

- Fig. 4.** *Haemaphysalis Neumanni* Dö. ♂. Oberseite. Schild vorn tief ausgeschnitten. Randfurche reicht bis zur vorletzten Randkerbe. Die Lappchen ungefähr doppelt so lang wie breit. Punktierung gleichmäßig und regelmäßig. Verg. 12mal.
- Fig. 5.** *Haemaphysalis Neumanni*. ♂. Unterseite. Eine kräftige, nach unten und hinten gerichtete Spitze am 3. Palpenglied. Coxa 1 mit sehr kräftiger, Coxa 2 mit schwacher Spitze am Hinterrande. Unbedeutende Spitzen am distalen Ende der Trochanteren.
- Fig. 6.** *Haemaphysalis Neumanni*. ♂. Mundteile von oben. Am Hinterrande des 3. Palpengliedes ein breiter, flacher Fortsatz. Die Hinterecken des Kragens hakenförmig verlängert. Der Kragen nicht doppelt so breit wie lang. In Fig. 4 erscheint er breiter, weil er dort von hinten nach vorn in der Verkürzung gesehen ist.

Herr **K. v. BARDELEBEN** aus Jena: Über Knochengrenzen am menschlichen Unterkiefer. (Folgt im nächsten Heft.)

Herr **OTTO JAEKEL** sprach: Über die primäre Gliederung des Unterkiefers.

Es scheint mir sehr erfreulich, daß in neuester Zeit wie in den Untersuchungen K. v. BARDELEBENS¹⁾ die Beurteilung des menschlichen Unterkiefers in vorurteilsfreierer Weise als bisher in Angriff genommen wird, da wohl auf diesem Wege ein Vergleich mit den diesbezüglichen Ergebnissen im Bereich der niederen Wirbeltiere ermöglicht werden wird. Die bisherige von der GEGENBAURschen Schule ausgehende Annahme, daß der Unterkiefer der Säugetiere nur das Dentale des Reptilien-Unterkiefers sei, scheint mir wenigstens jede Möglichkeit einer näheren Verständigung und einheitlichen Beurteilung des Unterkiefers auszuschließen.

¹⁾ Seinen diesbezüglichen Ausführungen schlossen sich diese an.

Wäre der Säugetier-Unterkiefer nur das Dentale, d. h. der vordere äußere Deckknochen des Reptilien-Unterkiefers, dessen hinterer Teil aber in seiner knorpeligen Grundlage zu Gehörknöcheln geworden, dann müßte sich das Kiefergelenk bis an die vordere Hälfte des Unterkieferknorpels verschoben haben. Eine solche Verlagerung, die eine Obliteration und gänzlich neue Verwendung der hinteren Hälfte des Unterkiefers ermöglicht hätte, müßte eine zeitweise Außerdienststellung des primären Kiefergelenkes zur Voraussetzung haben. Eine solche wäre denkbar, wenn die Entstehung des Säugetiertypus durch einen tief greifenden Degenerationszustand z. B. eine saugende parasitische Lebensweise vermittelt worden wäre. Zu einer solchen Annahme liegt aber auch nicht ein Schimmer von Wahrscheinlichkeit vor. Im Gegenteil sprechen alle paläontologischen Daten und physiologischen Analogien dafür, daß die Säugetiere aus hoch entwickelten Reptiltypen an der Grenze der paläozoischen Periode hervorgegangen sind. Wenn uns leider die wichtigen hier in Betracht kommenden Übergangsformen infolge ungenügender Präparation ihrer Reste noch sehr unvollständig bekannt sind, so finden wir doch unzweifelhaft an der kritischen Übergangsstelle Formen, die wesentliche Charakterzüge des Säugetier- und Reptilienskelets so vereinigt zeigen,¹⁾ daß man über ihre Zuteilung zu der einen oder der andern Klasse berechtigte Meinungsverschiedenheiten hegen kann. Sind aber aller Wahrscheinlichkeit gemäß die Säugetiere aus Reptilien oder überhaupt höheren Tetrapodentypen hervorgegangen, dann konnten auch ihre frühesten Vorfahren niemals das Kiefergelenk — das wichtigste am normalen Wirbeltierkörper — entbehren, dann muß aber auch der Unterkiefer der niederen Tetrapoden in toto in den der Säugetiere übernommen sein.

Was die primäre Grundlage des Unterkiefers betrifft, die beim Menschen als MECKEL'Scher Knorpel be-

¹⁾ O. JAEKEL: Über den Schädelbau [der Dicynodonten. (Diese Berichte Okt. 1904, pag. 188.)

zeichnet worden ist, so suchte ich diese Frage bei einer Besprechung des Mundbogens von *Acanthodes*,¹⁾ eines der niedersten aber normal gebauten Wirbeltiertypen aus paläozoischer Zeit klarzustellen. Ich zeigte, daß deren „Palatoquatum“, abgesehen von dem vorderen maxillaren Abschnitt in dem hinteren eigentlichen Mundbogen, der an der Postorbitalecke des Schädels gelenkte, zwei getrennte Stücke (a und b) enthielt, und daß der diesen angeschlossene Unterkiefer ebenfalls aus 2 Stücken, einem hinteren (c) und einem vorderen (d) bestand. (Siehe Fig. 1.) Diese vierteilige Gliederung des eigentlichen Mundbogens entsprach genau der vierteiligen Gliederung des Zungenbeinbogens.

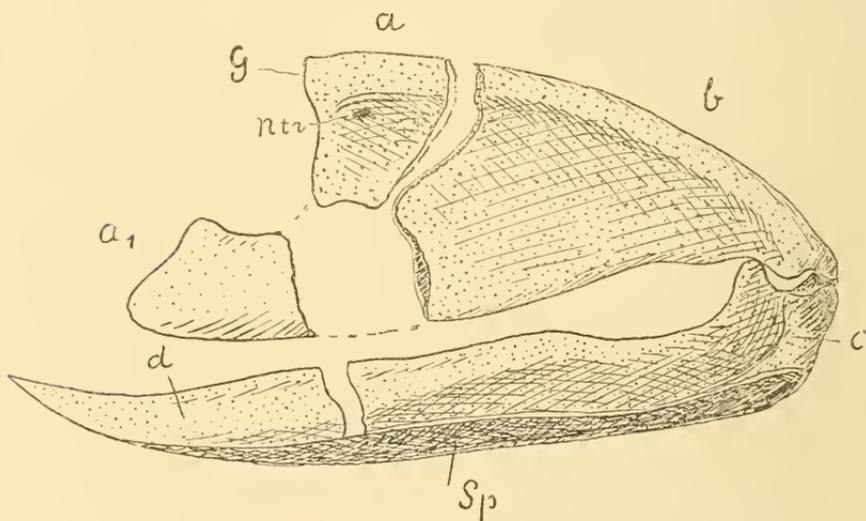


Fig. 1.

Mundskelet von *Acanthodes Bronni* AG. aus dem Perm von Lebach, Saarbrücken. a—d die vier Stücke des primären Mundbogens, a das Supraquadratum mit einem Gelenkknopf an der postorbitalen Schädel-ecke und mit einem Nervenloch, b das Quadratum, c das Articulare, d das Intradentale, a₁ die primäre Maxille. Sp das Spleniale, als einziger Rest des dermalen Kieferskelets.

¹⁾ Verhandl. der Deutschen Zoologischen Gesellschaft. 1899. pag. 249.

der Kiemenbögen sowie des primären Schultergürtels.¹⁾ und ich kann hinzufügen auch der Gliederung des Beckenbogens der primitivsten Tetrapoden.

Da den hier vorliegenden Elementen offenbar eine wesentliche Bedeutung für die Mundbildung der Wirbeltiere zukommt, und eine entsprechende Zweiteilung des MECKELschen Knorpels nach einer mündlichen Mitteilung des Herrn Privatdozent Dr. POLL hier im anatomischen Institut der Universität beobachtet ist, so scheint es mir angebracht, den hier neu vorliegenden Teilen Benennungen nicht länger vorzuenthalten. Ich schlage daher vor, das vordere Stück der Unterkieferanlage (des MECKELschen Knorpels) mit Intradentale (d) zu bezeichnen, während das hintere primäre Stück als Articulare wie bisher zu benennen wäre. Das Stück b der Fig. 1 des Mundbogens ist das Quadrat, das darüber liegende Element a, dessen auch bei lebenden Ganoiden schon Erwähnung getan wurde, möge dann Supraquadratum heißen. Das vordere Stück a der Oberkiefer-Anlage, das dem Maxillare außen und dem Palatinum innen als Grundlage dient, möge kurz Maxille heißen, da ja für den genannten Deckknochen jetzt allgemein der Name Maxillare üblich ist.

Was nun die Beurteilung der Gehörknöchel an betrifft, die als hinterer Teil des MECKELschen Knorpels gedeutet werden und im Zusammenhang mit diesem entstehen sollen, so ist es meines Erachtens schon nach ihrer Lage und Funktion wahrscheinlich, daß sie aus appendiculären Stücken des Visceralskelets hervorgegangen sind, zumal sie schon bei Beginn ihrer Funktion im Ohr nur eine untergeordnete Bedeutung und interarcuale Lage besessen haben dürften. An einem in vieler Hinsicht sehr primitiven paläozoischen Hai, *Pleuraacanthus*, fand ich die in Fig. 2 skizzierten Anhangselemente am Hinterrande des Palatoquadratum. Diese in Gruben des Hinterrandes am Palatoquadratum ansitzenden Radien sind wohl den Spritzlochknorpeln jüngerer Selachier gleichzusetzen, und es könnte sehr

¹⁾ Verhandl. der V. Session des internationalen Zoologen-Congresses zu Berlin 1901 S. 601.

wohl deren morphogenetische Grundlage zur Bildung der Gehörknöchel bei den Tetrapoden Verwendung gefunden haben. Daß diese sich embryologisch in korpligem Zusammenhang mit dem Mundbogen anlegen, erscheint mir morphogenetisch bedeutungslos, da sich benachbarte selbst ganz heterogene Elemente knorplig im Zusammenhange anlegen können. Hierfür bietet auch gerade das klassisch gewordene Palatoquadratum der Haie einen überzeugenden Beleg, wenn man

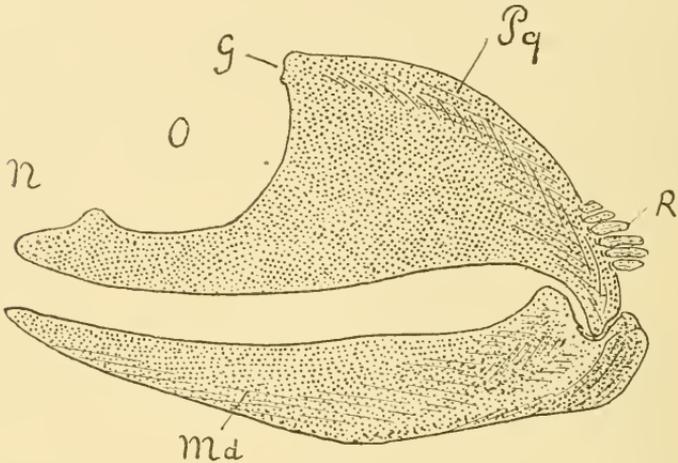


Fig. 2.

Mundskelet von *Pleuracanthus sessilis* aus dem Perm von Lebach bei Saarbrücken. Pq Palatoquadratum, G dessen Gelenkkopf an der Postorbitalecke der Schädelkapsel, R Knorpelradien an dessen Hinterend, Md Mandibel, O Lage der Orbita, N Lage der Nase.

es mit den entsprechenden, selbständig verknöcherten Teilen von *Acanthodes* (Fig. 1) vergleicht. Das ganze Palatoquadratum ist nur ein sekundäres Verschmelzungsprodukt von 3 zwei verschiedenen Bögen angehörigen Elementen und hat daher wesentlich embryologische Bedeutung. Der Knorpel erscheint mir überhaupt in erster Linie eine physiologische Bedeutung für die Ontogenie zu haben, indem er als plastisches Präformationsmaterial den Raum für die Knochenanlagen reserviert und damit auch der Anlage von Muskeln, Nerven und Blutgefäßen die nötigen Stützpunkte schafft.

Die Beurteilung der „Knorpelfische“, des Primordialcraniums und vieler anderer entwicklungsgeschichtlichen Probleme werden einer sachlichen Klärung erst dann näher rücken, wenn man knorpelige Bildungsformen nicht nur mit dem Auge des Anatomen, sondern auch physiologisch im Rahmen seiner vorübergehenden Funktionen betrachten wird.

Es wird, wie ich vermute, mit solchen Grundlagen der modernen Morphologie wohl ähnlich gelien wie mit dem biogenetischen sogenannten Grundgesetz, an dem sicherlich ein guter Kern berechtigt und physiologisch verständlich ist, das seinen spezifischen Ruhm aber wohl dem Umstande verdankt, daß man mit der ontogenetischen Stufenfolge phylogenetische Reihen zur Deckung brachte, die im Grunde auf dieselbe ontogenetische Stufenfolge basiert waren und nur durch deren Widerschein Glanz erhielten.

Weil der Knorpel in Jugendstadien auftritt und dem höher differenzierten Knochen vorangeht, sind die Fische, die dauernd in diesem Knorpelstadium bleiben, primitive Formen. Und weil diese Knorpelfische so primitiv sind, so bestätigen sie — wenigstens in diesem *circulus vitiosus* — die primitive Bedeutung des Knorpels! Die übliche Nichtachtung der Paläontologie seitens der Embryologen und Anatomen beruht wohl z. T. darauf, daß die historischen Daten die bisherigen Anschauungen nicht bestätigen.

Die sogen. sekundären Beleg- oder Deckknochen des Unterkiefers sind zwar außerordentlich verschieden entwickelt, wie schon ein Blick auf nachstehende Figuren 4 bis 12 lehrt, lassen sich aber doch im Bereich aller von mir daraufhin untersuchter Wirbeltiere auf ein einfaches Schema (Fig. 3) zurückführen.

Da sich auf der primären Grundlage eines Knorpellements wenigstens als konstantes Element meist ein Deckknochen abspaltet, wo das Element die äußere Haut berührt, und die visceralen Elemente des Mundskelets die Haut auch in der Mundhöhle berühren, so zeigen sich an ihnen meist zwei Deckknochen entwickelt, von denen der

eine außen in der Gesichtsfäche, der andere innen im Munde gelegen ist. Alle diese konnten wenigstens ursprünglich zur Zahnbildung benutzt werden. Diese doppelseitige Abspaltung von Deckknochen scheint mir nun auch am Unterkiefer vorzuliegen, derart, daß ursprünglich

das Dentale und	}	dem vorderen Stück d anliegen
das Spleniale		
das Supraangulare	}	dem hinteren Stück c zugehören,
das Angulare		

wobei das Dentale und das Supraangulare die Außenfläche, das Spleniale und Angulare die Innenfläche des MECKELschen Knorpels einnehmen. Dabei ist das Angulare und zwar anscheinend durch eine Drehung des Unterkiefers in seiner Längsachse nach außen gedrückt, sodaß es normal

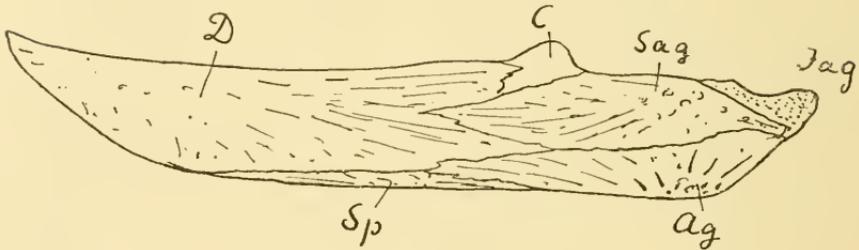


Fig. 3.

Schematische Darstellung der Deckknochen an der Außenseite des Unterkiefers, wie sie sich bei Stegocephalen zeigen. D Dentale, Sp Spleniale, C Complementäre, Sag Supraangulare, Ag Angulare, Jag Interangulare des MECKERSchen Knorpels, punktiert um die Zugehörigkeit zum Innenskelet anzuzeigen.

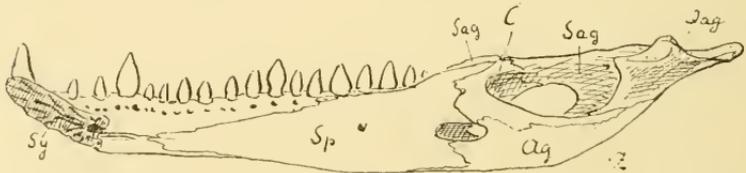


Fig. 4.

Innenfläche des Unterkiefers von Alligator, Buchstaben wie oben und Sy Symphyse, Z vordere Knochengrenze des Articulare, von dem aus sich eine Rinne nach vorn fortsetzt und einen vorderen Teil des MECKELschen Knorpels aufnahm.

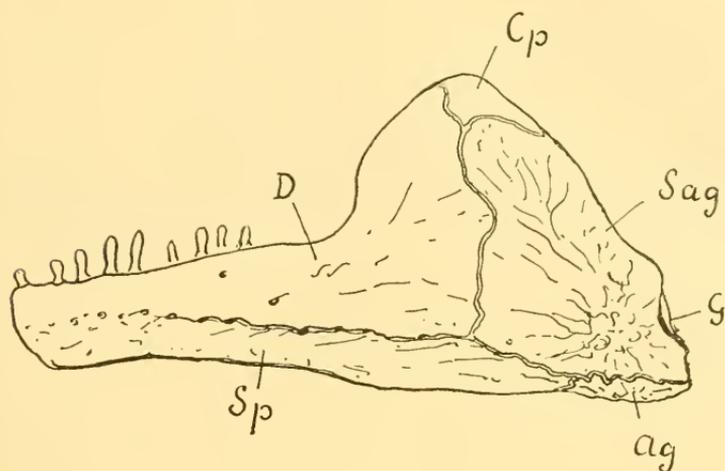


Fig. 5.

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

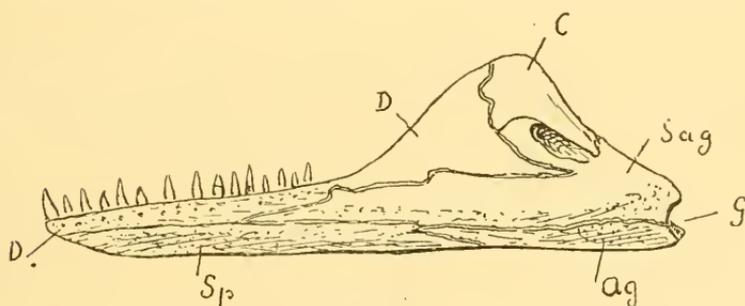


Fig. 6.

Dieselbe Ansicht eines *Eugnathus* aus dem oberen Jura von Solenhofen etwas vergrößert.

die hintere untere Ecke (angulus) des Unterkiefers bildet. Während das Spleniale z. B. bei Ganoiden (Fig. 5 und 6) weit nach außen herumgreift, ist es bei Reptilien meist auf die Innenfläche des Unterkiefers beschränkt. Bei Stegocephalen scheint es zwischen diesen Extremen eine Mittelstellung einzunehmen (vergl. Fig. 3). Bei vielen Reptilien verschiebt es sich weit nach rückwärts, sodaß es bis an die untere hintere Ecke des Unterkiefers reicht und das Angulare dort bei Seite schiebt (Fig. 11 und 12):

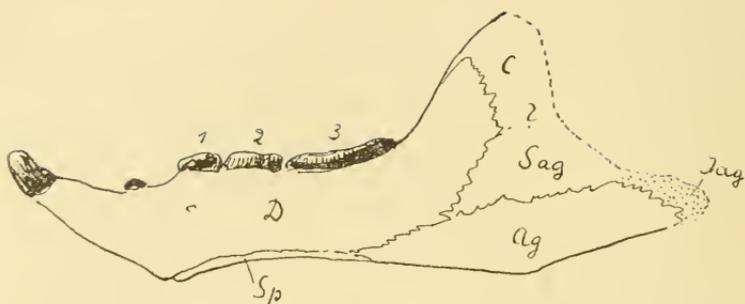


Fig. 7. Placodus.

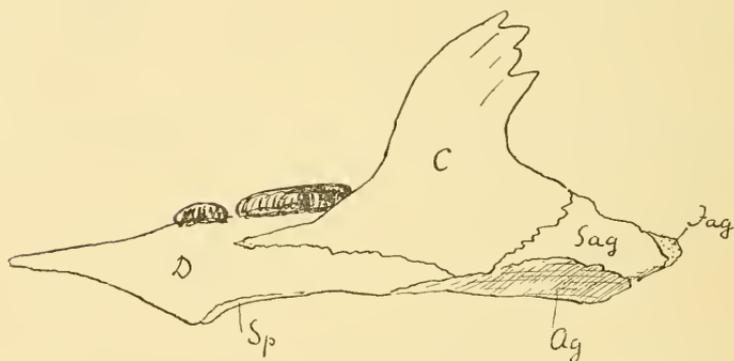


Fig. 9 Placochelys.

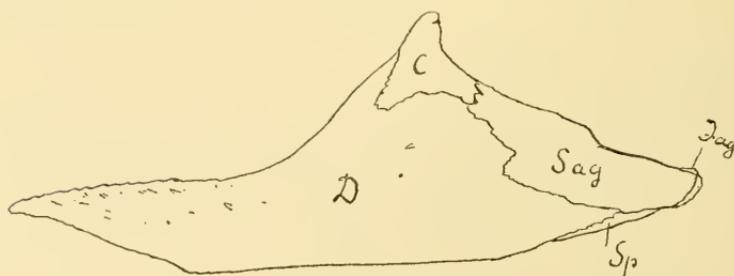


Fig. 11. Trionyx.

Außenseiten.

D Dentale. Sp Spleniale, C Complementare, Sag Supraangulare.

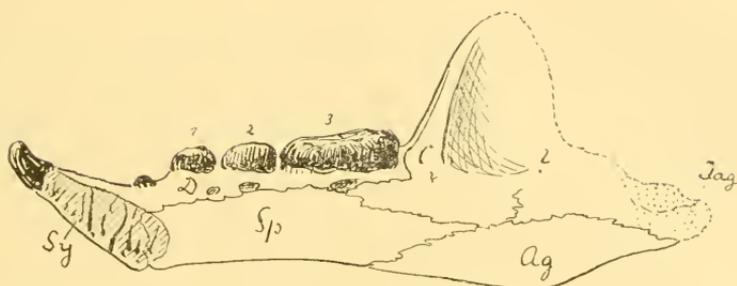


Fig. 8. Placodus.

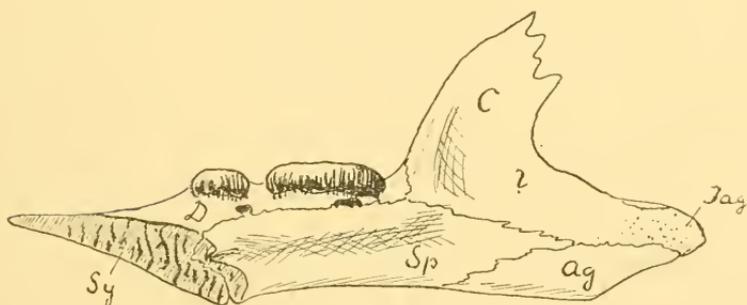


Fig. 10. Placochelys.

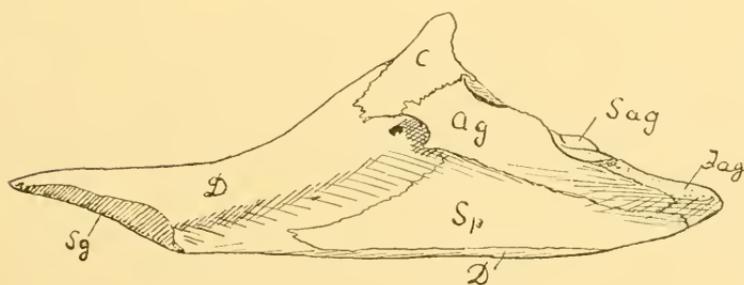


Fig. 12. Trionyx.

Innenseiten.

Ag Angulare, Iag Articulare. Sy Symphyse.

Das Spleniale von *Acanthodes*, das nach Reduktion der Deckknochen am Skelet dieses jüngsten und niedersten Vertreters der *Acanthodier*-Reihe am Unterkiefer allein übrig geblieben ist, erscheint zunächst so auffallend, daß ihm äußerst sanguinische Deutungen gegeben wurden. Es erklärt sich aber als Rest des mandibularen Dermal skelets, wenn man ihm als Stütze der zerlegten Unterkieferelemente c und d seine besondere Funktion zuerkennt.

Das Supraangulare (Sag) ist der äußere, über dem Angulare gelegene Deckknochen der hinteren Hälfte des primären Unterkiefers, die ich als Articulare bezeichnet habe. Es ist ein verhältnismäßig indifferentes und deshalb in seiner Ausdehnung ziemlich konstantes Element, das höchstens bei stärkerer Ausdehnung des Kronfortsatzes größere funktionelle Bedeutung erlangt.

Das Angulare zeigt bei Stegocephalen eine normale Ausdehnung am Angulus des Unterkiefers (Fig. 3), ist aber bei Ganoiden sehr reduziert (Fig. 5 und 6), während es bei Reptilien oft stattliche Größe erreicht (Fig. 7—13). Bei Schildkröten (Fig. 11—12) ist es durch die caudane Ausdehnung des Spleniale auf seine ursprüngliche Position an der Innenfläche des Unterkiefers zurückgedrängt (Fig. 12).

Zu diesen 6, den zwei vorderen und zwei hinteren Deckknochen und den zwei inneren chondrogenen Knochen, tritt in der Regel als siebentes Element hinzu das Complementare, das an der Bildung des Kronfortsatzes am meisten beteiligt ist. (Fig. 5—12.) Die Deutung, die wir den vorher besprochenen Elementen des Unterkiefers geben konnten, versagt bei diesem Complementare vollständig; es läßt keine morphogenetische Beziehung zu den primären oder sekundären Elementen des Unterkiefers erkennen. Es zeigt im Gegenteil eine große Inkonstanz in seinen Lagebeziehungen, die sonst viel konstanter sind als die Form der Knochen. Es liegt bald obenauf am Kronfortsatz (Fig. 7 und 11), bald greift es außen am Unterkiefer herab (Fig. 9), bald liegt es wieder an dessen Innenfläche. Fig. 4 und 6 ist es mit seiner Längsachse nach hinten gewandt, Fig. 12 nach vorn, und in vielen Fällen hat man

den Eindruck, daß es dem Unterkieferknochen nur lose aufgelagert wäre. Das tritt besonders deutlich bei Mosa-sauriern hervor, von denen ich die betreffende Stelle an einem Exemplar von *Platecarpus* (Orig. Mus. Berlin) beobachtet habe (Fig. 13). Dazu kommt, daß gelegentlich

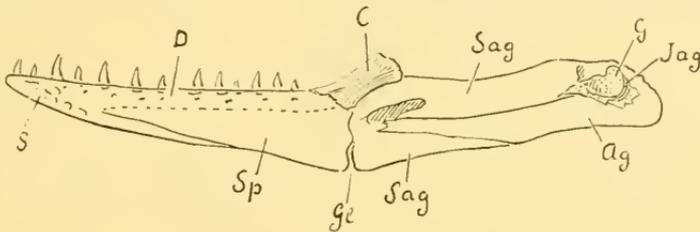


Fig. 13.

Unterkiefer eines *Platecarpus* aus der oberen Kreideformation von Kansas. Innenseite mit dem lose angelagerten Complementare C und der Bengeverbindung (Gl) zwischen dem vorderen (d) und dem hinteren (e) Abschnitt des Unterkiefers. Stark verkleinert.

und anscheinend ohne Regel an Stelle des einfachen Complementare zwei derartige Stücke erscheinen, wie schon GEORG BAUR an Schildkröten gezeigt hat.

Aus alledem habe ich die Überzeugung gewonnen, daß das Complementare ursprünglich garnicht in den Verband des Unterkiefers gehört, sondern demselben von außen zugetreten ist. Für diese Auffassung läßt sich nun ohne Schwierigkeit die Präexistenz der Labialia als Reste eines dort reduzierten präozalen Mundbogens ins Feld führen. Diese Labialia erhielten sich bei degenerierten Formen, die ihren Mund nicht weit aufrissen in den Mundwinkeln. Diesen Formen fehlt der charakteristische Kronfortsatz am Unterkiefer, und ich halte es nicht für unwahrscheinlich, daß dessen oberstes Stück, das Complementare dem bei *Chimaera* ganz ähnlich geformten und gleich gelagerten Lippenknorpel homolog ist. Auch die erwähnte gelegentliche Existenz zweier Complementaria würde dabei leicht erklärlich sein, da sich derselbe Wechsel in der Ausbildung der Labialia zeigt. Hier könnte wohl eine embryologische Untersuchung bald Klarheit schaffen.

Die von Herrn Prof. v. BARDELEBEN am menschlichen und Säugetier-Unterkiefer beobachteten Knochengrenzen

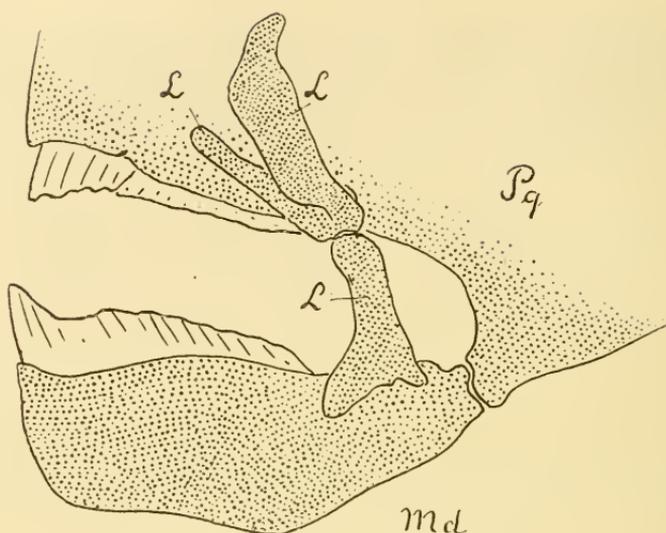


Fig. 14.

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

werden sich, wie mir scheint, auf das oben skizzierte Schema der Deckknochenanlage zurückführen lassen, wenn sich auch bei der weiten Kluft, die zwischen den lebenden Säugetieren und den übrigen Tetrapoden liegt, große Vorsicht bei der morphologischen Deutung der unterscheidbaren Teile empfehlen wird. Eine Sonderstellung scheint das „Mentale“ BARDELEBENS zu beanspruchen, das als unpaarer oder paariger Knochen der Symphyse eingeschaltet oder vorgelagert ist. Es kommen verschiedentlich bei Reptilien und Fischen solche prämandibularen oder mentalen Gebilde vor, aber sie sind meines Erachtens selbständig entstanden und durch verschiedene Ursachen hervorgerufen, wie die Prämandibel der „prädentalen“ Dinosaurier, oder die Abschnürung des Symphysenteiles am Unterkiefer von *Aspidochynchus*. Nur dadurch stimmen sie offenbar unter einander und mit dem Mentale der Säugetiere überein, daß sie nicht etwa das vordere Stück d des primären Unterkiefers repräsentieren, sondern nur dessen vorderem Ende en'nommen sind.

Die nächstliegende, auch von Herrn v. BARDELEBEN zuerst angenommene Deutung, daß das Mentale eine Copula des Mundbogens sei, erweckt natürlich zunächst den Widerspruch, daß gerade bei den höchsten Wirbeltieren ein Element erhalten sein soll, das bei den niederen Wirbeltieren nahezu fehlt und sicher bei ihnen nirgends morphogenetische Bedeutung erlangt hat. Für das Befremdliche dieser Annahme könnte sich aber doch eine Erklärung daraus ergeben, daß bei den Säugetieren die Bildung physiologisch selbständiger Schneidezähne eingetreten ist, die überdies oben in dem Zwischenkiefer (Prämaxillen oder Intermaxillen) eine morphogenetisch selbständige Grundlage besitzen. Ich könnte mir nun nach Analogie ähnlicher Umbildungen vorstellen, daß die bei Säugetieren im Oberkiefer physiologisch und morphologisch begründete Selbstständigkeit des vordersten Gebißteiles auf den vordersten Teil des Unterkiefers eine formende Einwirkung erlangt habe. Daß dann längst bei Seite gelegte Erbstücke, in diesem Falle die Copula als Requisite gelegentlich wieder aus dem Familienschränk hervorgeholt werden, ist eine auch sonst zu beobachtende Erscheinung.¹⁾ Die Inkonstanz dieser mentalen Stücke in Lage, Zahl und Ausdehnung würde bei dieser Auffassung eine besondere Erklärung nicht mehr bedürfen. Die Tatsache aber, daß dieses Mentale im Falle eines langen Diastema vor den Backzähnen außer der Region der Schneidezähne gelegentlich noch die Eckzähne umfaßt, spräche direkt für eine physiologische Neubildung in obigem Sinne.

¹⁾ O. JAEKEL: Über verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung. Verhandl. des V. internationalen Zoologen-Kongresses. Berlin 1901 p. 22—34.

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: 1905

Band/Volume: [1905](#)

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

Artikel/Article: [Über die primäre Gliederung des Unterkiefers. 134-147](#)