© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

suchungen, durch das Entgegenkommen der Direktion des Berliner Zoologischen Gartens ermöglicht, besonders des Herrn Direktor Dr. Heck, vor allem aber durch die freundliche und unermüdliche Mitarbeit des Herrn Dr. O. Heinroth, der die Aufmerksamkeit auf dieses schöne und wichtige Material lenkte, die Untersuchung auf jede nur denkbare Weise förderte und auch weiter zu fördern willens ist. Meinen herzlichsten Dank wiederhole ich auch an dieser Stelle.

Über die Mundbildung der Wirbeltiere.

Von O. Jaekel.

Für das große Problem der Entstehung des Wirbeltierschädels wird die Mundbildung den natürlichen Ausgangspunkt bilden müssen. Wenn auch die Gehirnentwicklung schließlich als wesentlicher Teil der Schädelbildung erscheinen mag, so können wir doch bei näherer Erwägung nicht im Zweifel sein, daß alle Organisationsverhältnisse, die zur Bildung des Schädels zusammentreten, im Grunde auf die Mundbildung als ersten Faktor zurückzuführen sind.

Der metamere Bau der höheren Evertebraten und der Wirbeltiere, mit einem Wort die Organisation der Episomata[1]) bedingt es, daß der Darmeingang am vorderen Körperende seinen endgültigen Platz fand. Der Darmeingang oder Mund ist nun bei aktiver Bewegung des Körpers keine passive Eingangspforte, sondern wird zum mindesten durch Öffnen und Schließen aktiviert zu einem Fangapparate der Nahrung. Da das Fangen aber meist bei der Beute auf Widerstand stößt und deren Größe oder Festigkeit die direkte Einfuhr in den Magen hindert, so muß der Mund in der Regel auch zur Bewältigung oder Zerkleinerung der Nahrung dienen. Diesen Funktionen tragen die mannigfaltigen Arten der Gebißbildung Rechnung. Die Möglichkeit, die Bezahnung auch zur Verteidigung und mancher Art von Angriff zu benutzen, führt bisweilen zu einer vielseitigen Ausgestaltung des Mundes als Hauptwaffe des Körpers.

Alle diese Funktionen der Mundbildung führen von deren einfachstem Ausgangspunkt an zur Konzentration von Sinnesorganen am vorderen Körperpol, d. h. also in unmittelbarer Nähe des Mundes. Dieselbe erfolgt gemäß der Lage des Hauptnervenstammes im Anschluß an diesen oberhalb des Mundes und paßt sich sehr

[1]) Jaekel: Über die Stammform der Wirbeltiere. Diese Berichte 1896, p. 116.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

früh der bilateralen Symmetrie des Körpers in Form paariger Anlagen ein. Abgesehen von der unbeständigen Ausbildung von Tastorganen in der Lippenregion, gaben die Nasen, dann die Augen und schließlich die Ohren dem Wirbeltierschädel schon an der oberen Grenze der Silurperiode sein typisches Gepräge, erlitten aber später im Sinne verschiedener Lebensweisen sehr mannigfaltige Modifikationen, wenn auch ihre Reihenfolge prinzipiell gewahrt bleibt. Während diese Sinnesorgane wesentlich die Form des sogenannten Gehirnschädels ausgestalten, wirkt die Mundbildung bestimmend auf den unteren, visceralen oder Gesichtsteil des Schädels ein.

Während die morphologische Grundlage für die beiderseitige Lokalisierung der Sinnesorgane das Rückenmarksrohr bildet, in dem die Ganglien zu einer Gehirnbildung anschwellen, wird die Mundbildung fast ausschließlich bewirkt durch den Zusammenschluß spangenartiger peripherer Bogenstücke und die auf ihnen zur Ausbildung gelangten Deckknochen.

Die grundlegenden Untersuchungen Gegenbaurs[1]) haben klar erwiesen, daß die an der Mundbildung beteiligten Bögen den Kiemenbögen homolog sind. Eine Klarstellung der an der Mundbildung beteiligten Elemente ist aber durch seine Untersuchungen nicht erreicht worden. Schon die Voraussetzung einer solchen, eine bestimmte Homologisierung der einzelnen Mundteile mit den bekannten Elementen der Kiemenbögen, blieb ein unleugbares Desiderat der vergleichenden Anatomie. Die Embryologie aber leitete hier vielfach irre, weil die knorplige Anlage der Skeletteile unverkennbar oft ganz heterogene Skeletteile in einem Continuum zusammenfaßt und also deren primäre Zusammensetzung nicht oder wenigstens nach den früheren Untersuchungsmethoden kaum erkennen ließ.

Die Gleichstellung der primären Mundteile mit den Kiemenbögen ließ auch in der Anlage der Mundbögen jederseits vier Stücke erwarten, zwei obere nach hinten und zwei untere nach vorn gerichtete Stücke. Die Einteilung (Fig. 1) ließ sich durch die ganze Abteilung der Fische von den Selachiern aufwärts verfolgen und kann also unbedenklich als Normalanlage visceraler Bögen angenommen werden. Sie läßt sich aber auch über die Visceralbögen hinaus konstatieren, wie ich schon an anderer Stelle hervorgehoben habe.[2]) Das primäre Skelet des Schultergürtels zeigt uns

[1]) C. Gegenbaur: Das Kopfskelet der Selachier (Untersuch. z. vergleich. Anatomie d. Wirbeltiere III. Leipzig 1872).

[2]) Die Zusammensetzung des Schultergürtels. Verh. des V. internation. Zoolog. Kongress. Berlin 1901, pag. 610.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mehr oder weniger klar in allen größeren Gruppen der Wirbeltiere vier gleichwertige Elemente, ein Suprascapulare, ein Scapulare, ein Coracoid und ein Praecoracoid (Fig. 2—4). Dieselbe Gliederung zeigt, wie ich hier ferner betonen möchte, die primäre Anlage des Beckens bei den niedersten Tetrapoden (Fig. 5). Die gemeinsame Abweichung in der Anlage des Schulter- und Beckengerüstes von der der Kiemenbögen beruht nur darin, daß in beiden das dritte Stück, das Coracoid, bezw. Ischium nach hinten ausgebogen ist.

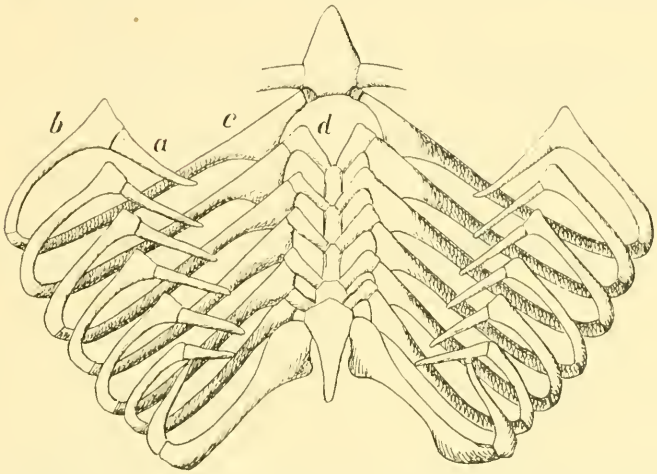

Fig. 1. Gliederung des Kiemengerüstes bei einem lebenden Hai (*Heptanchus*) von oben gesehen; a—d die vier Elemente des einzelnen Bogens nach GEGENBAUR.

um zur Aufnahme des Druckes der Extremität einen möglichst einfachen dreistrahligen Stuhl als Gelenkpfanne zu bilden. Ein solcher weicht übrigens wieder einer einfachen bogigen Anlage, wo bei schwacher Leistung der Extremität deren Druck auf das Schulter- oder Beckengerüst aufhört. Dann tritt die äußere Form des Visceralbogens wieder in den Vordergrund, seine ursprüngliche Vierteilung ist dann allerdings höchstens noch aus der Anlage der Hautknochen (Fig. 6) zu folgern, da die knorplige Anlage des primären Bogens in der Regel die ursprünglichen Grenzen verbirgt. Bei alten Fischformen sind sie aber auch darin noch nachweisbar. Auch die Rippen ordnen sich dieser Bogengliederung unter, wenn auch nicht so deutlich wie Schulter- und Beckengerüst. Man muß gegenüber der bisherigen Auffassung bei ihrer Beurteilung davon ausgehen, daß die Querfortsätze bei zahlreichen sehr alten und primitiven Tetrapoden selbständige Stücke zwischen dem Wirbel

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

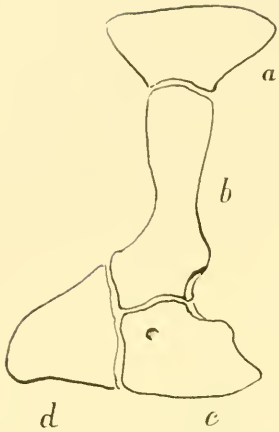

Fig. 2. Die vier Stücke des primären Schulterbogens von *Sphenodon*.

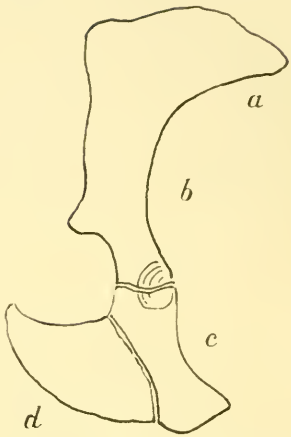

Fig. 3. Der primäre Schulterbogen von *Ornithorhynchus*

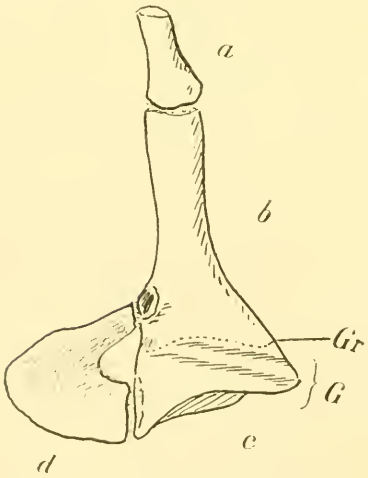

Fig. 4. Der primäre Schulterbogen von *Acanthodes* aus dem Perm von Lebach. G das Gelenk der Brustflosse; Gr die Verwachsungsgrenze zwischen Scapulare und Coracoid; auf letzterem Furchen, in denen der Flossenstachel inseriert war.

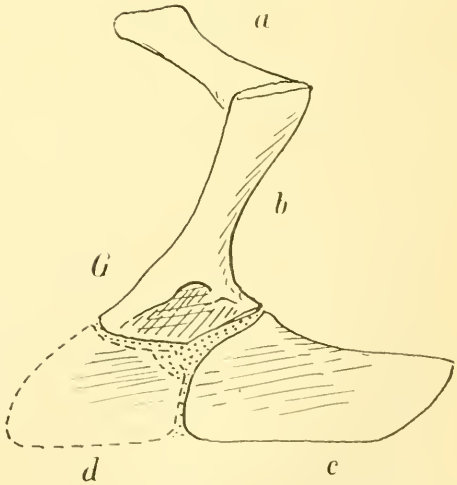

Fig. 5. Beckenskelet eines permischen Stegocephalen (*Archegosaurus*); am unteren Ende des Iliums (b) die Gelenkpfanne (G). Das Os pubis nach verwandten Formen ergänzt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

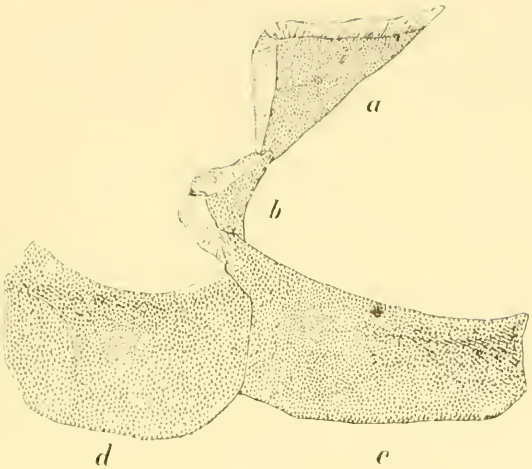

Fig. 6. Die vier Hautknochen des Schulterbogens eines devonischen Placodermen (Coccosteus).

und der eigentlichen Rippe bilden. Die Homologie dieser Querfortsätze mit den noch im weiteren Kreise selbständigen Sacralrippen ist dabei auch unabweisbar. Danach würden die Stücke a der Rippenbögen repräsentiert sein durch die Querfortsätze, die Stücke b durch die eigentliche Rippe. Diese endet meist in halber Höhe des Rumpfes, ihre ventrale Fortsetzung ist wie die Stücke c und d der Visceralbögen scharf nach vorn gebogen. Diese unteren Stücke legen sich nun vielfach selbst bei Säugetieren noch in ganz ähnlicher Art an wie die der Visceralbögen, wenn auch der Knorpel hier meist namentlich bei der Anlage copularer Gebilde in weitem Maße erhalten bleibt und die weitere Gliederung der ventralen Teile des Bogens undeutlich macht. Immerhin ist das Stück c meist klar ausgebildet, während die Stücke d nur selten noch in der Jugend zur selbständigen Ausbildung gelangen, und die ventralen Stücke konvergierend frühzeitig von beiden Seiten zur Bildung sternaler Gebilde verschmelzen. So scheint mir in den Rippenbögen zwar keine typische viscerale Gliederung mehr vorzuliegen, die bei ihnen erkennbare aber doch ungezwungen auf den visceralen Typus zurückführbar.

Nach alledem nehme ich als primäre Gliederung des peripheren Bogenskeletes des Wirbeltierkörpers eine vierteilige Anlage an, deren Elemente, wie in den vorstehenden Figuren bereits geschehen ist, zweckmäßig mit den Buchstaben a, b, c, d zu bezeichnen sind.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

a) Pharyngobranchialia	Suprascapulare	Sacralrippe	Processus transversi
b) Epibranchialia	Scapulare	Ilium	Haupt-Rippenstück
c) Ceratobranchialia	Coracoid	Ischium	oberes ventrales Rippenstück
d) Copularia oder Hypobranchialia	Praecoracoid	Pubis	unteres copulares Rippenstück

Diese Gliederung würden wir also auch in den primären Mundbögen zu erwarten haben, wo sie aber bisher nicht gefunden wurde. Die Lösung dieser Schwierigkeit wird unsere erste Aufgabe sein.

Die gesamte Beurteilung der Morphogenie des Wirbeltierskeletes wird nach dem Vorgange Gegenbaurs basiert auf die Bedeutung, die man den knorpligen Skeletanlagen beimaß, und der phylogenetischen Stellung, die man den Selachiern zuschrieb. Nun sind die Selachier offenbar während ihrer historisch verfolgbaren Phylogenie in ihrer Organisation heruntergesunken, sodaß ihre Ausbildungsformen großenteils zwar ontogenetisch, aber nicht phylogenetisch primitiv sind. Andererseits hat sich die Annahme, daß im Knorpel einheitlich angelegte Skeletteile auch primär einheitlich seien, in vielen Fällen als unhaltbar erwiesen. Der Knorpel hat, wie ich schon früher zu begründen suchte, an sich nur eine ontogenetische Bedeutung als embryonales Ersatzmittel für das knöcherne Skelet, das historisch aus epidermalen oder bindegewebigen Anlagen hervorgegangen sein dürfte. Die dauernde Erhaltung des Knorpels in niedrig organisierten Typen ist als eine Epistase, d. h. eine Entwicklungshemmung aufzufassen, die sich durch geringere Inanspruchnahme des Skeletes besonders bei Wasserbewohnern erklären läßt. Nach alledem ist eine Revision der hier in Betracht kommenden Auffassungen Gegenbaurs unabweisbar.

Gegenbaur hatte klargestellt, daß bei den Selachiern der Oberkiefer aus einem einheitlichen Palatoquadratum (Pq der Fig. 7), der Unterkiefer aus einer einheitlichen knorpligen Mandibel besteht. Die letztere stellte man dem Meckelschen Knorpel, der Anlage des menschlichen Unterkiefers gleich, während Gegenbaur in dem Palatoquadratum eine ebenfalls einfache Oberkiefer-Anlage erblickte,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die im weiteren Verlaufe der Morphogenie in getrennte Stücke, das Palatinum und das Quadratum zerfallen sein sollte.

Das Palatoquadratum als Oberkiefer und die Mandibel als Unterkiefer galten Gegenbaur als die primären Elemente des Mundbogens. Damit schien als Grundlage des Mundskeletes der Wirbeltiere eine äußerst einfache Grundlage gegeben, von der man alle komplizierteren Fälle ableiten zu können glaubte. Fraglich erschien nur, welcher von den zwei Ansatzstellen des Palatoquadratum am Cranium als primäre Verbindung mit dem letzteren anzusehen sei, der vordere Zapfen in der Nasenregion, der später allein jene Verbindung besorgt, oder die hintere obere Verbindung an der Postorbitalecke des Schädels, die bei den jüngeren Selachiern obliteriert und durch eine Verbindung des Hyomandibulare und Kiefergelenkes ersetzt wird (G_1 und G_2 der Fig. 7).

Daß aber diese einfache Anlage der primären Gliederung der typischen Visceralbögen keineswegs entsprach, wurde mit Stillschweigen übergangen. Es liegt aber auf der Hand, daß hier gerade die vergleichende Anatomie Klarheit schaffen muß.

Nun sind wir auf anderen Gebieten der Entwicklungsgeschichte längst daran gewöhnt, Ossificationskerne als Beweise für eine primäre Selbständigkeit ihrer Bezirke anzusehen, und betrachten Skeletanlagen aus entsprechend vielen Stücken entstanden. Diese namentlich in der Anatomie des Menschen längst eingebürgerte Erkenntnis, hat man auf die niederen Wirbeltiere nicht anwenden können, weil man primitivere Skeletformen, als sie jene Knorpelträger zeigten, nicht kannte. Fast scheint es, als ob man sie auch nicht kennen wollte, denn meine wiederholten Hinweise auf die primitivere Organisation von Acanthodes sind in der anatomischen Literatur gänzlich unbeachtet geblieben.

Ich habe dem Mundskelet der Haie (Fig. 7) das primäre Mundskelet eines *Acanthodes* (Fig. 8) gegenübergestellt, dessen Palatoquadratum noch 3 selbständige klare Ossificationen aufwies. Ein Vergleich der beiden Ausbildungsformen (Fig. 7 und 8) kann nun nicht im Zweifel darüber lassen, daß das sog. Palatoquadratum kein primär einfaches Stück ist, sondern daß in ihm einerseits die beiden oberen Stücke (a und b) des Augen- oder Mundbogens und andererseits ein Stück a eines vorderen maxillaren Bogens enthalten sind. Auch das Hyomandibulare der Haie zeigt hier eine Zweiteilung, die derjenigen der übrigen visceralen Bögen entspricht. Auch der Unterkiefer besteht aus 2 primären Stücken, deren Verbreitung und Bedeutung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

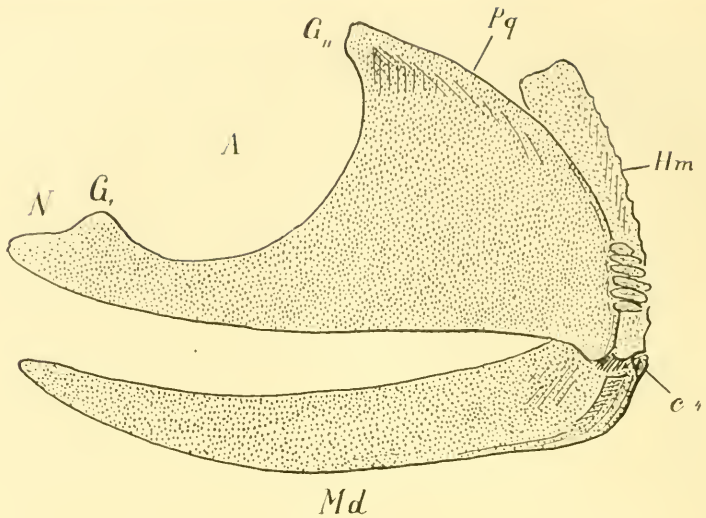

Fig. 7.

Das Mundskelet eines palaeozoischen Haifisches *(Pleuracanthus sessilis)* aus dem Perm von Lebach. Pq Palatoquadratum; Hm Hyomandibulare; Md Mandibel; N Lage der Nase, A des Auges: G_I postnasales, G_{II} postorbitales Gelenk des Palatoquadratum am Schädel; C_4 das oberste Ende des Ceratobranchiale des Hyoid- oder Zungenbeinbogens.

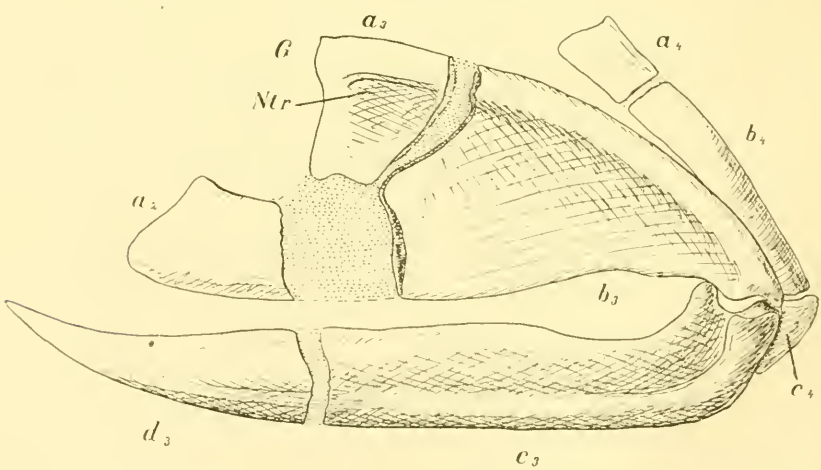

Fig. 8. Die ossifizierten Stücke des primären Mundskeletes von *Acanthodes Bronni* aus dem Perm von Lebach. a_2 ein der Maxille entsprechendes Element, a_3 „Supraquadratum", b_3 Quadratum, c_3 Articulare, d_3 „Intradentale", a_4 Pharyngohyale, b_4 Epihyale, c_4 Ceratohyale; das vierte Stück des Hyoidbogens ist von der Mandibel bedeckt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ich früher begründet habe[1]) und die wohl auch in der Embryologie der höheren Formen ihre Bestätigung finden wird.

Wie der Zungenbeinbogen (a_4—d_4) erweist sich also auch der Mundbogen aus vier Stücken zusammengesetzt, die in Fig. 8 mit a_3—d_3 bezeichnet sind. Alle diese Stücke, namentlich a_3 und b_3, sind durch eine kräftige Leiste in einen bogigen Zusammenhang gebracht. Das mit a_2 bezeichnete Stück gehört also sicher nicht dem Mandibularbogen oder „Augenbogen", wie ich ihn nennen möchte, an, sondern ist offenbar erst sekundär mit den Stücken a_3 und b_3 in Zusammenhang getreten. Dem in Fig. 7 dargestellten Palatoquadratum der Selachier geht also das Stadium von *Acanthodes* voraus, und diese Ausbildung muß zurückgehen auf ein Stadium, in dem das Stück a_2 noch nicht mit dem dritten Bogen verknüpft war, d. h. also einem vorderen — sagen wir also — einem „Nasenbogen" angehörte. In diesem scheint es mir das oberste Stück a gebildet zu haben, weil es oben in derselben Weise ossificatorisch abgeschlossen ist, wie das oberste Stück (a_3) des Augenbogens, während dieses Stück unten knorplig mit b_3 und a_2 verbunden und also ossificatorisch nicht abgeschlossen war. Ganz ausgemacht halte ich diese Annahme indessen nicht; es wäre trotz obigen Grundes denkbar, daß es ein bereits modifiziertes Stück b dieses Nasenbogens darstellte; aber einer solchen Annahme würden wieder andere Momente entgegenstehen, wie die Lage und Gelenkung dieses Stückes am Cranium. So erscheint es mir also durchaus wahrscheinlich, daß es das Stück a des Nasenbogens bildet. Es erklärt sich nun auch, weshalb das Palatoquadratum der Selachier zwei Verbindungen mit dem Schädel besitzt, über deren Priorität man streiten konnte. Es sind eben offenbar beide gleichwertig primär (G_I und G_{II} der Fig. 7).

Im vorderen Teil des Palatoquadratum ist bei *Acanthodes* nur ein Element a_2 verknöchert, aber auch hier dürfte ein — wenn auch nur knorpliges — Praemaxillarstück vorhanden gewesen sein, da das Stück a_2 nicht so weit als der Unterkiefer nach vorne reicht und dieser einen in ganzer Länge cooperierenden Kieferrand im Oberkiefer beansprucht haben muß. Demnach würde auch das Palatoquadratum der Haie in seinem vorderen Teil gebildet sein durch ein dem Maxillare zugrunde liegendes Element. Andererseits finden sich bei den Selachiern und zwar bei den meisten Formen mit kleiner Mundöffnung die sogenannten Lippenknorpel, die Gegenbaur wohl mit vollem Recht als Reste vorderer Mundbögen ansprach. Es handelt sich dabei

[1]) Über die primäre Zusammensetzung des Mundbogens und Schultergürtels. Zeitschr. d. Deutsch. geol. Ges. 1899.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in der Regel um drei Knorpel, die in den Mundwinkeln liegen, und von denen zwei am Oberkiefer, einer am Unterkiefer anliegt.

Daß nun, wie Gegenbaur annahm, der vordere obere Lippenknorpel die innere Grundlage der Praemaxille darstellt, scheint mir unwahrscheinlich, weil er garnicht die primäre Stelle derselben im vorderen Teil des Oberkieferrandes einnimmt, und deren sekundäre Verlagerung bei Teleostiern nicht als Ausgangspunkt des Vergleiches herangezogen werden kann. Es scheint mir vielmehr wahrscheinlich, daß die oberen Labialia obsolete, sonst fehlende Stücke

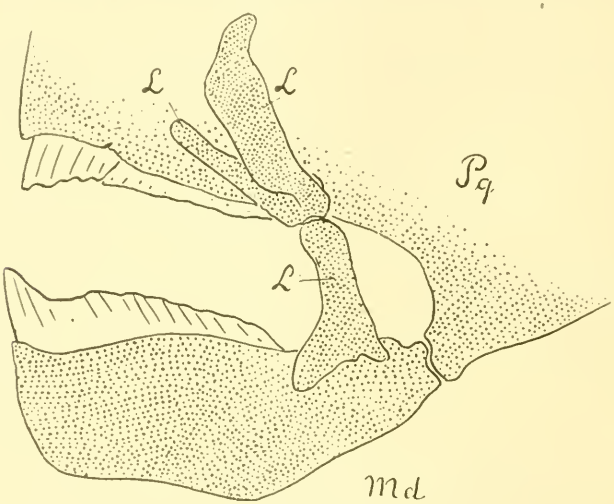

Fig. 9.

Mundskelet und Lippenknorpel von *Chimaera monstrosa*. Md. Mandibula, Pq Palatoquadratum, L Labialia oder Lippenknorpel. Dem Unterkiefer sitzt eine, dem Oberkiefer sitzen zwei Zahnplatten auf.

zweier vorderen Bögen sind. Es würde dann das hintere der oberen Labialia als Stück b des Nasenbogens anzusehen sein, das vordere aber dem praemaxillaren Bogen als b_1 zuzurechnen sein. Das untere Stück würde dann dem Nasenbogen als c_2 zugehören; daß es am Unterkiefer in das stets sehr lose, bald außen bald innnen angefügte Komplementare übergegangen sein dürfte, habe ich bereits in meiner Schrift über den Unterkiefer[1]) zu begründen gesucht. Andererseits ergibt sich schon aus der konstanten Anlage eines äußeren und inneren praemaxillaren bezw. praepalatinalen Knochenpaares die einstige Existenz eines praemaxillären oder intermaxillären

[1]) Diese Berichte 1905, pag. 134.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

inneren Skeletelementes, für das sich auch aus der Ontogenie von Säugetieren direkte Belege finden lassen.[1])

Die beiden vorderen Mundbögen würden hiernach keine volle Einteilung in 4 Stücke besitzen, sondern nur eine derselben teilweise entsprechende Gliederung. Gerade dieser Mangel wird aber physiologisch sehr leicht verständlich und damit für die gesamte Mundbildung sehr instruktiv. Die obersten Stücke der vorderen Bögen, die dem Oberkieferrande eingefügt sind, sind meist wohl ausgebildet, ihre abwärts folgenden Stücke ganz oder größtenteils verkümmert, weil die Bildung widerstandsfähiger Kieferränder erst durch Zusammenschiebung mehrerer Bögen zustande kam.

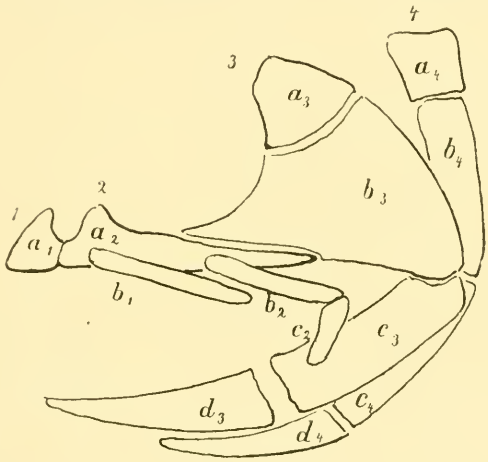

Fig. 10.

Schematische Zusammenstellung der nachgewiesenen Mundbogenteile in ihrer einfachsten Form von außen gesehen. 1—4 die an der Mundbildung beteiligten Kopfbögen. a—d ihre vier Teilstücke. a_1 Zwischenkiefer, b_1 vorderster Lippenknorpel der Haie; a_2 Maxille von Acanthodes als primäre Grundlage des Maxillare, b_2, c_2 die beiden hinteren Lippenknorpel der Haie; a_3 das „Supraquadratum" von Acanthodes, b_3 das Quadratum, c_3 das Articulare, d_3 das „Intradentale" desselben Fisches; a_4 das „Pharyngohyale", b_4 das „Epihyale", c_4 das Ceratohyale, d_4 das Hypohyale bei Acanthodes.

Erst der dritte Bogen war groß und kräftig genug, um den Funktionen einer lebhafteren Nahrungsaufnahme gerecht zu werden. Er ist also zu dem eigentlichen Mundbogen geworden; er ist derjenige, der primär hinter dem Auge an der Postorbitalecke des Craniums angelenkt und der Augenregion des Schädels zuzuteilen ist.

[1]) Nach Mitteilungen von van Bemmelen über das Os praemaxillare der Monotremen. Verh. des V. intern. Zoolog. Kongress. Berlin 1901, p. 596

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wegen dieser Beziehung bezeichne ich ihn als „Augenbogen“ oder „Orbitalbogen“. Die normale Umbiegungsstelle der beiden unteren gegen die beiden oberen Stücke wird zum eigentlichen Kiefergelenk, die beiden unteren Stücke c_3 und d_3 werden zum Unterkiefer. Durch diese und das Kiefergelenk wird die Größe der Mundspalte bestimmt, die von da ab konstant bleibt.

Die vorderen Bögen wurden durch das Aufreißen der Mundspalte bis zum dritten Bogen zur Reduktion ihrer distalen Teile gedrängt. Nur ihr oberstes, am Schädel befestigtes Stück war zur Erhaltung praedisponiert, indem es sich dem Oberrand der Mundspalte einfügte. Ihre unteren Stücke konnten sich nur da erhalten, wo eine Reduktion der normalen Mundgröße eingetreten

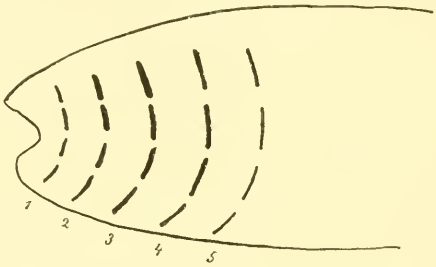

Fig. 11.
Schematische Darstellung des Urzustandes der fünf Kopfbögen.

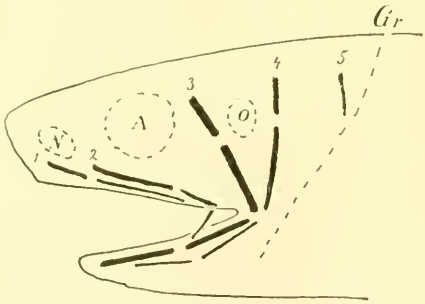

Fig. 12.
Schematische Darstellung der Verlagerung der Kopfbogenstücke. N Nase, A Auge, O Ohr, Gr die hintere Kopfgrenze. 1 Lippen- oder Labialbogen, 2 Nasenbogen, 3 Augenbogen, 4 Ohrbogen, 5 Occipitalbogen, von dem nur gelegentlich noch das oberste Stück erhalten bleibt.

war, d. h. der Mund nicht mehr vollständig geöffnet wurde. Da konnten sich Reste dieser distalen Stücke erhalten und sie taten es bei Formen, die offenbar auf einer sehr niedrigen ontogenetischen Entwicklungsphase stehen blieben. Das ist der Fall bei kleinmündigen Haien, Rochen und Chimaeren, wo sie, wie gesagt, als

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Lippenknorpel bezeichnet worden sind. Gemäß dem in Fig. 10 gegebenen Schema nehme ich an, daß das vorderste dieser Stücke noch dem ersten Bogen angehört, den ich als „Lippen- oder Labialbogen" bezeichnen möchte. Die übrigen Stücke b_2 und c_2 schreibe ich wie gesagt dem zweiten oder „Nasenbogen", „Nasalbogen" zu, dessen oberstes Stück die primäre Grundlage für das externe Maxillare und das interne Palatinum bilden würde.

In der Figur 11 habe ich schematisch den Urzustand der Kopfbögen rekonstruiert und durch Figur 12 die Zusammenschiebung der vorderen zwei Bögen bis zu dem vierten anschaulich gemacht. Der fünfte Bogen nimmt nicht mehr an der Mundbildung teil, sondern verkümmert an der Hinterwand des Schädels, sodaß nur selten noch Reste seines obersten Stückes oder dessen dermaler Deckknochen erhalten blieben.

Dafür, daß die hier vertretene Auffassung des Unterkiefers auch für den Säugetier-Unterkiefer gilt, haben sich in neuester Zeit erfreulicherweise mehrfache Rechtfertigungen ergeben.

Die bisherige in voller Harmonie von Anatomen und Embryologen vertretene Auffassung ging bekanntlich dahin, daß das Quadratum und der hintere Teil des Meckelschen Knorpels zum Incus und Malleus des Ohres würden, das ursprüngliche Kiefergelenk also bei Säugern verschwände, deren Unterkiefer ein neues Gelenk bildete und selbst nur aus dem vordersten Teil des ursprünglichen Unterkiefers niederer Wirbeltiere bestünde. Die letztere Annahme schien auch dadurch bestätigt, daß der Unterkiefer der Säuger nur einen Knochen erkennen ließ, den man unter obiger Voraussetzung folgerichtig als Dentale auffaßte.

Nun hat 1905 Drüner in einer sehr sorgfältigen Arbeit[1]) die Frage auf Grund anatomischer Studien im entgegengesetzten Sinne beantwortet, indem er zu dem Ergebnis kommt, daß das Kiefergelenk der Säuger und Urodelen homolog sei, und das Hammer-Ambosgelenk und das Ambos-Steigbügelgelenk Neuerwerbungen des Säugetierstammes seien. Ohne diese Schrift zu kennen, hatte ich in einer Arbeit über den primären Bau des Unterkiefers weitere physiologische und historische Gesichtspunkte für die Homologie des Unterkiefers aller Wirbeltiere ins Feld geführt.[2]) Soeben erschien nun eine Schrift von Hugo Fuchs[3])

[1]) L. Drüner: Über die Anatomie des Mittelohres beim Menschen und bei der Maus. Anat. Anz. XXIV. 1905.

[2]) Diese Berichte 1905, p. 137.

[3]) Hugo Fuchs: Bemerkungen über die Herkunft und Entwicklung der Gehörknöchelchen bei Kaninchen-Embryonen nebst Bemerkungen über die Entwicklung des Knorpelskeletes der beiden ersten Visceralbogen. (Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1905. Suppl. Band.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

über die ontogenetische Entwicklung der Gehörknöchel, in der er im Anschluß an Drüner auch von embryologischer Seite die herrschende Ansicht widerlegt, daß Hammer und Ambos die primären Kiefergelenkstücke (Quadratum und Artikulare bezw. Meckelscher Knorpel) seien, und der Unterkiefer der Säuger nur dem Dentale der übrigen Wirbeltiere gleichstehe. Über die Herkunft von Hammer und Ambos will Fuchs später näheres mitteilen, spricht aber schon hier aus, daß diese Elemente eine Neuerwerbung in der Klasse der Säugetiere seien. Er betont dabei, daß Hammer und Ambos ontogenetisch aus einer einheitlichen Knorpelanlage hervorgehen, also ursprünglich nur ein Element waren. Dieser Ansicht kann ich mich nicht anschließen, sowohl bezüglich des Schlusses aus der Knorpelanlage auf eine einheitliche stammesgeschichtliche Anlage, noch auch bezüglich eines Mangels dieser Elemente bei niederen Wirbeltieren. Wie ich schon früher zu begründen suchte, spricht schon die physiologische Bedeutung jener Elemente dafür, daß sie aus beweglichen visceralen Anhangsgebilden hervorgingen. Als solche fand ich bei dem palaeozoischen Pleuracanthus Knorpelradien genau in der betreffenden Region als Anhangsgebilde des Palatoquadratum (Fig. 7) und zweifle nicht daran, daß diese Radien einerseits den „Spritzlochknorpeln“ der Haie und andererseits dem Jncus und Malleus homolog sind.

Wesentlich komplizierter gestaltet sich die Beurteilung der dermalen Stücke des Mundskeletes, doch liegt auch hier die Schwierigkeit des Problems wohl weniger in der Sache selbst, als in einigen Vorurteilen. Die scharfe Unterscheidung zwischen inneren oder primären und äußeren oder Deckknochen mag didaktisch sehr angebracht sein, stammesgeschichtlich läßt sie sich kaum durchführen. Daß die beim Menschen knorplig praeformierte Clavicula ursprünglich ein typischer Hautknochen war, ergibt sich unbestreitbar aus der Organisation älterer Wirbeltiere. Auch das dermale Cleithrum findet sich knorplig ausgebildet in der Vorderkante des Scapulare lebender Eidechsen. In ähnlicher Weise sind sicher auch andere ursprünglich dermale Skeletgebilde zur Stützung von Muskeln ins Innere der Körperwand gerückt und dann knorplig praeformiert worden. Es scheint mir sogar höchst wahrscheinlich, daß das ganze periphere Ring- oder Bogenskelet ursprünglich dermal war und, da es älter als das axiale und das Anhangsskelet der Metameren wäre, auch mit mehr Recht als dieses primär zu nennen wäre. Mag das aber sehr fraglich erscheinen, darüber können wir wohl kaum in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zweifel sein, daß Hautknochen, die in der ganzen Wirbeltierreihe immer an derselben Stelle und im gleichen Verbande wiederkehren, eine bestimmte Grundlage im inneren Skelet haben müssen, und daß sie nur durch dessen Konstanz selbst morphologischen Wert erlangen. Diese Erkenntnis berechtigt zu dem Rückschluß, daß bestimmte innere Elemente auch da vorhanden sein müssen, wo die uns bisher bekannten Formen nur dermale Stücke in konstanter Lage gezeigt haben. So hätte man aus der Konstanz des Maxillare und Palatinum schon auf ein ihnen zu Grunde liegendes inneres Element folgern können, auch wenn ein solches bei dem Fig. 8 abgebildeten Acanthodes nicht tatsächlich als inneres Element erkennbar wäre. Ich bin fest überzeugt, daß darauf gerichtete embryologische Untersuchungen dieses innere Element hier ebenso sicher nachweisen werden wie ein solches zwischen der Praemaxille und dem Praevomer.

Es scheint mir nun die Regel, oder wenigstens normal, daß sich von jedem inneren Element, da wo es an die Haut stößt, ein Deckknochen abspalten kann, und dessen Materie wieder mit dem inneren Element verschmilzt, wenn an der betreffenden Stelle die Beziehung zur Körperoberfläche aufgegeben wird.

Aus solchen teilweise sehr innigen Beziehungen dermaler und knorplig praeformierter Elemente läßt sich auch die topographisch sehr innige Beziehung zwischen dermalen und inneren Bogenstücken im Mundskelet verstehen.

In Fig. 13 habe ich das orale Schädelskelet eines jungen *Sphenodon* nach einem Modell Schauinslands gezeichnet und hinsichtlich des Unterkiefers vervollständigt.

Aus dieser Abbildung ist das Verhältnis des Maxillare, des Postorbitale, Jugale und Quadratojugale zu dem Palatinum und Transversum, sowie zu dem Palatoquadratknorpel klar zu erkennen. Vergegenwärtigt man sich zum Vergleich die primären Stücke des Palatoquadratum (Fig. 7), so entspricht

außen	Mx	dem Stück	a_2	innen	Pa	„ „	a_2
	Po	„ „	a_3		Pt	„ „	a_3
	Qj	„ „	b_3		Tr	„ „	b_3

Man muß nur in Erwägung ziehen, daß diese primären Elemente hier nicht nur außen, sondern auch innen im Mund an die Körperwand grenzen und deshalb außen und innen zur Absonderung eines dermalen Deckknochens Veranlassung geben. Der einzige Knochen dieser Region, dem kein inneres Element zu Grunde läge, wäre das Jugale, dessen Konstanz aber dadurch motiviert erscheint,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

daß die Bandverbindung zwischen dem Stück a_2 und den Stücken a_3 und b_3 des Palatoquadratum (Fig. 7) so früh entstanden und dann so konstant geblieben sein muß, daß sie wohl eine morphologisch festgelegte Unterlage für das Jugale bot. Auf die dermale Gliederung des Unterkiefers bin ich schon früher (Diese

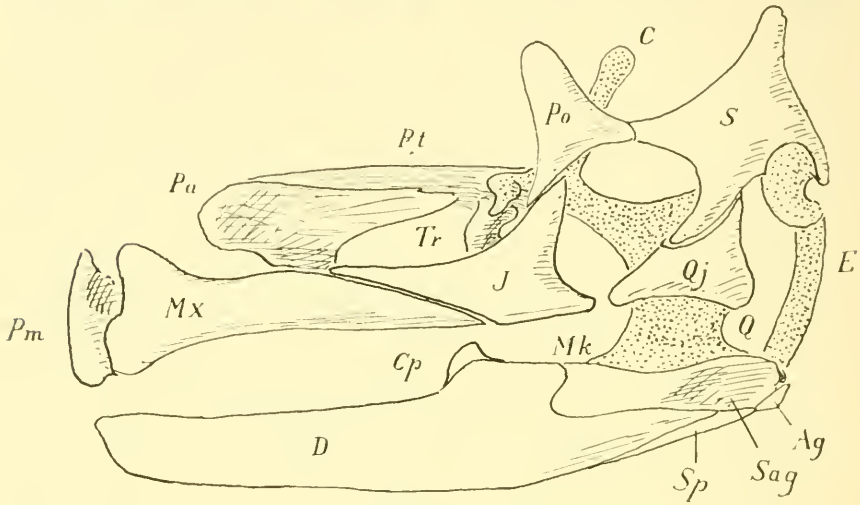

Fig. 13.

Mundskelet eines unerwachsenen *Sphenodon*, größtenteils nach Schauinsland. Die inneren knorpligen Teile punktiert, die das Quadratum und Artikulare am Kiefergelenk in Zusammenhang zeigen. C die epipterygiale Columella (a_3), die mit dem Quadratum ($Q = b_3$) in Zusammenhang steht. E Die Extracolumella des Ohrbogens. Von dermalen Stücken sind vorhanden Pm Praemaxille, Mx Maxillare, Pa Palatinum, Pt Pterygoid, Tr Transversum, J Jugale, Qj Quadratojugale, Sag Supraangulare, Ag Angulare, D Dentale, Sp Spleniale. Am Ohrbogen S Squamosum.

Berichte 1905) näher eingegangen und habe erläutert, daß den beiden primären Stücken des Unterkiefers oder des Meckelschen Knorpels je ein äußeres und ein inneres Deckstück entsprechen. So wäre das Supraangulare (Sag) das äußere, das Angulare (Ag) das innere Deckstück von c_3, das Dentale (D) das äußere, das Spleniale (Sp) das innere Stück von d_3, zu denen als accessorisches Element das Komplementare von außen hinzutritt und wohl auf das unterste Stück c_2 des Nasenbogens (Fig. 10) zurückzuführen ist. Um letzteres auch hier verständlicher zu machen, verweise ich auf die Fig. 9 gegebene Darstellung des Mundapparates von Chimaera.

Am Ohrbogen würde nach Fig. 13 nur das Squamosum als Deckknochen hinter dem Augenbogen zum Vorschein kommen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wenn nun obige Auffassung der Hautknochen des Mundskelets berechtigt sein soll, dann muß sie in den verschiedensten Abteilungen der Wirbeltiere ihre Bestätigung finden. Daß das in der Tat der Fall ist, habe ich in der zitierten Schrift für den Unterkiefer[1]) nachzuweisen gesucht und reproduziere zur Ergänzung von Fig. 16 hier noch den Unterkiefer eines älteren Ganoiden (Fig. 14), da der hier in Fig. 16 dargestellte Teleostier am Unterkiefer in der äußeren Ansicht nicht alle genannten Hautknochen erkennen läßt.

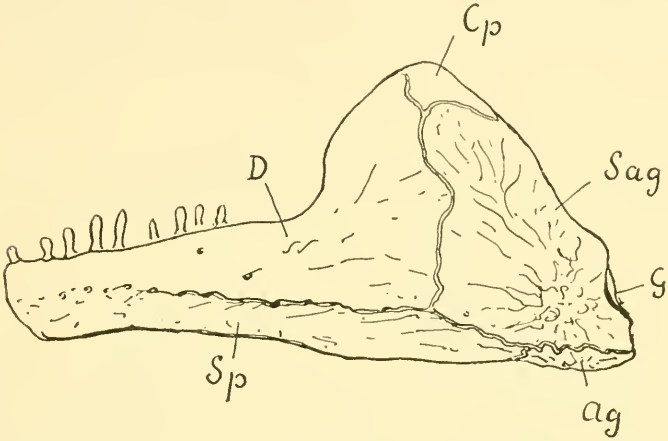

Fig. 14.
Unterkiefer von *Lepidotus elvensis* aus dem oberen Lias von Holzmaden. Außenseite. Buchstaben wie vorher. (Nat. Größe.)

Daß nun auch im Oberkieferapparat die genannten Hautknochen in mehr oder weniger typischer Ausbildung und Vollständigkeit durch die ganze Wirbeltierreihe zu verfolgen sind, ließe sich leicht mit vielen Beispielen belegen. Ich will mich hier darauf beschränken, auf die wesentlichsten Modifikationen der typischen Ausbildung einzugehen.

Das durch Fig. 13 charakterisierte Verhältnis der dermalen Elemente zu dem Palatoquadratum wird bei den ältesten Wirbeltieren dadurch modifiziert, daß die Hautknochen zur Bildung eines geschlossenen „stegalen" Schädeldaches flächig ausgebreitet sind. Das ist in vollständigster Weise bei den ältesten Landtieren, den Stegocephalen, zu beobachten, deren Schädeldach hinter den Augen vollständig geschlossen ist (Fig. 15), aber dieselben Elemente wie *Sphenodon* zeigt.

[1]) Diese Berichte 1905, pag. 134.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

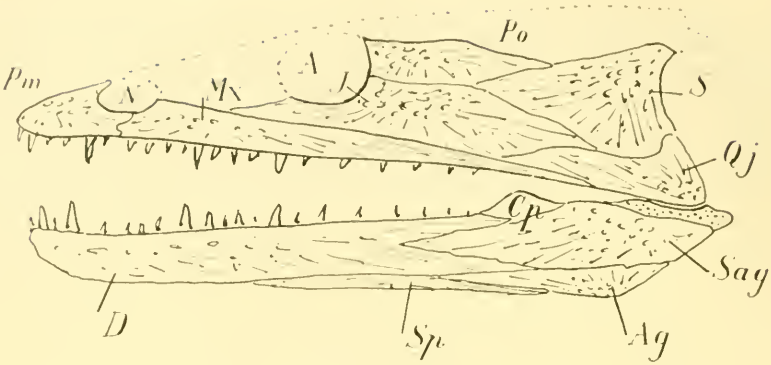

Fig. 15.

Dermales Mundskelet eines Stegocephalen. Bezeichnungen wie in Fig. 13. Die obere Schädelkontur mit punktierten Linien angedeutet, ebenso die Lage des Auges A und der Nase N.

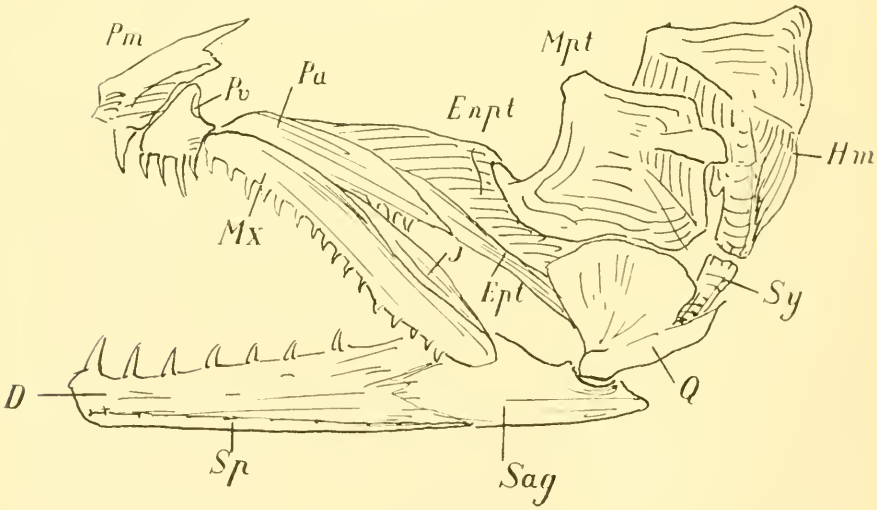

Fig. 16.

Mundskelet eines jüngeren Knochenfisches (Salmo). Die Elemente sind z. T. etwas auseinander gezogen, um ihre Selbständigkeit deutlicher zu zeigen. So namentlich Pm Praemaxille und Pv Praevomer, Mx Maxillare, Pa Palatinum, Enpt. Entopterygoid, Ept Ectopterygoid (= Transversum), J Jugale, Mpt Metapterygoid, Q Quadratum, Hm das sogenannte Hyomandibulare, Sy Symplecticum, Sag Supraangulare, Spl Speniale, D Dentale.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

In ähnlicher Weise bildet auch das Skelet der ältesten Ganoiden ein geschlossenes stegales Dach, dessen Knochen sich auch durch ihre äußere Skulptur als Hautknochen erweisen. Aber sowohl bei Fischen wie bei Tetrapoden stellt sich bald eine Umbildung der Wangenregion ein, die offenbar durch die energischere Ausbildung der Muskeln zur Bewegung des Unterkiefers bedingt wird. Diese setzt sich entweder außen an der Wangenbedeckung an und drängt dadurch wie bei den jüngeren Fischen die Hautknochen nach innen (Fig. 16), oder schiebt sich wie bei den jüngeren Tetrapoden zwischen die äußeren und inneren Stücke am hinteren Teil des Palatoquadratum ein (Fig 17).

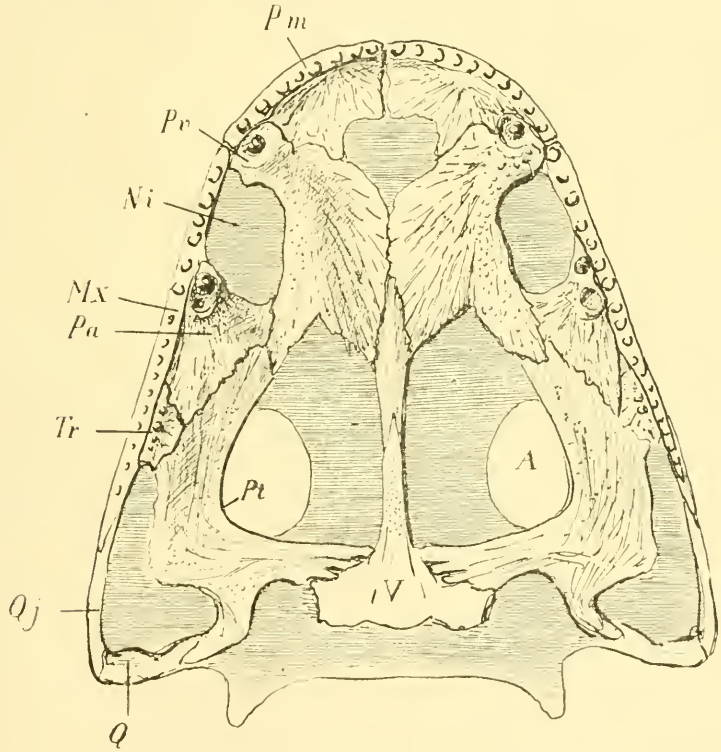

Fig. 17.

Gaumenfläche eines Stegocephalen (*Acanthostoma vorax* Credn.) aus dem Perm von Nieder-Häßlich etwas vergrößert, mit bezahnten Praevomer (Pv), Palatina (Pa) und Transversa (Tr). Die letzteren sowie die Quadratojugalia und Pterygoidea durch die Muskelgrube auseinander gedrängt. Ni die inneren Nasenlöcher oder Choanen, V das Parasphenoid (der Vomer der Säugetiere), A die Augenhöhle des Schädeldaches.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bei den jüngeren Fischen (Fig. 16) wird dabei der primitive Habitus der Mundbogenstücke zum Teil wieder hergestellt. So sind namentlich die beiden hinteren Bögen 3 und 4 in ihren oberen Stücken a und b wieder sehr vereinfacht. Dem Stück a_4, dem Squamosum, entspricht das meist bei Knochenfischen als Hyomandibulare bezeichnete Element (Hm), dem Stück b_4 das mit Sy bezeichnete innere „Symplectikum.“ Das Metapterygoid (Mpt) würde dem Stück a_3, das Quadratum (Q) dem Stück b_3 entsprechen, und beide überdies noch wie in Fig. 8 mit einer durchlaufenden verdickten Spange und mit einem Gelenk oben am Schädel versehen sein. Der innere Teil des Palatoquadratum ist repräsentiert durch das Entopterygoid (zu a_3) und das Ectopterygoid (= Transversum der Tetrapoden) das zu b_3 gehören würde. Das Jugale ist im engeren Verbande mit dem Maxillare geblieben und mit diesem von dem Vorderrand des Augenbogens abgedrängt. Das Maxillare außen und das Palatinum innen in der Mundhöhle würden dem Stück a_2 der Fig. 8 angehören. Pm und Pv aber würden als äußeres und inneres Deckstück eines vorderen primären Bogenstückes anzusehen sein. Zur Vervollständigung der Beurteilung des Unterkiefers verweise ich auch auf Fig. 14.

Bei den Tetrapoden ist das primitive Verhältnis der Deckknochen des Oberkieferrandes und der Gaumenfläche besonders klar an solchen Stegocephalen zu übersehen, bei denen auch die Kieferknochen der inneren Gaumenseite noch Zähne tragen wie in Fig. 17.

Das Lageverhältnis der Praemaxille zu dem Praevomer („Vomer“ aut), das des Maxillare zu dem Palatinum, des Transversum zu dem Quadratojugale und dieser beiden letzeren zu dem Pterygoid ist auch sonst so konstant, daß ich an der Zusammengehörigkeit folgender Elemente nicht mehr zweifele.

Praemaxille	außen	zu a_1
Praevomer	innen	
Maxillare	außen	zu a_2
Palatinum	innen	
Postorbitale	außen	zu a_3
Pterygoid	innen	
Quadratojugale	außen	zu b_3
Transversum	innen	
Supraangulare	außen	zu c_3
Angulare	innen	
Dentale	außen	zu d_3
Spleniale	innen	
Squamosum	außen	zu a_4

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bei den höheren Vertebraten vereinfacht sich nun, wie Fig. 18 in typischer Ausbildung zeigt, diese Zusammensetzung des Mundskelets sehr erheblich. Maßgebend hierfür wird namentlich die Kräftigung der Kieferränder, die Muskulierung des Unterkiefers und die Bildung der Gaumenfläche.

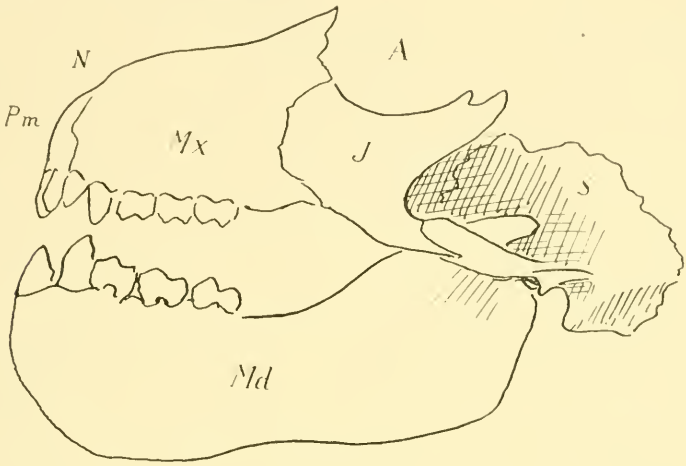

Fig. 18.

Mundskelet eines Mandrill (Papio porcarius Bodd.) Pm Praemaxille oder Zwischenkiefer; Mx Maxille oder Maxillare; J Jugale oder Malare; S Squamosum, mit dem Jugale durch den Jochbogen verbunden; Md. Mandibel, deren Kronfortsatz unter dem Jochbogen durchragt.

Die Kräftigung des Kieferrandes wird im Oberkiefer bewirkt durch die Verdickung und axiale Ausdehnung des Maxillare. Ihr fällt beim Menschen sogar das Praemaxillare oder Intermaxillare zum Opfer. Auch nach innen dehnen sich die Maxillaria so aus, daß sie in der Mitte der vorderen Gaumenfläche zusammenstoßen. Am Unterkiefer, an dem ursprünglich der innere Belegknochen, das Spleniale, auch noch eine Zahnreihe trug, wird das Dentale bald zum ausschließlichen Träger der Zähne und mit deren Leistungssteigerung immer mehr gekräftigt und ausgedehnt. So werden schon bei vielen Reptilien das Spleniale rückwärts gedrängt und die beiden hinteren Deckknochen, Supraangulare und Angulare, stark reduziert. Bei den Säugetieren dominiert das Dentale so, daß es wohl den wesentlichen Bestandteil des Unterkiefers bildet. Keinesfalls aber bildet das Dentale allein den Unterkiefer der Säugetiere, wie schon oben bei Besprechung des Meckelschen Knorpels im Einklang mit Drüner und Fuchs betont wurde. Wir können uns nur vorstellen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

daß das Dentale entweder die übrigen Deckknochen verdrängte, oder, was mir viel wahrscheinlicher ist, daß deren Selbständigkeit ihre Bedeutung verlor und ihre infolgedessen später auftretenden Ossifikationskerne mit der schneller vorschreitenden Ossifikation des Dentale verwuchsen. Es scheint mir nicht unmöglich, daß ein Teil der Furchen, die K. v. Bardeleben an Säugetierkiefern beobachtete[1]) und als Verwachsungsnähte selbständiger Knochen deutete, in der Tat Spuren solcher Knochengrenzen sind. Eine prinzipielle Bedeutung würde diesen Erscheinungen aber nicht mehr innewohnen, sobald wir uns davon überzeugt haben, daß der Unterkiefer der Säugetiere dem ganzen Unterkiefer der übrigen Wirbeltiere gleichzusetzen ist und demnach außer den primären Elementen c_3 und d_3 deren ursprüngliche äußere und innere Deckknochen enthält.[2])

Die Muskulierung des Unterkiefers wird mit zunehmender Organisationshöhe und gesteigerter Energie immer kräftiger und sucht ihre Stützpunkte zunächst am Oberkiefer, dann auf dessen äußeren und inneren Deckknochen, bis sie auf die Schädelkapsel selbst übergreift. Die Anfänge dieses Prozesses lassen das zum Schutz des Kopfes geschlossene dermale Schädeldach noch intakt bei Stegocephalen, Placodermen und crossopterygen Ganoiden. Bei den jüngeren Ganoiden und den Teleostiern setzt sich der Komplex des Masseters auf die Deckknochen der Wangenregion an und drängt diese Elemente dadurch von der Haut nach innen, wo sie den Charakter von Hautknochen verlieren und wohl wieder mit ihrer primären Grundlage, den Stücken a_3 und b_3, verschmelzen (siehe Fig. 16). Bei den Tetrapoden schieben sich diese Muskeln zwischen die äußeren und inneren Knochen des Mundbogens, Quadratojugale und Transversum, Postorbitale und Pterygoid ein, drängen diese auseinander und die primären Stücke a_3 und b_3 nach innen an die Schädelkapsel. Sehr einfache Verhältnisse dieses Stadiums zeigt der Fig. 17 von mir dargestellte Stegocephalenschädel. Während zum Ansatz der Muskeln eine Brücke zwischen dem Postorbitale und Jugale am Augenbogen und dem Squamosum am Ohrbogen immer mehr an Bedeutung gewinnt und schließlich zu dem ungemein kräftigen Jochbogen einiger synapsider Reptilien wie Placochelys und aller Säugetiere wird, geht der primäre Kieferrand zwischen Maxillare

[1]) Über den Unterkiefer der Säugetiere. Diese Berichte 1905, p. 156.

[2]) In dem mir soeben noch zugehenden Bericht der Anatomen-Versammlung in Meran 1905 (Ergänzungsheft des Bandes des anat. Anzeigers) ist diese Auffassung von neuem von Bardeleben vertreten und von Gaupp mit neuen Belegen für die ältere Auffassung bestritten worden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und Kiefergelenk meist verloren. Das Quadratum wird dabei aus dem Gelenk so zurückgedrängt, daß die meisten Autoren annahmen, daß es bei den Säugetieren überhaupt nicht mehr bis zum Kiefergelenk reiche. Das ist wohl unrichtig, wie soeben auch Fuchs betont hat, sondern anzunehmen, daß es nur mit der primären Grundlage des Squamosum, dem Stück a_4, in eine ontogenetisch unlösbare knorplige Kontinuität getreten ist. Das Squamosum verschmilzt wieder mit dem primären Bogenstück a_4 und wird schließlich zum Träger des Unterkiefers, wie dies schon in ähnlicher Weise bei jüngeren Selachiern durch das Hyomandibulare (a_4 und b_4) zustande gekommen war. So resultiert schließlich beim Menschen eine Zusammensetzung des Mundskeletes wesentlich aus dem Maxillare (zu a_2) und dem Squamosum (zu a_4) im Oberkiefer und dem Dentale (zu d_3) im Unterkiefer. So einfach dieses Resultat auf den ersten Blick erscheint, so kompliziert erweist es sich schon dadurch, daß der Kieferrand dabei durch die Stücke dreier verschiedener Bögen gebildet wird, und von dem eigentlichen Mund- oder Augenbogen nur noch der äußere Deckknochen des untersten Stückes (d_3) an der Kaufunktion beteiligt blieb.

Das dritte Moment, das umgestaltend auf das Mundskelet der höheren Wirbeltiere wirkt, ist die Bildung eines widerstandsfähigen Gaumens. In dieser Hinsicht lassen sich drei Phasen der Gestaltung unterscheiden.

Die erste Phase wird bezeichnet durch eine starke Beteiligung der Schädelkapsel an der Bildung einer Gaumenfläche und deren Flankierung durch die Kieferteile. Die Basis cranii kann hier unmittelbar die Gaumenfläche bilden, wie z. B. bei Selachiern, oder durch einen Deckknochen des „Parasphenoid" geschützt sein, an das sich die Kieferstücke seitlich befestigen. Dieses Stadium wird vortrefflich illustriert durch Fig. 17.

Einen solchen primitiven Typus der Gaumenbildung möchte ich als „*Craniopalatin*" bezeichnen.

In einem zweiten Stadium greifen die Kieferbogenstücke median zusammen, sodaß die Basis cranii durch sie bedeckt und in typischen Fällen, wie in Fig. 19, auch das Parasphenoid unsichtbar wird. Diesen Zustand bezeichne ich als „pterygopalatin".

Das dritte und letzte Stadium wird gebildet durch die Säugetiere, bei denen die Praemaxillen, Maxillen und Palatina sich über die durch die Pterygoidea bestimmte Ebene der pterygopalatinen Gaumenfläche herüberwölben und damit ein doppeltes „diplopalatines" Gaumendach zustande bringen. Das Parasphenoid wird dabei

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

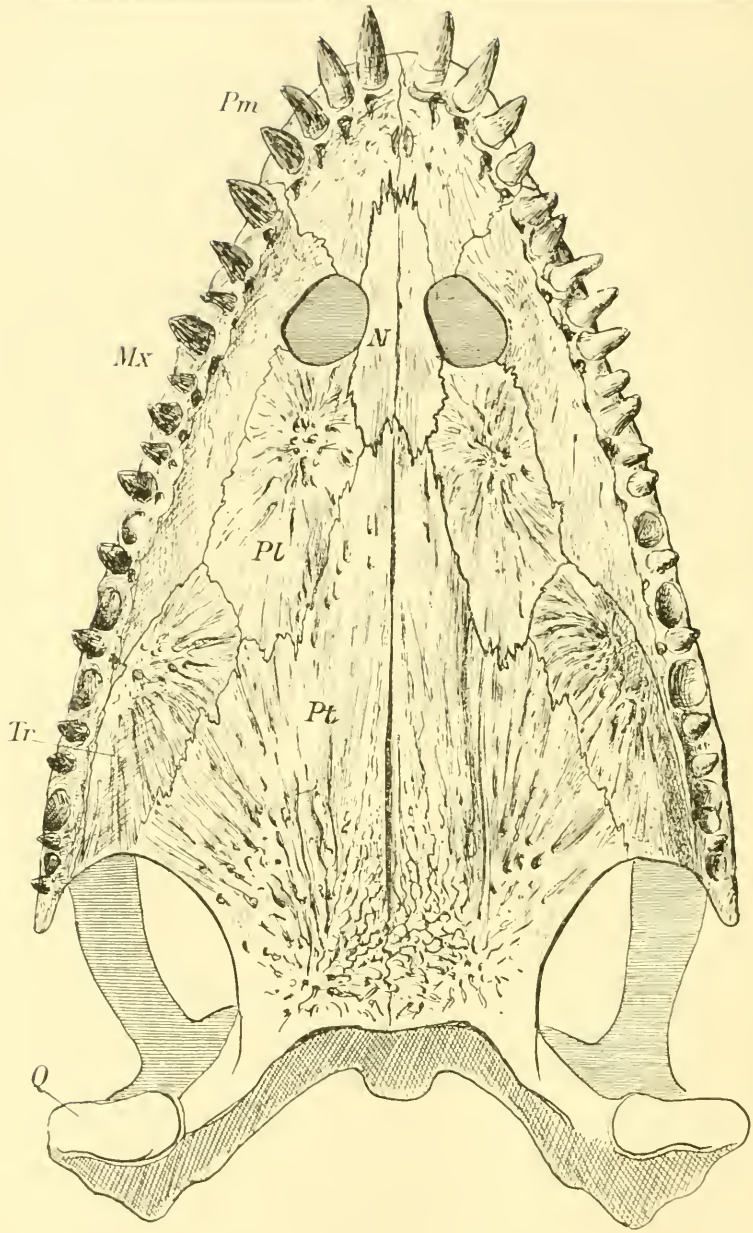

Fig. 19.
Pterygopalatiner Gaumen von *Simosaurus Guilelmi* aus dem Muschelkalk von Crailsheim.[1])

[1]) Nach Jaekel: Über den Schädelbau der Nothosauriden. Diese Berichte 1905, p. 60.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zum „Vomer" und muß sonach, wie BROOM[1]) schon bemerkt hat, dieser älteren Bezeichnung weichen. Ich habe deshalb auch hier die andere Folgerung BROOMS meinerseits befolgt und die sogenannten Vomera der Reptilien, die als innere Deckknochen zu den äußeren Praemaxillen gehören, als Praevomera bezeichnet.

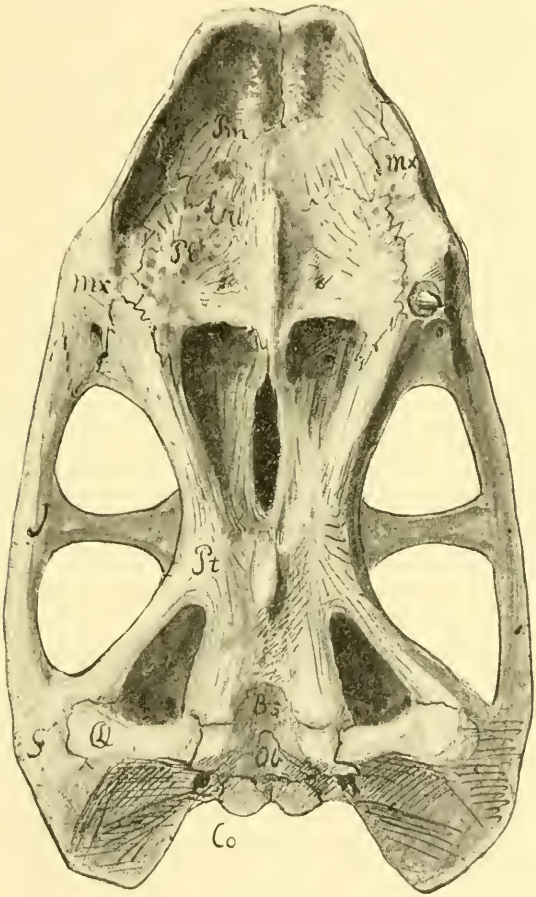

Fig. 20.

Diplopalatine Gaumenfläche des Schädels von *Udenodon pusillus* JKL. aus dem oberen Perm der Karrooformation von Graaf Reynet in Süd-Africa in doppelter Größe.

Pm Praemaxillen, Mx die Maxillaria, Pa Palatina mit dem vomeralen Mediankamm, hinter ihnen die Choanen durch den Vomer als Septum getrennt; Pt Pterygoidea, J Jugalia, S Squamosa, Q Quadrata, deren Abgrenzung nur an der medialen Seite klar ist, Bs Basiphenoid, Ob Occipitale basilare, Co die lateralen Condyli.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Bildung dieses diplopalatinen Gaumens beginnt von dessen vorderem Teil durch erhöhten Zusammenschluß der Palatina bei den Dicynodonten (Fig. 20), die ich wesentlich auch auf Grund dieses Befundes in die Klasse der Säugetiere einreihen möchte, und setzt sich bei den jüngeren typischen Säugetieren soweit nach hinten fort, daß bei ihnen der sogenannte sekundäre Gaumen den größeren Teil der Gaumenfläche bedecken kann.

Indem ich mit vorstehenden Betrachtungen lediglich eine Anregung zur Beurteilung der Mundbildung der Wirbeltiere unternahm, habe ich mich an voll entwickelte — sozusagen phylogenetisch normale Typen gehalten, weil ich auch auf anderen Gebieten der Stammesgeschichte in erster Linie von diesen eine Aufklärung über die Hauptwege der Entwicklung erhielt. Formen wie die Cyclostomen und gar Amphioxus, die die Kennzeichen der Rückbildung und caenogenetischen Umformung so deutlich an der Stirn tragen, scheinen mir für die Lösung der Fragen, die sich hier ergaben, durchaus ungeeignet, wie ich überhaupt den Mangel an Vorsicht nicht begreife, den die Embryologen gerade auf diesem Gebiete bei der Umsetzung ontogenetischer Beobachtungen in phylogenetische Vorgänge noch täglich beweisen. Mit diesem Hinweise wollte ich dem im voraus zu erwartenden Einwurf begegnen, daß die Klarstellung solcher Grundfragen der Wirbeltierorganisation unbedingt von den niederst organisierten Typen auszugehen habe. Die vergleichende anatomische Methode im Verein mit den Daten der historischen Entwicklung scheint mir für stammesgeschichtliche Fragen immer noch die zuverlässigsten Grundlagen zu bieten, wenn ich auch damit in keiner Weise dem unerschöpflichen Controllwert der Ontogenie entgegentreten will. Ich habe mich aber auf anderen Gebieten, in denen die Phylogenie ziemlich klargestellt sein dürfte, wie z. B. der Entwicklung der Crinoiden, überzeugt, wie schwer es ist, die phylogenetisch klaren Prozesse aus den Ontogenien herauszulesen. Daß auf unserem hier behandelten Gebiete die ausschließliche und uneingeschränkte Bewertung ontogenetischer Bildungsprozesse, wie z. B. der knorpligen Ausbildung der Skeletteile, sehr irreleiten konnte, hoffe ich im vorstehenden begründet und hauptsächlich dadurch die Wege für neue Forschungen auf diesem Gebiete geebnet zu haben.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: 1906

Autor(en)/Author(s): Jaekel Otto

Artikel/Article: Über die Mundbildung der Wirbeltiere 7-32