

# Über die Schläfenregion am Schädel der Vögel und dessen Beziehungen zu dem der Reptilien.

Von

**F. Bittner.**

Hierzu Tafel I.\*)

## Einleitung.

Vorliegende Arbeit hat den Zweck, die Homologie der Schläfenregion der Vögel und Reptilien klarzustellen. Als ein Hauptunterschied, welcher den Vogelschädel gegenüber dem der diapsiden Reptile, speziell dem der Dinosaurier kennzeichnet, wird das Fehlen eines oberen Schläfenbogens und einer oberen Schläfengrube angenommen. Es soll nun untersucht werden, ob sich nicht Spuren dieser letzteren auch beim Vogel nachweisen lassen. Der obere Schläfenbogen bei den Reptilien, spez. Dinosauriern, wird bekanntlich vom Postfrontale und seiner Verbindung mit dem Squamosum gebildet, wobei noch ein Postorbitale als Schaltstück hinzukommen kann. Beim Vogel ist ein dem Hautknochen des Postfrontale des Reptils entsprechender Knochen bis jetzt noch nicht nachgewiesen worden. Nur Parker (26) glaubte, den Postfrontalfortsatz des Vogels als selbständige Bildung nachweisen zu können. Er ließ denselben aber aus knorpeliger Grundlage hervorgehen und stellte ihn dem Sphenoticum der Fische homolog, für das wir bei den Reptilien kein Homologon haben. Es muß nun zunächst die Aufgabe sein, bei verschiedenen Vögeln einen ursprünglich selbständigen Knochen in dem Postfrontalfortsatz zu finden sowie dessen Herkunft aus Knorpelgrundlage oder aus der Haut festzustellen. Was die Selbständigkeit und Zugehörigkeit des postfrontalen Fortsatzes zum Frontale, Alisphenoid, oder Squamosum angeht, so teilten sich bisher die Untersuchungsergebnisse und Meinungen der einzelnen Forscher.

Das Os frontale des Vogels (Fig. I, II, III) ist im Verhältnis zu den beiden anderen Knochen entschieden am größten und beteiligt sich zu fast gleichen Teilen sowohl an der Bildung des Schädeldaches als auch an der der Orbita, indem sich die beiden Teile vorn oben in dem äußerst starken Wulste des supra-orbitalen Randes, in welchem auch der Verknöcherungsprozeß

\*) Die Fig. 1—9 sind Originale. Fig. 10 ist dem Werke von Huene entnommen. Die Bezeichnungen ergeben sich von selbst.

seinen Anfang nimmt, vereinigen. Am lateralen Ende dieses Wulstes nimmt der Postfrontalfortsatz seinen Anfang. Obwohl nun das Frontale im großen und ganzen seine gleiche Form bewahrt, so finden sich doch hinsichtlich seiner Länge und Breite zahlreiche Variationen. Bei den Tagraubvögeln und Papageien bedingt das kurze breite Stirnbein einen in seiner Längsachse verkürzten, gedregungenen Schädel, während das Frontale der Lamellirostres dem Schädel eine lange schlanke Gestalt gibt. In der Medianlinie sieht man bei vielen Arten als Zeichen der ehemaligen Trennung beider Knochen eine mehr oder weniger tiefe Furche verlaufen, so bei den Ardeiden, Eulen, im Gegensatz zum Specht und den Passeres, wo eine Trennungslinie nicht mehr wahrnehmbar ist. Anders bei den Diapsiden: hier stellt das Frontale, das nicht immer paarig sein muß, wie *Lacerta*, *Varanus* und Krokodil zeigen, einen einfachen plattenförmigen Knochen dar, der zur Größe des Schädels als klein bezeichnet werden muß. Ebenso leistet es zur Bildung der Orbita nur einen minimalen Beitrag, während es gleich dem des Vogels mit dem äußeren Rande an das Postfrontale grenzt. Größer erscheint es schon bei den theropoden Dinosauriern, wo es an Größe die andern Deckknochen übertrifft. Die Pars horizontalis ossis frontalis wird bei einigen Arten, z. B. *Phasianus*, *Corvus*, *Eule*, von den Großhirnhemisphären in starkem, konvexem Bogen nach außen vorgewölbt, während die Konvexität bei den Lamellirostres, *Ciconiae*, Ardeiden und Alcediniden nur unbedeutend ist. Zwischen diesen beiden Extremen gibt es natürlich Abstufungen. Die konvexe Seite ist gegenüber der cerebralen mit *Luga cerebrialia* und *impressiones digitatae* versehenen meistens glatt, so bei den Anatidae, *Gallus*, Falconiden, kann aber auch Rauigkeiten aufweisen wie beim Perlhuhn und vielen Bucerotiden, oder gar von einem in der Medianlinie stark prominierenden, unpaaren Höcker gekrönt sein. In dieser Weise sind der Kopf von *Casuarus* und *Numida* (Fig. 3) ausgezeichnet; bei den Hollenhühnern deutet der mit einem Federbusch gezierte Höcker auf eine merkwürdige sexuelle Verschiedenheit hin, indem er sich nur auf dem männlichen Schädel vorfindet. Bei *Buceros* erreicht die Auftreibung nahezu die Größe des Schädels; bei *Hydrocorax* ist sie ungefähr doppelt so groß wie dieser; in diesen Fällen hilft das Nasenbein mit tragen. Das entgegengesetzte Extrem hierzu fand ich bei Albatros. Statt der Höcker befindet sich in der Schädeldecke jederseits eine tiefe Mulde, die nahezu die Fossa temporalis berührt und nach vorn die Orbitaldecke in einem kreisförmigen Loche durchbricht, das nach außen offen ist und einen Längsdurchmesser von 1,4 cm hat. Die Supraorbitalgrube, bestimmt für die Aufnahme der Nasendrüse, findet sich bei allen Tubinaren, Chionidae, Laridae, Spheniscidae, Colymbidae, wenn auch weniger entwickelt. Vermittels der Margines coronalis sagitalis, supraorbitalis, verbindet sich die Pars horizontalis mit den hinlänglich bekannten Knochen; der vierte Rand dagegen

verbreitert sich lateral zum Planum temporale zwecks Anlegung an die Schuppe. Den konkaven vertikalen Teil des Os frontale, der zur Zahl der Bestandteile der hinteren Wand der Orbita gehört, drängen die stets mächtig entwickelten Bulbi mehr oder weniger weit zurück. Die Pars nasalis verbindet sich erst in späteren Entwicklungsstadien mit dem Nasale und Intermaxillare; sie bildet die Decke der Orbita und hat die Tendenz, bald einen dünnen Knochenstab, wie bei *Struthio*, *Anas*, bald einen breiteren Processus zu bilden, wie bei *Rhea*, *Gallus*, *Columba*, *Falco*. Außer den genannten Knochen, mit denen sich das Stirnbein verbindet, sind noch anzuführen: das Sphenoidale, Ethmoidale und Lacrimale.

Die Fortsetzung des orbitalen Teiles des Frontale geschieht am Margo sphenoidalis durch das Alisphenoideum, welches Gadow (10) als Aliheloid bezeichnet, das denn auch als breiter plattenförmiger Knochen den allergrößten Teil der hinteren Augenhöhlenwand bildet. Vielfach nimmt es an der Gestaltung der Fossa temporalis Anteil, mitunter hilft es sogar — nach Gadow (10) — die Fossa glenoidalis für das Quadrat aufbauen. An seiner Wurzel befinden sich die Austrittsöffnungen der Zweige des Trigemini. Die Verbindung der Ala major mit dem Parietale ist jedoch nur einzelnen Arten eigen, da die Squama des Schläfenbeins in den meisten Fällen eine Vereinigung vereitelt. Über das Alisphenoideum des Krokodilschädels herrschen nach einer Zusammenstellung Hoffmanns (1) die verschiedensten Ansichten, aus denen hervorgeht, daß die meisten Autoren, die am vorderen Umfang des Schädels gelegenen Knochenstücke als Alisphenoidea und auch als Orbitosphenoidea ansprechen. Dem widerspricht Hoffmann, indem er ausführt, daß die in Frage kommenden Knochenstücke einerseits bis zum Schädeldach reichen — beim Vogel sind sie durch die Pars orbitalis von diesem geschieden — und andererseits nur Verknöcherungen der häutigen vorderen Begrenzungswand der Schädelkapsel darstellen. Die rückwärts gewandte konvexe Fläche des Vogel-Alisphenoids ist in ziemlicher Ausdehnung vom Os petrosum bedeckt, während die konkave teilweise glatt ist, so bei *Corvus*, *Eule*, teilweise aber zwecks Insertion des *M. orbitomaxillaris* Rauigkeiten aufweist, die sich bei *Loxia* in Form von schlanken, spitzen Fortsätzen zeigen, bei *Porphyrio* in großer Zahl und beträchtlicher Länge auftreten.

Lateral schließt sich an das Alisphenoideum das Os squamosum an, und zwar dergestalt, daß in den meisten Fällen beide Knochen gemeinsam den äußeren Rand der Orbita bilden, von wo aus sich ja das Postfrontale erstreckt. Letztere Funktion kann aber das Squamosum auch allein übernehmen, wie es denn auch im allgemeinen ohne Mitwirkung des Alisphenoids die Fossa glenoidalis für den Quadratkopf herstellt. Über das Squamosum der Reptile, spez. des Krokodils, berichtet Hoffmann (1) wie folgt: „An den Seiten der Occipitalia lateralia liegen die unteren Flächen der nach

hinten und außen ausgezogenen Enden des Squamosum. Der innere Rand verbindet sich oben mit dem der anderen Seite, unten ist er ausgeschnitten und umgibt die eine Seite des Foramen occipitale. Die innere angrenzende Fläche ist konkav und bildet mit dem Basillare den hinteren Teil des Bodens der Hirnhöhle. Die vordere Fläche sieht gegen das Prooticum, während die untere Fläche auf dem Quadratum ruht.“ Konstant am Squamosum ist die Fossa glenoidalis; für uns wichtig ist der nach vorn gerichtete Fortsatz, der als Analogon des Processus zygomaticus des Vogels aufzufassen ist, und der die obere Schläfengrube von außen teilweise umschließt. Hinsichtlich der Nomenklatur wäre zu bemerken, daß Cuvier (3) das Squamosum des Vogels als „temporal“ und Owen (26) als „mastoid“ bezeichnete, was nicht angebracht erscheint. Obwohl die innere Seite des länglichen, schalenförmigen Squamosum als Formbestandteil der lateralen Schädelkapsel konkav ist, so finden sich doch Fälle, wie bei Struthio und Albatros deutlich zu sehen ist, wo auch die äußere Fläche konkav ist, was zumeist mit dadurch bedingt wird, daß vor der Schuppe, und zwar vor dem Quadratum ein mehr oder weniger entwickelter Fortsatz mit verhältnismäßig breiter Ansatzstelle entspringt. Zur weiteren Lokalisation der Squama sei nur noch bemerkt, daß sie über der Paukenhöhle liegt, sich dorsal mit dem Parietale, rückwärts mit dem Occipitale verbindet und bereits in den ersten Tagen mit diesem verschmilzt.

Ein unterer Jochbogen ist bei den Vögeln immer vorhanden; er ist stets geschlossen, begrenzt die Schläfengrube von unten und stellt eine aus Quadrato-jugale und Jugale zusammengesetzte knöcherne Spange von wechselnder Dicke und Länge dar.

Beim Reptil wie bei den Säugern finden wir, daß die einzelnen Knochen durch die verschiedenen Arten von Suturen, die selbst bis ins hohe Alter hinein deutlich erkennbar bleiben, von einander differenziert erscheinen. Anders beim Vogel. Hier verschmelzen die Knochen frühzeitig miteinander und bereits nach dem ersten Lebensjahre ist kaum mehr eine Spur irgendwelcher Naht nachzuweisen. Diese innige Vereinigung der Schädelteile fällt gewöhnlich mit der Zeit zusammen, in welcher der Vogel seine ersten Flugversuche zu unternehmen beginnt. Bis dahin gleicht das junge Knochengewebe beinahe dem der Reptile und Säuger, d. h. es ist ziemlich fest und solide. Mit Beginn der Flugproben tritt nun eine weitere Erscheinung zutage. Innerhalb der Knochen, an der Schädelbasis beginnend, bilden sich Hohlräume, und es ist interessant zu sehen, daß sie bei den Ratiten viel später auftreten als bei den Carinaten. Denn durch die bereits erwähnten unverhältnismäßig großen Auftreibungen des Schädels würden die betreffenden Individuen wie Buceros, Hydrocorax kolossal belästigt werden, — wie denn überhaupt durch dicke kompakte Schädelknochen das Flugvermögen große Beeinträchtigungen erfahren würde — wenn sie nicht durch eine Unmenge größerer,

miteinander kommunizierender Hohlräume erfüllt wären. Die externe wie interne Lamelle der Schädelknochen, als auch der Fortsätze, repräsentiert nur eine ganz dünne Schale, während das Innere mit einer großmaschigen Knochensubstanz erfüllt ist, im Gegensatz zu dem dicken, dichten Balkennetz der Reptile. Diese ausgedehnte Pneumacität ist von großem Nutzen für die Vögel; erstens bewirkt sie eine große Erleichterung des Skelets, und zweitens eine Aufspeicherung von Luft, da die Zellen mit den Luftsäcken in Verbindung stehen. Von dieser Regel finden sich jedoch insofern Ausnahmen, als sich bei *Fulica* und *Podiceps* z. B. die Lamellen der sekundären Knochen des Schädeldaches ohne jedes zwischen sie schiebende Knochengewebe direkt miteinander vereinigen, und nur in dem stärkeren Supraorbitalwulste findet sich spongiöse Substanz in minimaler Menge vor.

Ganz anders wie bisher beschrieben, liegen die Verhältnisse beim Primordialcranium, es sei nur das angeführt, was für diese Arbeit von Interesse ist. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, daß in gewissen Stadien der Schädel aus Knorpel besteht und eine oben offene Gehirnkapsel darstellt, welche sich unmittelbar nach vorn in den interorbitalen und nasalen Teil fortsetzt. Die sekundären Frontalia, Parietalia und Squamosa stellen anfangs einfache Knochenspannen dar. Die Schädeldecke wird fast ausschließlich von einer Bindegewebsmembran geliefert, die in der weiteren Entwicklung zur sagitalen-coronalen Fontanelle wird, und die schließlich durch Wucherung der Frontalia nebst Parietalia ganz verschwindet. Das Schädeldach wird also bei den Vögeln ausschließlich von Deckknochen geliefert. In gewissen Stadien ist die knorpelig vorgebildete Alisphenoidplatte von einer großen Fontanelle durchbrochen. Der Kulminationspunkt in der Entwicklung des Knorpelschädels ist nach Suschkin (36) zur Zeit des Ausschlüpfens aus dem Ei, nach Tonkoff (39) zehn Tage später gegeben, wobei allerdings die verschiedene Bebrütungszeit berücksichtigt werden muß. Obwohl der Schädel in diesem Stadium seine endgültigen Dimensionen bei weitem noch nicht erreicht hat, so ist doch, ausgenommen einige Details, die charakteristische Form hergestellt. Das weitere Wachstum geschieht nun dergestalt, daß der Knorpel, sei es durch enchondrale oder perichondrale Ossifikation, ganz allmählich durch Knochen ersetzt wird, während in den Bindegewebsmembranen Ablagerung von Knochensubstanz stattfindet. An dieser Stelle sei angeführt, daß nach Hoffmann (1) in dem Alisphenoid des Krokodils kein Homologon erblickt werden darf, da die fragliche Knorpelplatte des Vogels bei Krokodilembryonen durch häutige Wände ersetzt wird, in denen Verknöcherungen auftreten; es handelt sich also um sekundäre Gebilde. Über die spezielle Morphologie des Postfrontale finden sich in der Literatur nur wenige Hinweise bei W. K. Parker (27) und P. P. Suschkin (36), während von demselben Knochen des Reptils feststeht, daß er häutigen Ursprungs ist. Seit der

bedeutenden Arbeit des letzteren über den Schädel von *Tinnunculus* sind keine Veröffentlichungen mehr erschienen, die sich mit dem genannten Fortsatze beschäftigt hätten.

Dank der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Dr. Studer war es mir möglich, das reichhaltige Material des Berner Naturhistorischen Museums und zoologischen Universitätsinstitutes untersuchen zu dürfen, in Hinsicht auf das Postfrontale, den Processus zygomaticus und die Fossa temporalis. Die Ergebnisse stellte ich in Tabelle A zusammen; Tabelle B stellt eine Ergänzung von A dar, und sind in jener alle diejenigen Fälle enthalten, die ich in der mir zugänglichen Literatur beschrieben fand. Bei den einzelnen Autoren ist die Nomenklatur des Postfrontale und des Processus zygomaticus durchaus keine einheitliche; es finden sich da die verschiedensten Bezeichnungen. So wird das erstere von Milne Edwards (23) „Apophyse postorbitaire principale“ genannt, während sich bei Suschkin (36) auch die Bezeichnung „Sphenoticum“ findet. Bei Magnus (19) und Selenka (10) in Bronns Klassen und Ordnungen wird der Ausdruck „Processus orbitalis posterior“ angewandt. Garus legt beiden Fortsätzen den Namen „Processus zygomaticus“ bei und Zittel (46) sagt schließlich bei der anatomischen Beschreibung der rezenten Vögel: „Postfrontalia fehlen“. Der letztere Fortsatz heißt bei Milne Edwards (23) „Apophyse postorbitaire accessoire“, bei Magnus (19) „Processus temporalis“. Parker dagegen spricht einfach von einem „Splint-plate of the squamosal“.

Was die Zugehörigkeit des Postfrontalfortsatzes, dessen Selbständigkeit bis dahin noch nicht bewiesen war, zum Frontale, Alisphenoid oder Squamosum betrifft, so gehen auch in diesem Falle die Meinungen und Untersuchungsergebnisse der einzelnen Forscher auseinander. Nach Selenka (10) in Bronns Klassen ist das Postfrontale als eine Bildung des Alisphenoid und Squamosum anzusehen; seltener soll es die Schuppe allein bilden. An einer anderen Stelle desselben zitierten Autors heißt es wiederum: „Zum Stirnbein gehört noch ein anderer Knochen jederseits, der Processus orbitalis posterior“. Hier wird durch die letzten Worte dem Postfrontale ohne eingehendere Untersuchung eine gewisse Selbständigkeit zugesprochen, im Gegensatz zu Suschkin (36): „Die Verknöcherung der Alisphenoidplatte ist breiter geworden und dringt in die Wurzel des Postorbitalfortsatzes ein; ein selbständiges Postfrontale (Sphenoticum) fehlt“. Nicht ganz korrekt drückt sich Magnus (19) aus, indem er folgendes sagt: „Der Processus orbitalis posterior wird von den großen Keilbeinflügeln im Verein mit der Schläfenschuppe gebildet, so bei Anas, Buceiros.“ Dann: „Der an diesem äußeren Rande — gemeint ist die Ala major — sich findende Processus gehört nicht ausschließlich dem Stirnbein an; bei den Eulen, Hühnern und Krähen wird er größtenteils von den großen Flügeln allein gebildet.“ Wie aus der Arbeit von Garus hervorgeht, ist das Postfrontale ausschließlich

ein Produkt der großen Keilbeinflügel. Weiterhin schildert Stan-  
nius (38) die Zusammensetzung des in Frage kommenden Pro-  
cessus aus der Schläfenschuppe und dem Alisphenoid. Wiederholt  
und eingehender indessen hat sich nur Parker mit dem Postfron-  
tale beschäftigt. So führt er in den Philos. Transact. über die  
Entwicklung des Hühnerschädels etwa folgendes aus: Der post-  
frontale Auswuchs der Alisphenoidplatte ist unabhängig von dieser  
und stellt gegen das Ende der Bebrütungszeit eine große Knorpel-  
masse dar. Die postfrontale Verknöcherung sei aber nicht vor-  
handen bei gewissen höheren Typen. Die Ossifikation innerhalb  
des Knorpels beginne erst dann, wenn die der Alisphenoiden be-  
reits abgeschlossen sei. Der zitierte Autor nimmt an, daß diese  
knöchernen „Patches“ — er beobachtete sie bei einem 3 Wochen  
alten Küken — ausgeprägter waren infolge des zurückgebliebenen  
Wachstums des betreffenden Individuums und behauptet, es habe  
den Anschein, als ob das Huhn in bezug auf die getrennte Bildung  
dieser Knochen mit den Knochenfischen und manchen Familien  
ihrer eigenen Klasse übereinstimme. Also seien in dieser und man-  
cher anderen Hinsicht nicht bei den Eidechsen, sondern bei den  
Teleostern die eigentlichen Vorgänger der rezenten Vögel zu suchen,  
da das Postfrontale der Eidechse nur ein postorbitaler, subkutaner  
Knochensplitter sei. Von den weiteren zahlreichen Studien Par-  
kers — soweit in ihnen vorliegendes Thema behandelt wird — ist  
besonders „On the Structure and Developement of the Skull  
in the Ostrich Tribe“ hervorzuheben. Um einer Entstellung des  
Sinnes vorzubeugen, dürfte es wohl angebracht erscheinen, die  
betreffenden Stellen im Wortlaut anzuführen. Es heißt da pag. 129:  
„The alisphenoids are at this stage composed only of one piece;  
the anterior margin is also soft, and so is part of the superoexternal  
angle. Only part however; for here is developed the true  
(ichtyic) „postfrontal“; ist is somewhat like the blade of  
a hatchet, and is a line and a half across.“ Diese Stelle  
hat Bezug auf Rhea, während folgende sich bei Beschreibung  
von *Dinornis robustus* in denselben zitierten Nachrichten  
p. 167 findet: „But this overgrowth of the postfrontal in  
the *Notornis* is, as may be seen by the large oblique  
passages above it, merely a shooting of bone into the  
dense fibrous tissue of the superciliary region, and extends  
nearly an inch from the carthilaginous knob on the alisphenoid,  
which is the true postfrontal.“ Nach meiner Auffassung findet  
sich in diesen Zitaten insofern ein Widerspruch, als Parker zwei  
ganz verschiedene Gebilde als wahre Postfrontalia hinstellt.  
Bezüglich der bereits erwähnten Fossa glenoidalis sagt  
auch Suschkin (36), daß das von Parker Erwähnte einer  
sorgfältigen Nachprüfung bedürfe. Bemerken möchte ich  
noch, daß ich in den angeführten Schriften dieses Autors  
keine Stelle fand, — auch keine Abbildung — die darauf  
hinweist, daß von ihm mikroskopische Schnitte angefertigt

worden seien, auf Grund deren er seine makroskopischen Beobachtungen und Ergebnisse gesichert und gefestigt hätte.

Bevor ich zur speziellen Beschreibung der uns interessierenden Fortsätze übergehe, möchte ich noch kurz die diesbezüglichen Verhältnisse der Reptilreihe erörtern. Das Postfrontale des Krokodils besteht aus einer dicken Platte, von deren unteren Fläche ein Stiel entspringt zur Vereinigung mit dem Jugale und Squamosum. Der mediale Teil der Platte legt sich an das Frontale und Parietale an, der vordere beteiligt sich, ebenso wie der vordere Rand des Stieles, an der Begrenzung der hinteren Augenhöhlenwand. Zwischen der Anlagerung an das Parietale und Squamosum schlägt sich der innere Rand um und bildet einen Teil der äußeren Wand des rundlichen Loches, das vom Dach des Kranium zur Fossa temporalis führt. Bei *Varanus* zieht der hintere Processus des Postfrontale dem Squamosalfortsatz zur Umschließung der Schläfengrube entgegen.

Bei den verschiedenen Familien und Einzelindividuen der Vögel existieren so unendlich viele Variationen bei dem Aufbau des Postfrontale und des Processus zygomaticus, daß ich es der Mühe für wert hielt, näher darauf einzugehen und ihr Verhältnis zu einander und zu dem der Fossa temporalis festzulegen. Zunächst gibt es eine ganze Reihe von Vögeln, bei denen das Postfrontale (Fig. 1 pf.) — groß — *Picus*, *Anas*, *Cygnus olor*, *Brachvogel* — ja sogar mächtig — *Buceros rhinoceros*, *Aquila fulva*, *Albatros* — entwickelt ist; bald ist es breit und dick wie bei *Struthio*, *Anorhinus galeritus*, bald lang und stachelförmig wie bei *Aptenodytes pennanti* oder *Numenius arquatus*, bald verläuft es senkrecht nach unten, oder ist bogenförmig nach vorn oder hinten gewandt. Beim Emu bleibt es das ganze Leben hindurch von den Schädelknochen getrennt und ist bei *Coracias garrulus* lang und breit herabgewachsen, um sich mit dem Quadratojugale gerade vor dessen Verbindung mit dem Quadrat zu vereinigen. Dadurch entsteht mit Hilfe des letzteren eine längliche Fossa temporalis, deren Längsachse sich nahezu senkrecht zur Medianlinie verhält. Ähnliches sah ich bei *Galbula viridis*, *Buceros rhinoceros*, wo der Fortsatz fast bis an das Quadratum reicht; bei letzterem teilt er sich gabelförmig. Besonders erwähnenswert ist noch der fragile Processus der Eule; er stellt ein äußerst dünnes, blattförmiges Gebilde dar, das mit seiner breiten Seite ohrmuschelartig nach außen gerichtet ist und bei *Strix flammea* das Quadratojugale erreicht. Sehr bemerkenswert sind auch die Fälle, in denen das nach vorn gewandte Postfrontale an der Bildung der knöchernen Peripherie der Orbita Anteil nimmt, indem es mehr oder weniger weit dem Tränenbeinfortsatz entgegenstrebt. Bei *Anser*, *Cygnus olor*, kommt eine knöcherne Verbindung mit diesem im allgemeinen nicht zustande, sondern zwischen den Spitzen beider Fortsätze dehnt sich eine ligamentöse Brücke aus. Bei den *Psittaci* und einigen *Anatidae* ist der Ring fast stets vollkommen aus

knöcherner Substanz hergestellt. Nicht zu verwechseln ist dieser Ring mit dem Sceleroticalring, der bei Spechten, Papageien, Adlern, oft durch Aufnahme von Kalksalzen fest wird. In vielen Fällen ist das Postfrontale verschwindend klein, so bei *Loxia*, *Caprimulgus*, *Gallinula* oder von knopfförmiger Gestalt, wie *Colymbus*, *Pilerodius* zeigen; damit ist jedoch noch lange nicht gesagt, daß die *Fossa temporalis* ebenso wenig entwickelt ist; im Gegenteil, sie erhält dann ihre ausgerundete Form durch die mehr oder weniger ausgesprochene Konkavität des Squamosum. Durch die Größe des Postfrontale — das ich bei keinem Schädel vermißt — wird auch in keinerlei Weise die des *Processus zygomaticus* berührt (Fig. I, III), dessen Länge, Breite, Dicke ebenfalls die verschiedensten Modifikationen erleidet. So sind bei *Cypselus melba*, *Philomachus pugnax*, *Pyrrhocorax* beide *Processus* höchst unscheinbar oder der *Processus zygomaticus* kann ganz fehlen, wie beim Perlhuhn (Fig. II), *Galbula viridis*, *Circus rufus*, der jungen Eule. Betreff der letzteren ist auffallend, daß er bei der ausgewachsenen Eule vorhanden ist. Das Verhältnis kann auch umgekehrt sein, dergestalt, daß der postfrontale Fortsatz nur minimal ist, der *Processus zygomaticus* dagegen große Dimensionen annimmt, wie namentlich bei *Dinornis robustus*, wo er nach Parker (32) die ansehnliche Länge von  $2\frac{1}{2}$  cm erlangt. Überhaupt ist er bei den *Struthionidae* — *Rhea Darwini*, *Struthio camelus* — mächtig, weniger groß bei *Numenius phaeopus* und *Motacilla*. Bei *Strigops habroptilus* ist er 1,6 cm lang, so daß er bei geschlossener Mandibel diese berührt. Obiger Autor berichtet auch über eine eigenartige Erscheinung bei *Notornis mantelli*; der  $1\frac{1}{4}$  cm lange Fortsatz liegt hier so dicht über dem Quadrat, daß ein gleitend verbundenes Gelenk an dieser Stelle entstanden ist. Häufig kommt auch eine gleich gute Entwicklung beider *Processus* zustande, ohne daß sich dieselben mit ihren Spitzen berühren, wie es bei *Phasianus*, Storch (Fig. 3) *Hydrocorax* in die Erscheinung tritt. Die *Fossa temporalis* hat alsdann eine rundliche bis ovale, nach außen offene Begrenzung zur gegenteiligen Lage bei *Tetrao urogallus*, *Psittacus amazonicus*, bei welchen die *Fossa temporalis* ein kreisrundes Loch darstellt (Fig. 1). Bald offen, bald geschlossen traf ich sie bei *Picus viridis*, Storch, *Alauda avernensis*. Beim Kormoran wird sie ganz ähnlich wie bei der Eule durch den 1,2 cm breiten *Processus zygomaticus* zu einem ebenso langen Halbkanal umgeformt. Mit am stärksten ausgeprägt ist die *Fossa temporalis* bei Albatros und den *Struthionidae*, so daß die Schädelkapsel, von oben gesehen, förmlich eingeschnürt erscheint. Wirklich verengert wird sie in ihrer hinteren Partie durch die *Fossa temporalis* bei *Ardea* und *Halcyon*. Sie zieht bei diesen Vögeln als gleich breite und tiefe Furche über das Parietale bis zur Medianlinie, wo sie durch eine Krista von der der andern Seite getrennt wird. Eine noch viel schärfer hervorstehende Krista erhebt sich am hinteren Rande gegen das Occipitale. Zwischen diesen beschrie-

benen Fällen der Ausdehnung der Fossa temporalis und dem entgegengesetzten Extrem, einer kaum wahrnehmbaren Ausbuchtung, wie bei *Vanellus cristatus*, *Colymbus*, *Larus canus*, oder gar einer Konvexität, so beim Pelikan, finden sich unzählige Nuancen und Übergänge.

Zu erwähnen wäre jetzt noch mit einigen Worten die Funktion des *Processus postfrontalis*. Er dient hauptsächlich der Muskulatur zum Ansatz. Nach Gadow (10) werden die Muskeln der *Temporalis*-gruppe in 5 Portionen geteilt; für uns ist nur die erste und zweite, resp. der *M. masseter* und *temporalis* von Wichtigkeit. Die ursprüngliche Zusammengehörigkeit wird durch die gemeinsame Inervierung mittels des dritten Astes des *Trigeminus* angedeutet. Die erste Portion entspringt von der Fossa temporalis sowie der Unterfläche des *Postfrontale* und vom *Processus zygomaticus*, geht median vom Jochbogen schräg nach unten, um an der Außenfläche des *Os dentale* und *Os articulare* zu inserieren. Dieser Teil füllt die Schläfengrube vollständig aus, ist sehr konstant und nur wenigen Verschiedenheiten unterworfen, die hauptsächlich die Ausdehnung des Ursprungsfeldes betreffen, dessen Größe vom *postfrontalen Fortsatz* wesentlich abhängig ist. Die zweite Portion nimmt ihren Anfang in der Hauptsache von der Vorderhälfte des *Postfrontale* und zieht auf demselben Wege wie der vorhergehende zum *Articulare*. Bei den Reptilien ist diese Gruppe noch durch einen einheitlichen Muskel vertreten; speziell ein *Masseter* ist unbekannt.

### Histologischer Teil.

An Untersuchungsmaterial standen mir außer *Struthio massaicus* und *Excalfactoria* noch vier Embryonen von *Numida meleagris* — im Alter von 13, 21, 23 und 25 Tagen — zur Verfügung. Nachdem die in Alkohol fixierten und gehärteten *Primordialschädel* vom *Integument* und der Muskulatur, ferner vom *Visceralskelet* und den *Gesichtsknochen* befreit worden waren, wurden sie in ein Gemisch von einem Volumenteil reiner konzentrierter *Salpetersäure* und fünf Volumenteilen absoluten *Alkohol* gelegt, was den Zweck hatte, die bereits verknöcherten Stellen zu entkalken und schneidbar zu machen. In dieser Lösung, die alle 2—3 Tage erneuert wurde, blieben die Objekte so lange liegen, bis sie weich geworden waren, was zirka 14 Tage in Anspruch nahm. Hierauf wurden sie in 95% *Alkohol*, der einen Überschuß von präzipitiertem *Kalciumkarbonat* enthielt, mehrere Tage lang gewaschen, bis blaues *Lackmuspapier* im *Alkohol* absolut nicht mehr reagierte. Die weitere Behandlung deckte sich mit der sonst üblichen bis zur *Mikrotomierung*. Ich orientierte den *Paraffinblock* so, daß ich transversal zur *Längsachse* des *Schädels* schnitt und verfertigte von der Gegend zwischen dem hinteren *Orbitalrande* und der *Fossa glenoidalis* durchschnittlich von jedem *Kranium* 130 Schnitte, vom *Strauß* gegen 200 von 10  $\mu$

Dicke. Vor dem Schneiden hatte ich bereits die von Suschkin sehr empfohlene Färbmethode in toto mit Radix rubiae tinctoriae versucht, jedoch ohne das gewünschte Resultat zu erzielen. Für meine Zwecke erwies sich als vorteilhafter die doppelte Schnittfärbung vermittels Hämalaun nach P. Mayer (18) und Säurefuchsin. Auf diese Weise wurden sowohl Knochen, Knorpel, als auch die Kerne sehr distinguiert gefärbt. Infolge des ungleichen Gefüges des Objektes bröckelten mir anfangs die Schnitte, welchen Übelstand ich dadurch beseitigte, daß ich vor jeder Messerführung den Block mit einer Lösung von Kollodium plus Äther sulfur bestrich, ohne dadurch der Durchsichtigkeit irgendwelchen Abbruch zu tun. Durch die aufsteigende Reihe der Perlhühner war es mir möglich, den morphologischen Werdegang des Postfrontale genau verfolgen zu können. Der Übersichtlichkeit halber bezeichne ich den

	13	tägigen	Embryo	als	Stadium	A
	21	„	„	„	„	B
	23	„	„	„	„	C
	25	„	„	„	„	D.

#### Stadium A. Fig. IV.

In diesem Stadium sind die Großhirnhemisphären mit einer einfachen Bindegewebsmembran bedeckt. An der Stelle jedoch, wo die Pars horizontalis und Pars verticalis ossis frontalis zusammentreffen, also am supraorbitalen Wulste, treten bereits in 3—4 facher Lagerung Maschen auf, die nach außen zunächst noch offen, kranialwärts dagegen abgeschlossen sind. Das lateral liegende Bindegewebe ist äußerst zart, beginnt sich aber schon zu differenzieren. Längs der offenen Maschen verdichtet es sich, und dies ist der erste Anfang zur Bildung der externen Membran, die das ganze Maschenwerk umschließt und sich medianwärts direkt auf die Interna auflegt. Zugleich wird dadurch das faserige Bindegewebe, das abwärts zum Quadratknorpel zieht, abgegrenzt und erhält selbständigen Charakter. Auf dieser Grundlage baut sich das Postfrontale auf. Von Verknöcherungsanlagen ist einstweilen noch keine Spur wahrzunehmen. Um dieses Stadium im allgemeinen noch zu kennzeichnen, möchte ich bemerken, daß das Quadrat, dessen aufsteigender Teil von einer dichten Bindegewebsseide umgeben ist, eine gleichmäßige, rundliche Knorpelmasse darstellt, während z. B. im Basisphenoidknorpel die Ossifikation bereits eingesetzt hat. Wenn man diesen Entwicklungsgrad, speziell den der Verknöcherungen dem des Rüttelfalken gegenüberstellt, so entspricht der 13tägige Perlhühnembryo dem dritten bis vierten Stadium Suschkins (36) und nicht ganz dem dritten von Parker (26), denn beim Huhn finden sich schon Quadratossifikationen; es hat also in der Mitte der zweiten Bebrütungswoche — gleich dem 10. bis 11. Tage — den Zustand der Ausbildung des Perlhuhns bereits überschritten.

### Stadium B, Fig. V.

Innerhalb 8 Tagen sind im Primordialschädel ganz wesentliche Veränderungen vor sich gegangen. Das Bindegewebe ist im ganzen dichter und fester geworden; die externe Membran ist gleich gut entwickelt wie die interne; sie liegen jedoch dorsal nicht fest aufeinander, sondern zwischen beiden tritt eine hellere Zone auf, die sich aus lockerem Bindegewebe zusammensetzt. Das das Postfrontale darstellende Bindegewebsbündel hat sich mehr geformt, läuft spitz aus, und das Wichtigste ist, daß in seinem Faserwerke einzelne Knochenzellen in die Erscheinung getreten sind. Im Quadrat ist median außer einer Zellvergrößerung noch nichts von Verknöcherungen zu sehen, die an der Basis des Schädels große Fortschritte gemacht haben. Vom Basisphenoidknorpel sind nur noch Reste vorhanden. Der Schädel von Tinnunculus erreicht obige Entwicklung im vierten bis fünften Stadium, was einem Alter von zirka 19—20 Tagen entsprechen dürfte, da Suschkin den Zeitraum vom 5.—28. Tage in 7 Stadien teilt. Demnach könnte man bis jetzt das Perlhuhn und Tinnunculus fast auf eine Stufe stellen.

### Stadium C.

Dieses Stadium zeigt große Ähnlichkeit mit dem vorhergehenden, und bringe ich deshalb auch nur eine Abbildung. Die Bindegewebsbündel, die das Netzwerk des supraorbitalen Wulstes zusammensetzen, haben sich stark vermehrt, so daß die Maschen, innerhalb deren Knochenablagerungen stattgefunden haben, in ihrer Ausdehnung stark beschränkt worden sind. Zwischen den beiden Membranen haben sich innerhalb der hellen Zone umschriebene Stellen gebildet. Im Postfrontalgewebe ist eine Zunahme der Knochenzellen zu konstatieren; auch laufen in diesem Stadium die Bindegewebsfasern viel regelmäßiger nebeneinander her. Medial davon trifft man auf große Fettablagerungen. Das Quadrat nähert sich seiner typischen Gestalt, die Vergrößerung der Knorpelzellen ist weiter fortgeschritten, und im medialen Horn erscheint das erste Ossifikationszentrum; ebenso im Alisphenoid. Im analogen fünften Stadium Suschkins (36) ist das Quadrat schlanker geworden, die Deckverknöcherung hat ebenfalls eingesetzt. Das embryonale Hühnchen hat am Ende der zweiten und Anfang der dritten Woche dieses Stadium längst überschritten. Denn die Schädelhöhlung ist teilweise durch dünne hohle Knochenschalen verschlossen, das Squamosum reicht schon bis zum Postfrontalfortsatz.

### Stadium D. Fig. VI.

Der supraorbitale Wulst hat in den zwei Tagen an Ausdehnung enorm zugenommen, sein Inneres ist nur noch an den Rändern mit dicken, dichten Bindegewebsbündeln erfüllt, die sich orbitalwärts mehrfach kreuzen. Namentlich im Zentrum des Wulstes, jedoch auch in dem erwähnten hellen Streifen der Pars horizon-

talis macht sich der interessante Vorgang der Resorption des Bindegewebes bemerkbar, wodurch große Maschenräume entstehen, in denen bereits reichliche Knochenablagerungen stattgefunden haben. Hiermit wäre auch der Anfang zur Pneumazität gegeben. An den Orbitalteil legt sich das Alisphenoid an. Es stellt immer noch eine Knorpelplatte dar, die von zwei Zentren aus verknöchert wird. Eine andere Erscheinung tritt hier noch deutlich zutage; es schiebt sich nämlich das Alisphenoid vorn über den Orbitalteil des Frontale und übernimmt sozusagen die Funktion eines Deckknochens im Gegensatz zu den Verhältnissen beim Huhn, wo ich am jungen macerierten Schädel das Alisphenoid zerebral gelagert fand. Diese Wucherung des Alisphenoid scheint auch Suschkin (36) bemerkt zu haben, denn er sagt: „Beobachtung verdient der Umstand, daß ein beträchtlicher Teil der Alisphenoidplatte, welcher nach oben vom Niveau des Postfrontalfortsatzes liegt, während der Entwicklung wieder verkümmert.“ Die Struktur des Postfrontale ist dichter geworden. Die Fasern laufen nicht mehr parallel, sondern kreuzen sich vielfach. Außerdem ist eine Vergrößerung der Knochenzellen festzustellen.

#### **Excalfactoria lepida. Fig. VII u. VIII.**

Das Kranium ist sehr klein und im Verhältnis zum Alter des Vogels nahm die sagitale-coronale Fontanelle noch eine weite Fläche in Anspruch. Nach dem Präparat zu urteilen, muß der Processus postfrontalis bei ausgewachsenen Exemplaren nur ein rudimentäres Gebilde sein. Am supraorbitalen Rande des Frontale sind sowohl externe wie interne Lamelle durch Balken dichten Bindegewebes vertreten, die, mit den vorhergehenden Stadien verglichen, relativ wenig Netzwerk umschließen, in dem aber reichliche Knochenmassen enthalten sind. Lateral angrenzend finden wir wiederum die Anlage des Postfrontale in Form von faserigem Bindegewebe, das gegenüber dem Fortsatz des Perlhuhns zusammengedrückt erscheint, aber ebenfalls höchst deutlich unterschieden ist von seiner Nachbarschaft. Zahlreich sind die typischen Osteoblasten im Gewebe vertreten. Die Verbindung mit dem Quadrat wird vermittelt eines dünnen Bündels Fasern hergestellt. Die Knorpelzellen des Quadrates haben sich an dessen unteren Seite stark vergrößert, während an der Schädelbasis der Verknöcherungsprozeß im vollen Gange ist. Das Squamosum legt sich vorn über das Frontale und seine vorderste Spitze dringt in die Wurzel des Postfrontale ein, resp. wird von diesem umfaßt. An dieser Stelle ist der Schädel deshalb von beträchtlicher Dicke, weil sich auf das Frontale das Postfrontale, dann das Squamosum, und schließlich nochmals das Postfrontale lagert. Bei der weiteren Verfolgung der Schnittserien nähert sich das Quadrat immer mehr dem größer werdenden Squamosum, bis schließlich die gelenkige Vereinigung beider stattfindet. Das Postfrontale schwindet

natürlich bei dieser Betrachtung. Denselben Vorgang konnte ich auch bei *Numida meleagris* konstatieren, während sich nach den Angaben Suschkins (36) das Squamosum einfach auf den Postfrontalfortsatz auflegt.

#### *Struthio massaicus*, Fig. IX.

Dieses Präparat entsprach den gehegten Erwartungen insofern nicht, als ich hier ein Postfrontale überhaupt nicht vorfand, weder selbständig noch in Verbindung mit einem Nachbarknochen. Lateral von der Vereinigungsstelle vom Frontale, Alisphenoid und Squamosum liegt Muskulatur, darüber eine dünne Schicht Bindegewebe. Allem Anschein nach ist in diesem Entwicklungsstadium beim Strauß, dessen genaues Alter mir leider nicht bekannt war, das Postfrontale noch nicht angelegt. Aber eine andere Tatsache verdient festgehalten zu werden. Es schiebt sich nämlich das Squamosum im Gegensatz zu dem der andern untersuchten Exemplare zwischen das Frontale und Alisphenoid. Alle drei Knochen sind in ihrer Struktur sehr pneumatisch, in letzterem sind auch noch Knorpelreste vorhanden. Nach Parker (32) ist ein Postfrontale vorhanden und wäre diese Tatsache noch genauer zu prüfen.

Mit dem Vorhergehenden wäre der evidente Beweis erbracht worden, daß bei den Vögeln — wenigstens bei den Karinaten — ein Postfrontale im Sinne des Postfrontale der Diapsiden wirklich existiert. In diesem Falle wäre die Knochenverbindung zwischen dem Postorbitalfortsatz und dem Squamosum als oberer Schläfenbogen analog dem Schläfenbogen der Diapsiden zu betrachten, und wir hätten dann eine obere Schläfengrube wie bei diesen. Nur liegt dank der Knickung des Vogelschädels diese Grube nicht in der Ebene des Orbitalrandes, sondern ist in einem rechten Winkel abgebogen.

#### Das Verhältnis des Vogelschädels zu dem der Dinosaurier.

Die Oberfläche des Reptilschädels (Fig. X) stellt in weitaus den meisten Fällen von der Praemaxille bis nach hinten eine fast gerade Linie resp. Ebene dar, was hauptsächlich durch die platte Form der Frontalia und der Parietalia bedingt wird. Das Foramen magnum sieht fast regelmäßig nach hinten; es liegt also in der Längsachse des Schädels, und zwar dergestalt, daß die Oberfläche des Hinterhauptloches ungefähr in einem rechten Winkel zur Basis steht. Durch diese Schädelbildung war nicht nur den Fossae temporales großer Spielraum zu ihrer Entfaltung gegeben, sondern die sie umgebenden Knochen konnten sich auch stärker entwickeln. Beim höher organisierten Vogel erfuhr die hintere Partie des Schädels eine nicht unbeträchtliche Abknickung. Bei den Eulen, Psittaci, *Aquila fulva*, Albatros und anderen ist sie so bedeutend, daß das Foramen magnum an die Schädelbasis zu liegen kommt. Denkt man sich bei diesen Arten durch die

Schnabelspitze und den unteren Rand des Hinterhauptloches eine Linie, (Fig. II), so bildet die Fläche des letzteren mit dieser einen Winkel ( $\alpha$ ) von ca. 8—10 Grad. Bei Ardea, Storch nähert er sich allerdings einem rechten. Die Schuld an der mehr oder weniger starken Abknickung muß den von den großen Hirnhemisphären mitunter sehr stark vorgewölbten Stirn- und Scheitelbeinen zugeschoben werden, die auch nicht wie beim Krokodil eben in die Nasalia übergehen. Die Neigung des Os frontale zur Schnabelwurzel ist bei den Eulen und Spechten fast rechtwinkelig zu nennen, während sie beim Storch und den Ardeiden nur gering ist. Dazwischen, sowie in bezug auf die Größe des obenerwähnten Winkels ( $\alpha$ ) finden sich natürlich die mannigfaltigsten Abstufungen. Durch die Abknickung wie auch Auftreibung wird eine Verkürzung der Längsachse des Schädels bedingt, was wiederum zur Folge hat, daß durch die Vorwölbung des Schädeldaches zugunsten der Kapazität die Schläfengegend in ihrer Längsausdehnung reduziert und mehr ventralwärts an die Seitengegend verdrängt wird im Gegensatz zu der des Reptils. Leider sind die Dokumente, welche uns die fossilen Überreste der Vögel bieten, noch außerordentlich spärlich. Bei dem ältesten bekannten Vogeltypus, Archaeopteryx, ist die für uns wichtige Schläfenregion nicht erhalten geblieben; und wenn wir die Vögel aus der Kreideperiode in Betracht ziehen, so erscheint hier der Schädel schon vollkommen nach dem Typus der rezenten Vögel ausgebildet. Allerdings ist bei Hesperornis die Knickung des Schädels noch wenig vorgeschritten, so daß die Hinterhauptsregion noch gestreckt erscheint. Die obere Schläfengrube, die von der unteren durch keinen Bogen abgegrenzt wird, verhält sich noch sehr reptilienähnlich, während bei Ichthyornis aus der oberen Kreide das Hinterhaupt schon stark gegen die Stirnregion abgeknickt ist. Was den Schädel von Pharorhachus aus der St. Cruzformation von Patagonien anbetrifft, so zeigt auch er noch eine deutliche obere Schläfengrube, die aber nicht durch einen vollkommenen Bogen von der unteren getrennt ist. Aber auch hier ist die Lage der oberen Schläfengrube noch reptilienähnlich und liegt direkt hinter dem vorspringenden Rand des Frontale. Über die aus dem europäischen Tertiär und Quartär bekannten fossilen Vögel hat A. Milne Edwards (23) in seinem klassischen Werke „Les oiseaux fossiles“ eine ausführliche Beschreibung gegeben. Wir finden aber hier größtenteils Ordnungen und Familien, die sich den heutigen Formen unterordnen und daher den Vogeltypus in bereits ausgezeichneter Weise repräsentieren.

Unter den fossilen Gallinaceen gibt es viele Repräsentanten, obwohl sie, wie z. B. die Tetraoiden in Verhältnissen lebten, die für die Konservierung ihrer Knochen wenig günstig waren. Die ältesten bekannten Arten datieren aus dem Tertiär. So fand Milne Edwards die Fragmente eines Schädels von Tetras des Saules aus dem Quartär, dem einzigen, bei dem die Schläfengrube

gut erhalten ist, gibt jedoch keine detaillierte Beschreibung davon. Die Ähnlichkeit resp. Gleichheit mit dem rezenten *Tetrao albus* Lin. ist frappant. Beide Processus sind gleich lang, vereinigen sich am Ende und umschließen die runde Fossa temporalis. Der einzige Unterschied dürfte vielleicht darin bestehen, daß bei dem rezenten *Tetrao albus* der dünne breit auslaufende Processus zygomaticus etwas länger ist, ähnlich wie bei *Tetrao urogallus* (Fig. I). Der unbedeutende Teil ist allerdings nicht erhalten geblieben.

Von den Natatores wurden ziemlich viele fossile Reste gefunden, da diese Vögel infolge ihrer Lebensweise an die Nähe von Gewässern gebunden waren, in deren Schlamm sich ihre Knochenreste leicht konservieren ließen. Besonders bemerkenswert ist *Anas Blanchardii*, die von Milne Edwards etwa folgendermaßen beschrieben wird: „Bei dieser ausgestorbenen Art muß der Schädel im Verhältnis zum übrigen Körper sehr dick gewesen sein. Die fast nach unten gerichtete Apophyse verjüngt sich an ihrem unteren Ende, infolgedessen gleicht sie in keiner Weise derjenigen der *Dendrocygnes* — und richtet sich nach Art einer Messerklinge gegen den Fortsatz des Lakrimale. Die Fossae temporales sind groß, tief und beschränkt durch hervorstehende Ränder. Milne Edwards hebt selbst hervor, daß bei den meisten rezenten Enten die Fossae temporales enger und oberflächlicher seien und vergleicht das Fossil mit der Reiherente, nur sei der Kopf etwas länger gewesen. Aus dem mittleren Tertiär wurden von den ganz nahestehenden Ciconiden bei Langy Reste gefunden, aus denen Milne Edwards *Ibis pagana* nov. sp. rekonstruierte. Er beschreibt die Schläfengegend folgenderweise: „Les fosses temporales ont exactement la même forme, seulement elles sont moins nattement déclinées en haut. On retrouve la petite crête oblique qui, chez les Ibis de l'époque actuelle descend vers l'apophyse zygomatique, un peu en arrière de l'angle orbitaire externe, qui est un peu moins long que d'ordinaire.“

Größere Unterschiede zwischen den rezenten und den angeführten fossilen Vögeln lassen sich nach diesen Beschreibungen nicht nachweisen. Nur *Anas Blanchardii* verdient wegen der größeren Längsachse des Schädels und der geräumigen Fossa temporalis etwas mehr Beachtung.

Bei weitem zahlreicher als die Überreste der Vögel sind die infolge der platten kompakten Knochen besser konservierten Fossilien der Dinosaurier. Von diesen eignen sich zu unseren Vergleichszwecken am besten die Anchisauriden, insbesondere der Schädel von *Anchisaurus colurus* Marsh aus der Trias (Fig. X). gefunden 1884 nahe Manchester, nach einer neuen Rekonstruktion von Huene (14). Marsh (21) gibt etwa folgende Beschreibung: „Die Nasenöffnung ist schmal. Die Orbita ist vorn vom Praefrontale, oben vom selben Knochen, sowie — in geringer Ausdehnung — vom Frontale und hinten vom Postfrontale um-

geschlossen. Das Postorbitale vollendet die Orbita hinten, und das Jugale schließt sie unten ab. Die Fossa temporalis sup. ist groß und von etwas dreieckiger Gestalt. Die Fossa temp. inf. ist sehr groß und wird unten von dem schlanken Quadrato-jugale umschlossen. Das Quadrat ist etwas nach vorn gebogen.“ In der Tat ist der allgemeine vogelähnliche Charakter dieses Schädels ungemein groß, ebenso der spezielle in bezug auf die Fossa temporalis und die sie bildenden Knochen.

### Schlussfolgerung.

Nachdem nun einmal festgestellt ist, daß dem Vogel eine obere Schläfengrube, die häufig durch einen oberen vom Postfrontale und Squamosum gebildeten Bogen begrenzt wird, zukommt, wird die Vergleichung mit demjenigen von Theropoden und Dinosauriern speziell solchen aus der Trias, wie Anchisaurus, weniger Schwierigkeiten bieten. Bei beiden haben wir hinter der großen Augenhöhle eine Supra- und Infratemporalfossa. Auch bei vielen Vögeln finden wir noch eine nach hinten und unten umrandete Augenhöhle, wie z. B. bei Papageien, Cygnus, Anser, — wo es sich vielleicht um Spuren eines Postorbitale handelt. Bei beiden ist eine Fossa praelacrimalis vorhanden, nur ist beim Vogel der Zwischenkiefer mehr entwickelt, und finden wir durch die gewaltige Auftreibung der Stirnpartie, bedingt durch die Entwicklung des Telencephalon, die Hinterhauptsregion verkürzt und in verschiedenem Maße nach hinten und unten abgeknickt. Dadurch kam die obere Schläfengrube mehr rückwärts von dem hinteren Augenrand zu liegen, und ihre Längsachse nahm eine mehr vertikale Stellung ein. Am wenigsten ist das noch der Fall bei Hesperornis und Pharorhachus. Was die Beweglichkeit des Kieferapparates gegenüber dem Hirnschädel anbelangt, so hat bereits Versluys gezeigt, daß bei den theropoden Dinosauriern das Quadrat schon eine gewisse Beweglichkeit zeigte, und daß auch hier der Gesichtsschädel mit den Nasenbeinen gegenüber den Stirnbeinen verschoben werden konnte.

Ferner kann man auf Grund der vorliegenden makroskopischen sowie mikroskopischen Untersuchungsergebnisse folgende Sätze mit Bestimmtheit aufstellen:

1. Bei allen untersuchten Vogelschädeln ohne Ausnahme war es mir möglich, das Postfrontale nachzuweisen, wie aus den Tabellen ersichtlich. Es ließen sich jedoch bei den einzelnen Familien keinerlei bestimmte Normen in bezug auf seine Gestalt und das Verhältnis zu seiner Nachbarschaft festlegen. So fand ich es z. B. bei Numenius phaeopus rudimentär, bei Numenius arquatus nadelförmig, auch bei den Lerchen ist es nicht immer gleich gut entwickelt, während bei den hühnerartigen Vögeln im allgemeinen die ganze Schläfenpartie vorzüglich ausgeprägt ist.

2. Durch die Schnittserien von *Excalfactoria* und *Numida* ist der evidente morphologische Beweis erbracht worden, daß das

Postfrontale ein Hautknochen ist; es geht aus Bindegewebe hervor, in dem in späteren Stadien Ossifikationen auftreten. Die Größe des Knochens spielt durchaus keine Rolle, da ja auch das rudimentäre Gebilde bei *Excalfactoria* völlig selbständigen Charakter zeigt.

3. Nachdem nun die Morphologie des Postfrontale des Vogels klargestellt ist, darf in demselben Knochen des Krokodils logischerweise ein Analogon erblickt werden, das sich bei den Dinosauriern, und zwar bei *Anchisaurus colurus* wiederfindet. Es wäre also nicht ausgeschlossen, daß die rezenten Vögel durch Vermittlung eines event. mehrerer Zwischenglieder aus den Anchisauriden hervorgegangen sind, wobei nur eine geringe Reduktion der Schläfenregion eingetreten ist.

Tabelle A.

Name des Vogels resp. der Gattung	Postfrontale	Das Postfrontale beteiligt sich an der Bildung der knöchernen Peripherie der Orbita	Processus zygomaticus	Fossa temporalis
<i>Numenius arquatus</i>	0,6 cm lang naddelförmig	—	ganz klein	gut entwickelt
<i>Chionula minor</i>	spitz	—	angedeutet	oval
<i>Gallinula</i>	klein, 0,2 cm lang	—	klein	halbkreisförmig
<i>Picus viridis</i>	0,4 cm lang	—	breiter wie Postfrontale, ebenso lang	kreisförmig, mitunter offen
<i>Rhamphastus</i> (Tukan)	0,5 cm lang, spitz	—	wie Postfrontale	rund, ohne daß sich die Pr. berühren
<i>Psittacus amazonicus</i>	stark entwickelt	—	stark entwickelt	kreisrundes Loch
<i>Psittacus erythacus</i>	lang	m. Tränenbeinfortsatz verbunden	0,6 cm lang	halbkreisförmig
<i>Pteroglossus</i>	spitz, 0,6 cm lang nach unten innen zeigend	—	rudimentär	rund, nicht geschlossen
<i>Galbula viridis</i>	sehr lang	—	—	oval, mit senkr. Längsachse
<i>Halcyon coromandus</i>	0,4 cm lang	—	0,4 cm lang	oval
<i>Coracias garrulus</i>	mächtig lang und breit	—	schwach	do.
<i>Buceros rhinoceros</i>	1,7 cm lang, senkr. nach abw.	—	kurz	oval
<i>Hydrocorax</i>	1,3 cm lang	—	0,7 cm lang, kegelförmig	do.
<i>Alauda arvensis</i>	klein	—	länger wie Postfrontale	rund

Name des Vogels resp. der Gattung	Postfrontale	Das Postfrontale beteiligt sich an der Bildung der knöchernen Peripherie der Orbita	Processus zygomaticus	Fossa temporalis
<i>Alauda arborea</i> Corviden	ganz klein kurz, dick	— —	blattformig dünner, aber länger als Postfrontale	wenig entwickelt nie gut entwick.
<i>Cypselus melba</i>	rudimentär	—	rudimentär	—
<i>Fringilla domestica</i>	kleiner wie Pr. zygomat.	—	groß mit einer Krista	länglich
<i>Turdus</i>	wenig entwickelt	—	wenig entwickelt	konkav
<i>Fregilus graculus</i>	kurz	—	kaum bemerkbar	unausgeprägt
<i>Cinclus aquaticus</i>	rudimentär	—	—	—
<i>Loxia</i>	kurz und schwach	—	0,3 cm lang, läng. wie Postfr.	oval, offen
<i>Motacilla alba</i>	sehr klein	—	doppelt so groß wie Postfr.	länglich, offen
<i>Philomachus pugnax</i>	knopfförmig	—	—	—
<i>Eule</i>	1,7 cm lang 0,7 cm breit	—	breiter wie lang	kanalförmig
<i>Aquila fulva</i>	0,8 cm breit 1,4 cm lang	durch eine Sehne m. d. Mandibel verbunden	0,3 cm lang	oval
<i>Falco nisus</i>	spitz	—	angedeutet	—
<i>Accipiter nisus</i>	0,4 cm lang	—	ganz klein	halbkreisförmig
<i>Rhea americana</i>	halb so lang wie Proc. zygom.	—	spitz, nach unten zeigend	sehr stark entw.
<i>Struthio camelus</i>	kurz und breit	—	mächtig entwick. $1\frac{2}{3}$ cm lang	do.
<i>Rhea Darwini</i>	1 cm lang, nach unten hinten zeigend	—	1,7 cm lang, liegt dem Quadrat auf	oval, Schädel eingeschnürt
<i>Tinamus brasil</i>	kurz	—	kurz	deutlich durch buchtung
<i>Haselhuhn</i>	0,3 cm lang	—	länger als Postfrontale, blattförmig	kreisrundes Loch
<i>Lagopus alp. et alb.</i>	stark entwickelt	—	blattformig	do.
<i>Tetrao urogallus</i>	0,9 cm lang 0,3 cm breit	verm. einz. durch Sehn. miteinander verbunden. Knochen	1,6 cm lang 0,6 cm breit	do.
<i>Phasianus</i>	0,6 cm lang	—	0,8 cm lang	elipsenförmig, ohne daß sich die beid. Proc. berühren
<i>Haushuhn</i>	0,6 cm lang	—	knopfförmig	konkav
<i>Meleagris gallopavo</i>	1 cm lang	—	stachelförmig, 1,3 cm lang	oval
<i>Perdix cinerea</i>	stark entwickelt	—	blattformig	rundes Loch

## 20 F. Bittner: Über die Schläfenregion am Schädel der Vögel

Name des Vogels resp. der Gattung	Postfrontale	Das Postfrontale beteiligt sich an der Bildung der knöchernen Peripherie der Orbita	Processus zygomaticus	Fossa temporalis
Opisthocomus cristatus	klein	—	klein	länglich, nach außen offen
Columba	sehr wenig entw.	—	sehr wenig entw.	sehr wenig entw.
Larus canus	kurz, dick	—	klein	schwach entw.
Colymbus	knopfförmig	—	schwach entw.	nicht entw.
Phalacrocorax carbo	rudimentär	—	0,3 cm lang 1,2 cm breit	sehr stark konk.
Anas moschata	sehr stark entw.	nähert sich d. Tränenb. bis auf 1 cm	kaum bemerkbar	schwach konkav
Pelikan	von dreieckiger Gestalt	—	kurz und breit	konkav
Cygnus olor	lang und breit	u. erreicht fast d. Tränenbeinfortsatz	—	klein
Aptenodytes pennanti	spitz und nach rückw. gewandt	—	kurz und breit	kreisförmig
Anseriformes	1,8 cm lang	verbindet sich nicht mit d. Tränenbein	fehlt	—
Podiceps minor	ganz klein, spitz	—	klein, spitz	unbedeutend
Albatros	1 cm breit	—	klein	kreisrund, ohne Berührung
Endiptes	von dreieckiger Gestalt	—	knopfförmig	kreisförmig
Storch	breit, blattförmig 1,2 cm lang 0,9 cm breit	—	1,5 cm lang	elipsenförmig
Ardea cinerea	kurz und stumpf	—	breit, kurz	Schädel eingegeschnürt
Vanellus cristatus	schwach entwick.	—	fehlt	schwach entwick..
Numenius phaeopus	knopfartig	—	doppelt so lang wie Postfront.	unbedeutend
Syrnium aluco	wie bei	der Eule,	nur in schwächerer Form	
Falco palamarius	0,7 cm lang	—	klein	halbkreisförmig
Circus rufus	kurz, spitz	—	—	rund
Strigops habroptilus	0,9 cm lang	—	1,6 cm lang 0,5 cm breit	konkav
Pyrrhocorax	0,15 cm lang	—	klein	unbedeutend
Cranor hinus	0,9 cm lang, spitz	—	spitz	schlitzförmig
Anorhinus galericitus	kurz, breit	—	rudimentär	ringförmig
Astelata	blattförm., nach vorn gerichtet	—	—	—
Pygoscelis	dreieckige Gest.	—	rudimentär	kreisförmig
Ceratogymna atrata	breit und lang	—	länger wie Postfr.	oval
Ptilerodius pilatus	rudimentär	—	rudimentär	halbkreisförmig

Tabelle B.

Name des Vogels resp. der Gattung	Postfrontale	Das Postfrontale beteiligt sich an der Bildung der knöchernen Peripherie der Orbita	Processus zygomaticus	Fossa temporalis
Emu	vorhanden, getrennt	—	—	—
Dendrozygna arenata	sehr lang	mit dem Tränenbeinforts. verwachsen	—	—
Lerchen	—	—	—	schlitzförmig
Caprimulgus	verschwind. klein	—	—	—
Sitta	unbedeutend	—	—	—
Lanius	do.	—	schlanker Stach.	—
Sylvien	do.	—	knopfförmig	—
Turdusarten	do.	—	—	—
Hirundinidae	—	—	—	—
Edolius	—	—	schlanker Stach.	—
Paridae	—	—	blattähnlich	—
Nisus vulg.	beilförmig	—	—	—
Great Notornis	—	—	1¼ cm lang	—
Porphyrio	sehr kurz	—	groß	—
Dinornis robustus	dick, rückwärts gewandt	—	2½ cm lang	unbestimmt

Literaturverzeichnis.

1. Bronn, H. G. Klassen und Ordnungen des Tierreichs von C. K. Hoffmann, Abt. Reptilien.
2. Beddard. Structure and Classification of Birds. London 1898.
3. Cuvier. Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Leipzig 1899. Bd. 2.
4. Dollo, M. L. Notes sur les Dinosauriens de Bernissart. Bull. d. Musée roy. d'hist. nat. de Belgique. I. II. Bruxelles 1882.
5. — Sur les Epiphyses des Lacertiliens. Zool. Anzeig. Jahrg. 7, 1884.
6. D'Alton, Ed. Die Scelette der straußartigen Vögel. Bonn 1827.
7. Evans, A. H. Birds. 1899.
8. Fuchs, H. Über das Vorkommen selbständiger knöcherner Epiphysen bei Sauropsiden. Anat. Anz., Bd. 32, p. 352—360, 1908.
9. Forster u. Balfour. Grundzüge der Entwicklungsgeschichte der Tiere. Deutsche Ausg. Leipzig 1876.
10. Fürbringer, M. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. Amsterdam-Jena 1888.
11. Gadow u. Selenka. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Abt. Vögel.
12. Gurlt, E. F. Anatomie der Hausvögel. Berlin 1849.
13. Gadow, H. Anat. Beschreibung der Hoccohühner. Journ. f. Ornithol. XXV. Leipzig 1877.
14. Gegenbauer. Über primäre und sekundäre Knochenbildung mit besonderer Beziehung auf das Primordialcranium. Jenaisch. Zeitschr. 1867, Bd. III.

15. von Huene, Fr. Die Dinosaurier der Europäischen Triasformation. Jena 1908.
16. Howes and Swimerton. On the Development of the Skeleton of the Tuatara, *Sphenodon punctatus*. Trans. of the zool. Soc. of London, Vol. XVI, P. I, 1901.
17. Huxley. On the Classification of Birds in Proceed. Zool. Soc. of London 1867.
18. Hertvig, R. Lehrbuch der Zoologie. Jena 1907.
19. Lee, A. B. und Mayer, Paul. Grundzüge der mikroskopischen Technik für Zoologen und Anatomen. Berlin 1907.
20. Magnus, H. Bemerkungen über den Bau des knöchernen Vogelkopfes. Zeitschr. für wissensch. Zoologie, 1871, Bd. XXI.
21. Murie, J. On the Skeleton of *Todus* and on the cranial appendages of the Horned Tragopan. Proc. Zool. Soc., London 1872.
22. Marsh, O. C. On the Odontornithes, or Birds with Teeth. Amer. Journ. of Scienc. and Arts X. New Haven 1875.
23. Marsh, O. C. The Dinosaurs of North America. Sixteenth annual report of. th. U. S. Geological Survey. Washington 1896.
24. Milne Edwards. Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l'histoire des oiseaux fossiles de la France. Vol. I. II. Paris 1867—72.
25. Nitzsch. Osteographische Beiträge zur Naturgeschichte der Vögel. Leipzig 1811, p. 74.
26. Owen, R. Article „Aves“ in Todd's Cyclopaedia of Anatomy and Physiology. Vol. I. London 1836, p. 265—358.
27. Parker, W. K. On the Morphologie of Birds. Proc. Roy. Soc. of London. Vol. 42. 1887.
28. — On the Structure and Development of the Skull of the Common fowl. Phil. Trans. of the Roy. Soc. of London 1869, Vol. 159.
29. — und Bettany, G. F. Morphologie of the Skull. Deutsche autor. Ausg. v. B. Vetter. Stuttgart 1879.
30. — On the Structure and Development of the Birds Skull. Trans. Sinn. Soc. II. series, Zoology 1876.
31. — On the Structure and Development of the Skull in the Crocodilia. Trans. Zool. Soc., Vol. XI, 1883.
32. — On the Morphologie of the Gallinaeae. Trans. Sinn. Soc. II. ser. Zoology, Vol. V, 1891.
33. — On the Morphologie of the Duck and the Auk Tribes. Roy. Irish. Acad. Cunningham Memoirs. N. VI. Dublin 1890.
34. Parker, W. K. On the Structure and Development of the Scull in the Ostrich Tribe. Phil. Trans. of the Roy. Soc. of London, 1866, Vol. 156.
35. — Remarks on the Sceleton of the Archaeopterix and on the relations of the bird to the reptile. Geol. Mag., I, p. 55 f. London 1864
36. — On the cranial Osteology, Classification and Philogenie of the Dinornithidae. Trans. Zool. Soc. of London. Vol. XIII, p. XI 1893.
37. Rathke. Bemerkungen über die Entwicklung des Schädels der Wirbeltiere. Königsberg 1839.
38. Suschkin, P. P. Zur Morphologie des Vogelscelets I. Schädel von *Tinnunculus*. Nouveaux Mémoires de la Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou. T. XVI. Moscou 1899.
39. — Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Schädels der Raubvögel. Anat. Anzeig. 1896. Nr. 25.
40. Stannius. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Berlin 1846. p. 289.
41. Tonkoff, W. Zur Entwicklungsgeschichte des Hühnerschädels. Anat. Anz., XVIII. Bd., 1900, p. 296—304.
24. Tiedemann, F. Anatomie und Naturgeschichte der Vögel. Heidelberg 1810—14.



Fig. VIII.

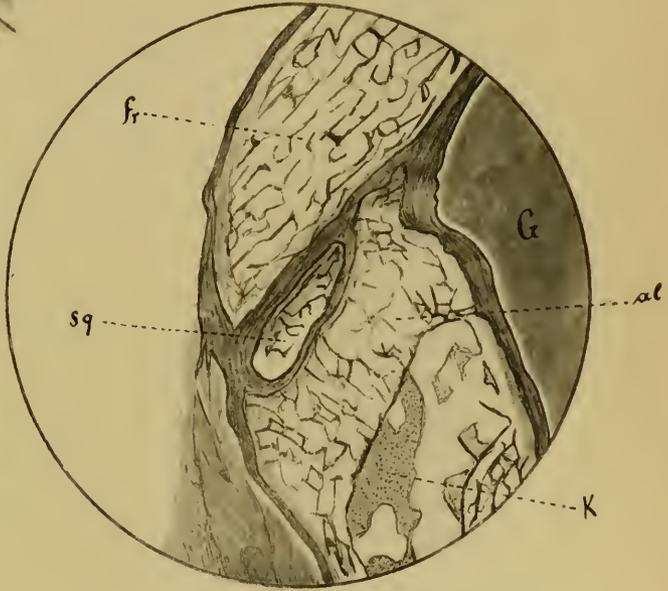


Fig. IX.

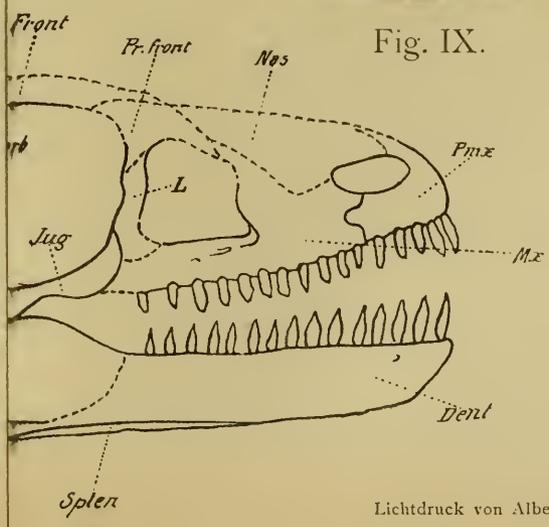




Fig. I.



Fig. II.

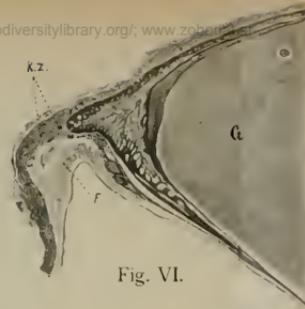


Fig. VI.

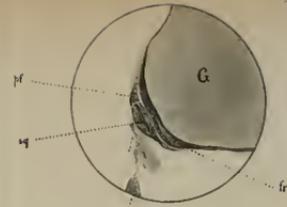


Fig. VIII.



Fig. III.



Fig. IV.



Fig. VII.

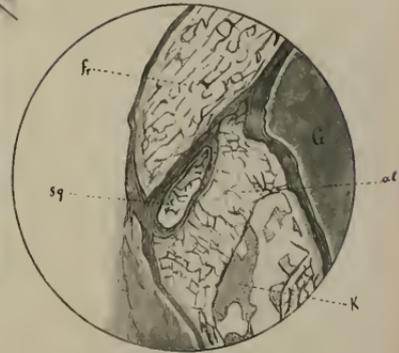


Fig. IX.



Fig. V.

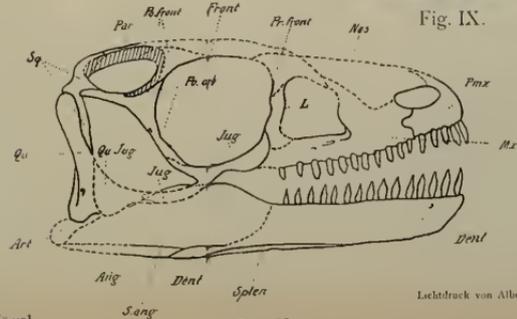


Fig. X.

43. **Vetter.** Über die Verwandtschaftsbeziehungen der Dinosaurier und Vögel. Festschrift d. nat. Gesellsch. Isis in Dresden. Mai 1885, p. 109 f.
  44. — Dinosaurier-Vögel. Kosmos 1884, II. Bd., S. 351 (1885, I. Bd. Mai—Juni).
  45. **Wiedersheim, R.** Über die Vorfahren der heutigen Vögel. Humboldt IV. 6. Separatabdr. 1885.
  46. — Lehrbuch der vergl. Anat. d. Wirbeltiere, Bd. I, p. 67 (betr. Dinosaurier-Vögel).
  47. **Weber.** Die Skelette der Haussäugetiere und Hausvögel. Bonn 1850.
  48. **Zittel, K. A.** Handbuch der Palaeontologie. 3. Bd. München und Leipzig 1890.
-

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Naturgeschichte](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [78A\\_6](#)

Autor(en)/Author(s): Bittner F.

Artikel/Article: [Über die Schläfenregion am Schädel der Vögel und dessen Beziehungen zu dem der Reptilien. 1-23](#)