

# ÜBER DEN SCHÄDEL DER SCHNEPFE.<sup>1)</sup>

Versuch einer funktionellen Analyse des Kieferapparats.

Von

**W. MARINELLI**

(Wien).

*(Eingelangt am 8. Juli 1927.)*

In wunderbarer Übereinstimmung finden wir stets im Organischen Form und Funktion, und es ist diese Harmonie für den, der sich eingehend mit solchen Problemen befaßt, so untrennbar von der Vorstellung organischer Gestaltung, daß er sie als eine der Grundeigenschaften des Lebens und seiner Formen anerkennen möchte. In der Beziehung zur Leistung finden wir aber nicht nur den einzig durchgreifenden Gegensatz zwischen organischer und anorganischer Gestalt, sondern sie ist es auch, wodurch uns die lebendige Form sinnvoll entgegentritt und aus der sie verstanden werden kann, erfaßt nicht durch äußerliche Messung und Wägung, sondern in ihrem Wesen, in ihrer Bedeutung für das Leben, als dessen Produkt sie vor uns steht. Darum erkennen wir auch darin den rechten Weg, zum Verständnis der Formen vorzudringen, daß wir bis in die feinsten Einzelheiten dieser wechselseitigen Entsprechung nachspüren und die Eigenart der Gestaltung aus der Funktion des Ganzen wie aus der speziellsten Leistung des Teiles zu deuten versuchen.

Obwohl diese Dinge für mein Gefühl ganz klar liegen, wird doch öfter versucht, den umgekehrten Weg zu propagieren. Es ist aber die einzige befriedigende Erklärung der Funktion der Erfolg, nie die Form; gewiß bestimmen z. B. Gelenke den Verlauf einer Bewegung und dieser ist daher aus der Gelenkform erklärbar, nie aber die Bewegung selber als biologische Erscheinung. Selbst dann, wenn in abnormalen Verhältnissen der „beabsichtigte“ Erfolg nicht eintreten kann, ist jede Bewegung biologisch doch nur aus ihm zu verstehen. Das gilt aber ganz allgemein: Jede Funktion gewinnt ihre Bedeutung für das Lebewesen durch den durch sie gezeitigten Erfolg, weiter aber jede Form durch die durch sie ermöglichte und bestimmte Funktion. Der Weg, den biologische Forschung zu nehmen hat, ist damit eindeutig festgelegt.

---

<sup>1)</sup> Die Grundlage der nachfolgenden Darstellungen bildet ein im Seminar des Paläobiologischen Instituts bei Prof. O. Abel, Wien, im Jahre 1920 gehaltener Vortrag. Anregung hiezu und vielfache Unterstützung verdanke ich diesem meinem verehrten Lehrer, wie er auch jetzt den Anstoß zur endlichen Publikation gab. Daß ich damit solange zögerte, geschah nach dem Wahrspruch Goethes: „Man kann nie zu spät publizieren!“

Wenn wir aber darangehen wollen, eine solche funktionelle Analyse einer organischen Form durchzuführen, so tun wir gut, uns einen Fall zum Ausgangspunkt zu wählen, der schon an und für sich einfache Verhältnisse zeigt. Wir haben keine Möglichkeit, uns in biologischen Fragen einfache Bedingungen nach Gutdünken zu schaffen, wie es Grundlage des anorganischen Experiments ist. Auch diese Unmöglichkeit ist tief im Wesen des Organischen verankert und wir können sie nicht überwinden, ohne den biologischen Standpunkt unserer Fragestellung zu verlassen. Diejenige Grundeigenschaft des Lebendigen, die wir an uns selbst als Gedächtnis kennen, die beim Tier in den verschiedensten Abstufungen das Lernen ermöglicht, die sich aber auch in der Gestaltung des Organischen auswirkt und hier den Kern des DOLLOSchen Gesetzes der „*Irréversibilité de l'Évolution*“ bildet, diese Eigenschaft hat zur Folge, daß jeder Organismus in jeder seiner Reaktionen nicht bloß unter dem Einfluß der augenblicklichen, vom Experimentator kontrollierbaren Umweltfaktoren steht, sondern zugleich unter der mitbestimmenden Nachwirkung früherer, ja selbst früheren Generationen angehöriger Erlebnisse. Wir können darum nicht auf dem Wege des Versuches die Einwirkung dieser oder jener Einzelbeanspruchung auf das Skelett überprüfen, sondern sind gezwungen, den Komplex als Ganzes zu untersuchen, d. h. mit möglichster Genauigkeit die Angriffspunkte der verschiedenen Kräfte festzustellen, daraus die Beanspruchung eines jeden Skelettelements zu ermitteln und nunmehr seinen Bau mit dieser zu vergleichen. Am einfachsten werden darum die Verhältnisse an solchen Skeletteilen liegen, welche stets nur in demselben Sinne beansprucht werden, d. h. welche nur einer einzigen, eng umschriebenen Funktion zu genügen haben. Wir werden auf Grund dieser Überlegungen stets mit einseitig spezialisierten Formen beginnen und dürfen erwarten, an solchen die Beziehungen am reinsten hervortreten zu sehen.

Gerade der Vogelschädel ist nun ein Gebilde, das im Leben die vielseitigste Verwendung findet, da einerseits die psychische Stellung dieser Tiere sehr hoch ist, somit sehr komplizierte, mit großer Geschicklichkeit, oft auch Kraftentfaltung auszuführende Verrichtungen vorkommen, andererseits aber hiezu die bei den Säugern oft helfenden Vorderextremitäten hier durch die Anpassung an den Flug verloren gegangen sind. Gewiß entfällt die Funktion des Schnabels als Kauwerkzeug, da diese Tätigkeit dem Vogel fehlt, aber noch immer bleibt die Funktionsmannigfaltigkeit groß genug: als Greifapparat der verschiedensten Spezialleistungen, als Schneid- und Brechwerkzeug, als Waffe, als Meißel und Kelle, als Schöpflöffel und Seihapparat, Grabstichel und Saugpipette u. v. a. Mag der Schnabel aber auch der eigenartigsten Bearbeitung von Objekten dienen, immer bleibt er auch der unentbehrliche Greifer des Vogelkörpers, und wir können darum nur bei reinen Greifsnäbeln eine einseitige Spezialisierung finden. Ein solcher ist nun im Extrem bei der Schnepfe ausgebildet, da hier das Greifen nur mit der Spitze und obendrein noch stets unter ganz bestimmten Bedingungen erfolgt, nämlich nach Einbohren in den weichen Boden. Diese höchst eigenartige Verwendungsweise hat auf den Schnabelmechanismus umgestaltend eingewirkt, indem nämlich einige Einrichtungen getroffen wurden, durch welche eine Öffnung des langen Stichschnabels im vordersten Drittel ermöglicht ist, ohne daß die beiden proximalen Drittel, welche von dem umgebenden

Erdreich aneinandergedrückt werden, diese Bewegung mitmachen müßten. Es ist dies durchaus keine Neuigkeit, sondern vielmehr schon von PYCRAFT 1893 beschrieben worden<sup>1)</sup>. Außerdem liegt von einem Jäger BECKMANN (in DIEZELS Niederjagd, 1898) ein Bericht und eine Abbildung vor, welche zeigt, daß der Oberschnabel unabhängig vom Unterschnabel an der Spitze aufgebogen werden kann, so daß zwischen beiden ein Zwischenraum von beiläufig  $3\frac{1}{4}$  cm Länge und 2 cm Höhe entsteht. Diese Hebung der Schnabelspitze läßt sich an jedem konservierten und nicht völlig erhärteten Schnepfenschädel zeigen, wenn man einen entsprechenden Druck auf die Quadratbeine ausübt (vgl. Fig. 1). Auch die Mechanik dieses Apparats ist mehrmals behandelt worden, freilich noch nie so eingehend, wie es mir für meine Zwecke notwendig erscheint. Im wesentlichen beschränken sich diese Angaben darauf,

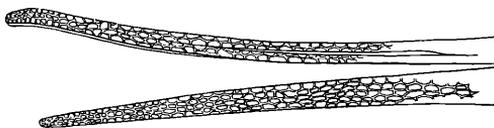


Fig. 1. Stellung der Schnabelspitzen der Schnepfe bei geschlossenem Schnabel, aber vorgezogenem Kieferapparat.

daß eine Verschiebung des Kiefergaumenapparats eintritt und dadurch die Oberschnabelspitze gehoben wird. Im „Physiologischen Praktikum“ von STEMPEL-KOCH wird weiter noch ausgeführt, daß die eigenartige Konfiguration von Jugale und Quadratojugale bei einer Bewegung des Quadratum nach vorne diese Verschiebung auf den Kiefergaumenapparat übertrage. Doch ist auch damit noch nicht alles erschöpft, was zu diesem ungemein komplizierten Vorgang zu sagen wäre, und ich will darum, ungeachtet der Gefahr, einiges schon Bekannte wiederholen zu müssen, versuchen, eine vollständige Darstellung sowohl des mechanischen Aufbaues als auch seiner Funktion zu geben.

Bevor wir uns aber mit dem Schnepfenschädel beschäftigen, seien erst noch einige allgemeinere Angaben über den Aufbau des Vogelschädels eingeschoben. Wohl bei keiner anderen Klasse der Tetrapoden wird die Selbst-

<sup>1)</sup> Trotzdem entstand viel später ein Prioritätsstreit: Pycraft beschrieb 1893 denselben Schnabelmechanismus für *Tringa*, wies aber in einem Nachtrage auf Selenka-Gadow hin, die 1891 in Bronns „Klassen und Ordnungen“. Bd. VI, 4. Abt., auf Taf. IV, Fig. 1, ein Bild des Schnepfenschädels mit Angabe der Schnabelstellung in Ruhe und bei vorgezogenem Gaumenapparat gebracht hatten; dort ist auch speziell noch die Stelle angedeutet, wo der Oberschnabel federt. Eine kurze Beschreibung der Lage der Biegungsstelle bei Schnepfe und Kolibri findet sich auf pg. 34 mit der Bemerkung, daß diese Tiere die Spitze des Schnabels allein bewegen können, ohne den ganzen Schnabel zu öffnen. Shufeldt veröffentlichte im selben Bande des Ibis eine kurze Notiz über den Schnabelmechanismus der Scolopacidae und nimmt die Priorität für seinen Freund Trumbull in Anspruch, der 1890 (Forest & Stream, Vol. XXXV, No. 21, pg. 412, N. Y., Dec. 11., 1890) diese eigenartige Schnabelbewegung an *Philohela minor* beobachtet und beschrieben hatte. Unstreitig gebührt sie aber Nitzsch, zumal der ältere Naumann (Naturg. d. Vögel d. nördl. Deutschland) die Verhältnisse unrichtig zur Darstellung gebracht hatte.

ständigkeit des Kiefergaumenapparats gegenüber der Schädelkapsel so groß wie bei den Vögeln. Die Verbindung der beiden Teile ist nur an der dorsalen Schnabelwurzel durch Knochen und Nähte hergestellt, an allen anderen Berührungspunkten aber erfolgt sie durch Gelenke; das wichtigste Element, dessen eigenartige Einfügung die hohe Beweglichkeit des Kieferapparats und vor allem des Oberschnabels ermöglicht, ist das Quadratum. Zwischen die Schädelkapsel und das Hinterende der beiden Spangenpaare eingeschaltet, welche vom eigentlichen Kieferteil teils an der äußeren unteren Schädelkante, teils mit einer Anlehnung an das Rostrum des Keilbeines unter der Orbitalregion durch bis in die Gegend der Ohrkapseln ziehen, haben diese beiden Knochen die Aufgabe und Bedeutung von Pleuelstangen. Sie sind beiderseits mit den anstoßenden Skeletteilen durch Kugel- oder Scharniergelenke verbunden, welche infolge dieser Anordnung eine viel höhere Festigkeit der Führung beibehalten können, ohne daß die Beweglichkeit des Ganzen behindert würde. Außerdem ermöglichen sie, besonders auch durch die Ausbildung eines Augenhöhlenfortsatzes, die Ausnützung von Muskelkräften für die Bewegung des Oberschnabels, welche hiefür nach ihrer Zugrichtung ursprünglich gar nicht in Betracht kommen könnten, indem sie als Winkelhebel funktionieren. Daher sagt auch schon GADOW (1891): „Die Bewegung des Oberschnabels geht vom Quadratum aus.“

Neben diesem in seiner speziellen Form, wie wir sehen, äußerst wichtigen Element des Kiefergaumenapparats der Vögel haben wir noch dem Teil desselben, welchem die Übertragung der Bewegung des Quadratum auf den Schnabel obliegt, einige Beachtung zu schenken. Wie oben erwähnt, gelenken mit jenem Knochen zwei Spangenpaare, ein mediales und ein laterales, deren erstes gegen die Mitte zu geknickt ist und dadurch eine sichere Führung am Keilbeinrostrum gewinnt. GADOW beschreibt diesen Komplex folgendermaßen: „Die Sicherheit in der Führung ist besonders dadurch erreicht, daß zu gleicher Zeit zwei Paar Knochenbalken, welche nur auf den Quadratbeinen stehen, nach vorn verlaufen und an vier nebeneinander und in einer Ebene liegende Punkte des Oberschnabels angreifen, den sie gleichzeitig von unten in die Höhe drücken. Die äußeren Stützen, nach vorn konvergierend, bestehen aus dem os quadrato-jugale, jugale und dem Processus zygomaticus maxillae, welche Knochen zusammen, obgleich stets dünn, dennoch ziemlich steif und fest sind, indem sie durch lange Schuppennähte verbunden werden, so daß oft Maxilla und Quadratjochbein sich berühren. Die inneren Stützen, welche nach vorn divergieren, machen immer auf dem Rostrum des Keilbeines Station, indem entweder die Gaumenbeine oder die Flügelbeine oder beide zugleich auf demselben hin und her gleiten können. Die Konvergenz der äußeren und die Divergenz der inneren Stützbalken läßt diesen Mechanismus, der vom Quadratbein aus in Bewegung gesetzt wird, als einen höchst gesicherten erscheinen.“

Schon NITZSCH hat (1811) auf die Eigenart des Baues des Schnepfenschädels hingewiesen und widmete deren Beschreibung einen eigenen Abschnitt seiner „Osteografischen Beiträge“. Darin hebt er besonders hervor, daß fast alle Teile desselben merkwürdig verschoben seien. Besonders auffällig trete dies an der Lage des Hinterhauptsloches hervor, das nicht, wie bei anderen Vögeln, nach hinten oder unten sehe, sondern nach vorne. Diese stets gebrachten Angaben gelten nur dann, wenn man den Schädel vor sich

auf den Tisch legt. Um aber einen Vergleich der Lage der einzelnen Teile durchführen zu können, müßte man eine morphologisch haltbarere Grundlage finden, als es die zufällige Lage auf einer Ebene ist. Als solche bietet sich uns die Achse des Hirnschädels mit einer gewissen Berechtigung, da sie ja sicher viel weniger von funktionellen Einwirkungen abhängig ist, als Teile des Gesichtsschädels. Außerdem ist der Kondylus der Träger des

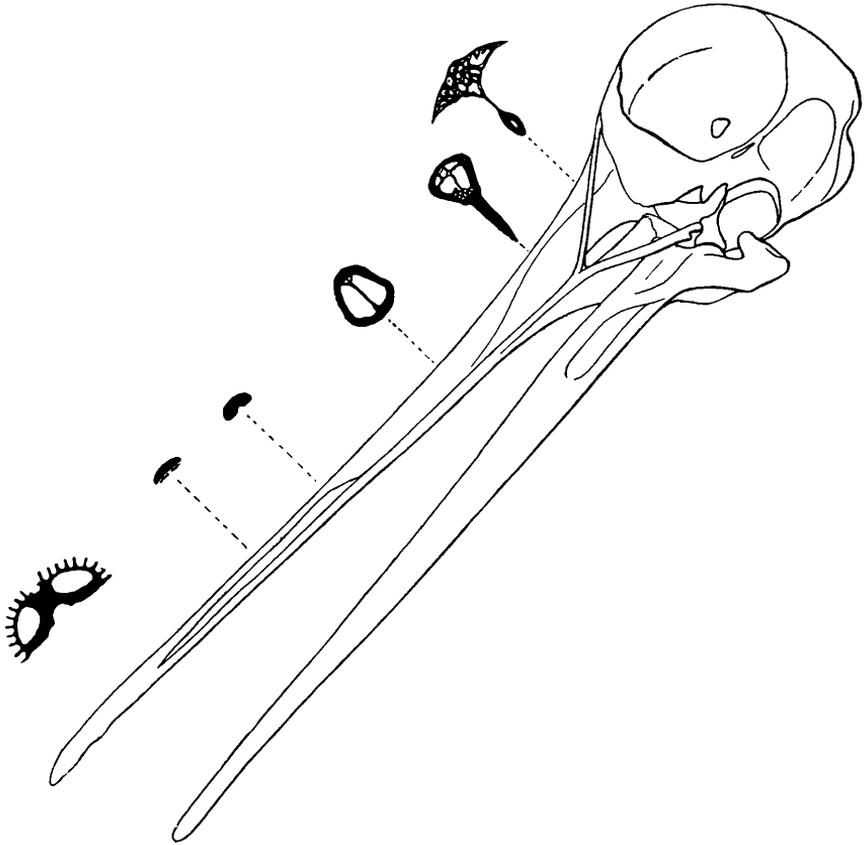


Fig. 2. Schädel von *Scolopax rusticola* in normaler Haltung. Seitenansicht; mit den Querschnitten des medialen Teiles des Oberschnabels. Lupenvergrößerung; Original, der Querschnitt der Schnabelspitze nach Max Clara l. c.

Kopfes und die unmittelbar anschließenden Teile bilden mit ihm die Grundlage für den weiteren Aufbau des Schädels. Nach dieser Anschauung handelt es sich dann bei der Schnepfe nicht um eine abnorme Verlagerung des Planum occipitale nach vorn, sondern um eine sehr weitgehende Abwärtsbiegung des Schnabels. Was bei *Numenius* etwa durch die Krümmung desselben erreicht wird, ergibt sich hier aus einer Knickung der Schnabelachse gegen den Hirnschädel. Daß wir damit zu einer richtigen Anschauung der Verschiebung gekommen sind, zeigt sich auch bei Betrachtung der Haltung des Schnabels beim lebenden Tier: „Bei ruhiger Haltung zieht sie den Hals

ein, trägt den Leib wagerecht und den Schnabel mit der Spitze gegen den Boden gesenkt“ (BREHM). Schon die ganz nahe verwandte *Gallinago* trägt den Schnabel normal, d. h. nach vorn gekehrt und zeigt auch am Schädel keine derartige Abknickung. Bevor wir aber eine Deutung dieser eigenartigen Verhältnisse am Schnepfenschädel versuchen, wollen wir den Aufbau erst im Detail kennen lernen.

Der Hirnschädel, welcher die Grundlage für den Aufbau des Kieferapparats bildet, ist bei der Schnepfe nahezu kugelig und wird in seinem vorderen oberen Teil fast völlig von den großen Augenhöhlen eingenommen, während hinter und unter denselben die sehr verengte, durch die Orbitae von vorne fast mondformig ausgehöhlte Hirnkapsel liegt. Diese wohlgeschlossene Form verleiht ihm eine bedeutende Festigkeit, die noch erhöht wird durch die Ausbildung eines fast vollständig verknöcherten Septum interorbitale, das kontinuierlich in die Nasenscheidewand übergeht. Dieses bildet mit dem Stirndach den Ansatz für den Oberschnabel, der die Lage der beiden Platten, die aufeinander senkrecht stehen, in seinem proximalsten Teil durch dessen T-förmigen Querschnitt zunächst beibehält. Wir erkennen, daß gerade jene Stelle des Schädels, welche bei anderen Vögeln die nachgiebigste, ja sogar mehr oder weniger vorgebildete Biegungsstelle zu sein pflegt, hier in besonderem Maße verfestigt ist. Freilich darf man wieder nicht meinen, daß diese Zustände überhaupt einzigartig seien; vielmehr haben wir unter den Vögeln zwei Bautypen zu unterscheiden: den einen, bei dem der Schnabel ein in sich gefestigtes Ganzes ist, woran Gaumen- und Jochbeine elastisch angefügt sind, wie auch der Schnabelfirst mit dem Schädel nur durch eine dünne, biegsame Platte verbunden ist, den anderen aber, bei dem der Schnabelfirst und die beiden Unterkanten als getrennte Knochenspangen aus der Stirnmitte und den Jochbogen hervorgehen, fast parallel oder deutlich konvergent — je nach der Länge des Schnabels — bis zur Spitze laufen und erst hier durch ein einheitliches Knochenstück zusammengefaßt werden. Im ersten Falle geht eine Abknickungslinie quer über das ganze Stirndach von einem Orbitalrand zum anderen, beim anderen aber führt jederseits am Orbitalrand eine Spange als hintere Begrenzung der Nasenöffnung zur Oberkiefer-Jochbogenspange, während nur der mittlere Teil der Stirnplatte in den Oberschnabelrücken übergeht. Bei der Hebung des Schnabels ergibt sich in diesen beiden Fällen eine ganz verschiedene Beanspruchung der Teile, indem nämlich beim zweiten Typus die mittlere Spange anders durchgebogen wird als die seitlichen, so daß sich der Winkel zwischen beiden dabei ändert. Im Zusammenhang damit sind die drei Elemente durch eine schlitzförmige Verlängerung der Nasenöffnungen bis über die Beugungslinie hinaus getrennt, was auch schon lange bekannt und als „schizorhin“ bezeichnet worden ist. Freilich dachte man damals (vgl. GARROD, 1873), damit ein morphologisches Unterscheidungsmerkmal gefunden zu haben und wollte die Vögel in „*Schizorhinae*“ und „*Holorhinae*“ trennen. Wir sehen aber, daß es sich hier nur um einen physiologischen Gegensatz handelt, und die Plastizität des Lebendigen ist groß genug, um je nach der Funktion die eine oder andere Bauart auch im selben Stamme zu entwickeln. Das entscheidende funktionelle Moment dürfte darin liegen, daß entweder nur die Schnabelspitze oder aber die ganze Schnabelseitenkante zum Beißen beansprucht wird, wobei im zweiten Falle eine besondere Ver-

festigung derselben gegen den Schnabelrücken noch darum notwendig wird, weil infolge des kürzeren Hebelarmes auf den Schnabelgrund eine viel größere Kraft durch die Kaumuskulatur entfaltet werden kann als auf die Spitze. Daraus erkennen wir aber auch, daß gerade die kräftigen Beißer unter den Vögeln den hinteren Abschnitt der Schnabelkanten mehr beansprucht werden als die schwächeren, und wir können daher vermuten, daß die beiden vermeintlichen Gruppen nichts anderes sind als die beiden verschiedenen Typen der Schnabelverwendung, als Pinzetten- und Knackschnäbel. Im allgemeinen handelt es sich um dasselbe Problem des Kieferapparats, welches bei den Säugern durch die Ausbildung des Backenzahnabschnittes gelöst wird, worüber ich an anderer Stelle bereits gesprochen habe. Was GADOW (1891) als „taxonomische Schwäche“ des Merkmales hervorhebt, z. B. das Verhalten von *Platalea*, *Parra*, *Oedinemus*, *Furnariinae* usw., erweist sich uns nur als Ausdruck verschiedener Beanspruchung des Schnabels, worauf näher einzugehen hier aber nicht der Raum ist.

Das T-förmige Mittelstück der Schnabelwurzel der Schnepfe steht mit seiner Ventralkante auf dem Keilbeinrostrum, hat also auch hier eine feste Anlehnung an die Hirnkapsel. Diese beiden bilden miteinander einen stumpfen Winkel; an dem gegen die Schnabelspitze schräg ansteigenden Kiele des Rostrums gleiten die Hinterenden der Gaumenbeine, was für die Schnabelmechanik von Wichtigkeit ist. Verfolgen wir aber den Medialteil des Oberschnabels weiter nach vorne (vgl. Fig. 2), so bemerken wir, daß die senkrechte Platte verdickt und hohl wird, so daß sich an den T-förmigen Wurzelabschnitt ein röhrenförmiger Teil anschließt. Durch diese Verdickung gewinnen wohl die beiden Seitenspannen des Oberschnabels eine Anlehnung und Führung. Gegen die Schnabelspitze zu nimmt diese Röhre nach einiger Zeit rasch an Höhe ab und verläuft in der medialen Dorsalkante, die nun als dünne Platte bis zur Vereinigung der drei Spannen zieht. In diesem Abschnitt erfolgt bei der Hebung des Schnabels die Durchbiegung. Die eigentliche Schnabelspitze zeigt im Querschnitt eine starke Mittelrippe auf einer ventral ausgehöhlten Platte; beiderseits dieser Rippe laufen Nerven in einer Rinne, die nach außen durch eine Schicht von dünnen Knochenwaben abgedeckt ist, in welchen Sinnesorgane sitzen (vgl. MAX CLARA, 1925).

Die beiden seitlichen Spannen des Oberschnabels entspringen vorne aus den beiden ventralen Seitenteilen des Profils der Spitze und setzen sich, denselben durchbiegungsfähigen Querschnitt beibehaltend, bis in jene Region fort, wo der Dorsalteil die besprochene röhrenförmige Auftreibung zeigt. Hier werden auch sie dicker, fast drehrund, nach hinten an Stärke zunehmend, bis sie innen-ventral in die Gaumenbeine, außen aber in jene Knochen-gabel übergehen, deren dorsaler Ast (bei HESSE als Jugale bezeichnet, wohl richtiger aber Proc. maxillaris des Nasale) zum Stirnbein aufsteigt und von der mittleren Spange durch den erwähnten Schlitz getrennt bleibt, während der ventrale (bei HESSE Quadratojugale, wahrscheinlich aber auch das Jugale enthaltend) sich gegen das Quadratbein fortsetzt. Beide Äste sind auffallend dünn und zart; der dorsale ist im Mittelteil drehrund, an den beiden Enden transversal verbreitert und sehr dünn, der ventrale aber in seinem ganzen Verlaufe brettartig flach und dünn. Diese Querschnitte entsprechen vollkommen der Beanspruchung: auf den Jochbogen wirkt parallel

zur Sagittalebene der Druck des gehobenen Quadratum, und in derselben Lage befindet sich der große Durchmesser seines Querschnittes, er bleibt starr; die Nasenspange muß dagegen diesem von unten kommenden Drucke nach vorne ausweichen können, da eine ihrer Hauptaufgaben darin besteht, diese Bewegung in eine Verschiebung der Maxillarspangen umzulenken. Der Mittelteil muß starr den Abstand vom Stirnansatz erhalten, die beiden Enden müssen eine Biegung in der Sagittalebene zulassen, gleichzeitig aber nach den Seiten verhindern; damit finden wir die Dimensionierung der Abschnitte in voller Übereinstimmung.

Die Gaumenbeine sind in ihrem hintersten Abschnitt nach der Mundhöhle zu schaufelförmig. Sie tragen eine äußere, höhere und eine innere niedrigere senkrechte Lamelle, die nach hinten zu gleichmäßig schräg abfallen, während sich schnabelwärts nur die äußere als ein deutlicher Kiel auf den letzten Teil der Maxillarspange fortsetzt. Die distalen Enden der Palatina sind miteinander und dem dazwischenliegenden Vomer verwachsen und gleiten, wie erwähnt, auf dem Rostrum des Keilbeines, welches sie U-förmig umfassen. Ihre Bauart und ihr Querschnitt macht sie völlig starr, was für diesen Teil des Apparats besonders wichtig ist. Geradeso, wie wir es im Dorsalteil des Schnabels fanden, ist auch hier die Möglichkeit einer Durchbiegung an der Schnabelwurzel durch besondere Strukturen ausgeschlossen, und darin liegt eigentlich der wichtigste Charakter der Mechanik des Schnepfenschädels. Bei allen typischen Schizorhinen ist ja schon jede der drei Konturspangen des Oberschnabels für sich der ganzen Länge nach mehr oder weniger biegungsfähig, und es ist darum nur als eine Auswahl einer bestimmten Möglichkeit unter einer Reihe von solchen zu betrachten, wenn nunmehr einzelne Abschnitte der Spangen gegen Durchbiegung versteift sind und diese dadurch auf einen bestimmten, enge umgrenzten Bezirk eingeschränkt wird.

Die Gestaltung der Gaumenknochen ist seit CORNAY (1847) zur systematischen Einteilung verwendet worden; es ist aber sicher, daß auch hier funktionelle Momente mitspielen und daß wir weitgehende Parallelismen erwarten dürfen. Wenn wir früher auf die Bedeutung der Gegensätze „schizorhin“ und „holorhin“ hinweisen konnten, so ist hier zu bemerken, daß zwischen Schnabelmechanik und Gaumengestalt ebensolche Beziehungen bestehen. Schon GARROD wies (1873) auf Zusammenhänge zwischen Gaumen- und Nasenbeingestalt hin und bemerkte, daß sämtliche Schizorhinen auch schizognath sind. Freilich ergaben sich Schwierigkeiten, solange diese Merkmale rein morphologisch betrachtet wurden. Die „Schizognathie“ besteht eigentlich nicht aus einem, sondern aus mindestens zwei Merkmalen, nämlich einmal aus dem Verhalten der Gaumenfortsätze der Maxillen, die einander in der Mittellinie nicht berühren, dann aber aus dem Verhalten der eigentlichen Schnabelknochen zum Nasenseptum und Vomer. Nun ist es ja ganz klar, daß gerade für den ersten Punkt die Verwendungsweise des Schnabels von großer Bedeutung sein muß, denn dabei kann entweder die Schnabelkante oder auch die ganze Gaumenfläche beansprucht werden und es ist mit Bestimmtheit zu erwarten, daß die Gestalt auch hier der Funktion bis ins Kleinste entspricht. In beiden Fällen aber wird überhaupt eine stärkere Beißtätigkeit des Schnabelgrundes vorliegen, welche nach unseren obigen Betrachtungen mit Holorhinie verknüpft ist: Es wäre daraus zu fol-

gern, daß alle Desmognathen holorhin sind, was auch mit einer Ausnahme stimmt, und das ist *Platalea*. Nun ist aber gerade der Löffler sicher sekundär schizorhin und man darf diese Gestaltung nicht mit der typischen Gruidentbauart z. B. zusammenwerfen. Wir finden hier keine Spur der Zerlegung des Schnabels in drei Spangen, die dorsale und die beiden ventralen, was ja eben für jene Bauart so charakteristisch ist. Die spezielle Schnabelmechanik dieser Form bedürfte noch einer eingehenden Untersuchung, die ich mangels an frischem Materiale bis jetzt noch nicht durchführen konnte. Umgekehrt kann es aber auch nicht wundern, wenn Holorhinie auftritt ohne Verbindung mit der Ausbildung des geschlossenen Gaumendaches, denn eine besondere Verfestigung der hinteren Schnabelkante mit dem Schnabelfirst ist auch dann notwendig, wenn nur diese Kanten, und zwar als Schneidekanten, verwendet werden, wobei für Ausbildung einer Gaumenplatte sozusagen gar kein Grund vorliegt.

Was nun den zweiten Punkt anlangt, so ist leicht zu erkennen, daß die Art der Verbindung mit dem Nasenseptum und Vomer sowie mit den Jochbogen- und Gaumenspangen ganz von der Art und Weise der Schnabelbewegung abhängt. Wir sahen, daß bei der Schnepfe septale Bildungen bis tief in den eigentlichen Schnabel hineinreichen und hier der Verfestigung des Schnabelfirstes in seinen proximalen Abschnitten dienen. Dies ist natürlich unmöglich, wenn bei kompaktem Schnabelbau die Biegungsstelle an der Wurzel liegt. Im allgemeinen reicht aber auch im zerlegten Schnabel das Septum nicht über die Schnabelwurzel, wodurch es der Dorsalspange möglich ist, mit ihrer ganzen Länge der Biegungsbeanspruchung nachzugeben. Ebenso gibt es hier aber auch bei den Lateralspangen keine Knickstelle, sondern die Biegung verteilt sich über die Gesamtlänge der elastischen Stäbe. Ganz anders beim holorhinen, kompakten Schnabel; hier finden wir, entsprechend der dorsalen, quer über die Stirnfläche verlaufenden Abknickungslinie, auch die vier ventralen Spangen gleich an der Ursprungsstelle am Vorderschnabel biegungsfähig vorgebildet, wie dies bei *Sula*, *Anseres* usw. (bei den Papageien nur die Jochbeine) sehr deutlich erkennbar ist. Meist ist hier zwischen innerem und äußerem Spangenpaar eine Arbeitsteilung eingetreten, bei welcher die Jochbögen zu schlanken und wohl nur mehr als Zugspangen funktionierenden Stäben werden, während das innere Paar an Größe und Stärke bedeutend zunimmt. Auf alle diese Verhältnisse näher einzugehen, würde den Rahmen dieser Studie weit überschreiten. Doch sei mit dem Bisherigen darauf aufmerksam gemacht, daß manche scheinbare Schwierigkeiten der Vogelsystematik, die ja doch noch immer sehr im argen liegt, durch die funktionelle Analyse bedeutend geklärt werden könnten.

Bei der Schnepfe fanden wir die Gaumenbeine in biegungsfester Verbindung mit den Lateralspangen. Dies ist hier deshalb möglich, weil auch ventral die Biegungsstelle weit nach vorne verschoben wurde. So zeigt sich uns im allgemeinen eine deutliche Harmonie zwischen dorsaler und ventraler Schnabelgelenkung, die auch dann gewahrt bleibt, wenn die Selbständigkeit der Spangen gegeneinander verhältnismäßig groß ist.

Eine eigentümliche Gestaltung weist das Pterygoideum<sup>1)</sup> auf (vgl. Taf.

<sup>1)</sup> Das „Pterygoid“ des erwachsenen Schädels entspricht nur einem Teile des eigentlichen Flügelbeines anderer Klassen. In der Anlage ragt es mit einem Fortsatze über das spätere Gelenk mit dem Palatinum (Hemipterygoid), der hierauf mit diesem Knochen verwächst und sich von dem eigenen Körper trennt.

XIV, Fig. 6, 7). In den allgemeinen Umrissen kurz und breit, dabei im Mittelteil fast brettartig flach, trägt es an den beiden verbreiterten Enden Gelenkgruben, am Körper aber einen etwa diagonal verlaufenden, leistenartigen Fortsatz mit einer etwas verbreiterten Gleitfläche zur Artikulation mit dem Processus pterygoideus des Basisphenoides. Das palatinale Ende dieses Knochens ist einheitlich längsoval zu einer Gelenkgrube ausgehöhlt; gegen das Quadratum zu aber trägt er eine fast hohlkugelige Gelenkspfanne für einen entsprechenden Höcker des anderen Teiles und daneben eine breite, leicht nach außen gewölbte Sattelfläche, welche in eine entsprechende Vertiefung paßt, die zwischen dem oben erwähnten Gelenkhöcker und dem Processus orbitalis liegt. Es läßt sich leicht feststellen, daß diese Sattelfläche bei Hebung des Quadratum aus der Mulde geführt wird, bei vollständiger Rückziehung des Kiefergaumenapparats aber in diese zurücksinkt, so daß hiedurch eine Grenze dieser Bewegung gegeben ist, die nur mit Luxation des eigentlichen Quadrato-Pterygoidgelenkes überschritten werden könnte. In dieser Lage, in welcher sich der Schnabel während des Einbohrens in die Erde befindet, erscheint durch die beschriebene Rastbildung für das Pterygoid die Schnabelspitze auch in ihrem ventralen Streben völlig versteift und eine Abbiegung nach unten zu ausgeschlossen (vgl. Taf. XIV, Fig. 1, 2).

Als Schlußstück des ganzen Kiefergaumenapparats bleibt uns noch das Quadratum zu besprechen (vgl. Taf. XIV, Fig. 3—5). Seine verhältnismäßig einfachste Funktion erfüllt es als Träger des Unterkiefers; viel komplizierter sind dagegen die Aufgaben, die ihm innerhalb des Kiefergaumenapparats gestellt sind. Seine Gestalt ist durch mehrere Fortsätze bestimmt, die von seinem lateral etwas konkaven Körper ausgehen. Davon reicht der eine zum Schädel und trägt das aus zwei nahe aneinandergerückten Flächen gebildete Gelenk mit dem Squamosum und Occ. laterale; der zweite entspringt lateral von der Gelenkfläche für den Unterkiefer und trägt ein tiefes Loch, in welches ein Drehzapfen des Quadratojugale paßt, der dritte strebt nach vorne-innen und dient dem Muskelansatz. Er ist nicht besonders lang und leicht zugespitzt, wobei diese Spitze nach oben gekrümmt ist. Eine kleine kugelförmige Erhebung ober dem Innenrande des Unterkiefergelenkes dient der Gelenkung mit dem Pterygoid; dahinter liegt die erwähnte Sperr-Rast.

Von besonderer Bedeutung für die Funktion des Quadratum am Schnepfenschädel ist seine Stellung. Während im allgemeinen der Processus orbitalis der hinteren Augenhöhlenwand ziemlich genähert ist, ja ihr manchmal fast ganz anliegt, steht er hier weit von dieser ab. Bei der Abknickung des Schnabels nach unten wurde das Kiefergelenk nach hinten verschoben und jener Fortsatz aus der Augenhöhle herausgedreht. Durch diese Stellung hat der Musc. orbito-quadratus eine größere Erstreckung und eine günstigere Hebelwirkung. Da nun der Muskelfortsatz mit dem Gelenksfortsatz einen rechten Winkel bildet und der Jugalfortsatz fast in die Verlängerung des ersten fällt, so wirkt das Quadratum wie ein T-Stück, das auf dem Schädelgelenk steht, während am langen Innenaste des horizontalen Balkens der Muskel ansetzt, am kurzen äußeren aber die Enden der Kiefergaumenspannen. So wird erreicht, daß durch ein Rückwärtsziehen des Proc. orbitalis ein Druck in entgegengesetzter Richtung auf den Kiefergaumenapparat ausgeübt wird. Merkwürdig mag es dabei im ersten Augenblick erscheinen, daß ein Knochen, dessen Bewegung für den ganzen Apparat derart maßgebend ist, sich am Schädel so locker einfügt; denn dieses Gelenk ist trotz der

doppelten Gelenkfläche — deren Teile allerdings fast vereinigt sind — sehr frei. Wir erkennen daraus, welche große Bedeutung der oben besprochenen Führung durch die Doppelspangen zukommt.

Der Unterkiefer zeigt zwei ziemlich lange Äste, die vorne in einer ausgedehnten Symphyse eine seichte Rinne bilden. Doch zeigen sich schon hier und noch deutlicher im hinteren Abschnitt die Kanten verdickt und durch eine dünne Knochenlamelle miteinander verbunden. Diese beiden Versteifungen divergieren gegen das Gelenkende zu und die Lamelle wird ganz hinten von einem Fenster durchbrochen. Die Deutung ist wohl so zu geben, daß im Unterschnabel ebenso wie oben eine Beanspruchung senkrecht auf die Schnabelkanten nicht vorkommt, sondern nur in der Längsachse; dementsprechend tritt oben und unten die Zerlegung in Konturspangen ein, während die Füllung schwach bleibt oder ganz fehlt.

Der Gelenkabschnitt der Mandibel, der sich übrigens hier in einen sehr langen und starken postglenoidalen Fortsatz ausdehnt, ist nicht plattenartig dünn, sondern recht voluminös und auch pneumatisch. Von den beiden Versteifungen verläuft die untere (ventrale) gerade in die Gelenkfläche: der durch sie von der Spitze her übermittelte Druck wird also direkt auf das Quadratum übertragen. Die obere Spange aber gabelt sich hinter dem Fenster in einen Ast, der sich mit der ventralen vereinigt und in den Postglenoidfortsatz übergeht, und einen zweiten, der die Oberkante fast in gerader Richtung fortsetzt und in dem sogenannten Proc. coronoideus endet. Wenn dieser von GADOW als besonders stark entwickelt angegeben wird, so ist dies auf Rechnung der Abknickung des hinteren Mandibelastes zu setzen; denn über die Oberkante des Vorderschnabels ragt er keineswegs auf.

Das hintere Ende des postglenoidalen Fortsatzes ist hakenartig nach oben gekrümmt. Eine solche Krümmung finden wir nach GADOW bei jenen Vögeln, welche den Schnabel weit öffnen müssen (*Tetrao*); bei langschnäbeligen Formen kann aber der Öffnungswinkel stets viel kleiner bleiben, selbst wenn sie verhältnismäßig große Stücke ergreifen, was wir für die Schnepfe nicht einmal annehmen müssen. Es ist auch mechanisch nicht ohne weiteres einzusehen, warum großer Öffnungswinkel und langer Hebelarm zusammenfallen sollten; im Gegenteil, je näher dem Drehpunkt der Muskel ansetzt, desto größer wird bei gleicher Verkürzung der Ausschlagswinkel. Die Erklärung gibt uns die Lage des Unterkiefers zum Schädel und Öffnungsmuskel: durch die Abknickung des Schnabels ist die Schnabelachse in die Verlängerung der Faserrichtung des Depressor mandibulae gerückt worden, und erst durch die Ausbildung des ventralwärts gekrümmten, langen Fortsatzes kann dieser Muskel das notwendige Drehmoment zur Schnabelöffnung wieder hervorbringen. Außerdem ist aber noch die Ohröffnung freizuhalten, die bei kürzerem Hebelarm vom Muskel überdeckt würde.

Vor einigen Jahren (LEBEDINSKY, 1921) wurde der Versuch unternommen, aus den Längenverhältnissen der einzelnen Abschnitte der Mandibel deren Gestaltsabhängigkeit von der Ernährungsweise zu ergründen. Es gibt, meines Erachtens, kaum einen aussichtsloseren Weg der Erforschung organischer Gestaltung als den der Messung und der Indices, und der „Siegeszug der biometrischen Forschung“ verdient diesen stolzen Titel eher mit Rücksicht auf die Zahl der Anhänger, die er sich in kurzer Zeit erwerben

konnte, als auf seine sachlichen Erfolge. Es ist mir auch nicht erfäßbar, warum wir die Lebensformen durch ein künstliches Zahlengitter hindurch sollten besser erkennen können als durch eingehendste Erforschung der individuellen Gestaltung. Ganz unberechtigt aber erscheint es mir, für die Meßmethode mit dem höheren Grad von Exaktheit auch eine höhere Beweiskraft anzunehmen. Die Lebensformen unterscheiden sich von den anorganischen eben dadurch, daß sie nicht mathematisch erfaßt werden können, sondern aus ihrer funktionellen Bedeutung heraus zu verstehen sind. Die Form ist der gestaltliche Ausdruck der Funktion, diese der Sinn der Form, beide die Auswirkung einer psychischen Individualität, eines Ich-seins verschiedenster Abstufung, aber immer und überall im steten Gegensatz zum Nicht-Ich, im dauernden Kampfe des Sich-Behauptens gegenüber den zersetzenden, entropischen Einflüssen der Umwelt. Warum, wenn diese Beziehung zwischen Form und Funktion am Einzelwesen erkannt wird, warum sich von diesem weg in ein Formschema flüchten, an dem das, was ursprünglich klar und deutlich vor Augen lag, nur mehr andeutungsweise und unsicher gefunden werden kann, nur um der sogenannten Exaktheit willen? Ist denn die Exaktheit einer wissenschaftlichen Aussage nicht nur der Ausdruck ihres Abstandes vom individuellen Geschehen? Ist sie denn nicht nur insoweit exakt, als sie sich in Wahrscheinlichkeits- und Durchschnittswerten bewegt? Objekt der Biologie ist aber das Individuum und sein Erleben und hier ist für mathematische Exaktheit nur Raum zu gewinnen, indem wir uns vom Leben entfernen. Was aber die Beweiskraft anlangt, so kann auch durch die genaueste Messung nur festgestellt werden, daß und inwiefern die Maße verschieden sind; die funktionelle Beziehung — und diese ist es eben, die uns interessiert — kann aus den Maßen allein nie gefunden, sondern doch nur vermutet werden, aber nur viel unsicherer, als wenn man am einzelnen Schädel dieselbe Schritt für Schritt in allen Einzelheiten nachweist.

*Scolopax* findet sich auf der Tabelle von LEBEDINSKY in einer Gruppe mit *Limosa* und *Gallinago*, *Balaeniceps* (!), *Platalea*, *Buceros* (!) und *Rhamphastos* (!). Man muß sich schon mit sehr wenigem begnügen, wenn man aus einer solchen Zusammenstellung zu einem Verständnis der biologischen Bedeutung der Schnabelform gelangen will. Auch den Autor dieser Tabellen führen sie nicht über die ganz allgemeinen Sätze von „Zweckmäßigkeit“ hinaus, die schon LAMARCK seinerzeit aufgestellt hatte, und höchstens noch zur Erkenntnis der primitivsten Hebelgesetze, daß nämlich am langen Schnabel nur geringere Kraftentfaltung möglich ist, dafür aber bei gleichem Öffnungswinkel die Schnabelspitzen in einen größeren Abstand gelangen, und umgekehrt beim kurzen Schnabel; wer sich nur mit einem einzigen Falle des Problems Form-Funktion eingehend befaßt hat, dem kann die Bescheidenheit dieser Ergebnisse durch keine „Exaktheit“ aufgewogen werden. Der Erklärungsversuch für die kurzen Schnäbel aber, der durch den Hinweis auf die Greiftätigkeit der Hinterextremitäten erbracht wird, ist erstens „exakt“ aus der Tabelle überhaupt nicht abzuleiten, zweitens aber sicher nicht erschöpfend, vielleicht sogar überhaupt unrichtig. Papageien greifen in der Regel mit dem Schnabel und nur in den unnatürlichen Verhältnissen unserer Käfige gewährt das schlankere Bein, etwa durch die Gitterstäbe hindurch, besondere Möglichkeiten, die natürlich ausgenützt werden. Die *Falconiformes* stoßen mit vorgestreckten Fängen und Schnabel auf die Beute;

der Zusammenhang zwischen Kürze des Schnabels und einer verminderten Greiffunktion ist keineswegs zwingend nachzuweisen. Schließlich stehen aber in derselben Gruppe auch *Megapodius* und *Psophia*, und ich meine, daß diese Tatsache allein schon genügt, um den Wert solcher Prozenttabellen illusorisch zu machen.

Für verhältnismäßige Länge des Processus mandibularis posterior wird als Erklärung „ständiges Äsen der *Galliformes*, Schlammdurchsehen der *Anseriformes* und *Phoenicopteriformes* und die nagenden Bewegungen der *Psittaciformes*“ angeführt. *Scolopax* zeigt den höchsten Prozentsatz und bleibt unerklärt. Weder der Hinweis auf die geringere Ermüdung der Digastricus-Muskulatur durch einen längeren Hebelarm noch jener auf die präzisere Regulierung der Abwärtsbewegung des Unterschnabels kann uns befriedigen. Übrigens ist eine Präzision wohl für die Schließung des Schnabels, nicht aber für die Öffnung wesentlich und wird auch überall durch Ausbildung des Gelenkes zu einem breiten Scharnier erreicht.

Auf den letzten Punkt, die Neigung des Gesichtsschädels, werden wir noch zurückzukommen haben. Vorweggenommen sei nur die Bemerkung, daß nicht der Winkel der Schnabelachse gegen den Jochbogen gemessen werden darf, sondern gegen eine Achse des Hirnschädels selber. Die Lage der Jochspange hängt nicht nur von der Knickung der beiden Schädelteile, sondern auch von der Höhe des Schnabels an seinem Grunde sowie von der Länge und Einlenkung des Quadratum und schließlich dem Abstand dieser beiden Punkte voneinander ab. Alle Exaktheit des Messens kann über diesen Fehler nicht mehr hinweghelfen!

Wir wollen nunmehr an die Beschreibung des Skeletts die der Muskulatur anschließen. GADOW unterscheidet, von den Verhältnissen der Säuger ausgehend, drei Gruppen: den Öffner, Digastricus des Menschen, die Temporalis- und die Pterygoideusgruppe. Richtiger ist es jedenfalls, die Einteilung nach allgemein vergleichend-anatomischen Gesichtspunkten zu treffen, und da kommen tieferstehende Tiergruppen als Vergleichsobjekte eher in Betracht, da wir ja nur auf solche die Vögel zurückführen können. Es ist nicht die Absicht dieser Studie, die ja nur dem Schnepfenschädel gewidmet ist, das, wie mir scheint, noch recht unsichere Kapitel der Homologisierung der Einzelmuskeln des Vogelschnabels zu bearbeiten oder auch nur anzuschneiden; vielmehr will ich mich darauf beschränken, eine reine Deskription der Verhältnisse zu bringen, wie ich sie an einem mir vorliegenden Schnepfenschädel antreffe. Die weitere Behandlung sei einem späteren Zeitpunkt vorbehalten, bis mich ein reicheres Material, mit dessen Sammlung ich seit einiger Zeit beschäftigt bin und das ich vor allem dem Entgegenkommen meines lieben Freundes Dr. ANTONIUS, des Leiters des Tiergartens in Schönbrunn, verdanke, dazu in Stand setzt. Im letzten Jahre wurden die Untersuchungen des leider so früh verstorbenen TAGE LAKJER veröffentlicht, die ein in Hinsicht auf die erwähnte Frage sehr wertvolles Material enthalten, wenn sie auch die Vögel recht stiefmütterlich behandeln. Ohne mich heute in dieser Richtung schon irgendwie entscheiden zu wollen, seien die Ergebnisse der Studien LAKJERS hier mit herangezogen. Sein Standpunkt, nicht die Bezeichnungen der Säugetieranatomie, sondern allgemeinere Namen zu verwenden, kann aber sicher nur gebilligt werden.

Die Schnabelmuskeln der Vögel arbeiten meist unter ganz eigenartigen Verhältnissen, da sie fast immer zweigelenkig sind und die Feststellung der Einzelteile dieses so leicht verschiebbaren Apparates, die oft notwendig wird, um eine bestimmte Bewegung durchzuführen, immer noch die Tätigkeit eigener Muskeln außer jenen verlangt, welche die eigentliche Lageveränderungen herbeiführen. Fast jeder Muskel hat außer seiner Hauptwirkung noch verschiedene Nebenwirkungen, die entweder für den Gesamtzweck mit ausgenützt werden oder aber durch Antagonisten aufzuheben sind. Dadurch wird die Erklärung des Zustandekommens der einzelnen Tätigkeiten des Schnabels ungemein erschwert. Fast ausgeschlossen erscheint es mir aber, ein Schema der Mechanik des Vogelschnabels zu geben, da es in der Wirbeltierreihe wohl kaum eine Gruppe gibt, bei der eine derartige Mannigfaltigkeit in Aufbau und Wirkungsweise der Kiefer angetroffen werden könnte wie bei den Vögeln. Selbst die allgemein verbreitete Anschauung, daß ein durchgehendes Charakteristikum dieses Apparates in der Beweglichkeit des Oberschnabels gefunden werden könne, muß ich nach meinen Erfahrungen ablehnen, denn bei ziemlich großen Gruppen des Stammes ist eine solche schon durch die Konfiguration des Skeletts ausgeschlossen und kommt sicher als Funktion nicht in Betracht<sup>1)</sup>.

Morphologisch bietet die einfachsten Verhältnisse der Depressor mandibulae (Digastricus). Er findet sich bei den Vögeln in ein bis drei Portionen. Bei der Schnepfe (vgl. Taf. XIV, Fig. 8, 9) finde ich einen Teil, der seitlich an der Hirnkapsel, zwischen dem Hinterrande der Orbita und der Insertionslinie der oberflächlichsten Nackenmuskeln oberhalb der Ohröffnung entspringt und am oberen Rande des erwähnten hakenförmigen Endes des Proc. postglenoidalis (Proc. mand. post.) ansetzt. Ein zweiter Teil heftet sich an den Unterrand dieses Fortsatzes und zieht zu den nach unten gerichteten Fortsätzen des Occ. laterale und zum Basioccipitale, an dessen Seitenkanten er entspringt.

Funktionell wird seine Bedeutung dadurch kompliziert, daß er nicht nur die Öffnung der Kiefer bewirkt, sondern auch das Quadratum selbst bewegt oder bewegen kann, falls nicht dessen Feststellung durch andere Muskeln erfolgt. Er drückt dessen Distalende nach vorne und oben.

Die anderen Muskelgruppen sind dadurch zusammengefaßt, daß sie alle vom Trigemini innerviert werden. Es handelt sich um die Muskulatur des ersten Kiemenbogens (Kieferbogens), die erst sekundär auf das Schädeldach übergriff. Am ältesten dürfte dieser Zustand bei der innersten Gruppe sein, welche GADOW als Orbito-Quadratus, LAKJER als Abkömmling des Constrictor I Dorsalis, speziell als Protractor pterygoidei bezeichnet, welchen Namen ich aber eben wegen der oft unstimmmigen funktionellen Meinung ver-

<sup>1)</sup> Wenn es an solchen Schädeln mit Anwendung der uns zur Verfügung stehenden, im Verhältnis zur Gesamtkonstruktion viel zu großen Kraft dennoch möglich ist, eine Hebung des Oberschnabels zu erzwingen, so ist dies noch lange kein Beweis, daß eine solche zur normalen Funktion gehört. Ich stehe überhaupt auf dem Standpunkt, daß Durchbiegungen an schwachen Stellen des Schädelskeletts passiv auftreten können, manchmal allerdings dann zu einer neuen Fähigkeit ausgebaut werden, in sehr vielen Fällen aber durch besondere Verstärkungen wieder aufgehoben worden sind. Nur wenn sich eigens darauf hinzielende Einrichtungen feststellen lassen, möchte ich in diesen Möglichkeiten Konstruktionsziele erblicken, sonst aber ziehe ich die passive Deutung entschieden vor.

meiden möchte. Dieser Muskel ist bei der Schnepfe in drei Portionen zu finden, vgl. Taf. XIV, Fig. 8). Zwei davon liegen ziemlich normal (orbqu 1), sie entspringen unmittelbar rostral vom Opticus, respektive von einer leichten Crista, welche ventral von diesem am unteren Rand des Sept. interorbitale zu sehen ist, und ziehen zur Spitze des Proc. orbitalis des Quadratum, respektive zum oberen Rand dieses Knochens, welcher den genannten Fortsatz mit dem Gelenkfortsatz verbindet. Diese beiden Teile sind übrigens nicht völlig in ihrem Verlaufe zu trennen. Die dritte Portion (eigentlich dritte und vierte) (orbqu 2) entspringt am vorderen Teile des Oberrandes des genannten Septum und endigt mit konvergenten Fasern in einer Sehne, welche an der Innenfläche des Körpers des Quadratum unmittelbar neben dem Gelenkhöcker für das Pterygoid inseriert. Da sie medial vom Orbitoquadratus liegt, ist die Zugehörigkeit zu der innersten Gruppe wohl sicher, wenn ich auch vorläufig über die genauere Homologisierung nichts weiter aussagen möchte. Die ersten beiden Portionen bewirken eine Drehung des Quadratbeines, indem sie den Proc. orbitalis zurückziehen, die dritte und vierte, indem sie dessen Distalende und damit unmittelbar das Pterygoid gegen die Schnabelachse heben.

Die lateralen Muskelgruppen faßt LAKJER als Adductor mandibulae zusammen, was mir richtiger scheint als die GADOWSCHE Einteilung, welcher von dieser Gruppe die Teile, welche sich zwischen Palatinum und Pterygoid einer- und der Mandibel anderseits ausspannen, als „Pterygoideus“ herausgreift, den Rest aber mit den früher besprochenen Gruppen zu fünf Portionen des Temporalis vereinigt. Wir haben es hier wohl sicher mit den Abkömmlingen der ursprünglichen Kieferschließmuskeln zu tun, die teils ihren Ursprung auf den Resten des Palatoquadratum beibehielten, teils aber auf die Schädelwand oder die im Gaumenabschnitt sich neu bildenden Deckknochen übergriffen. Die Gruppierung der Kaumuskulatur bei den Säugern ist sicher sekundär und eignet sich darum keineswegs zum Ausgangspunkt einer Vergleichung, wenn auch freilich historisch dieser Weg eingeschlagen wurde. Die Gliederung der Gruppe erfolgt bei LAKJER nach der Lage zum Ramus mandibularis trigemini. Lateral von diesem (Add. mdb. ext.) finde ich bei der Schnepfe zwei unvollständig trennbare Portionen, welche am Unterrande der Außenfläche des knöchernen Orbitalringes entspringen und, unter dem Ligamentum postorbitale hindurch, auf der Außenseite der Mandibel inserieren. Sie erreichen hier den unteren Ast der dorsalen Längsrippe des Unterschnabels, der, wie oben beschrieben, in den Proc. postglenoidalis verläuft. Der obere-vordere Muskel ist schmal, seiner ganzen Länge nach fleischig und ziemlich parallelfaserig, der untere-hintere ist am Ursprung sehnig und schmal, verbreitert sich aber gegen den Ansatz zu mit divergenten Fasern über fast drei Viertel der gesamten Insertionslinie. Distal nicht vollkommen von den genannten Portionen isolierbar, finden sich zwei Teile, die an der Innenseite des Knochenringes entspringen und sich gleich vor dem Außenrande desselben mit den früher beschriebenen Zügen vereinigen. Sie dehnen die Insertionsfläche bis zum Proc. coronoideus aus (add 1 & 2).

Medial folgen nun zwei Stränge, die an der Hinterwand der Augenhöhle an spitz aufragenden Knochenzapfen entspringen und über den Körper des Quadratum hinweg zum Unterschnabel ziehen (add 3 & 4 und add 5). Sie liegen dabei in jener seichten Mulde, welche durch die Winkelung der beiden

Fortsätze (*Proc. orbitalis* und *articularis*) des *Quadratum* gebildet wird. Unter diesen Muskeln, etwa zwischen ihnen und den eben besprochenen, läuft in der Tiefe der *Ramus mandibularis trigemini*. Die Insertion erfolgt an der Innenseite des *Proc. coronoideus* der Mandibel. Wahrscheinlich handelt es sich auch hier noch um Teile des *Add. mdb. externus*, doch dürfte erst durch die Untersuchung nahe verwandter Formen ohne die eigenartige Verlagerung des *Quadratum*, die bei der Schnepfe störend wirkt, hierin Sicherheit zu gewinnen sein. Alle diese Adduktorengruppen heben die Mandibel gegen die Hirnkapsel, aber mit einer viel größeren Komponente ziehen sie diese nach hinten und stellen sie gegen den Zug der *Pterygoidmuskeln* fest. Sie unterstützen dadurch die Rückziehung des Kiefergaumenapparats, da sie jenem Muskel erst den nötigen Rückhalt gewähren.

Von den weiteren an der Innenseite der Mandibel inserierenden Muskeln entspringen zwei wieder nicht völlig trennbare Portionen an der Spitze und rostralen Kante des *Quadratum* (add 6). Die Insertion liegt unmittelbar vor der Gelenkpfanne an der Innenfläche des Unterschnabels. Sie entsprechen dem *Pseudotemporalis* (Teil des *Add. mdb. int.*) LAKJERS, vielleicht auch dem *Add. mdb. posterior*. Ihre Funktion besteht in einer Vorziehung des *Proc. orbitalis* aus der Augenhöhle; ist dieser festgestellt, so heben sie die Mandibel.

Die letzte Gruppe spannt sich zwischen den Knochen des Gaumenbogens und dem Unterschnabel aus und entspricht dem *Pterygoideus* GADOWS und LAKJERS, welchen dieser aber als einen Teil der großen Adduktorengruppe auffaßt. Dieser Muskel zeigt bei den Vögeln in seiner Gliederung und Lage der Teile vielleicht die weitesten Verschiedenheiten. Ich beobachte am Schnepfenschädel (vgl. Taf. XIV, Fig. 9), vom *Palatinum* an dessen rinnenförmiger Unterfläche entspringend, einen mindestens zweischichtigen Strang, der am *Proc. angularis internus* der Mandibel inseriert. Die oberflächliche Schicht (pter 1) zeigt fast nur längsgerichteten Faserverlauf und reicht bis zum Hinterrand des genannten Fortsatzes. An ihrer medialen Kante liegt eine starke Sehne. Die darunter liegende, wie gesagt, nicht rein isolierbare Schicht (pter 2) verbreitert sich gegen die Insertion mit divergenten Fasern und reicht an der Innenseite des Unterschnabelastes nicht ganz bis zum Ansatz der oberflächlichen Partie, schlägt sich aber mit ihren lateralen Fasern um die Unterkante der Mandibel nach außen herum und inseriert hier an der Außenfläche des *Proc. postglenoidalis* in einiger Entfernung von der Insertion des *Digastricus*. Außen ist der Muskel teilweise überlagert von einem Zungenbeinmuskel (*M. serpihyoideus*, GADOW). Die tiefsten Schichten (pter 3) zeigen einen mehr transversalen Faserverlauf und ziehen von der Innenlamelle des Gaumenbeines und vom Distalende des *Pterygoids* zum gegenüberliegenden Innenfortsatz der Mandibel. Die Funktion des gesamten *Pterygoideus* besteht in einem Drehmoment, das er, allerdings mit sehr kurzem Radius, dem Unterschnabel erteilt, wobei er ihn gleichzeitig nach vorne zieht. Ist dieser aber festgestellt, so zieht der Muskel den Gaumenapparat zurück.

Von Bändern des Schnepfenschädels wären zu erwähnen (vgl. Taf. XIV, Fig. 8, 9): ein Ligament, das von einem Fortsatze der knöchernen Umrahmung der Orbita über das Hinterende des Jochbogens hinweg zu einem rundlichen Höcker unmittelbar neben dem Gelenk zieht, entsprechend

dem Lig. postorbitale LAKJERS. Ferner ein zweites, das vom Proc. occ. lateralis zum Hinterrand des Innenfortsatzes der Mandibel reicht und diese gegen eine allzuweite Verschiebung schützt, und ein drittes vom hinteren Abschnitte des Jochbogens entlang der hinteren Zirkumferenz des Kiefergelenkes zum Ursprung des Proc. angul. internus (Lig. jugo-mandibulare). Ich kann bezüglich dieses Bandes nur die Angaben von LEBEDINSKY gegen FUCHS bestätigen, daß eine Verbindung desselben mit der Pterygoidmuskulatur nicht besteht. Patellen konnte ich nicht auffinden.

Diese etwas eingehendere Schilderung des Schnepfenschädels mag genügen, um ihn uns als einen durchaus nicht so einfachen Apparat erscheinen zu lassen, als der er meist mit wenigen Worten abgetan wird. Der Versuch, in ein Verständnis desselben einzudringen, wird am besten mit der Würdigung des Gesamtaufbaues im ruhenden Zustande beginnen und erst nachher auf die Mechanik eingehen. Als Ganzes ist der Schnabel von *Scolopax* als stilettförmig, kurz (im Verhältnis zu den nächsten Verwandten) und starr zu bezeichnen und der Ausdruck „Stecher“ der Jägersprache charakterisiert ihn sehr gut. Er ist ja auch aus der Beobachtung der Funktion desselben geprägt worden, was der richtige Weg zum Verständnis der Lebensformen ist. Wir haben am Ober- und Unterschnabel eine Reihe von Einzelheiten kennengelernt, welche der Versteifung desselben dienen; es sei nur an die Querschnitte der dorsalen Mittelrippe und an die Lagerung der Leisten im Mandibelast erinnert. Die Biegungsfähigkeit ist nur in einem kurzen Abschnitt erhalten geblieben, etwa im vorderen Drittel. Wir konnten aber eigene Einrichtungen aufdecken, welche auch diese Elastizität für die Zeit des Einbohrens aufzuheben bestimmt sind, wobei noch darauf hinzuweisen ist, daß die beiden Palatina, in welche die unteren Seitenkanten des Oberschnabels auslaufen, an das sehr starke Rostrum des Keilbeines unter einem Winkel von fast 45° anstoßen, so daß die Hälfte des auf sie von der Schnabelspitze her fortgepflanzten Gegendruckes in diesem Knochen aufgefangen wird. Die andere Komponente wird vom Pterygoid übernommen und gegen das Quadratbein weitergeleitet, wobei in dieser Stellung des Kiefergaumenapparats die Beweglichkeit der beiden Knochen gegeneinander durch die S-förmige Einfügung des Flügelbeines in die beschriebene Rast aufgehoben ist. Das Quadratbein wird außerdem bei geschlossenem Schnabel durch die verschiedenen Schließmuskeln und auch durch den inneren Teil des Digastricus in der als Widerlager dienenden Gelenkgrube des Unterschnabels gestützt. Für das Einbohren in den Boden können wir den Schnabel als nahezu starres System ansehen, und wir müßten unsere Untersuchung nunmehr auf die Hals- und Nackenmuskeln ausdehnen, was aber nicht in den Rahmen dieser Studie fällt. Die Festigkeit der Hirnkapsel, an welcher diese Muskeln ansitzen, wurde bereits gewürdigt, wenn auch im einzelnen noch manches nachzutragen wäre.

Gehen wir nunmehr auf die Bewegungen des Schnabels ein, so können wir die einfachen Scharnierbewegungen im Unterkiefergelenk vorwegnehmen, wobei es allerdings fraglich bleibt, ob sie überhaupt rein vorkommen. Die Öffnung erfolgt durch die Kontraktion des Depressor mandibulae, wobei der laterale Teil desselben am längeren Hebelarm ansetzt und daher größere Kraft, der andere aber näher dem Gelenk größere Geschwindigkeit der Bewegung erzeugt. Der Schnabelschluß ist keineswegs so einfach zu bewerk-

stelligen. Eine bloße Hebung der Mandibel durch Muskeln, die am Hirnschädel entspringen, würde zwar diese beiden Schädelteile einander nähern, könnte aber nicht verhindern, daß sich der ganze Kiefergaumenapparat rostralwärts bewegte und dadurch der feste Aufbiß an der Schnabelspitze gelockert würde. Die schräg nach hinten ziehenden Partien der Schläfenmuskeln würden allerdings dieser Vorschiebung entgegenarbeiten, aber nur auf indirektem Wege über das Kiefergelenk und die Verbindungen in der Palatinalspange. Andererseits kann die Rückziehmuskulatur des Kiefergaumenapparats (*M. pterygoideus*) allein zwar einen Kieferschluß herbeiführen, ist aber bei ihrem Ansatz knapp neben dem Drehpunkt in bezug auf Kraftwirkung sehr im Nachteil, so daß zwar der Schnabel geschlossen, nicht aber etwas gefaßt werden könnte. Außerdem wäre die Übertragung der Wirkung einer etwa zu tragenden Last auf den Hals und Rumpf sehr ungünstig, denn sie bliebe allein der Ansatzstelle des Schnabelfirstes und den Bändern des oberen Quadratgelenkes überlassen. Man sieht, welche Erschwerung die Beweglichkeit des Oberschnabels in vielen Fällen mit sich bringt, und wird daher nicht erstaunt sein, wenn dort, wo ihr eine Bedeutung nicht zukommt, durch Aufheben derselben ähnliche einfachere Bedingungen hergestellt werden, wie sie etwa am Säugerschädel zu finden sind. Von besonderer Wichtigkeit ist beim Schnabelschluß aber auch die Feststellung des Quadratum, auf dessen eigenartig freie Einschaltung die ganze weitgehende Beweglichkeit des Schnabelmechanismus der Vögel zurückgeht. Dieser Feststellung dient vor allem sein *Proc. orbitalis*, der sowohl weite als auch günstige Ansatzflächen für Muskeln bietet. Wenn dieser Fortsatz wirklich dem Palatinateil des Palatoquadratum entspricht, so übt er hier nur seine uralte Funktion aus, vielleicht als einzigen Rest seiner ehemaligen Bedeutung.

Betrachten wir nunmehr die eigenartige Öffnung des Schnabels der Schnepfe, die auf dessen vorderes Drittel beschränkt ist und die ja eigentlich der Anlaß zu unseren Betrachtungen wurde. Innerhalb der freien Schnabellänge ist die Mechanik bald erledigt: Die beiden unteren Schnabelkanten, die Maxillarspangen, werden nach vorne gedrückt und sind, da sich ihr Vorderende von der Schnabelwurzel nicht entfernen kann, gezwungen, sich durchzubiegen. Nach unten verhindert dies sowohl der geschlossene Unterschnabel als auch die Haut, welche den Oberschnabel überzieht und die drei Konturspangen aneinander hält; ja, durch die Verschiebung in der Längsrichtung wird diese Haut noch gespannt und die Teile dadurch stärker aneinander gepreßt. Die Einschränkung der Biegunsmöglichkeit auf einen kleinen Abschnitt der Schnabellänge erhöht noch die Spannung, und die einzige Möglichkeit, sie auszugleichen, bietet sich durch Aufbiegen des Schnabelendes, die ja, infolge der Einschaltung eines elastischen Abschnittes in den sonst starren Schnabelfirst, nachgeben kann. Die Schnabelspitze ist aber trotz dieser reinen Aufbiegung des Vorderendes nicht nach oben, sondern nach vorne gerichtet, da sie ja gegen die Schnabelachse abgelenkt ist und in der Ruhelage nach unten sieht (die Längsachse des Schnabels als Horizontale angenommen).

Viel komplizierter ist der hintere Abschnitt des Kiefergaumenapparats (vgl. Taf. XIV, Fig. 10 und 11). Wir gehen bei der Betrachtung von der Bewegung des Quadratum aus, das durch die an seinem Körper und

am Proc. orbitalis ansetzenden Muskeln im Schädelgelenk derart gedreht werden kann, daß sein distales Ende gegen die Schnabelachse gehoben wird. Es wirkt dabei durch seine T-förmige Gestalt richtungändernd auf die Kräfte, so daß ein nach hinten gerichteter Muskelzug zu einer Verschiebung des Kiefergaumenapparats verwendet werden kann. Die Verschiebung erfolgt in der Achse des hinteren Abschnittes der Mandibel, der gegen die Schnabelachse geknickt ist. Diese Bewegung überträgt sich lateral durch den Jochbogen direkt auf den Vereinigungspunkt desselben mit der Gaumen- und Stirnspange am Hinterende der Maxillargräte. Dieser Punkt wird dadurch schräg nach aufwärts gedrückt und kann diesem Druck nur nach vorne ausweichen, da die Stirnspange zwar an ihren beiden Enden elastisch ist, aber den allgemeinen Abstand von ihrer Stirnwurzel festhält. Schon durch diese Wirkung wird die Hebung in eine Vorwärtsbewegung umgelenkt. Doch wäre die Festigkeit aller dieser Knochen viel zu gering, um eine Aufbiegung der Schnabelspitze hervorzurufen, denn sie sind alle schwächer dimensioniert als selbst die schwächste Stelle im Schnabelfirst. Die wirklich kraftvolle Verschiebung erfolgt auf dem Wege der inneren oder palatinalen Spangen. Hier wird zunächst das Pterygoid fast senkrecht zur Schnabelachse gehoben, indem es an der Fläche des Basipterygoidfortsatzes entlanggleitet. Seine Bewegung erfolgt tangential zu der des Distalendes des Quadratum, welches einen Kreisbogen um sein Dorsalende beschreibt. Durch dieses Aufwärtsgleiten des Flügelbeines werden aber auch die Enden der Palatina gehoben und am Rostrum des Keilbeines emporgetrieben. Dieses fassen sie zwischen sich und müssen darum, durch dessen Neigung gegen die Schnabelspitze gezwungen, gleichzeitig nach vorne ausweichen. Da sie selbst biegungsfest sind, überträgt sich der durch die schiefe Gleitebene erzeugte Druck auf die beiden Maxillarspangen, wobei die Gleichmäßigkeit beiderseits noch durch den einheitlichen Ursprung dieses Druckes gewährleistet ist. Allerdings geht an dieser Keilfläche ein Teil der Kraft verloren, aber dafür wird auch eine Gegenwirkung von außen an derselben Stelle gebrochen und ihrer Gefährlichkeit beraubt. Beim Nachlassen der Muskelspannung in der Orbita<sup>1)</sup> gleiten die Palatina wieder nach abwärts, bis die Flügelbeine völlig in ihre S-förmige Rast am Quadratum zurückgesunken sind. Die Hauptleistung bei der Hebung des Oberschnabels fällt somit den beiden Gaumenspangen zu, während die beiden lateralen (Jochbogen-) Spangen nur eine Hilfsfunktion haben. Sie stellen eine Führung für den Vereinigungspunkt der drei Elemente jeder Seite dar und sichern eine Parallelverschiebung des Palatinum, indem sie sein Vorderende genau um denselben Betrag heben, um welchen sein Hinterende am Rostrum emporgeschoben wird.

Wir erkennen, daß die ganze Verschiebung des Kiefergaumenapparats von einer Drehbewegung des Quadratum ausgeht. Die bewirkende Muskulatur entspringt am Septum interorbitale und inseriert teils am Fortsatze des Quadratbeines, der in die Augenhöhle reicht, teils am Körper desselben

<sup>1)</sup> Die Elastizität der aufgebogenen Knochen des Schnabels allein bewirkt schon ein Zurücksinken des Gaumenapparats bei Nachlassen des Muskeldruckes; aktiv kann diese Bewegung durch die Kontraktion des Pterygoideus herbeigeführt werden, wenn die Mandibel, an welcher dieser Muskel seinen Rückhalt sucht, durch die Adduktoren festgestellt ist.

Knochens, und zwar, wie wir sahen, unmittelbar neben dem Gelenkhöcker für das Pterygoid. Diese Partie wirkt in derselben Richtung, in welcher das Pterygoid sich, geführt längs des Basipterygoidfortsatzes, verschiebt; die anderen Partien aber ziehen nach hinten und oben und erzeugen außer dem Drehmoment auch noch einen Druck in der Richtung des Gelenkfortsatzes, d. h. sie drücken den Gelenkknopf des Quadratbeines in seine Höhle hinein. Die mächtige Entfaltung und Vielfältigkeit dieser Muskelgruppen stimmt mit der wichtigen Funktion, welche dieser Drehung des Quadratum zukommt, sehr gut überein und erinnert uns an Fälle ähnlicher Ausbildungshöhe und entsprechender Bedeutung der Bewegung des Oberschnabels (*Anas*). Desto mehr können wir aber überzeugt sein, daß dort, wo das Skelett einer solchen einen höheren Widerstand entgegensetzt und dabei eine entsprechend stärkere Ausbildung dieser Muskelgruppe fehlt, gegen die funktionelle Bedeutung der Oberschnabelhebung berechtigtes Mißtrauen gehegt werden darf.

Wenn wir den Aufbau und die Wirkungsweise des Schnepfenschädels mit den Verhältnissen anderer Vogelschädel vergleichen, so zeigen sich drei auffallende Unterschiede: die Verschiebung der Durchbiegungsstelle in das vordere Drittel des Oberschnabels, die besondere Versteifung des übrigen Schnabels und seine feste Verbindung mit dem Hirnteil und endlich seine starke Abknickung gegen die Schädelachse.

Nach dem, was eingangs über die Konstruktion der „zerlegten Schnäbel“ ausgeführt wurde, bedarf der erste Punkt eigentlich keiner Erklärung. Bei derartigen Schnäbeln wird normal die Dorsalkante als Ganzes durchgebogen und die Einschränkung dieser allgemeinen Elastizität auf eine kleinere Strecke ist ein Fall typischer Spezialisierung. Die Versteifung des übrigen Schnabels und die feste Verbindung mit dem Hirnteil sind aus der Funktion als „Stecker“ ohne weiteres verständlich. Es bleibt nunmehr auch im dritten Punkte zu untersuchen, ob die Beziehung zu der speziellen Funktion des Schnepfenschnabels eine befriedigende Aufklärung zu bringen vermag.

Wir haben durch die mechanische Analyse herausgefunden, daß an dem zur Schnabelachse um etwa 45° geneigten Rostrum einerseits die Palatina eine sichere Anlehnung und Führung finden, andererseits aber auch ein Großteil der auf das Quadratum ausgeübten Muskelkraft verloren geht. Es dürfte demnach kaum zugänglich sein, die Abknickung als eine speziell der Hebung der Schnabelspitze dienende Struktur darzustellen. Gewiß sind auch in dieser Hinsicht alle Einzelheiten in bester Übereinstimmung mit der Beanspruchung zu finden, aber es macht mir den Eindruck, als ob wir dem Apparat am besten gerecht würden, wenn wir die Knickung als gegeben und die besondere Struktur des Kiefergaumenapparats als Anpassungen an diese vorgefundenen Verhältnisse ansähen. Denn eine Hebung der Schnabelspitze kommt, wenn auch vielleicht nicht in diesem Ausmaße, auch bei anderen Vögeln vor, und es wäre leicht vorzustellen, daß der hier erreichte höhere Grad dieser Bewegung ohne die Schädelknickung und die damit verbundenen Komplikationen hätte erworben werden können. Es wäre nun noch zu untersuchen, ob die Winkelung der beiden Schädelteilachsen etwa mit der Stechfunktion in Zusammenhang stünde, indem sie vielleicht eine festere Anfügung des Schnabels an den Hirnschädel gestattet. Wieder soll keineswegs in Zweifel gezogen werden, daß diese Anfügung in der Winkelung äußerst fest ist, wie ja in der Beschreibung hervorgehoben wurde, aber

es ist kaum möglich, in dieser selbst eine Anpassung an das Stechen zu erblicken, da dieselbe Funktion auch ohne Knickung durchgeführt werden könnte und tatsächlich auch wird. Ich stehe darum nicht an, diese Herabbiegung der Schnabelachse gegenüber der des Hirnschädels als eine Einzelheit im Baue des Schnepfenschädels zu betrachten, welche nicht mit der diesem eigentümlichen Spezialisierung zusammenhängt, sondern irgendeinen anderen Grund haben muß. Gerade an einem so extrem angepaßten Schädel, an welchem die Beziehungen zu einer einheitlichen Funktionsweise sehr deutlich werden, können wir mit größerer Sicherheit alles aussondern, was nicht in diesen Kreis gehört, und gelangen dadurch zu neuen Problemen.

Unsere Anschauung, daß die Schädelknickung als ein gesondertes Problem zu behandeln sei, erhält noch eine besondere Stütze durch die Verhältnisse beim Kiwi, dessen deutscher Name schon auf die weitgehende Ähnlichkeit mit der Schnepfe hinweist. Ganz, wie diese, erwirbt er seine Nahrung aus dem Boden, in den er seinen langen und dünnen Schnabel einbohrt, um drinnen Würmer u. dgl. zu fassen, die er dann sehr vorsichtig, um sie nicht zu zerreißen, hervorzieht. Mein verehrter Institutsvorstand, Prof. J. VERSLUYS, hatte die Liebenswürdigkeit, mir mitzuteilen, daß am Schädel des *Apteryx* im aufgeweichten Zustand eine ähnliche Hebung der Oberschnabelspitze herbeigeführt werden könne wie bei *Scolopax*; aber trotz dieser Ähnlichkeit in Bauart und Verwendungsweise finden wir keine Andeutung einer Achsenknickung. Eine genaue Untersuchung des Kiwischädels würde uns denselben als einen ebenso funktionsentsprechend gebauten Apparat kennen lehren wie den der Schnepfe, und wir müssen uns für eine Erklärung des uns beschäftigenden Baumerkmales nach anderen Beziehungen umsehen.

Eine Zusammenstellung der Vogelschädel nach dem Grade der Abknickung des Schnabels gegen den Hirnschädel hat LEBEDINSKY (1921) gebracht, doch kann ich seine Tabelle für meine Zwecke nicht heranziehen, da er, wie schon erwähnt, an Stelle einer Bezugslinie am eigentlichen Hirnschädel den Jochbogen verwendete, der ja seiner Funktion nach wie auch im Aufbau und Abhängigkeit der Lage dem Gesichtsteil zuzurechnen ist. Es ist auch nicht die Absicht dieser Studie, eine Übersicht der Klasse der Vögel in dieser Hinsicht zu geben; vielmehr genügt es, auf einige sehr charakteristische Beispiele hinzuweisen. Der Einfachheit wegen spreche ich hier nur von zwei Bautypen, den Streckschädeln und den Knickschädeln.

Zum ersten Typus gehören sämtliche Gruppen der *Ratitae*, von den *Carinatae* als besonders charakteristisch die *Colymbiformes*, die echten Reiher und *Botaurus*; zu den Knickschädeln sind die *Charadriiformes*, *Gruin-* und *Galliformes* sowie die große Masse der *Passeriformes* zu zählen. Wir müssen aber von den Streckschädeln die Ratiten herausgreifen, weil sie zwar keine Knickung zeigen, aber nicht jenen charakteristischen, reptilähnlichen Gesamtcharakter tragen wie die anderen, karinaten Gruppen. Als weiteres Kennzeichen dieser könnte man die tiefen Muskelgruben anführen, welche die Schläfenwand des Schädels einnehmen.

Das Ergebnis der Knickung ist nach zwei Seiten zu würdigen: Erstens bedeutet es eine Veränderung der Gesamtform des Schädels und eine Verschiebung der Verteilung der Massen in bezug auf die statische Basis, was für die Tragart desselben wichtig ist, zweitens aber erhält der Schnabel

und besonders seine Spitze eine andere Stellung zum Hirnschädel. Daß ihrer Senkung eine Bedeutung in bezug auf Objekte der Außenwelt zukomme, scheint mir bei der großen Beweglichkeit des Vogelhalses und dem im Verhältnis dazu minimalen Ausschlag dieser Knickung höchst unwahrscheinlich. Die Tragart des Vogelschädels weist nun allerdings Verschiedenheiten auf, indem die ursprüngliche Lage der Hirnschädelachse zur Wirbelsäule, in der sie eine Verlängerung derselben bildete, bei den späteren Typen verschoben wird, so daß der Hals nunmehr nicht von hinten, sondern von unten an den Schädel herantritt. Es ist ohne weiteres einzusehen, daß dadurch eine Säulenfunktion desselben herbeigeführt wird, der Schädel mehr auf den Wirbeln ruht, als an den Nackenmuskeln hängt. Wir finden dieselbe Verschiebung im Stamme der Säugetiere bei Affen und Menschen zum Extrem geführt, wobei hier der Zusammenhang mit der Vergrößerung der Hirnmasse besonders auffallend ist, vielleicht sogar so sehr ins Auge springt, daß andere wichtige Beziehungen daneben bisher übersehen wurden. Auch bei den Vögeln läßt sich ein Zusammenhang mit Vergrößerung des Gehirns und auch der Augen nachweisen, die einen recht beträchtlichen Teil des Schädelgewichtes ausmachen, doch darf man daneben vielleicht auch noch eine ganz allgemeine verschiedene Stellung des Vogels zu seiner Umwelt nicht übersehen. Wie dem aber auch sei, keinesfalls darf diese Verschiebung in der Stellung des Hinterhauptgelenkes mit der Schädelknicung zusammengeworfen werden, denn zunächst hat sie nur eine Vergrößerung des Winkels zwischen der Hirnschädelbasis und dem Planum occipitale und Condylus zur Folge. Wenn wir aber die Bedeutung dieser neuen Tragart in einer weitgehenden Entlastung der Nackenmuskulatur erblicken können, so werden wir auch alle jene Veränderungen in den Kreis der Betrachtung ziehen dürfen, welche in der gegenseitigen Lagerung der Schädelteile vor sich gehen und deren Hauptbedeutung es ist, den Schwerpunkt näher an den Unterstützungspunkt des ganzen Aufbaues zu rücken. So finden wir gerade bei den im Hinterhauptgelenk besonders geknickten Formen, wie etwa den *Passeres*, die schwersten Teile des Kopfes, Gehirn und Augen, ganz nahe aneinander und über die Unterstüßungsfläche gerückt, so daß die Hirnachse gegen eine Gesamtschädelachse stark aufgerichtet erscheint. Darin eine Ursache der Verlagerung des Foramen magnum sehen zu wollen (STRESEMANN in KÜKENTHALS Hdbch., 1927), scheint mir unberechtigt, da alle diese Verschiebungen den einheitlichen Komplex des Überganges zur neuen Tragart des Kopfes bilden. Im Zusammenhang damit kann nun auch eine Verkürzung und Abbiegung des Schnabels als eine Schwerpunktsverlagerung verstanden werden. Primäre Ursachen dafür sind aber jedenfalls in der Schnabelfunktion selber zu suchen und lassen sich dort auch finden.

Wir gehen bei dieser Untersuchung vom Streckschädel aus, der in seiner typischen Form, wie wir ihn bei den angeführten Carinaten finden, sicher primitiv ist. Übrigens gehört schon *Hesperornis* diesem Typus an. Der Schnabel bildet hier eine Verlängerung der Schädelkonstruktion nach vorne; der Schnabelfirst steigt nur unwesentlich nach hinten zu an und wird auch von dem Hirnteil nicht überhöht, so daß eine Druckwirkung von dort her nur höchst ungünstig auf die Schnabelspitze fortgepflanzt werden kann. Daß die Muskulatur gerade bei diesen Vögeln besonders weit auf das Schläfendach hinaufgreift und eine tiefe Grube erzeugt, ist nur ein scheinbarer

Widerspruch zu dem eben Gesagten, denn diese Muskeln dienen nicht so sehr dem Schnabelschluß als dem Tragen des Unterschnabels mit einer auf ihm oder in einem Kehlsacke lastenden Beute. Das Zugreifen wird durch die Pterygoidmuskeln besorgt, die hier an dem wesentlich höheren Unterkieferaste einen günstigen Hebelarm gewinnen und daher nicht nur den Oberschnabel nach abwärts ziehen, sondern auch gleichzeitig den Unterschnabel zu heben vermögen. Trotzdem bleibt aber die Kraftentfaltung an den Schnabelspitzen noch immer gering und ein rasches Zugreifen, manchmal gefolgt von einem In-die-Höhewerfen der Beute und neuerlichem Auffangen weit hinten in der Schnabelspalte, ersetzt, was dort fehlt. Denn, daß bei dieser Greifmethode eine Widerstandsleistung der Beute fast nicht zur Geltung kommen kann, ist ohne weiteres klar. Besondere Wichtigkeit erlangt dabei jedoch die Geschicklichkeit und Sicherheit im Zugreifen, und ich möchte in diesem Zusammenhange die Lage der Schnabelspitze genau in der Visierlinie des Auges als ein wichtiges Konstruktionsmoment hervorheben. Die typische Funktion eines derartigen Schädels ist das Stoßfischen. Als eine Weiterbildung dieses Typus können wir die Hakenschnäbel eines Kormoran oder Albatros ansehen, da sich der Gegendruck eines in diesen letzten Abschnitt eingeklemmten Objektes in der Längsrichtung des Schnabels auswirkt und außerdem durch die Möglichkeit einer Rückziehung des Oberschnabels durch den Kiefergaumenapparat ein besonders festes Einklemmen erfolgen kann. Die Beweglichkeit des Oberschnabels kommt für diesen Typus- aber auch noch in einer anderen Hinsicht in Betracht. Während nämlich bei einfacher Scharnierbewegung des Unterkiefers die Spitze desselben während des Zugreifens nach hinten, also vom Objekt weg geführt wird oder aber der ganze Schädel gehoben werden muß, wobei, wenn auch nur für den Bruchteil einer Sekunde, das Objekt aus der Blickrichtung kommt, wird durch die Verschiebung des Quadratum gleichzeitig Ober- und Unterschnabelspitze gegen das Objekt zu geöffnet, ohne daß das Auge irgendwie aus der Visierlinie gebracht würde. Gerade für Fischfänger ist die dadurch erhöhte Sicherheit der Stoßführung von größter Wichtigkeit.

Wir können nun feststellen, daß bei jenen Vögeln, bei denen eine derartige Zielsicherheit mit der Schnabelspitze keine große Rolle spielt, weil sie entweder völlig unbewegliche oder sich nur langsam bewegende Tiere erfassen, die Abknickung des Schnabels eintritt. Ich möchte aber dieses Zusammentreffen nur negativ bewerten, d. h. die Lage der Schnabelspitze in der Visierlinie verliert für solche Vögel ihre funktionelle Bedeutung und die Richtung der Schnabelachse wird dadurch hievon unabhängig. Für die tatsächlich erfolgende Knickung müssen wir uns dann nach neuen Beziehungen umsehen, und solche mögen manchmal in der Umstellung des Ganzen auf eine neue Tragart gelegen sein. Es gibt aber noch eine andere Beziehung, auf welche auch LEBEDINSKY (1921) hinweist. Je mehr nämlich der Schnabelfirst und besonders die Spitze vom Hirnschädel überhöht wird, desto günstiger liegen die Verhältnisse für eine Druckübertragung von der Schläfenmuskulatur her. Ganz parallele Verhältnisse liegen auch am Säuger Schädel vor, und ich habe auf die Bedeutung der oberen Schädelkante, welche vom Stirn-Nasenrücken gebildet wird, dort bereits hingewiesen. Auch bei den Vögeln spielt der Schnabelfirst dieselbe Rolle einer Druckstrebe zwischen dem Ursprung der Muskeln und dem Wirkungspunkt an der Schnabelspitze;

je mehr sich deren Lage der Krafrichtung nähert, desto mehr verringert sich die Bruchkomponente: wir werden daher bei kräftigen Spitzenbeißern stets einen steil ansteigenden Schnabelrücken antreffen. Eine Weiterbildung ist die Krümmung dieser Strebe gegen den auf die Schnabelspitze von unten her einwirkenden Gegendruck, welche auch wieder mechanisch günstigere Bedingungen der Übertragung herbeiführt und ebenfalls unter den entsprechenden Beanspruchungen sicher angetroffen wird. Ein derartig herabgekrümmter Schnabel wird aber auch ganz anders gegen das Objekt geführt, es hängen hier Tragart und Schnabelfunktion selbst innerlich miteinander zusammen, und wir dürfen auf diese Beziehungen hinweisen, wenn wir finden, daß der Stoßschnabel so angesetzt ist, daß die Halswirbelsäule und die von ihr ausgehende Stoßkraft ohne Knickung in die Schädel- und Schnabelachse weitergeleitet wird. Völlig sinnlos aber wäre an einem Schädel, der auf eine Übertragung des Muskeldruckes von der Hirnkapsel über den Schnabelfirst auf dessen Spitze gebaut ist, eine Beweglichkeit des Oberschnabels, welche die mit mancherlei Mitteln herbeigeführte Druckfestigkeit in dieser Hinsicht sofort wieder in Frage stellen würde.

Kehren wir nach diesen Andeutungen zu der Schnepfe zurück, so sehen wir, daß die Abknickung des Schnabels, die wir hier vorfinden, völlig übereinstimmt mit den obigen Ausführungen. Hier wird das Greifen ja nicht unter Leitung der Augen, sondern des Tastsinnes durchgeführt; trotzdem ist der Gesichtssinn sehr hoch entwickelt, wie wir schon aus der Größe der Orbiten entnehmen können, aber auch aus dem Verhalten des Vogels, der sich fliehend mit auffallender Geschicklichkeit gegen Sicht zu schützen weiß, also sicher selbst sehr gut sieht. Ein Dämmerungstier kann nun aber nur entweder sehr gute Augen brauchen oder aber sich zum Ersatz auf einen anderen Sinn verlassen, wie dies bei dem sonst so ähnlich lebenden Kiwi der Fall ist. Dieser hat, im Gegensatz zur Schnepfe, sehr kleine Orbiten und als einziger unter den Vögeln im Auge kein Pecten, das zwar embryonal angelegt wird, aber im Laufe der Entwicklung verkümmert. Ohne uns auf die Frage der Bedeutung dieses strittigen Organes einzulassen, ist es unzweifelhaft, daß der obige Entwicklungsweg als ein Reduktionsschritt zu deuten ist. Daneben trägt der Kiwi, wiederum als einziger Vogel, die Nasenlöcher ganz vorne an der Schnabelspitze und besitzt, wie schon OWEN (1872) angibt, ein auffallend großes Riechhirn. Diese eigenartigen Verhältnisse sind auch am Schädel sofort zu erkennen, da dessen blasenförmige Auftreibung über die Orbitae nach vorne reicht. Die Beobachter berichten von einem fortwährenden Schnüffeln, das dann zu hören ist, wenn der Vogel Nahrung sucht. Ebenso wie bei der Schnepfe wird also auch hier der Schnabel bei seiner eigensten Funktion nicht vom Auge, sondern von einem anderen Sinne geleitet, hier hauptsächlich vom Geruch, daneben aber sicher auch noch vom Tastsinn. Trotzdem ist der Schädel aber gestreckt und nur die Herabkrümmung der Schnabelspitze verrät die Unabhängigkeit vom Auge. Diese Krümmung hat selbst ihre funktionelle Bedeutung, denn sie verfestigt den Schnabel gegen den Gegendruck des Bodens beim Einbohren in der Sagittalen, während er transversal durch die auffallend breite Schnabelbasis gesichert ist. Die Palatinalfortsätze der Maxillen bilden mit den Gaumenbeinen eine breite, nach unten konvexe Platte, welche den Oberteil des

Schnabels um mehr als die halbe Breite beiderseits überragt. Dieser ist außer durch die Biegung auch noch durch den Querschnitt gefestigt: im vorderen Teil röhrenförmig, im hinteren T-förmig, wie bei der Schnepfe. Der Schnabel des Kiwi ist augenscheinlich ebenso funktionsentsprechend gebaut wie der der Schnepfe, gehört aber trotz der fast gleichen Benützungsweise doch zu dem anderen Bautypus. Diese Zugehörigkeit ist eben nur ein Zeichen seiner primitiven Stufe, deutet aber nicht auf eine innere Zusammengehörigkeit mit den Stoßfischern. Man sieht, wie falsch es wäre, hier vor schnell zu schematisieren und die Beurteilung eines Schädels auf ein einzelnes Merkmal und nicht auf die genaue Analyse des Gesamtaufbaues zu gründen. Gerade darum halte ich aber den Vergleich Schnepfe-Kiwi für so wertvoll!

Wenn im Vorhergehenden Streckschädel und Knickschädel einander gegenübergestellt wurden, so war dies so gemeint, daß wir es hier mit zwei ganz verschiedenen Bauplänen des Vogelschädels zu tun hätten; ja, ich möchte noch weitergehen und mit aller Vorsicht folgendes andeuten. Es ist bis heute noch nicht ausgemacht, wie und wo die Vögel entstanden sind, obschon das Baumleben mit größter Wahrscheinlichkeit eine der Vorbedingungen für die Ausbildung des Fluktieres darstellt. Wenn wir aber daneben schon in der Kreide und obendrein noch durch den Besitz von Zähnen als sehr alte Form legitimiert einen ausgesprochenen Klippenvogel und Stoßfischer mit dem vollendetsten Streckschädel finden, der selbst unter der Fülle der rezenten Vögel gefunden werden könnte, so wäre doch in Erwägung zu ziehen, ob nicht auch am Meeresstrande in Anpassung an den Fischfang aus einer der anderen vielleicht recht nahe verwandten Wurzel Vögel hervorgehen konnten. Dann aber wären obige Bautypen vielleicht nicht als bloße Spezialisierungen, sondern etwas höher einzuschätzen, zumal ihre Verteilung ganz eigenartig übereinstimmt mit der Trennung, welche Gadow unter seinen *Neornithes* vornimmt: Der Streckschädel typisch für die *Colymbo* + *Pelargomorphae* mit der „ratiten“ Form *Hesperornis*, der Knickschädel aber für die *Alectoromorphae* + *Coracimorphae*, wozu zwar die übrigen Ratiten zu stellen wären, die keinen Schädelknick aufweisen, aber doch sicher nicht zu unserem ersten Typus gehören. Wer nun freilich meint, damit zwei Kästchen gewonnen zu haben, in welche sich alle Vögel auf Grund eines einzigen Merkmales und Maßes bequem hineinschematisieren lassen müssen, der wird schwer irgehen. Er möge nur dann seine Mißerfolge auf Rechnung seiner unbiologischen Schemenforschung setzen, nicht aber dazu verwenden, die Grunderkenntnis anzuzweifeln, auf der diese ganzen Ausführungen aufgebaut wurden, nämlich die der organischen Einheit von Form und Funktion!

#### Literaturverzeichnis.

- Biedermann, W. Der Kieferapparat der Vögel, in Wintersteins Hdbch. d. vergl. Physiologie, Bd. II, 1. Hälfte, pg. 1133—1138.
- Brehms Tierleben, 1911, IV Aufl., Bd. VII. Die Vögel, 2. Band, pg. 273.
- Clara, Max, 1925, Über den Bau des Schnabels der Waldschnepfe (*Scelopax rusticola* L.) Zeitschr. f. mikr.-anat. Forschung, Bd. III, Heft 1, pg. 1—108.
- Gadow-Selenka, 1891, Vögel in Bronns Klassen und Ordnungen, Bd. VI, 4. Abt.

Hesse-Doflein, 1914. Tierbau und Tierleben. Bd. I.

Lakjer, Tage, 1926. Die Trigemini-versorgte Kaumuskulatur der Sauropsiden (Herausgegeben v. A. Luther & C. Wesenberg-Lund).

Lebedinsky, N., 1921. Der Unterkiefer der Vögel. Acta Universitatis Latviensis, Bd. I, pg. 12—44.

— 1921. Zur Syndesmologie der Vögel. Anat. Anz., Bd. 54, pg. 8—15.

Marshall, W., 1895. Der Bau der Vögel. Leipzig.

Nitzsch, Ch. L., 1811. Osteographische Beiträge zur Naturgeschichte der Vögel. Leipzig.

— 1816. Über die Bewegung des Oberkiefers der Vögel, Meckels Archiv, Bd. 2, pg. 361—380.

Owen, R., 1872. On Dinornis. Trans. Zool. Soc., London, Vol. 7, pg. 381—396. pl. 45—47.

Pycraft, W. P., 1893. On a Point in the Mechanism of the Bill in Birds. The Ibis (6.), Vol. 3, pg. 361—364 and pg. 592.

Shufeldt, R. W., 1893. On the Mechanism of the Upper Mandible in the Scolopacidae. The Ibis (6.), Vol. 5, pg. 563—565.

Stempell-Koch, 1916. Elemente der Tierphysiologie. IX. Kapitel, pg. 329 bis 321.

Stresemann, Aves, 1927. In Kükenthals „Handbuch der Zoologie“. Bd. VII, 2. Hälfte, pg. 48—58.

Versluys, J., 1912. Das Streptostylie-Problem und die Bewegungen im Schädel bei Sauropsiden. Zool. Jahrb., Suppl. XV, Bd. 2 (Festschr. Spengel).

— 1927. Skelett und Muskulatur. In „Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere“ Ihle, Van Kampen, Nierstrasz, Versluys, deutsch bei Springer.

#### Tafelerklärung.

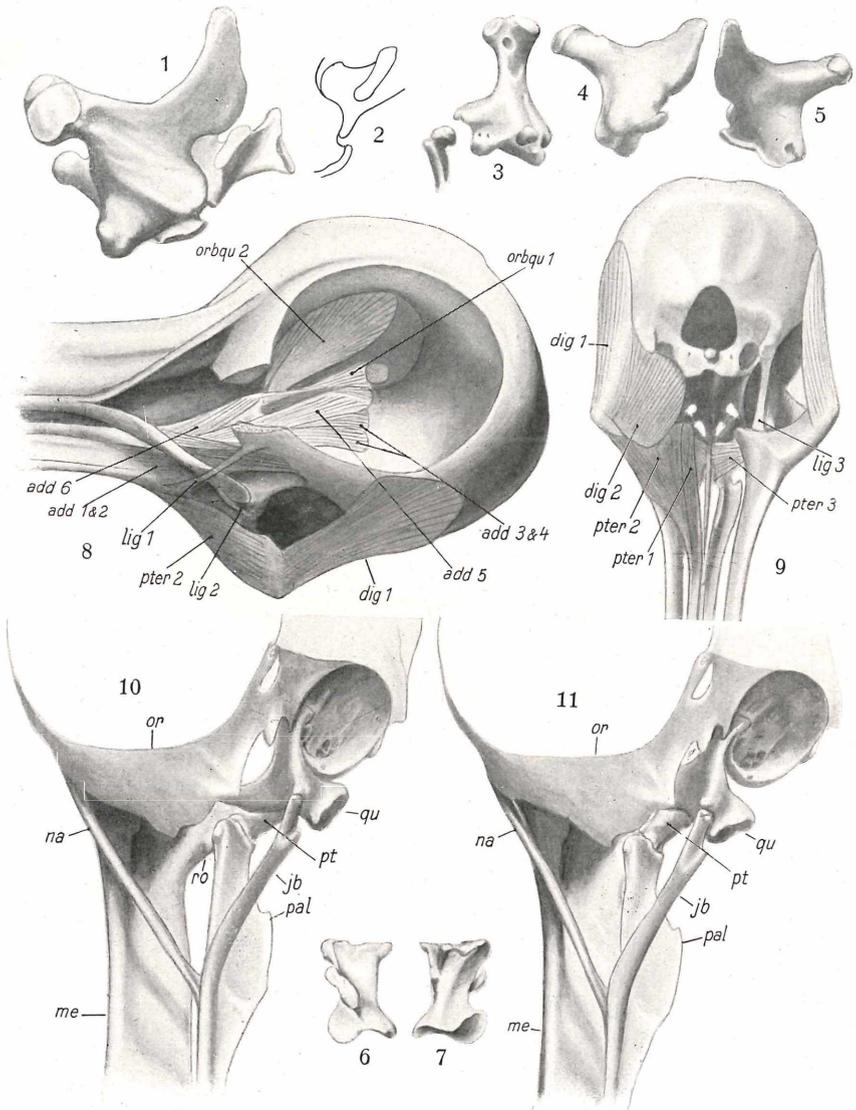
Fig. 1—5. Quadratum: 1. Ansicht von innen-hinten-oben, Gelenkung mit dem Pterygoid in Raststellung; 2. Der Sattelfortsatz des Pterygoids aus der Rast emporgehoben; 3. Ansicht von hinten, dazu das aborale Ende des Jochbogens mit dem Gelenkknopf; 4. Medialfläche; 5. Lateralfläche mit Gelenksgrube für das Quadratojugale.

Fig. 6 u. 7. Pterygoideum: 6. Ansicht von medial, von lateral; Artikulationsfläche mit dem Quadratum unten.

Fig. 8 u. 9. Muskulatur: dig 1 und dig 2 die beiden Portionen des Depressor mandibulae; add 1—6 Adductor mdb. externus, internus und posterior (?); orbqu. 1 und 2 die beiden Portionen des Orbitoquadratus; pter 1—3 drei Portionen des Pterygoideus; lig 1—3 Ligamentum postorbitale, jugo-mandibulare und posterius mandibulae. Bei Fig. 9 sind rechts die mediale Portion des Digastricus und die oberflächlichen Partien des Pterygoideus abgetragen.

Fig. 10 u. 11. Der proximale Teil des Kiefergaumenapparats in Ruhestellung und bei extremer Hebung des Quadratum. qu Quadratum, pt Pterygoid, pal Palatinum, jb Jochbogen (Quadratojugale + Jugale), na Processus maxillaris des Nasale, or knöcherne Umrandung der Orbita, ro Rostrum sphenoidale, me mediale Konturspanne des Oberschnabels (Praemaxilla + Septum). Das Septum interorbitale ist weggelassen.

Sämtliche Zeichnungen sind mit Hilfe des Abbéschen Zeichenapparats bei Lupenvergrößerung (zirka 2—6fach) angefertigt. Bei der Ausführung unterstützte mich Herr Adolf Kasper, Lektor für naturwissenschaftliches Zeichnen an der Universität Wien, dem ich hierfür zu Dank verpflichtet bin.



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1928

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): Marinelli Wilhelm

Artikel/Article: [Über den Schädel der Schnepfe. 135-160](#)