Abhandlungen
der Bayerischen Akademie der Wissenschaften
Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung
Neue Folge. Heft 43
1937

Das Gehörn des Steinbockes

(Capra sibirica MEYER)

Von

Walter Koch

Mit 30 Abbildungen im Text und auf 2 Tafeln und 10 Tabellen

Vorgelegt von K. von Frisch am 8. Mai 1937

München 1937
Verlag der Bayerischen Akademie der Wissenschaften
in Kommission bei der C. H. Beck'schen Verlagsbuchhandlung München

Aus der Bayerischen Zoologischen Staatssammlung, München
Direktor: Prof. H. Krieg

DEM ANDENKEN MEINES LEHRERS

LUDWIG DÖDERLEIN

INHALTSÜBERSICHT

1. Einleitung 7
2. Material 8
3. Altersbestimmung 9
4. Über die natürliche Todesursache bei Huftieren 12
5. Das Gehörn des männlichen sibirischen Steinbockes 13
6. Das Jugendhorn 14
7. Das Höhenwachstum des Hornes 17
8. Kontinuierliches oder diskontinuierliches Wachstum des Hornes der Cavicornia 24
9. Die Knoten und Wülste des Steinbockgehörnes 28
10. Die Form des Hornstammes 42
11. Die Richtung des Hornes 49
12. Die Krümmung des Hornes 50
13. Die Schraubenwindung des Steinbockgehörnes 51
14. Der Einfluß des Gehörns auf den Schädel 54
15. Die Variabilität der Hornform 56
16. Das Gehörn des weiblichen Steinbockes 60
17. Baugrundsätze des Gehörnes der Ziegen 62
18. Die Gehörne der einzelnen Arten des Genus Capra 65
19. Welchen taxonomischen Wert hat die Hornform für die Systematik der Boviden? 69

Literaturverzeichnis 71

Erklärung der Tafeln 72

1. EINLEITUNG

Die Phylogenie der Tiere ist in zahlreichen Fällen durch ontogenetische Untersuchungen gefördert und geklärt worden. Bei höheren Wirbeltieren, insbesondere bei Säugetieren, hat vor allem das Studium der embryonalen Entwicklung wertvolle Aufklärung über die Entstehung einzelner Ordnungen und größerer systematischer Gruppen gebracht. Dagegen sind Untersuchungen über die postembryonale Entwicklung für phylogenetische Untersuchungen bei Säugetieren bisher noch sehr wenig herangezogen worden. Nachdem wir aber der Embryologie so viele wertvolle Aufschlüsse über die Entstehung der größeren Tiergruppen verdanken, liegt es nahe, zur Entwicklung der Art- und besonders der Rassenunterschiede gerade die postembryonale Entwicklung heranzuziehen. Das ist aber bisher nur in vereinzelten Fällen geschehen. Eine Anzahl von Untersuchungen dieser Richtung verdanken wir Hilzheimer und seiner Schule, der schon vor Jahren diesen Gesichtspunkt betont hat. In einer Reihe von Arbeiten habe ich früher einen Beitrag zu dieser Frage durch das Studium der postembryonalen Entwicklung der Gonaden der Vögel (7, 8), des Fußskeletts (11, 15) und der Körperproportion von Huftieren (13) geliefert. Gerade die Untersuchung der Huftiere, die mich seit vielen Jahren besonders angezogen hat, mußte mich dazu führen, meine Aufmerksamkeit dem Gehörn zuzuwenden, dessen Verschiedenheiten ja vielfach zur Unterscheidung von Arten benutzt werden. Die Hornform ist in der Systematik der Wiederkäuer um so bedeutungsvoller, als ja die Gesamtkörperform aller ruminierenden Artiodaktylen sehr einheitlich ist, Eigentümlichkeiten der Haut und des Gebisses nur wenige brauchbare Merkmale liefern, während das Skelett noch wenig untersucht ist.

Nun sind wir zwar über das Horn der Cavicornia durch eine große Zahl von Arbeiten, die in der schönen Monographie von Duerst zusammengefaßt sind, gut unterrichtet. Unsere Kenntnis reicht aber nicht aus zur Beantwortung der für unsere Zwecke grundlegenden Frage: Welchen Wert besitzt die Hornform als Merkmal zur Unterscheidung von Arten bei den Boviden?

Zur Beantwortung dieser Frage ist zunächst die Kenntnis der Variabilität der Hornform bei den Angehörigen einer oder mehrerer Spezies erforderlich. Untersuchungen in dieser Richtung sind bisher noch wenig unternommen worden; es fehlte das geeignete und ausreichend große Material, das insbesondere auch die Untersuchung der Ursachen der Variabilität gestattete.

Nach den Ergebnissen meiner früheren Untersuchungen erschien es aussichtsreich zu versuchen, ob man durch das Studium der postembryonalen Entwicklung des Gehörnes bei einer Art zum Verständnis der Variabilität der Hornform und damit einer Bewertung der Formunterschiede des Gehörnes gelangen könnte.

Zur Durchführung dieser Arbeit ermutigten mich endlich die Ergebnisse, die mein Lehrer Ludwig Döderlein (2) durch die Untersuchung der postembryonalen Entwicklung des Geweihes eines Hirsches gewonnen hat.

2. MATERIAL

Das für meine Untersuchungen benötigte Material mußte folgende Bedingungen erfüllen: Es sollte möglichst groß sein; sollte von einer Art stammen, die nicht sehr primitiv oder kleinhörnig ist, da Gehörne von solchen Formen nur eine geringe Variabilität zeigen; andererseits sollte das Material auch nicht einer allzu einseitig spezialisierten Form angehören, da es erwünscht war, aus den Ergebnissen weitergehende, auch für andere Arten gültige Schlüsse zu ziehen. Ich sagte daher mit Freuden zu, als mir im Frühjahr 1930 Herr Prof. Dr. Krieg, Direktor der bayerischen zoologischen Staatssammlung, das in diesem Museum aufbewahrte, von Prof. Merzbacher im Tian-Schan gesammelte Material vom sibirischen Steinbock zur Bearbeitung anbot; denn dieses Material erschien für meine Zwecke besonders geeignet. Es standen mir die Gehörne von nicht weniger als 115 Steinböcken aller Altersstufen und beider Geschlechter zur Verfügung, ein Material von einer Art eines großen Huftieres, das in seiner Reichhaltigkeit seinesgleichen sucht. Die sehr großen Gehörne versprachen das Studium der Variabilität zu erleichtern. Zudem handelt es sich um eine Spezies, die der weitverbreiteten und artenreichen Gruppe der Ziegen und Schafe angehört, die ja auch noch darum von besonderer Bedeutung ist, weil aus ihr mehrere Haustiere hervorgegangen sind.

Wenn diese Steinbocksammlung ein für die Behandlung zahlreicher Gesichtspunkte hervorragend geeignetes Material darstellt, so ist das der planmäßigen und sorgfältigen Sammeltätigkeit Prof. Merzbachers zu verdanken. Es wurden nach Möglichkeit Tiere aller Altersstufen in verschiedenen Jahreszeiten erlegt. Um eine möglichst große Zahl von Gehörnen zu erlangen, wurden von Jägern und Pelzhändlern gesammelte Gehörne angekauft. Nicht wenige Gehörne sind auch Fundstücke von Steinböcken, die dem Steinschlag, dem Winter oder Raubtieren erlegen waren. Bei den angekauften Gehörnen war ein genauer Fundort meist nicht mehr zu ermitteln. Für die Zwecke dieser Arbeit ist der genaue Fundort jedoch belanglos. Sämtliche Gehörne stammen aus dem mittleren Tian-Schan, einem immerhin recht großen Gebiet. Es war zu erwarten, daß in diesem großen Gebiete eine einheitliche, systematisch nicht weiter zu gliedernde Population von Steinböcken anzutreffen sei. Bei der Lebensweise der Steinböcke, die innerhalb eines geschlossenen Gebirges regelmäßig kleinere Wanderungen unternehmen, ist es nicht wahrscheinlich, daß sich morphologisch unterscheidbare Lokalrassen bilden. Diese Annahme konnte durch die Untersuchung bestätigt werden. An einigen Fundorten sind mehrere Gehörne gesammelt worden. Ein Vergleich dieser Gruppen von Gehörnen zeigte, daß keine Unterscheidungsmerkmale zwischen den an verschiedenen Fundorten des mittleren Tian-Schan gesammelten Gehörnen bestehen. Die große individuelle Variabilität der Hornform war in gleicher Weise bei den Tieren von verschiedenen Sammelplätzen festzustellen. Es ist demnach nicht möglich, auf Grund der Hornform Lokalrassen zu unterscheiden. Das Material ist folglich als einheitlich anzusehen.

Von den 115 Gehörnen sind weitaus die meisten (102) männlich und nur wenige (13) weiblich. Diese Studien sind daher überwiegend auf Untersuchungen an männlichen Gehörnen aufgebaut. In Tabelle 1 sind sämtliche Gehörne, nach Alter geordnet, aufgeführt.

Tabelle 1. Übersicht über die untersuchten Steinbockgehörne

Alter	Zahl	♂ Katalog-Nr.	Zahl	♀ Kat.-Nr.
unter 1 Jahr .	2	1178 (6 Monate), 1168 (10 Monate)	1	184 (4 Mon.)
1 Jahr	1	174		
2 Jahre . . .	3	180, 1179, 164		
3 Jahre . . .	2	157, 163		
4 Jahre . . .	7	196, 179, 160, 165, 1191, 150, 1166		
5 Jahre . . .	9	1135, 172, 1134, 193, 198, 1167, 1183, 167, 1144		
6 Jahre . . .	9	181, 1186, 149, 1174, 1143, 158, 1140, 1182, 1138	4	1152, 1133, 1195, 175
7 Jahre . . .	18	231, 1150, 1181, 1176, 1136, 1173, 1162, 1164, 188, 1151, 191, 195, 171, 197, 182, 1169, 1170, 159	2	162, 173
8 Jahre . . .	14	1159, 1165, 1142, 170, 1172, 1185, 1184, 1156, 1153, 1155, 1147, 1171, 1139, 156	2	1158, 1161
9 Jahre . . .	14	192, 1175, 156, 190, 154, 1187, 148, 1180, 1193, 183, 1137, 2351, 1149	1	189
10 Jahre . . .	6	151, 142, 1154, 234, 169, 4171		
11 Jahre . . .	7	1190, 4172, 187, 1157, 232, 1188, 155	2	1194, 199
12 Jahre . . .	3	161, 194, 185		
13 Jahre . . .	2	153, 1146		
14 Jahre . . .	3	1192, 1148, 233		
16 Jahre . . .	1	168	1	1163

3. ALTERSBESTIMMUNG

Die Untersuchung der Wachstumserscheinungen des Gehörnes hatte eine möglichst genaue Bestimmung des Alters sämtlicher verwendeter Gehörne zur Voraussetzung. Nun bieten die jahreszeitlichen Schwankungen des Hornwachstums recht zuverlässige Unterlagen zur Altersbestimmung am Gehörn. Wie aber weiter unten ausgeführt wird, reicht in manchen Fällen die Feststellung der Wachstumsschwankungen des Hornes zur Altersbestimmung nicht aus, da einerseits Wachstumsstörungen zur Verwechslung mit den Altersringen des Hornes Anlaß geben können, anderseits bei älteren Tieren die Spitze des Hornes so stark abgenützt ist, daß das Hornwachstum der ersten Jahre nicht mehr festgestellt werden kann. Es war daher notwendig zum Vergleiche noch andere Altersmerkmale heranzuziehen.

Von recht geringem Werte erwiesen sich hier die Altersveränderungen am Skelett. Mit zunehmendem Alter nimmt die Härte, Dichte und das spezifische Gewicht aller Knochen zu, und zwar sind diese Altersveränderungen bei Huftieren sehr erheblich und auffällig. Auf Grund dieser Unterschiede ist aber nur eine sehr wenig genaue Altersdiagnose möglich. Bei älteren Tieren ist die Oberfläche der Schädelknochen außerordentlich dicht gefügt und weist einen marmorähnlichen Glanz auf. Das Auftreten dieses Altersmerkmales schwankt aber in weiten Grenzen. Perlförmige Zubildungen an der Oberfläche der Schädelknochen, wie sie bei alten Rindern gefunden werden (vgl. Koch 9, 13), waren als Alterserscheinung bei den Steinböcken nicht festzustellen. Das Wachstum der Schädel-

suturen geht so unregelmäßig vor sich, daß es keine brauchbaren Altersmerkmale liefert. So schwankt, wie ich feststellen konnte, der Zeitpunkt des Verwachsens von Stirnsuturen in einem Zeitraum von etwa vier Jahren.

Zuverlässige Anhaltspunkte zur Altersbestimmung bietet das Gebiß, an dem Durchbruch und Abnützung der Zähne wie auch der Zahnwechsel eine große Zahl von Daten liefern. Es scheint mir berechtigt zu sein, anzunehmen, daß die Alterserscheinungen am Gebiß der Steinböcke zeitlich annähernd übereinstimmen mit denen am Gebiß von Hausziegen. Dadurch ist es möglich, die Ergebnisse der Untersuchungen, die über die Altersbestimmung nach dem Gebiß bei Hausziegen vorgenommen sind (Kroon 16), für die Wildziegen zu verwenden. Unter Berücksichtigung der Altersveränderungen sind bei den Haustieren genauer die Schneidezähne untersucht, die ja eine, in der Haustierzucht besonders wichtige, Beurteilung am lebenden Tiere gestatten. Nun fehlen an skelettierten, in Museen aufbewahrten Schädeln von Wiederkäuern fast regelmäßig die Schneidezähne, die bei fast allen Wiederkäuern, mit Ausnahme der sehr alten Tiere, nur locker in den Alveolen sitzen und deshalb leicht verloren gehen. Dieser Umstand hat mich schon früher bei der Bearbeitung der Wisente von Bialowies (13) gezwungen, die Veränderungen am Backzahngebiß zur Altersbestimmung heranzuziehen. Da ein großer Teil der Steinbockschädel Fundstücke sind, fehlte bei den meisten Schädeln der Unterkiefer. Ich war daher gezwungen, mich zur Altersbestimmung auf die Veränderungen des Backzahngebisses des Oberkiefers zu beschränken. Es gelang, eine genügende Anzahl von zur Altersbestimmung brauchbaren Merkmalen festzustellen. Zur Prüfung der Zuverlässigkeit dieser Merkmale wurden an sämtlichen Schädeln die Altersmerkmale am Horn und am Gebiß verglichen. Weiterhin wurde die Zuverlässigkeit dieser Altersmerkmale an sämtlichen Schädeln von Angehörigen des Genus Capra, die in der reichen Sammlung des Münchener Museums sich befanden, nachgeprüft. Die Angaben über die Zeit des Zahnwechsels sind aus der Literatur (Kroon 16) bekannt. Die übrigen Merkmale wurden neu hinzugefügt. Sämtliche zur Altersbestimmung brauchbaren Merkmale am Backzahngebiß des Oberkiefers sind in Tabelle 2 übersichtlich zusammengestellt.

Tabelle 2. Altersbestimmung nach den Backzähnen des Oberkiefers

Alter	Merkmal
3 Monate	das Milchgebiß ist voll in Reibung
6 Monate	Durchbruch des Molar 1
1 Jahr	Durchbruch des Molar 2
1½ Jahre	Wechsel der Prämolaren
2 Jahre	Durchbruch des Molar 3; der Zahnwechsel ist beendet
3 Jahre	die Spitzen des Molar 3 treten in Reibung
4 Jahre	an allen Molaren sind die Kauflächen voll ausgebildet
4–5 Jahre	Molar 3 steht noch schräg zu den vorderen Molaren
6 Jahre und älter . .	Molar 3 steht parallel zu den übrigen Molaren
8 Jahre	die Schmelzfalten in den Prämolaren verschwinden
11 Jahre	die Schmelzfalten in den Molaren 1 verschwinden
15 Jahre	die Schmelzfalten in den Molaren 2 verschwinden, die Prämolaren fallen aus

Die Untersuchung der Unterkiefer läßt erkennen, daß die Zeitpunkte des Zahnwechsels im Ober- und im Unterkiefer übereinstimmen. Die Abnutzung der Backenzähne vollzieht sich dagegen im Unterkiefer weit unregelmäßiger als im Oberkiefer. Bei älteren Tieren ist demnach die Heranziehung der Beschaffenheit des Backzahngebisses des Unterkiefers zur Altersbestimmung weniger zuverlässig als die Verwendung des Zahnstandes im Oberkiefer.

Da die Abnutzung der Zähne individuell verschieden groß ist, muß mit Schwankungen der in der Tabelle angegebenen Zeitpunkte gerechnet werden. Es ließ sich an meinem Material feststellen, daß die mit dem Zahnwechsel zusammenhängenden Daten eine verhältnismäßig große Regelmäßigkeit aufweisen. Bis zum Alter von etwa fünf Jahren ist daher eine hinreichend zuverlässige Altersbestimmung nach dem Backzahngebiß möglich. Bei älteren Tieren kommt demgegenüber die Verschiedenheit der Abnutzung der Zähne deutlich zur Geltung. Infolge der Vergrößerung der Schwankungen wird mit zunehmendem Alter die Altersdiagnose nach dem Gebisse unzuverlässiger. Die Angaben der Tabelle über die Zahnbeschaffenheit können daher nur Anhaltspunkte bieten.

Einige Beispiele mögen diese Variabilität in der Entwicklung der Zahnbeschaffenheit dartun:

Bei den meisten Steinböcken verschwinden die Schmelzfalten in den Prämolaren im Alter von acht Jahren. In einem Falle waren diese Schmelzfalten aber schon bei einem siebenjährigen Bocke verschwunden, während ich anderseits am Gebiß von vier zehnjährigen Schädeln unbedeutende Reste der Schmelzfalten finden konnte. – In der Regel wird zuerst der vorderste Prämolar abgenutzt, fast gleichzeitig hierauf der zweite, während der dritte (aborale) Prämolar später folgt. Doch kommen nicht selten kleine Unregelmäßigkeiten im Gebiß vor, derart, daß entweder die drei Prämolaren des Oberkiefers ganz gleichmäßig abgenutzt werden, oder sogar die Schmelzfalten des vordersten Prämolars länger erhalten bleiben als die der übrigen. Die verschiedene Abnutzung der drei Prämolaren ist demnach wegen ihrer Unregelmäßigkeiten zur Altersbestimmung nicht brauchbar.

Die Schmelzfalten des ersten Molars verschwinden bei den meisten Tieren im Alter von elf Jahren. Es fanden sich aber zwei achtjährige und zwei neunjährige Stücke, bei denen diese Schmelzfalten schon verschwunden waren. Demgegenüber konnten aber noch Spuren dieser Schmelzfalten bei vier zwölfjährigen und einem dreizehnjährigen Schädel festgestellt werden. Der zweite Molar des Oberkiefers ist in der Regel erst etwa im fünfzehnten Lebensjahre verbraucht; doch waren die Schmelzfalten dieses Zahnes in einem Falle schon bei einem zwölfjährigen Tiere verschwunden.

Es erscheint auffallend, daß beim Steinbock sämtliche Prämolaren des Oberkiefers vor dem ersten Molar, der ja der älteste Zahn des Dauergebisses der Backzahnreihe ist, abgenutzt und verbraucht sind, während bei sehr vielen anderen Wiederkäuern der erste Molar der Zahn ist, der bei alten Tieren zuerst verbraucht ist und ausfällt. Diese Erscheinung ist dadurch zu erklären, daß bei den Ziegen die Prämolaren sehr viel kleiner und schmaler sind als die Molaren, während bei den Rindern etwa die Prämolaren zwar kürzer, aber ebenso breit sind als die Molaren. Daß diese Erklärung richtig ist, beweist die Abnutzung der Zähne im Unterkiefer unseres Steinbockes. Hier sind die Molaren nicht oder nur wenig breiter als die Prämolaren. Der erste Molar, der älteste Zahn der Reihe, wird bei alten Tieren im Unterkiefer früher abgenutzt und verbraucht als die Prämolaren.

4. ÜBER DIE NATÜRLICHE TODESURSACHE BEI HUFTIEREN

Unter den von Merzbacher gesammelten Steinbockschädeln aus dem Tian-Schan befinden sich, wie schon weiter oben angeführt, verhältnismäßig zahlreiche Fundstücke. Diese Tiere waren demnach nicht von Menschen erlegt worden, sondern den Unbilden der Witterung oder Raubtieren zum Opfer gefallen. Eine Zusammenstellung der Fundstücke zeigt, daß es sich hier überwiegend um ältere Tiere handelt; die mehr als zehn Jahre alten Schädel der Sammlung sind sogar fast ausnahmslos derartige Fundstücke. Nun zeigt sich, daß bei den meisten älteren Findlingsschädeln die Backzähne, deren Abnutzung ja individuell verschieden ist, weitgehend abgekaut sind. Bei vielen Schädeln sind in den Prämolaren, bei manchen auch in den ersten beiden Molaren die Schmelzfalten verschwunden; nicht wenige von diesen Steinböcken hatten schon bei Lebzeiten alle Prämolaren verloren. Ja bei einzelnen Schädeln war nur noch ein funktionstüchtiger Backzahn in jedem Kiefer, der dritte Molar, erhalten, während vom zweiten Molar nur noch einige Wurzelreste zu finden waren und die übrigen Zähne ganz verschwunden waren (vgl. Tafel 1, Abb. 1).

Diese beiden besprochenen Erscheinungen treffen wohl nicht zufällig zusammen. Sie scheinen mir vielmehr hinzuweisen auf enge Zusammenhänge zwischen der Abnutzung des Gebisses und der Ursache des Todes vieler Steinböcke. Es ist verständlich, daß bei Tieren, deren Gebiß infolge fortgeschrittener Abnutzung nicht mehr voll funktionstüchtig ist, die Verdauung beeinträchtigt wird. Dadurch wird die Widerstandskraft des Körpers herabgesetzt und solche Tiere fallen dann ihren Feinden, vorweg dem Winter des Hochgebirges und den Wölfen, zum Opfer. Demnach setzen Altern und Abnutzung des Gebisses dem Leben der Steinböcke eine natürliche Grenze. Ist das Gebiß verbraucht, so ist das Schicksal des Tieres besiegelt, wenn auch der gesamte übrige Körper noch unverbraucht ist und keine Erscheinungen der Seneszenz aufweist.

Die Abnutzung des Gebisses stellt also bei den Steinböcken – und ebenso auch bei anderen Huftieren – die natürliche Todesursache dar. Hierin besteht ein grundsätzlicher Unterschied der Biologie der meisten anderen Säugetiere und des Menschen.

Es ist bekannt, daß an zahlreichen Organen älterer Tiere und Menschen Veränderungen vor sich gehen, die als Alterserscheinungen, als Senilitätsveränderungen bezeichnet werden. Die Veränderungen äußern sich teils in einem Umbau, teils in einem Abbau der Organe. Die Lebenszeit, in der diese Vorgänge die progressiven Wachstumserscheinungen überwiegen, das Senium, endet, sobald ein lebenswichtiges Organ so weit senil verändert ist, daß es funktionsuntüchtig wird, mit dem Tode. So sind beim Menschen sehr häufig die senilen Veränderungen des Gefäßsystems die Ursache des Todes.

Abweichende Verhältnisse finden wir bei Wiederkäuern und anderen Huftieren. Bei diesen Tieren sind Erscheinungen der Seneszenz, selbst an domestizierten Formen, nur selten zu beobachten. Das erklärt sich daraus, daß das Gebiß schon in einem Alter verbraucht ist, in dem Erscheinungen der Senilität noch nicht auftreten. Die Abnutzung des Gebisses selbst als eine Alterserscheinung aufzufassen, scheint mir nicht möglich. Bei den echten Alterserscheinungen handelt es sich um spezifische, nur in vorgeschrittenem Lebensalter auftretende, physiologische Vorgänge. Die Abnutzung der Zähne hingegen vollzieht sich gleichmäßig und gleichartig während der ganzen Lebenszeit, in der die Zähne

in Funktion stehen. An den Zähnen der grasfressenden Säugetiere hat sich, da die großen aufgenommenen Mengen eines harten Futters eine starke Abnutzung des Gebisses bedingen, neben der Komplizierung der Form des Zahnschmelzes die Hypsodontie entwickelt. Aber auch diese Einrichtung ist nur für eine beschränkte Lebensdauer ausreichend. Denn selbst bei den extrem hypsodonten Ziegen und Schafen sind die Zähne in der Regel früher verbraucht, als Erscheinungen der Senilität an anderen Organen einsetzen. Die Lebensdauer der Huftiere muß darum anders bewertet werden als die anderer Tiere und des Menschen.

Wenn das Ergebnis dieser Betrachtungen richtig ist, daß nämlich die Abnutzung des Gebisses schuld an einem frühzeitigen Lebensende der Huftiere ist, dann muß es möglich sein, das Leben von Huftieren ganz erheblich zu verlängern, wenn es gelingt, die infolge der Abnutzung des Gebisses entstehende Beeinträchtigung der Verdauung zu beheben. Das ist in der Tat durchführbar. Es ist beispielsweise möglich, Pferde fast ausschließlich mit gequetschten Getreidekörnern, Kleie und Mehl zu ernähren. Diese Nahrung wird auch ungekaut genügend verdaut. Durch diese Art der Ernährung war es möglich, Pferde bis zu einem Alter von mehr als 60 Jahren lebend und arbeitsfähig zu erhalten, während im allgemeinen Pferde kein höheres Alter als 30 Jahre erreichen. Die Abnützung des Gebisses ist demnach von ganz erheblichem Einfluß auf die Lebensdauer. – Es bedarf wohl kaum der Erwähnung, daß derartige Versuche zur Verlängerung der Lebensdauer, wie sie bei Pferden möglich sind, bei Wiederkäuern wohl nicht durchführbar sind, da es kaum möglich sein wird, diese Tiere längere Zeit hindurch mit gequetschtem Getreide oder Futtermehlen allein zu ernähren. Vielmehr ist für die Verdauung der Wiederkäuer offenbar das Kauen von in den Vormägen vorverdauter Gras- oder Blätternahrung notwendig.

Es ist demnach berechtigt, die Abnutzung des Gebisses als die natürliche Todesursache der höheren Huftiere anzusehen, und es ist möglich, diesen Gebißtod oder Zahntod dem Gefäßtod oder Herztod des Menschen gegenüberzustellen.

5. DAS GEHÖRN DES MÄNNLICHEN SIBIRISCHEN STEINBOCKES

Die gesamte Form des Gehörnes eines erwachsenen männlichen Steinbockes läßt sich etwa in folgender Weise beschreiben:

Die beiden Hörner erheben sich annähernd senkrecht über der Stirn und schwingen sich dann in weitem Bogen nach rückwärts. Die Krümmungen des Hornes ist individuell verschieden. Bei manchen Tieren kann die Hornform als einem Segment eines Kreises ähnlich angesehen werden, bei den meisten aber ähnelt die Krümmung des Hornes einer Raumspirale. Regelmäßig ist die Krümmung des Hornes nahe der Spitze deutlich stärker als an den basalen Teilen. Stets divergieren die beiden Hornbasen in einem individuell verschieden großen spitzen Winkel. Die mittleren Teile der Hörner sind daher stets weiter voneinander entfernt als die Hornbasen. Die Hornspitzen sind entweder nach auswärts gegerichtet oder nähern sich einander. Die Breite des Hornes nimmt von der Spitze zur Basis annähernd gleichmäßig zu. Der Längsdurchmesser des Hornes vergrößert sich dagegen nur im Spitzenteil, während er im mittleren und basalen Teile des Hornes ziemlich unverändert bleibt. Das Horn ist daher an der Spitze stark seitlich abgeplattet, während Länge

und Breite eines Querschnittes nahe der Basis etwa gleichgroß sind. An der Vorderseite sitzen dem Horn in mehr oder weniger regelmäßigen Abständen schmale, quergestellte, einander ähnliche, Hornwülste auf, die individuell verschiedene Ausbildung zeigen.

Zum Verständnis dieser komplizierten Hornform und ihrer Variabilität erscheint es notwendig, zunächst die Hornform in ihre Grundbestandteile aufzulösen und die Entwicklung der Formelemente getrennt zu untersuchen. Im folgenden werden daher zunächst unabhängig voneinander betrachtet:

1. Das Höhenwachstum des Hornes.
2. Der Querschnitt des Hornes und seine Altersveränderungen.
3. Die Entwicklung der Knoten und Wülste an der Vorderseite des Hornes.
4. Die Stellung und Richtung des Hornes.
5. Die Krümmung des Hornes.

Grundsätzlich wird die Untersuchung jedes einzelnen Merkmales an der Hornspitze begonnen und gegen die Basis hin fortschreitend fortgeführt. Der von manchen Autoren eingeschlagene Weg, die Untersuchung der Hornform an der Basis zu beginnen, muß dagegen als sinnwidrig abgelehnt werden. Die Form des Hornes kann nur verstanden werden bei Berücksichtigung der Entstehung. Demgemäß muß aber auch die Behandlung sich der Entwicklung anschließen. Die unrichtige Art der Untersuchung von Gehörnen ist wohl entstanden durch Übertragung des Verfahrens, das bei der Untersuchung der Geweihe von Cerviden üblich ist, auf die Untersuchung des Gehörnes der Boviden. Bei den Cerviden wird zuerst die Basis, zuletzt die Spitze des Geweihes gebildet; demnach ist es richtig, hier mit der Untersuchung der Basis zu beginnen. Bei den Boviden wird aber umgekehrt zuerst die Spitze des Hornes gebildet, während die Basis niemals eindeutig festgelegt werden kann, da während des ganzen Lebens an der Basis Horn zugebildet wird. Bei den Boviden kann demnach die Behandlung der Hornform nur mit der Spitze beginnen und gegen die Basis zu fortschreiten.

Der analytischen Betrachtung der Hornform sei die Beschreibung des Jugendhornes vorangestellt, das wegen seiner von dem bleibenden Horn völlig abweichenden Bildung eine gesonderte Besprechung erfordert.

6. DAS JUGENDHORN

Daß bei den Boviden ein Hornwechsel stattfindet, wird in der neueren Literatur wenig berücksichtigt, ist aber, wie die Zusammenstellung der einschlägigen Angaben durch Duerst (3) zeigt, schon seit langem bekannt. Während die früheren Angaben ausschließlich das Rind betreffen, hat Duerst neuerlich gezeigt, daß entsprechende Erscheinungen auch bei anderen Genera der Boviden vorkommen. Beim Steinbock hat ebenso Duerst (3 S. 39) als erster das Auftreten eines Hornwechsels angegeben und durch eine Abbildung belegt.

Der Hornwechsel der Boviden kommt in der Weise zustande, daß die jugendlichen Tiere zunächst ein Horn bilden, das in Aufbau, Härte, Beschaffenheit der Oberfläche und meist auch in der Farbe von dem bleibenden Horn abweicht. Nachdem sich die Spitze des bleiben-

den Hornes gebildet hat, wird das Jugendhorn früher oder später abgestoßen. Nur in Einzelheiten weist der Hornwechsel nach Duerst Unterschiede bei verschiedenen Arten auf.

Die Zahl der jugendlichen Schädel in meinem Materiale ist leider klein und gestattet daher nur spärliche Beiträge zur Kenntnis des Hornwechsels beim Steinbock.

Das Jugendhorn der Steinböcke stimmt in seinem Aufbau überein mit dem aus früheren Untersuchungen gut bekannten Jugendhorn der Rinder. Es ist weich und bröckelig. Die einzelnen Hornsäulchen sind wenig fest aneinander gefügt und sind daher in jedem Grade der Abnutzung an der Oberfläche leicht zu sehen. Als wesentlichen Unterschied im Aufbau kann ich feststellen, daß die einzelnen Hornsäulchen am Jugendhorn des Steinbockes gerade verlaufen, während sie am bleibenden Horn gewellt sind. Der abweichende Aufbau äußert sich auch in der Art der Abnützung. Während das bleibende Horn gleichmäßig abgerieben wird und an Stellen der Abnutzung daher eine glatte Oberfläche aufweist, werden bei der Abnutzung des Jugendhornes teils schuppenförmige Stückchen abgebröckelt, teils einzelne Hornsäulchen abgelöst. Die Oberfläche des Jugendhornes ist daher stets rauh und zerfasert (vgl. Tafel I Abb. 3). Die Farbe des Jugendhornes beim Steinbock ist hellgrau, während das bleibende Horn schwarzgrau gefärbt ist. Das Material ist zu gering zur Entscheidung der Frage, ob, besonders bezüglich des Aufbaues, Übergänge vom Jugendhorn zum bleibenden Horn bestehen, oder ob eine scharfe Grenze die beiden Hörner trennt, wie das nach den Untersuchungen von Duerst auch für den Steinbock anzunehmen ist.

Sehr bemerkenswert erscheint es, daß die Form des Jugendhornes beim Steinbock erheblich abweicht von der Form der Spitze des bleibenden Hornes, die zunächst in das Jugendhorn eingelagert ist. Das Jugendhorn eines Steinbockes etwa im Alter von einem halben Jahre stellt einen etwa 10 cm langen und etwa 3 cm starken wenig nach rückwärts gekrümmten Kegel dar, dessen Querschnitt nahezu kreisförmig ist (Fig. 1).

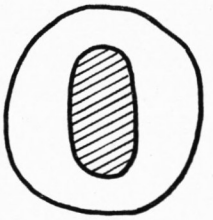


Fig. 1

Querschnitt durch das Jugendhorn, etwa 9 cm von der Hornspitze, halbschematisch (Nr. 1178, 6 Monate alt). Schraffiert ist der Querschnitt durch die Spitze des bleibenden Hornes eingetragen

Am Horn des Schädels 1178 ♂, sechs Monate alt, messe ich an der Basis, 9 cm von der Spitze entfernt, als größten Längsdurchmesser 32 mm, als kleinsten Querdurchmesser 27 mm.

Bis zum Ende des ersten Lebensjahres ist das Jugendhorn abgestoßen. Die nunmehr erscheinende Spitze des bleibenden Hornes stimmt in Aufbau und Farbe mit den später gebildeten Hornteilen überein. Während der Querschnitt des Jugendhornes nahezu kreisförmig ist, ist aber die Spitze des bleibenden Hornes stark seitlich abgeplattet.

Zum Vergleiche mit den oben angeführten Maßen des Jugendhornes führe ich Messungen des Hornes an dem etwa ein Jahr alten Schädel 174 ♂ an, bei dem das Jugendhorn vollständig abgerieben war. Unter Berücksichtigung der Abnutzung ist die Stelle, die der Lage der festgestellten Durchmesser des Jugendhornes entspricht, etwa 6 cm von der Spitze des bleibenden Hornes entfernt. An dieser Stelle war der größte Längsdurchmesser 22 mm, der kleinste Querdurchmesser 11 mm (vgl. Fig. 1 und 2).

Während demnach am Jugendhorn Quer- und Längsdurchmesser fast gleich groß sind, ist an dem gleichen Querschnitt der Längsdurchmesser des bleibenden Hornes doppelt so groß als der Querdurchmesser.

Diese Unterschiede in der Form scheinen mir von allgemeinerer Bedeutung zu sein. Sie bestärken die von Duerst vertretene Auffassung, nach der die beiden von den Boviden gebildeten Hörner grundsätzlich verschiedene Organe sind. War diese Anschauung bisher durch

Fig. 2

Querschnitt durch die Spitze des bleibenden Hornes an der entsprechenden Stelle wie bei Abb. 3, nach dem Hornwechsel, im Alter von 1 Jahr etwa 1 cm von der Spitze entfernt

die Feststellung der Verschiedenheiten in Aufbau und Farbe gestützt, so kommt zu diesen Argumenten nunmehr die Beobachtung, daß bei den Steinböcken die Form und der Bauplan der beiden Hörner voneinander abweichen. Das Jugendhorn kann also nicht lediglich als ein vielleicht mangelhaft ausgebildeter Teil des bleibenden Hornes angesehen werden.

Es erscheint ferner bemerkenswert, daß die Form des Jugendhornes, insbesondere auch der Querschnitt, übereinstimmt mit der Hornform der primitiven Cavicornia, die als Ahnen der Caprinen anzusehen sind. Da diese Hornform, ein gestreckter, wenig gekrümmter Kegel mit annähernd kreisförmigem Querschnitt, bei allen primitiven Cavicornia vorkommt, sagt die Hornform allein nichts aus über die Abstammung der Ziegengruppe. Wir sind aber auch auf Grund anderer Merkmale wohl berechtigt, als Vorfahren der Ziegen gemsenartige Formen anzunehmen. In der Gruppe der Gemsen haben noch heute die ursprünglichen *Genera Nemorrhaedus* und *Capricornis* Hörner von der oben angegebenen Form. Die Annahme einer Verwandtschaft zwischen Gemsen und Ziegen kann demnach durch den Nachweis von Ähnlichkeiten in der Hornform gestärkt werden. Es kann angenommen werden, daß die Hornform der Caprinen Haeckels biogenetischem Grundgesetze folgt; demnach wäre das Jugendhorn in der ontogenetischen postembryonalen Entwicklung der Steinböcke zu vergleichen mit dem *Nemorrhaedus*-Stadium der Hornform in der Phylogenie der *Caprinae*. Im Verlaufe dieser Untersuchungen wird sich zeigen, daß auch noch andere Eigentümlichkeiten der Hornform durch das biogenetische Grundgesetz erklärt werden können.

Ob ein Zusammenhang zwischen dem Hornwechsel und dem Haarwechsel besteht, konnte ich nicht prüfen.

7. DAS HÖHENWACHSTUM DES HORNES

Das Wachstum des Hornes, das schon in embryonalem Alter beginnt, dauert bei allen Cavicornia während des ganzen Lebens an, doch ist der Hornzuwachs nicht zu allen Zeiten des Lebens gleich groß. Die Wachstumsgeschwindigkeit ist am größten in der Jugend und wird mit zunehmendem Alter geringer. Die Menge des zugebildeten Hornes ist von den Ernährungsverhältnissen des Tiers abhängig. In Zeiten günstiger Ernährung wird viel Horn gebildet, zu Hungerzeiten nur wenig. Diese Erscheinung ist wohl dadurch zu erklären, daß das Horn kein lebenswichtiges Organ ist und Schwankungen in der Wachstumsintensität seinem Aufbau und seiner Funktion nicht nachteilig sind. In Zeiten des Nahrungsmangels wird daher die Hornbildung zugunsten wichtigerer Organe zunächst eingeschränkt, während in den Zeiten guter Ernährung der Überschuß der Nahrungsstoffe für den Aufbau des Hornes, das teilweise als Luxusorgan angesehen werden kann, Verwendung findet. Da demnach die Schwankungen im Allgemeinbefinden des Tieres ihren Ausdruck im Aufbau des Hornes finden, ist es anderseits möglich, an der Form des Hornes wesentliche Daten aus dem Leben eines Steinbockes abzulesen.

Die wichtigsten und regelmäßigsten Wachstumsunterschiede sind durch den Wechsel der Jahreszeiten bedingt. Das Hornwachstum ist groß während der warmen Jahreszeit und erfährt durch den Winter eine Einschränkung. Verstärkt wird dieser Unterschied noch dadurch, daß die Brunstzeit des Steinbockes, die eine Einschränkung des Hornwachstums begleitet, in die erste Hälfte des Winters fällt. Die Pause im Hornwachstum wird demnach sowohl durch die Jahreszeit als durch den Zyklus der Geschlechtstätigkeit bedingt. Für diese Annahme spricht, daß in den ersten beiden Lebensjahren, in denen die jungen Steinböcke noch nicht geschlechtsreif sind, die Unterbrechungen des Hornwachstums sehr viel weniger deutlich zum Ausdruck kommen als in späteren Jahren.

Die durch Brunstzeit und Winter verursachte Pause im Hornwachstum äußert sich nicht nur in langsamerem Wachstum, sondern es wird auch die Stärke des Horns verringert. Es bildet sich daher an der Oberfläche des Horns eine Furche, die besonders deutlich an der medialen und der aboralen Seite wahrzunehmen ist (vgl. Tafel I Abb. 2). Da je zwei solcher Furchen den Hornzuwachs eines Jahres begrenzen, läßt sich an der Zahl der Hornfurchen das Alter des Steinbockes mit einiger Sicherheit bestimmen.

Die Jahresringe sind individuell verschieden deutlich ausgebildet. Es gibt Tiere, bei denen jeder Jahreswuchs durch eine 3 bis 4 mm tiefe und ebenso breite Furche vom benachbarten Hornteile getrennt ist, während bei anderen die Wachstumspause nur durch einen haarfeinen Einschnitt gekennzeichnet ist. Es gibt demnach Gehörne, deren Altersbestimmung leicht durchführbar ist, während an einzelnen das Alter nur bei sorgfältigster Untersuchung, bei größerer Übung und mit Hilfe von Vergleichsmaterial möglich ist.

Aber auch an ein und demselben Gehörn sind regelmäßig nicht alle Jahresringe gleich deutlich ausgeprägt. Der am Ende des ersten Jahres gebildete Einschnitt ist in der Regel sehr wenig deutlich. Er ist an älteren Gehörnen nicht mehr nachweisbar, da in höherem Alter die ganze Spitze stark abgerieben ist. Auch der zweite Jahresring ist in der Regel wenig deutlich ausgeprägt. Es ist, wie schon oben angeführt, berechtigt anzunehmen, daß diese geringe Ausbildung der Jahresringe damit im Zusammenhange steht, daß die jungen Böcke in den beiden ersten Lebensjahren noch nicht brünstig werden. Vom dritten Jahre

an nehmen die Hornfurchen an Deutlichkeit zu; sie sind stets am schärfsten vom fünften bis zum achten Jahre ausgeprägt, in der Lebenszeit, in der die Tiere in ihrer Vollkraft stehen. In diesen Jahren ist einerseits das Hornwachstum am bedeutendsten, anderseits prägt sich auch die Brunstzeit am schärfsten in einer Unterbrechung des Hornwachstums aus. In höherem Alter sind die Hornfurchen wieder weniger deutlich ausgebildet. Vom zwölften Jahre an wird die Feststellung der Jahresringe schwierig, da in höherem Alter die Wachstumsgeschwindigkeit gering wird. Die einzelnen Wachstumsringe liegen daher nahe zusammen. Sie sind auch wenig deutlich ausgeprägt, da die senilen Tiere auch in der günstigen Jahreszeit nicht nur geringe Hornlänge, sondern auch nur dünnes Horn bilden.

Es darf hier vorweggenommen werden, daß die am Vorderrande des Hornes liegenden arteigentümlichen Knoten in keinem engeren Zusammenhange mit dem Jahreswuchs des Hornes stehen. Die Knoten und die von ihnen nach den Seiten des Hornes ausgehenden Wülste und die dazwischenliegenden Einsenkungen dürfen daher nicht mit den Wülsten des Jahreszuwachses und den Winterfurchen verwechselt werden. In den weitaus meisten Fällen läßt sich bei sorgfältiger Untersuchung diese Verwechslung unschwer vermeiden.

Eine unangenehme Fehlerquelle bei der Altersbestimmung bilden die Hornfurchen, die infolge von Ernährungsstörungen auftreten. Wie in der Art der Einwirkung stimmen sie sinngemäß auch in der Ausbildung grundsätzlich mit den Winterfurchen überein, wenn sie auch deren Tiefe und Breite nur ausnahmsweise erreichen. Solche Wachstumshemmungen des Hornes treten wohl auf bei anhaltender Trockenheit, bei plötzlichem Witterungswechsel mit Schneefällen und infolge ähnlicher Einflüsse, die einen Nahrungsmangel bedingen; ebenso können wohl Krankheiten die Ursache von solchen Hornfurchen sein. An der Ausbildung der Oberfläche, an dem Wechsel von Furchen und Wülsten läßt sich demnach bei einiger Übung am Horn jedes Tieres recht gut ablesen, in welchen Jahren oder zu welchen Jahreszeiten günstige oder ungünstige Futterverhältnisse geherrscht haben. Ist eine infolge von Hunger oder Krankheit entstandene Hornfurche gleich stark ausgebildet wie die benachbarten Winterfurchen, so wird die Entscheidung, welche von den Furchen den Jahreswuchs begrenzt, schwierig. Um zu einer zuverlässigen Altersbestimmung zu gelangen, muß man in solchen Fällen die Größe der benachbarten Jahreswuchsabschnitte zum Vergleich heranziehen, da ja der jährliche Hornzuwachs individuell verschieden groß ist, die Länge der jährlichen Wachstumsabschnitte aber regelmäßig in einem bestimmten Größenverhältnis zu den benachbarten Abschnitten steht. Sehr schwere und anhaltende Erkrankungen können zu schweren Störungen des Hornwachstums führen, die eine genaue Altersbestimmung unmöglich machen könnten.

So zeigt das Gehörn des Bockes 155 eine tiefe und breite Hornfurche, die wohl auf eine schwere Erkrankung des Tieres zurückzuführen ist. Diese schwere Wachstumsstörung bietet keine Anhaltspunkte für die Beurteilung der Dauer dieser Erkrankung, die aber wohl wenigstens mehrere Monate lang das Hornwachstum erheblich beeinflußt hat.

Während bei sehr alten Gehörnen, wie schon erwähnt, Unsicherheiten in der Altersdiagnose dadurch entstehen können, daß die Spitzen weitgehend abgenutzt werden, wird anderseits die Feststellung des Alters bei alten Gehörnen dadurch erleichtert, daß die Winterfurchen, die in früheren Jahren gebildet wurden, immer deutlicher in Erscheinung treten. Dieser Vorgang hat seine Ursache in der verschieden raschen Verwitterung der Hornteile. Bei ungünstiger Ernährung wird offenbar nicht nur weniger, sondern auch

weicheres Horn gebildet, das später rascher verwittert als die umgebenden Hornteile. Dieser Erklärung entsprechend wird auch bei alten Tieren die Jahresgrenze des Hornwachstums am vorderen Rande des Hornes, das härteres Horn aufweist, weniger deutlich ausgeprägt, obwohl hier die Hornwand am stärksten ist. An der medialen Seite und an der Hinterseite des Hornes hingegen, wo weniger dickes, aber auch weniger festes Horn sich befindet, sind die Jahresringe älterer Tiere am deutlichsten ausgebildet.

Im folgenden sei das Höhenwachstum des Hornes in den einzelnen Jahren einer kurzen Betrachtung unterzogen.

Die Wachstumsgeschwindigkeit des Hornes ist in verschiedenen Jahren verschieden groß. Dabei kann als Regel gelten, daß in den ersten Lebensjahren die größte Wachstumsgeschwindigkeit zu beobachten ist und daß mit zunehmendem Alter das Hornwachstum abnimmt.

Im ersten Lebensjahre ist das Wachstum des Hornes am auffälligsten, größten und interessantesten. Es werden im ersten Jahre zwei Hornpaare gebildet, das Jugendhorn, das wegen seines abweichenden Aufbaues schon früher geschildert wurde, und die Spitze des bleibenden Hornes. Der Beginn der Bildung des Dauerhornes fällt zwar noch in das erste Halbjahr des Lebens; das bleibende Horn ist jedoch zunächst noch unter dem Jugendhorne verborgen. Erst gegen Ende des ersten Jahres wird die Spitze des Dauerhornes sichtbar, nachdem das Jugendhorn abgestoßen ist. Das bleibende Horn erreicht im ersten Jahre die Höhe von etwa 20 cm. Wie aus Tab. 3 hervorgeht, kann das Wachstum des Dauer-

Tabelle 3

Höhe des im ersten Lebensjahre gebildeten Hornes unter Berücksichtigung der Abnützung

Alter der Gehörne . . . . . Jahre	2	3	4	5
Zahl der untersuchten Gehörne	3	2	7	8
Mittelwert . . . . . mm	205,7	205	197,4	177,4
Maximum . . . . . mm	231	210	222	200
Minimum . . . . . mm	185	200	160	140

hornes im ersten Jahre aber selbst 23 cm überschreiten und schwankt nach den Messungen an den jüngsten, weniger als vier Jahre alten Gehörnen zwischen 185 und 231 mm. Eine genaue Angabe des Hornwachstums im ersten Jahre unter Berücksichtigung der Variabilität ist jedoch nicht möglich und erscheint mir zwecklos und irreführend. Da die Spitze des Hornes sehr fein ist, beginnt ihre Abnutzung wohl schon unmittelbar nach dem Abwurf des Jugendhornes. Damit wird eine zuverlässige Bestimmung der Höhe unmöglich. Wie Tab. 3 zeigt, ist im Alter von fünf Jahren von der im ersten Jahre gebildeten Hornspitze ein Stück von etwa 3 bis 4 cm Höhe abgeschliffen, da bei Gehörnen dieses Alters die Höhe des aus dem ersten Jahre stammenden Hornwuchses nur mehr zwischen 140 und 200 mm mißt. Im Alter von sieben Jahren mißt die Höhe der im ersten Jahre gebildeten Hornspitze durchschnittlich nur noch etwa 10 cm; in diesem Alter ist also schon die Hälfte des aus dem ersten Jahre stammenden Hornes abgerieben. Die Abnutzung der Hornspitze schreitet dann gleichmäßig fort, so daß an mehr als elfjährigen Gehörnen regelmäßig kein Rest des im ersten Jahre gebildeten Hornes mehr zu finden ist.

Die Höhe des im zweiten Jahre gebildeten Hornteiles beträgt etwa 15 cm. Das Hornwachstum ist also erheblich geringer als im ersten Jahre, aber auch deutlich größer als in den folgenden Jahren. Auch über das Höhenwachstum in diesem Jahre lassen sich an Hand meines Materials genauere Angaben nicht machen, da die Zahl der jüngeren Gehörne gering ist, während an älteren Gehörnen die Feststellung des im zweiten Jahre gewachsenen Hornteiles meist unmöglich ist. Die seichte Furche zwischen dem Wuchse des zweiten und des dritten Jahres ist rasch verwischt, so daß bei zehnjährigen und älteren Gehörnen keine Spur dieser Furche mehr zu finden ist.

Vom dritten bis zum siebenten Lebensjahre bleibt die Geschwindigkeit des Höhenwachstums des Hornes gleich; in jedem dieser fünf Jahre wird demnach ein etwa gleich langes Hornstück gebildet. Es ist daher berechtigt, das Hornwachstum dieser Jahre gemeinsam zu betrachten. Dieser Wachstumsabschnitt erfordert unsere besondere Aufmerksamkeit, weil in diesem Jahre der größte, auffälligste und in seinen Formen am schärfsten ausgeprägte Teil des Hornes gebildet wird. In dieser Altersstufe stehen die Steinböcke in der Vollkraft ihres Lebens und dementsprechend wird auch die größte Menge des Hornes in dieser Zeit gebildet. Dabei ist zu berücksichtigen, daß die Menge an Hornsubstanz ja nicht nur von der Höhe, sondern auch von dem Querschnitt des Hornes abhängt. Dementsprechend wird, da mit dem Alter der Hornquerschnitt wächst, auch in der Zeit vom dritten bis zum siebenten Lebensjahre bei gleichbleibender Geschwindigkeit des Höhenwachstums eine mit dem Alter zunehmende Menge Horn gebildet.

Da wesentliche Unterschiede im Höhenwachstum des Hornes vom dritten bis zum siebenten Jahre nicht bestehen, ist es gerechtfertigt und ausreichend genau, nur das Wachstum in einem dieser Jahre zu untersuchen. Die Höhenmaße des im sechsten Jahre gebildeten Hornes von 68 mehr als sechs Jahre alten Gehörnen sind in Tab. 4, Spalte 1 niedergelegt.

Tabelle 4. Jährlicher Höhenzuwachs des Hornes

Zahl der untersuchten Gehörne	68	22	22	22	9	9	6	3	1	1
Lebensjahr	6	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Mittelwert . . . . . mm	99,68	84,6	72,1	58,0	46,4	39,1	33,0	28,6	18	12
Standardabweichung . ± mm	18,77	14,0	12,5	10,3	—	—	—	—	—	—
Maximum . . . . . mm	166	110	100	82	58	51	40	37	—	—
Minimum . . . . . mm	60	60	52	40	22	31	30	21	—	—

Aus diesen Messungen geht hervor, daß durchschnittlich im sechsten Jahre etwa 10 cm Horn gebildet werden. Die große Zahl der gemessenen Gehörne ließ in diesem Falle eine variationsstatistische Berechnung angezeigt erscheinen. Demnach ist der Mittelwert aus 68 Messungen 99,6 mm bei einer Standardabweichung von ± 18,77 mm. Das Höhenwachstum der weitaus meisten Gehörne schwankt also zwischen 81 und 119 mm. Erheblich größer sind die Unterschiede zwischen den gemessenen Extremen. Als bedeutendster Zuwachs im sechsten Jahre wurden 166 mm, als geringstes Wachstum 60 mm gemessen. Wenn demnach auch die Wachstumsgeschwindigkeit der meisten Gehörne nicht sehr verschieden ist, so muß doch berücksichtigt werden, daß der bedeutendste Zuwachs nahezu das Dreifache des geringsten gemessenen Zuwachses mißt.

Diese Unterschiede kommen noch deutlicher zur Geltung, wenn man berücksichtigt, daß bei jedem Tiere die Wachstumsgeschwindigkeit während fünf Jahren gleich groß ist. In dieser Zeit bildet ein Tier mit geringer Wüchsigkeit des Hornes ein Hornstück von nur 30 cm Länge, während Tiere mit besonders regem Hornwachstum in der gleichen Zeit bis

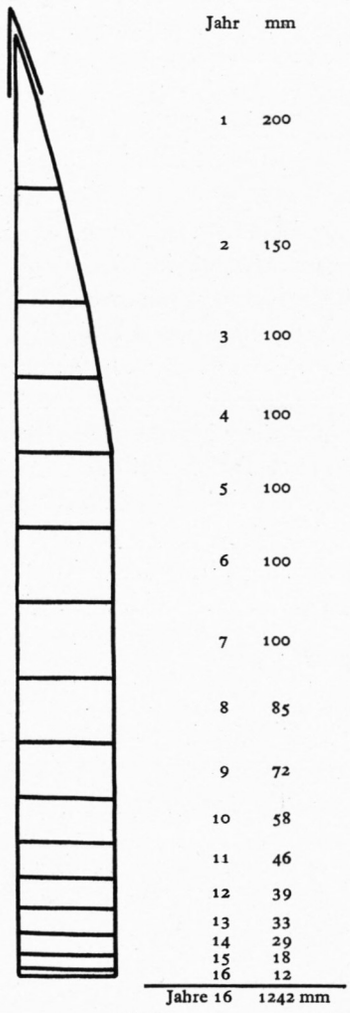


Fig. 3

Durchschnittliches jährliches Höhenwachstum des Hornes des Steinbockes, schematisch

zu 83 cm Horn bilden. Die meisten Steinböcke zeigen in den fünf Jahren ein Hornstück von 40 bis 60 cm Höhe. Diese Unterschiede im Höhenwachstum machen einen Teil der großen bestehenden Variabilität der Form des gesamten Hornes verständlich.

Unter Berücksichtigung des Wachstums in den beiden ersten Jahren und der Abnützung der Spitze des Hornes mißt das gesamte, bis zum Ende des siebenten Jahres gebildete Horn durchschnittlich 75 cm, wobei Schwankungen von 55 bis 110 mm vorkommen.

Wenn auch festgestellt werden konnte, daß in der Regel vom dritten bis zum siebenten Lebensjahre jährlich gleich hohe Hornstücke gebildet werden, so kommen doch Ausnahmen vor, und zwar kann beobachtet werden, daß in manchen Fällen der Jahreswuchs des siebenten Jahres etwas niedriger als die der vorhergehenden Jahre ist; anderseits kommt es ausnahmsweise vor, daß auch noch das im achten Jahre gebildete Hornstück ebenso hoch ist wie die Hornringe aus den vorhergehenden Jahren. Eine weitere Fehlerquelle bei der Beobachtung des Hornwachstums ist ferner die Erscheinung, daß an älteren Gehörnen mitunter die zwischen dem Hornstück des dritten und des vierten Jahres liegende Furche durch Abreibung undeutlich geworden ist.

Trotz dieser Fehlerquellen stellt die Erscheinung, daß die Wachstumsgeschwindigkeit des Hornes fünf Jahre hindurch gleich groß ist, eine wertvolle Grundlage für eingehende Untersuchungen über die Hornform dar. Insbesondere ist es vorwiegend auf Grund von Beobachtungen über das Hornwachstum in diesen mittleren Lebensjahren möglich gewesen, die Unregelmäßigkeiten und Störungen des Hornwachstums kennenzulernen.

Beginnend mit dem achten Jahre nimmt das Höhenwachstum von Jahr zu Jahr ab. Wie aus Tab. 4 hervorgeht, ist die Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit vom achten bis zum sechzehnten Jahre annähernd gleichmäßig, und zwar wird in diesen Jahren ein Hornstück gebildet, das etwa 1 cm niedriger ist als das des vorhergehenden Jahres. Vom achten bis zum zehnten Jahre werden noch recht ansehnliche Hornstücke gebildet, während nach dem zehnten Jahre der Hornzuwachs nicht mehr sehr bedeutend ist.

Etwas abweichend verhält sich die Menge jährlich gebildeten Hornes. Da der Querschnitt des Hornes sich mit dem Alter vergrößert, nimmt die jährlich gebildete Hornmenge langsamer ab als das Höhenwachstum. So ist z. B. die Menge des im achten Jahre gebildeten Hornes wohl nicht geringer als die des Hornes aus dem siebenten Jahre, während nach dem achten Jahre auch die Menge des jährlich gebildeten Hornes abnimmt. Nach dem zwölften Jahre ist die Hornbildung ganz unbedeutend. Man kann daher wohl Steinböcke in höherem Alter als zwölf Jahre als senil ansehen. Es dürfte berechtigt sein, den Grund dieser senilen Rückbildung des Hornwachstums in der einleitend besprochenen vorgeschrittenen Abnutzung des Gebisses zu sehen. Die Ernährungsschwierigkeiten, die bei den alten Steinböcken durch den Verlust eines Teiles des Gebisses eintreten, haben wohl eine Einschränkung des Hornwachstums zur Folge.

Die individuellen Wachstumsunterschiede sind auch in höherem Alter noch beträchtlich. Die Variabilität verringert sich aber, wie aus Tab. 4 hervorgeht, mit zunehmendem Alter. Während noch im Alter von sechs Jahren der größte Jahreswuchs annähernd die dreifache Höhe des geringsten Wuchses aufwies, ist nach dem neunten Jahre der größte Hornzuwachs nicht mehr als doppelt so hoch als der kleinste Zuwachs.

Im Anschluß an die Behandlung des Höhenwachstums des Hornes in den einzelnen Lebensjahren erscheint es zweckmäßig, das gesamte Höhenwachstum kurz zusammenfassend zu besprechen. Auf Grund sämtlicher Einzelmessungen erreicht das bleibende Horn des Steinbockes, wenn die Abnutzung der Spitze zunächst nicht berücksichtigt wird, eine durchschnittliche Höhe von etwa 125 cm. Das gesamte Höhenwachstum ist auf die einzelnen Lebensjahre sehr ungleichmäßig verteilt, wie sich aus der schematischen Übersicht in Fig. 3 leicht entnehmen läßt. Zur Gliederung dieser Unterschiede in der Wachstumsgeschwindigkeit können vier Gruppen gebildet werden. Die erste Gruppe umfaßt das

Hornwachstum der beiden ersten Lebensjahre. Auch abgesehen von der Bildung des Jugendhornes ist das im ersten Jahre gebildete Hornstück erheblich höher als das Horn des zweiten Jahres. Die zweite Gruppe umfaßt den Hornzuwachs des dritten bis siebenten Jahres. Zu dieser Zeit ändert sich die Wachstumsgeschwindigkeit des Hornes nicht. Vom achten Jahre an nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit stetig ab. Dann kann als dritte Gruppe der Hornwuchs des achten, neunten und zehnten Jahres zusammengefaßt werden, die immer noch beträchtliche Hornstücke darstellen, während in der vierten Gruppe, vom elften Jahre an, der Hornzuwachs nur noch unbedeutend ist.

Die größte Menge Hornes wird im siebenten oder achten Jahre erzeugt. Es kann daher angenommen werden, daß in diesem Alter die Steinböcke den Höhepunkt ihrer Lebenskraft erreichen.

Über die Abnutzung der Hornspitze wurde schon bei der Besprechung des Hornwachstums im ersten Jahre berichtet. Das Horn wird aber auch noch weiterhin bis zum Lebensende des Tieres abgerieben. Zur genaueren Feststellung der Abnutzung der Hornspitze in höherem Alter wurde an 70 Gehörnen von Steinböcken, die ein Alter von sieben oder mehr Lebensjahren erreichten, die Höhe des gesamten, in den ersten sechs Lebens-

Tabelle 5. Höhe des in den ersten sechs Lebensjahren gebildeten Hornes unter Berücksichtigung der Abnützung

Zahl der Gehörne	18	14	14	7	6	3	2	3	1
Alter der Gehörne . . . . . Jahre	7	8	9	10	11	12	13	14	16
Mittelwert . . . . . mm	661,1	645,4	599,9	619,7	521,7	578,3	487,5	452,3	400
Maximum . . . . . mm	770	687	730	690	605	605	540	520	—
Minimum . . . . . mm	485	572	520	570	480	535	435	392	—

jahren gebildeten Hornes gemessen (vgl. Tab. 5). Aus diesen Messungen ist zu ersehen, daß das Horn bei älteren Tieren durch Abreibung der Spitze nicht unerheblich verkürzt wird. Vom siebenten bis zum zehnten Lebensjahre wird ein Hornstück von durchschnittlich etwa 5 cm Länge abgerieben; vom zehnten bis zum sechzehnten Jahre verkürzt sich das Horn um etwa 20 cm.

Wie oben erwähnt, nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit des Hornes bei älteren Tieren ab. Dieser Vorgang muß notwendig dazu führen, daß ein Zeitpunkt eintritt, von dem an die Abnutzung an der Spitze größer ist als der Hornzuwachs an der Basis. Zur Prüfung dieser Frage wurde die Länge von 70 Gehörnen siebenjähriger und älterer Steinböcke von der Spitze bis zur Basis gemessen. Aus der Zusammenstellung in Tab. 6 geht hervor, daß

Tabelle 6. Gesamte Höhe des Hornes

Zahl der Gehörne	18	14	14	7	6	3	2	3	1
Alter der Gehörne . . . . . Jahre	7	8	9	10	11	12	13	14	16
Mittelwert . . . . . mm	724,2	811,3	860,5	937,0	882,7	960,0	965,0	871,7	925
Standardabweichung . . . . ± mm	69,3	69,3	72,8	—	—	—	—	—	—
Maximum . . . . . mm	855	933	975	1012	890	1005	980	930	—
Minimum . . . . . mm	578	700	732	817	792	920	950	775	—

die Hornhöhe ungeachtet der Abnutzung der Spitze bis zum zehnten Jahre sich erheblich vergrößert. Vom zehnten bis zum dreizehnten Jahre ist die Zunahme der Höhe des Hornes erheblich geringer. Diese Erscheinung ist teils durch die Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit, teils durch die Abnutzung der Spitze zu erklären. Vom dreizehnten Jahre an wird das Horn nicht mehr höher, sondern im Gegenteil niedriger. Die Abnutzung der Hornspitze ist größer als das Hornwachstum.

Bei der Untersuchung des Hornwachstums in den mittleren Lebensjahren konnte gefunden werden, daß regelmäßig einzelne Tiere ein großes Hornwachstum gleichmäßig während aller untersuchten Jahre zeigten, während andere gleichmäßig in allen Jahren ein geringes Wachstum aufwiesen. Nun konnte bei der Untersuchung älterer Gehörne festgestellt werden, daß diese Regel nicht nur für die Zeit vom dritten bis zum siebenten Lebensjahre gilt, sondern daß regelmäßig Tiere, die in diesen Jahren ein bedeutenderes Hornwachstum aufwiesen, auch in allen späteren Jahren relativ hohe Hornstücke bilden, während Tiere, die vom dritten bis siebenten Jahre nur kleine Hornstücke geschoben hatten, auch später ein geringes Wachstum zeigen. Ob diese Wachstumsregel auch auf die ersten beiden Lebensjahre ausgedehnt werden kann, war wegen der zu geringen Zahl jugendlicher Gehörne nicht zu ermitteln. Die großen Unterschiede in der Gesamtlänge der Gehörne sind demnach nur zum kleinsten Teile durch ein besonders reges oder besonders geringes Wachstum in einzelnen Jahren zu erklären. Vielmehr verteilen sich diese Unterschiede der Höhe des Hornes gleichmäßig auf die gesamte Wuchszeit des Hornes. Daraus geht hervor, daß verschiedene Individuen, unabhängig von Umwelteinflüssen, die Veranlagung zu rascherem oder langsamerem Hornwachstum besitzen, die sich während des ganzen Lebens geltend macht. Wie aus der Tab. 5, die den Vergleich gleichalter Gehörne ermöglicht, hervorgeht, sind die Unterschiede in der Wüchsigkeit sehr erheblich.

Nicht nur innerhalb des gesamten untersuchten Materials, das einer Rasse angehört, sondern auch bei Tieren vom gleichen Standort ist die Wachstumsgeschwindigkeit des Hornes sehr verschieden groß. Daraus darf wohl der Schluß gezogen werden, daß auf die Höhe des Hornes bei der systematischen Unterscheidung von Arten und Rassen der Steinböcke kein großes Gewicht gelegt werden darf, da die Variabilität der Höhe schon innerhalb einer Rasse sehr großen Schwankungen unterliegt.

8. KONTINUIERLICHES ODER DISKONTINUIERLICHES WACHSTUM DES HORNES DER CAVICORNIA

Nach einer nahezu allgemein verbreiteten Annahme verläuft das Wachstum des Hornes bei allen Boviden während des ganzen Lebens mehr oder weniger gleichmäßig und kontinuierlich. Da eine Unterbrechung des Hornwachstums nicht eintritt, so kommt es auch nicht zu einer Abstoßung von größeren Hornteilen, sondern das Horn bleibt bis in hohes Alter erhalten, soweit es nicht an einzelnen Stellen des Gehörns abgerieben wird. Dieses kontinuierliche Wachstum des Gehörns sieht man als ein wesentliches Unterscheidungsmerkmal der Boviden von den Cerviden an, bei denen in der Regel das Geweih alljährlich abgestoßen und erneuert wird. Als einzige Ausnahme von dieser für die Boviden gültigen

Regel hat man bisher das Verhalten der amerikanischen Antilope *Antilocapra* angesehen, bei der das Gehörn jährlich abgestoßen und gewechselt wird. Dieses Verhalten von *Antilocapra* ist vielfach als ein primitiver Charakter angesehen worden, und es ist daran gedacht worden, daß dieser Hornwechsel von *Antilocapra* ein gewisses Übergangsstadium zu den im allgemeinen ja als primitiver wie die Boviden angesehenen Cerviden darstelle. Nun bereitet diese Auffassung bei genauerer Untersuchung schon insofern Schwierigkeiten, als *Antilocapra* im übrigen durchaus keine primitive Form ist. Im Gegenteil ist aus gewissen Eigentümlichkeiten des Extremitätenskeletts zu schließen, daß *Antilocapra* eine der fortgeschrittensten Formen der Boviden ist, Dafür spricht z. B. das vollkommene Fehlen der rudimentären Metacarpalia bei dieser Art, ein für Boviden ungewöhnlicher Befund. In Einzelheiten des Schädels und des Skeletts stimmt *Antilocapra* sehr weitgehend mit den bisher systematisch weit entfernt gestellten Gazellen überein, so daß es große Schwierigkeiten bereitet, sich vorzustellen, daß all diese Eigentümlichkeiten Konvergenzerscheinungen sind, die bei den beiden Formen, die von verschiedenen Wurzeln stammen sollen, auftreten. Wenn es demnach schon Schwierigkeiten bereitet, *Antilocapra* als eine primitive Bovidenform anzusehen, so ist es noch schwieriger, innere Zusammenhänge zwischen dem Hornwechsel der Cerviden und dem Hornwechsel der *Antilocapra* zu finden. Es handelt sich um völlig verschiedene Dinge, die auch auf völlig verschiedene Ursachen zurückgehen.

Bei den Cerviden wird das Geweih abgestoßen, weil es sich hier um Knochenstücke von einer sehr begrenzten Lebensfähigkeit handelt. Auch für das Gehörn gilt die Regel, daß von Epithel nicht bedeckte Körperteile gegen Umwelteinflüsse nur sehr beschränkt widerstandsfähig sind. Dieser Grund liegt aber für den Hornwechsel von *Antilocapra* nicht vor, es handelt sich ja hier nicht um Knochensubstanz, die gewechselt wird, sondern um Horn, um ein epitheliales Produkt von großer, im Leben eines Säugetieres nahezu unbegrenzter Haltbarkeit. Der Hornwechsel von *Antilocapra* muß demnach durch andere Ursachen bedingt sein.

Neuere Untersuchungen haben gezeigt, daß der Hornwechsel von *Antilocapra* nicht die einzige derartige Erscheinung bei Boviden ist. Weiter oben wurde auf die Abstoßung des Jugendhornes und den Ersatz durch ein zweites, anders gebautes Horn hingewiesen. Diese Erscheinung ist erst in neuerer Zeit, besonders durch Duerst, gründlicher bearbeitet worden, der auch festgestellt hat, daß es sich um eine Erscheinung handelt, die bei den Boviden als Regel zu gelten hat.

Darüber hinaus gibt es aber auch noch andere Eigentümlichkeiten des Hornwuchses, die dem Hornwechsel von *Antilocapra* in ihrem Wesen sehr nahe kommen. Bei der Gemse (*Rupicapra*) wird, wie zuerst Fuschlberger (4) beobachtet und später Stroh (12) gründlich untersucht hat, das Hornwachstum alljährlich vollständig unterbrochen. Die einzelnen tütenförmigen Jahreswuchsstücke sind, wie aus nebenstehender Abbildung zu erkennen ist, ineinandergeschoben und lassen sich bei Ansägen des Hornes ohne besondere Schwierigkeiten voneinander lösen. Eine Abstoßung älterer Jahreswuchsstücke findet bei der Gemse normalerweise nicht statt; bei Verletzungen des Gehörnes kommt es aber leicht zu Ablösung einzelner Jahreswuchsstücke. Durch die völlige Unterbrechung des Hornwachstums in jedem Jahr kommt demnach die Gemse der *Antilocapra* sehr nahe. Bei anderen Arten von Boviden sind derartige scharfe Unterbrechungen des Wachstums des Gehörns bisher nicht beobachtet worden.

Am Steinbockgehörn deuten zwar die oben beschriebenen Jahresringe auf eine alljährliche Unterbrechung des Hornwachstums hin. Diese Wachstumspause bedingt aber nicht ein vollständiges Aufhören der Hornproduktion, die Jahreswuchsstücke des Steinbockgehörns sind daher nicht vollständig getrennt. Beim Durchsägen eines Steinbockhornes

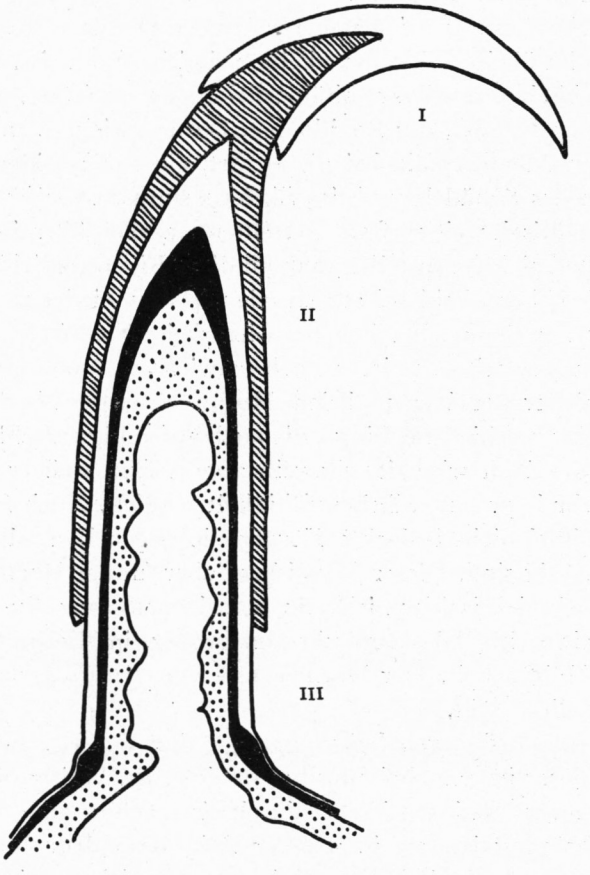


Fig. 4

Schematischer Längsschnitt durch das Horn einer dreijährigen Gemse (*Rupicapra*) zur Darstellung der Schichtung des Hornes (nach Stroh)

Punktiert ist die Knochensubstanz, schwarz die Weichteile des Hornes (Corium und Epithel) gehalten. Das Epithel ist verdickt an der Hornbasis und an der Spitze des Hornzapfens. Das im zweiten Jahre gebildete Hornstück (II) ist schraffiert, die Hornstücke des ersten und dritten Jahres (I, III) unschraffiert

An der Hornbasis gehen die Schichten der Weichteile und des Hornes in die gleichartigen Schichten der Haut über. Dem Stirnzapfen liegt nur die im letzten Jahre gebildete Hornscheide auf. Die Jährlings- und Kitz-Hornscheiden stecken tütenförmig über dem zweijährigen Horn

kann man an der Schnittfläche die Grenzen der einzelnen Jahreswuchsstücke als helle Linien deutlich erkennen. Es ist aber nicht möglich, die einzelnen Jahreswuchsstücke an diesen Fugen voneinander zu trennen. Bei anderen hohlhörnigen Wiederkäuern findet man bekanntlich sehr verschiedenes Verhalten bezüglich dieser Eigentümlichkeit des Horn-

wachstums; bei vielen Arten werden Jahresringe, die auf jährliche Wachstumspausen hindeuten, gefunden; bei anderen Arten sind solche Furchen nur angedeutet, und fehlen vollständig. Es gibt demnach innerhalb der *Cavicornia* alle Übergänge zwischen vollständig kontinuierlichem und vollständig diskontinuierlichem Hornwachstum. Es dürfte wohl nicht zweckmäßig sein, nach Unterschieden im Verhalten des Hornwachstums systematisch Gruppen von Boviden zu bilden. Gleiches Verhalten kommt vielmehr bei Angehörigen offenbar verschiedener Untergruppen vor. So sind z. B. wohl die Jahreswuchsringe bei den Caprinen besonders deutlich ausgeprägt, sie sind aber durchaus nicht auf diese Gruppe beschränkt. Im allgemeinen, von Ausnahmen abgesehen, kommt dies kontinuierliche Hornwachstum häufiger bei den Formen vor, die in kälteren Klimazonen leben. Als Ursachen des diskontinuierlichen Hornwuchses können im allgemeinen, wie das im speziellen Fall des Steinbockes angenommen wurde, Haarwechsel, Brunstzeit und Jahreszeiteneinflüsse vermutet werden. Zusammenhänge mit dem Haarwechsel sind nicht auszuschließen, kommen aber ausschlaggebend wohl nicht in Frage. Haarwechsel zu bestimmten Jahreszeiten ist allen Arten der Boviden gemein, Unterbrechung des Hornwuchses nicht. Aber es kann sogar vorkommen, daß Tiere mit sehr auffallendem Haarwechsel, wie z. B. *Saiga*, keine Unterbrechung des Hornwuchses zeigen. Von wahrscheinlich geringerer Bedeutung auf das Hornwachstum ist auch die Brunst. Fast alle Arten der Boviden haben jahreszeitlich gut begrenzte Brunstperioden. Und doch treten Unterbrechungen des Hornwuchses nur bei einem Teil der Formen ein. Von ausschlaggebendem Einfluß werden wohl die Jahreszeitenunterschiede sein. Es kann doch im allgemeinen als Regel gelten, daß die Arten deutliche Hornwachstumsunterbrechungen zeigen, die in Gegenden mit scharfen Jahreszeitenunterschieden, besonders auch mit schroffer Unterbrechung der Vegetation im Winter leben. Ich möchte daher mich Stroh (17) anschließen und die Jahreszeitenunterschiede in erster Linie für die Unterbrechung des Hornwachstums verantwortlich machen. Restlos klar ist diese Frage allerdings nicht, wie das Beispiel von *Saiga* zeigt.

Ist es demnach berechtigt, diskontinuierliches Hornwachstum als ein primitives Merkmal anzusehen? Es konnte gezeigt werden, daß Unterbrechung des Hornwachstums nicht eine Eigentümlichkeit einer bestimmten Gruppe der Boviden ist, sondern daß diese Eigentümlichkeit bei Vertretern verschiedener Gruppen vorkommen kann. Die ausgeprägtesten Beispiele treffen wir bei *Rupicapra* und *Antilocapra* an, zwei Formen, die systematisch sicher nicht näher miteinander verwandt sind. Wenn diskontinuierliches Hornwachstum ein primitiver Charakter ist, so muß dieses Merkmal besonders bei primitiven Formen der Boviden angetroffen werden. Eine derartige Beweisführung ist aber nicht möglich, weil wir über die Entstehung der Boviden so wenig wissen, daß wir keine Anhaltspunkte dafür haben, welche von den heute lebenden Formen als primitiv anzusehen sind. Ebensowenig wissen wir auch über den Ort der Entstehung dieser Gruppe. Es sprechen ja manche tiergeographische Gesichtspunkte dafür, daß die Entstehung der Boviden in die indomalaiische Region zu verlegen ist, und es kann vielleicht angenommen werden, daß diese Formengruppe wenigstens nicht in der holarktischen Region entstanden ist. Hier leben aber gerade die meisten Formen mit mehr oder weniger ausgeprägtem diskontinuierlichen Hornwachstum. Wenn sich diese Annahme der Entstehung der Boviden beweisen läßt, dann müßten wir das diskontinuierliche Wachstum des Hornes

als ein wahrscheinlich sekundär entstandenes, fortschrittliches Merkmal auffassen. Die Frage bleibt so lange ungelöst, als wir über die Entstehung der Boviden nichts Genaues wissen. Jedenfalls sprechen aber auch nicht gewichtigere Gründe dafür, daß diskontinuierliches Wachstum ein primitiver Charakter ist. Damit ist der Deutung, der Hornwechsel von *Antilocapra* stehe in irgendeinem Zusammenhang mit dem der Cerviden, jede Grundlage entzogen.

9. DIE KNOTEN UND WÜLSTE DES STEINBOCKGEHÖRNES

Der Behandlung des Höhenwachstums des Hornes muß sinngemäß die Besprechung des Querschnittbildes folgen. Da die Hornform durch die am Vorderrand aufsitzenden Knoten durchgreifend beeinflußt wird, ist das Verständnis der Form der Querschnitte ohne Kenntnis der Gestaltung dieser Hornknoten unmöglich. Die Besprechung der Knoten sei daher vorweggenommen. Das Charakteristikum des Steinbockgehörnes sind die Knoten, die dem Horn, oder richtiger ausgedrückt, dem Hornstamm an der Vorderseite aufsitzen. Die Form dieser Hornknoten ist bei den Arten und Rassen der Steinböcke verschieden und kann daher zur Unterscheidung dieser Arten oder Rassen verwendet werden. Auch innerhalb einer Art bestehen starke individuelle Unterschiede in den Formen der Knoten. Endlich sind die an einem Horn vorhandenen Knoten verschieden ausgebildet. Die Unterschiede der Knotenformen lassen sich nur durch Untersuchung der Entstehung und Betrachtung ihrer Altersentwicklung erklären. Die Altersunterschiede sind daher an den Anfang der Untersuchungen über die Knoten des Steinbockgehörnes gestellt.

Fig. 5

Querschnitt durch das Horn an der Spitze, gebildet etwa im vierten Monat. Schematisch. Die punktierte Linie zeigt die Grenze zwischen Hornstamm und Knotenkamm

Genaue Betrachtung des Gehörnes eines sibirischen Steinbockes (Tafel I Abb. 4) zeigt, daß diese Knoten perlschnurähnlich aufgereiht sind auf den Hornkamm oder eine Hornplatte, die an der Vorderseite des Hornes, beiderseits scharf begrenzt, sich über den ganzen Verlauf bzw. die Höhe erstreckt. Die einzelnen Knoten stellen Verdickungen oder Auftreibungen dieser Knotenplatte dar. Die Oberfläche des Gesamthornes läßt sich stets deutlich in zwei Bestandteile gliedern, die erwähnte Knotenplatte und den Hornstamm.

Im folgenden ist die Entwicklung dieser Knotenplatte behandelt. Die Altersveränderungen dieser Knotenplatte erklären die Bedeutung von Form und Richtung des Einzelknotens.

Betrachten wir das Gehörn eines jungen, etwa ein Jahr alten Steinbockes (Tafel I Abb. 5), so sehen wir, daß der Vorderseite des Hornes ein schmaler Kamm aufsitzt. Der Querschnitt eines Hornes erscheint dadurch stark abgeplattet. Die im ersten Jahr auftretenden Hornknoten erstrecken sich nur wenig nach den Seiten, vorwiegend nach vorne. Sie sind daher erheblich höher als breit (Fig. 5).

Ein Horn gleicher Ausbildung kommt bei allen Ziegenarten vor, bei den Steinböcken nur in der Jugend, bei den Ziegen im engeren Sinn während der ganzen Entwicklung des Gehörns.

In dieser Form bleibt der Hornkamm beim sibirischen Steinbock bis gegen Ende des ersten Jahres erhalten. Zu dieser Zeit beginnt der Hornkamm sich nach der medialen Seite

Fig. 6

Querschnitt durch das Hornstück, das etwa im achten Monat gebildet wird. Der Hornkamm legt sich medial um

umzubiegen (vgl. Tafel I Abb. 5 und Fig. 6). Während er bisher dem Horn senkrecht aufsaß, legt sich der Hornkamm nun nach der Seite und liegt schließlich vom dritten Jahre an um 90 Grad gedreht (Fig. 7) der vorderen Seite des Hornes auf.

Fig. 7

Querschnitt durch das Hornstück, das Ende des zweiten Jahres gebildet wird. Der Hornkamm liegt dem Hornstamm frontal auf

Nach Messungen an zehn Gehörnen jüngerer Tiere weist die Hornleiste zu Beginn des zweiten Jahres eine durchschnittliche Breite von 28,1 $\pm$ 1,2 mm, zwischen den Knoten gemessen, auf. Die Schwankungen dieser Größe sind verhältnismäßig gering. Die größten beobachteten Abweichungen vom Mittelwert waren 25 und 30 mm.

Vom dritten Jahr an bleibt die Hornplatte, die sich aus dem umgeklappten Kamm gebildet hat, während des ganzen Lebens in ziemlich unveränderter Form an der Vorderfläche des Hornes liegend, erhalten. Sie stellt ein geschlossenes Band von annähernd gleicher Breite dar, das auch in den zwischen den Knoten liegenden Hornstücken stets deutlich erkennbar bleibt. (Ich nenne im folgenden diese zwischen den Knoten liegenden Ab-

schnitte der Knotenplatte, in Anlehnung an einen botanischen Fachausdruck, Internodien.) Diese Internodien sind stets gleich ausgebildet und einander ähnlicher als die Knoten, bei denen Unregelmäßigkeiten der Form recht häufig festzustellen sind. Entsprechend ihrer Genese ist diese Platte in den ersten Jahren medial schärfer begrenzt als lateral. Im höheren Alter wird auch die laterale Grenze der Platte schärfer ausgebildet, so daß dann die Knotenplatte an beiden Seiten gleich stark begrenzt ist. Bei sehr alten Tieren wird endlich die laterale Begrenzung der Knotenplatte schärfer als die mediale. Die Begrenzungen dieser Altersstufe der Knotenplatte unterliegen beträchtlichen zeitlichen Schwankungen. Meist ist die Platte vom vierten Jahre an ziemlich symmetrisch, und erst vom achten Jahre an wird die laterale Kante schärfer ausgeprägt. Doch konnte ich auch bei siebenjährigen Tieren eine deutlich schärfere mediale Kante feststellen, während an der Hornwurzel einiger elfjähriger Tiere noch eine völlige Gleichheit der Kante der Platte zu finden war. Demgegenüber konnte auch bei siebenjährigen Tieren die laterale Kante schärfer ausgeprägt gefunden werden. Die Ausbildung und Begrenzung der Platte ist bei verschiedenen Individuen verschieden stark ausgeprägt.

Die Knotenplatte, deren Wachstumsveränderungen deutlich bei einer vergleichenden Betrachtung der Internodien, weniger deutlich an den Knoten zu verfolgen sind, verbreitert sich nur in den ersten Jahren. In der Regel ist das Breitenwachstum der Platte zu Ende des dritten Jahres abgeschlossen, doch kommen Schwankungen vom zweiten bis fünften Jahr vor. In höherem Alter ändert sich die Breite der Knochenplatte nur noch unbedeutend. Die Reihe der Internodien stellt somit beim sibirischen Steinbock ein Band dar, das sich in annähernd gleicher Breite über den größten Teil des Hornes erstreckt. Die Breite der Platte variiert weniger als die meisten anderen Hornteile. Nach Messungen an 44 Gehörnen ist die Breite der Knotenplatte durchschnittlich 38,8 $\pm$ 4,0 mm. Sie schwankt zwischen den Grenzwerten 28 und 46 mm, bei weitaus den meisten Tieren aber nur zwischen 35 und 43 mm. Die Stärke der Knotenplatte ist während des ganzen Lebens an ein und demselben Gehörn annähernd gleich groß. Auch erhebliche Unterschiede in der Dicke der Internodien bestehen nicht. Genaueren Messungen ist die Stärke der Knotenplatte nicht zugänglich.

Die Knotenplatte ist in dieser Form durchaus nicht bei allen Steinbockarten zu finden. Am deutlichsten ist sie bei *C. sibirica* ausgeprägt; regelmäßig wird sie auch bei *C. severtzowi* angetroffen. Bei *C. ibex* und *C. nubiana* findet sich nur noch eine Andeutung der Platte, und diese nur an der Basis alter Gehörne. Allen übrigen Steinböcken fehlt eine derart scharf ausgeprägte Knotenplatte.

Die Knoten des Steinbockgehörnes stellen lediglich Auftreibungen der geschilderten Knotenplatte dar. Sie beeinflussen die Form des Hornstammes nur unwesentlich. Die Bildung dieser Knoten stellt einen entwicklungsgeschichtlich sehr merkwürdigen Vorgang dar. Die Art der Ausbildung, bei der die Entwicklung dünnerer und dickerer Hornabschnitte abwechselt, bewirkt, daß die Matrix des Hornes, dessen Wand ja ausschließlich an der Basis gebildet wird, in kurzen Zeitabschnitten große Umfangsveränderungen erleidet. Wie aus Fig. 8 zu entnehmen ist, wird der zentrale Teil des Hornes von der Cutis gebildet, die dem knöchernen Hornzapfen aufliegt; dieser Teil des Horns wird durch das Wachstum der Knoten nicht beeinflußt. Die Randschicht des Horns dagegen wird von einer dermalen Matrix gebildet, die dem Os frontale aufliegt. Diese Matrix erfährt im Verlauf des Horn-

wachstums eine wechselnde Ausdehnung und Verkleinerung. Die hier vor sich gehenden Wachstumsvorgänge verlaufen äußerst rapid. Leider läßt das mir ausschließlich zur Verfügung stehende skelettierte Material von den Einzelheiten dieser Vorgänge wenig erkennen.

Eine auffallende Erscheinung am Skelett ließ sich allerdings beobachten, die wohl in Zusammenhang mit diesen Wachstumsvorgängen steht. Es fanden sich in dem Material einige Schädel, die von Böcken stammten, die während der Bildung eines derartigen Hornknotens erlegt worden waren. An diesen Schädeln sind an der Oberfläche des Frontale,

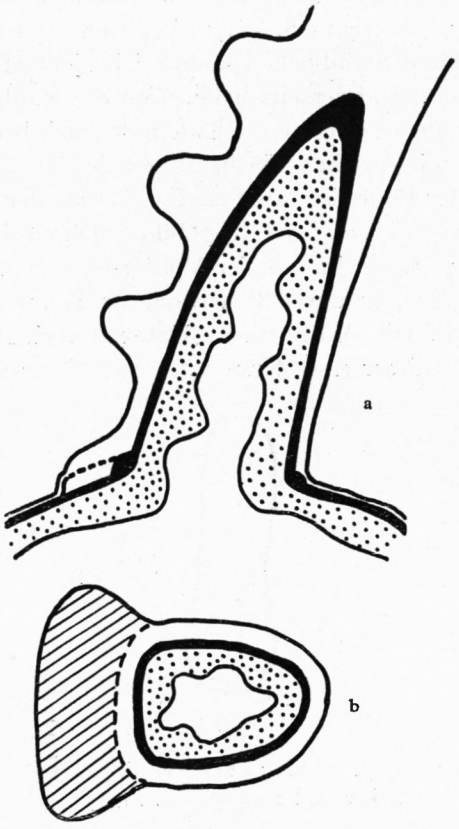


Fig. 8

Aufbau des Steinbockhornes, schematisch. a) Längsschnitt, b) Querschnitt

Zentral die luftgefüllte Stirnhöhle; punktiert: knöcherner Stirnzapfen, schwarz: Weichteile des Hornes (Periost, Epithel, Matrix), weiß: das Horn. Schraffiert ist die Erhebung der Knoten über das Horn

Die Abbildung zeigt, daß an der Knotenbildung der knöcherne Stirnzapfen nicht beteiligt ist. Der Hauptteil des Hornes wird von dem Epithel an der Hornbasis gebildet. Durch die Knotenbildung erfährt dieses verdickte hornbildende Epithel große Umfangsveränderungen

im Bereich der ziemlich ausgedehnten Bildungsfläche der Hornknoten, eigenartige Rauhigkeiten zu beobachten, die eine gewisse Ähnlichkeit mit der Perlbildung an der Oberfläche von Hirschgeweihen aufweisen. Es ist möglich, daß diese Knochenzubildungen auf eine Reizung des Periostes hin auftraten, die infolge der intensiven Hornbildung an dieser

Stelle hervorgerufen wurden. Einen bindenden Beweis für diese Vermutungen kann ich angesichts des geringen Materials nicht erbringen. Wie ich oben erwähnte, stammt der größte Teil der Gehörne von Tieren, die im Winter an Entkräftung oder Krankheit zugrunde gegangen waren. Am Gehörn solcher Tiere wird niemals das Wachstumsstadium der Knotenbildung gefunden, da in solchen Fällen die Hornbildung gestört ist. Aus diesem Grund sind in meinem Material Entwicklungsstadien, die das Studium der Knochenbildung ermöglichen, selten. Die Rauhigkeiten am Frontale des Steinbockes im Stadium der Knotenbildung stimmen in ihrer Form überein mit Rauhigkeiten der Oberfläche von sehr alten Schädeln von Bovinen (Koch 13 S. 574); die gleiche Erscheinung hat aber verschiedene Ursachen. Bei sehr alten Steinböcken konnte ich niemals ähnliche Rauhigkeiten an der Skelettoberfläche finden. Andererseits ließen sich die Rauhigkeiten an der Bildungsstätte der Hornknoten gerade an jüngeren Schädeln deutlich beobachten.

Die Hornknoten stellen, wie erwähnt, Verdickungen der Knotenplatte dar. Entsprechend den Formveränderungen der Platte ist daher auch die Form der Knoten verschieden.

Der erste Knoten wird noch im ersten Jahr gebildet. Da zu dieser Zeit die Knotenplatte als schmaler hoher Kamm senkrecht auf der Vorderseite des Horns steht, vollzieht sich die Auftreibung, die der Knoten darstellt, sowohl nach vorne wie nach beiden Seiten (Tafel I Abb. 5 und Fig. 9). Die Achse dieses Knotens verläuft parallel zur Hornachse. Diese Richtung zeigt allein dieser erste Knoten.

Fig. 9

Querschnitt durch das Horn zum ersten Knoten; punktiert die Grenzen zwischen Hornstamm, frontaler Leiste und Knoten (vgl. Fig. 5)

In diesem Merkmal sowie in seiner Gesamtform stimmt dieser Knoten überein mit den Hornknoten der echten Ziegen.

Die im zweiten Jahr gebildeten Knoten (2.–4. Knoten) entstehen während des Umklappens der Knotenplatte. Dementsprechend stellen diese Knoten Übergangsformen zwischen den ersten und den späteren dar. Diese Knoten sind etwa ebenso breit wie lang. Sie sind in der medialen Seite höher und hier deutlich ausgeprägt. Sie überragen merklich die mediale Fläche des Hornes, lateral gehen diese Knoten allmählich in die Hornwand über, die sie hier nicht überragen.

Es ist merkwürdig, daß diese Form der Knoten bei anderen Steinböcken, besonders deutlich bei *C. nubiana* und *C. hispanica*, während der gesamten Entwicklung des Hornes beibehalten wird.

Vom dritten Jahr an liegt die Knotenplatte flach auf der Oberfläche des Hornstammes auf. Die Form der Knoten muß sich dementsprechend ändern. Die Knoten überragen die Knotenplatte nach vorne und nach beiden Seiten. Stets liegt ihr größerer Durchmesser senkrecht zur Hornachse. Diese Form der Knoten (vgl. Fig. 11) ist vom dritten bis zum zehnten Jahre ziemlich gleichartig. Doch zeigen die Knoten des dritten und vierten Jahres noch

Fig. 10

Querschnitt durch das Horn an einem im zweiten Jahre gebildeten Knoten (vgl. Fig. 6)

Übergangserscheinungen; sie sind medial stärker ausgebildet als lateral. (Diese Knotenform bleibt bei *C. ibex* und *C. pyrenaica* in der Regel zeitlebens erhalten.) Entsprechend der Ausbildung der Knotenplatte sind die Knoten vom zehnten Jahr an lateral etwas stärker ausgebildet. In den Grenzterminen dieser Entwicklungsphasen kommen bedeutende individuelle Unterschiede vor.

In der Größe der Knoten bestehen erhebliche individuelle Unterschiede. Einzelne Tiere bilden regelmäßig große, andere stets kleine Knoten. Die größeren Knoten werden an jedem

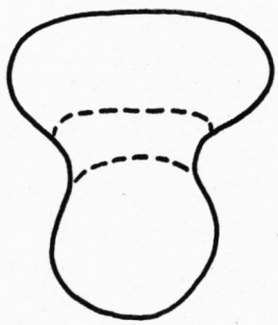


Fig. 11

Querschnitt durch das Horn an einem im vierten Jahre gebildeten Knoten (vgl. Fig. 9)

Gehörn etwa zwischen dem vierten bis siebenten Jahre gebildet. Von da an nimmt die Größe der einzelnen Knoten allmählich ab.

Die Höhe des ersten, im vierten Jahr gebildeten normalen Knotens wurde an 44 jüngeren Gehörnen, die keine Anzeichen stärkerer Abreibung trugen, festgestellt. Die durchschnittliche Erhebung der Knoten über die Knotenplatte beträgt $11{,}8 \pm 3{,}7$ mm. Die Höhe der

Knoten schwankt demnach bei den meisten Tieren zwischen 8 und 14 mm. Es kommen aber nach oben wie nach unten beträchtliche größere Abweichungen vor. Der höchste Knoten maß 21, der niedrigste 4 mm.

In gleicher Weise wurde die Knotenhöhe des ersten, im siebenten Jahr gebildeten Knotens an 68 älteren Gehörnen gemessen. Die durchschnittliche Höhe betrug hier 12,2 ± 3,3 mm. Die Höhe der Knoten der meisten Gehörne schwankt demnach zwischen 9 bis 16 mm. Die extremen Maße sind noch mehr unterschieden als im vierten Jahre. Der höchste Knoten maß 22, der kleinste nur 3 mm.

Der letzte im zehnten Jahr gebildete Hornwulst zeigt nach Messungen an 22 alten Gehörnen eine durchschnittliche Höhe von 6,6 ± 3,2 mm. Die Streuung erstreckt sich also für die meisten Gehörne von 3 bis 10 mm, insgesamt von 1 bis 17 mm. Die Feststellung dieser großen individuellen Schwankungen zeigt, daß die Größe der Knoten ein sehr unsicheres Merkmal zur Beurteilung des Steinbockgehörnes, wohl auch zur Beurteilung der Unterschiede der Rassen ist.

Das Wachstum der Breite der Knotenkette ist insofern von dem der Höhe verschieden, als die Breite der Knoten vom dritten Jahre an sich nur mehr wenig vergrößert. Ähnlich wie in der Höhe findet man auch in der Breite der Knoten beträchtliche individuelle Schwankungen.

Die Altersveränderungen der Breite der Hornknoten verlaufen ganz anders als die der Höhe. Etwa vom vierten Jahr an ist die Zunahme der Breite nur mehr verhältnismäßig gering. Nach Messungen von 44 Gehörnen ist der erste im vierten Jahre gebildete Knoten im Mittel 50,6 ± 4,5 mm breit. Die Schwankung dieser Größe bewegt sich demnach bei den meisten Tieren zwischen 45 und 55 mm, zwischen den Grenzwerten von 41 und 58 mm.

Der erste im siebenten Jahr gebildete Knoten weist nach Messungen an 68 Gehörnen eine mittlere Breite von 54,5 ± 5,1 mm auf. Die Knotenbreite hat demnach gegenüber dem vierten Jahr um etwa 3,9 mm zugenommen. Das ist nur sehr wenig, wenn man berücksichtigt, daß diese beiden Knoten ungefähr 30 cm voneinander entfernt stehen. Die individuellen Schwankungen bewegen sich ungefähr in den gleichen Grenzen wie an den in jüngerem Alter gebildeten Knoten; die Breite schwankt zwischen 33 und 64, bei den meisten Individuen zwischen 49 und 60 mm.

An den ersten im zehnten Jahre gebildeten Knoten ist nach Messungen an 22 Gehörnen eine durchschnittliche Breite von 57,0 ± 6,5 mm festzustellen. Der Zuwachs gegenüber der entsprechenden Breite im siebenten Jahr beträgt durchschnittlich 2,5 mm; da diese beiden Knoten im Mittel etwa 30 cm voneinander entfernt sind, ist diese Verbreiterung unerheblich. Die Schwankung der Breite für dieses Maß bewegt sich zwischen 45 und 63, für die meisten Tiere zwischen 50 und 64 mm.

Mit der Abnahme der Höhe der Knoten in dem Zeitabschnitt vom dritten bis zum zehnten Jahr geht eine gesetzmäßige Veränderung der Form dieser Knoten einher. Die in jüngeren Jahren großen, hohen und längeren Knoten sind an allen Seiten abgerundet und wenig scharf abgegrenzt. Die Knoten aus späteren Jahren werden kleiner, schmäler und scheinen scharf abgesetzt, so daß sie in der Aufsicht fast rechteckig begrenzt erscheinen.

Die Form des Hornstammes wird von den Knoten in verschiedenen Altersstufen verschieden stark beeinflußt.

Bei den Knoten des zweiten Jahres zeigen sich geringe Erhebungen, die sich ausschließlich über die laterale Seite des Hornstammes erstrecken. Das hat eine leichte Verdickung des Stammes an den Stellen zur Folge, an denen Knoten aufsitzen. Auch bei älteren Gehörnen findet man eine Beeinflussung der Stammform durch Ausläufer der Knoten. Diese Beeinflussung der Form des Stammes durch die Knoten ist in jüngeren Jahren geringer und am deutlichsten bei sehr alten Gehörnen nachzuweisen. Bei manchen Gehörnen fehlt bis zum achten Jahre eine derartige Einflußnahme noch vollständig.

Die bei sehr alten, über zehnjährigen Tieren gebildeten Hornknoten sind so abweichend geformt, daß sie eine gesonderte Besprechung erfordern. Dabei darf zunächst daran festgehalten werden, daß die bei der Besprechung jüngerer Tiere festgestellten Entwicklungsrichtungen grundsätzlich gleichsinnig fortgesetzt werden. Die Breite der Knotenplatte wird nicht größer, obwohl jetzt der Stamm, wie weiter unten noch näher ausgeführt wird, wesentlich breiter ist. Die Knotenplatte wird etwas dünner und ist weniger scharf abgesetzt. Das ist eine Alterserscheinung, die sich zwanglos aus dem Nachlassen der Intensität des Hornwachstums erklären läßt. Die Knoten (vgl. Fig. 12) sind nicht mehr abgerundet, sondern

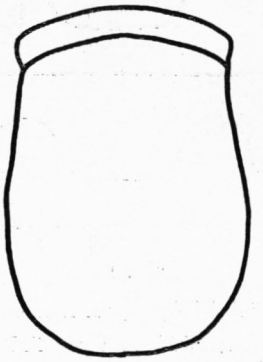


Fig. 12

Querschnitt durch das Horn an einem im zehnten Jahre gebildeten Knoten, schematisch

bilden gerade, schmale Leisten, mit deutlich ausgeprägten Knoten und Ecken an allen Seiten, die in der Aufsicht lang rechteckig erscheinen. An manchen Gehörnen sind die Kanten der Knoten lateral schärfer ausgebildet als medial. Die Knoten selbst sind kurz, niedrig und nur bei genauer Untersuchung zu erkennen. Mit dem Alter verstärken sich alle diese Erscheinungen, so daß im höchsten beobachteten Alter, bei mehr als vierzehnjährigen Tieren, Einzelheiten der Knotenformen nicht mehr, oder nur mehr sehr schwer erkennbar sind.

Die Bildung von Ausläufern der Knoten, die die Form des Stammes beeinflussen, tritt bei sehr alten Tieren verstärkt in Erscheinung. Diese Ausläufer umgreifen schließlich den Hornstamm vollständig. Da zu gleicher Zeit die Knoten selbst weniger deutlich ausgebildet sind, scheinen auch bei so alten Tieren an Stelle der Knoten ringähnliche Wülste um den Hornstamm zu liegen.

Derartige Ringwülste, die beim sibirischen Steinbock nur als Alterserscheinung gefunden werden, dehnen sich bei *C. sewertzowi* über den größten Teil des Hornes aus.

Unter Berücksichtigung der besprochenen Altersveränderungen ist die Form der Knoten an ein und demselben Gehörn immer recht gleichartig. Die Knoten scheinen bei einem Tier immer nach dem bestimmten Muster aufgebaut, das für jedes Individuum etwas verschieden ist. Von den über 100 Gehörnen meines Materials zeigt fast jedes Eigentümlichkeit im Bau der Knoten, die eine Unterscheidung von jedem anderen Gehörn

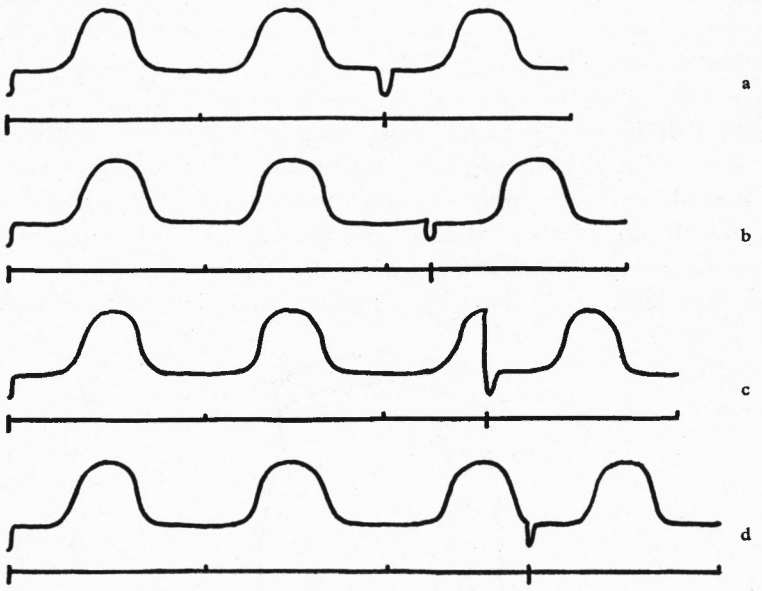


Fig. 13

Jahreswuchs des Hornes unter Berücksichtigung der Knotenbildung, schematisch (vgl. Fig. 14)

Längsschnitt durch die frontale Hornwand; Wachstum von links nach rechts, Hornspitze links. An der Markierungslinie sind der Jahreswuchs durch Striche, die Knotenstücke durch Punkte abgeteilt

a) In einem Jahre werden zwei Knotenstücke gebildet. Der Hornwuchs des folgenden Jahres schließt harmonisch an

b) In einem Jahre werden zweieinviertel Knotenstücke (vgl. Markierungslinie) gebildet. Zwischen dem letzten Knoten des gezeichneten und dem ersten Knoten des nächsten Jahres entsteht ein größerer Zwischenraum

c) In einem Jahre werden zweieinhalb Knotenstücke gebildet. Zu Ende des Jahreswuchses wird daher die Bildung eines Knotens gestört. Es entsteht am Ende jedes Jahrwuchses ein verkümmerter Knoten

d) In einem Jahre werden zweidreiviertel Knotenstücke gebildet. Zwischen dem letzten Knoten des gezeichneten und dem ersten des folgenden Jahres entsteht ein verkürzter Abstand

möglich machen. Gelegentlich des Besuches zahlreicher deutscher Museen konnte ich an einer noch etwa ebenso großen Zahl von Steinbockgehörnen diese Variabilität bestätigt finden.

Diese individuellen Unterschiede der Gehörne lassen sich in der Hauptsache nach folgenden Gesichtspunkten gliedern: Man findet an manchen Gehörnen durchwegs große, an andern durchwegs kleine Knoten, an manchen Gehörnen sind alle Knoten hoch und schmal, an anderen flach und niedrig. Man findet scharf angesetzte neben sanft verlaufenden, rechteckig kantige neben rundlich ovalen Knotentypen. Dünnen, auch schon bei jungen

Tieren leistenförmige Knoten stehen dicke, knopfförmige gegenüber. Breite Knoten, die die Form des Stammes stark beeinflussen und mit deutlichen Wülsten umziehen, kommen in der gleichen Gegend ebenso vor, wie schmale Knoten, die die Form des Hornstammes überhaupt nicht beeinflussen. Die meisten Hornwülste stehen ziemlich genau 90 Grad quer zur Hornachse; an manchen Gehörnen stehen die Knoten aber schräg und fallen entweder

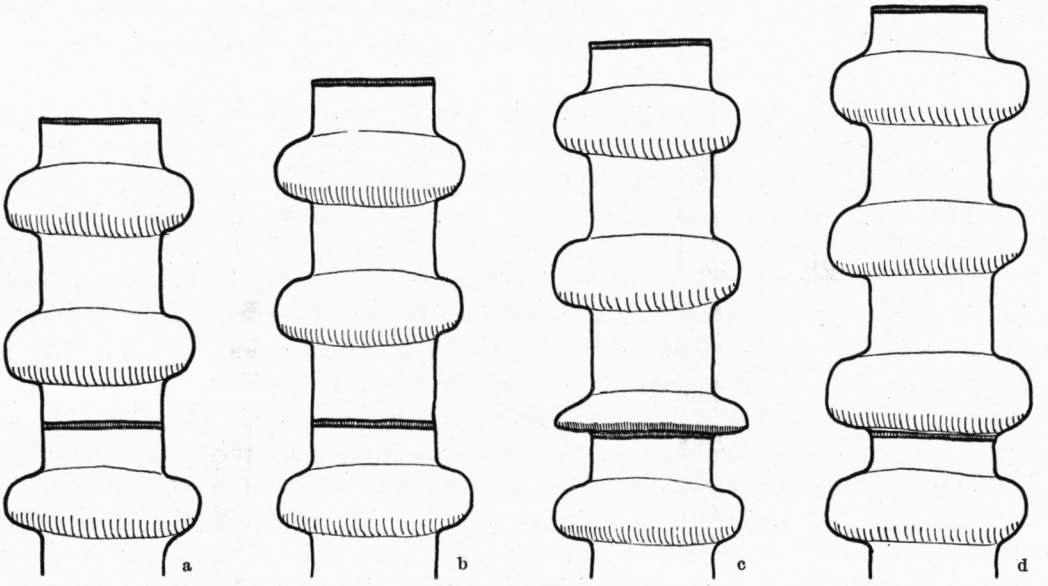


Fig. 14

Jahreswuchs des Hornes unter Berücksichtigung der Knotenbildung, schematisch (vgl. Fig. 13)
Frontale Ansicht der in Fig. 13 angeführten Beispiele. Hornspitze immer oben

a) zwei Knotenstücke,
b) zweieinviertel Knotenstücke,
c) zweieinhalb Knotenstücke,
d) zweidreiviertel Knotenstücke

medial oder lateral ab. Endlich ist die Form der Knoten noch dadurch beeinflußt, daß die Abstände zwischen den Knoten sehr verschieden groß sind.

Durch Kombination dieser verschiedenen Eigentümlichkeiten entsteht eine Unzahl von möglichen Typen der Knotenform, die die große individuelle Variabilität leicht verständlich machen.

An den allerwenigsten Gehörnen sind die Knoten alle gleichmäßig gut ausgebildet, auch wenn man die Gesetzmäßigkeiten der Altersentwicklung berücksichtigt. Vielmehr werden die Abweichungen durch Störungen des Wachstums während der Knotenbildung häufig beobachtet. Besonders tiefgreifend wirken sich die Störungen aus, die die Altersfurchen hervorrufen. Durch diese Wachstumspausen kann die Knotenbildung in jedem Stadium unterbrochen werden. Der Aufbau einzelner Knoten kann auch durch unregelmäßig auftretende Ernährungsstörungen unterbrochen werden. Diese Gründe machen es verständlich, daß man bei der Untersuchung einer großen Zahl von Steinbockgehörnen nur selten solche findet, bei denen alle Knoten gleichmäßig gut ausgebildet sind; Unregelmäßigkeiten im Aufbau sind vielmehr als die Regel anzunehmen.

Wie in einem vorhergehenden Abschnitt ausgeführt wurde, ist das Wachstum des Hornes diskontinuierlich. Regelmäßig tritt im Winter eine Pause in der Hornbildung ein. Das Eintreten dieser Pause ist ganz unabhängig von der Knotenbildung. Tritt während der Teilung eines Knotens die Winterpause ein, so wird die Knotenbildung abgebrochen und es folgt sofort die für die Pause kennzeichnende Furche.

In jedem Jahre werden in der Regel mehrere Knoten gebildet. Ausnahmsweise kommt es vor, daß nur ein Knoten zustande kommt, meistens sind es zwei bis drei, sehr selten auch vier.

Genauere Beobachtung zeigt, daß häufig in dem Hornwachsstück eines Jahres neben einem oder zweien wohlentwickelten Knoten noch ein teilweise ausgebildeter Knoten gefunden wird. Diese merkwürdige Erscheinung wird verständlich, wenn man die Entwicklung der Knoten im Zusammenhang mit dem Höhenwachstum des Hornes innerhalb eines Jahres betrachtet.

Nach Abschluß der winterlichen Pause im Hornwachstum setzt das Wachstum in der Weise ein, daß an der Knotenplatte zunächst ein Stück des Internodiums gebildet wird, und zwar ist das regelmäßig die Hälfte des Abstandes zwischen zwei Knoten, wobei die für das betreffende Tier eigentümlichen Besonderheiten in der Wachstumsgeschwindigkeit zu berücksichtigen sind. Für diesen ersten Teil jedes Jahreswuchses ist es gleichgültig, auf welchem Stadium der Knotenbildung das Hornwachstum des vorhergehenden Jahres geendet hatte. Niemals wird zu Beginn eines Jahreswuchses sofort ein Knoten gebildet.

Nach der Ausbildung dieses Internodienstückes wird ein Knoten gebildet; diesem folgt ein normales ganzes Internodium, diesem ein zweiter normaler Knoten, und so weiter bis zum Ende des Jahreswuchses. Dabei ist oft der erste im Jahr gebildete Knoten etwas größer als die folgenden Knoten desselben Jahres.

Tritt das Ende des Jahreswuchses, die Winterpause, nach der Bildung eines Knotens und der weiteren Ausbildung eines halben Internodiums ein, so schließt sich das Wachstum im folgenden Jahre an, ohne daß eine besondere Unterbrechung des Rhythmus der Hornbildung festzustellen wäre. Auf diese Weise entsteht eine harmonische Knotenkette (vgl. Tafel II, Abb. 9).

Es kommt aber sehr viel häufiger vor, daß die Wachstumspause zu einem anderen Stadium einsetzt als gerade nach der Bildung eines halben Internodiums. Dann müssen unregelmäßig ausgebildete Knoten oder noch häufiger Unregelmäßigkeiten in den Abständen zwischen den Knoten entstehen.

An Hand der Fig. 13 und 14 seien diese Erscheinungen kurz erläutert. In diesen Abbildungen wird als ein ganzes Knotenstück jeweils das Hornstück von der Mitte eines Internodiums, den Knoten einschließend, bis zur Mitte des nächsten Jnternodiums zusammengefaßt. In dem Beispiel der Fig. 13a, 14a werden demnach in einem Jahreswuchs zwei ganze Knotenstücke gebildet. Das anschließende Knotenstück des nächsten Jahres folgt in harmonischem Einsatz.

Es kommt aber auch vor (Beispiel der Fig. 13b, 14b), daß der Jahreswuchs nach der Bildung von $2^1/_4$ Knotenstücken endet. Es ist dann vom dritten Knotenstück das einleitende halbe Internodium und allenfalls gerade noch der Ansatz eines Knotens ausgebildet. Der Jahreswuchs schließt dann mit einem vollen Internodium, dem die Hornfurche folgt. Da der Wuchs des folgenden Jahres wieder mit einem halben Internodium beginnt, ist

der Abstand vom letzten Knoten bis zum ersten Knoten des nächsten Jahres auf 1½ Internodienlängen vergrößert. Das tritt am Gesamtgehörn derart in Erscheinung, daß die Knoten einander abwechselnd in größeren und kleineren Abständen folgen.

Tritt das Ende des Jahreswuchses nach Bildung von zweieinhalb Knotenstücken ein (Fig. 13c, 14c) so folgt dem halben noch gebildeten Knoten sogleich eine Furche. Das Bild des Gehörnes zeigt dann zwischen zwei durch einen größeren Abstand getrennten Knoten eine schmale Zacke.

Als letztes Beispiel sei angenommen (Fig. 13d, 14d), es werden zweidreiviertel Knotenstücke gebildet. Das Ende des Jahreswuchses setzt dann ein, unmittelbar nachdem ein

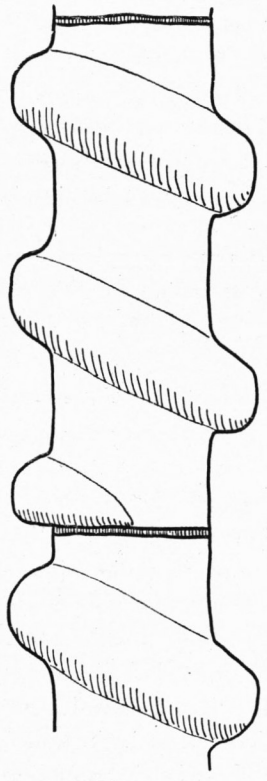


Fig. 15

Jahreswuchs eines Gehörnes, bei dem die Knoten schräg zur Knotenachse stehen. Schematische frontale Ansicht. Während der Bildung eines Knotens endet der Jahreswuchs. Es entsteht so ein einseitiger Knoten

Knoten gebildet wurde, aber ohne daß noch ein Internodienstück folgt. Dadurch werden zwei Knoten unmittelbar aneinandergerückt.

Zwischen diesen vier Beispielsfällen sind natürlich noch alle möglichen Übergänge möglich die tatsächlich beobachtet werden können. Besonders eigenartige Knotenformen ergeben sich, wenn die Knoten eines Gehörnes schräg zur Achse des Hornes stehen. Fig. 15 zeigt ein Beispiel, in dem an einem solchen Gehörn der Jahreswuchs während der Bildung eines Knotens endet. Zu gleicher Zeit werden bei der Hornbildung immer die Hornteile gebildet,

die in einem Ring, der senkrecht zur Hornachse liegt, stehen. Dementsprechend beginnt das Wachstum eines schräg liegenden Knotens stets an einer Seite. Wird nun das Hornwachstum während der Knotenbildung unterbrochen, so wird nur ein einseitig ausgebildetes Knotenstück fertiggestellt. Es steht dann zwischen normalen Knoten am Gehörn an einer Seite der Knotenplatte ein knopfähnliches Gebilde, das nur unter Berücksichtigung der Entwicklungsgesetze des Hornwuchses als ein mißgebildeter Knoten erkannt werden kann.

Es konnte festgestellt werden, daß die Steinböcke eine Veranlagung besitzen, nicht nur einen bestimmten Typ von Hornknoten zu bilden, sondern auch während einer großen Zahl von Lebensjahren, und zwar vom vierten bis zum zehnten Jahr, eine gleichbleibende Anzahl von Knoten zu bilden. Einige Steinböcke bilden demnach jährlich zwei, andere jährlich drei Hornkntoen. Bei Steinböcken, die die Veranlagung besitzen, jährlich eine Anzahl von ganzen Knotenstücken zu bilden (1, 2 oder 3), entstehen in der Regel harmonisch aufgebaute Gehörne, an denen die Knoten in gleichen Abständen stehen. Man sollte annehmen, daß die Veranlagung zur Bildung solcher ganzer Knotenstücke die Regel sei. Das ist aber nicht so. Es wurden 68 Gehörne von über sechs Jahren alten Böcken untersucht. Dabei konnte festgestellt werden, daß in einem Jahreswuchs gebildet wurden:

Knoten:	1	1¼	1½	1¾	2	2¼	2½	2¾	3
An Gehörnen:	1	1	0	3	16	14	23	3	7

Die Zahl der Knoten, die innerhalb eines Jahres regelmäßig gebildet werden, schwankt demnach zwischen eins und drei. Die Bildung von ganzen Knotenstücken, die bei 24 Gehörnen vorkommt, ist in der Minderzahl gegenüber der Veranlagung, nach der der Hornwuchs eines Jahres mit unvollständigen Knotenstücken abschließt (bei 44 Tieren). Harmonisch aufgebaute Steinbockgehörne, bei denen die einzelnen Knoten in gleichen Abständen erfolgen, sind demnach verhältnismäßig selten. Die Zahl dieser Gehörne ist weiterhin noch dadurch verringert, daß abgesehen von den Jahresringen Ernährungsstörungen auftreten, die die Knotenbildung ebenfalls unterbrechen können.

Wenn auch festgestellt werden konnte, daß die Steinböcke die Veranlagung besitzen, in jedem Jahr eine bestimmte gleichbleibende Zahl von Hornknoten zu bilden, so gibt es natürlich auch Ausnahmen von dieser Regel. So können an einem Gehörn, das zur Bildung von zweieinhalb Knoten veranlagt ist, in manchen Jahren zweidreiviertel, in anderen zweieinviertel oder nur zwei gebildet werden. Das ist schon dadurch leicht zu verstehen, daß ja die winterliche Wachstumspause sicherlich nicht in jedem Jahre zu genau dem gleichen Termin eintritt.

Von der Regel, daß in jedem Jahr individuell verschieden eine gleiche Anzahl von Knoten gebildet wird, schließt sich meist das Hornwachstum der ersten drei Jahre und des höheren Alters aus.

Im ersten Jahre wird nie mehr als ein Knoten gebildet, im zweiten und dritten Jahr werden zwei, oft auch drei Knoten gebildet, ohne daß diese Zahl im Zusammenhang steht mit der Zahl der in späteren Jahren gebildeten Knoten.

Nach dem zehnten Jahre findet man jährlich an jedem Gehörn zwei ganze Knoten, in seltenen Fällen nur einen ganzen Knoten; meist finden sich zwei Knoten bei Gehörnen,

an denen in vorhergehenden Jahren zwei oder mehr Knoten gebildet werden, ein Knoten an solchen Gehörnen, die in früheren Jahren weniger als zwei Knoten gebildet haben. Die Ausbildung von unvollständigen Knoten kommt vom elften Jahre an nicht mehr vor. Der Altersteil des Gehörns ist daher in der Regel gleichmäßiger ausgebildet als die übrigen Hornabschnitte. Bis in das höchste Alter aber gilt die Regel: daß der erste Knoten eines Jahres etwas stärker ausgebildet ist als der zweite.

Die Regel, daß Steinböcke in jedem Jahr eine gleichbleibende Anzahl von Knoten bilden, gilt auch für andere Steinbockarten. Nach meinen Beobachtungen an allerdings nicht sehr großem Material findet man bei *C. ibex* meist ein bis zwei, bei *C. sewertzowi, causasica, hispanica*, zwei bis drei, bei *C. sinaitica* ein bis drei Knoten jährlich.

Die Entfernung zwischen den einzelnen Knoten zeigt große Verschiedenheiten, die schon zum Teil erklärt werden konnten. Das volle Verständnis dieser Schwankungen ist zu erlangen, wenn man die Entwicklungsvorgänge untersucht, von denen die Entstehung dieser Abstände abhängig ist.

Die Entfernung zwischen den Knoten hängt ab von der Wachstumsgeschwindigkeit des Hornes, die individuell und nach dem Alter verschieden ist. Weiterhin beeinflußt den Abstand die verschieden große Zahl der Knoten, die von den Tieren in jedem Jahre gebildet werden. Auch hier bestehen wieder Unterschiede nach dem Alter wie auch zwischen den einzelnen Individuen. Störungen kommen, wie erwähnt, dadurch vor, daß verschiedene Böcke die Veranlagung besitzen, jährlich eine unvollständige Zahl von Knotenstücken zu bilden, und daß die Wachstumsgeschwindigkeit von der Ernährung abhängig ist.

Allgemein gelten bezüglich der Abstände der Knoten folgende Altersveränderungen: In den ersten beiden Jahren werden kleinere Knoten in relativ kurzen Abständen gebildet, die Abstände nehmen in dieser Zeit mit dem Alter zu, vom dritten Jahre an etwa bis zum siebenten sind die Abstände zwischen normalen, voll ausgebildeten Knoten ziemlich gleich groß. Vom achten Jahre an werden die Abstände fortschreitend geringer.

Zur Feststellung der individuellen Schwankung zwischen den Abständen in den Knoten wurde an 66 Gehörnen die Entfernung zwischen den ersten beiden im sechsten Jahre ausgebildeten normalen Knoten ermittelt. Die durchschnittliche Entfernung betrug $52{,}8 \pm 8{,}2$ mm. Die Abstände bewegen sich also in den meisten Fällen zwischen 45 und 61 mm. An einzelnen Gehörnen sind aber erheblich größere Abweichungen vom Mittel zu finden. Der größte in dieser Reihe gemessene Abstand betrug 72 mm, der kleinste 38 mm. Die individuellen Schwankungen an der gleichen Hornstelle sind demnach sehr groß.

Diese große Schwankungsbreite ist deshalb von weitergehendem Interesse, weil bezüglich der Abstände zwischen den Knoten große Unterschiede zwischen Gehörnen verschiedener Steinbockarten gefunden werden können. Die Feststellung, daß innerhalb einer Rasse so große Unterschiede vorkommen konnten, dürfte dazu mahnen, die Abstände zwischen den Knoten nur mit größter Vorsicht taxonomisch zu verwerten.

Anlaß zu Verwechslungen mit der Knotenbildung des Hornes können eigenartige Wuchserscheinungen an der Oberfläche des Hornes bilden, die darum an dieser Stelle anhangsweise besprochen werden sollen. Die einzelnen Hornsäulchen verlaufen beim bleibenden Horn, abweichend vom Verhalten des jungen Horns, fast nie gerade gestreckt, sondern in der Regel leicht wellenförmig. Die Länge dieser Wellen schwankt von etwa 1 cm

bis zu weniger als 1 mm. Duerst mißt diesen Wellen des Hornes große Bedeutung zu und verwendet sie u. a. zur Rasseunterscheidung bei verschiedenen Formen der *Cavicornia.*

Beim Steinbock sind diese Hornwellen regelmäßig am längsten im ersten und zweiten Jahre und nehmen dann mit dem Alter fortschreitend ab. Diese Form des Hornwuchses führt zur Bildung von Furchen und Wülsten an der Oberfläche des Hornes, die sich im hohen Alter zu feinen Faltungen und Rauhigkeiten verdichten. Diese Eigentümlichkeit findet sich an manchen Gehörnen deutlich, an anderen kaum wahrnehmbar ausgebildet. Die Form des Gehörns wird dadurch niemals beeinflußt. Diese Wellenbildung des Hornes ist ganz ohne Zusammenhang mit dem Höhenwachstum der Knotenbildung und mit der Krümmung des Hornes.

Diese Form des Hornwachstums ist übrigens durchaus keine Eigentümlichkeit der untersuchten Art, sie kommt vielmehr bei allen Caprinen und Ovinen (Duerst 3), außerdem aber auch bei vielen Antilopen vor.

10. DIE FORM DES HORNSTAMMES

Die Eigenart der Form des Steinbockgehörns wird wesentlich dadurch bestimmt, daß der Querschnitt des Horns sehr erheblichen Altersveränderungen unterliegt. Die Querschnittsform ist dadurch kompliziert, daß ihre Dimensionen sehr verschiedene Wachstumsgeschwindigkeiten aufweisen und daß zudem die im vorhergehenden Kapitel eingehend besprochenen Knoten einen erheblichen Einfluß auf die Form des Stammes ausüben.

Die Breite des Hornes nimmt von der Spitze zur Basis stets gleichmäßig zu, nur in sehr hohem Alter ist diese Breitenzunahme etwas verlangsamt. Das Breitenwachstum des Hornstammes verläuft demnach ganz anders als das der Knotenplatte, die sich vom zweiten bis zum vierten Jahr, wie oben gezeigt, rasch verbreitert, in späteren Jahren ihre Breite aber nicht mehr erheblich ändert. Dieser Unterschied im Breitenwachstum der Hornteile ist in Fig. 16 schematisch dargestellt. Die Figur zeigt in übertriebener Schematisierung, wie infolge dieses verschiedenen Breitenwachstumes der beiden Hornteile an einzelnen Teilen des Hornes die Knotenplatte, an anderen der Stamm breiter ist.

Die Länge des Hornstammes nimmt von der Spitze bis etwa zum vierten Jahre rasch zu, von diesem Jahr an ist das Wachstum erheblich langsamer. Die Höhe der aufsitzenden Knoten vergrößert sich bis etwa zum vierten Jahre, bleibt dann einige Jahre unverändert und nimmt später vom siebenten Jahre an deutlich ab. Aus der schematischen Fig. 17 ist zu ersehen, in welcher Weise diese beiden Komponenten die Länge des Hornes in verschiedenen Altersstufen bestimmen. Es ist daraus zu erkennen, daß die volle Länge bei Messung über den Knoten etwa im vierten Jahre erreicht wird. Später wird die Vergrößerung des Stammes durch die Verkleinerung der Knotenplatte annähernd ausgeglichen, so daß die Länge des Hornes vom vierten Jahre an bis in das höchste Alter nahezu unveränderlich bleibt. Dieser Übersicht über die Entwicklung des Hornes sei noch eine Besprechung von Einzelheiten der Entwicklung angefügt. Das läßt sich zweckmäßig dadurch erreichen, daß charakteristische Stadien der Entwicklung am Querschnittsbild der Gehörne verschiedenen Alters eingehend geschildert werden.

Der im ersten Jahre gebildete Hornteil ist deutlich seitlich abgeplattet; diese Abplattung kommt dadurch zustande, daß dem Hornstamm der hier noch wenig auffällig gegliederte Knotenkamm aufsitzt. Der Übergang zum Stamm der Knoten ist in diesem Alter nur undeutlich zu erkennen. Der Längsdurchmesser beträgt etwa das Doppelte der Breite des

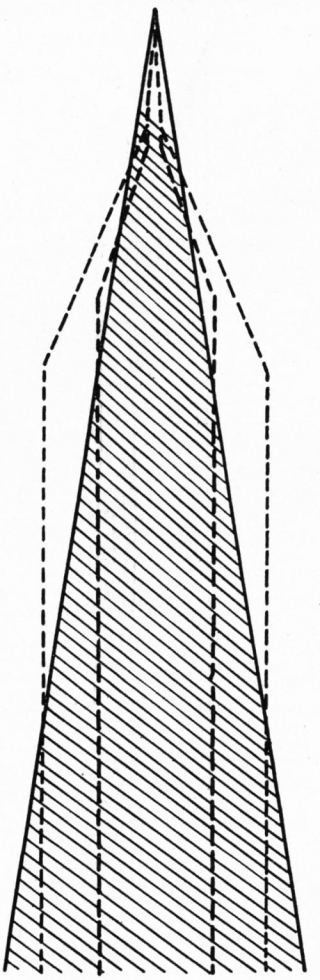


Fig. 16

Breitenwachstum des Hornes, schematisch. Die Länge ist erheblich mehr verkleinert als die Breite. Der Hornstamm ist schraffiert, seine Seiten in ausgezogenen Linien dargestellt. Punktiert die Umrisse der Knotenplatte und der Knotenkette

Hornes. Die rasche Abreibung der Hornspitze ermöglichte mir nicht, eine größere Anzahl von Messungen der im ersten Jahr gebildeten Hornspitze auszuführen.

An der Grenze des Hornwuchses vom ersten bis zum zweiten Jahr habe ich Messungen an 20 Gehörnen durchgeführt, die von Tieren stammten, die das Alter von zwei bis fünf Jahren erreicht hatten. An diesen Gehörnen war die Hornspitze noch wenig abgenützt.

Trotzdem hatte sich durch Abnützung die Form des Hornes schon bei einem Teil der Tiere deutlich verändert. In besonders starkem Maße war die Knotenplatte, die ja in diesem Alter dünn ist, abgenützt. An zehn jüngeren Gehörnen von zwei- bis vierjährigen Tieren wurde an dieser Stelle und am Übergang vom ersten bis zum zweiten Jahreswuchs eine Länge des Hornes von 52,7 ± 2,5 mm gemessen. Die Schwankung bewegte sich zwischen 48

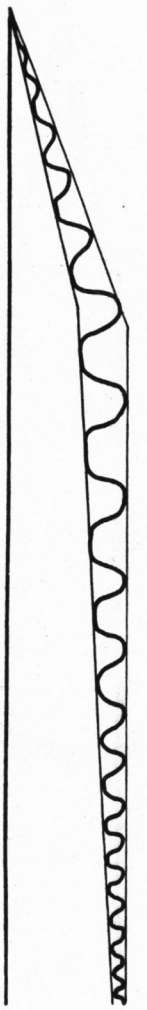


Fig. 17

Wachstumsveränderungen des Längsdurchmessers des Hornes (schematisch)

und 58 mm, bei den meisten Tieren zwischen 50 und 55 mm. Die Breite des Hornes an der gleichen Stelle betrug 28,1 ± 1,2 mm, die Schwankung war demnach etwa ebenso groß, wie die des Längenmaßes und bewegte sich zwischen 25 und 30, für die meisten Tiere zwischen 27 und 29 mm. Das Verhältnis der Länge zur Breite betrug im Mittel 188:100 und schwankte zwischen 171:100 und 212:100. Die Länge ist also an dieser Stelle noch

annähernd doppelt so groß als die Breite des Hornes. Bei diesen beschriebenen zehn Gehörnen ragte die Knotenplatte deutlich an der medialen Seiten des Hornes vor. Die größte Breite des Hornes wurde demnach an der Knotenplatte gemessen (vgl. Fig. 16).

Bei zehn etwas älteren Gehörnen, die von Tieren im Alter von vier bis fünf Jahren stammten, war der Knotenkamm schon so weit abgenützt, daß der mediale Rand nicht mehr über den Hornstamm hervorragte. Bei diesen zehn Gehörnen wurde die größte Breite demnach am Hornstamm ermittelt. Die hier durchgeführten Messungen ergeben ein eindeutiges Bild zur Beurteilung des Hornquerschnittes am Ende des ersten Jahres. Die festgestellten Maße sind durchweg etwas geringer als die an den oben geschilderten Gehörnen, weil ja von der Abreibung in einem gewissen Maße alle Dimensionen des Hornes betroffen werden. Die mittlere Länge dieser zehn Gehörne betrug 49,3 $\pm$ 3,5 mm. Die Länge schwankte zwischen 42 und 54 mm. Die mittlere Breite wurde mit 24,5 $\pm$ 1,6 mm festgestellt. Schwankungsgrenzen 22 und 28 mm. Das Verhältnis der größten Länge zur Breite betrug 201 : 100, also praktisch genau 2 : 1. Das Verhältnis schwankte zwischen 179 : 100 und 225 : 100.

Eine Querschnittsform des Hornes, das sich im zweiten und dritten Lebensjahr entwickelt, konnte durch zuverlässige Messungen nicht festgehalten werden. Der Querschnitt des Hornes zeigt, wie aus der Fig. 7 und 18 c hervorgeht, in diesem Alter eine deutlich seitliche Einschnürung oder Einkerbung. Diese Form kommt dadurch zustande, daß die Knotenplatte, die sich im zweiten Jahre, wie weiter oben geschildert wurde, umlegt, zunächst eine verhältnismäßig beträchtliche Breite einnimmt. Sie wird vom Hornstamm, dessen Querschnitt in diesem Alter annähernd dreiviertel eines Kreises einnimmt, durch eine schmale Hornbrücke getrennt. Die Knotenplatte ist in diesem Alter deutlich breiter als der Hornstamm (vgl. auch die Fig. 16). Im folgenden vierten Jahre nimmt der Umfang des Hornstammes beträchtlich zu, der Hornstamm tritt dadurch in engeren Zusammenhang mit der Knotenplatte, die um diese Zeit ja schon wenig Verbreiterung mehr aufweist. Durch diese Veränderung verschwindet die im allgemeinen nur im zweiten und dritten Jahre beobachtete Einschnürung des Hornes zwischen Stamm und Knotenplatte.

An 44 Gehörnen, die im Alter von vier bis sieben Jahren standen, wurden Messungen des Hornquerschnittes an der Grenze des Hornwuchses zwischen dem dritten und vierten Jahr und am ersten Knoten des vierten Jahres ausgeführt. Demnach betrug die größte Länge des Hornquerschnittes, am Knoten gemessen, bei diesen Gehörnen 82,8 $\pm$ 5,8 mm. Schwankungsgrenzen 71 und 92 mm. Die Länge am Internodium betrug demgegenüber 70,2 $\pm$ 4,7, so daß auf die Höhe des Knotens durchschnittlich 11,8 mm auffallen. Die Schwankungsgrenzen dieses Längenmaßes betragen 60 und 80 mm. Die Breite des Hornstammes beträgt an der gleichen Stelle 36,1 $\pm$ 3,5 mm. Schwankungsgrenzen 29 und 46 mm. Die Breite am Internodium mißt im Durchschnitt 38,8 $\pm$ 4,0 mm. Schwankungsgrenzen 28 und 46 mm. In diesem Alter sind demnach die beiden Teile des Hornes gleich breit. Unter den 44 Gehörnen war 32mal die Breite am Internodium größer als am Stamm, sechsmal war die Breite des Stammes größer als die des Internodiums und sechsmal waren die beiden Maße genau gleich. Die Breite der Knoten an dieser Stelle betrug 50,6 $\pm$ 4,5 mm. Eingehender ist dieses Maß bei der Besprechung der Knotenform behandelt. Das Verhältnis der Hornlänge zur Hornbreite nach den Messungen am Internodium bzw. am Stamm betrug im Durchschnitt 181 : 100. Grenze der Schwankung: 155 : 100 und 232 : 100. Die Abplattung des Hornes ist demnach in diesem Alter deutlich geringer geworden. Beson-

ders zu beachten sind die sehr großen Unterschiede, die im Grade der Abplattung zwischen einzelnen Gehörnen bestehen und die in diesem Alter besonders deutlich zu beobachten sind. Nach den Messungen am Knoten beträgt das Verhältnis von Länge zu Breite im Mittel 164:100 und schwankt zwischen 150:100 und 184:100. Die Knoten sind demnach in diesem Alter gleichmäßiger ausgebildet als die übrigen Teile des Hornes.

Konnte schon im vierten Jahre festgestellt werden, daß die Breite des Hornstammes die Breite der Knotenplatte an den Internodien eingeholt hat, so ändert sich nun rasch das Bild weiterhin dadurch, daß durch das raschere Breitenwachstum des Stammes auch die

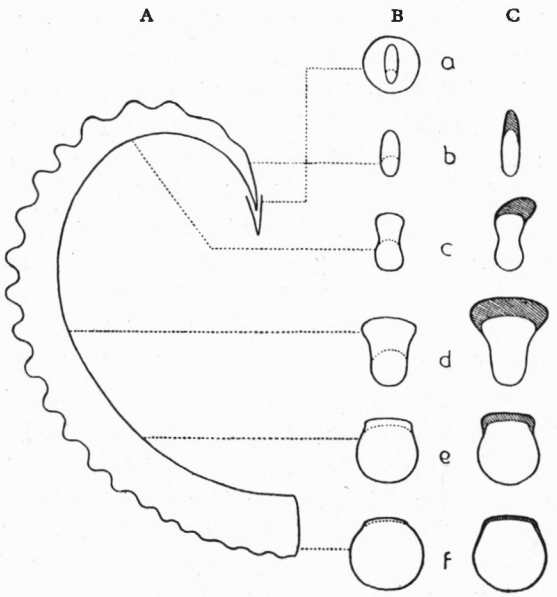


Fig. 18

Die Entwicklung der Hornform des Steinbockes. Schematische Zusammenfassung

A. Seitenansicht. Das Horn ist an der Spitze stärker, gegen die Basis schwächer gekrümmt. Die Höhe der Knoten nimmt bis zum vierten Jahre zu, dann wieder ab (vgl. Tafel II Abb. 7)

B. Querschnitte durch verschiedene Stellen des Hornes, jeweils zwischen zwei Knoten. Die Grenze zwischen Hornstamm und Hornleiste ist punktiert

a) Jugendhorn; im Innern ist die seitlich abgeplattete Spitze des bleibenden Hornes eingezeichnet
b) Spitze des bleibenden Hornes
c) Ende des ersten Jahres.
d) Viertes Jahr
e) Achtes Jahr
f) Elftes Jahr

C. Querschnitte durch das Horn, jeweils am höchsten Punkt eines Knotens. Die Knoten sind schraffiert.

b) Mitte des ersten Jahres. Der Knoten ist nur nach vorne, nicht nach den Seiten ausgebildet
c) Ende des ersten Jahres. Der Knoten ist medial wesentlich stärker wie lateral entwickelt.
d) Viertes Jahr. Der Knoten ist sehr hoch und medial wie lateral stark ausgebildet.
e) Achtes Jahr. Der Knoten ist niedriger und überragt den Hornstamm seitlich nicht mehr.
f) Elftes Jahr. An Stelle des Knotens ist nur noch ein schwacher Wulst zu sehen, der sich ringförmig an den Hornstamm legt.

Breite der Knoten überholt wird. Ungefähr im fünften oder sechsten Jahr ist die Breite des Stammes der der Knotenkette gleich. Vom sechsten Jahre an ist der Stamm breiter wie die Knotenkette und bleibt weiterhin der breiteste Teil des ganzen Hornes. Der Gesamtquerschnitt ist in diesen mittleren Lebensjahren etwa länglich rechteckig, an der Internodienplatte annähernd dreieckig unter Berücksichtigung der Knotenform (vgl. Fig. 18d).

An 68 Gehörnen älterer Steinböcke habe ich den Hornquerschnitt am Beginn des im siebenten Jahre gebildeten Hornstückes gemessen. Die größte Länge des Hornquerschnitts, gemessen am Internodium, betrug 79,5 ± 5,3 mm. Schwankungsgrenzen 61 und 91 mm. Am Knoten gemessen betrug die größte Länge 91,7 ± 5,8 mm (71 bis 102 mm). Die Breite des Hornstammes mißt 48,8 ± 5,2 mm und bewegt sich zwischen den Grenzen 37 bis 60 mm. Die Breite am Knoten beträgt in diesem Alter 54,5 ± 5,1 mm. Schwankungsgrenzen 33 und 64 mm. In den meisten Fällen ist an dieser Stelle die Breite des Knotens noch größer als die des Stammes, und zwar von 68 Gehörnen bei 53; bei fünf Gehörnen war dagegen im gleichen Alter schon die Breite des Stammes größer als die der Knotenkette und zehnmal waren die beiden Maße gleich. Das Verhältnis der Länge zur Breite beträgt nach den Messungen am Knoten an dieser Hornstelle im Mittel 169,4:100. Die Schwankungen bewegen sich zwischen 190:100 und 148:100. Nach den Messungen am Stamm beträgt das Verhältnis von Länge zu Breite 164,6:100 und schwankt zwischen 131:100 und 211:100. Beide Proportionen sind an älteren Gehörnen durchschnittlich erheblich größer. Das kann wohl nur derart gedeutet werden, daß die Abnützung des Hornes an den beiden Seiten größer ist als an der Vorder- und Rückseite. Das Verhältnis von Länge und Breite ist demnach an dieser Stelle des Hornes bei Messungen am Knoten und am Stamm annähernd gleich groß. Unter den 68 Gehörnen ergibt sich bei Messungen am Knoten 38mal ein höheres Verhältnis von Länge zur Breite, 25mal ein niedrigeres Verhältnis, fünfmal sind die beiden Proportionen gleich groß. Ein höherer Wert für das Verhältnis von Länge zur Breite wird demnach häufiger bei Messungen am Knoten erhalten. Merkwürdigerweise ist aber die Sachlage bei Messungen an sehr alten Gehörnen gerade umgekehrt. Hier ist an der gleichen Stelle gemessen das Verhältnis der Länge zur Breite größer bei den Messungen am Internodium. Diese Beobachtung läßt den Schluß zu, daß die Wände des Hornstammes eine stärkere Abnützung erfahren als die Knoten.

In den folgenden Jahren nimmt der Umfang des Hornstammes annähernd gleichmäßig weiter zu, während die Knotenplatte sich nicht mehr wesentlich vergrößert und sich dem Knotenstamm flach auflegt. Der Querschnitt des Hornes nähert sich dadurch immer mehr der Kreisform.

An 22 Gehörnen wurde der Hornquerschnitt an dem am Ende des zehnten Jahres gebildeten Hornstückes gemessen. Die Länge des Hornes am Internodium mißt im Mittel 85,4 ± 7,1 mm. Schwankungsgrenzen 67 und 99 mm. Die Länge am Knoten mißt 92,2 ± 8,7 mm. Schwankungsgrenzen: 71 und 103 mm. Auf die Höhe des Knotens entfallen demnach im Mittel 6,6 mm. Die Breite des Hornes mißt am Stamm 64,1 ± 7,5 mm und schwankt zwischen 49 und 77 mm. Am Knoten ist eine mittlere Breite von 57,0 ± 6,6 mm festzustellen, Schwankungsgrenzen: 45 und 68 mm. Die Breite des Hornes ist demnach in diesem Alter am Stamm gemessen deutlich größer als am Knoten. Dieses Verhältnis war unter den untersuchten 22 Gehörnen 19mal zu finden. In einem Fall war die Breite am Knoten

größer als am Stamm und zweimal waren die beiden Maße gleich groß. Das Verhältnis der Länge zur Breite beträgt nach den Messungen am Knoten im Mittel 162:100, Schwankungsgrenzen 183:100 und 142:100. Nach den Messungen am Hornstamm ist das Verhältnis von Länge zu Breite im Mittel 133:100 oder 4:3, Schwankungsgrenzen 161:100 und 109:100. Bei einem Teil der Gehörne nähert sich also in diesem Alter der Hornquerschnitt schon der Kreisform. In weiter fortgeschrittenem Alter wurden Messungen nicht mehr durchgeführt, da die Zahl der sehr alten Tiere gering ist.

Die Altersveränderungen des Hornquerschnitts lassen sich recht deutlich überblicken, wenn man die Maße vergleicht, die in gleicher Methode an den Gehörnen zu verschiedenen Altersstufen abgenommen wurden. Es wurde regelmäßig gemessen die Länge am Knoten und am Stamm und die Breite des Hornes am Knoten und am Stamm. Die Maße wurden Anfang des zweiten, Anfang des vierten, Anfang des siebenten und Ende des zehnten Jahres abgenommen. Die Längenmaße vom zweiten bis zum vierten Jahr können nicht verglichen werden, da sich im zweiten Jahr die Knotenplatte in ihrer Form völlig umbildet. Vom vierten zum siebenten Jahr nimmt die Länge des Hornquerschnitts am Stamm gemessen im Mittel von 70,2 auf 79,5 um 9,3 mm zu. Die Länge am Stamm vergrößert sich von 82,8 auf 91,7 um 8,9 mm. Die Zunahme der Längenmaße in diesem Alter ist demnach annähernd gleich groß. Vom siebenten zum zehnten Jahr nimmt die Länge am Stamm gemessen von 79,5 auf 85,4 um 9,5 mm zu. Die Länge am Knoten vergrößert sich von 91,7 auf 92,2 um 0,5 mm. Während demnach in dieser Altersspanne die Länge des Stammes sich erheblich vergrößert, bleibt die Länge am Knoten gleich, mit anderen Worten: Die Höhe der Knoten wird um ebensoviel geringer als die Länge des Stammes zunimmt.

Die Breite des Stammes nimmt vom zweiten bis zum vierten Jahr von 24,1 auf 36,1 um 12 mm zu. In der gleichen Zeit vergrößert sich die Breite der Internodienplatte von 28,1 auf 38,8 um 10,7 mm, bleibt also in ihrem Breitenwachstum schon in diesem Alter hinter dem Stamm zurück. Vom vierten Jahre an hat die Breite des Stammes die der Internodienplatte überholt und wird an Stelle dieses Maßes regelmäßig zum größten Breitenmaß des Hornes. Für weitere Vergleiche fällt daher die Messung der Internodienplatte aus. Eine Messung der Knoten im zweiten Jahre kann hier nicht berücksichtigt werden, weil die Form der Knoten im zweiten und im vierten Jahre nicht verglichen werden kann. Vom vierten bis zum siebenten Jahre nimmt die Breite des Hornstammes von 36,1 auf 48,8 um 12,7 mm zu. Die Zunahme ist demnach in diesen Jahren gegenüber dem zweiten und dritten Jahr nur wenig zurückgeblieben. Im gleichen Zeitraum, vom vierten bis zum siebenten Jahr, verbreitert sich die Knotenkette von 50,6 auf 54,5 um 3,9 mm. Die Verbreiterung der Knotenkette ist demnach ganz erheblich geringer als die des Hornstammes. Vom siebenten zum zehnten Jahr verbreitert sich der Hornstamm von 48,8 auf 64,1 um 15,3 mm. Das Breitenwachstum des Hornstammes ist demnach gegenüber früheren Jahren nur wenig verlangsamt. Die Knotenkette nimmt in der Breite von 54,5 auf 57,0 um 2,5 mm, also um noch nicht ein Sechstel der Verbreiterung des Hornstammes in der gleichen Zeit zu.

Das Verhältnis der Länge zur Breite des Querschnittbildes des Hornes zeigt nach den vier Messungen im Alter von 2, 4, 7, 10 Jahren folgende Veränderungen: gemessen an Knoten $\frac{188}{100}$, $\frac{164}{100}$, $\frac{169}{100}$, $\frac{162}{100}$. Vom zweiten zum vierten Jahr ergibt sich demnach eine deut-

liche Verbreiterung. Von da an bleibt die Querschnittsform am Knoten in ihren Hauptdimensionen unverändert. Ganz anders verhalten sich die Proportionen des Querschnittsbildes nach den Messungen am Internodium bzw. am Stamm: $\frac{201}{100}$, $\frac{181}{100}$, $\frac{164}{100}$, $\frac{133}{100}$. Hier zeigt sich demnach in allen Altersstufen eine gleichgerichtete und in einigermaßen gleicher Geschwindigkeit fortlaufende Veränderung, derart, daß der zunächst stark abgeplattete Querschnitt sich immer mehr der Kreisform nähert.

11. DIE RICHTUNG DES HORNS

In den vorstehenden Abschnitten ist die Entwicklung der Formelemente des einzelnen Horns untersucht worden. Die Form des gesamten Horns ist wesentlich abhängig von der Biegung der beiden einzelnen Hörner und von ihrer Anordnung auf dem Schädel. Die Einpflanzung des Horns auf dem Schädeldach erscheint bei flüchtiger Untersuchung bei allen Steinböcken und besonders auch innerhalb der untersuchten Rasse sehr einheitlich. Genauere Prüfung zeigt aber, daß kleine Abweichungen doch vorkommen, und diese geringgradigen Abweichungen in der Richtung wirken sich bei der gewaltigen Größe des Gehörns der Tiere sehr stark aus.

Die Richtung der Hörner ist eindeutig festzulegen durch zwei Maße: Die Neigung des Horns nach rückwärts in der Sagittalebene und die Abweichung von der senkrechten nach der Seite in der Transversalebene des Schädels.

Die Neigung des Horns nach rückwärts wurde festgelegt durch die Bestimmung des Winkels, der zwischen dem Hinterrand der Hornbasis und der Naht zwischen den beiden Parietalia besteht. Dieser Winkel ist verhältnismäßig einfach zu ermitteln, weil sowohl die Basis des Horns auf eine Strecke von 12 bis 15 cm wie auch die Parietalnaht nahezu vollkommen gerade sind. Der Winkel kann daher auch mit den einfachsten Hilfsmitteln leicht festgelegt werden. Der beschriebene Winkel ist bei sämtlichen untersuchten Gehörnen sehr einheitlich. Er ist stets zwischen 90 und 100 Grad groß. Altersunterschiede konnten nicht gefunden werden. Für die Variabilität der Gesamtform des Horns ist demnach die Neigung des Horns nach rückwärts von untergeordneter Bedeutung.

Ein Vergleich mit Gehörnen anderer Steinböcke zeigt, daß in diesem Winkel eine große Einheitlichkeit für sämtliche Angehörige des Genus *Capra* besteht. Daß diese Regel aber keine allgemeine Gültigkeit hat, beweist das nahestehende Genus *Ovis*, bei dem große Unterschiede zwischen einzelnen Arten wie auch zwischen Vertretern ein und derselben Rasse bezüglich der Neigung des Gehörnes zum Schädel bestehen.

Die Abweichung des Gehörnes nach der Seite kann am besten bestimmt werden durch den Winkel, der zwischen den Basen der beiden Hörner besteht. Am zuverlässigsten kann dieser Winkel gemessen werden an den medialen vorderen Kanten des Horns.

Bei flüchtiger Untersuchung des Steinbockgehörnes ist man versucht, die Größenunterschiede in der Auslage, das ist in der Entfernung zwischen den Spitzen der beiden Hörner, zu erklären durch die seitliche Neigung des Horns. Das ist nicht richtig. An der Entstehung

der Unterschiede in der Breite des gesamten Gehörnes ist vielmehr neben der Neigung zum Schädel vor allem die Biegung und die Windung des einzelnen Horns beteiligt. Die Feststellung der Stellung des Gehörns auf dem Schädel kann daher nur einen Teil der Variabilität der Form des Gehörnes erklären.

Tabelle 7

Divergenz der Hörner gemessen an der Basis zwischen den medialen vorderen Hornkanten

Alter . . Jahre	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	16	alle
Zahl der Gehörne	2	1	3	2	6	9	9	18	14	14	5	7	3	2	3	1	99
Mittelwert . . o	30	36	32,3	35,5	31,5	30,3	34,5	33,9	37,7	35,5	35,6	34,6	36	34,5	34,3	36	34,2
Maximum . . o	35	—	35	39	37	36	41	41	47	48	39	41	40	36	40	—	48
Minimum . . o	25	—	30	32	29	26	27	20	32	28	31	25	32	33	30	—	20

Alle 99: 34,2° $\sigma = \pm 4{,}94°$

In der Tab. 7 sind die Ergebnisse dieser Winkelmessung zusammengestellt. Es zeigt sich demnach, daß in der Stellung der Hörner auf dem Schädel nicht unbeträchtliche Schwankungen vorkommen. Der beschriebene Winkel mißt im Mittel bei den untersuchten Tieren 34 Grad und schwankt bei den meisten Tieren zwischen 29 und 39 Grad (Standardabweichung: $\sigma = \pm 4{,}94$ Grad). Die extremen festgestellten Werte betragen 20 und 48 Grad. Altersunterschiede in der Stellung der Hörner können nicht festgestellt werden; vielmehr findet man im wesentlichen die gleichen Schwankungen bei jungen wie bei sehr alten Tieren.

Die Größenunterschiede in der Richtung des Horns können zu einem Teil die Formunterschiede erklären, die zwischen den einzelnen Steinbockgehörnen bestehen. Daß diese Unterschiede allein durch die absolute Größe der Hörner so auffällig in Erscheinung treten, geht schon daraus hervor, daß sie an Hörnern junger Tiere weniger bemerkbar sind, bei voll erwachsenen Tieren aber besonders deutlich zur Geltung kommen.

12. DIE KRÜMMUNG DES HORNS

In meinen bisherigen Untersuchungen ist die Krümmung des Horns, eines der wesentlichsten Charakteristika des Steinbockgehörnes, noch nicht berücksichtigt worden. Da das das am schwersten verständliche Element der ganzen Hornform ist, mußte seine Untersuchung möglichst zurückgestellt werden. Die komplizierte Krümmung des Horns kann wohl nur dann verstanden werden, wenn man versucht, sie in zwei Hauptkomponenten zu zerlegen, und zwar in die Krümmung in der Hauptebene oder in der Sagittalebene des Horns und in die Spiralwindung senkrecht zu dieser Sagittalebene. Vorangestellt sei die Untersuchung der Krümmung des Horns in der Sagittalebene. Die hier gewählte Ebene ist zu unterscheiden von der Sagittalebene des Schädels und des Körpers des Tieres.

Die Biegung des Horns ist beim Steinbock nicht während der ganzen Entwicklung gleichmäßig. Das in den ersten Jahren gebildete Horn zeigt in der Regel eine starke Biegung. Wenn man bestrebt ist, die Gesamtform des Horns möglichst zu vereinfachen, so

kann man das Horn in zwei Abschnitte einteilen und den in den ersten beiden Lebensjahren gebildeten Hornstücken die später gebildeten Teile gegenüberstellen. Das in den beiden ersten Jahren gebildete Horn stellt nahezu den Abschnitt eines Kreises dar. Es ist durch verhältnismäßig schwache Übergänge verbunden mit dem übrigen Horn, das ebenfalls einen Kreissektor, aber mit sehr viel größerem Radius, darstellt. Im Horn eines erwachsenen Tieres bildet daher die Spitze einen äußerst charakteristischen Haken (vgl. Fig. 18 A). Eine genaue Feststellung und Berechnung der Krümmung ist praktisch unmöglich wegen der zahlreichen kleinen Wachstumsunregelmäßigkeiten, die bei fast jedem Horn vorkommen.

Die beschriebene Form des an der Spitze wenig gekrümmten, später offener gebogenen Horns kann als Charakteristikum der meisten Steinböcke und der verwandten Ziegen gelten. Eine gleichmäßige Biegung des ganzen Gehörnes wird nur in zwei Fällen beobachtet, und zwar einmal am Gehörn sehr junger Tiere und dann wieder an Gehörnen sehr alter Individuen (vgl. Tafel II, Abb. 11), deren Spitzen stark abgenützt sind. Schwankungen in der Krümmung des Horns sind vor allem dadurch bedingt, daß der Übergang von der stärkeren Biegung des jugendlichen Horns in den schwächer gekrümmten Teil nicht immer zum gleichen Zeitpunkt stattfindet. Dieser Übergang schwankt im ganzen Zeitraum des zweiten und dritten Lebensjahres. Verhältnismäßig gering sind die Unterschiede in der Hornform, die durch stärkere oder schwächere Krümmung des basalen Teiles auftreten. Extreme Fälle eines besonders gestreckten und eines besonders eng, annähernd kreisförmig gewundenen Horns sind in den Abbildungen 7 und 8 der Tafel II dargestellt. Bei dem Gehörn in Abbildung 8 ist der Unterschied zwischen der Biegung des Jugendabschnittes und dem später gebildeten Horn so gering, daß eine nahezu gleichmäßige Krümmung des ganzen Horns zustande gekommen ist.

Die dargestellte Krümmung des Horns ist, abgesehen vom untersuchten sibirischen Steinbock, noch in charakteristischer Weise bei den Arten *C. ibex*, *pyrenaica*, *severtzowi*, *nubiana*, *aegagrus* ausgebildet. Nicht gefunden wird diese Hornform bei *C. caucasica*, die eine gleichmäßige Biegung des gesamten Horns regelmäßig aufweist. Diese einheitliche Biegung kann bei dieser Lokalrasse entweder als ein primitives, jugendliches Merkmal, oder auch als ein besonders fortgeschrittenes Merkmal angesehen werden, wenn man annimmt, daß eine fortgeschrittene Form ursprünglich vorhandene Charaktere auch vollständig verlieren kann. Auf Grund dieses Merkmals allein kann diese Frage nicht entschieden werden.

13. DIE SCHRAUBENWINDUNG DES STEINBOCKGEHÖRNS

In der Krümmung des Horns des sibirischen Steinbocks ist demnach große Einheitlichkeit festzustellen. Die Schwankungen der Hornform beruhen zum größten Teil auf den Unterschieden in der Schraubenwindung des Horns, die zu der beschriebenen einfachen Rückwärtskrümmung hinzutritt. Die Unterschiede in diesem Merkmal gehen in ihrer Wirkung auf die Gesamtform des Horns weit über alle anderen Abweichungen hinaus, die durch die übrigen Formelemente und ihre Entwicklung verursacht werden. Die Schraubenwindung des Steinbockgehörnes kann durch Messungen oder Berechnungen in einigermaßen anschaulicher Art nicht zur Geltung gebracht werden. Soweit Abbildungen zu

ihrem Verständnis nicht ausreichen, ist die Betrachtung eines einzelnen beliebigen Steinbockschädels zu empfehlen, der die etwas komplizierten Verhältnisse rasch verständlich macht.

Der Winkel, den das Horn zum Schädel bildet, steht zwar mit der Entstehung der Windung des Horns im Zusammenhang, ein brauchbares Maß für die Windung läßt sich aber daraus nicht ableiten. Einen gewissen Anhaltspunkt für die Höhe des Schraubenganges, den das Horn beschreibt, gibt das Maß der Entfernung zwischen den beiden Spitzen des Horns. Dieses Maß ist aber deshalb ungenau, weil die Sagittalebene des Horns nicht mit der des Schädels übereinstimmt und weil die Spitzen des Horns regelmäßig gleich zu beschreibende Abweichungen in der Windung zeigen. Eine Ausschaltung der Spitzen des Horns bei der Untersuchung der Windung ist aber praktisch nicht durchführbar. Die Windung des Horns wird am leichtesten verständlich, wenn man zunächst jedes einzelne Horn eines Gehörns getrennt betrachtet und als Spirale auffaßt, die sich um eine Achse bewegt, die senkrecht zur Sagittalebene oder zur Hauptebene des Horns steht, das ist zu der Ebene in der das Horn nach rückwärts gebogen ist. Die Untersuchung des Horns erfolgt wieder sinngemäß beginnend bei den ältesten Teilen des Horns, an der Spitze. Wenn man von der Spitze zur Basis fortschreitend die Spiralwindung des Steinbockgehörnes untersucht, so stellt man zunächst regelmäßig fest, daß das Horn des jugendlichen Tieres in einem anderen Sinn gewunden ist als das später gebildete Horn. Im Verlaufe der Entwicklung erfolgt eine einmalige Umstoßung des Bauprinzips des Horns. Das Gehörn des jugendlichen Steinbocks ist heteronym gewunden; die Hornspitzen sind nach innen (Tafel I, Abb. 6), nach der Sagittalebene des Körpers zu gerichtet. Im Gehörn erwachsener Steinböcke sehen wir die umgekehrte, homonyme Windung, d. h. der Spitzenteil des Horns ist auswärts, seitlich gerichtet. Die Umdrehung der grundsätzlichen Windung des Horns erfolgt in der Regel im zweiten Jahr oder im Übergang des zweiten und dritten Jahres. Es erscheint mir widersinnig, wenn ältere Autoren an Gehörnen von Steinböcken von einer „pervertierten" Richtung der Hornspitze sprechen. Die Windung des Spitzenteiles eines Horns ist ja der ursprüngliche Bauplan des Horns, der nachträglich eine Umdrehung, eine Perversion, erfahren hat.

Die Perversion der Hornwindung im Laufe der postembryonalen Entwicklung eines Gehörnes hat die Aufmerksamkeit früherer Untersucher wenig in Anspruch genommen. Es handelt sich aber hier um ein entwicklungsgeschichtlich höchst auffälliges Phänomen. Es ist daher zu versuchen, diese Eigentümlichkeit entwicklungsgeschichtlich und phylogenetisch zu erklären.

Ursprünglich waren wohl in allen Gruppen der Boviden die Hörner einfach nach rückwärts in einer Ebene gebogen. Komplizierte Hornformen treten wohl erst auf bei Tierformen mit größeren Gehörnen. Bei der Vergrößerung des Horns wirkt sich eine komplizierte Windung des Horns günstig aus. Sie ermöglicht nämlich, wie ich schon früher (9) zeigen konnte, eine kräftige Verbindung zwischen Hornscheide und Hornzapfen, eine Verbindung, die praktisch von großer Bedeutung ist, da bei Fehlen besonderer Befestigungseinrichtungen für große Hörner die Gefahr besteht, abgedreht und abgezogen zu werden. Warum bei ursprünglicheren Boviden das Gehörn einmal heteronym, das andere Mal homonym, also nach außen oder nach innen, gewunden ist, dafür kann ich keine Erklärung finden. Wahrscheinlich ist die Hornform in gewissen Grenzen für die Funktion des Horns

von so geringer Bedeutung, daß die beiden Windungsmöglichkeiten auftreten können. Nun ist es merkwürdig, daß phylogenetisch (wie ontogenetisch bei den Steinböcken) die heteronyme Windung früher auftritt. Man kann sich ihre Entstehung vielleicht in folgender Weise vorstellen: Bei ursprünglichen Formen liegen wohl beide sichelförmig gekrümmten Hörner parallel nebeneinander, wie wir das z. B. noch bei den Gemsen finden. Mit der Zunahme der Bedeutung des Horns als Stoßwaffe war eine Vergrößerung der Stoßfläche vorteilhaft. Sie konnte zunächst als Divergenz der Hornbasen erreicht werden. Dadurch kamen die für die Wirkung des Horns wichtigen mittleren Teile bei etwa halbkreisförmigen Hörnern in größere Entfernung. Ein solches Gehörn stellte eine vergrößerte Angriffswaffe dar und bot gleichzeitig zur Verteidigung einen breiten Schild, hinter dem ein beträchtlicher Teil des Körpers gedeckt werden konnte. Die Spitzen, die bei solchen Gehörnen für den Angriff von untergeordneter Bedeutung sind, wurden so medial genähert. Das war ein günstiger Umstand, da die Spitzen so vor dem Abbrechen geschützt waren, wobei berücksichtigt werden muß, daß primitive Formen des Boviden regelmäßig schlanke Hörner haben. Die Entwicklung zur heteronymen Windung scheint mir aus einer Fortsetzung dieser Entwicklungstendenz entstanden zu sein. Es war vorteilhaft, den mittleren Teil der Hörner möglichst weit voneinander zu entfernen, um die Angriffs- und Verteidigungsfläche zu vergrößern, gleichzeitig aber die dünnen Spitzen gesichert, möglichst medial liegend, zu erhalten. Das war möglich durch Vergrößerung des Winkels zwischen den Hornbasen. Diese Entwicklung konnte bei vielen Boviden nur bis zu einem gewissen Grade fortgesetzt werden, da sie einen völligen Umbau der Schädelform zur Folge hat; der letztere Weg wurde von den Bovinen beschritten, bei denen das Horn von seinem ursprünglichen Platze über der Orbita zum Okzipitalteil an die Seite des Schädels gewandert ist. Andere Formen haben dieses Ziel, die Verbreiterung des Gehörnes, durch die Erwerbung der komplizierten Krümmung des Horns, der heteronymen Windung, erreicht. Nun ist es leicht verständlich, daß den Entwicklungsmöglichkeiten der heteronymen Krümmung Grenzen gesetzt sind, wenn die Stellung der Hörner zum Schädel sich nicht grundsätzlich ändern soll. Da mit Fortschreiten der Entwicklung die Größe und die Länge des Horns zunimmt, entsteht die Gefahr, daß die Hörner einen Halbkreis wesentlich überschreiten und nun entweder die Spitzen zusammenstoßen oder gar durch Rückbiegung in den Schädel oder in den Nacken eindringen. Dieser Fall ist gelegentlich bei domestizierten Schafen mit abweichender Hornrichtung beobachtet worden. Wenn trotzdem bei Vergrößerung des Horns das heteronyme Prinzip des Gehörnes beibehalten werden soll, dann muß in anderer Beziehung der Bauplan des Horns verlassen, die ursprüngliche Biegung aufgegeben werden, wie das *Capra falconeri*, *Strepsiceros* und *Oreas* durchgeführt haben. Anderen Formen und hier eben vor allem den Ziegen, blieb zur Vermeidung dieser Gefahren der Rückbiegung des Horns nichts anderes übrig, als den ursprünglichen Charakter der Windung zu verändern.

Die Änderung und Umstoßung einer Entwicklungsrichtung scheint dem bekannten, von Döderlein zuerst aufgestellten Gesetz zu widersprechen, nach dem in der Entwicklung eine einmal eingeschlagene Richtung phylogenetisch auch über die Grenzen des Zweckmäßigen hinaus fortgesetzt wird, auch wenn das schließlich zum Untergang der Art oder der Gattung führt. Die Entwicklung der Hornwindung bei den Ziegen unterwirft sich dieser Regel nicht. Man kann, was ich allerdings für wenig wahrscheinlich halte, hier eine Ausnahme der Regel sehen. Eine bessere Erklärung scheint mir aber zu sein, daß hier

die Entwicklungsrichtung doch noch nicht so sehr gefestigt ist, daß sie nicht noch Änderungen unterliegen könnte. Wie man nun auch diese Erscheinung erklären mag, es steht fest, daß innerhalb einer Gruppe die ursprünglich vorhandene Tendenz zur Entwicklung einer heteronymen Windung des Gehörnes verlassen wird und später plötzlich die homonyme Wirkung auftritt, die ja dem Gehörn vielseitige Entwicklungsmöglichkeiten bietet.

Die Umkehr der Entwicklungstendenz der Hornwindung kann man ontogenetisch am Gehörn aller Steinböcke feststellen. Das Gehörn des jugendlichen Steinbocks ist stets deutlich heteronym gewunden, und zwar hält diese Form der Krümmung in den beiden ersten Lebensjahren an, bei jugendlichen Steinbockgehörnen finden wir die Hornspitze nach der Mitte zu gerichtet (vgl. Tafel I, Abb. 6). Die Windung des Gehörnes aller jungen Steinböcke stimmt überein mit der, die die spanische und eine kaukasische Rasse zeitlebens beibehalten. Wegen dieser Abweichung in der Windung hat Hilzheimer 1911 diese beiden Rassen als besondere Subgenus von den übrigen Steinböcken abgetrennt.

Am Gehörn etwa zweijähriger Steinböcke hat man den Eindruck, daß bei Fortsetzung des Wachstums die Spitzen zusammenstoßen würden. Diese Gefahr vermeidend, kehrt von diesem Zeitpunkt an das Krümmungsprinzip um (vgl. Tafel I, Abb. 6).

An Gehörnen älterer Steinböcke, deren Spitzen nicht zu sehr abgenützt sind, ist der Rest der Krümmung des jugendlichen Horns stets noch zu erkennen. Die Spitze der in der Gesamtheit regelmäßig homonymen Gehörne ist leicht nach innen gebogen (vgl. Tafel II, Abb. 10). In der Höhe der Spirale, die von dem Horn des erwachsenen Tieres gebildet wird, bestehen sehr große Unterschiede. Hohe Spiralen bedingen Gehörne mit weiter Auslage, flache Spiralen schmale, wenig ausladende Gehörne. Die Unterschiede in der Höhe der Spirale machen die auffälligsten Verschiedenheiten zwischen den Steinbockgehörnen aus. In einzelnen Fällen kann beobachtet werden, daß eine Spiralwindung entweder überhaupt nicht eintritt oder daß sogar zeitlebens die ursprünglich homonyme Hornwindung beibehalten wird. Derartige Gehörne fallen dadurch auf, daß die Spitzen einander näherstehen als der mittlere Teil des Horns (vgl. Tafel II, Abb. 9). In einem Fall wurde sogar ein Gehörn eines älteren Steinbocks gefunden, bei dem sich die Hornspitzen berühren.

14. DER EINFLUSS DES GEHÖRNES AUF DEN SCHÄDEL

Während früher die Anschauung im Vordergrund stand, daß das Horn ein Auswuchs des Skeletts und damit seine Form wesentlich vom Skelett abhängig sei, ist man heute nahezu allgemein von dem morphogenetischen Primat des Horns gegenüber dem Skelett überzeugt, d. h. das Horn beeinflußt in seiner Entwicklung und durch seine Entwicklung die Schädelform, es wird aber vom Skelett aus in seiner Form nicht beeinflußt.

Der Einfluß der Hornbildung auf das Skelett ist ein dreifacher. Der auffälligste Einfluß besteht in der Entwicklung eines besonderen Verbindungsstückes, des Hornzapfens. Außerdem beeinflußt das Horn die Struktur der Oberfläche des Schädels und in gewissem Grade bei verschiedenen Arten in verschiedenem Maße die Gesamtform des Schädels.

Der Hornzapfen paßt sich in seiner Form dem Horn an. Er gibt in einfacherer Weise die Form des basalen Teiles des Horns wieder. Der knöcherne Hornzapfen, der beim Stein-

bock wie bei allen Caprinen hohl, d. h. mit Lufträumen erfüllt ist, nimmt in seiner Länge nur einen verhältnismäßig kleinen Teil des Horns ein, bei jugendlichen Tieren etwa die Hälfte, bei älteren nicht über ein Drittel der gesamten Länge des Horns. Bei alten Böcken erreicht der Hornzapfen eine Länge von etwa 40 cm. Im Querschnitt der Form des Hornzapfens finden wir die gleichen Veränderungen, wie im Querschnitt des Horns selbst. Die Spitze ist nur bei jugendlichen Tieren von kreisförmigem Querschnitt, bei älteren Tieren ist der Spitzenteil des Horns stark seitlich abgeplattet. Diese seitliche Abplattung findet sich noch in der Basis des Hornzapfens zwei- bis dreijähriger Böcke. Unter dem Einfluß der Bildung der Hornknoten nimmt von diesem Alter an auch der Hornzapfen einen dreieckigen Querschnitt an, in höherem Alter wird die Basis des Hornzapfens dann immer runder und erreicht bei alten Tieren schließlich annähernd kreisförmigen Querschnitt. Die drei hauptsächlichen Querschnittformen, abgeplattet, dreieckig, kreisförmig, findet man regelmäßig in den Hornzapfen aller älteren Steinböcke.

Die Oberfläche der Hornzapfen ist glatt und weist keine Längsfurchen auf, wie sie etwa bei Rindern und Säbelantilopen in auffälliger Weise vorkommen.

Die individuellen Unterschiede in der Form der knöchernen Hornzapfen sind unerheblich und weniger charakteristisch. Die Form des Hornzapfens ist einheitlich für alle Steinböcke. Es ist daher unmöglich, an der Form und Richtung des Hornzapfens einzelne Arten und Rassen zu unterscheiden.

Daß Form und Aufbau des Gehörnes den Schädel wesentlich beeinflussen, ist längst bekannt. Die starke Entwicklung der Orbita und überhaupt des mittleren Teiles des Schädels bei allen Ziegen und Schafen hängt ja zweifellos zusammen mit der starken Entwicklung des Gehörnes bei diesen Formen. Bisher ist es aber nicht gelungen, innerhalb einer Art Beziehungen zwischen Unterschieden der Hornform und Schädelmerkmalen nachzuweisen.

In mehreren Arbeiten hat Duerst den Einfluß verschiedener Größe und Richtung des Horns auf den Schädel nachzuweisen und zu berechnen versucht und ist zu dem Ergebnis gekommen, daß Rassenunterschiede bei domestizierten Rindern verursacht sind durch Unterschiede in den Hörnern. Wie weit diese Einflüsse zur Rassenbestimmung brauchbar sind, ist noch umstritten. Bei der großen Verschiedenheit der Form des Gehörnes der Steinböcke war aber zu versuchen, ob sich ein Einfluß dieser Unterschiede auf die Schädelform nachweisen läßt. Dabei war freilich zu berücksichtigen, daß der Schädel der Rinder an und für sich sehr plastisch ist und zu Abweichungen neigt, während die Schädelform aller Ziegen und auch der Steinböcke sehr einheitlich ist. Eine Untersuchung der Schädel des gesamten Materials ließ zunächst irgendwelche Unterschiede in der Schädelform im Zusammenhang mit dem Gehörn nicht erkennen. Ich habe daraufhin versucht, Zusammenhänge zwischen den hauptsächlichsten Dimensionen des Schädels und des Gehörnes festzustellen. Wenn ein Einfluß des Gehörnes nachweisbar war, so mußte er zunächst in einfachen Formveränderungen gesucht werden. Es konnte nach früheren, an Rindern gemachten Erfahrungen erwartet werden, daß besonders weit ausladende, breite Gehörne eine Verbreiterung des Schädels zur Folge haben, daß besondere Länge des Horns auf die Länge des Schädels von Einfluß sind. Ich habe daher Länge und Breite des Schädels mit Länge und Auslage des Gehörnes verglichen.

Nach Messung an 46 vollständigen Schädeln von ausgewachsenen Steinböcken mißt die Schädellänge durchschnittlich 295 mm und schwankt zwischen 257 und 325 mm; das sind allerdings extreme, selten vorkommende Grenzwerte. Die meisten Steinbockschädel sind zwischen 290 und 310 mm lang. Eine Zunahme der Schädellänge mit dem Alter ist festzustellen. Bei vier- bis sechsjährigen Steinböcken schwankt die Schädellänge zwischen 280 und 300 mm, bei sieben- bis neunjährigen zwischen 290 und 310 mm, bei zehnjährigen und älteren Tieren zwischen 290 und 315 mm. Dieser Zuwachs ist wohl vorwiegend durch Vergrößerung des Hinterhauptes, durch Verknöcherung der Sehnen der Halsmuskeln zu erklären. Eine Korrelation zwischen Schädellänge und Höhe oder Länge des Gehörnes besteht nicht. Die Schwankungen in der Größe des Kopfes sind ja an und für sich gering. Wenn man von den Altersveränderungen absieht, so kann ein großes und weit nach hinten reichendes Gehörn auf sehr kleinen wie auf sehr langen Schädeln sitzen.

Ein gleiches Ergebnis lieferte der Versuch, die Auslage des Gehörnes mit der Schädelbreite in Beziehung zu setzen. Nach Messungen an 83 Schädeln erwachsener Steinböcke ist der Schädel im Mittel 160 mm breit. Gemessen wurde die größte Breite des Schädels zwischen den Orbiten. Die Schwankung ist für die meisten Schädel zwischen 150 und 165 mm, in extremen Fällen 142 und 174 mm. Eine unerhebliche Alterszunahme ist auch hier festzustellen. Die Alterszunahme kann durch Skelettzuwachs an den Rändern der Orbita erklärt werden, ein Vorgang, der bei älteren Huftieren fast regelmäßig beobachtet werden kann.

Die Breite des Schädels wurde in Beziehung gesetzt zur Auslage des Gehörnes. Das Ergebnis dieser Untersuchung ist aus der Korrelationstabelle 8 zu ersehen. Es besteht demnach kein Zusammenhang zwischen der Schädelbreite und der Auslage des Gehörnes.

Der Einfluß des Horns auf die Oberfläche des Schädels ist beim Steinbock verhältnismäßig gering. Zur Ausbildung von knöchernen Zubildungen, wie sie bei senilen Rindern beobachtet wurde, kommt es hier nie. Auf den Einfluß, den die Bildung der Hornknoten ausübt, ist schon an anderer Stelle hingewiesen worden.

15. DIE VARIABILITÄT DER HORNFORM

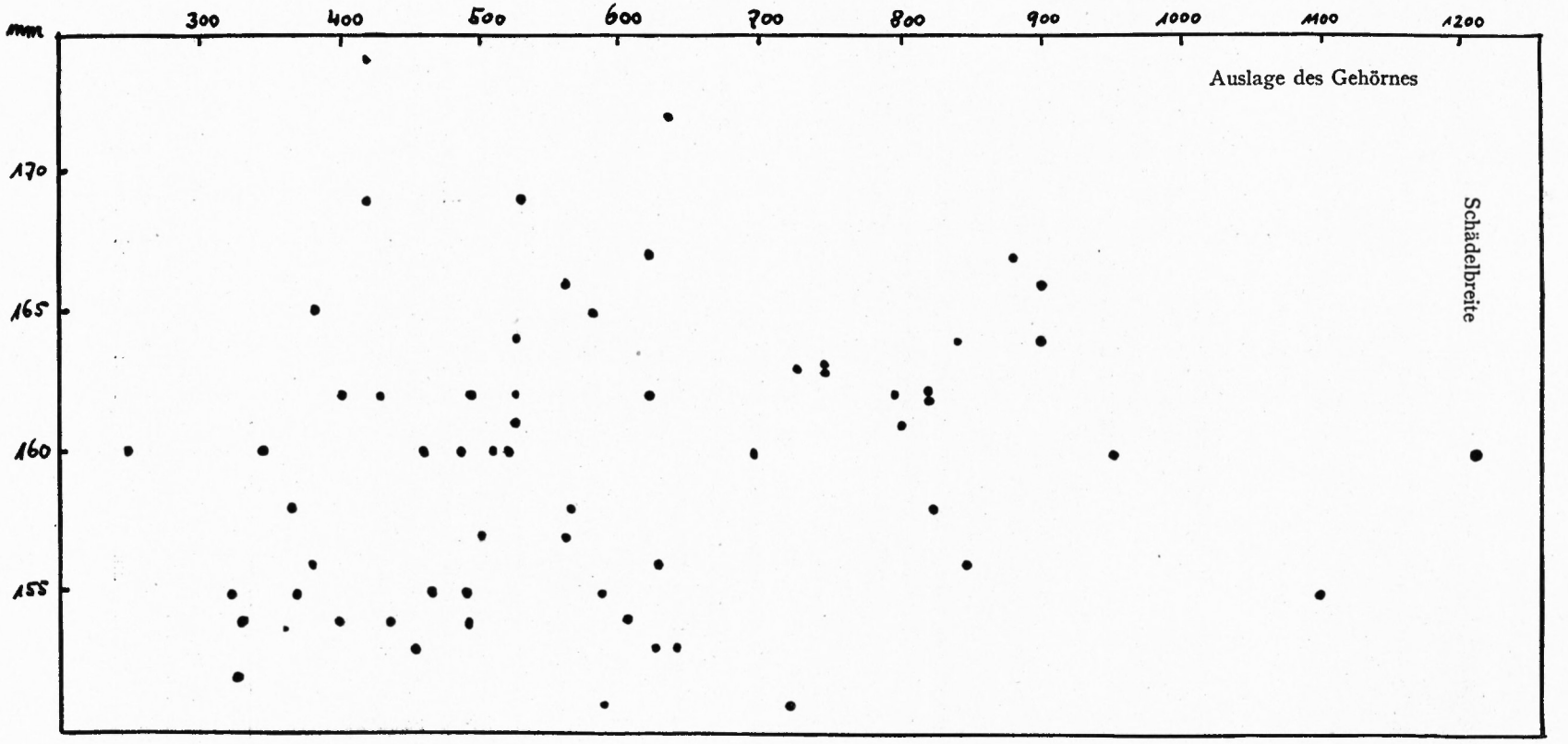
In den vorstehenden Abschnitten ist versucht worden, die Entwicklung der Elemente der Hornform im einzelnen zu verfolgen und durch diese Betrachtungsweise den Aufbau des Gehörnes verständlich zu machen. Dieser analytischen Untersuchungsmethode hat nun eine synthetische Betrachtung zu folgen. Zunächst ist die Frage zu prüfen, in welcher Weise und in welchem Maße die Entwicklung der einzelnen Formelemente zusammenwirkt bei der Entstehung der großen Formverschiedenheit, die zwischen den einzelnen Gehörnen einer Art oder einer Rasse bestehen.

Es zeigt sich, daß an der Entwicklung der Gesamtform des Gehörnes die einzelnen Formelemente in sehr verschiedenem Maß beteiligt sind.

Die Größe und die Gesamtform des Horns wird durch die Wachstumsgeschwindigkeit, die Unterschiede im Höhenwachstum, ausschlaggebend beeinflußt. Unterschiede in

Korrelationstabelle 8

Beziehung zwischen Auslage des Gehörnes und Schädelbreite



der Größe des Gehörnes ergeben sich nicht nur nach dem Alter. Die Feststellung, daß die Wachstumsgeschwindigkeit im Höhenwachstum bei einzelnen Tieren sehr verschieden groß ist, macht bedeutende Form- und Größenunterschiede verständlich. Es konnte festgestellt werden, daß einzelne Tiere eine doppelt so große Wachstumsintensität aufweisen wie andere. Da die Entwicklung der einzelnen Formelemente des Gehörnes unabhängig von der anderer Elemente vor sich geht, kommt dieser Unterschied in der Wachstumsintensität in manchen Fällen verstärkt, in anderen vermindert zur Geltung.

Für die Entwicklung der Gesamtform sind die Veränderungen des Querschnitts des Horns von untergeordneter Bedeutung. Der Gesamteindruck eines gedrungenen oder eines schlanken Gehörnes wird nur zum kleinen Teil durch die Unterschiede in der Stärke des Horns, zu einem weit größeren Teil durch die absolute Länge und durch die Windung bedingt. Von untergeordneter Bedeutung sind auch die Unterschiede in der Entwicklung der Hornknoten. Regelmäßig angeordnete und wohlausgeprägte Hornknoten geben dem Gesamtgehörn ein harmonisches Gepräge, sind aber doch in der Regel nicht in der Lage, den Gesamteindruck des Gehörnes wesentlich zu verschieben.

Die größten Formunterschiede sind bedingt durch die Schwankungen in der Krümmung des Horns. Hohe Gehörne entstehen, wenn der Radius des Hornbogens verhältnismäßig groß ist oder wenn der Übergang von der stärkeren Biegung des Horns der Jugendjahre in die flachere der späteren Jahre frühzeitig erfolgt. Niedrige Gehörne kommen umgekehrt dann zustande, wenn die starke Biegung der ersten Lebensjahre verhältnismäßig lange anhält und der basale Teil des Horns sich wenig streckt. Die Höhe des Gesamtgehörnes ist demnach in der Hauptsache abhängig von zwei Komponenten, von der Wachstumsgeschwindigkeit des Horns und von seiner Biegung.

In ähnlicher Weise wird die Breite des Gehörnes hauptsächlich durch zwei Komponenten bestimmt: den Einpflanzungswinkel des Horns auf dem Schädel und die Höhe der Schraubenwindung des Horns in seiner Entwicklung vom dritten Lebensjahr an. Hohe Schraubengänge bedingen ein breites, weit ausgelagertes, niedere Schraubengänge ein schmales Gehörn. Die Unterschiede, die in der Gesamtform des Gehörnes vorkommen können, sind an Hand von Photographien einiger extrem ausgebildeter Gehörne verständlicher als durch eine Beschreibung zu erläutern (Tafel II, Abb. 7–11).

Die Höhe des gesamten Gehörnes kann durch Messungen nicht festgelegt werden. Es besteht keine Möglichkeit, hier exakte Vergleiche zu ziehen. Dagegen ist das für die Beurteilung der Breite des Gehörnes einfacher. Hier steht uns ein leichtverständliches Maß zur Verfügung: die Auslage des Gehörnes oder die Entfernung zwischen den beiden Hornspitzen.

Tabelle 9. Auslage des Gehörnes

Alter . . . . . Jahre	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Zahl der Gehörne	2	2	3	2	6	8	12	17	18	12	5	5	3	2
Mittelwert . . . . . mm	67,5	109,5	121,6	217,5	217,3	290,1	400,8	428,2	576,8	689,2	855,4	587,0	831,7	590
Maximum . . . . . mm	71	125	154	220	379	344	775	712	847	955	1210	880	900	620
Minimum . . . . . mm	64	94	58	215	0	218	110	250	365	455	580	400	695	560

Das Ergebnis der Messungen von 97 vollständigen Gehörnen ist in der nebenstehenden Tabelle zusammengefaßt. Die Auslage des Steinbockgehörnes schwankt demnach in außerordentlich weiten Grenzen. Die größte festgestellte Auslage bei einem zehnjährigen Bock betrug über 120 cm, während die geringste Auslage bei einem immerhin vierjährigen gleich Null war, d. h. die beiden Spitzen des Gehörnes stießen zusammen. In der Entwicklung der Breite des Gehörnes sind natürlich recht deutliche Altersunterschiede erkennbar. Doch ist es nicht so, daß die ältesten Tiere auch die größten und die am meisten ausladenden Gehörne haben. Wir finden die höchsten Werte bei zehnjährigen Tieren, während später die Größe des Gehörnes abnimmt. Der Grund dafür ist darin zu sehen, daß die Abnützung der Hornspitze größer ist als der Zuwachs an Horn an der Basis. In allen Altersstufen bestehen sehr große individuelle Schwankungen in der Breite des Gehörnes, die natürlich absolut zunehmen mit der Altersvergrößerung des gesamten Gehörnes.

Die Variabilität der Horngröße ist im allgemeinen verhältnismäßig gering bei Tieren bis zum sechsten Lebensjahre, bei älteren Gehörnen auffallend größer; das hat seine Ursache nicht allein darin, daß bei absolut größeren Formen Unterschiede stark in Erscheinung treten. Zu einem Teil ist der Grund dieser Unterschiede in der Variabilität darin zu suchen, daß bestimmte Entwicklungsrichtungen einzelner Formelemente sich erst von einem gewissen Alter an geltend machen. Es soll hier nur verwiesen werden auf die schon besprochenen Veränderungen in der Krümmung in der Schraubenwindung des Horns und auf Unterschiede in der Form der Oberfläche, besonders der Hornknoten. Zu einem Teil stehen diese Unterschiede in der Variabilität allerdings auch im Zusammenhange mit der Funktion des Horns. Bei kleineren Gehörnen besteht ein verhältnismäßig enger Zusammenhang zwischen der Funktion und der Hornform. Für die Aufgabe des Gehörnes als Angriffs- und Verteidigungswaffe ist die Höhe, die Stärke und die Biegung von Bedeutung. Von jüngeren Tieren wird das Horn ja nicht nur als Stoßwaffe verwendet, sondern auch die Hornspitze wird als Angriffswaffe benützt. Es ist zweckmäßig, daß die Hornspitze weder stark nach einwärts, noch zu sehr nach der Seite gerichtet ist. Im ersten Falle ist ihre Verwendbarkeit beschränkt, während eine stark nach seitwärts gerichtete Hornspitze Angriffen gegenüber zu wenig geschützt ist. Entsprechend diesen Anforderungen der Funktion ist das Horn bei jüngeren Tieren mit kleineren Gehörnen recht einheitlich geformt. Und diese Einheitlichkeit erstreckt sich nicht nur über eine Rasse oder eine Art, sondern darüber hinaus auf die gesamten Steinböcke, Ziegen und Schafe. Ganz anders sind die Beziehungen zwischen Funktion und Form des Gehörnes bei älteren Tieren. Hier wirkt das Gehörn ausschließlich als Stoßwaffe, und sein Wert beruht in erster Linie auf seinem Gewicht. Verschiedenartige Verwendung des Gehörnes im Kampf verbietet schon das im Verhältnis zur Größe des Tieres ungeheuere Gewicht des Gehörnes. Da für die Wirkung im Kampf allein das Gewicht des Gehörnes von Bedeutung ist, ist die Ausbildung der Form nebensächlich. Wir finden daher nicht nur bei den Steinböcken, sondern bei allen großhörnigen Formen der Boviden eine große Variabilität des Gehörnes der älteren Tiere. Der Unterschied in der Form und Größe des Gehörnes kann demnach niemals durch Berücksichtigung eines einzelnen Faktors oder eines einzelnen Entwicklungsgesetzes, sondern nur unter Berücksichtigung sämtlicher Faktoren verstanden und erklärt werden.

16. DAS GEHÖRN DES WEIBLICHEN STEINBOCKS

Gegenüber dem sehr reichlichen Material an männlichen Gehörnen standen mir nur zwölf Gehörne von weiblichen sibirischen Steinböcken der gleichen Herkunft zur Verfügung. Dieses Material gestattet natürlich nicht eingehendere Untersuchungen. Da das Gehörn der weiblichen Tiere sehr viel weniger interessant und sehr viel einfacher gebaut ist, mag es hier anhangsweise besprochen werden.

Für die Altersbestimmung der untersuchten Tiere nach den Zähnen gilt das bei den männlichen Tieren Gesagte. Anders steht es mit der Altersbestimmung nach dem Horn. Auch am Horn der weiblichen Tiere finden wir Ringe, die zur Altersbestimmung herangezogen werden können. Diese Hornringe sind aber anders zu erklären, als die an den männlichen Gehörnen gefundenen. Sie stehen im Zusammenhang mit der Trächtigkeit und der Säugezeit der Tiere. In ganz entsprechender Weise, wie das vielfach und gründlich für die Kühe der Hausrinder untersucht worden ist, finden wir am Horn der weiblichen Steinböcke Einkerbungen, Wachstumsunterbrechungen, die mit der Zeit des Endes der Trächtigkeit zusammenfallen. Die Ausbildung dieser Hornringe ist wohl noch dadurch verstärkt, daß die Trächtigkeit der Steinböcke regelmäßig in den Winter fällt. Zur Altersbestimmung muß ausgegangen werden von der Annahme, daß die Geiß in der Regel im vierten Jahr das erste Lamm bekommt und dann regelmäßig jährlich einmal wirft. Die Altersbestimmung am Gehörn ist aber bei weiblichen Tieren weniger zuverlässig wie nach den großen Gehörnen der Böcke. Einmal sind die Hornringe bei den weiblichen Tieren weniger deutlich ausgeprägt als die Jahresringe der Böckgehörne. Eine Fehlerquelle für die Altersbestimmung ist auch darin zu sehen, daß durchaus nicht jedes weibliche Tier in jedem Jahr trächtig wird. Es ist daher nur annähernd möglich, auf Grund der Hornringe das Alter einer Geiß zu bestimmen. Die Zahl der Hornringe gibt nur Anhaltspunkte dafür, welches Mindestalter für das betreffende Tier angenommen werden muß. Unter Berücksichtigung des Gebisses und des Gehörnes habe ich das Alter der einzelnen Geißen bestimmt und in der Tabelle 10 zusammengestellt. Da zeigt sich, daß in manchen Fällen ganz erhebliche Unterschiede entstehen, ob das Alter nach dem Gebiß oder nach dem

Tabelle 10. Gehörn der Geiß

Katalog-Nr.	Trächtigkeitsringe	Alter etwa Jahre	Länge des rechten Hornes medial gemessen mm
1133	3	6	212
1152	3	6	241
175	3	6	240
1195	3	6	272
162	4	7	300
173	4	7	275
1158	5	8	270
1161	5	8	294
292	6	9	292
199	7	11	345
1194	8	11	334
1163	10	16	440

Gehörn festgestellt wird. Die älteste untersuchte Geiß, Nr. 1163, zeigt z. B. zehn deutliche Hornringe, was auf ein Alter von wenigstens 13 Jahren schließen läßt. Nach dem Gebiß zu urteilen war dieses Tier, das älteste in dem von mir untersuchten Material überhaupt vorkommende, wenigstens 15 bis 16 Jahre alt.

Das Gehörn der Geiß erreicht ungefähr ein Drittel der Gesamtgröße von dem des männlichen Tieres. Genauere Untersuchung läßt grundsätzlich die gleichen Formelemente und die gleichen Altersveränderungen erkennen, nur sind alle Entwicklungen vereinfacht.

Zur genauen Feststellung des Höhenwuchses in den einzelnen Altersstufen ist das vorliegende Material zu gering. Wie bei den männlichen Tieren ist das Wachstum in den ersten Jahren am größten und nimmt dann langsam ab. Für das erste Jahr kann ein Höhenwachstum von etwa 10 cm, für das zweite Jahr von ungefähr 6 cm angenommen werden. Im vierten und fünften Jahr wächst das Horn noch 3 bis 4 cm, während vom sechsten Jahre an die Höhe des Jahreswuchses ungefähr 2 cm beträgt. Die Wachstumsintensität läßt vom sechsten Jahre bis in hohes Alter nicht nach, so daß alle Altersringe in annähernd gleichem Abstand stehen. Wie die Messungen in der Tabelle 10 zeigen, ist die gesamte Höhe des weiblichen Gehörnes ungefähr 30 cm. Individuelle Schwankungen kommen in ähnlichen Grenzen wie bei den männlichen Tieren vor. Die Einzelheiten der Formen des Horns sind dadurch sehr vereinfacht, daß eine Knotenbildung wie beim männlichen Tier nicht auftritt. Es fehlt der für die männlichen Steinböcke charakteristische Knotenkamm, die Knotenplatte mit ihren Auftreibungen. Der Querschnitt des Horns erfährt grundsätzlich gleiche Veränderungen wie am männlichen Gehörn. Das in den ersten Jahren gebildete Hornstück ist stark seitlich abgeplattet, der Hornquerschnitt wird dann immer rundlicher und erreicht vom achten Jahre an annähernd Kreisform. In der Richtung des Horns, in den Winkeln, die die Basis mit dem Schädel bilden, bestehen keine Geschlechtsunterschiede. Die Krümmung geschieht im selben Sinne, ist aber sehr viel weniger deutlich erkennbar. Die meisten Gehörne von Geißen sind nur wenig gebogen und annähernd gleichmäßig schwach sichelförmig gekrümmt. Wie am männlichen Gehörn wird die Spitze in der Jugend zunächst medial gedreht und richtet sich später nach den Seiten.

Die Gesamtform des Gehörnes der Geißen ist sehr viel unterschiedlicher und unregelmäßiger wie die der männlichen Tiere. Besonders auffallend ist es, daß bei den meisten Gehörnen starke Asymmetrien im Gesamtbau beobachtet werden. Das in der Abbildung wiedergegebene Horn zeigt hier keineswegs besonders abweichende Verhältnisse. Es ist nahezu als Regel anzusehen, daß die beiden Hörner besonders in ihrer Richtung große Unterschiede aufweisen (vgl. Tafel II, Abb. 12).

Diese Unregelmäßigkeit des Gehörns weiblicher Tiere, für das zunächst eine Erklärung zu fehlen scheint, kann auch bei anderen Boviden beobachtet werden, in besonders auffälliger Weise z. B. beim Wisent oder bei Antidorcas. Das sind Arten, bei denen das Gehörn der weiblichen Tiere sehr viel schwächer als das der männlichen ist. Mir scheint diese starke Variabilität des weiblichen Gehörnes ein Zeichen dafür zu sein, daß sich bei diesen Formen das Gehörn der weiblichen Tiere in Rückbildung befindet. Dafür spricht nicht nur, daß bei nahen Verwandten dieser Arten das Gehörn der weiblichen Tiere völlig fehlt, sondern auch die Feststellung, daß bei allen domestizierten Tieren sowohl Rückbildung des Gehörnes der weiblichen Tiere wie Hornlosigkeit nebeneinander, wenn auch nicht genetisch eng verbunden, vorkommen.

BAUGRUNDSÄTZE DES GEHÖRNES DER ZIEGEN

In der vorstehenden Arbeit ist versucht worden, den Aufbau des Gehörnes einer Rasse der Steinböcke zu erklären. Im folgenden soll geprüft werden, inwieweit es möglich ist, die gewonnenen Ergebnisse für die ontogenetische und phylogenetische Entwicklung der größeren systematischen Gruppe, der die untersuchte Population angehört, zu verwerten. Zunächst ist zu untersuchen, wie weit die festgestellten Gesetzmäßigkeiten in der Entwicklung auch für die näheren Verwandten, für die Gruppe der Ziegen, Geltung hat.

Die *Caprinae* sind eine der großen Untergruppen der Boviden, der Cavicornier. Die Boviden stellen bekanntlich eine gut abgrenzbare systematische Gruppe dar. Dagegen ist es bei dieser noch in der Entwicklung befindlichen Ordnung sehr schwierig, die einzelnen Genera oder Arten voneinander abzugrenzen und zu größeren Artverbänden zusammenzufassen. Eine verhältnismäßig geschlossene Gruppe stellt aber die der Ziegen dar. Die charakteristische Form ist die der echten Ziegen, *Capra*, nach denen die Gruppe mit Recht in der Regel benannt wird. Man stellt hierher eine große Anzahl von Gattungen und Arten, die übereinstimmen in dem kräftigen, gedrungenen Körperbau, in der Schädelform, den Eigentümlichkeiten des Gebisses, des Skeletts und auch des Gehörnes. Als ursprünglichste Gruppe werden die Gemsen angesehen, unter denen wohl die eigentlichen Gemsen, die Gebirgsformen, wieder die ältesten Arten sind, das sind die Genera *Nemorrhaedus*, *Capricornis*, *Rupicapra* und *Oreamnos*. Durch verschiedene Eigentümlichkeiten der Körperform, des Schädels, des Haarkleides, sind mit dieser Gruppe eng verbunden die modernen afrikanischen, in der Steppe lebenden Pferdböcke, die Genera *Hippotragus*, *Oryx*, *Addax*, denen nach Ansicht mancher Autoren auch die Kuhantilopen, *Damaliscus*, *Bubalis* und *Connochaetes* anzuschließen sind.

Den Kern der Caprinae stellen die echten Ziegen (*Capra*) dar. Von den beiden Untergattungen oder Formenkreisen kennen wir drei Arten der Ziegen im engeren Sinne, die in Vorderasien und Europa leben oder gelebt haben, und acht Arten oder Rassen der Steinböcke (*Ibex*, *Aegoceros*), die in fast allen Gebirgen der palaearktischen Region vorkommen. Nur lokale Bedeutung haben drei Genera: *Hemitragus*, *Pseudois* und *Ammotragus*. Die beiden letzteren Gattungen verbinden durch manche Merkmale die Ziegen mit den Schafen, einer artenreichen Gruppe, die über die palearktische und nearktische Region verbreitet ist. Von obenerwähnten afrikanischen Steppenformen abgesehen, sind alle Angehörigen dieser Gruppe Bewohner des Gebirges. Die gleiche Lebensweise hat wohl dazu beigetragen, die Einheitlichkeit in vielen Formenmerkmalen zu verstärken.

Zur Unterscheidung der einzelnen Gattungen und Arten ist von jeher die Hornform in erster Linie herangezogen worden. Die Untersuchung der Gehörne dieser verschiedenen Arten zeigt, daß in recht großem Umfange die gleichen Formelemente und Entwicklungsrichtungen, die wir bei der Untersuchung des sibirischen Steinbocks finden konnten, wieder nachzuweisen sind. Der Unterschied in der Hornform scheint zu einem großen Teil durch verschiedene Zusammensetzungen dieser einzelnen Formelemente verursacht zu sein. Es kann daher der Versuch unternommen werden, die Beziehungen zwischen den Rassen und Arten, die noch vielfach unsicher sind, durch einen Vergleich der Gehörne aufzuklären. Bei dieser Untersuchung habe ich in den Vordergrund gestellt die Berücksichti-

gung der Entwicklung der einzelnen Formelemente. In der vorhergehenden Untersuchung war festgestellt worden, daß in der postembryonalen Entwicklung des Horns einer Rasse die morphologischen Einzelheiten bestimmte charakteristische Veränderungen erfahren. Es ist versucht worden, ob die festgestellte ontogenetische Entwicklung in Parallele gesetzt werden kann zu einer phylogenetischen Entwicklung. Es war demnach zu prüfen, wie weit das biogenetische Grundgesetz für die Entwicklung des Gehörnes Verwendung finden kann.

Am Gehörn des sibirischen Steinbocks konnten folgende wesentliche Entwicklungsrichtungen festgestellt werden. Das Höhenwachstum des Horns ist in der Jugend am größten und nimmt mit dem Alter mehr oder weniger regelmäßig ab. Im ersten Jahr wird ein nicht dauerhaftes Jugendhorn gebildet, dessen Querschnitt von der Spitze bis zur Basis annähernd kreisförmig ist. Die Spitze des bleibenden Horns ist stark seitlich abgeplattet. Mit dem Alter nimmt die Breite des Horns zu, und zwar ist die Vorderseite des Horns regelmäßig breiter. Bei sehr alten Tieren wird ein annähernd kreisförmiger Querschnitt erreicht. Das Horn ist zusammengesetzt aus dem Hornstamm und einer an der Vorderseite aufliegenden Hornleiste. Der Querschnitt des Hornstamms ist stets kreisrund und vergrößert sich während des ganzen Wachstums ziemlich gleichmäßig. Die Hornleiste sitzt in der Jugend der Vorderseite des Horns senkrecht auf. Sie biegt sich im zweiten Jahre medial um und legt sich dem Hornstamm an. Eine Verbreiterung dieser Hornleiste ist vom zweiten bis zum vierten Jahr erkennbar; von da an nimmt die Breite der Hornleiste nicht mehr zu. Die Hornknoten des Steinbockgehörns sind Verdickungen dieser Hornleiste. Entsprechend der Lage der Hornleiste ist die Form der Knoten verschieden. Im ersten Jahr sind die Knoten stark nach vorne, wenig nach den Seiten ausgebildet, im zweiten Jahre sind alle Knoten medial höher und breiter als lateral. In späteren Jahren überragen die Knoten die Hornleiste gleichmäßig nach vorne und nach beiden Seiten. Nach dem sechsten Jahre nimmt die Größe der Knoten ab. Die Form der Knoten ist unabhängig von der Form des Hornstamms.

In den ersten Jahren ist das Horn stärker gekrümmt als in hohem Alter. Der Übergang zu einer schwächeren Krümmung erfolgt ziemlich plötzlich am Ende des zweiten Jahres. Neben dieser Biegung des Horns ist eine doppelte Schraubenwindung festzustellen. In der Jugend ist das Gehörn heteronym gewunden, die Spitze ist noch medial gerichtet. Nach dem zweiten Jahre ändert sich der Sinn der Schraubenwindung zu homonymer Windung, die Spitze des Gehörns wird nun nach der Seite gedreht. Der Querschnitt des Hornzapfens ist bei jugendlichen Tieren seitlich stark abgeplattet, wird später dreieckig und im Alter rundlich.

Diese Veränderungen im Laufe der Entwicklung lassen sich auch bei anderen Rassen und Arten nachweisen, nur treten die einzelnen Veränderungen nicht zum gleichen Zeitpunkt ein. Bezüglich der einzelnen Merkmale können wir die verschiedenen Arten als mehr oder weniger fortgeschritten auffassen. Als ursprüngliche Charaktere haben wir anzusehen die Formeigentümlichkeiten, die beim sibirischen Steinbock ontogenetisch frühzeitig beobachtet werden, bei der untersuchten Form lang erhalten bleiben. Als Anzeichen einer fortgeschrittenen Entwicklung sprechen wir das frühzeitige Auftreten von Formeigentümlichkeiten an, die beim sibirischen Steinbock erst in höherem Alter auftreten. Ursprüng-

liche und fortgeschrittene sind demnach mit jugendlichen und Alterserscheinungen gleichzusetzen. Nach den Ergebnissen unserer bisherigen Untersuchungen sind folgende Merkmale als ursprüngliche oder als fortgeschrittene aufzufassen:

1. Höhe

Ursprünglich ist rasches, fortgeschritten geringes Wachstum. In dieser Fassung ist diese Unterscheidung zweifellos sehr anfechtbar. Die Intensität des Wachstums ist ja in hohem Grade von Umwelteinflüssen abhängig. Günstige Lebensbedingungen schaffen allein die Möglichkeit für die Entwicklung großer, schnell wachsender Gehörne. Es ist auch bekannt, daß Kleinwüchsigkeit des Horns abenso ein primitives wie ein sehr fortgeschrittenes Merkmal sein kann, denn wir finden sehr kleine Hörner abenso bei den primitiven wie bei den höchstentwickelten Boviden. Trotzdem läßt sich innerhalb der untersuchten Gruppe auch der Unterschied im Höhenwachstum des Horns verwerten. Es konnte gezeigt werden, daß beim Steinbock in den ersten zehn bis zwölf Jahren, d. h., solange das Tier in seiner Vollkraft steht, jährlich annähernd die gleiche Hornmasse gebildet wird. Ein Unterschied besteht aber trotzdem in der Größe des Horns insofern, als in den ersten Jahren lange, schlanke Hornstücke, in späteren Jahren gedrungene, kurze Hornstücke gebildet werden. Unter der Voraussetzung, daß die gleiche Hornmasse produziert wird, ist demnach das Längenwachstum des Horns in einem hohen Maß unabhängig von Umwelteinflüssen. Man kann daher innerhalb einer im übrigen einheitlichen Gruppe recht wohl ein langes, gestrecktes, schlankes Horn als ein ursprüngliches, ein kurzes, gedrungenes Horn als ein fortgeschrittenes Merkmal auffassen.

2. Querschnitt

Die ursprünglichste auftretende Querschnittsform ist kreisrund, beim Steinbock am Jugendhorn noch nachzuweisen. Die Form des Jugendhorns deutet wohl auf die ursprüngliche Abstammung der Gruppe zurück, denn alle primitiven Boviden haben kleine Hörner von kreisrundem Querschnitt. Bei der Gruppe der Ziegen trifft das noch für die primitivsten Gattungen, die Gemsen, zu. Innerhalb der näheren Verwandten gilt als ursprüngliches Merkmal seitliche starke Abplattung, fortgeschrittener ist dreieckige oder ovale Hornform. Das Ende der Entwicklung ist durch kreisrunden Querschnitt gekennzeichnet. Eine gewisse Schwierigkeit bei der Beurteilung ergibt sich dadurch, daß sowohl am Anfang wie am Ende der ganzen Entwicklung die gleiche Form, der kreisrunde Querschnitt, auftritt.

3. Hornknoten

Senkrechtes Aufsitzen eines Knotenkammes an der frontalen Seite des Hornes ist ein jugendliches oder ursprüngliches Merkmal. Schräge Auflage eines Hornbandes, medial stärker ausgebildet wie lateral, ist als Zeichen fortgeschrittener Entwicklung anzusehen, weitere Stufen dieser Entwicklungsreihe sind: gleichmäßig der Frontalseite des Horns aufgelegtes Hornband; das Ende der Entwicklung des Hornbandes führt zu Auflösung und nicht mehr erkennbarer Verschmelzung mit dem Stamm. Die primitivsten Hornknoten sind deutlich höher wie breit und ragen weiter nach vorne wie nach den Seiten. Weiter fortgeschrittene Merkmale des Knotens sind starke Entwicklung an der medialen

Seite, schwächere an der lateralen Seite. Einem mittleren Stand der Entwicklung entspricht gleichmäßig gute Ausbildung der Knoten nach beiden Seiten und nach vorne. Kleine, schwach ausgebildete, kaum angedeutete Knoten sind ein sehr fortgeschrittenes Merkmal. Eine Entwicklungsrichtung ist auch zu erkennen in der Veränderung der Zahl der in einem Jahr gebildeten Knoten. Ursprünglich ist die Bildung eines Hornknotens im Jahr. Das Auftreten von zwei oder gar von mehr Knoten kann als fortgeschritten bezeichnet werden.

4. Richtung des Horns

Unterschiede in der Stellung des Horns zur Sagittalebene, in der Neigung nach rückwärts, sind innerhalb der ganzen Gruppe von untergeordneter Bedeutung. Entwicklungsrichtungen lassen sich hier nicht feststellen. Vielleicht kann die steile Stellung des Horns als ein Charakteristikum der ganzen Gruppe angesehen werden. Unbedeutend sind auch die Veränderungen in der seitlichen Stellung der Hörner. Wir haben hier parallel stehende Hörner als ein primitives Merkmal, Divergenz als fortgeschrittener aufzufassen. In der Biegung der Hörner sind drei Entwicklungsstufen denkbar. Als ursprünglichste Entwicklungsstufe, enge, gleichmäßige Windung; als fortgeschrittener die beim sibirischen Steinbock festgestellte Biegung, verstärkt in der Jugend, schwächer in höherem Alter; als letzte Entwicklungsstufe hat man gleichmäßige, weite Windung anzusehen. Für die Beurteilung der einzelnen Formen ist dieses Merkmal von untergeordneter Bedeutung, weil es praktisch in der Regel nicht möglich sein kann, bei gleichmäßiger Windung zu unterscheiden, ob es sich um sehr ursprüngliche oder sehr fortgeschrittene Biegung handelt. Bezüglich der Schraubenwindung des Gehörnes ist als ursprüngliches Merkmal innerhalb der Gruppe die heteronyme Windung, die Richtung der Spitze nach der Mediale zu, aufzufassen, als fortgeschritten die homonyme Windung, die Drehung der Spitze nach der Seite.

Aus diesen Stufen der Entwicklungsrichtungen der einzelnen Formelemente können die Formen der Gehörne aller Steinböcke und Ziegen erklärt werden. Dabei ist immer zu berücksichtigen, daß der Wert der einzelnen Merkmale verschieden groß ist. Im folgenden ist versucht, das Gehörn der einzelnen Arten unter Berücksichtigung der festgestellten Merkmale zu analysieren.

18. DIE GEHÖRNE DER EINZELNEN ARTEN DES GENUS *CAPRA*

Zwischen den einzelnen Lokalformen und Rassen des sibirischen Steinbocks, dessen geographische Verbreitung je sehr groß ist, bestehen am Gehörn keine wesentlichen Unterschiede. Die große individuelle Variabilität, die an dem Material aus dem Tien-schan festgestellt wurde, ist auch bei den anderen Lokalformen immer wieder zu finden. Die einzigen überhaupt vorkommenden Unterschiede sind solche der absoluten Größe. Es gibt sehr großhörnige Formen neben solchen mit kleineren Gehörnen. Es ist aber nicht möglich, auf Grund von Größenunterschieden einzelne Rassen abzugrenzen oder zu unterscheiden.

In der Form des Gehörnes steht dem sibirischen Steinbock am nächsten der Alpensteinbock, *C. ibex*. In der Größe und in der Gesamterscheinung des Gehörnes stimmen die beiden Arten in der Hauptsache überein. Ein Unterschied in der Krümmung gilt für die meisten Angehörigen der beiden Arten. Die starke Biegung des jugendlichen Horns wird beim Alpensteinbock schon sehr früh, in der Regel schon im ersten Jahre verlassen, so daß ältere Gehörne fast ganz gleichmäßig gebogen erscheinen. Die für die Gehörne sibirischer Steinböcke charakteristischen Haken der Spitze fehlen bei den meisten Alpensteinböcken. Es gibt allerdings Tiere, die in dieser Beziehung Übergänge darstellen, so daß der Unterschied in der Krümmung als sicheres Unterscheidungsmerkmal nicht gewertet werden darf. Da die jugendliche Krümmung des Horns beim Alpensteinbock früher verlassen wird, müssen wir diese Art gegenüber der sibirischen als in dieser Beziehung fortgeschrittener ansehen. Ein zweiter Unterschied betrifft die Form der Knoten. Beim Alpensteinbock sind die einzelnen Hornknoten während des größten Teils der Wachstumszeit unsymmetrisch; die Knoten sind medial deutlich stärker ausgebildet als lateral. Das ist ein Charakter, der beim sibirischen Steinbock nur in den im ersten Lebensjahr gebildeten Hornknoten gefunden wird. Symmetrisch nach beiden Seiten des Horns ausgebildete Knoten findet man nur an der Basis sehr alter Gehörne des Alpensteinbocks. Bezüglich der Form der Hornknoten ist demnach der Alpensteinbock ursprünglicher wie der sibirische. Dieser Ausbildung der Knoten entsprechend ist auch die Hornleiste an der Frontalseite des Gehörnes beim Alpensteinbock bis in hohes Alter an der medialen Seite wesentlich schärfer begrenzt. In den Altersveränderungen im Querschnitt des Hornstammes bestehen dagegen keine Unterschiede zwischen den beiden Arten. Beim Alpensteinbock werden wie beim sibirischen in der Regel jährlich zwei Knoten gebildet. Abweichungen nach oben und unten kommen annähernd in der gleichen Häufigkeit vor.

Verschiedene Merkmale kennzeichnen den arabischen und ägyptischen Steinbock, *C. nubiana*, als eine ursprünglichere Form. In Biegung und Schraubenwindung des Gehörns stimmt diese Art überein mit der sibirischen Form. Deutliche Unterschiede bestehen aber im Querschnitt des Horns, der auch in hohem Alter niemals die Kreisform erreicht. Das Horn des arabischen Steinbocks ist in allen Altersstufen deutlich seitlich abgeplattet. Die Zahl der Knoten, die in einem Jahr gebildet werden, ist beim arabischen Steinbock mit großer Regelmäßigkeit zwei. Abweichungen von dieser Zahl sind sehr selten. Die Form der Knoten ist während des ganzen Lebens sehr einheitlich. Alle Knoten sind medial höher und deutlicher entwickelt wie lateral. Auch die Hornplatte ist medial schärfer begrenzt. Die Gehörne der arabischen Steinböcke sind im allgemeinen erheblich kleiner als die der beiden vorher beschriebenen Arten. Noch mehr fällt aber der schlanke Bau des ganzen Gehörnes auf. In jedem einzelnen Jahr wird daher beim arabischen Steinbock ein langer schmales Hornstück gebildet, das allerdings absolut hinter der von europäischen oder sibirischen Steinböcken gebildeten Hornlänge zurückbleibt. Auch bezüglich des Höhenwachstums hat man wohl die arabische Art als ursprünglich anzusehen.

Brauchbares Material von abessinischen Steinböcken, *C. walie*, habe ich nicht untersuchen können.

Eine ziemlich ursprüngliche Form ist auch der spanische Steinbock, *C. pyrenaica*. Das Horn dieser Form ist zwar nicht so stark abgeplattet wie das der arabischen Form, aber auch beim spanischen Steinbock wird kreisförmiger Querschnitt des Horns in der

Regel erst in hohem Alter erreicht. Die Hornknoten sind wie beim arabischen Steinbock stets medial schärfer begrenzt wie lateral. Ein wesentlicher Unterschied von den früher besprochenen Formen besteht in der Windung des Gehörnes, die als sehr ursprünglich anzusehen ist. Die heteronyme Schraubenwindung, die wir bei den früher besprochenen Formen als Jugendcharakter kennengelernt haben, bleibt beim spanischen Steinbock während der ganzen Entwicklung des Gehörnes erhalten. Die Spitzen des Gehörnes sind nach innen gedreht.

Dem sibirischen Steinbock steht der kaukasische, *C. severtzowi*, in seiner Gehörnform nahe. In der Biegung und Schraubenwindung, wie in der Ausbildung der Einzelheiten des Aufbaus besteht fast vollständige Übereinstimmung. Nur scheint der kaukasische Steinbock in den Veränderungen des Hornquerschnittes und der Knoten fortgeschrittener. Der Querschnitt des Horns der westkaukasischen Form ist schon vom sechsten bis achten Jahr an fast kreisförmig. Die starke Ausbildung der Hornknoten, die beim sibirischen Steinbock bis zum zehnten Jahr erhalten bleibt, wird ebenfalls beim westkaukasischen Steinbock schon etwa im sechsten Jahr verlassen. An dem von älteren Tieren gebildeten Horn finden sich nur noch kleine Wülste, die in ihrer Form den von senilen sibirischen Steinböcken gebildeten Knoten entsprechen. Auch die frontale Hornplatte wird schon vom achten Jahr an undeutlich erkennbar. Bei im übrigen übereinstimmender Hornform zeigt demnach der westkaukasische Steinbock in zwei wesentlichen Merkmalen fortgeschrittenere Eigentümlichkeiten.

Die von dieser Art eingeschlagene Entwicklungsrichtung wird weiter fortgesetzt von der ostkaukasischen Form, *C. caucasica*. Bei dieser Form werden deutlich erkennbare Knoten nur noch in den ersten drei Lebensjahren gebildet. Später findet man nur noch schwache, oft kaum erkennbare Hornwülste. Der Querschnitt des Horns ist schon vom vierten Jahr an kreisförmig. Die Knotenplatte ist nur in dem in der Jugend gebildeten Hornteil erkennbar. Die in den besprochenen Merkmalen sehr fortgeschrittene Form müssen wir aber als ursprünglich bezüglich der Hornwindung ansehen. Die bei den sibirischen Steinböcken nur in den beiden ersten Lebensjahren vorkommende heteronyme Schraubenwindung wird bei der ostkaukasischen Art das ganze Leben hindurch beibehalten. Die Spitzen des Horns bleiben immer nach der Mitte des Gehörns gerichtet. In diesem ursprünglichen Merkmal stimmt die ostkaukasische Art demnach allein überein mit dem spanischen Steinbock, der aber in allen anderen Merkmalen davon scharf getrennt ist.

Die von manchen Autoren von der vorstehenden Art als selbständig abgegrenzte *C. caucasica cylindricornis* stimmt mit jener Form in der Hornwindung vollständig überein. Querschnitt- und Oberflächengestaltung sind noch weiter fortgeschritten. Vom vierten Jahr an, also abgesehen von dem in der Jugend gebildeten Horn, ist der Hornquerschnitt fast vollkommen kreisförmig, Hornknoten sind auch in den ersten Lebensjahren kaum nachweisbar. Die drei kaukasischen Arten stimmen überein im Größenwuchs des Horns. Das Horn der kaukasischen Steinböcke insgesamt ist kurz und gedrungen. Nach den bisherigen Erfahrungen haben wir diese Formen auch in diesem Merkmal als fortgeschritten anzusehen. Bezüglich der Größe steht noch der sibirischen Form am nächsten *C. severtzowi*, während die beiden anderen Arten ein ganz kurzes, gedrungenes Horn aufweisen.

In einer Reihe von Merkmalen läßt sich die von den letztbeschriebenen drei Arten beschrittene Entwicklungsrichtung auch noch über das *genus Capra* hinaus verfolgen. Mit

C. caucasica stimmt in der gesamten Hornform, insbesondere auch in der Windung des Gehörns, *Pseudois* fast vollständig überein. Auch dieses Genus trägt kurze, gedrungene Hörner, die an der Spitze seitlich abgeplattet, im übrigen aber von kreisrundem Querschnitt sind. Die Hornwülste kann man noch andeutungsweise feststellen.

Pseudois stellt eine Übergangsform von den Ziegen zu den Schafen dar (*Ovis*), bei denen die Entwicklung des Gehörnes am meisten fortgeschritten ist. Seitliche Abplattung des Horns wird nur an der Spitze von Schafhörnern gefunden, die fast während des ganzen Lebens einen vollständig oder annähernd kreisförmigen Querschnitt aufweisen. Die Hornwülste der Ziegen kommen bei den Schafen nicht mehr vor. Als fortgeschrittenes Merkmal ist wohl auch der sehr gedrungene, kurze Wuchs der Schafhörner anzusehen.

Nach der Ausbildung des Gehörnes müssen die Ziegen im engeren Sinne (*Capra*) als ursprünglicher angesehen werden wie die Steinböcke. Bei allen Formen ist das Horn schlank und langgestreckt. Stets bleibt das Horn während des ganzen Lebens deutlich seitlich abgeplattet. Der frontale Hornkamm bleibt immer in der ursprünglichen Form erhalten und legt sich nicht um. Wo es überhaupt zur Ausbildung von Hornknoten kommt, wird in jedem Jahr nur ein Knoten gebildet. Bezüglich der Krümmung gehen die drei Arten des Subgenus in verschiedenen Entwicklungsrichtungen vor.

Ein Vergleich der verschiedenen Arten der Ziegen hat demnach gezeigt, daß Altersveränderungen am Gehörn in allen wesentlichen Merkmalen bei allen Mitgliedern des Genus in gleicher Reihenfolge ablaufen. Nur der Zeitpunkt des Übergangs eines Entwicklungsstadiums in das nächste ist bei den einzelnen Formen verschieden. Die vergleichende Untersuchung des Gehörnes unter Berücksichtigung der einzelnen Formelemente ermöglicht es, die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den einzelnen Lokalformen genauer aufzuklären. Dabei zeigt sich, daß in einer ganzen Reihe von Merkmalen übereinstimmende einzelne Arten primitiv, andere fortgeschritten sind. Als ursprünglichste Formen innerhalb der Gattung sind die Ziegen im engeren Sinne anzusehen, denen sich unter den Steinböcken zunächst die arabische und spanische Form anschließen. Der Alpensteinbock und die sibirische Art stehen im Mittelpunkt der Entwicklungsrichtung, deren Abschluß die kaukasischen Formen bilden, die überleiten zu den Schafen. Wenn die Steinbockarten in dieser Weise angeordnet werden, so soll damit keineswegs gesagt sein, daß man anzunehmen hat, daß nun eine der fortgeschritteneren Formen aus einer der noch vorhandenen ursprünglicheren Formen hervorgegangen sei. Das ist sehr unwahrscheinlich. Die Aufspaltung der Steinböcke in unterscheidbare Arten ist sicherlich vor geologisch nicht allzu langer Zeit vor sich gegangen und im Rahmen der für das Genus gegebenen Entwicklungsmöglichkeiten sind die einzelnen Arten in den einzelnen Merkmalen des Gehörnes verschieden weit fortgeschritten.

Wenn wir uns in dieser Weise die Entwicklung der Steinbockarten vorstellen, dann wird uns auch die Beobachtung verständlich, daß nicht in allen Merkmalen die einzelnen Arten gleichmäßig fortgeschritten oder ursprünglich sind. Wir haben vielmehr Formen kennen gelernt, die neben sehr fortgeschrittenen auch sehr ursprüngliche Merkmale aufgewiesen haben. Ein solcher Fall verdient hier gesonderte Betrachtung. Unter den Steinböcken fallen durch ihre Hornwindung zwei Arten besonders auf, der spanische und der kaukasische Steinbock (*C. caucasica*), die beide übereinstimmend regelmäßig die heteronyme Schraubenwindung des Gehörnes aufweisen, eine Windungsform, die von allen anderen Stein-

böcken nur in der Jugend eingeschlagen und später verlassen wird. Auf Grund dieses Merkmals hat Hilzheimer diese beiden Arten als besondere Untergattung, *Turus*, von den übrigen Steinböcken abgegrenzt. Nach den Ergebnissen der genaueren Untersuchung des Gehörnes scheint mir diese Einteilung unnötig. Es ist ja schon einigermaßen erstaunlich, daß zwei geographisch so weit getrennte Formen einander besonders nahestehen sollen. Genauere Untersuchung zeigt aber, daß auch im Gehörn, dem wesentlichsten Merkmal zur Unterscheidung der Steinbockarten, große Unerschiede zwischen diesen beiden Formen bestehen. Wenn wir von der Schraubenwindung absehen, so ist in allen übrigen Merkmalen, besonders in der Querschnittsform, in der Ausbildung der Hornknoten und des Knotenkammes, im hohen Wuchs, *C. pyrenaica* ein sehr ursprünglicher Steinbock, *C. caucasica* eine sehr fortgeschrittene Art. Es ist daher wohl nicht berechtigt, auf Grund eines einzelnen Merkmals unter Vernachlässigung aller übrigen, die beiden Formen aus der Gruppe der Steinböcke besonders herauszunehmen. Wir haben keinen Grund anzunehmen, daß dem Merkmal der Hornwindung eine größere Bedeutung und größere Zuverlässigkeit zukommt als den anderen Horncharakteren.

Die Untersuchung der Entwicklung des Gehörnes beim sibirischen Steinbock hat es demnach ermöglicht, die verwandtschaftlichen Beziehungen einzelner Arten innerhalb des Genus *Capra* und die Beziehungen der Ziegen und der Schafe aufzuklären. Darüber hinaus bieten die Ergebnisse meiner Untersuchung aber auch noch weitere Anhaltspunkte über die Entstehung der Ziegen und Zusammenhänge mit ursprünglicheren Formen. Das ist durch Verwertung der Beobachtungen am Jugendhorn möglich. Die Beobachtung, daß bei den Ziegen einer Gruppe, die besonders charakterisiert ist durch die stark seitlich abgeplattete Hornspitze, ein Jugendhorn von vollkommen kreisförmigem Querschnitt vorkommt, mußte auffallen. Nichts liegt näher, als diese Erscheinung als eine phylogenetische Reminiszenz zu betrachten. Die Form des Jugendhorns weist uns darauf hin, daß die Vorfahren der Ziegen nicht Tiere mit seitlich abgeplattetem Gehörn, sondern mit kreisrunden Hörnern waren. Das Ergebnis dieser Folgerung stimmt überein mit dem Ergebnis vergleichend morphologischer Untersuchungen an den Gehörnen verschiedener Gattungen von Boviden. Die vergleichende Untersuchung des Gehörnes macht es sehr wahrscheinlich, daß die Ziegen hervorgegangen sind aus der in zahlreichen Merkmalen ursprünglichen, aber auch in vielen Eigentümlichkeiten mit den Ziegen übereinstimmenden Gruppe der Gemsen. Sämtliche Angehörige dieser Gruppe, die ja ebenfalls die Gebirge der arktischen Region bevölkert, haben ursprünglich kleine schlanke Hörner von kreisrundem Querschnitt. Es ist daher auch auf Grund der Untersuchung der Entwicklung des Gehörnes sehr wahrscheinlich, daß die Ziegen aus den Gemsen hervorgegangen sind. Mit vollständiger Sicherheit läßt sich das aber nicht behaupten, da es auch noch andere ursprüngliche Boviden mit gleicher Hornform gibt.

19. WELCHEN TAXONOMISCHEN WERT HAT DIE HORNFORM FÜR DIE SYSTEMATIK DER BOVIDEN?

Vom Beginn einer planmäßigen Systematik der Säugetiere an wird das Horn zur Unterscheidung der verschiedenen Gruppen der Huftiere benützt. Vorhandensein und allge-

meine Beschaffenheit des Horns gestatten die Gliederung der Wiederkäuer in Cameliden, Traguliden, Giraffiden, Cerviden und Boviden. Innerhalb dieser Gruppen hat man schon lange versucht, die einzelnen Gattungen und Arten auf Grund der Unterschiede in der Hornform zu unterscheiden. In neuerer Zeit sind sehr begründete Bedenken aufgetaucht, ob das berechtigt war. Ist das Horn doch ein peripheres Organ, das offenbar störenden Umwelteinflüssen in besonders hohem Maße ausgesetzt ist. Zu berücksichtigen ist auch, daß das Horn ein Luxusorgan ist, was schon daraus hervorgeht, daß dieses Organ immer nur dann gebildet wird, wenn dem Körper überschüssige Kräfte zur Verfügung stehen, und daß bei jeder Störung der Gesundheit zuerst die Entwicklung des Horns eingestellt wird. Ist es richtig, ein solches Organ als wesentliches Merkmal der Systematik zu verwenden? Die Ergebnisse der Untersuchungen am Steinbockgehörn können vielleicht diese Frage teilweise beantworten. Die Untersuchung der einzelnen Elemente der Hornform hat gezeigt, daß das Horn in seiner Entwicklung zum Teil von Umwelteinflüssen abhängig ist, in anderen Merkmalen aber eine sehr große Konstanz aufweist, die auch durch die verschiedensten störenden Einflüsse nicht verwischt werden kann.

Von Umweltfaktoren ist es wohl in erster Linie die Ernährung, die die Entwicklung des Gehörnes beeinflußt. Sie macht sich in intensiverem oder schwächerem Wachstum bemerkbar. Die Unterschiede in der Wachstumsgeschwindigkeit können einzelne Formenmerkmale verwischen, bleiben aber ohne jeden Einfluß auf die allermeisten Prinzipien der Formentwicklung. Bei gründlicher Untersuchung ist es möglich, Einflüsse von Störungen der Ernährung am Horn zu erkennen und damit auch auszuscheiden.

Von Einfluß auf die Hornform ist weiterhin die Abnützung des Gehörnes. Dieser Abnützung fällt regelmäßig das Jugendhorn zum Opfer, das darum auch für genauere Untersuchungen unbrauchbar ist. Im übrigen ist die Abnützung der Oberfläche des bleibenden Horns mit großer Sicherheit feststellbar.

Die Entwicklung der Hornform ist weiterhin begrenzt durch die Funktion. Die Untersuchungen haben gezeigt, daß der Einfluß der Funktion auf das Horn verschieden groß ist je nach der absoluten Größe des Gehörnes. Die Funktion gestattet keine starke Variabilität kleiner Hörner, deren Aufgabe als Stichwaffe eindeutig festgelegt ist. Ein kurzes, schlankes, entweder gerades oder wenig gekrümmtes Horn ist die einzige Form, die für kleine Gehörne möglich ist; alle anderen Formen werden als unzweckmäßig ausgeschieden. Bei kleinhörnigen Formen kann daher nie eine Mannigfaltigkeit von Hornformen erwartet werden und die Hornform ist daher unbrauchbar zur Unterscheidung von kleinhörnigen Arten. Die Hornform von allen Boviden mit kleinen Hörnern ist sehr ähnlich, gleich welchen systematischen Gruppen sie auf Grund anderer Merkmale zuzuteilen sind. Ganz anders steht es bezüglich der Formverschiedenheiten bei großen Gehörnen. Große Gehörne werden als Angriffs- und Verteidigungswaffen verwendet. Im Angriff ist dabei vor allem die Masse und das Gewicht ausschlaggebend. Die Form ist von untergeordneter Bedeutung. Grenzen sind der Entwicklung der Hornform fast nur dadurch gesetzt, daß besonders lange, schlanke, weit ausladende Hörner weniger geschützt sind und leicht brechen. Derartige Hornformen kommen daher selten vor. Im übrigen können Arten, die einmal zur Entwicklung großer Gehörne gelangt sind, die verschiedensten Formen im Rahmen des durch das Baumaterial Möglichen wählen, ohne durch die Funktion in der Variabilität beschränkt zu sein. Da die Umwelteinflüsse die Hornform nur wenig beeinträchtigen,

kann man die Formunterschiede am Horn großhörniger Tiere sehr wohl zur Unterscheidung der einzelnen Gattungen und Arten verwenden. Wie die Untersuchung der Steinbockgehörne zeigt, bleiben durch Umwelt, wie durch Funktion ziemlich unbeeinflußt der Querschnitt des Horns, die Oberflächenstruktur und der Charakter der Biegung. Diese Merkmale können daher für größere oder kleinere systematische Gruppen genetisch festgelegt werden.

Die Untersuchungen des Gehörnes zeigen demnach, daß auch ein in extremer Weise peripher gelagertes Organ, das zudem noch zu einem großen Teil nur als eine Luxuseinrichtung anzusehen ist, zuverlässige und brauchbare Merkmale zur systematischen Unterscheidung von Tierformen liefern kann.

LITERATURVERZEICHNIS

1. Antonius, Otto: Über Steinwild. Der Zool. Garten *2*, 95, 1930.
2. Döderlein, Ludwig: Die Abwürfe des zahmen Edelhirsches Hans. Abh. Bayer. Akad. d. Wiss., Math.-naturwiss. Abt. *31*, 1927.
3. Duerst, J. Ulrich: Das Horn der Cavicornia. Denkschr. Schweiz. NaturfGes. *43*, 1926.
4. Fuschlberger: Die Altersbestimmung des Gemswildes nach den Krucken. Wild und Hund Nr. 22, 1918.
5. Hilzheimer, Max: Ziegen. In Brehms Tierleben *13*, 4. Aufl. 1916, Leipzig-Wien.
6. — Untersuchungen über die Ziegen und deren Kreuzungen. Arch. Tierernährg. u. Tierzucht *8*, 323, 1933.
7. Koch, Walter: Untersuchungen über die Entwicklung des Eierstockes der Vögel I. Ztschr. Mikr.-anat. Forsch. 7, 1, 1926.
8. — Desgl. II. Zool. Anz. *71*, 299, 1927.
9. — Über angebliche Anzeichen von Domestikation am Skelett von Rindern. Z. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere 7, 444, 1927.
10. — Über Schädelmerkmale zur Unterscheidung der rezenten Wisentrassen. Bericht d. Internat. Ges. zur Erhaltung des Wisents *2*, 175, 1927.
11. — Zur Entwicklung des Fußskeletts der Wiederkäuer. Anat. Anz. *71*, 273, 1931.
12. — Das Gehörn der Schraubenziege. Zool. Anz. *93*, 275, 1931.
13. — Über Wachstum und Altersveränderungen am Skelett des Wisents. Abh. Bayer. Akad. d. Wiss., Math.-naturwiss. Abt. Suppl.Bd. 1932.
14. — Über die Entwicklung des Gehörns der Ziegen. SitzBer. Ges. Morph. u. Physiol. München *42*, 1, 1933.
15. — Form und Funktion rudimentärer Skeletteile bei Huftieren. Berl. Tierärztl. Wschr. *49*, 196, 1933.
16. Kroon, J, M.: Die Altersbestimmung bei den Haussäugetieren. Hannover 1921.
17. Stroh, G.: Die Altersbestimmung des Gemswildes nach Gebiß und Krucke. Jahresber.d.Inst. f. Jagdkunde *4*, 2, 1919/20.

ERKLÄRUNG DER TAFELN

Tafel I

Abb. 1. Gebiß der etwa 6jährigen Geiß 1163. Fast sämtliche Zähne sind bis auf die Wurzel abgekaut; die Schmelzfalten sind fast völlig verschwunden

Abb. 2. Gehörn eines älteren Steinbockes (4171). Ansicht von rückwärts seitlich. Die im 5. bis 8. Jahre gebildeten Hornteile

Abb. 3. Jugendhorn eines etwa halbjährigen Steinbockes (1878)

Abb. 4. Gehörn eines etwa zehnjährigen Steinbockes, frontal

Abb. 5. Gehörn eines etwa zweijährigen Steinbockes, schräg von vorne

Abb. 6. Das gleiche Gehörn frontal

Tafel II

Abb. 7. Gehörn eines etwa zwölfjährigen Steinbockes (161), schwach gekrümmt

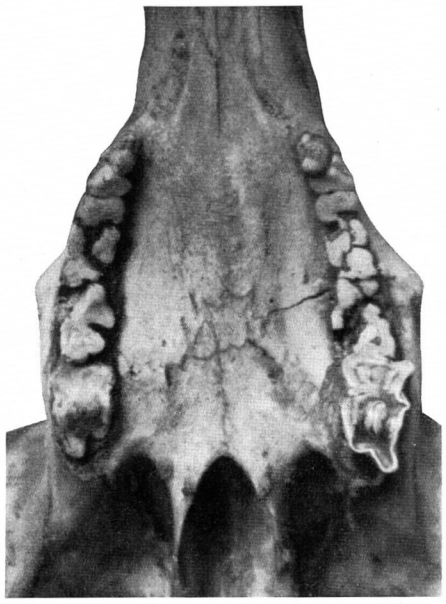
Abb. 8. Gehörn eines etwa zwölfjährigen Steinbockes, das sehr stark und fast gleichmäßig gekrümmt ist

Abb. 9. Gehörn eines elfjährigen Steinbockes (232), bei dem die Schraubenwindung fast vollständig fehlt

Abb. 10. Gehörn eines etwa zwölfjährigen Steinbockes mit besonders hoher Schraubenwindung und weiter Auslage (vgl. Antonius 1). Die Umkehrung des Modus der Schraubenwindung nahe der Spitze ist erkennbar

Abb. 11. Gehörn eines 16jährigen Steinbockes. Die Spitze ist stark abgenutzt. Die Krümmung ist daher gleichmäßig

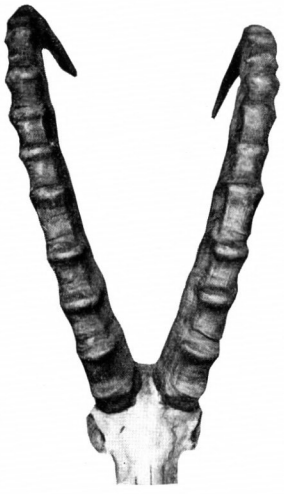
Abb. 12. Gehörn einer etwa 16jährigen Geiß (1163)



1

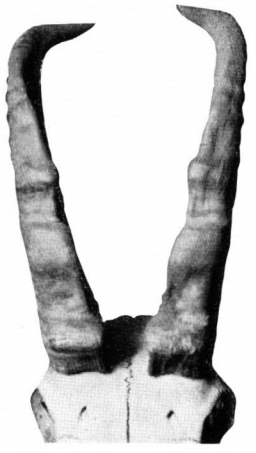
2

3



4

5



6

7

8

9

10

11

12