dem Pliozän Chinas (nach ZDANSKY 1925). $\frac{1}{2}$ nat. Größe.

Fig. 5: Verdickter Unterkiefer von *Epirusa hilzheimeri* ZDANSKY aus dem Löß Chinas (nach ZDANSKY 1925). $\frac{1}{2}$ nat. Größe.

T a f e l XI.

Fig. 1: Verdickter Kiefer von *Rusa pachygnathus* ZDANSKY, aus dem Löß Chinas (nach ZDANSKY 1925). $\frac{1}{2}$ nat. Größe.

Fig. 2: Schnitt durch den Unterkiefer von *Rusa pachygnathus* ZDANSKY, zeigt die große Verdickung und abnorme Form (nach ZDANSKY 1925). Nat. Größe.

Fig. 3: *Cervus canadensis fossilis* ZDANSKY. Unterkiefer von oben. Sehr verschieden von *C. canadensis* ERXL., dessen Kiefer sehr ähnlich dem von *C. elaphus* ist, vgl. Fig. 1—3 (nach ZDANSKY 1925), $\frac{1}{2}$ nat. Größe.

Fig. 4: *Cervus pachygenys* POM. Unterkiefer von außen. Fund aus Höhlen Algeriens, Holozän (nach POMEL 1893). $\frac{1}{2}$ nat. Größe.

Fig. 5: Derselbe Kiefer wie Fig. 4 von innen (nach POMEL 1893). Nat. Größe.

Fig. 6: Derselbe Kiefer wie Fig. 4 und 5 von oben (nach POMEL 1893). Nat. Größe.

Fig. 7: *Megaceros germanicus*. Unterkiefer von unten gesehen. Emscher Kanal (Orig. Mus. Essen d. Ruhr). Zirka $\frac{1}{3}$ nat. Größe.

T a f e l XII.

Fig. 1: *Cervus elaphus*. Beginnende Verstärkung des Unterkiefers von unten gesehen. Der Hirsch lebte in Gefangenschaft, Zirka $\frac{1}{3}$ nat. Größe.

Fig. 2: Normaler Kiefer von *Capreolus capreolus* L. von oben gesehen. $\frac{2}{3}$ nat. Größe.

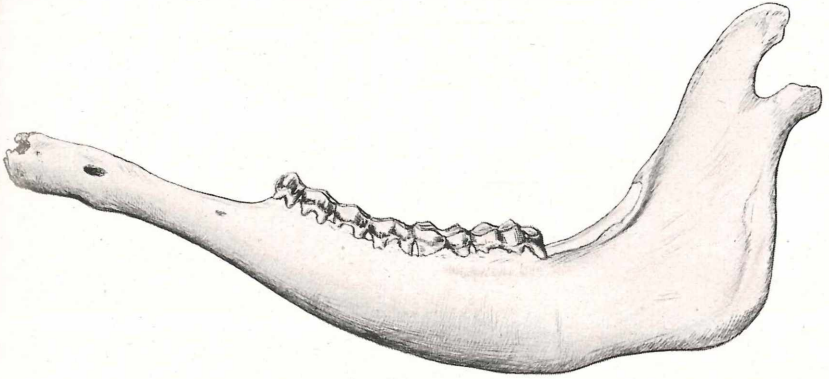


Fig. 1.

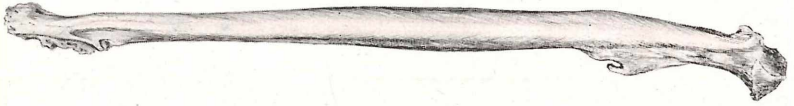


Fig. 2.

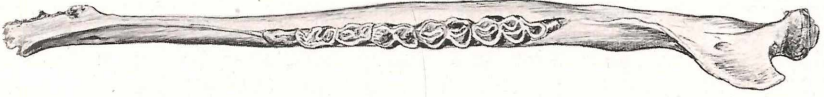


Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 1.

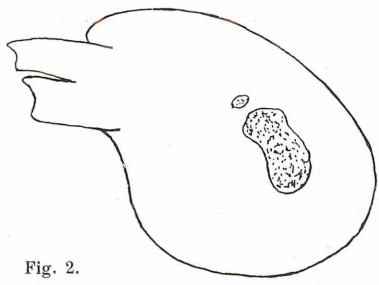


Fig. 2.

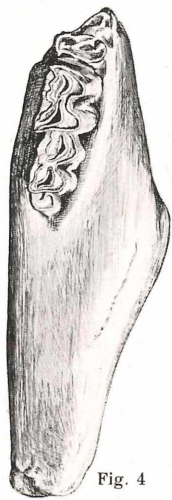


Fig. 4.

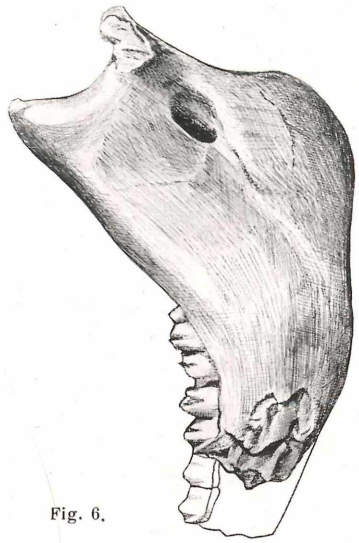


Fig. 6.

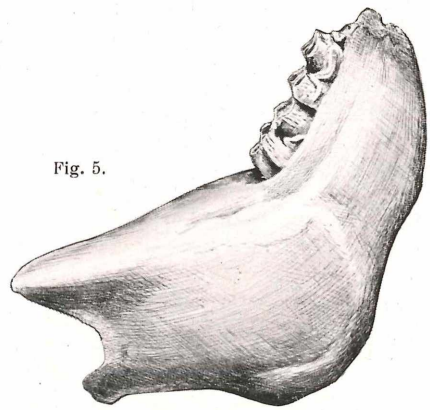


Fig. 5.



Fig. 7.

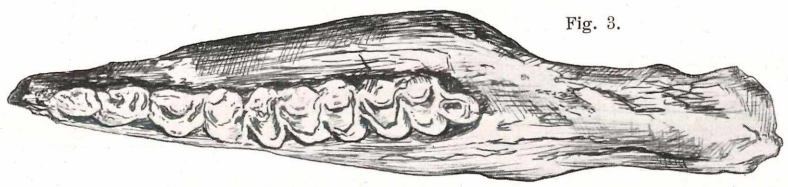


Fig. 3.

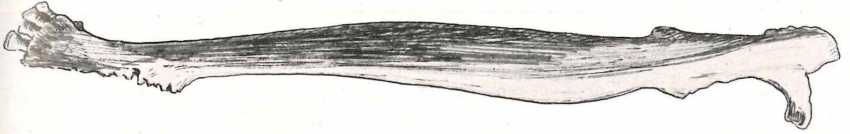


Fig. 1.

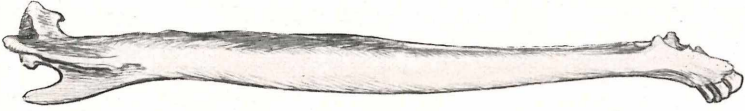


Fig. 2.

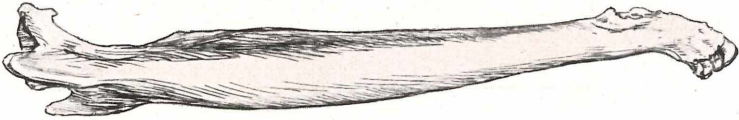


Fig. 3.

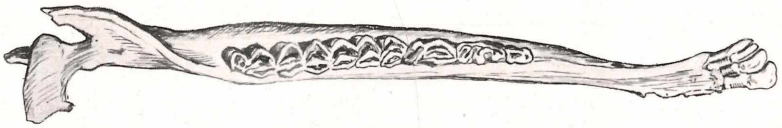


Fig. 4.

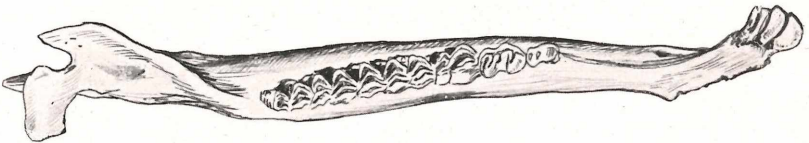


Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 7.



Fig. 8.



Fig. 9.

Fig. 3: Verdickter Unterkiefer von *Capreolus capreolus* L. Gehege Schneeburg. $\frac{2}{3}$ nat. Größe.

Fig. 4: Derselbe Kiefer wie Fig. 2 von oben. $\frac{2}{3}$ nat. Größe.

Fig. 5: Derselbe Kiefer wie Fig. 3 von oben. $\frac{2}{3}$ nat. Größe.

Fig. 6: Schnitt durch den normalen Kiefer (Fig. 2) bei M_1 . Nat. Größe.

Fig. 7: Schnitt durch den verdickten Kiefer (Fig. 3) bei M_1 . Nat. Größe.

Fig. 8: Schnitt durch den normalen Kiefer (Fig. 2) zwischen Prämolaren und Inzisiven. Nat. Größe.

Fig. 9: Schnitt durch den verdickten Kiefer (Fig. 3) zwischen Prämolaren und Inzisiven. Nat. Größe.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1938

Band/Volume: [6](#)

Autor(en)/Author(s): Bachofen-Echt Adolf Freiherr

Artikel/Article: [Pachygnathie bei Hirschen. 140-149](#)