

GRUNDRISS EINER FUNKTIONELLEN ANALYSE DES TETRAPODENSCHÄDELS.

(I. Mitteilung.)

Von

WILHELM MARINELLI

(Wien).

Mit 6 Textfiguren und Tafel XI—XIV.

Von zwei Gesichtspunkten aus hat eine funktionelle Analyse des Tetrapodenschädels zu geschehen: einmal ist er als Teil des Tierkörpers zu betrachten, wie er von diesem getragen und bewegt wird, und zwar in seinen verschiedenen Verwendungsweisen als Waffe, Werkzeug u. dgl.; dann aber ist er eine in sich geschlossene mechanische Konstruktion, deren Hauptleistung das Erfassen und Zerkleinern der Nahrung oder Beute darstellt. Für beide Wege ist das Ziel der Untersuchung dasselbe, nämlich, die Übereinstimmung zwischen der Gestalt und der jeweils von ihr verlangten Leistung aufzudecken.

Der Gedanke, Form und Funktion in ihren Wechselbeziehungen zu untersuchen, ist durchaus nicht neu. Ja, eigentlich ist es die älteste Art der Naturbeobachtung überhaupt, die, wenn auch in naiver Weise, stets zu den gegebenen Gestalten auch dies und jenes Märlein über deren funktionelle Bedeutung zu erzählen wußte. Vielleicht ist eben dieser Umstand die Ursache, weshalb eine Zeitlang die strenge Wissenschaft sich von diesem Wege abwandte und sich einseitigen morphologischen oder physiologischen Studien widmete. Doch gehört ja diese Periode längst der Vergangenheit an, und es liegt schon eine ganze Reihe von Arbeiten vor, welche, frei von jener Einseitigkeit, die Erscheinungen des Lebens von ihren beiden materiellen Seiten aus zu erforschen trachten. Wenn ich hier die Namen L. DOLLO, O. ABEL und W. K. GREGORY etwa nenne, so sei dies keine Liste der Vertreter oder Aufzählung der hervorragendsten Forscher dieses Gebietes, die irgendwie auf Vollständigkeit Anspruch macht, sondern nur die Kennzeichnung einer Richtung, die ja heute schon von vielen mit größerem oder geringerem Erfolge eingeschlagen wurde. Was ich daher im folgenden auseinandersetzen will, erachte ich keineswegs als bahnbrechende Neuigkeit; es ist vielmehr Ausbauarbeit, die mir aber unumgänglich notwendig

erscheint, um für weitere Ausblicke und Folgerungen einen gesicherten Standpunkt zu gewinnen.

Ausgehend vom Grundgedanken der oben gekennzeichneten Schule, daß nämlich Form und Funktion voneinander in unlöslicher Abhängigkeit stehen, erschien es mir als eine wichtige Aufgabe in der Erforschung des Schädelbaues, für jeden einzelnen seiner Teile die Leistung im Rahmen des Ganzen möglichst genau kennen zu lernen. Sinngemäß kommen für den Knochen als spezifische Leistungen eben jene in Betracht, welche der kennzeichnenden Eigenschaft dieses Gewebes, nämlich seiner Härte und Druckfestigkeit, entsprechen. Knochen ist im Tierkörper dazu da, einen Druck auszuhalten. Damit sei keineswegs gesagt, daß er nicht auch in anderer Weise in Anspruch genommen werden könnte, etwa auf Zug oder Torsion, doch sind dies nicht ausschließlich auf den Knochen abgestimmte Anforderungen, da ja z. B. in den Sehnen und Bändern dem Körper ein im höchsten Maße zugfestes Gewebe zur Verfügung steht.

Die Festigkeit eines starren Körpers wird einer Beanspruchung ausgesetzt, wenn er aus irgendwelchem Grunde einer auf ihn einwirkenden Kraft einen Widerstand entgegensetzt, d. h., wenn er von zwei oder mehreren in verschiedener Richtung wirkenden Kräften in Angriff genommen wird. Je nach dem Verhältnis der verschiedenen Krafrichtungen zueinander ergibt sich eine Beanspruchung auf Zug, Druck oder Torsion, was im einzelnen Falle meist leicht einzusehen ist. Wichtig ist dabei nur, daß alle Teile des Körpers zwischen den beiden Angriffspunkten zweier Kräfte beansprucht werden. Man kann auch sagen, daß sich die eine Kraft durch den Körper bis zum Angriffspunkte der anderen fortpflanze, wobei die Gestaltung des zwischen beiden gelegenen Körperteiles auf den Weg einen Einfluß habe. Wirkt nur eine Kraft außer der Schwere auf einen Körper, so gibt dies, falls sie nicht im Schwerpunkt angreift, ein Drehmoment. Ich hebe dies hervor, weil oft die ganz irrige Anschauung vertreten wurde, als ob nämlich am Schädel nur die Ursprungs- und Angriffsstellen der Muskeln von der Kraftwirkung in Anspruch genommen würden und es im übrigen fraglich sei, wieweit sich der Muskeldruck in den Schädel hinein fortpflanze. Es ist selbstverständlich, daß z. B. beim Kauakt im Oberschädel und Unterkiefer alle zwischen den Ansatzstellen der Muskeln und dem Gebiß einer-, dem Gelenk andererseits gelegenen Knochen unter Druck gesetzt werden. Anders ist eine Kraftwirkung beim Biß unmöglich.

Für die Beurteilung der Beanspruchung des Schädelbaues bei der Bewegung desselben vom Körper aus, haben wir vor allem zwischen zwei Typen zu unterscheiden: Schädel, welche ähnlich dem des Fisches in der Verlängerung der Wirbelsäule liegen und hauptsächlich durch die Nackenmuskeln in Schwebelage gehalten werden, und solche, welche in ihrer Bedeutung als Träger des Gehirns und der Hauptsinnesorgane auf der Wirbelsäule

ruhen. Diese zeigen die Kugelform; als reinster Typus sei der Menschen- schädel genannt. Jene sind meist langgestreckt, aber sonst statisch keines- wegs einheitlich, da vor allem der Schwerpunkt sehr verschieden gelegen sein kann. Wir können die einzelnen Formen zwischen zwei Extreme ein- reihen, das eine, bei dem jener in die Lotlinie des Unterstützungspunktes (des Hinterhauptsgelenkes) fällt, das andere, wo er sich in einem möglichst weiten horizontalen Abstände von dieser Linie befindet. Diese verschiedene Bauart spricht sich z. B. ganz klar in der Art und Weise aus, in welcher der Schädel etwa als Waffe verwendet wird. Von unseren Waffen entspricht dem ersten Typus ein Degen, dem zweiten eine Keule. Bei jenem ist rasche und sichere Führung wichtig, die Verletzung wird nicht durch die Wucht, sondern durch die Schärfe erreicht. Bei dieser liegt im Gegenteil gerade in der Wucht des Anpralles die Hauptwirkung. Als Vertreter seien für den ersten Typ die blitzschnell und zielsicher mit scharfen oder spitzen Fang- zähnen zuschnappenden Raubtiere genannt, für den zweiten das Nashorn oder die Titanotherien.

Als zweiter Punkt kommt die Richtung in Betracht, in welcher das aktive und passive tragende Element, Nackenmuskulatur und Halswirbel- säule, am Schädel ansetzen. Auch hier wieder finden wir zwei Extreme mit allerlei Zwischenstufen, da nämlich einmal der ganze Schädel vornehmlich an den Muskeln (die dann meist durch ein kräftiges Nackenband unterstützt werden) aufgehängt ist, während ihn die Wirbelsäule fast nur mehr vom Körper nach vorne zu abspreizt: als reinstes Beispiel dieser Tragart nenne ich den Bison. Das andere Mal tritt die Wirbelsäule fast senkrecht von unten her an den Schädel heran, wobei aber, anders als beim Kugelschädel, der Schwerpunkt vom Unterstützungspunkt weit abliegt. Die Nackenmuskeln müssen dem so entstehenden Drehmoment entgegenwirken. Soweit sie dabei nicht am Halse, sondern am Rumpf ansetzen, erhöhen sie den auf der Wirbelsäule lastenden Druck, so daß wir also bei dieser Tragart die schwerstbelasteten Hälser antreffen. Betrachten wir nunmehr den Bau des Schädels eines Kameles, welches dem zweiten Typus zuzurechnen ist, auf einem Längsschnitt (Taf. XI, Fig. 1) Wir sehen, wie sich vom Gelenkhöcker die sehr dicke Hinterhauptswand erhebt, an deren oberer Kante und Außenfläche die Nackenmuskeln angreifen. Wir können sie als den Kraftarm eines Winkel- hebels betrachten, dessen Lastarm durch die Schädelbasis dargestellt wird, die weit in den Schädel hineinragt. Der Winkel zwischen beiden wird durch die Knochen der Ohrregion und das Squamosum gefestigt. In den vorderen Teil des Schädels, welcher durch die Backenzahnreihe schwer belastet ist, reicht die mit der Hinterhauptskante zugefest verbundene Schädeldecke, zu welcher sich von der Basis, vom Keilbeinkörper, die Keilbeinflügel erheben. An dieser Dorsalkante hängt der ganze Gesichtsschädel; da er aber nach vorne weit ausladet, bedarf er noch einer Unterstützung, um nicht nach

unten und hinten einzuknicken. Diese bieten ihm die Flügelfortsätze des Keilbeines, an welchen die Kiefer durch Vermittlung des Gaumenbeines Anlehnung finden. Es ist somit der Keilbeinkörper ein sehr wichtiger Punkt im Aufbau des Schädels, da in ihm aus verschiedenen Richtungen kommende Druckwirkungen zusammenlaufen.

Während wir in diesem Falle (Kamel) die Grundkonstruktion mit einem Winkelhebel vergleichen konnten, ist dies beim anderen Typus nicht möglich. Ein Sagittalschnitt durch einen Rinderschädel (Taf. XI, Fig. 2) zeigt uns, daß die Schädelbasis nicht wie früher als Lastarm fast im rechten Winkel zur Halswirbelsäule steht, sondern eine Verlängerung derselben in den Schädel hinein darstellt. Der Schädel ist wieder an der Oberkante der Hinterhauptfläche aufgehängt, aber diese Schädelwand ist bedeutend schwächer, weil, entsprechend unserer früheren Überlegung, die Wirkung der Nackenmuskeln in weit geringerem Maße die Belastung des Halses erhöht. Übereinstimmend sind auch die kurzen Kopfmuskeln, welche zu den beiden ersten Halswirbeln gehen, hier verhältnismäßig schwach. An der bei den Rindern im Zusammenhang mit ihrer Kampfweise sehr verdickten Stirn hängt, durch Vermittlung der Seitenwände des Gesichtsschädels, der Kiefer. Die Abspreizung durch die Flügelfortsätze des Keilbeines hat hier eine bedeutend geringere Wichtigkeit, was sich aus der Schwäche der papierdünnen Knochen erschließen läßt; die Zahnreihe hängt an der Außenwand des Gesichtsteiles. Die Schädelbasis aber hat im Zusammenhang mit der Ausbildung des Gehörnes eine neue Funktion gewonnen: sie pflanzt den von diesem aufgefangenen Gegenstoß auf die Wirbelsäule fort, wobei Knickungen, welche die Gefahr einer Verrenkung in sich trügen, vermieden sind. Dadurch, daß die Schädelbasis derart stets an die Richtung der Wirbelsäule gebunden ist, entsteht bei jenen Cavicorniern, welche den Kopf erhoben tragen, die steile Aufrichtung der Hirnkapsel.

Daß wir es bei diesen Bautypen nicht mit rein morphologischen Verwandtschaftsmerkmalen, sondern mit wirklicher Abhängigkeit von der Beanspruchung zu tun haben, zeigt uns ein Vergleich des Rinderschädels mit dem eines Hirschen (Taf. XI, Fig. 3), der, wie aus dem Sagittalschnitt ersichtlich, mehr nach dem Kameltypus gebaut ist: das Basioccipitale und Basisphenoid bilden wieder den in den Schädel hineinragenden Lastarm eines Winkelhebels, von dem die Zahnreihe durch die Flügelfortsätze des Keilbeines abgespreizt wird. Man könnte dies auf die Kopfhaltung, die Länge des Gesichtsschädels und den Knickungswinkel der Schädelachse zurückführen, doch spricht dagegen ein Vergleich mit dem Pferdeschädel (Taf. XI, Fig. 4). Obwohl dieser sehr lang und gestreckt ist, wird er doch hängend getragen, d. h. mit im Verhältnis zum Hinterhauptgelenk tief liegendem Schwerpunkt, was der Tragart des Rinderschädels entspricht. Die Architektonik des Kopfes folgt aber dem Halstypus, der hier gleich Hirsch und Kamel ein tragender

ist; die Bauart der Schädelbasis entspricht ebenso der des Kameles. Der Pferdeschädel ist auch keineswegs, trotz der nach vorn gerichteten Stirn, zum Stoßen mit dieser eingerichtet: die Schädelbasis erhebt sich nicht, wie beim Rind, gegen die Stirnwand, sondern läuft fast parallel zu ihr.

Es ist ganz klar, daß Konstruktionen, welche mit der Tragart des Schädels zusammenhängen, nur an schweren Schädeln deutlich hervortreten. Denn im allgemeinen ist jeder Schädel aus den Erfordernissen seiner übrigen Leistungen in sich festgefügt und bedarf zum Getragen-Werden keiner besonderen Versteifungen mehr. Das Experiment beweist uns dies, da man ja etwa einen Raubtierschädel so gut vom Hinterhaupt wie auch von der Schnauze aus tragen kann. Hervorheben möchte ich nur die Bedeutung, welche das Basisphenoid nach unseren obigen Betrachtungen gewinnt. Es ist gewissermaßen ein Knotenpunkt des Gesamtaufbaues und tritt uns als solcher nicht erst bei den Säugern entgegen. Ein Sagittalschnitt durch einen Varanschädel (Taf. XI, Fig. 5) beweist uns, daß auch bei den Reptilien dieser Bautypus bereits vertreten ist. Auch hier hängt der Schädel an dem Stirndach und wird durch ventrale Teile von den Kondylen abgespreizt. Diese Spreize wird im hinteren Abschnitt vom Basioccipitale und Basisphenoid gebildet, doch zeigt uns die Schwäche des *Processus cultriformis*, daß in dieser Richtung eine weitere Druckübertragung nicht vorkommt. Vielmehr stützen sich an den Keilbeinkörper durch Vermittlung der *Processus basiptygoidei* die Gaumenspannen, also auch hier der Kieferteil des Gesichtsschädels. Die erwähnten Fortsätze des Keilbeines spielen im Varanschädel funktionell dieselbe Rolle, welche wir im Säugerschädel von den Flügelfortsätzen übernommen sahen. Ohne mich vorläufig auf morphologische Vergleiche einzulassen, sei doch auf die Homologisierungsfrage der großen Keilbeinflügel hingewiesen.

Betrachten wir den Schädel in seiner geschlossenen mechanischen Funktion, so ergibt sich uns als Grundschema der unzähligen Gestaltungen des Kieferapparates die Konstruktion einer Brücke. Am klarsten erkennen wir dies am Jochbogen eines Raubtieres: über dem Hinterende des Kiefers mit den Backenzähnen und dem Kiefergelenk erhebt sich, beide in einem Bogenzug verbindend, die aus Jugale und Squamosalfortsatz aufgebaute Brücke. Die Belastung des Brückenträgers erfolgt durch die an ihm entspringenden Muskeln. Wir haben in unserer Untersuchung demnach die beiden Pfeiler und den verbindenden Träger zu unterscheiden, und zwar für den Oberschädel ebensogut wie für den Unterkiefer. Da nun sowohl der Schädel als Ganzes wie auch die seitlichen eigentlichen Bogen demselben Schema entsprechen und diesen drei Brückenelementen (dem medianen der Hirnkapsel und den beiden lateralen der äußeren Wandungsteile) die Pfeiler gemeinsam sind, so können wir für den Gesamtschädel eine vordere und hintere Pfeilerregion und eine zwischen diesen liegende Bogenregion unter-

scheiden, welche in ihrer funktionellen Bedeutung verschieden sind. Dem entspricht auch der Aufbau des Gesamtschädels, der über den beiden Pfeilern (im allgemeinen) solide gebaut ist, während in der Brückenregion, im Schläfengebiete, die bekannten Durchbrüche und Jochbogen auftreten. Beachten wir diesen Gegensatz der mechanischen Beanspruchung, so wird uns der Sinn des Auftretens von Schläfendurchbrüchen verständlich, ohne daß wir Platzmangel der Muskulatur oder ein ad hoc aufgestelltes Prinzip der Erleichterung des Schädels oder der Materialersparnis als Erklärung heranziehen müßten.

Zum Beweis, daß wirklich eine derartige teilweise Entlastung der Schädelwand für das Auftreten von Durchbrüchen verantwortlich gemacht werden dürfe, sei hier auf den Schädel des Hasen hingewiesen (Taf. XI, Fig. 6). Hier sehen wir im Schnauzenabschnitt Durchbrüche auftreten, welche den vor der Augenöffnung gelegenen Teil des Oberkiefers einnehmen und, an sich zwar sehr regellos aussehend, doch mit den Schläfendurchbrüchen das eine gemeinsam haben, daß nämlich von der Schnauzenwand nur jene Teile übrig bleiben, welche funktionell beansprucht sind. Hier handelt es sich um Verfestigung der Schneidezähne gegen den vom Hinterschädel her auf sie einwirkenden Muskeldruck. Da sie beim Nagen von den Unterkieferzähnen nach oben und vorne gedrückt werden, so brauchen sie vor allem eine Strebe, welche sie gegen das Schädeldach festigt (*Proc. frontalis ossis praemax*). Eine zweite Strebe liegt in der Ebene des Gaumens und verspreizt sie zug- und druckfest gegen den Oberkiefer-Alveolarteil. Die Knochenwand zwischen diesen beiden Streben ist entlastet — in ihr treten auch die Durchbrüche auf. Eine ganz analoge Konstruktion zeigt im selben Abschnitte der Pferdeschädel, bei dem die Oberkieferwand allerdings nicht durchbrochen, aber doch so dünn ist, daß sie nur mehr als Rahmenfüllung angesehen werden kann. Schließlich treten Durchbrüche unmittelbar vor der Orbita bei Cerviden auf, und auch hier läßt sich die Entlastung der Schädelwand durch den Schwund der Eckzähne nachweisen. Dies alles beweist uns, daß wir es hier mit gesetzmäßigen Zusammenhängen zu tun haben.

Es ist im Rahmen dieser kurzen Mitteilung unmöglich, auf alle die zahllosen Einzelheiten einzugehen, welche an den drei oben bezeichneten Elementen, den Pfeilern und dem Träger, zu beobachten wären. Hier sei nur einiges herausgegriffen. So können wir den Einfluß der Gestalt des hinteren Brückenpfeilers auf die Ausbildung der Schläfenwand sehr schön an einigen Reptilschädeln feststellen. Vergleichen wir in der Hinteransicht den Schädel von *Hatteria* (Fig. 1) mit dem eines Agamiden und eines Iguaniden, so sehen wir, daß die laterale Gelenkrolle des Unterkiefergelenkes bei *Lophura* (Agamide, Fig. 2) in der Säule des Quadratkörpers ihre Festigung findet, bei *Hatteria* dagegen in dem äußeren, vom Quadratojugale bedeckten Teile, bei *Iguana* (Fig. 3) wieder in einer Verdickung des Vorder-

randes des Rahmens, in welchem das Trommelfell ausgespannt ist. (Teilweise ist auch hier die Säule des Quadratkörpers zur Unterstützung mitverwendet.) Es ergibt sich aus dieser verschiedenen Bauart (die natürlich selbst wieder funktionell bedingt ist, wie ein Vergleich der Muskelanordnung lehrt) eine wechselnde Beanspruchung des Unterrandes der Schläfenwand, indem er nämlich bei *Hatteria* einen Teil des Gelenksdruckes, und zwar

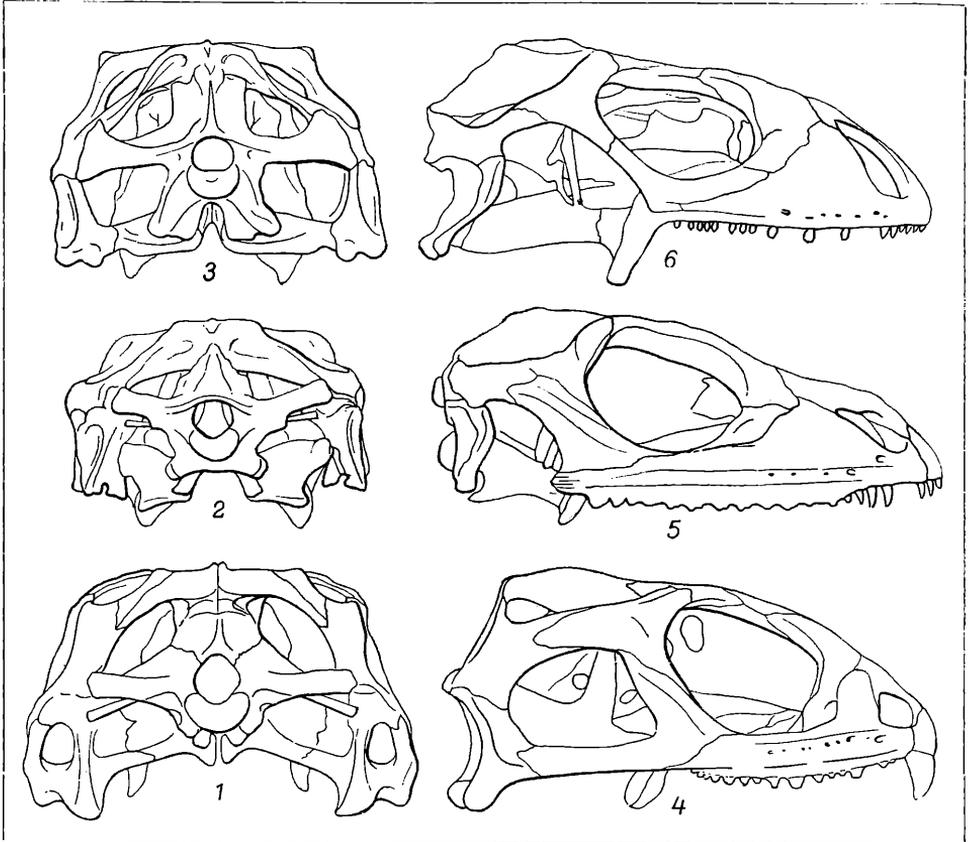


Fig. 1—3 Hinteransicht, Fig. 4—6 Seitenansicht der Schädel (ohne Unterkiefer) von *Hatteria* (1 u. 4) *Lophura* (2 u. 5) und *Iguana* (3 u. 6).

eben den von der äußeren Rolle, übernimmt, während er in beiden anderen Fällen — und ebenso bei allen anderen Lacertiliern — völlig entlastet ist. Die allbekannte Gestalt der Schläfenwand von *Hatteria* (Fig. 4) zeigt nun in Übereinstimmung mit dieser Beanspruchung einen unteren Jochbogen als Versteifung des Unterrandes, während ein solcher den beiden anderen Schädeln fehlt. Aber auch bei *Lophura* und *Iguana* stimmen die Unterschiede im Verlauf der Schläfenbrücken mit den festgestellten Drucklagen vollkommen überein: bei *Lophura* (Fig. 5) liegt der obere Jochbogen fast

horizontal, während er bei *Iguana* (Fig. 6) nach vorne gegen das Stirndach steil ansteigt. Eine Verfestigung des Quadratum und damit des Kiefergelenkes gegen den Kaudruck der Schläfenmuskulatur findet sich also in der äußeren Schädelwand nur bei der letztgenannten Form, während beim Agamiden die notwendige Unterstützung vom Paroccipitalfortsatz und Posttemporalbogen geliefert wird. Unterschiede in der Lage der Muskulatur, die auch mit dem Beanspruchungsschema übereinstimmen, sollen in späteren Mitteilungen behandelt werden.

An den drei eben besprochenen Schädeln läßt sich auch die Bedeutung des vorderen Pfeilers erkennen. Für diesen liegt eine besondere Konstruktionschwierigkeit darin, daß die Schädelwand über ihm von der Orbita durchbrochen wird. Es sind hier immer „Umgehungsstrukturen“ (WETZEL) notwendig, durch welche die Augenöffnung druckfrei gehalten wird. Der vordere Pfeiler hat demnach meist eine präorbitale und eine postorbitale Anlehnung; für die Schläfenwand kommt nur die zweite in Betracht. Nun sehen wir, daß bei allen drei vorgeführten Schädeln die Bezahnung bis unter die Orbita reicht, daß also überall eine Versteifung der hinteren Kieferecke gegen das Schläfendach notwendig ist. Dementsprechend finden wir auch bei allen drei Schädeln einen geschlossenen Postorbitalring; da aber der Muskelursprung weiter hinten am Schädeldach liegt, genügt dieser Bogen allein nicht vollständig und er wird noch unterstützt durch den oberen Schläfenbogen, an dem übrigens meist selbst Muskulatur entspringt. Besonders sei nur darauf hingewiesen, daß wir bei *Lophura* eine schräg nach hinten aufsteigende Druckstrebe vom hinteren Kieferwinkel bis zum Schläfendach verfolgen können, während bei *Iguana* der obere Schläfenbogen vor allem das Quadratum gegen die Stirne versteift, der vom Kiefer aufsteigende Ast dagegen in rechtem Winkel an dieser Spange Anlehnung nimmt. Finden wir hier die schönste Übereinstimmung zwischen Form und Funktion in den feineren Einzelheiten, so zeigt uns *Varanus* (Taf. XI, Fig. 7), wie auch der Bau der Schläfenwand im großen von der Belastung durch die Kaumuskulatur bestimmt wird. Hier sehen wir, wie die Zahnreihe bereits am Vorderrande der Orbita endet. Eine Belastung des postorbitalen Teiles der Schädelwand kommt also fast gar nicht in Frage. Dementsprechend finden wir hier nur sehr schwache postorbitale Spangenteile, die Schläfenwand fehlt im ganzen seitlichen Abschnitt vollständig und der obere Jochbogen, ausschließlich unter der Einwirkung der fast senkrecht ziehenden lateralen Kaumuskeln stehend, stellt eine Brücke vom lateralen Ende des Paroccipitalfortsatzes zum Stirndach her, welches weiter die Übermittlung des Kaudruckes auf die Zahnreihe übernimmt, was auf dem Wege über die vordere Anlehnung des Kieferpfeilers geschieht.

Wenden wir uns nunmehr zur präorbitalen Anlehnung des Kieferpfeilers, so sei hier vor allem auf einen großen Gegensatz zwischen dieser

und der eben besprochenen postorbitalen hingewiesen. Während nämlich die seitliche Zahnkante hinter der Augenöffnung bei den meisten Gruppen der Tetrapoden ihre Anlehnung an den Jochbogen, also in den lateralen Brücken, findet, wird sie vor derselben gegen den medianen Schädelbau verstrebt. Die Druckübertragung vom Schläfenmuskel auf das Vordergebiß erfolgt über die *Crista sagittalis*, das Stirndach und den Nasenrücken; vor den Augen zweigen Drucklinien ab, welche zu den seitlichen Zahnkanten absteigen. Als Ausnahme obiger Regel finden wir aber besonders bei den Säugern, daß sich die hintere Kieferecke an die mediale Wand der Schläfengrube anschließt; dies ist bei den Pflanzenfressern der Fall. Betrachten wir die hintere Kieferecke eines Hundes und eines Schweines (Taf. XII, Fig. 8 u. 9) von hinten her, so sehen wir deutlich, wie bei diesem die Backenzahnkronen senkrecht unter dem mittleren Aufbau des Schädels liegen, während sie bei jenem seitwärts verschoben sind und sich besonders mit ihren Randzacken in den Jochbogen hinein fortsetzen. Es hängt dies damit zusammen, daß beim schneidenden Beißen, wie es in der Brechschere des Hundes vorliegt, die aneinander vorbeigleitenden Zahnspitzen durch den dazwischengeklemmten Bissen nach seitwärts (die des Oberkiefers nach außen, die unteren nach innen) gedrängt werden. Bei stark entwickelten Scheren sehen wir, wie der Jochbogen weit seitlich ausladet, wodurch der Masseter, der Brechscherenmuskel, eine nach innen gerichtete Komponente erhält, welche den erwähnten Schubkräften entgegenwirkt. Darin liegt auch der Grund, warum alle Brechscherenzähne am Jochbogen ihre Anlehnung suchen, während Mahlzähne, auf die mehr der Pterygoideus wirkt, gegen die Mittellinie rücken. Daß es sich hier nicht um rein morphologische Gegensätze zwischen Huftier und Raubtier handle, zeigt schon der Hundeschädel allein, dessen hinterste Backenzähne mit einer breiten Mahlfäche nach innen unter die innere Unterstützungswand rücken. Noch eindringlicher wird uns diese funktionelle Abhängigkeit von den beiden extremen Gebißtypen innerhalb der Ordnung der Raubtiere von den Katzen und den Robben vor Augen geführt. Gerade das Katzensgebiß ist ja ganz einseitig auf Fleischnahrung spezialisiert und weist außer den zum Reißen dienenden Eckzähnen fast nur mehr die Brechschere in gewaltiger Ausbildung auf. Dagegen zeigen die Robben im allgemeinen eine starke Reduktion des ganzen Gebisses, von der höchstens die Eckzähne (*Otariidae*) ausgenommen sind. Die Backenzähne sind dagegen stets sehr schwach, was mit einer ebensolchen Schwäche des Jochbogens Hand in Hand geht.

Blicken wir von hinten in die Schläfengrube eines Löwen (Taf. XII, Fig. 10), so sehen wir die mächtigen Brechscherenzähne mit ihren Wurzeln im schräg nach außen geneigten Jochbogensockel stecken; eine Druckübertragung gegen die Innenwand der Augenhöhle kommt hier, wie schon deren Durchbrechungen zeigen, nicht in Frage. Dagegen zeigt uns ein Robben-

schädel (Taf. XII, Fig. 11), wie der Jochbogen fast in einem rechten Winkel abgeknickt aus der Seitenwand des Gesichtsschädels entspringt und keinen Druck von den Backenzähnen her aufzunehmen imstande ist.

Wir dürfen uns bei der Betrachtung der präorbitalen Anlehnung nun nicht darauf versteifen, daß für sie nur jene Zähne in Betracht kommen könnten, welche tatsächlich vor der Orbita liegen. Der Unterstützungsbereich dieser Anlehnungsstelle kann sich nämlich recht weit nach hinten erstrecken und sogar die ganze Backenzahnreihe umfassen, wie dies Hyaenodon zeigt (Taf. XII, Fig. 12). (Ich bin dafür, daß ich die Möglichkeit hatte, diese und viele andere fossile Schädel im Original kennen zu lernen und zu studieren, dem International Education Board, Rockefeller Foundation New York, N. Y., zu größtem Danke verpflichtet.) Hier zeigen uns schon die stark nach vorne geneigten Wurzeln der Backenzähne mit wünschenswerter Klarheit die Richtung an, aus welcher auf sie der Kaudruck fortgepflanzt wird. Auch der letzte in der Reihe findet noch in der präorbitalen Schädelwand seine Anlehnung, zumal auch die Muskulatur einen schrägen Faserverlauf gezeigt haben dürfte. Vergleichen wir mit diesem Schädel den von Pluodon (Taf. XIII, Fig. 14), so sehen wir, daß die Backenzahnreihe weiter nach hinten reicht, so daß die letzten Zähne schon aus dem Unterstützungsbereich der präorbitalen Anlehnung hinausfallen. Deutlich läßt sich der Einfluß dieser Verschiebung auf die Gestalt des Jochbogens verfolgen: bei Hyaenodon fast gerade gestreckt, zeigt er bei Pluodon bereits jene für die Raubtiere im allgemeinen kennzeichnende Aufbiegung, welche uns eine gesteigerte Inanspruchnahme verrät. Aber auch die Betrachtung der vorderen Jochbogenwurzel stimmt mit den obigen Feststellungen überein: bei Hyaenodon (Taf. XII, Fig. 13) sehen wir, von hinten in die Augengrube blickend, auf deutliche Versteifungsrippen, welche vom Vorderrand der Augenöffnung gegen die Backenzahnwurzeln absteigen; bei Pluodon (Taf. XIII, Fig. 15) fehlen solche. Bei beiden Schädeln ist aber die Verbindung mit der Innenwand noch kräftig entwickelt und nimmt dem Jochbogen einen großen Teil der Belastung ab.

Den bestimmenden Einfluß der präorbitalen Anlehnung auf den Aufbau des Gesichtsschädels läßt uns der Vergleich einiger Säugerschädel klar erkennen. Bei allen Formen mit wohl entwickeltem Eckzahn entsendet der Oberkiefer einen gegen die Stirnbeine ansteigenden Fortsatz, in welchen sich auch die Eckzahnwurzel erstreckt. Solche Verhältnisse finden wir z. B. bei allen Raubtieren. Dagegen zeigt uns Giraffa (Taf. XIV, Fig. 20) als ein Vertreter der Formen ohne funktionellen Eckzahn nicht nur den Mangel eines *Processus frontalis* des Supramaxillare, sondern sogar an der Stelle, wo sonst die Anlehnung des Oberkiefers an das Stirnbein stattfindet, eine Lücke in der Schädelwand. Dasselbe finden wir bei allen Cerviden, die ja auch keinen funktionellen Eckzahn besitzen. Dagegen lassen die Traguloiden

einen derartigen Durchbruch vermissen. Hier reicht die Wurzel des langen Caninus bis an das Stirnbein. Moschus (Taf. XIV, Fig. 21) mit seinen exzessiv langen Hauern trägt allerdings bereits jene Lücke im Schädel, doch kommt hier eine Druckübertragung von seiten der Schläfenmuskulatur sicher nicht in Betracht. Besonders beweisend ist das Verhalten dieser Region bei den Schweinen, wo wir bei unserem Wildschwein etwa und bei allen jenen Gattungen, deren obere Eckzähne nach oben gekrümmt sind, Oberkiefer und Stirnbein zwar miteinander in Berührung finden, aber keineswegs in der Druckrichtung gegeneinandergestemmt, sondern vielmehr aneinander vorbeilaufend. *Dicotyles* dagegen (Taf. XIV, Fig. 22), welches nach abwärts gerichtete Eckzähne trägt, zeigt auch die der mechanischen Lage entsprechende Verbindung jener beiden Knochen. Ich finde in diesen wechselnden Beziehungen der Skelettelemente in der Präorbitalregion auch die Wurzel des Verständnisses für das Verhalten und die Ausbildung des Tränenbeines. Überall dort, wo vor dem Auge eine Drucklinie zur Stirne ansteigt, wird dieser Knochen in die Augengrube zurückgedrängt, bis sein Fazialteil fast vollständig verschwindet wie bei den Katzen und Affen. Wo dagegen diese Drucklinie fehlt, wird das Tränenbein immer größer und bedeckt einen beträchtlichen Teil der seitlichen Schnauzenwand des Schädels.

Um die enge Verkettung auch scheinbar weit voneinander abliegender Konstruktionsteile miteinander zu zeigen, sei hier auf die Rolle hingewiesen, welche das Eckzahnpaar als Führung des Unterkiefers bei den Katzen spielt. Verfolgen wir die Bewegungen der Zähne eines Löwenkiefers (Taf. XIII, Fig. 16 u. 17) beim Zubeißen, so sehen wir, wie durch die Lage der Schneidkanten der Scherenzähne auf den Unterkiefer ein nach hinten gerichteter Druck ausgeübt wird, der ihn gegen das Gelenk drängt. Dieser wird zum Teil durch die schräge Lage der Masseterfasern aufgehoben. Eine wichtige Unterstützung findet der Muskel dabei in der Eckzahnführung: der untere Canin schleift nämlich eng am oberen, so daß dessen Vorderseite oft tief abgeschliffen erscheint. Vergleichen wir nun mit diesem Katzentypus den von *Dinictis* oder *Archaelurus* (Taf. XIII, Fig. 18), wo der untere Eckzahn nur sehr schwach entwickelt ist. Hier hat sich anstatt der vorderen Führung eine hintere ausgebildet, indem nämlich der quergestellte obere letzte Backenzahn gegen die Hinterkante des unteren Scherenzahnes gestemmt ist und hier, wie bei dem abgebildeten Exemplar zu sehen ist, tiefe Schliffspuren hinterläßt. Nun ist es bemerkenswert, wie im Zusammenhang mit dieser Beanspruchung des letzten oberen Backenzahnes, der ja seine Unterstützung in der Jochbogenwurzel findet, der Bogen selber nicht, wie bei den heutigen Katzen, steil nach oben ansteigt, um dann zum Gelenk abzusinken, sondern knapp über den Alveolen fast horizontal nach hinten abgeht (Taf. XIII, Fig. 19) und so die Kieferecke gegen jene Druckkomponente stützt, die sich aus der

hinteren Führung ergibt. Hier würde also die Reduktion der Canini mit auf die Gestaltung des Jochbogens einwirken.

Die vorhin besprochene Druckfortpflanzung aus dem Vordergebiß über den Stirnfortsatz des Oberkiefers gegen das Stirnbein und die Schädeloberkante bestimmt aber keineswegs nur den Nahtverlauf dieser beiden Knochen. Auch das Gesamtprofil des Schädels finden wir von den mechanischen Anforderungen beherrscht. Am deutlichsten prägt sich dies im Gegensatz zwischen dem Katzen- und Hundeschädel aus. Um aber dem Einwand zu begegnen, daß es sich hier eben um zwei morphologisch verschiedene Typen handle, seien zwei Caniden miteinander in Vergleich gesetzt. Im allgemeinen zeichnen sich die Hunde, wie jeder Wolfschädel zeigt (Taf. XIV, Fig. 23), durch eine gestreckte Schnauze aus und der Eckzahn ist mechanisch über seine Unterstützungslinie hinausgeschoben; die Nasenkante erscheint vor den Augen mehr oder weniger tief eingesenkt. Nur bei Cuon (Taf. XIV, Fig. 24) finden wir eine steil ansteigende Profilinie. Es braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden, daß jede solche Durchbiegung einer Druckstrebe, wie sie in der Glabella des Wolfes vorliegt, eine Schwäche der Konstruktion bedeutet. Wir können also die Hunde als im allgemeinen durch schwache Eckzähne gekennzeichnet ansehen, was ein Vergleich derselben mit denen von Katzen vollauf bestätigt. Da die Hunde ihre Beute meist hetzen, so kommt es bei ihnen weniger auf die Bißkraft als auf Zuspinnen mit dem Maule an, was bei den Katzen völlig fehlt. Daher wurde mit der Schnauzenverlängerung eine Schwächung des Vordergebisses in Kauf genommen. Der Cuon ist nun dadurch bekannt, daß er das verfolgte Wild weniger müde hetzt, als durch Bisse in die Weichen zu verwunden und durch den Blutverlust zu schwächen trachtet. Dabei beweist er eine ganz ungeheure Kraft des Bisses gerade im Vordergebiß, mit dem er ja vor allem zuschnappt. Selbst in die festesten Decken reißt er mit Leichtigkeit tiefe Löcher. Gerade bei ihm nun finden wir die steile Schnauze und das Fehlen der Glabella!

Mit diesen wenigen Hinweisen auf die Übereinstimmung zwischen Schädelbau und Beanspruchung im großen und ganzen sowohl wie auch in den feinsten Einzelheiten möge es hier sein Bewenden haben. Nochmals sei ausdrücklich darauf hingewiesen, daß die obigen Betrachtungen durch entsprechende Untersuchung der Verhältnisse der Muskulatur ergänzt werden müßten, was in einer ausführlichen Behandlung einzelner einschlägiger Fragen demnächst geschehen soll. Trotz aller Einschränkung aber scheint mir selbst das Wenige zu genügen, jene Grunderkenntnis zu vermitteln, die ich eingangs anführte: Form und Funktion sind miteinander eins und untrennbar verbunden. Ein Verständnis einer jeden der beiden Komponenten erlangt man nur durch einheitliche Betrachtung!

Es sei durch den Hinweis auf den programmatischen Charakter dieser Mitteilung entschuldigt, wenn ich davon absehe, ein Literaturverzeichnis anzuschließen. Alle hier angeschnittenen Fragen und Probleme sollen ja in späteren Mitteilungen eingehend behandelt werden, wobei dann auch die bisherige Stellungnahme anderer Autoren zu denselben zu erörtern sein wird. Auch die hier gebrachten Beispiele, die für meine Zwecke ja ebensogut durch andere ersetzt werden könnten, sollen erst an anderem Orte ihre eingehende Besprechung und Analyse erfahren. Da es sich bei ihnen nur um den anatomischen Bau, wie er für die meisten aus jedem Lehrbuche zu entnehmen ist, handelt und sie außerdem durchwegs in Originalfiguren dargestellt sind, meine ich auch hier, mich mit diesem allgemeinen Literaturnachweis eben auf die Lehrbücher der vergleichenden Anatomie begnügen zu dürfen. Wer sich aber über den der ganzen Darstellung zugrunde liegenden Leitgedanken orientieren will, der sei auf O. ABEL's Paläobiologie verwiesen, wo ja die Beziehung zwischen Funktion und Form bei den Wirbeltieren durch eine Unzahl von Beispielen erläutert und ihre wissenschaftliche Behandlung in den Grundzügen festgelegt ist. Gerade in dieser Hinsicht möchte ich mich ja durch die vorstehende und die kommenden Mitteilungen als ein Schüler ABEL's bekennen, dem daher auch vor allem mein Dank gebührt.

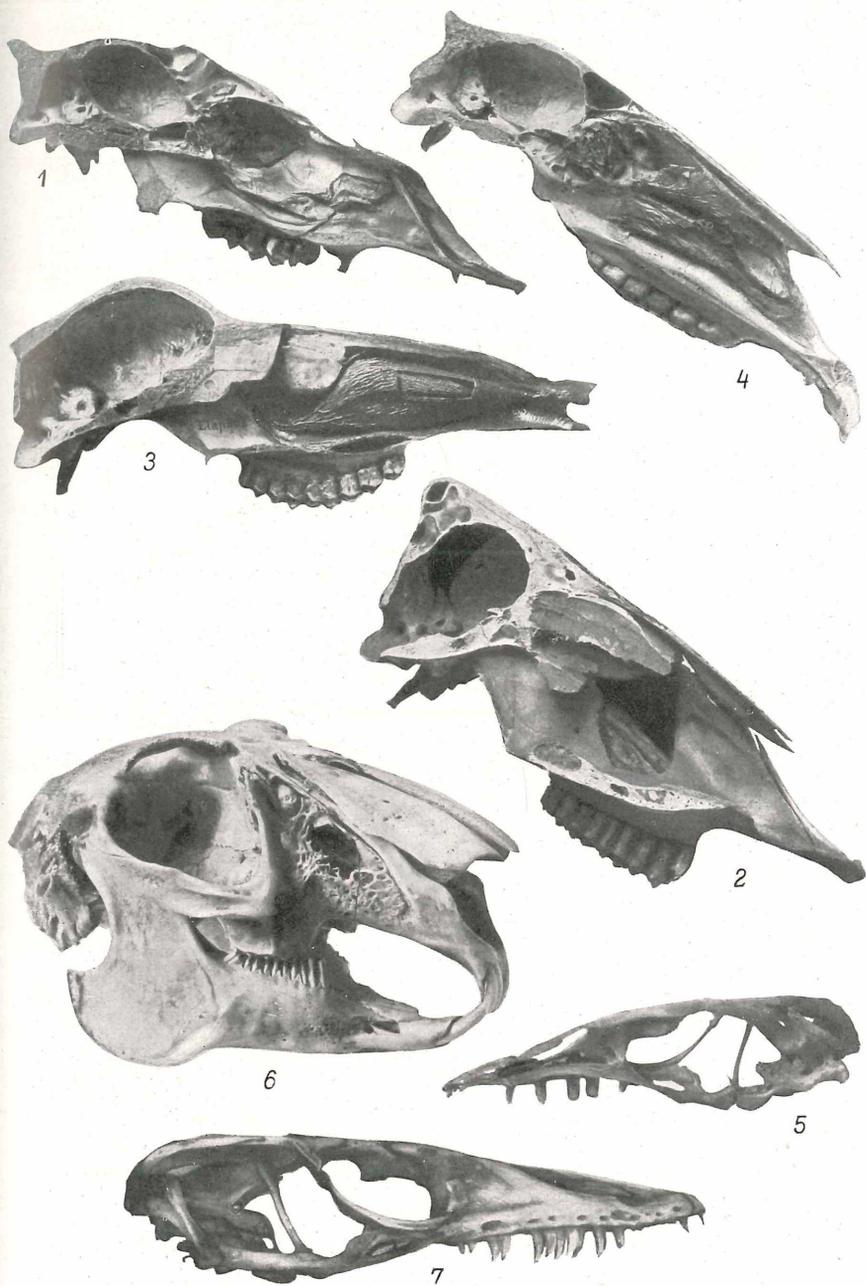
Figurenerklärung der Tafeln XI—XIV.

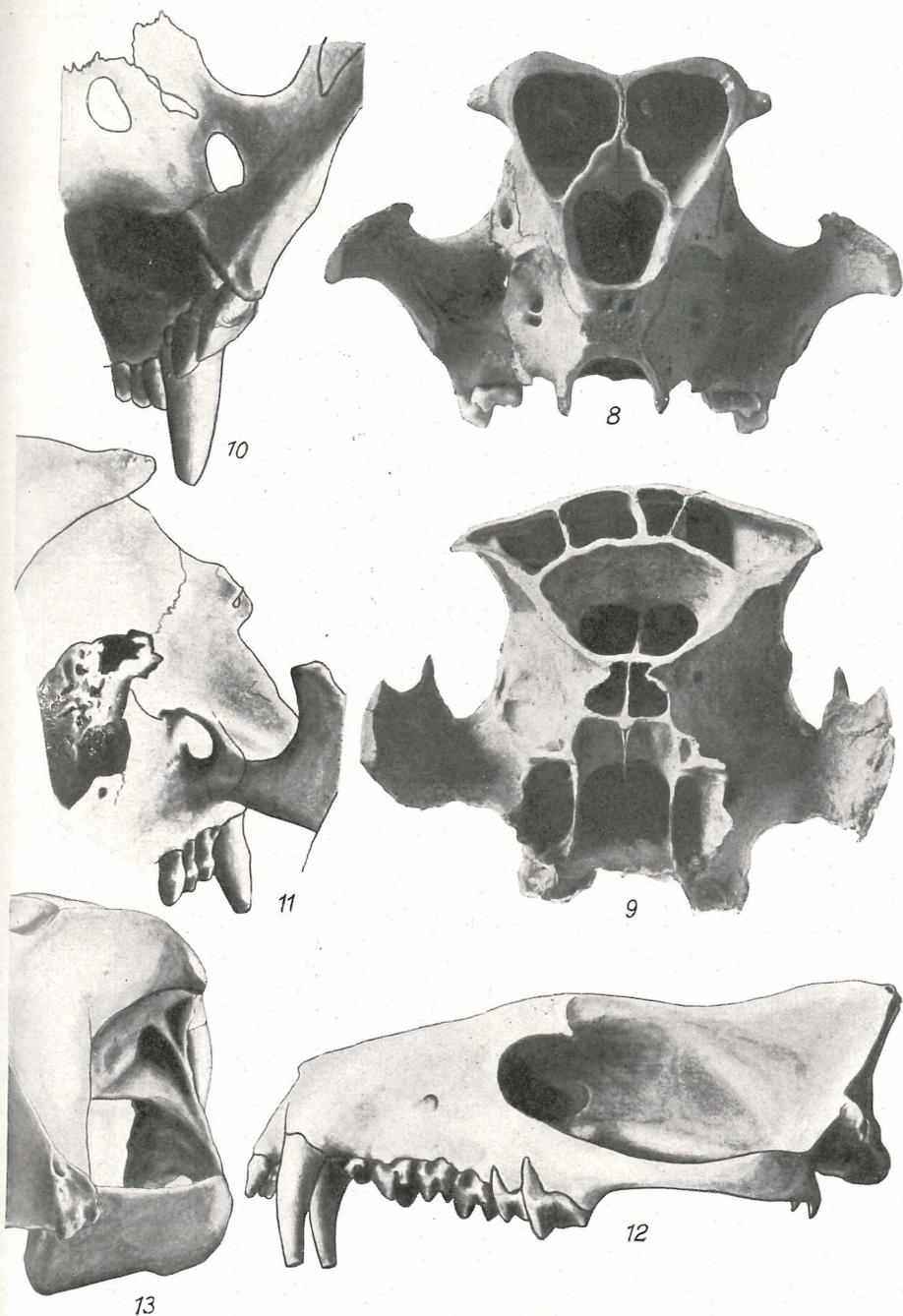
Tafel XI.

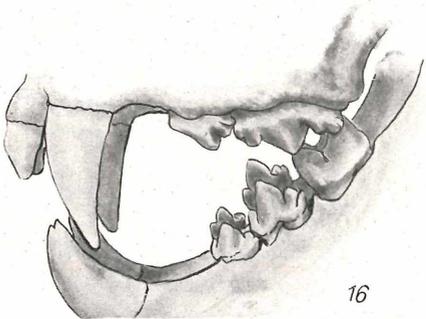
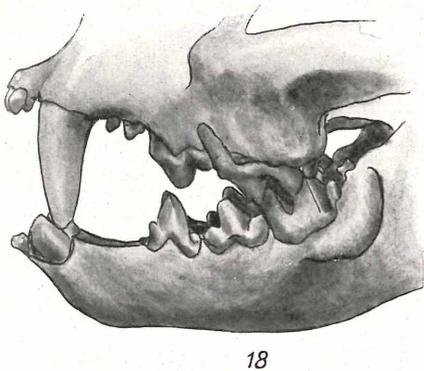
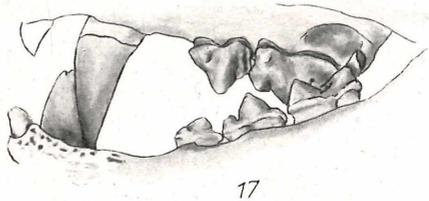
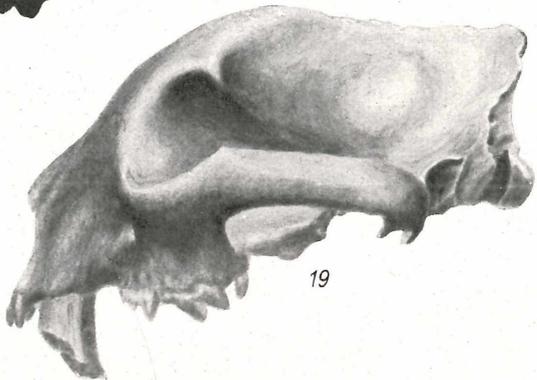
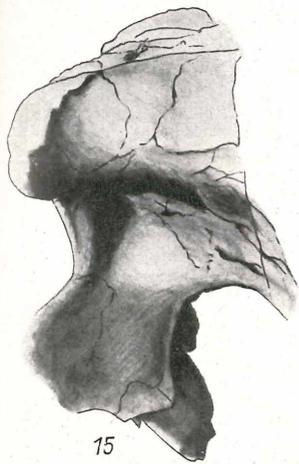
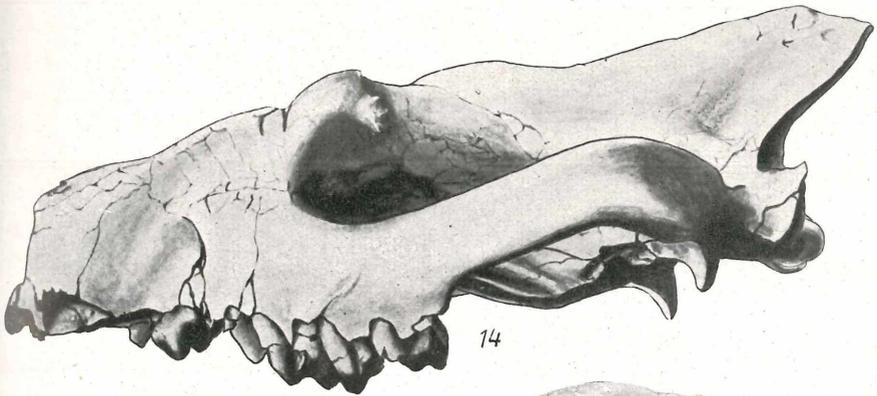
- Fig. 1. *Camelus dromedarius*, Schädel sagittal durchschnitten.
- Fig. 2. *Bos taurus*,
- Fig. 3. *Cervus elaphus*,
- Fig. 4. *Equus caballus*,
- Fig. 5. *Varanus sp.*,
- Fig. 6. *Lepus europaeus*, Schädel schräge von vorne.
- Fig. 7. *Varanus sp.*, Schädel von der Seite.

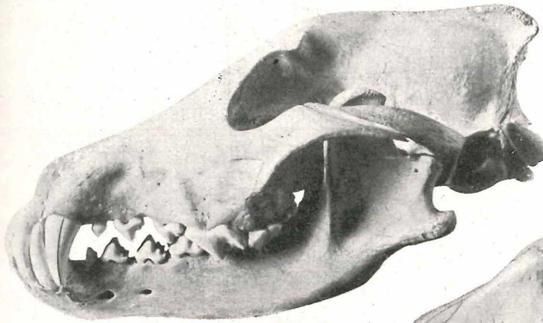
Tafel XII.

- Fig. 8. *Canis familiaris*, Schädel transversal durchschnitten, Vorderteil von hinten gesehen.
- Fig. 9. *Sus scrofa*, Schädel transversal durchschnitten, Vorderteil von hinten gesehen.
- Fig. 10. *Felis leo*, rechte vordere Jochbogenwurzel von hinten gesehen.
- Fig. 11. *Eumetopias sp.*, rechte vordere Jochbogenwurzel von hinten gesehen.
- Fig. 12. *Hyaenodon cruentus*, Schädel von der Seite.
- Fig. 13. *Hyaenodon cruentus*, Blick von hinten-rechts in die rechte Schläfengrube.

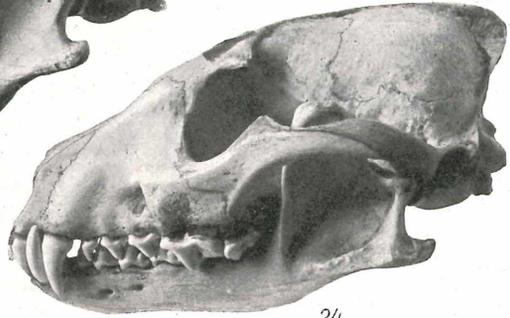




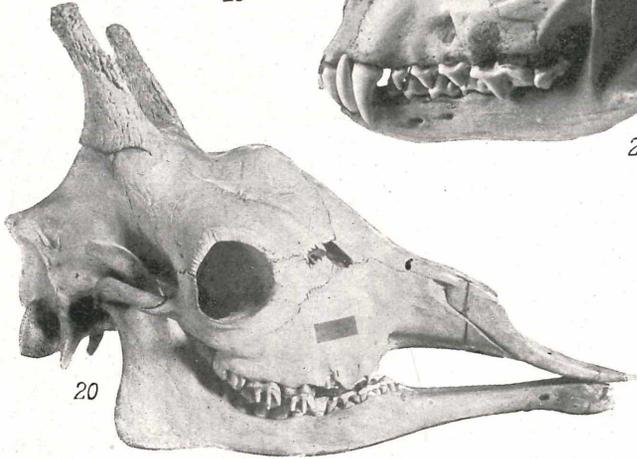




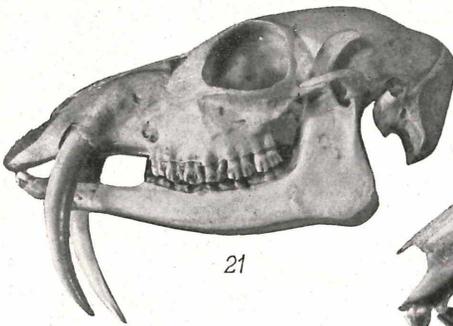
23



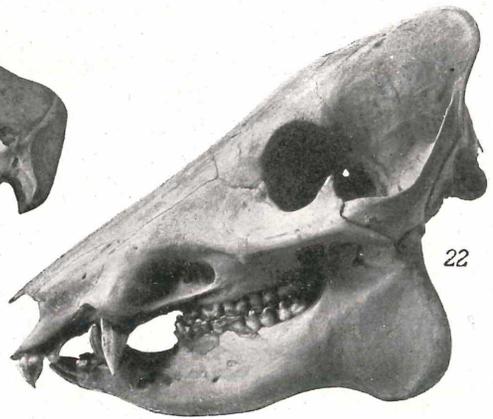
24



20



21



22

Tafel XIII.

Fig. 14. *Pluodon hyaenoides*, Schädel von links.

Fig. 15. *Pluodon hyaenoides*, vordere Wurzel des linken Jochbogens von hinten.

Fig. 16. *Felis leo*, Gebiß von links, Einbiß der linken Brechschere.

Fig. 17. *Felis leo*, rechte Gebißhälfte von innen gesehen, Führung der Canini.

Fig. 18. *Archaelurus debilis*, Gebiß von links, Schlißspur am unteren Brechscherenzahn.

Fig. 19. *Dinictis cyclops*, Schädel von links.

Tafel XIV.

Fig. 20. *Giraffa camelopardalis*, Schädel von rechts.

Fig. 21. *Moschus moschiferus*, Schädel von links.

Fig. 22. *Dicotyles torquatus*, Schädel von links.

Fig. 23. *Canis lupus*, Schädel von links.

Fig. 24. *Cuon alpinus*, Schädel von links.

Den Figuren 10—19 liegen Tuschskizzen zugrunde, welche am American Museum of Natural History, New York, N. Y., nach den Stücken der osteologischen und paläontologischen Sammlung angefertigt wurden. Für die Erlaubnis, diese zum Teil sehr wertvollen Originale benützen zu dürfen, bin ich den Herren Präsident Prof. H. F. OSBORN und Kurator Prof. W. D. MATTHEW zu großem Danke verpflichtet. Alle übrigen Figuren wurden nach Photographien aus der Lichtbildsammlung des II. zoologischen Institutes der Universität Wien hergestellt, für deren Überlassung ich dem Vorstand Prof. JAN. VERSLUYS auch an dieser Stelle herzlichst danke.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1929

Band/Volume: [2](#)

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

Artikel/Article: [Grundriss einer funktionellen Analyse des Tetrapodenschädels. 128-141](#)