

DER SCHÄDEL VON SMILODON, NACH DER FUNKTION DES KIEFERAPPARATES ANALYSIERT.

Von

WILHELM MARINELLI

(Wien).

Mit 3 Abbildungen und Tafel XX.

(Eingelangt am 9. September 1937.)

Eine biologische Untersuchung fossiler Tierreste wird sich nicht damit begnügen, die meist allein erhaltenen Skeletteile mit Fleisch und Haut zu umgeben, um so die äußere Gestalt wieder erstehen zu lassen, sondern wird auch die Lebensbetätigungen des so rekonstruierten Organismus zu erforschen trachten, einmal, um die Vollständigkeit und Richtigkeit des gestaltlichen Wiederaufbaues zu prüfen, dann aber auch, um den Sinn, die biologische Bedeutung der einzelnen Gestalt, wie ihres im Laufe der Erdzeitalter erfolgten Wandels und Schicksals erfassen zu können. Darin liegt die Besonderheit und der Wert des paläontologischen Materials, daß seine Gestalten, obwohl jede einzelne auf der Höhe der individuellen Bildung stehend, doch in ihrer tatsächlich erfaßbaren zeitlichen Aufeinanderfolge nur ein Bildungsstadium im Laufe der Fortentwicklung des Typus darstellen und uns ein Geschehen vorführen. Daß nun dieser Gestaltenwandel auch mit einem gleichlaufenden Funktionswandel verknüpft war, ist für jeden, dem die uns allenthalben entgegentretende Harmonie zwischen Funktion und Form in der Jetztzeit als eine der Grundtatsachen der Morphologie gilt, eine selbstverständliche Annahme; ja, diese ist eigentlich die Voraussetzung für jede Rekonstruktion eines Funktionsbildes, die ja nur aus der allein erhaltenen Gestalt auf die Funktion ihre Schlüsse ziehen kann. Somit wäre es eigentlich unzulässig, bei irgendeiner Fossilform eine Unstimmigkeit zwischen Bau und

Leistung herauszuarbeiten, wie sie nicht nur als Grund für das Aussterben einer Art oder Variante, das Erlöschen einer Spezialisationsreihe, sondern auch als Impuls für die Weiterbildung eines Anpassungstypus zu höherer Spezialisationsstufe in Betracht gezogen werden möchte. Es hat auch nicht an Stimmen gefehlt, die dafür eintraten, daß jedes Tier dem ihm zugeordneten Lebensraum und seinen Erfordernissen entsprechend gestaltet sei und es daher keinen Sinn habe, von höherer oder niedrigerer Spezialisierung und Anpassung zu sprechen.

So richtig es aber auch an sich ist, daß jeder Organismus durch seine Existenz auch seine Existenzfähigkeit, durch sein Leben seine funktionsgerechte Bauart erweise, so ist dabei doch in der weiteren Schlußfolgerung ein sehr wichtiger Grundcharakter der lebendigen Gestalten übersehen, daß sie nämlich alle (soweit wir höhere Formen betrachten, die ontogenetisch eine Metamorphose der Teile im GOETHE'schen Sinne mitmachen) Umwandlungsgestalten sind, die aus einer allgemeineren, typischen Ausgangsgestalt auf dem Wege der Aus- und Umbildung erst an die Erfordernisse der Funktion herangebracht werden. Nur ein Teil der Bildung kann uns aus den funktionellen Bedürfnissen verständlich werden, ein anderer Teil erklärt sich erst aus der Bildungsgeschichte, und zwischen diesen beiden Faktoren besteht keine notwendige Harmonie. Die Flosse des Seehundes wie auch die des Wales sind nicht allein und nicht vollständig aus der Funktion des Ruders zu erklären, sondern erst unter Mitberücksichtigung der Herkunft des Organes aus dem Grundschema der Anlage einer Tetrapodenextremität. Gerade diese Umbildung aber gibt uns die Erklärung für die rein technisch festzustellende Unvollkommenheit des Werkzeuges, die beim Seehund graduell anders (höher) ist als beim Wal, damit freilich auch die gelegentliche Verwendung als Landextremität hier eher zuläßt als dort, so daß die Flosse nicht für den Seehund schlecht gebaut ist, sondern nur als Ruder unvollkommener. Darin liegt also kein Widerspruch gegen die Grundannahme einer Harmonie zwischen Funktion und Form, denn auch die Leistung des Organes hat ihre Wandlungsgeschichte und wird erst im Laufe derselben immer einseitiger und starrer. Es sei auch ausdrücklich hier schon betont, daß durch diese Annahme und Darstellung eines Umbildungsvorganges keine Kausalität in das Verhältnis von Funktion und Form hineingetragen werden soll: ihre Harmonie ist das unteilbare

Phänomen, das in den Reihen von Anfang besteht und erhalten bleibt, nicht aber durch unsere diskursive Betrachtung so zerlegt werden soll, daß dem einen Teil die Rolle der Ursache, dem anderen die einer Wirkung zufiele. Die im weiteren als Beispiel durchgeführte Analyse soll aber zeigen, daß es gerade dem Paläontologen durch die Anerkennung seiner Formenreihen als historischer Dokumente möglich ist, jene Unstimmigkeiten nachzuweisen, deren theoretische Bedeutung eben kurz gestreift worden ist.

Die Basis unserer Untersuchungen müssen natürlich rezente Verwandte unseres Objektes bilden, an denen Bau und Leistung in gleichem Maße durch Beobachtung erfaßt werden können, und hier bieten sich uns die in der heutigen Fauna zahlreich vertretenen und auch genügend bekannten Katzen dar, an welchen wir versuchen wollen, uns die Grundzüge der Konstruktion des Kieferapparates klarzumachen. Wir haben es hier mit einem hochspezialisierten Säugertypus zu tun, dessen Gebiß neben einer Reihe von augenscheinlich in ihrer Funktion zurückgedrängten Einzelzähnen zwei derselben um so kräftiger hervortreten läßt, das Eckzahnpaar und die Brechscherenzähne. Eine Differenz zwischen dem Vordergebiß, welches mehr oder weniger ausschließlich zum Greifen dient, und einem Backenzahnabschnitt, welcher in irgendeiner Weise eine Bearbeitung der Nahrung durchführt, ist für die Säugtiere schon von ihren primitivsten Vertretern an typisch und wohl als die Grundlage der für die Klasse kennzeichnenden Heterodontie anzusehen. Nicht darin äußert sich also die Spezialisationshöhe der Katzen, sondern vielmehr in dem Umstand, daß es jedesmal ein einzelnes Zahnpaar ist, welches an Größe und Durchbildung seiner Form die anderen überragt und zum alleinigen Träger der Funktion des Gebißabschnittes wird. Diese Konzentration im Gebiß spricht sich dann natürlich auch in einer viel klareren Linienführung des Schädelbaues aus, wodurch die Analyse für uns leichter und sicherer wird.

Die druckfeste Verbindung vom Vordergebiß zum Muskelursprung wird am Katzenschädel zunächst durch einen vor der Orbita hoch aufsteigenden Fortsatz des Maxillare eingeleitet, welcher sich mittels einer zackigen Naht an das Stirnbein anschließt, an dessen postorbitalem Fortsatz bereits die vordersten Fasern des Temporalis entspringen. Wir dürfen aber auch dessen kaudal anschließende Ursprungsgebiete am Parietale in die Konstruktion

einbeziehen, da ja die Hirnkapsel im ganzen als starr angesehen werden darf, und erfassen damit eine das ganze Schädelprofil der Katze beherrschende Konstruktionslinie, welche von der Eckzahnwurzel bis zur Hinterhauptsecke aufsteigt und allein der Kraftübertragung vom Temporalis her dient (Abb. 1). Die beiden anderen

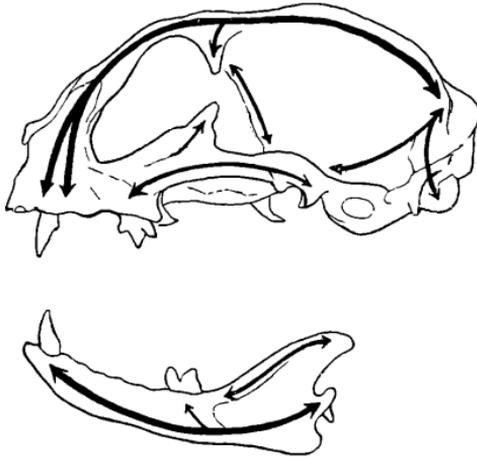


Abb. 1. *Felis domestica*. Trajektorielle Hauptssysteme nach D. STARCK, 1935.

Kiefermuskel der Säuger, deren Ansatzstellen nicht auf dieser Linie liegen, kommen für eine Auswirkung auf das Greifgebiß nur mittelbar in Betracht. Es ist für den Katzenschädel kennzeichnend, daß die eben beschriebene Drucklinie unmittelbar vor der Orbita aufsteigt und das Lakrimale gewissermaßen in die Orbita verdrängt; dies hängt mit der Kürze der Schnauze zusammen und bedeutet mechanisch eine günstigere Ausnützung der Kraft des Schläfenmuskels durch Verkürzung des Hebelarmes zum Eckzahn, in welcher Hinsicht ein Extrem erreicht ist. Die entsprechende Gegenkonstruktion im Unterkiefer ist, was meist übergangen wird, viel weniger in der äußeren Gestalt desselben ausgeprägt und man darf daher die Bauart des Oberschädels nicht überschätzen: es kann im oberen Eckzahn beim Biß nicht mehr Kraft ausgeübt werden, als der untere Gegenkraft leistet. Doch kommt für die Katzen auch eine etwas andere Verwendung der Eckzähne in Betracht, wenn sie nämlich ihre Beute nicht durch den eigentlichen Biß, sondern im Ansprung überwältigen, wobei vor allem die oberen Canini wie Enterhaken in das Beutetier eingeschlagen werden und nun das Niederreißen, durch die Wucht des ganzen Körpergewichtes, unterstützt

durch entsprechende Anstrengungen der Vorderpranken erfolgt. Bei dieser Aktion, die nach den Berichten oft einen Bruch der Wirbelsäule des Opfers herbeiführt, wird auf die Eckzähne ein ganz bedeutender Zug nach vorne ausgeübt, der im Oberschädel durch dessen Gesamtfestigkeit auf die Nackenmuskulatur übertragen wird, im Unterkiefer aber zunächst dessen Verbindung mit dem Cranium, also Gelenkbänder und die diese entlastenden Züge des Temporalis mit horizontaler Faserlage (Taf. XX, Fig. 1), beansprucht. Weiterhin gewinnen die vom Hinterhaupt zum Oberarm ziehenden Muskeln (Trapeziussystem; *M. brachiocephalicus*) eine erhöhte Bedeutung, und es ist wohl sicher aus diesem Zusammenhange zu erklären, daß der genannte Muskel bei der Katze viel stärker ist als z. B. beim Hund. Auch die Hinterhauptsfläche ist am Großkatzen-Schädel viel tiefer von Muskelgruben gefurcht, als bei anderen sogar viel schwereren Schädeltypen von Raubtieren. Der untere Eckzahn könnte bei dieser besonderen Art des Angriffes auch ganz außer Funktion bleiben, wenn der obere nur genügend lang und gekrümmt ist, um ein Ausgleiten zu verhindern; tritt er aber mit in Aktion, wie dies z. B. beim Fortschleppen einer schweren Beute notwendig ist, dann wirkt sich auf ihn, da er vor die Oberzähne beißt, der Zug noch viel stärker aus und nun fällt es vor allem dem Temporalis und von diesem wieder vornehmlich den horizontal nach hinten ziehenden Faserlagen zu, den ganzen Unterkiefer gegen diesen Zug zu halten und eine Luxation des Gelenkes zu verhindern. Derartige Fasern greifen an der Spitze des Coronoidfortsatzes an und ihre Wirkung wird um so günstiger, je höher dieser ist, da ihre Zugrichtung sich immer genauer in die der äußeren Kraftwirkung einstellt. Für die Auswirkung auf die Beißkraft wird durch diese Bauart wohl nicht so viel gewonnen und darum scheint die Höhe des Proc. coronoideus des Unterkiefers mehr mit der Funktion des Haltens und Tragens in Zusammenhang zu bringen zu sein als mit dem eigentlichen Beißen.

Betrachtet man die Symphysenregion der Mandibel von vorne (Taf. XX, Fig. 10), so zeigt sich, daß die Achsen der beiden Eckzähne, abwärts verlängert, gerade an jenem Punkte zum Schnitt kommen, von welchem aus die beiden Rami divergieren. Ein solches Zusammenlaufen von Drucklinien an einem Punkte hat seine konstruktive Bedeutung: einerseits ist der Symphysenwinkel von der breiten Basis der beiden Gelenkpfannen her gegen seitliche Zug-

wirkungen sehr fest verstrebt, andererseits gewinnen die beiden Eckzähne an diesem Fixpunkte ein verlässliches Widerlager. Die Gestalt der Symphysenregion scheint mir so für die Analyse sehr wichtig.

Neben diesem, wie wir sahen, durchaus hoch spezialisierten Greifgebisse finden wir nun im Katzengebiß einen ebenso hochwertigen Schneideapparat, der ebenfalls nur von einem einzigen Zahnpaare, P^4/M_1 , aufgebaut wird. Der Gegensatz dieses sowohl in der Art als auch dem Zeitpunkt der Wirkung selbständigen Apparates drückt sich bei den Katzen deutlicher als bei irgendeinem anderen Raubtier auch in der Schädelkonstruktion aus. Der obere Scherenzahn steckt mit seiner Wurzel in jenem Teil des Oberkiefers, über dem sich der Jochbogen aufbaut, während er mit dem mittleren Schädelteil in den meisten Fällen nur durch eine horizontale, also für die Druckübertragung ungünstige Brücke (Taf. XX, Fig. 7) verbunden ist. Es kommt daher für ihn auch nur der am Jochbogen entspringende Masseter (Taf. XX, Fig. 1—3) als Kraftquelle in Betracht, dessen laterale Faserlagen, im Gegensatz zu dem oben besprochenen, nach hinten ziehenden Temporalisteil, die Mandibel gleichzeitig mit der Adduktion nach vorne zu drücken, also den Condylus aus der Gelenkspfanne herauszögen. Dies wird durch eine Fortsatzbildung des vorderen Randes der Gelenkspfanne in ihrem lateralen Teile verhindert, und es spricht für die Richtigkeit der hier gebrachten funktionellen Deutung des Proc. praeglenoidalis, daß er eben gerade in jenem Teil der Gelenkspfanne zur Ausbildung kommt, welcher vom Jochbogen gestützt wird, da hiedurch die das Gelenk gefährdende Komponente der Masseterwirkung in dessen eigenes Ursprungsfeld geleitet und so aufgehoben wird.

Auch für diesen Teil des gesamten Kiefersystems der Katzen finden wir nur am Oberschädel deutlich ausgeprägte Konstruktionslinien, während der Unterkiefer weniger durchgearbeitet erscheint. Der Ansatz des Masseter (laterale Portion) ist, gegenüber seinem breiten Ursprung am Jochbogen, hier sehr konzentriert und beschränkt sich auf den kleinen Proc. angularis. Durch die tiefe Ausbuchtung des Ramus an der Basis des Coronoidfortsatzes tritt der Unterrand der Mandibel und der Pfeiler, der von diesem zum lateralen Teil der Gelenkrolle aufsteigt, als ein ähnlicher Bogenträger hervor, wie der Jochbogen des Oberschädels (Abb. 1), aber der äußere Umriß des Unterkiefers wird dadurch nicht beeinflusst. Der Muskelursprung liegt, genau so wie am Oberschädel, diesem

Bogen außen auf, so daß dessen beide Schenkel als Druckstreben anzusehen sind; es ist aber nicht nur die eigentliche Ansatzstelle der stärksten äußeren Masseterportion Ausgangspunkt der Kraftwirkung, denn der Muskel umgreift weiter vorne den Unterrand der Mandibel, so daß der Druck des bei der Kontraktion anschwellenden Muskels die Wirkung noch unterstützt, indem er den Angriffspunkt der Kraft weiter nach vorne, bis unmittelbar hinter die Scherenzähne verlegt. Auch in dieser Bauart erreichen die Katzen in der Verkürzung der Hebelarme und damit in der Kraftausnützung ein Extrem.

Während wir beim Vordergebiß die Möglichkeit einer Verwendung der oberen Eckzähne ohne Mitarbeit der unteren im Sinne von bloß in die Beute einzuschlagenden Enterhaken in Betracht ziehen konnten, ist bei der Backenzahnschere eine Funktion ohne Antagonismus der oberen und unteren Zähne nicht möglich. Diese Zusammenarbeit besteht aber nicht bloß in einer einfachen Gegen-einanderführung der Zahnpaare, sondern es ist darüber hinaus noch die Präzision der Führung bis zum richtigen Einbiß von größter Wichtigkeit, da ja die beiden Schneidkanten nur, wenn sie genau aneinander vorbeigeführt werden, die Zahnflächen also aneinander schleifen, eine wirkliche Schneidwirkung erzielen können. Die V-Form der oberen und unteren Schneiden und das Vorhandensein von Zahnschneiden verhindert dagegen automatisch ein Ausweichen des zu zerschneidenden Materials nach vorne aus dem Scherenwinkel, so daß eine Notwendigkeit, die Schere gegen das Objekt zu drücken, wegfällt. Jener Querdruck, welcher die beiden Schneiden während des Bisses aneinanderpreßt, ergibt sich zum Teil schon aus der aufeinander abgestimmten Gestalt der Kiefer und der Verfestigung der Mandibel gegen ein Ausweichen nach innen durch die massive Bauart der Symphyse. Doch besteht auch hier wieder eine die Knochenbeanspruchung vermindemde Verteilung der Muskulatur, indem die mittleren und tiefen Masseterportionen von dem äußersten Scheitel des Jochbogens her in fast rein transversalem Verlaufe an den Mandibelästen bis unmittelbar zu den Scherenzähnen angreifen (Taf. XX, Fig. 2, 3). Sie erzeugen durch ihre Kontraktion zur Adduktion des Unterkiefers auch jene Querkomponente, indem sie den Ramus nach außen ziehen. Das weite seitliche Ausladen des Jochbogens ist demnach nicht als bloßes Raumschaffen für den Temporalis, sondern aus dieser

Beziehung zur Funktion der Backenzahnschere zu verstehen, wie auch die Auswärtsneigung des Jochbogensockels (Taf. XX, Fig. 4) dem oberen Backenzahn das notwendige Widerlager von außen her bietet.

Der dritte Kaumuskel am Säugerschädel, der Pterygoideus ist in seiner Funktion bei den Katzen nicht so leicht zu fassen, wie die beiden anderen, wohl auch, wie die bedeutend geringere Masse anzeigt, weniger wichtig. Die Ausdehnung seines Ursprungsfeldes wechselt sehr stark mit der Gesamtgröße der untersuchten Art. Gehirn und Augen stehen ja in ihrer Größe bekanntlich zur Körpergröße bei sonst gleichen Typen nicht in gerader Proportion, sondern zeigen eine bedeutend geringere Schwankungsbreite, das heißt, bei kleinen Formen sind sie relativ groß, bei großen relativ klein. Dementsprechend ist auch ihr bestimmender Einfluß auf die Gestalt der Hirnkapsel sehr verschieden, so daß an kleinen Schädeln mehr die durch diese beiden Organe bedingten Wölbungen, bei großen mehr die durch die Muskel bedingten Kanten und Leisten hervortreten. So finden wir auch im Ursprungsgebiete des Pterygoideus bei Großkatzen eine ziemlich hohe, senkrechte, ebene Platte als Innenwand der Orbitotemporalgrube, während bei einer Wildkatze dieselbe Fläche entsprechend der Wölbung des Bulbus konkav ist und nur in ihrem untersten Teile dem Muskelansatz Raum bietet, der sich im anderen Falle bis hoch hinauf erstreckt. Dadurch gewinnen die Fasern des Pterygoideus bei großen Typen eine mehr senkrechte Lage und kommen auch bei der Bißkraft zur Geltung, während sie bei kleinen nach innen und damit vor allem gegen den seitlichen Zug des Masseter steuernd wirken. Es handelt sich aber freilich keineswegs um eine Aufhebung der Masseterkomponente als schädlicher Nebenwirkung, sondern um die auch in anderen Fällen zu beobachtende Erhöhung der Präzision einer Führung durch ein in Teilkomponenten antagonistisches Synergistenpaar, das zugleich auch plötzliche Beanspruchungsänderungen elastisch auffangen kann und die Bruchgefahr für den Knochen vermindert. Bei dem erwähnten hohen Einfluß der Augen- gestalt auf diesen Teil der Schädelkonstruktion ist dessen Analyse auch bei Berücksichtigung aller Einzelheiten der Muskelwirkung und Beanspruchung noch nicht restlos durchführbar.

Sowohl topographisch wie auch funktionell weit abstehend findet sich als ein schwaches, parallelfaseriges Muskelbündel ein

Pterygoideus externus in gerader Verlängerung der Gelenkachse vom inneren Ende des Unterkiefergelenkkopfes gegen die Schädelfwand ziehend. Bei geschlossenen Kiefern ist natürlich eine Verschiebung der Gelenkwalze in der Pfanne in transversaler Richtung entsprechend einer einseitigen Kontraktion dieses Muskels durch den Einbiß in Vorder- und Hintergebiß ausgeschlossen. Auch bei vollständiger Öffnung der Kiefer wird tatsächlichen Verschiebungen in dieser Richtung kaum eine Bedeutung zukommen, da die entsprechenden Querkomponenten der Masseter- und Pterygoideus-internus-Kontraktion beider Seiten viel kräftiger sind. Wir dürfen aber doch nicht verlangen, daß eine dem Säugetier typische Muskelportion bei verringerter funktioneller Bedeutung vollkommen verschwinde; ihre minimale Stärke entspricht ganz dem Maße an Mitarbeit, zu welchem sie immerhin noch bei Korrektur der Kieferführung, deren Präzision auch bei blitzschnellem Zuschnappen von größter Wichtigkeit ist, herangezogen werden könnte. Mahlbewegungen sind freilich ganz ausgeschlossen und kommen auch nach der Abnützung der Backenzähne nicht vor.

Endlich ist noch zu bemerken, daß das Kiefergelenk oberhalb der Verlängerung der Backenzahnreihe liegt; im Laufe der Adduktionsbewegung verschieben sich also die Zahnspitzen des Unterkiefers, während sie schon in den gefaßten Bissen eindringen, nicht nur senkrecht gegen die Zahnreihe des Oberkiefers, sondern zugleich auch längs derselben nach vorne. Der Bissen wird daher zwischen den Schneidkanten nicht nur zusammengedrückt, sondern zugleich auch längs derselben weiterschoben, wodurch ihre schneidende Wirkung verstärkt wird¹).

Zur Vervollständigung unserer Analyse des Katzenschädels müssen wir nun auch noch den Einbau des Kiefergelenkes in den Oberschädel in Betracht ziehen, denn es ist ja klar, daß in jedem Falle, wo der Muskel in einigem Abstand von der Kraftwirkungsstelle am Ober- und Unterkiefer ansetzt, seine Kontraktion auch einen Gelenkdruck erzeugen muß und daß nur dann, wenn das Gelenk dieser Beanspruchung gegenüber vollständig starr bleibt, die Kraftwirkung im Zahnpaar zustande kommen kann. Es muß also nicht nur der die Zähne tragende Kiefer, sondern ebenso auch der die Gelenkpfanne tragende Abschnitt des Schädels (bzw. Unter-

¹) Eine ausführlichere Darstellung findet sich in der Monographie des Höhlenbären (MARINELLI, 1931).

kiefers) gegen die Angriffspunkte des Muskels druckfest verstrebt sein. In unserem Falle müssen wir für die Gelenkpfanne nach solchen Streben in zwei Richtungen suchen; einmal gegen das Ursprungsfeld des Temporalis und dann gegen den Jochbogen als Träger des Masseterursprungs. Für die mediale Anlehnung ist wiederum die relative Größe des Gehirnes und der Hirnkapsel wichtig, da nämlich der transversale Abstand der beiden Gelenkspfannen voneinander augenscheinlich durch die Gesamtgröße des Schädels bestimmt ist und nicht nur durch die Hirnkapselbreite, so daß bei kleinen Katzen der mediale Teil der Gelenkpfanne unter deren Seitenwand zu liegen kommt und dadurch auch zureichend gegen den Temporalisdruck verfestigt ist, während bei Großkatzen ein deutlich entwickelter Fortsatz die Pars glenoidalis des Squamosum von dem Schuppenteil und damit der Hirnkapsel abspreizt (Taf. XX, Fig. 8, 9). Der nach hinten gerichteten Komponente der Temporaliswirkung entsprechend, ist medial der Hinterrand der Gelenkspfanne zu einem Proc. postglenoidalis ausgezogen. Der laterale Teil der Gelenkpfanne steht derart weit in querere Richtung zur Kraftwirkung von der Schläfenfläche ab, daß er gegen diese nur sehr unzureichend verstrebt erscheint. Er findet sein Widerlager im Proc. zygomaticus des Squamosum, welches selbst den Ursprung einer Masseterportion trägt, zugleich aber in breiter Naht mit dem Jugale verbunden ist, an welchem die lateralste und stärkste Abteilung dieses Muskels entspringt. An dieser Konstruktion ändert sich nichts durch die relative Größe von Gehirn und Auge, so daß die Schädel sämtlicher Katzen hierin vollkommen übereinstimmend gebaut sind; nur die Höhe des Jochbogenscheitels über der durch Gelenkpfanne und Alveolarkante gelegten Sehne wechselt, ja manche „Jochbögen“ zeigen überhaupt keine wirkliche Bogenform, sondern es verläuft eine fast gerade gestreckte Brücke vom vorderen Jochbogensockel zur Gelenkpfanne. Es dürfte dies (ebenso wie die spezielle Gestaltung des Proc. zygomaticus squamosi) mit der relativen Stärke der beiden Masseterportionen zusammenhängen, doch steht mir derzeit nicht genug Material zur Verfügung, um dies festzustellen; manche Extremform ist auch nur fossil bekannt und darum auf Muskulatur nicht untersuchbar.

Unklar bleiben äußerlich die mechanischen Beziehungen zwischen Gelenkpfanne und Pterygoideusursprung; hier dürfte wohl die allgemeine Festigkeit der Hirnkapsel zureichen, um dem Gelenk

die notwendige starre Anlehnung zu gewähren. Bei niedrigem Ursprungsfeld des *Pterygoideus* wirkt dieser Muskel fast nur durch horizontalen Zug auf das Gelenk, der durch die Verbindung des Schuppenteils des *Squamosum* mit den angrenzenden Sphenoidfortsätzen ausgehalten werden muß. In diesem Falle ist die Lage der beanspruchten Knochenteile im Verhältnis zur Krafrichtung des Muskels günstig; wenn aber bei großen Schädeln der Muskelursprung an der Schläfenwand höher hinaufreicht, dann ergeben sich verhältnismäßig ungünstige Beziehungen zwischen ihm und dem Gelenke, welche an die Allgemeinfestigkeit des Schädels hohe Ansprüche stellen; diese ist allerdings bei den großen Schädeln sehr hoch.

Der walzenförmige Gelenkkopf des Unterkiefers zeigt in der queren Ausdehnung der Gelenkfläche eine Übereinstimmung mit den oben erwähnten prae- und postglenoidalen Fortsätzen, indem sich jene medial mehr nach hinten, lateral aber mehr nach vorne um die Walze herumschlägt. Die Verfestigung des Gelenkkopfes gegen die Muskelursprünge am Unterkiefer entspricht dieser Gestaltung der Gelenkfläche und der geschilderten Verfestigung der Gelenkpfanne im inneren und äußeren Teile, indem nämlich vom lateralen Ende der Walze ein als kräftige Rippe ausgebildeter Pfeiler gegen den *Proc. angularis*, also den Ursprung des zum Jochbogen ziehenden *Masseter* absteigt, während das mediale Ende nach vorne zu gegen die Fläche des *Proc. coronoideus* abgestützt ist. Diese Verstrebung zieht sich hauptsächlich längs der freien Hinterkante des Fortsatzes nach aufwärts, während vor ihr die Knochenplatte auch bei großen Katzen durchscheinend dünn bleibt.

Vergleichen wir nun *Smilodon* mit diesem, auf Grund der Untersuchungen rezenter Katzen entworfenen Konstruktionsplane²⁾, so ist zunächst als grundlegende Übereinstimmung festzustellen, daß auch hier zwei Zahnpaare als die eigentlichen Träger der beiden gegensätzlichen Gebißleistungen gestaltlich hervorgehoben sind; ja es ist sogar an beiden Zähnen des Oberkiefers eine Weiter-

²⁾ Die nachfolgende Darstellung stützt sich vornehmlich auf eigene Untersuchungen und Skizzen, deren Objekt die Exemplare in Frankfurt a. M., in New York und vor allem der Schädel in der Sammlung von Prof. O. ABEL waren. So sei hier auch an alle drei Stellen mein aufrichtiger Dank gerichtet! Dazu sind aber die eingehende Besprechung des Objekts durch MATTHEW (1910), sowie verschiedentlich von ABEL ausgesprochene Ansichten, auch dort, wo nicht ausführlich zitiert wurde, immer im Auge behalten.

bildung über die bei den echten Katzen erreichte Spezialisationshöhe festzustellen, welche sich in der enormen Verlängerung des Eckzahnes und einer Verbreiterung der Zahnkrone des P⁴ durch Vergrößerung seines Parastyles ausspricht, der gelegentlich noch einen vierten Höcker am Außenrand tragen kann (MATTHEW 1910). Auch die Reduktion der übrigen Gebißelemente, insbesondere im Praemolaren-Abschnitt, kann als Zeichen und Folge einer derartigen Spezialisationssteigerung angesehen werden. Man erhält den Eindruck, als ob zwischen oberem Canin und Scherenzahn einfach durch deren Vergrößerung der Platz für die Prämolaren aufgebraucht worden wäre (Abb. 2). Doch ist es selbstverständlich nicht

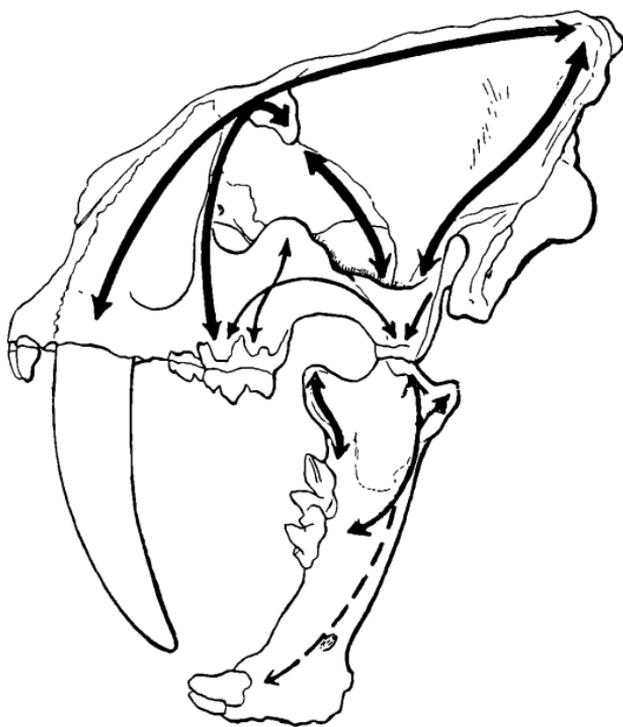


Abb. 2. *Smilodon*. Mutmaßlicher Verlauf der wichtigsten trajektoriiellen Systeme in Anlehnung an D. STARCK, 1935. Schädelumriß nach MATTHEW, 1910.

diese Vergrößerung allein, welche ein derartiges Gedränge erzeugen kann; vielmehr wirkt sie zusammen mit einer Verkürzung der Alveolarkante des Oberkiefers, welche wieder nur Teilerscheinung einer Verkürzung des gesamten Schädels ist. Dadurch erhält dieser sein für die Gattung so kennzeichnendes Profil, welches vor allem durch die mächtige Auftürmung der Hinterhauptsregion über der eigentlichen Schädelkapsel bestimmt wird. Die Proportionsänderun-

gen im *Smilodon*-Schädel bevorzugen die Höhe vor allem gegenüber der basalen Länge, so daß wir es hier mit einem ausgesprochenen Kurzschädel unter den Katzen zu tun haben.

Verfolgen wir die Einzelheiten der Konstruktion am *Smilodon*-Schädel in gleicher Weise, wie früher bei rezenten Katzen, so finden wir zunächst die starke Überhöhung des Hinterhauptes in vollster Übereinstimmung mit der Größe und Krümmung des oberen Canins. Durch die ungebrochene Weiterführung des in diesem Zahne vorgezeichneten Bogens bis in die hinterste Spitze der Crista temporalis erhält das Profil einen sehr geschlossenen Umriß, und es läge nahe anzunehmen, daß die Zahnvergrößerung direkt gekoppelt sei mit einer Verstärkung des Temporalmuskels. Dem steht aber entgegen, daß im Unterkiefer nicht nur der Antagonist des Riesenzahnes, sondern vor allem auch der den Ansatz des Schläfenmuskels tragende Proc. coronoideus auffallend schwach sind und außerdem, daß in jener weiten Winkelstellung des Unterkiefers, in welcher das Zusammenwirken der oberen und unteren Canini zum Biß beginnen müßte, der größte Teil der Kraftentfaltung der Adduktoren infolge der weiten Abduktion der Mandibel in einem erhöhten Gelenkdruck aufgezehrt würde (Abb. 2). Die geringe Höhe des Coronoidfortsatzes vermindert dabei den Abstand des Muskelangriffspunktes vom Gelenk und so das dem Unterkiefer gegebene Drehmoment. Es ist aus dieser Überlegung mit Sicherheit abzuleiten, daß die riesigen Eckzähne niemals durch wirklichen Biß, sondern jedesmal nur durch die Mitarbeit des ganzen Körpers, insbesondere der Muskulatur des Nackens und der vorderen Extremität, unterstützt durch die Wucht des im Ansprung an das Beutetier geworfenen Körpergewichtes in dessen Leib eingeschlagen werden konnten. Dabei vermag sich noch der geänderte Querschnitt der Eckzähne, die abgeflacht und an der konkaven Seite mit einer scharfen Kante ausgestattet sind, vorteilhaft ausgewirkt haben. Es ist somit der Canin bei *Smilodon* nicht, wie bei den echten Katzen, unter die Wirkung des Schläfenmuskels gestellt, sondern unter die der Nackenmuskulatur und er findet daher sein Widerlager auch nicht in der Stirnscheitelkante des Schädels, sondern in der oberen Hinterhauptsecke: dieser funktionelle Zusammenhang tritt ja auch in der prachtvollen Profillinie des Schädels so klar hervor. Auf die alleinige Verwendung der oberen Eckzähne ohne Mitarbeit der unteren hat ABEL (1927) bereits hingewiesen.

Der zweite Abschnitt des Gebisses, das Scherenzahnpaar, ist in seiner Funktion nach außen kaum wesentlich geändert, wie aus seiner im allgemeinen gleichbleibenden Gestalt abzulesen ist. Doch nimmt der P⁴ infolge seiner Vergrößerung fast die gesamte Breite des Jochbogensockels ein und seine vordere Wurzel gelangt damit in die Verlängerung der vorderen Umrahmung der Orbita. Hier unterscheidet sich der Schädelbau wesentlich von dem der Großkatzen, da die seitliche Grenzspanne des Canalis infraorbitalis viel steiler steht und auch durch ihren Querschnitt ihre Bedeutung als zwischen Backenzahn und Postorbitalfortsatz (als Muskelursprung) eingebaute Druckstrebe anzeigt (Taf. XX, Fig. 5). Dies weist darauf hin, daß wenigstens der vordere Teil des P⁴ unter die Kraftwirkung des Schläfenmuskels gestellt war. Blicken wir aber noch von hinten her auf den Jochbogensockel (Taf. XX, Fig. 6), so erkennen wir deutlich durch den Vergleich mit *Felis*, daß dies für den ganzen Zahn gilt, da die für die Druckübertragung ungünstige horizontale Brücke gegen die innere Augenhöhlenwand wegfällt. Der Zahnsockel ist durch Verlängerung und Annäherung an die Mittellinie in günstigere Lagebeziehung zum Ursprung des Temporalis gebracht, der Gaumen ist schmaler und hochgewölbt. Auch die Gaumenansicht zeigt diese Verschiebung der oberen Scherenzähne gegen die Mitte, da die Backenzahnreihen nicht nach hinten zu divergieren, sondern parallel laufen. Ferner können wir feststellen, daß die Außenwand des Jochbogensockels nicht wie bei einer echten Katze schräg nach außen ansteigt, sondern senkrecht nach oben, so daß der dann seitlich ausbiegende Jochbogen unter einem für die Druckübertragung ungünstigen Winkel ansetzt (Taf. XX, Fig. 5). Es ist aber auch die Jochbogenbreite viel geringer als bei einer Feline. Dies beides deutet auf eine verringerte Funktion des M. masseter und in Übereinstimmung mit diesen Änderungen der Schädelkonstruktion finden wir auch noch unmittelbare Hinweise auf eine geringe Entfaltung der lateralen Masseterportion an den Ansatzstellen, da sowohl die Crista masseterica an der Außenseite des Jugale, wie auch der Proc. angularis am Unterkiefer nur schwach hervortreten. Es ist also wohl anzunehmen, daß der Scherenabschnitt des Gebisses an diesem Schädel im Gegensatz zu den echten Katzen unter den Einfluß des Temporalismus gestellt war. In dieselbe Richtung weisen auch die Umgestaltungen in der Gelenkregion, indem nämlich die sehr seichten Gelenkpfannen tief unter dem Niveau der Schädelbasis

liegen und mit dem Schuppenteil des Squamosum durch einen senkrecht stehenden Pfeiler von beträchtlicher Länge verbunden sind. Darin und in der schwachen Ausbildung der Proc. prae- und postglenoidalis spricht sich ein Vorwiegen der senkrechten Druckwirkungen über alle schrägen Komponenten aus. Am Jochbogen ist, außer seiner geringen freien Länge, die mit der Gesamtverkürzung des Schädels zusammenhängt, und der sehr viel schwächeren Ausbiegung nach der Seite, auch noch besonders hervorzuheben, daß der Proc. zygomaticus des Squamosum sowohl sehr kurz, wie auch niedrig ist, so daß wir auch für die inneren Masseterportionen mindestens keine besonders kräftige Entfaltung annehmen dürfen.

Am Unterkiefer ist zunächst als wesentlichste Veränderung der Gesamtgestalt die minimale Höhe des Proc. coronoideus festzustellen und in der Symphysenregion eine zu der Stärke der oberen sehr auffallende Schwäche der Canini sowie eine Verbreiterung der Symphyse selbst, welche — von vorn gesehen — nicht dreieckigen, sondern rechteckigen Umriß zeigt (Taf. XX, Fig. 11); dies stimmt mit der fast parallelen Stellung der Eckzahnachsen überein. Die für andere Formen der Machairodontinenreihe charakteristischen ventralen Fortsätze der Symphysenregion, die dem Schutze der Eckzähne zu dienen scheinen, fehlen hier, worin ein gewisser Widerspruch zu der exzessiven Entwicklung der oberen Caninen gegeben wäre; doch ist ja die Deutung dieser Fortsätze durchaus unsicher und ihre Ausbildung könnte ganz wohl zunächst mit der Vergrößerung der oberen Caninen zunehmen, ohne deshalb auch weiter proportional mitwachsen zu müssen; es wäre möglich, daß eine ihnen entsprechende seitliche Lippentasche für den oberen Eckzahn nur so lange gebildet wird, als dieser noch innerhalb des geschlossenen Mundes bleibt; das war aber bei *Smilodon* sicher nicht mehr möglich und damit könnte dann dieser Fortsatz seine Bedeutung wieder eingebüßt haben und verschwunden sein. Es kann aber auch ein funktioneller Zusammenhang für diese Rückbildung gefunden werden.

Für die mechanische Deutung kommen am Unterkiefer vor allem die Merkmale des proximalen Abschnittes in Betracht; seine geringe Größe ist nicht nur durch die Reduktion des Proc. coronoideus, sondern auch durch eine Verkürzung herbeigeführt: Der Abstand zwischen Proc. condyloideus und Vorderrand der Fossa masseterica reicht bei einer Großkatze nahe an die Hälfte der ge-

samten Ramuslänge heran, während er bei *Smilodon* gegen ein Drittel herabsinkt; dabei liegen die Backenzähne (M_1) schon über der Muskelgrube, so daß sich der Abstand vom Proc. condyloideus zum Hinterende der Backenzahnreihe gerade auf ein Drittel der Gesamtkieferlänge verringert. Diese Verkürzung entspricht jener des Gesamtschädels, insbesondere jener des Jochbogens und dürfte darum wohl auch auf diesem Wege mit der geänderten Lage und Wirkungsweise der Kiefermuskeln in Zusammenhang zu bringen sein.

Die von MATTHEW hervorgehobene Auswärtsdrehung des Angulus kann mit diesem Autor als Einrichtung zur Erweiterung der Öffnungsmöglichkeit der Kiefer erklärt werden, schafft aber sicher zwischen der Innenfläche der lateralen Masseterportion und der äußeren Mandibelfläche Platz, so daß eine Verlagerung der tieferen Masseterportionen an dieselbe Ansatzstelle wie die äußere möglich wäre. Bei der mangelnden seitwärts gerichteten Wölbung des Jochbogens wäre ihre oben für *Felis* geschilderte besondere Bedeutung sehr gemindert und man darf auch aus der Schwäche des Proc. zygomaticus auf ihre geringe Entfaltung oder Verlagerung in den Ansatzstellen schließen.

Ein weiteres, sicher funktionell zu wertendes Merkmal ist schließlich noch die niedere Lage des Gelenkkopfes am Unterkiefer. Es könnte dies zunächst nur eine Teilerscheinung der allgemein verringerten Profilhöhe des Ramus im proximalen Abschnitt darstellen und auf die durch den Wegfall der Beanspruchung im Greifgebiß verringerte Bruchgefahr zurückzuführen sein. Nach den oben gebrachten Hinweisen hat aber die hohe oder tiefe Stellung des Gelenkes im Verhältnis zu den Zahnschneidreihen eine Beziehung zu der Schneid- oder Scherenwirkung, die hier also weniger ausgeprägt scheint. Dieses Merkmal kennzeichnet übrigens die ganze Reihe der Machairodontinen von *Hoplophoneus* an.

Endlich sei wiederholt, daß die Außenfläche des Processus angularis glatt ist und keine Rauigkeiten trägt, was als Kennzeichen geringer Entfaltung des hier inserierenden Masseter angesehen werden darf und dem Fehlen einer Crista masseterica am Jochbogensockel entspricht.

Zusammenfassend läßt sich somit sagen, daß wir am *Smilodon*-Schädel eine Reihe von mehr oder weniger verlässlichen Hinweisen auf ein Unterbleiben der eigentlichen Bißwirkung im Eckzahnabschnitt, eine geringere Spezialisierung des Scherenabschnittes und

eine Reduktion des Masseter antreffen. Ferner bestehen gute Gründe zu der Annahme, daß der Temporalmuskel vorzugsweise, wenn nicht ausschließlich auf den aus dem Unterstützungsbereich des Jochbogens nach innen gerückten oberen Scherenzahn wirkte, nur senkrecht ziehende Portionen aufwies und für ein Reißen oder Fortschleppen der Beute nicht oder nicht ausgesprochen in Betracht kam. Den Gegensatz der Schädelbeanspruchung sucht Abb. 2 gegen Abb. 1 zu verdeutlichen.

Versuchen wir es nun, auf Grund dieser Feststellungen vom Bild einer echten Katze, das uns ja nach wie vor immer als Vorlage dienen muß, zu dem des *Smilodon* zu gelangen, so ist zunächst anzunehmen, daß bei diesem Raubtier die Überwältigung der Beute ohne eigentliches Zubeißen erfolgte. Den wichtigsten Akt bildete jedenfalls das Anspringen der Beute und Einhauen der riesigen oberen Eckzähne. Dabei mögen die Vorderextremitäten durch Wegstemmen des Körpers unterstützend mitgewirkt haben. Zu entscheiden wäre hierbei noch die Einzelheit, ob dieser Angriff mit geöffnetem oder geschlossenem Maule erfolgte; da die Eckzahnspitzen das Kopfprofil weit überragen, wäre auch die zweite Möglichkeit sicher gegeben, wobei allerdings nicht die ganze Länge der Zähne ausgenützt werden könnte. Es wurde sogar schon die Frage aufgeworfen, ob das Tier überhaupt imstande gewesen sei, das Maul so weit zu öffnen, daß die Spitzen der Eckzähne dadurch zum Einschlagen in die Beute freigegeben wurden. MATTHEW (1910) hat eine Anzahl von Schädelmerkmalen zusammengestellt, welche mit dieser extremweiten Kieferöffnung in Zusammenhang stehen sollen, und hob dabei besonders die geringe Höhe des Proc. coronoideus und angularis und für diesen zweiten auch noch seine Auswärtsdrehung hervor, wodurch ein Öffnungswinkel von 150° ermöglicht worden sei. Auch soll eine erhöhte Beweglichkeit im Hinterhauptsgelenk ein stärkeres Heben des Oberschädels gestattet haben. Es ist aber selbstverständlich, daß für die Beurteilung des Ausmaßes der Bewegungen im Kiefergelenk der Knochenbau allein nicht zureicht, sondern auch Bänder und Muskel bekannt sein müßten; für die spezielle Ausbildung der erstgenannten gibt es am Knochenschädel überhaupt keine Anhaltspunkte; wir wissen aber aus Erfahrungen an rezenten Tieren, daß die durch den Bandapparat gezogenen Grenzen der Bewegungsfreiheit in den Gelenken meist bedeutend enger sind, als man aus dem Knochenbau vermuten könnte. Gün-

stiger liegen die Verhältnisse für eine Beurteilung der Muskulatur, da wir aus der Ausbildung und Lage der Ansatzstellen Schlüsse auf ihre Funktion ziehen können. Im allgemeinen sind Muskel mit längeren Fasern auch einer relativ größeren Verlängerung fähig. MATTHEW stellte nun für den Temporalis und Digastricus eine Verlängerung der Fasern, für den Masseter eine weitgehende Reduktion fest und folgerte daraus, daß der Unterkiefer von *Smilodon* unter hauptsächlichlicher Führung der beiden ersten Muskel zu sehr weiten Exkursionen befähigt war. Wir haben oben einzelne dieser Merkmale einer etwas anderen Deutung zugeführt, die sich vor allem daraus ergab, daß wir den Katzenschädel in ein System von zwei nebeneinander bestehenden und funktionierenden Konstruktionen zerlegten; dies gibt eine viel sicherere Grundlage zur Beurteilung der Leistungen der einzelnen Muskel und der Bedeutung der in den für die Mechanik wichtigen Dimensionen eingetretenen Verschiebungen. So folgt z. B. für den Temporalis aus der Überhöhung des Schädelprofils keine Faserverlängerung wegen der gleichzeitigen Verkürzung des Schädels, wenn man die Längen der vom Proc. coronoideus zur äußersten Hinterhauptsecke ziehenden Faser vergleicht; für die Funktion scheint es wichtiger, daß hier nicht die nach hinten ziehenden, sondern die senkrecht wirkenden Fasern überwiegen, was mit dem Fortfall der Greiffunktion im Vordergebiß zusammenstimmt. Die Verkürzung des Proc. coronoideus bringt allerdings die Insertionsstelle näher an die Gelenkachse heran und verringert dadurch bei gleichweiter Exkursion des Unterkiefers die tatsächlich im Muskel auftretende Dehnung. Ähnliches gilt für den ebenfalls verringerten Abstand des Proc. angularis und für den Masseter; seine offenkundige Reduktion konnten wir aber im Zusammenhang mit Skelettmerkmalen auf eine Verlagerung des ganzen Scherengebisses unter den Temporalmuskel zurückführen.

Zusammenfassend kann man MATTHEW sicher zugeben, daß am *Smilodon*-Schädel eine der Länge der Eckzähne entsprechend weite Öffnung der Kiefer möglich ist; ob dies freilich auch am Bänderpräparat und am Lebenden der Fall war, bleibt für uns wohl für immer unentscheidbar. Doch möchte ich es keinesfalls als unmöglich hinstellen, da es ja doch erstaunlich ist, wie weit auch echte Katzen ohne jene die Öffnungsweite begünstigenden Merkmale der Knochen beim Gähnen das Maul aufzureißen imstande sind (Abb. 3). Andererseits besteht ohne Zweifel auch die Möglichkeit, daß *Smilo-*

don mit geschlossenen Kiefern seine Beute ansprang und die Eckzahnspitzen einhieb, denn diese überragen das Profil der Mandibel noch um die ganze Länge der Eckzähne rezenter Großkatzen (vgl. O. ABEL, 1929, Fig. 136). Freilich geht dadurch der Vorteil der großen Länge der Stichwaffen verloren, aber dafür war das Tier



Abb. 3. *Felis tigris*, gähnend. Nach einem Orig. Photo von Dr. K. ROTHE, aufgenommen im Tiergarten Schönbrunn, Wien.

auch nicht so untrennbar an seiner Beute verankert, wenn es etwa bei einem Fehlbiß den Griff wechseln wollte u. dgl. Man wird kaum für eine der beiden Ansichten zwingende Beweise erbringen können. Doch in einem wesentlichen Punkte besteht sicher die ABEL'sche Ansicht zu Recht, daß nämlich kein wirkliches Zubeißen, das heißt keine Mitwirkung der unteren Eckzähne stattfand, das Öffnen und Schließen der Kiefer also für die Verwendung der oberen unwesentlich blieb.

Es ist in diesem Zusammenhang vielleicht noch ausdrücklich darauf hinzuweisen, daß die Stärke der Halsmuskulatur, wie schon MATTHEW (1910) angab, nach der Entwicklung der Halswirbelfortsätze bei *Smilodon* die einer rezenteren Großkatze noch übertraf und die gewaltige, fast plumpe Bauart der ganzen Vorderhand ist am Totalskelett auffallend genug. Der Kopf dürfte vielleicht höher getragen worden sein, wie dies ja bei Kurzköpfen häufig ist; auch unter den uns im Leben bekannten Katzen trägt die kurzschnäu-

zigste, der Gepard, den Kopf und Hals am steilsten aufgerichtet. Gewiß spielt hier auch die vornehmliche Betätigung des Gesichtsinnes bei der Jagd mit, wie ja auch ein richtiger Windhund mit erhobenem Kopfe jagen soll. Für *Smilodon* kann ich über eine eventuelle Reduktion des Riechhirnes keine Angaben machen, da mir kein durchsägter Schädel zur Verfügung stand; die extreme Schnauzenverkürzung könnte auch einen Hinweis darauf beinhalten. Mit der aufrechten Halshaltung würde auch der Bau des fünften Halswirbels übereinstimmen, dessen Längsachse sehr schräg steht zu den beiden Endflächen. In der Ausbildung des Hinterhauptes weicht aber *Cynailurus* von *Smilodon* völlig ab; dort sind ja auch die Eckzähne weitgehend reduziert und damit schwindet der Temporalis und die Crista sagittalis sowie die Mastoidfortsätze: alle schweren Teile des Kopfes sind ganz nahe an das Hinterhauptgelenk herangerückt und die ganze Halsmuskulatur ist dadurch entlastet, was bei *Smilodon* keineswegs der Fall war.

Das bisher entworfene Konstruktionsbild von *Smilodon* baute sich nur auf der Betrachtung der Einzelform auf und die zum Vergleich immer wieder herangezogene Großkatze sollte uns nur durch die hervorgehobenen Gegensätze ein tieferes Eindringen in den Aufbau und die Bedeutung der Einzelmerkmale ermöglichen. Suchen wir uns nun aber den Entwicklungsweg klar zu machen, der von einem allgemeineren Katzentypus zu dieser unzweifelhaften Extremform geführt hat, so müssen wir die paläontologische Reihe der Katzenformen durchmustern. Hier hat uns MATTHEW (1910) bereits eine wertvolle und verlässliche Darstellung gegeben. Er stellt einer Entwicklungsreihe von Machairodontinen mit den Hauptstufen *Hoplophoneus*, *Machairodus* und *Smilodon* eine parallele Reihe der Felinen zur Seite, die mit *Dinictis* im Oligozän beginnt und über *Nimravus* zu *Felis* führt. In diesen beiden Reihen verlaufen gewisse Umgestaltungen in entgegengesetztem Sinne; so werden in der Felinen-Reihe die oberen Eckzähne schrittweise kleiner, bei den Machairodontinen größer, die unteren Eckzähne im entgegengesetzten Sinne dort größer, hier kleiner; der Processus mastoideus verkümmert bei den echten Katzen und nimmt an Größe zu bei den Säbelzähnern. Die Angaben über die relativen Verschiebungen der Höhe von Hinter- und Vorderkopf sind allerdings bestimmt durch die von MATTHEW gewählte Vergleichsbasis (Verbindungslinie I—Alveolen zur Fossa glenoidalis), welche zwei rein funktionell

bedingte und darum zur Vergleichung ungeeignete Punkte für die Horizontale wählt, wodurch die Basis cranii unter sehr verschiedenen Winkeln erscheint. Die Linie Unterrand der Orbita—Ober- rand des Meatus acusticus ext. eignet sich nach meinen Erfahrungen besser und eine Einstellung aller jener Schädel auf diese Horizontale ergibt ein ganz anderes Bild der Verschiebungen. Vor allem aber ist zu bedenken, daß es eine für den sicher viel zu umfangreichen Gattungsbegriff *Felis* allgemein gültige Profillinie nicht gibt, was den Wert der Vergleichung mit einer Form allein sehr in Frage stellt. Die von MATTHEW (1910) gewählten Formen zeigen übereinandergezeichnet nur, daß *Hoplophoneus* und *Smilodon* sehr hoch gebaut sind, wobei die erste Form in der Stirnhöhe die zweite noch übertrifft, was ganz mit den früher gegebenen Ableitungen übereinstimmt, daß das ursprüngliche Widerlager der oberen Canini, die Stirnregion als Ursprungsort der vorderen Temporalisportionen, bei der Extremform diese Bedeutung eingebüßt und an das Hinterhaupt bzw. die Nackenmuskulatur abgegeben hat. Dagegen ist das Profil von *Dinictis (squalidens)* und *Felis (concolor)* praktisch identisch, während *Nimravus (gomphodus)* durch eine Aufblähung der Stirn-Nasen-Region abweicht, wahrscheinlich eine geringfügige Spezialanpassungsform darstellt, worauf auch der völlig gerade gestreckte Jochbogen und die wie kleine Dolche gebauten Canini hinweisen.

Wie immer man sich zu den Reihungen MATTHEW's stellt, um die Tatsache, daß wir vor dem Pliozän keine Katzenform mit ungefähr gleichwertigen oberen und unteren Eckzähnen kennen, kommen wir nicht herum. Dabei besitzt aber *Dinictis* einen vollkommen nach dem Typus der heutigen Katzen gebauten, vom Jochbogensockel her unterstützten Backenzahnabschnitt und sehr weit ausladende Jochbogen. Diese Konstruktion ist bei *Hoplophoneus* (von dem ich allerdings keine eigenen Zeichnungen der hier wesentlichen Regionen besitze, aber nach den vorliegenden Abbildungen schließen möchte) nicht so deutlich ausgeprägt, was auch mit der von MATTHEW (1910) erwähnten weniger scharf ausgearbeiteten Gestalt der oberen Scherenzähne übereinstimmt, aber doch immerhin nachweisbar. Wir können natürlich immer gegenüber dem paläontologischen Material den Einwand der Unvollständigkeit erheben und dann die rezenten Katzen an allen bekannten Fossilformen vorbei auf unbekannte Urkatzen zurückführen, womit aber keine Einsicht gewonnen wird.

Suchen wir das bekannte Material zu reihen, so bilden den Ausgang Formen mit langen oberen Canini und bedeutend kürzeren Antagonisten, aber mit zum Teil bereits hochspezialisierter Backenzahnschere mit scharfkantigen, durch Querdruck aneinandergepreßten Schneidflächen (*Dinictis*). Von diesem Zustand sind nun die rezenten Katzen auf einem Entwicklungswege abzuleiten, der zu einem harmonischeren Größenverhältnis der oberen und unteren Canini führt, wie es bei den Vorfahren der Oligozänkatzen sicher schon vorlag. Trotzdem möchte ich darin keine Umkehr der Entwicklung anerkennen, denn die unteren Canini von *Dinictis* sind nicht als verkümmert anzusprechen und die oberen nicht bei allen Arten gleich verlängert, so daß es in der gesamten Mannigfaltigkeit wohl auch den heutigen Katzen entsprechende gab. Es gingen also die oberen Eckzähne sozusagen in der Vergrößerung voraus und die unteren folgten bei späteren Formen nach. Dabei wird der schon bei *Dinictis* hochentwickelte Schneidapparat beibehalten und das ganze Gebiß erlangt damit eine einheitliche, auf Zusammenarbeit von Ober- und Unterkiefer in beiden Gebißabschnitten abgestimmte Bauart. Dieser Typus erweist dann historisch seine Überlegenheit, die wohl darin liegt, daß alle Unstimmigkeiten ausgeglichen und die Teilfunktionen in Übereinstimmung gebracht sind.

Zu *Smilodon* führt eine ganz andere Bahn, die aber hier nur in den beiden Endpunkten betrachtet werden kann, da mir *Machairodus* nur aus Abbildungen bekannt ist, denen schon MATTHEW (1910) Mißtrauen entgegenbrachte (Bilderklärung auf S. 314). Die Rekonstruktion von ABEL (1929, S. 263, Fig. 135) rückt diese Form sehr nahe an *Smilodon* heran und kann dann wohl zusammen mit diesem betrachtet werden. *Hoplophoneus*, der wohl in recht vieler Hinsicht dem Bilde eines primitiven Säbelzahnigers entspricht, zeigt in verringertem Ausmaße schon alle Eigenheiten des *Smilodon*-Schädels mit Ausnahme der Verschiebung der Backenzahnschere unter den Temporalmuskel, die wir oben ausführlich geschildert haben. Die Gaumenansicht (MATTHEW, 1910, Fig. 3 A) läßt uns die Divergenz der Backenzahnreihen und das Vorspringen des Jochbogensockels nach außen als Hinweise auf die vollwertige Scherenkonstruktion klar erkennen. Die zum Typus *Smilodon* führenden Umbildungen bestehen also einerseits in der exzessiven Vergrößerung der Canini, andererseits in einer Vergrößerung und Verschiebung der Backenzahnschere. Reduziert man beide Schädel auf die

gleiche Jochbogenlänge, so ist der Canin von *Smilodon* an der Wurzel gut doppelt so breit und um mehr als die Hälfte länger als der von *Hoplophoneus*! Die ganze Schnauze wird kurz und breit und macht, von vorne gesehen, einen ungeheuer massiven Eindruck (vgl. Taf. XX, Fig. 11). Wenn man nun bedenkt, daß die Vorwärtschwenkung und Verlängerung der Mastoidfortsätze nicht unähnlich ist den entsprechenden Verhältnissen am Schweineschädel, so liegt der diese Bauart erklärende Gedanke, daß dieser Räuber seine Eckzähne wie ein Eber als Hauer verwendete³⁾ und etwa einer gefällten Beute mit einem einzigen Hiebe den Bauch aufzuschlitzen imstande war, recht nahe. War *Smilodon* vielleicht überhaupt ein Aasjäger? Er hatte eigentlich keine richtigen Sprungbeine, mindestens nicht von der Spezialisationshöhe der rezenten Großkatzen, war nach MATTHEW in der Lendenregion viel steifer, hatte einen relativ langen Humerus, der also wohl steiler stand und daher weniger federte, einen weicheren Bau der Pfoten, alles Merkmale, die dieser Form kein hohes Springvermögen zubilligen. Andererseits können seine nach abwärts gerichteten Hauer nur von oben nach unten eingeschlagen werden, also entweder durch Ansprung auf den Rücken, oder, wenn der Räuber über der bereits gefällten, also wohl toten Beute stand. Man wird sich wohl damit bescheiden müssen, beide Möglichkeiten zuzugeben. Auf einen großen Pflanzenfresser kommen im Rancho la Brea zehn Räuber! Sammelten sich diese wie ein Rudel Hyänen um das Aas⁴⁾?

Wenden wir uns nun dem zweiten Teil der Umbildungen zu, so ist die Vergrößerung der Schere bedeutend weniger wichtig als ihre Verschiebung, und unsere erste Frage muß sein, ob diese als ein der Caninvergrößerung gegenüber selbständiger und unabhängiger Vorgang aufzufassen ist, dessen eigene funktionelle Bedeutung ihn uns hinlänglich erklären würde. Behalten wir im Auge, daß der Temporalis am Katzenschädel im weiteren Sinne dem Greifgebiß zugeordnet ist, so ergibt sich aus der Umbildung der Eckzähne zu Hauern, die vom Nacken her bedient werden, zunächst die Möglichkeit, jene freigewordene Muskelmasse nunmehr auf das Scherengebiß wirken zu lassen. Man könnte auch weiter folgern, daß so der Masseter an Bedeutung und damit auch an Masse verlieren mußte und dementsprechend auch im Skelettbau (Jochbogensockel) die

³⁾ Wenn auch selbstverständlich in entgegengesetzter Hiebrichtung!

⁴⁾ Vgl. CHESTER STOCK, 1930.

beschriebenen Umbildungen ihre Erklärung gefunden hätten. Dagegen aber spricht ein sehr gewichtiges Argument, nämlich der Verlust des Querdruckes, der erst die beiden Scherenflächen aneinanderpreßt und das wirkliche Schneiden ermöglicht. Diese Kraftkomponente kann nur durch einen von einem seitlich weit ausladenden Jochbogen entspringenden Masseter beigebracht werden und man müßte aus der Vergrößerung der Scherenzähne über eine entsprechend höhere Beanspruchung der Schere eigentlich auch bei Indienststellung des Temporalis für das Hintergebiß eher eine Spezialisierung des Masseter zu einem vor allem transversal liegenden Muskel und dazu einen sehr weit ausladenden Jochbogen fordern. Daß dies nicht vorliegt, findet seine Erklärung vielleicht darin, daß sich dieser Räuber hauptsächlich über die weicheren Eingeweide seiner Beute hermachte, was mit dem oben skizzierten Bilde gut übereinstimmt, dann aber in dem zweiten Moment, daß der Ansatz aller Masseterfasern gegen den Angulus gerückt wurde, von welchem Punkt aus sie zur Erzeugung des geforderten Transversaldruckes nicht mehr befähigt sind. Es entspricht völlig der auffallenden Schwäche des Processus zygomaticus squamosi, daß vom Masseter gerade die mittlere und tiefe Portion reduziert wurden, während die laterale erhalten blieb und nur ihre Insertion ganz nach hinten konzentrierte. Es ist nun ganz gut vorstellbar, daß *Smilodon* seine Eckzahnhiebe mit geschlossenen Kiefern ausführte; damit würde die Reduktion der Unterkieferfortsätze, die bei *Hoplophoneus*, wie bei *Dinictis*, *Nimravus* usw. die Zahnschneidflächen seitlich decken, ihre volle Erklärung finden, wie ja auch die Hautzähne des Ebers nach außen frei vorstehen. Aber die Möglichkeit, das Maul soweit zu öffnen, daß ein Bissen gerade von vorn eingebracht werden konnte, muß doch wohl in der ganzen Konstruktion mit enthalten gewesen sein, und ihr entspräche dann die tatsächlich feststellbare Auswärtsdrehung des Angulus und die anzunehmende Verschiebung der Masseter- und Pterygoideus-Insertion nach hinten. Somit scheint meines Erachtens die ganze Umstellung im Scherenabschnitt bei *Smilodon* durch die Eckzahnumbildung teils ermöglicht, teils erzwungen. Nicht so, als ob zuerst die Eckzähne phylogenetisch vergrößert worden wären und dann als Wirkung die Verschiebung im Backenzahngebiet nachgefolgt wäre, was die ganz unmögliche Vorstellung eines schlecht gebauten *Smilodon* als Zwischenform mit sich brächte, sondern notwendig als ein Nebeneinander, weil eben

ein Katzenschädel mit so riesigen Eckzähnen auch einen derartig gelagerten Masseter, schmalen Jochbogen, einwärtsgerückten Backenzahn usw. daneben aufweisen muß, so wie ein Vogel die zu seinem Flugapparat passende Lage des Schwerpunktes aufweist und die zu seiner Flugart stimmende Länge der Schwingen und Flügelabschnitte. Der Aufbau jener Backenzahnschere aber erwies sich historisch als Verschlechterung. Wenn diese Anschauung richtig ist, und das muß durch Prüfung der im Vorhergehenden gebrachten konstruktiven Einzelheiten festgestellt werden, dann bildet *Smilodon* ein Beispiel für einen Anpassungstypus, der mit dem ihm zugrunde liegenden Bauplan nur unter Verzicht auf eine volle Harmonie aller Teilfunktionen und Konstruktionen vereinbar ist, die aber nicht, wie beim Beispiel der Seehundflosse, durch vorteilhafte andere Verwendungsmöglichkeiten kompensiert ist. Dieser Typus erweist sich nun tatsächlich historisch als unterlegen, er verschwindet, nachdem er zur Ausbildung gekommen ist, ohne Nachfahren.

Die hier so nahe liegende Frage, warum, oder wenigstens wieso es zu dieser Ausbildung kam, liegt außerhalb des Bereiches unserer Untersuchung. Wir stellten nur die historische Tatsächlichkeit fest, daß es unter den Katzen im weiteren Sinne zwei Bautypen und Formenreihen gibt, von denen die eine uns die beiden Eckzahnpaare als die Spitzen einer Greif- und Stechzange vorführt, die zweite aber die oberen allein als Hauer. Wir entwickelten ferner in die Einzelheiten die mit beiden Vordergebißbildungen verbundenen übrigen Konstruktionsmerkmale, wobei versucht wurde, über die einfache Feststellung hinaus den befriedigenderen Eindruck einer Notwendigkeit zu erreichen, und konnten endlich aus der Bildungsgeschichte einen Wertmaßstab gewinnen. Weiter kann uns nur mehr ein theoretisch zu hypostasierendes Entwicklungsprinzip, wie etwa das ABEL'sche Trägheitsgesetz, zu einer tieferen Einsicht in das Geschehen und höheren Befriedigung unseres Erkenntnisbedürfnisses führen, welches wieder um so lauter sich in uns melden wird, je mehr wir den Eindruck der Unstimmigkeit im Gesamtbau und die Tatsache des Aussterbens augenscheinlicher Höchstleistungen der Konstruktion im einzelnen auf uns wirken lassen. Darin aber lag das Ziel, dessen Erreichung diese Studie gewidmet sein sollte!

Literaturverzeichnis.

- ABEL, O., Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart 1912.
- Angriffswaffen und Verteidigungsmittel fossiler Wirbeltiere. Verh. d. k. k. Zool.-bot. Ges. Wien, 1908, S. 207—217.
- Die vorzeitlichen Säugetiere. G. Fischer. Jena 1914.
- Die Stämme der Wirbeltiere. Vcr. wiss. Verl., Berlin und Leipzig 1919.
- Amerikafahrt. G. Fischer, Jena 1926.
- Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. G. Fischer, Jena, 2. Aufl., 1927.
- Palaeobiologie und Stammesgeschichte. G. Fischer, Jena 1929.
- MARINELLI, W., Der Schädel des Höhlenbären. In: Spelaeolog. Monographien, Bd. 7/8, Wien 1931.
- MATTHEW, W. D., The Phylogeny of the Felidae. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., Vol. XXVIII, Art. XXVI, pp. 289—316, New York 1910.
- STARCK, D., Kaumuskulatur und Kiefergelenk der Ursiden. Morphol. Jahrbuch, Bd. 76, S. 104—147, Leipzig 1935.
- STOCK, CHESTER, Rancho la Brea. Los Angeles Museum, Publ. No. I, 1930.
- TOLDT, C., Der Winkelfortsatz des Unterkiefers beim Menschen und bei den Säugetieren und die Beziehungen der Kaumuskeln zu demselben. Sitzber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-nat.-Kl., Abt. III, Bd. 113/114, 1904/05.
-

Tafelerklärung.

T a f e l XX.

Fig. 1—3: *Felis domestica*. Kaumuskulatur eines Angorakaters, 3 Schichten des *Musculus masseter*.

Fig. 4: *Felis tigris*. Linke Gesichtshälfte mit Jochbogensockel und Infraorbitalspange.

Fig. 5: *Smilodon californicus*. Dasselbe zum Vergleich.

Fig. 6: *Smilodon californicus*. Linke Jochbogenwurzel, von hinten gesehen.

Fig. 7: *Felis (Panthera) sp.* Dasselbe zum Vergleich. J Jochbogen, i Innenwand der Orbitotemporalgrube.

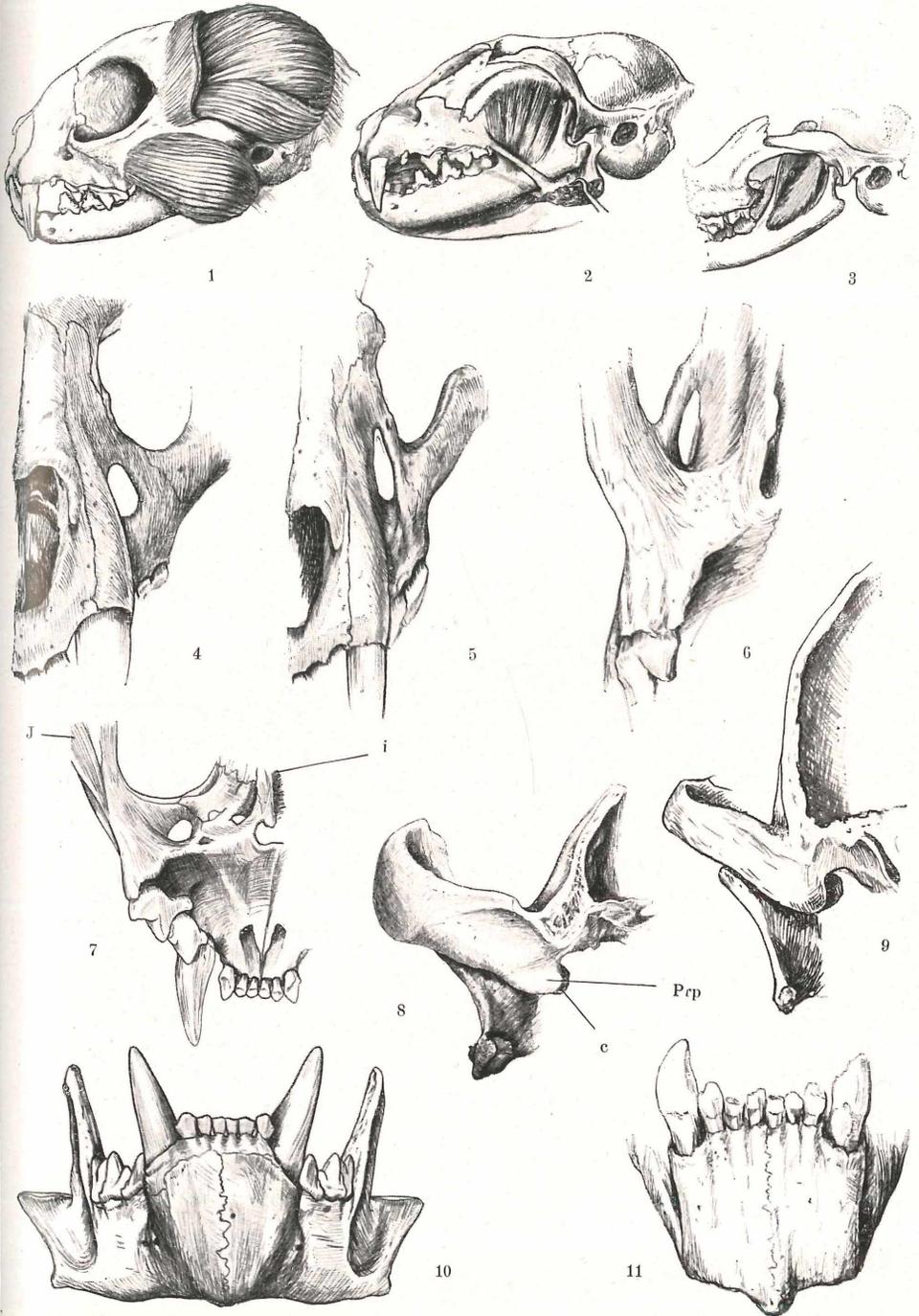
Fig. 8: *Felis tigris*. Pars glenoidalis des linken Squamosum mit Ansatz an die Hirnkapsel und eingelenktem Unterkiefer. Prp Proc. postglenoidalis, c mediales Ende der Gelenkrolle des Unterkiefers.

Fig. 9: *Felis domestica*. Dasselbe zum Vergleich. Von der Hirnkapselwand ist ein viel größerer Teil gezeichnet als bei Fig. 8.

Fig. 10: *Felis (Panthera) sp.* Unterkiefer, von vorne gesehen.

Fig. 11: *Smilodon calif.* Symphysenteil des Unterkiefers, von vorne gesehen.

(Sämtliche Figuren Originale; Fig. 1—4 und 7—10 nach Präparaten des II. zool. Institutes in Wien, Fig. 5 und 6 nach dem Schädel aus der Sammlung von Prof. O. ABEL, derzeit Göttingen, Fig. 11 nach einer Skizze vom Frankfurter Skelett.)



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1938

Band/Volume: [6](#)

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

Artikel/Article: [Der Schädel von Smilodon, nach der Funktion des Kieferapparates analysiert. 246-272](#)