Beiträge zur Kenntnis des Ceratopsidenschädels.

Von

Friedrich v. Huene in Tübingen.

Mit 10 Textfiguren.

Im Frühling und Sommer 1911 hatte ich Gelegenheit, die wichtigsten paläontologischen Sammlungen Nordamerikas kennen zu lernen und wandte u. a. auch der Zusammensetzung des Ceratopsidenschädels einige Aufmerksamkeit zu. Die Museen in New York (American Museum of Natural History), New Haven (Peabody Museum der Yale University), Washington (U. S. National Museum) und Pittsburgh (Carnegie Institut Museum) enthalten das hauptsächlichste und sehr reichhaltige Material. Den bekannten Vorständen dieser Museen bin ich für die Liberalität, mit der sie mich dort arbeiten ließen, zu großem Dank verpflichtet.

Es interessierte mich einerseits die Zusammensetzung des Nackenkragens („frill" der amerikanischen Autoren), andererseits die Umgebung der oberen Schläfenlöcher und der Aufbau des Schädeldaches, da diese Gegenden von den Autoren verschieden aufgefaßt worden waren.

Der Nackenkragen besteht aus drei Elementen, von denen die beiden lateralen stets als Squamosa aufgefaßt worden sind. Der mittlere, durch deutliche Längsnähte von den Squamosa abgetrennte Teil ist sowohl mit dem Parietale als mit dem Supratemporale identifiziert worden. Um die dieses Element nach vorne und unten begrenzenden Nähte und Nachbarn genau festzustellen, war es nötig, eine Reihe

von Schädeln durchzusehen, weil viele keine deutlichen Suturen zeigen, und zwar besonders in diesen dermalen Teilen des Schädels.

Der Schädel No. 1821 von *Triceratops flabellatus* im Peabody Museum in New Haven zeigt die Umgrenzung des

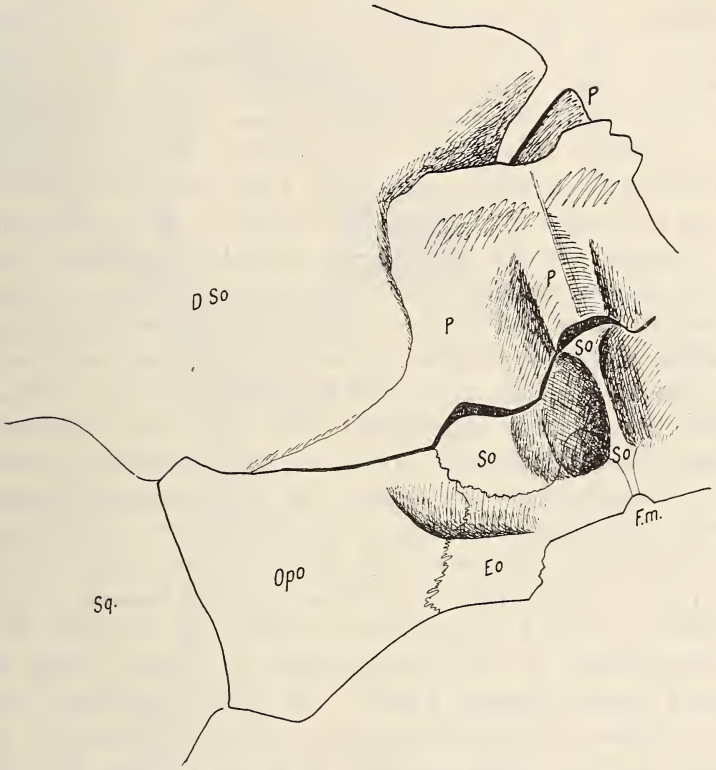


Fig. 1. *Triceratops flabellatus.* Im Peabody Museum, New Haven, Conn. No. 1821. Mitte und linker Teil des Hinterhaupts von hinten gesehen. Die Schädelbasis ist durch einen durch das Foramen magnum gehenden Horizontalschnitt abgesägt. Stark verkleinert. *D So* = Dermo-Supraoccipitale. *Eo* = Exoccipitale. *F. m.* = Foramen magnum. *Opo* = Opisthoticum. *P* = Parietale. *So* = Supraoccipitale. *Sq.* = Squamosum.

Foramen magnum (Fig. 1) besonders deutlich. Das Foramen magnum wird unten, seitlich und zum größeren Teil oben von den Exoccipitalia umfaßt. Nur in der Mitte oben reicht das Supraoccipitale mit einem sehr schmalen Streifen bis an den Rand des Foramens heran. Nach der Lage des Knochens

kann es nicht zweifelhaft sein, daß dieses wirklich das Supraoccipitale ist, denn es grenzt nach unten und den Seiten an die Exoccipitalia und die Opisthotica (= Paroccipitalia), welche ihrerseits durch Sutur getrennt sind. Das Supraoccipitale trägt an seiner hinteren Außenfläche in der Medianlinie eine scharf vorragende schmale Leiste, die sich nach oben verbreitert und die bei etwa 16 cm Entfernung vom Foramen magnum von einer klaffenden Naht durchquert wird. Diese letztere Naht zieht in doppelter Kurve nach der oberen medialen Ecke des Opisthoticum. Somit ist die von hinten her sichtbare Fläche des Supraoccipitale ringsum begrenzt. Oberhalb der medianen vorragenden Leiste des Supraoccipitale geht ein kurzes Stück weit eine breitere, gleich gerichtete Vorragung. In der Medianlinie, etwa 16 cm oberhalb dem Oberrand des Supraoccipitale, wird nochmals eine quer laufende klaffende Naht getroffen; sie zieht mit einer rechtwinkligen, seitwärts gerichteten Ecke zum lateralen Oberrand des Opisthoticum, so nochmals eine ganze Knochenfläche an der Hinterseite des Schädels umgrenzend. An den oberen (hinteren) Rand dieser Fläche erst grenzt der große mediane Knochen des Nackenkragens, der seitlich von den Squamosa begrenzt wird. Die gleichen Verhältnisse wie an dem hier beschriebenen Exemplar der Yale Universität sind an einem großen Schädel von *Triceratops serratus* No. 970 im American Museum of Nat. History in New York zu sehen, nur habe ich dort nicht darauf geachtet, ob das Supraoccipitale in gleicher Weise an das Foramen magnum grenzt. Die zuletzt genannte Naht des oberhalb dem Supraoccipitale befindlichen Knochens ist auch von Lull (Bull. Am. Mus. N. H. 30. 1903. p. 688) abgebildet worden. In der Ceratopsiden-Monographie von 1907 bildet Lull (resp. Marsh und Hatcher) die Nähte ab wie hier beschrieben, nur ist die untere Begrenzung des Supraoccipitale (wie hier bezeichnet) fortgelassen und infolgedessen dieser Komplex noch zu den Exoccipitalia gerechnet. Verfolgt man nun bei (Fig. 2) *Tr. flabellatus* No. 1821 (Yale University) den oben an das Supraoccipitale grenzenden Knochen, so findet man, daß er das Dach der Gehirnhöhle bildet und von demjenigen Knochen bedeckt wird, der sich zwischen den Hörnern oberflächlich ausdehnt und der von Marsh und den meisten

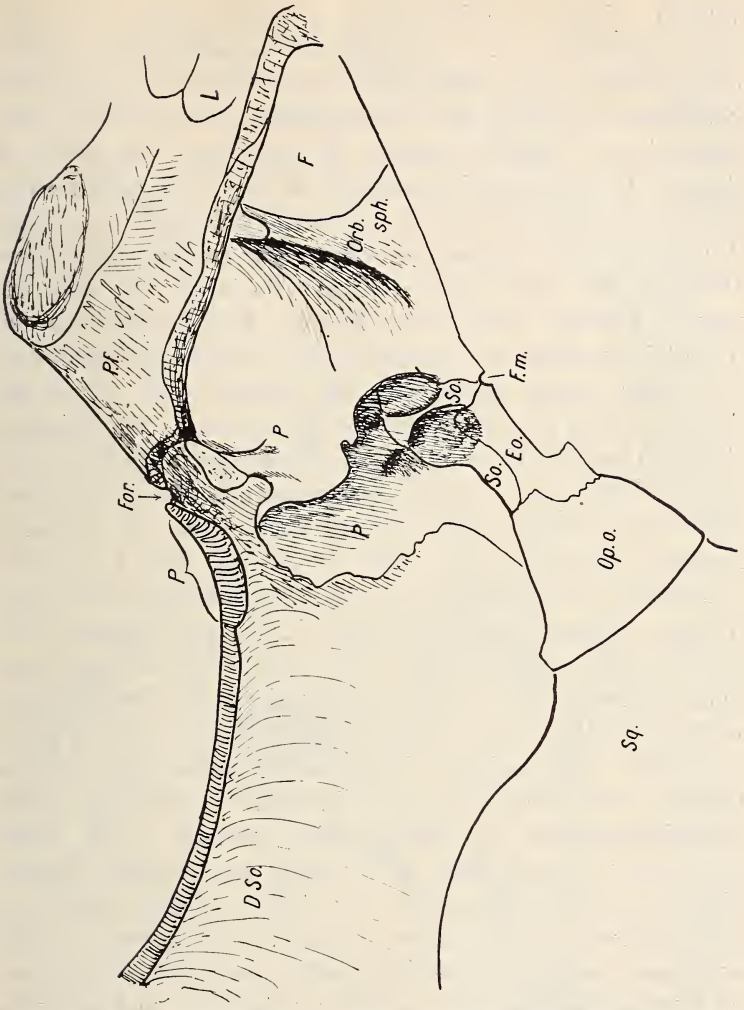


Fig. 2. *Triceratops flabellatus.* Im Peabody Museum, New Haven, Conn. No. 1821 (cf. Fig. 1). Hinterer oberer Schädelteil schräg von hinten oben rechts gesehen. Stark verkleinert. Die rechte Außenwand des Schädels und der rechte Teil des Nackenkragens fehlen. Bezeichnungen wie Fig. 1. *For.* = Foramen pseudopineale. *Orb. sph.* = Orbitosphenoid (= Alisphenoid aut.). Man sieht den linken Hornzapfen und die linke Seite des Nackenkragens von innen hinten.

anderen Autoren als Postfrontale bezeichnet wird. Nach seiner Beziehung zum Gehirnraum und zum Supraoccipitale muß ersterer Knochen bestimmt für das Parietale gehalten

werden, obwohl die Mittelnaht zwischen beiden Parietalia nicht erkennbar ist. Von oben her ist die Naht zwischen den Parietalia und dem unpaaren zwischen den Squamosa befindlichen Knochen des Nackenkammes oft verwischt, aber immerhin an einigen Schädeln zu erkennen. An einem im Sommer 1911 im American Museum in New York aufgestellten prachtvollen Schädel von *Tr. elatus* (?) sieht man im inneren des (häufig nicht vorhandenen) hier sehr großen sogenannten Parietalloches die Grenze zwischen Parietale und dem unpaaren Knochen des Nackenkammes, korrespondierend mit der gleichen Sutur an der Hinterseite des Schädels (man lege zu diesem Zweck gleichzeitig die Finger beider Hände auf die Nahtstellen sowohl von hinten als von oben). An folgenden Schädeln der Yale University tritt das Parietale noch hinter dem „Parietalloch", resp. dessen erkennbarer Stelle an die Oberfläche und ist nach hinten durch Naht gegen den unpaaren Knochen abgetrennt: No. 1822 *Tr. prorsus* (Fig. 3 u. 4) und No. 1823 *Tr. serratus* (Fig. 5). Es fragt sich nun, als was der unpaare Knochen aufzufassen ist. Er ist dem hinteren Teil des Parietale angesetzt und wird außerdem von den Squamosa begrenzt. Dies ist die Lagebeziehung der Dermo-Supraoccipitalia. Daß keine Mittelnaht mehr sichtbar ist, tut nichts zur Sache; ein medianer Längskiel ist mehr oder weniger deutlich vorhanden und oft mit Knoten versehen, die an die Epoccipitalplatten des Hinterrandes erinnern. Hay (1909) weist zwar ganz richtig die Deutung als Parietalia zurück, nimmt aber Supratemporalia an, die das mediane Stück des Nackenkammes bilden sollen. Ohne das Gegenteil beweisen zu können, möchte ich dies jedoch für unwahrscheinlich halten, da Supratemporalia nur von sehr primitiven und altertümlichen Sauropsiden bekannt ist und weniger dermalen Charakter hat als das Dermo-Supraoccipitale. Zwar sind Dermo-Supraoccipitalia im ganzen auch nur von sehr primitiven Reptilien und Amphibien der paläozoischen und alt-mesozoischen Zeit bekannt, aber doch hat Miall dieses Element sogar zum erstenmal an Krokodilen beobachtet[1]. Der Charakter dieses Elementes ist ein durchaus dermaler, es kommt in

[1] B. C. Miall, Studies in comparative anatomy. No. 1. The skull of the Crocodile. Mac Millan, London. 1878. p. 12.

Fig. 3. *Triceratops prorsus.* Im Peabody Mnseum, New Haven, Conn. No. 1822. Stark verkleinert. *Adl.* = Adlacrymale (= Lacrymale aut.). *D So.* = Dermo-Supraoccipitale. *J* = Jugale (reicht jedenfalls bis an die Orbita, Sutur gerade an dieser Stelle nicht erkennbar). *L* = Lacrymale (= Praefrontale aut.). *M* = Maxilla. *N* = Nasale. *P* = Parietale. *Pf* = Postfrontale. *Pm* = Praemaxilla. *Pt.* = Pterygoid. *Q* = Quadratum. *Qj* = Quadratojugale. *R* = Rostrale. *?Sm* = vermutlich Septomaxillare (oder wenigstens der von ihm gebildete Teil der Praemaxilla). Supraorbitale. *Sq* = Squamosum. Supratemporalgrube liegt oberhalb der Mitte des Squamosum, Infratemporalgrube oberhalb dem Quadratojugale. Kleine Präorbitalöffnung über der Maxilla. *Epj* = Epijugale (Dermalplatte), *Epo* = Epoccipitalia (Dermalplatten).

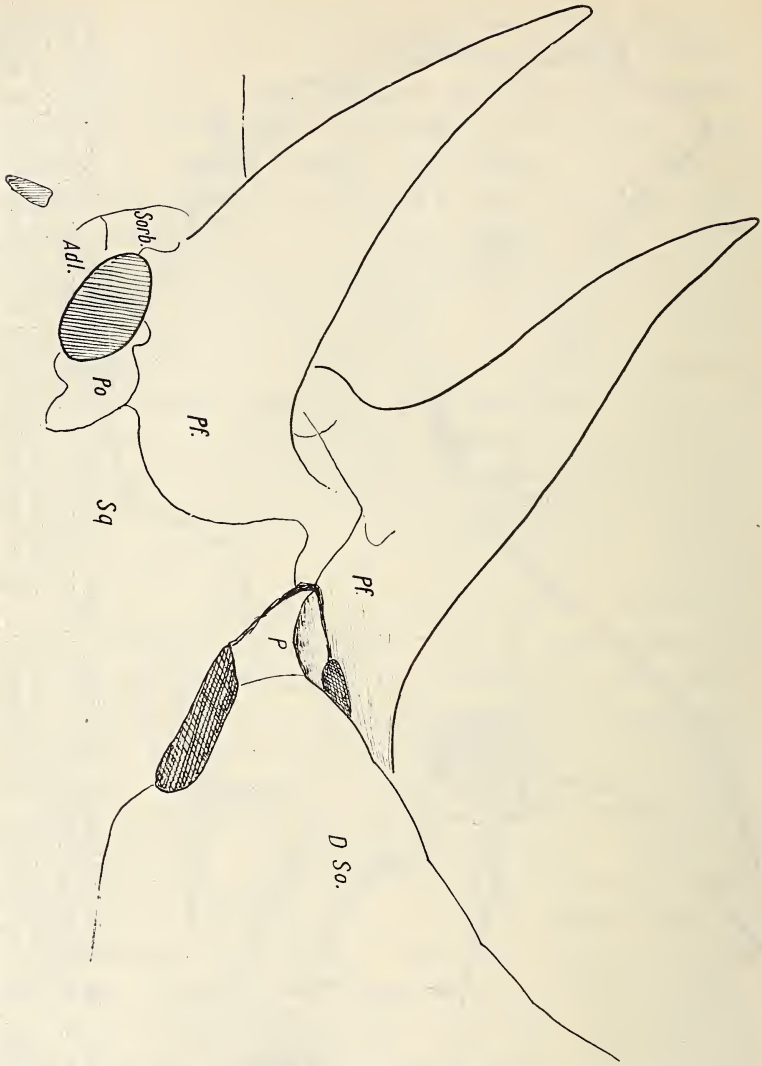


Fig. 4. *Triceratops prorsus.* Im Peabody Museum, New Haven, Conn. No. 1822 (cf. Fig. 3). Teil des Schädeldaches von oben links gesehen. Stark verkleinert. Bezeichnungen wie Fig. 3.

geologisch jüngerer Zeit überhaupt meist zu keiner Verknöcherung, daß aber eine solche doch auftreten kann, zeigen die Krokodile. Die Ceratopsiden scheinen nur ein weiterer Fall dieser Art zu sein, wenn auch in anderer Weise.

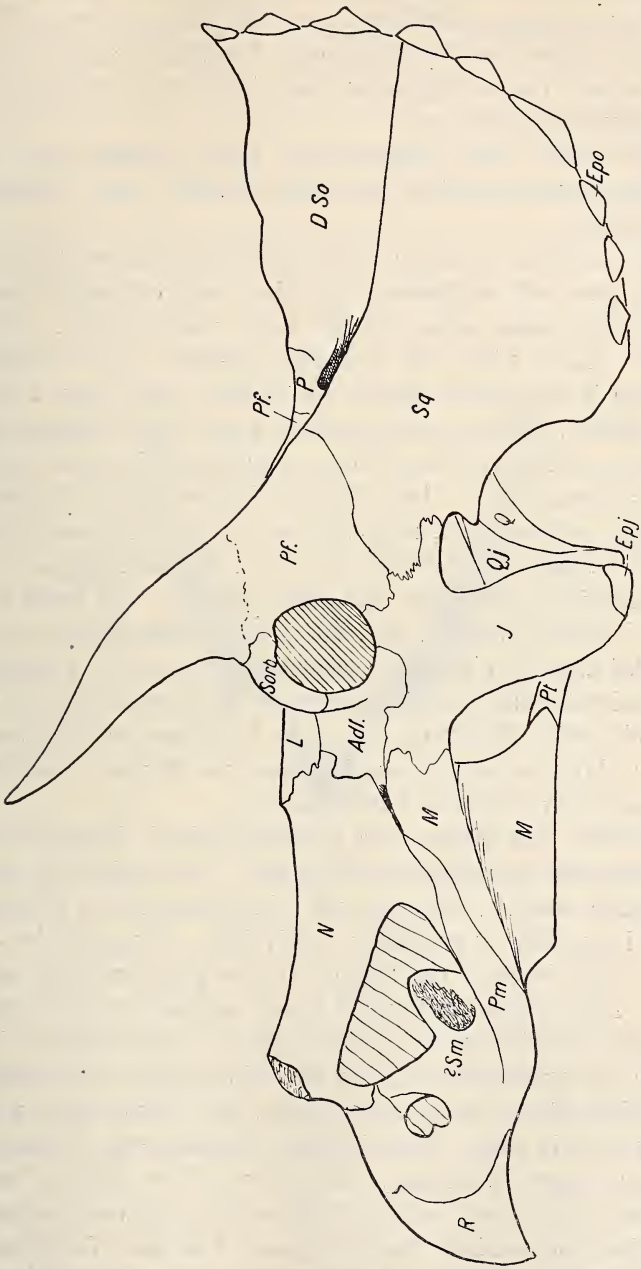


Fig. 5. *Triceratops serratus*. Im Peabody Museum, New Haven, Conn. No. 1823. Stark verkleinert. Bezeichnungen wie Fig. 3.

Die dargelegte Auffassung geht also dahin, daß weder das Supraoccipitale überhaupt noch das Parietale wesentlich sich am Aufbau des Nackenkammes beteiligen, sondern daß derselbe aus beiden Squamosa und dem Dermo-Supraoccipitale zusammengesetzt ist.

Die zweite oben aufgeworfene Frage bezieht sich auf die Supratemporalgruben und die Struktur des dorsalen Schädelteiles.

Das mediane Loch im äußeren Schädeldach von *Triceratops* ist zwar oft vorhanden, oft aber auch obliteriert, doch ist beinahe immer seine Stelle noch wahrnehmbar. Sein hinterer Rand wird vom Parietale gebildet. Der vordere und zum Teil seitliche Rand des Loches aber liegt in den Postfrontalia. Daher kann auch das große (und übrigens inkonstant auftretende) Loch kein eigentliches Foramen parietale (= pineale) sein. Daß aber ein kleines echtes Foramen parietale vorhanden ist, zeigt die von Hay beschriebene (Proc. U. S. Nat. Mus. 36. p. 95 ff., tab. 2 u. 3) Gehirnkapsel und deren Ausguß. Ich habe das Stück auch in der Hand gehabt. Nur ist dieses F. par. von außen nicht sichtbar, sondern tief unter der äußeren Schädelhülle versteckt. Zwischen dem Parietale und den die Oberfläche bildenden Postfrontalia bleibt ein weiter Hohlraum, der auch Apophysen in die Hörner sendet; darin kann ich die Angaben von Marsh, Hatcher, Lull und Hay durchaus bestätigen.

Seitlich und hinter dem Pseudopinealloch befinden sich die rudimentären Supratemporalgruben. Die Ansicht ist ausgesprochen worden, sie seien nur Verletzungen des Kragens durch Hornstöße angreifender Individuen. Dagegen ist zu sagen, daß sie stets regelmäßig an der gleichen Stelle auftreten. Allerdings sind sie nicht immer auf beiden Seiten ganz gleichgroß entwickelt, sie können auch fast verschwinden. Nie sind es frei große offene Löcher mit völlig glatter Umrandung, wie Schläfenlöcher es zu sein pflegen. Sie können auch wohl nicht mehr als offene Muskelgruben funktionieren, höchstens bei sehr jungen Individuen. Nach ihrer Form sind es langgezogene, nach vorn vertiefte Gräben, die an ihrem vorderen Ende das Knochendach durchbrechen. Von dem Vorderende können auf der Oberfläche Rinnen nach dem Pseudopineal-

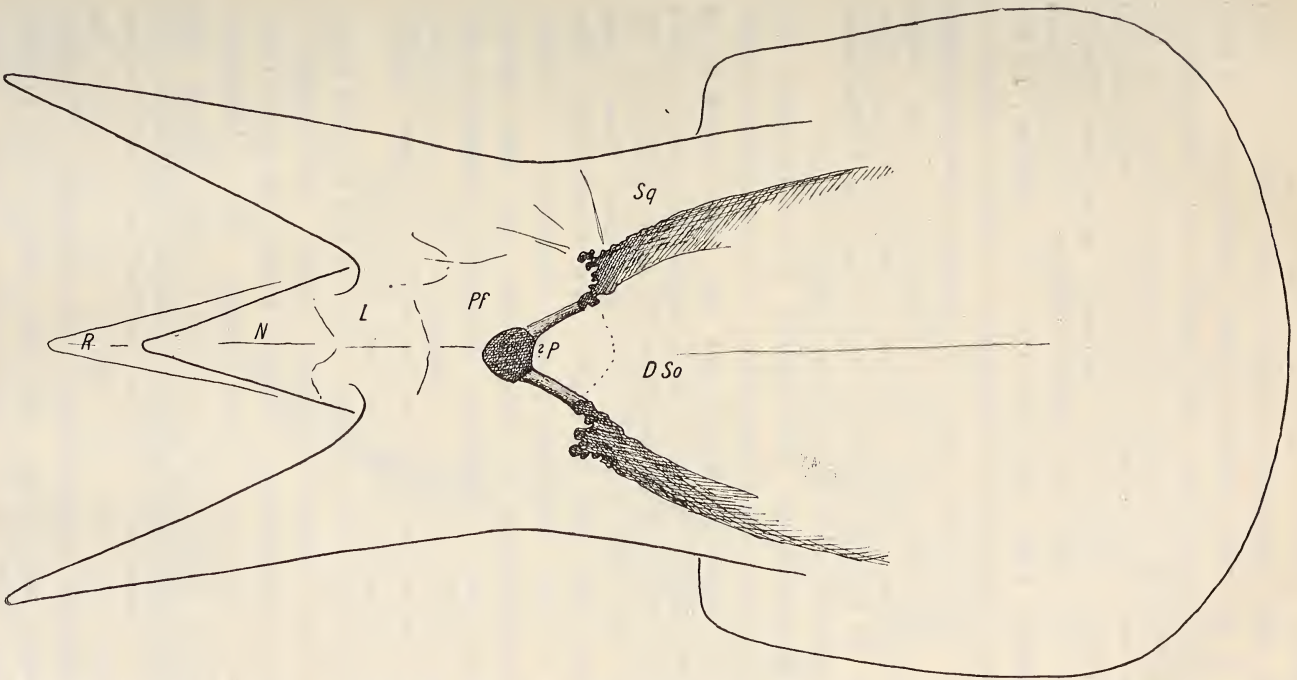


Fig. 6. *Triceratops (?) elatus.* Im American Museum of Natural History, New York. Obere Ansicht des Schädels. Stark verkleinert. Bezeichnungen wie Fig. 3. Großes „Pseudopinealloch". Eigentümliche Form der Supratemporalöffnungen und Rinnen, die diese mit dem Pseudopinealloch verbinden (cf. Fig. 4).

loch ziehen. So ist es wenigstens an dem im American Museum in New York ausgestellten Schädel von *Tr. elatus (?)* der Fall (Fig. 6), der ganz besonders günstig erhalten ist. Ich habe den Eindruck gewonnen, daß Blutgefäße zur Versorgung der Hautbekleidung des großen Nackenkammes durch diese Öffnungen aus- und eintraten und daß dies die wahrscheinlich noch einzige Funktion der rudimentär gewordenen Muskelgruben ist. Die ohne Zweifel kräftigen Temporalmuskeln entsprangen wohl, wie auch Hay (l. c.) annimmt, an der Innenseite des äußeren Schädeldaches, vielleicht reichten nur wenige Muskelbündel noch in die jetzigen Schläfenöffnungen hinein. Die Begrenzung dieser Öffnungen ist die der echten Schläfengruben, nämlich Parietale, Postfrontale und Squamosum. In ihrer Erstreckung sind sie mit der Verlängerung der Squamosa etwas nach hinten gezogen worden.

Eigentümlich ist das Verhalten der Postfrontalia. Sie bilden die Mitte des Schädeldaches an seiner höchsten Stelle, auf ihnen sitzen die Hörner und nach vorne stoßen sie an ein Knochenpaar, das stets als Frontalia bezeichnet worden ist. Beide Postfrontalia berühren sich in der Mittellinie. Sie wölben sich hoch über den Parietalia, einen freien Raum zwischen diesen und sich lassend. Die Postfrontalia bilden einen Teil der Umgrenzung des Oberrandes der Orbita. Wahrscheinlich sind die Hörner, wenn auch jetzt fest mit den Postfrontalia coossifiziert, ursprünglich aufgesetzte epidermale Gebilde. In einem einzigen Fall (Fig. 3 u. 4) glaube ich ein apartes Postorbitale unterscheiden zu können, nämlich bei *Tr. prorsus* No. 1822 der Yale Universität.

Nun erhebt sich die Frage, wie das tief liegende Parietale mit den Frontalia in Kontakt kommt. Als Frontalia ist ja stets das Knochenpaar bezeichnet worden, das an der Oberfläche die Nasalia nach hinten begrenzt. Ein in Washington befindlicher Schädel von *Tr. elatus* Nr. 1201 (Fig. 7) zeigt im Längsschnitt unterhalb dem äußeren Schädeldach einen zweiten Knochenboden, der von der Stelle der (hier fehlenden) Parietalia nach vorne und aufwärts zieht und genau den Hinterrand der Nasalia erreicht. Der Beziehung zu Parietale und Nasale nach müßte man diesen Knochen als Frontale auffassen. Aber was ist dann das an der Oberfläche zwischen

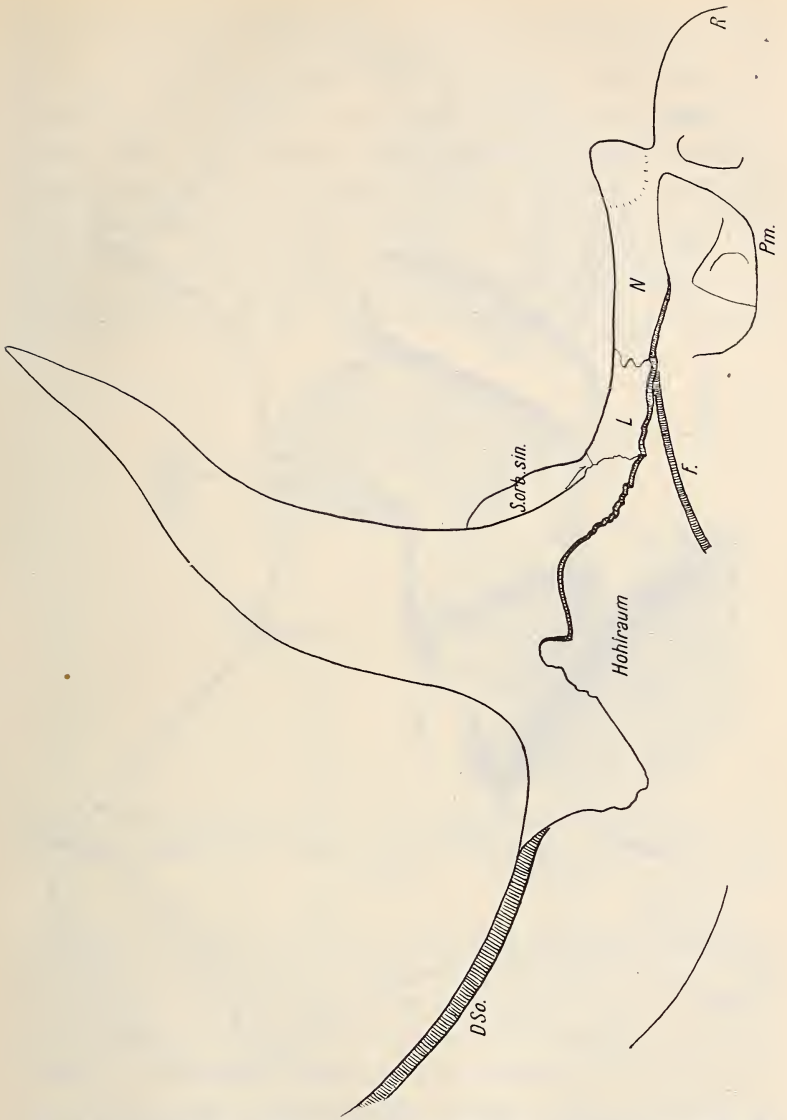


Fig. 7. *Triceratops elatus.* Im U. S. National Museum, Washington, D. C. No. 1201. Stark verkleinert. Natürlicher Längsschnitt durch einen Schädel. Bezeichnungen wie Fig 3. *F.* = Frontale.

Nasale und Postfrontale zu beiden Seiten der Mittellinie befindliche Knochenpaar? Ich halte es für das Lacrymale (= Praefrontale aut.), das wie bei den Schildkröten in die

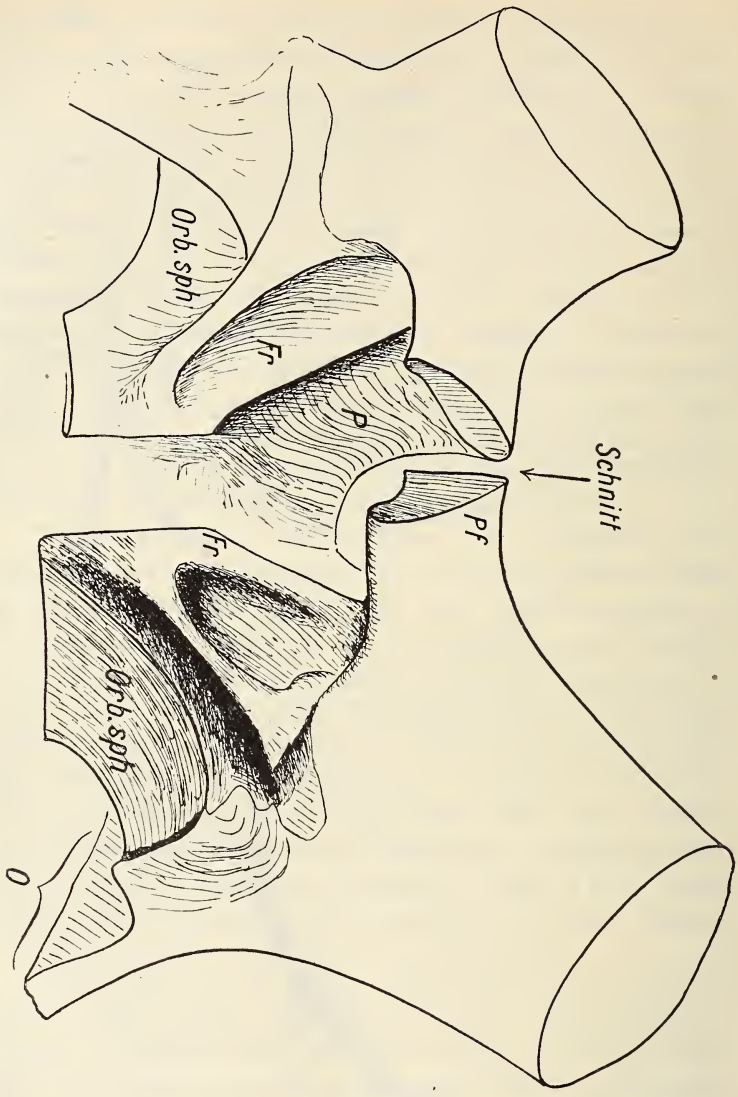


Fig. 8. *Triceratops* sp. Im U. S. National Museum, Washington, D. C. No. 4286. Stark verkleinert. Vorderansicht eines sagittal durchschnittenen Schädeldachteiles. Bezeichnungen wie Fig. 2. *O* = Orbita.

Mittellinie verschoben ist. Dagegen wird aber geltend gemacht werden, daß ja noch zwei andere Knochen am oberen und vorderen Rand der Orbita liegen, die stets Präfrontale

und Lacrymale (d. h. Lacrymale und Adlacrymale nach meiner Gaupp folgenden Bezeichnungsweise) genannt wurden. Daß der untere derselben das Adlacrymale ist, kann nicht bezweifelt werden, da er von Jugale, Maxilla und Nasale begrenzt wird. Den oberen wulstig angeschwollenen derselben aber halte ich für ein Supraorbitale. Auch bei *Stegosaurus* bildet bekanntlich das Supraorbitale den Oberrand der Orbita und drängt das Lacrymale (= Praefrontale aut.) völlig von der Umrandung der Orbita ab. Ein fragmentärer Schädel von *Triceratops* sp. ind. No. 4286 in Washington (Fig. 8) zeigt

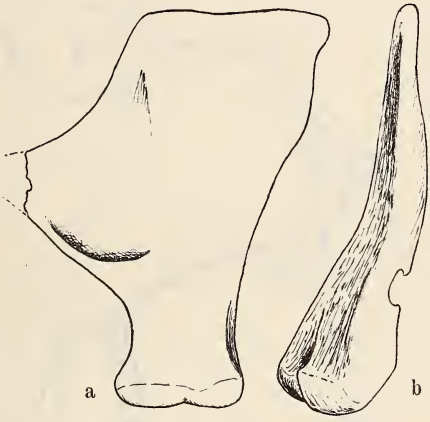
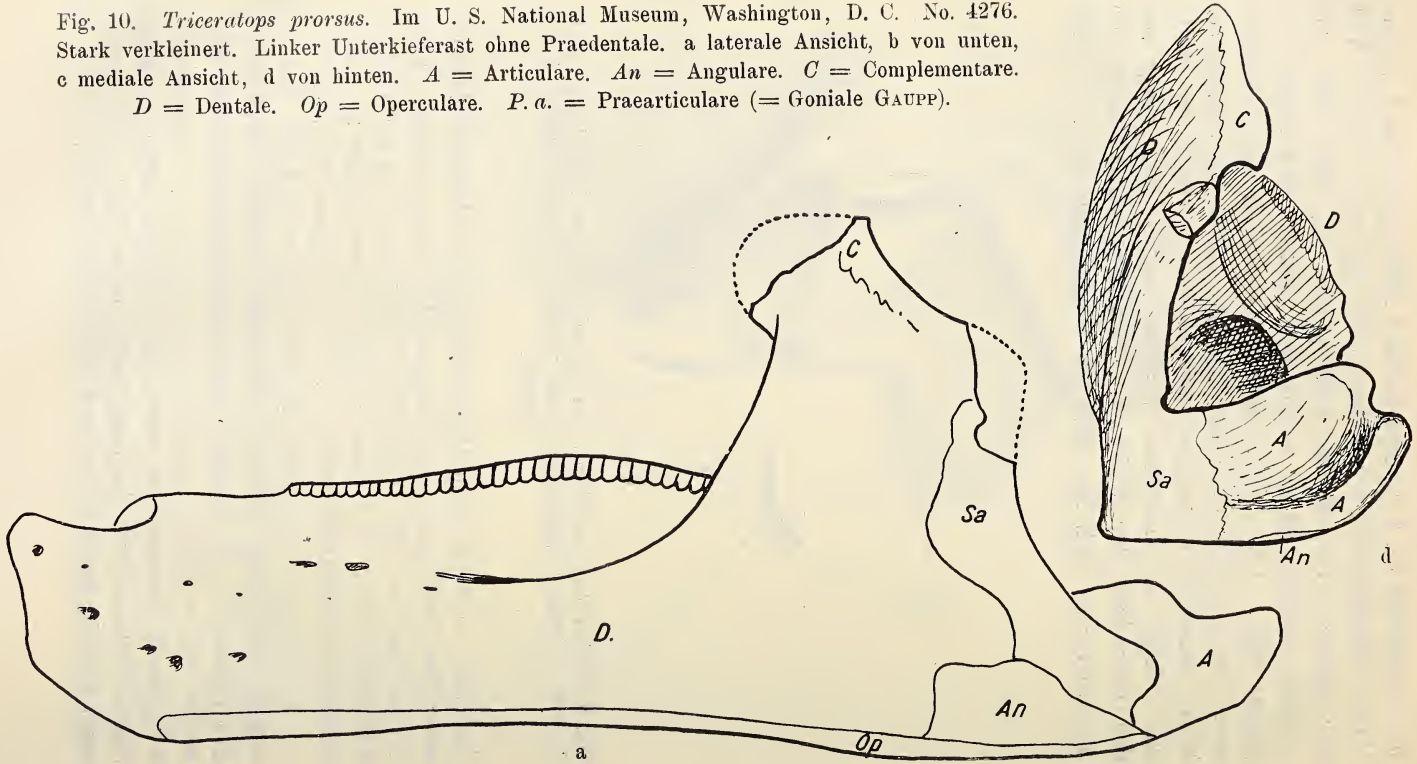


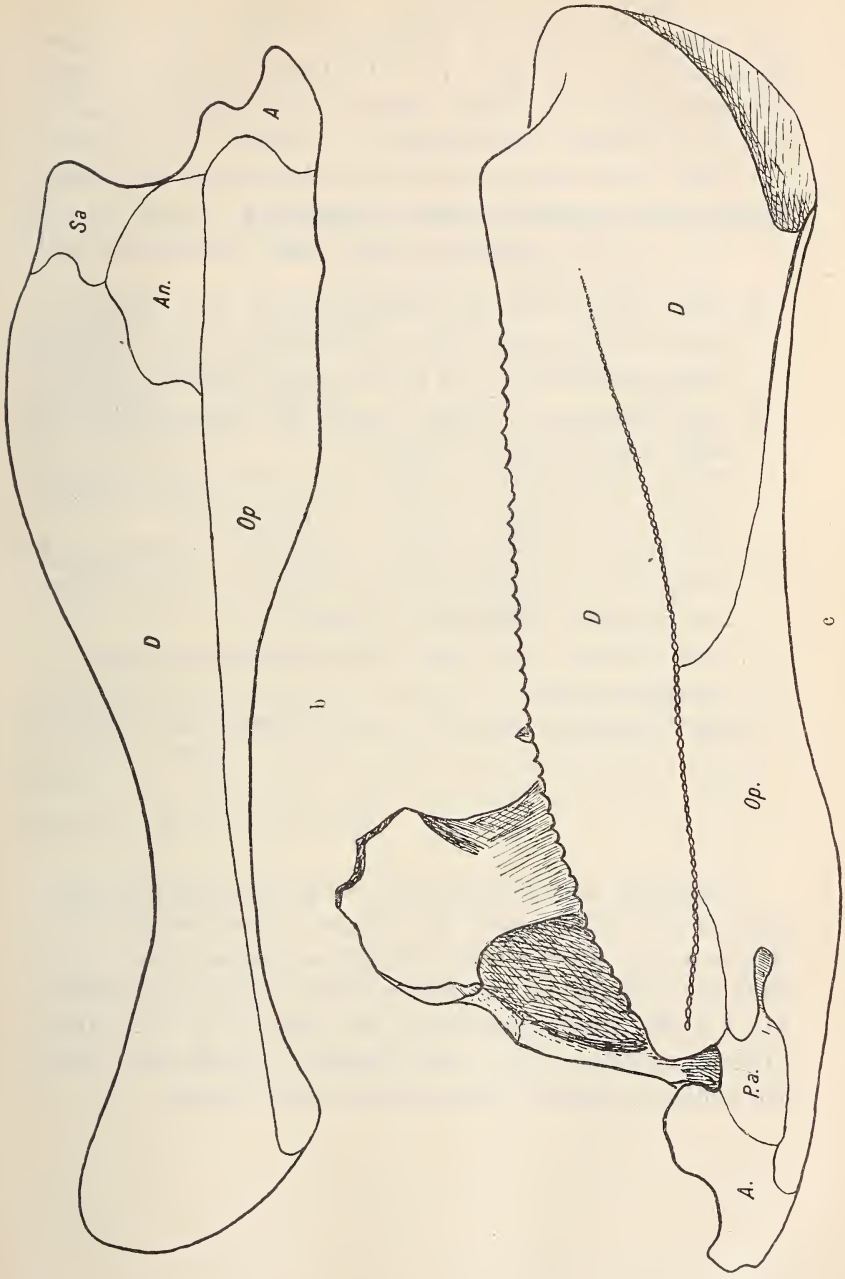
Fig. 9. *Triceratops flabellatus.* Im Peabody Museum, New Haven, Conn. No. 1821. Rechtes Quadratum, stark verkleinert, a von hinten, b von lateral.

Parietale, Frontale und Orbitosphenoid (= Alisphenoid aut.) unter dem Postfrontale und Supraorbitale beider Seiten. Auch *Tr. horridus* No. 1820 in der Yale Universität, dem der vordere Schädelteil fehlt, sind diese Knochen übereinander zu sehen. (Siehe Hatcher, Marsh und Lull: The Ceratopsia. 1907. Fig. 27.)

In der eben genannten Monographie wird p. 23 Fig. 17 darauf aufmerksam gemacht, daß der gerundete Oberrand des Quadratum (Fig. 9) in eine Grube des Squamosum paßt; dies möchte ich nochmals ausdrücklich betonen und bestätigen. Der gerade Oberrand ist zwar ziemlich dünn, aber der Länge nach abgerundet wie die Längshälfte einer Walze und macht somit den Eindruck einer wirklichen Gelenkfläche.

Fig. 10. *Triceratops prorsus.* Im U. S. National Museum, Washington, D. C. No. 4276. Stark verkleinert. Linker Unterkieferast ohne Praedentale. a laterale Ansicht, b von unten, c mediale Ansicht, d von hinten. *A* = Articulare. *An* = Angulare. *C* = Complementare. *D* = Dentale. *Op* = Operculare. *P. a.* = Praearticulare (= Goniale Gaupp).




Sa
An.
A
Op
D
b
D
D
c
Op.
Pa.
A.

An einem sehr vollständigen Unterkiefer (Fig. 10) von *Tr. sulcatus* Nr. 4276 in Washington, den auch Hatcher, Marsh und Lull l. c. 1907, Taf. VI abbilden, konnte ich außer den sämtlichen von diesen Autoren dargestellten Knochen noch ein deutliches Präarticulare (= Goniale Gaupp) finden.

Meine von früheren abweichende Auffassung des Ceratopsidenschädels präzisiert sich in folgendem:

1. Das Foramen magnum ist von den Exoccipitalia und dem Supraoccipitale begrenzt.
2. Der mittlere Teil des Nackenkammes wird nicht von den Parietalia (was schon Hay bestritten hatte), sondern wahrscheinlich von den Dermo-Supraoccipitalia gebildet.
3. Das sogenannte Foramen pineale des Schädeldaches ist kein echtes Foramen pineale.
4. Vor den Postfrontalia liegen an der Oberfläche median nicht die Frontalia, sondern die Lacrymalia.
5. Unterhalb der Postfrontalia liegen die Parietalia und unterhalb der Lacrymalia die Frontalia, auf diese Weise ein doppeltes Schädeldach bildend.
6. Den Oberrand der Orbita bildet das Supraorbitale wie bei *Stegosaurus*.
7. Der Unterkiefer besitzt ein apartes Präarticulare (Goniale).

Nachtrag: Das „Alisphenoid" des Reptilschädels ist nicht homolog dem Alisphenoid der Säuger, darum wurde es in obigem Artikel provisorisch Orbitosphenoid genannt, aber auch diese Homologisierung hat sich als nicht stichhaltig erwiesen, wie ich aus einer Besprechung mit Herrn Prof. E. Gaupp-Freiburg mitteilen kann. Das reptilische „Alisphenoid" sollte neu benannt werden (Laterosphenoid oder ähnlich).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: 1911_2

Autor(en)/Author(s): Huene Friedrich Freiherr von

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntnis des Ceratopsidenschädels. 146-162