

*Herrn Prof. Krüger  
mit bestem  
v. Vorp.*

# Über den Bau des Schädels

Von

Otto Jaekel

Mit 8 Abbildungen



Separatdruck aus:

Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft  
auf der 27. Versammlung in Greifswald  
vom 10.—13. Mai 1913



Jena  
Gustav Fischer  
1913

*abudl  
S. 1129  
67. 51  
110*



# Über den Bau des Schädels

Von.

Otto Jaekel

Mit 8 Abbildungen

---

Separatabdruck aus:  
Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft  
auf der 27. Versammlung in Greifswald  
vom 10.—13. Mai 1913



**Jena**  
Gustav Fischer  
1913



S. 388.

## Ueber den Bau des Schädels.

Mit 8 Abbildungen.

Trotzdem gerade in den letzten Jahren eine Reihe äußerst gründlicher anatomischer Untersuchungen über den Bau des Schädels sowohl der Säugetiere wie auch einzelner Reptilgruppen veröffentlicht wurden, sind die größeren Probleme der Schädelbildung ihrer Lösung scheinbar nicht näher geführt und die Gegensätze in prinzipiellen Auffassungen nur verschärft worden. Ich glaube, daß die vorläufig geringe Fruchtbarkeit so eifriger Arbeit in erster Linie darauf zurückzuführen ist, daß sich die vergleichenden Studien nur auf einen Teil der maßgebenden Tatsachen stützen, daß vor allem das paläontologische Material im günstigsten Falle aus der Literatur herausgezogen wird, wie dies wenigstens von FUCHS in anerkennenswerter Bemühung geschehen ist, oft genug aber unberücksichtigt bleibt. Am weitesten ist hierin GAUPP gegangen, der geradezu eine „Neontologie“ kreierte, um seiner Entfernung von der Paläontologie den Schein eines Rechtes zu geben — und dies ein Jahrhundert nach CUVIER, der die natürliche Verbindung der vergleichenden Anatomie mit der Paläontologie schon so klargelegt hatte, daß mindestens in der Skelettkunde der Wirbeltiere der engste Konnex beider Gebiete selbstverständlich erscheinen sollte. Jedenfalls möchte ich die günstige Gelegenheit nicht ungenützt lassen, in das große Gebiet der Schädelforschung wenigstens einige Ergebnisse paläontologischer Forschung einzufügen und mit ihnen einen Versuch gegenseitigen Ausgleiches von Kenntnissen zu machen.

Ich habe mich, wie auch die Auswahl der vorgelegten Objekte dartun mag, bemüht, das ganze Gebiet der Wirbeltiere zu umfassen, also nicht nur die lebenden und fossilen gleichwertig nebeneinander zu stellen, sondern auch neben den Klassen der Tetrapoden die Fische vollauf in Vergleich zu ziehen. Ich habe mich aber dabei allmählich frei gemacht von dem meines Erachtens unberechtigten Vorurteil, daß die Fische als die niederen Wirbeltiere auch die Vorfahren der höheren Typen seien. Die Gründe, in dieser Hinsicht vorsichtiger als bisher zu verfahren, haben sich fortgesetzt gemehrt. Andererseits

möchte ich nicht den Eindruck erwecken, als ob ich Skelettbildungen weil sie vielleicht 50 oder 100 Millionen Jahre alt sind, auch primitiv sein müßten. Wir müssen uns immer darüber im klaren sein, daß Skelettbildungen nicht der Anfang, sondern meist den Abschluß formbildender Entwicklungsprozesse bedeuten. Nur die ontogenetische Rekreation bringt noch die Möglichkeit weiterer Aenderungen dieses Endzustandes in der Form einzelner Zurechtschiebungen innerhalb des Skelettgebäudes.

Das paläontologische Material ist lange Zeit nur dazu benützt worden, herrschende Anschauungen in der vergleichenden Anatomie

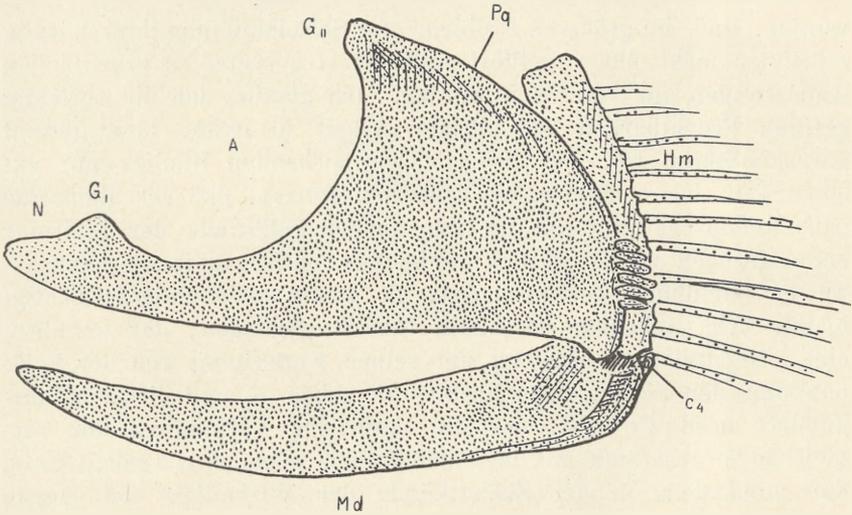


Fig. 1. Mundskelett eines paläozoischen Haißisches (*Pleuracanthus sessilis* JORD. sp.) mit einheitlichem Palatoquadratum und Unterkiefer (*Md*) mit rudimentären Radien am Palatoquadratum und Kiemendeckelstrahlen am Hyomandibulare (*Hm*).

und Entwicklungslehre zu stützen, indem man einzelne Tatsachen, die hierzu geeignet scheinen, aus der Fülle herausgriff, statt die historischen Dokumente zunächst für sich allein reden zu lassen und dann an ihrer Hand die auf embryologischen Schlußfolgerungen basierten Hypothesen kritisch zu prüfen. Wenn wir jetzt den dokumentarischen Wert unserer historischen Fakten höher bewerten und unbefangener an ihre entwicklungsgeschichtliche Beurteilung herantreten, so scheinen sie mir namentlich in folgenden Punkten eine grundsätzliche Aenderung unserer Auffassung des Schädelbaues zu rechtfertigen.

### 1. Die Beurteilung des Knorpels.

Das Verhältnis des Knorpels zum Knochen ist aus der embryologischen Beziehung beider Gewebsformen ohne weiteres in Stammesgeschichte umgesetzt worden, indem man die knorpelige Anlage einer Skelettbildung als deren Urzustand annahm und Wirbeltier-typen deshalb für ursprünglicher hielt, weil in ihrem Skelettbau der juvenile Knorpel persistierte. So wurden einerseits das „Primordialcranium“ und andererseits Ausbildungszustände im Kopfskelett von Cyclostomen, Selachiern, Dipnoern und Amphibien für primitiv gehalten, weil man ihre knorpeltragenden Besitzer für Stammformen der knochentragenden ansah.

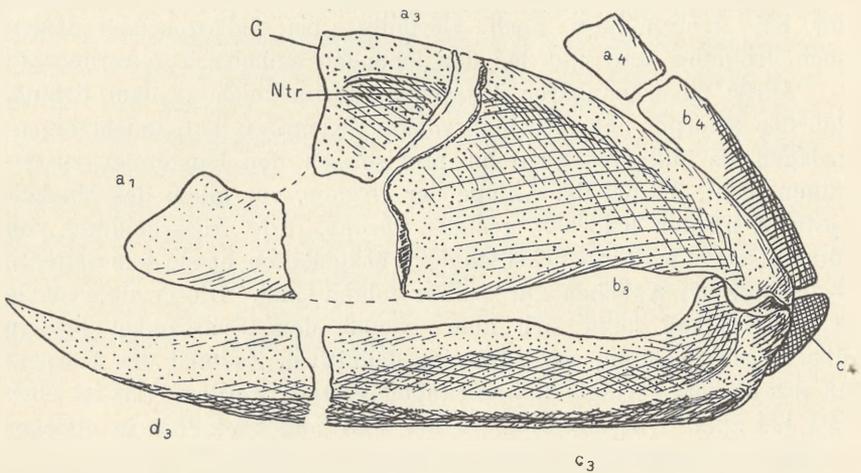


Fig. 2. Dieselben Mundbögen wie in Fig. 1 in ihren primären Bestandteilen von *Acanthodes Bronni* AG. aus dem unteren Perm von Lebach.  $a_1$  (irrtümlich statt  $a_2$ ) das maxillare oder palatinale Stück des „Palatoquadratum“,  $a_3$  dessen oberes,  $b_2$  dessen zweites Stück (Quadratum),  $c_3$  und  $d_3$  die beiden unteren Stücke des primären Augen- oder Mandibularbogens,  $a_4$  und  $b_4$  die Komponenten des „Hyomandibulare“ als obere Stücke des Zungenbein- oder Hyoidbogens,  $c_4$  dessen drittes Stück, dem Ceratobranchiale der Kiemenbögen entsprechend.

Die Unhaltbarkeit dieser Auffassungen glaube ich schon seit längerer Zeit erwiesen zu haben, aber meine diesbezüglichen Hinweise standen — vereinzelt, wie sie geäußert wurden — mit den herrschenden Schulansichten in zu krassem Widerspruch, als daß sie sich in das zusammenhängende System anatomischer Auffassungen einfügen ließen.

An dem Kieferapparat der sehr alten Acanthodier zeigte ich, daß das Palatoquadratum der Haie kein primäres Gebilde sein kann, da es in niederen Zuständen aus drei Stücken besteht,

von denen zwei dem Unterkieferbogen angehören und der vordere palatinale oder maxillare Abschnitt einem prämandibularen Bogen angehört. Sonach war dieses in Knorpelzustand einheitliche Gebilde ein sekundäres Verschmelzungsprodukt nicht nur mehrerer, sondern heterogener Skelettelemente (Fig. 2). Innerhalb verschiedener Abteilungen von Fischen ließ sich eine stammesgeschichtlich fortschreitende Erhaltung von Knorpel im erwachsenen Zustande nachweisen, so bei Dipnoern, Stören, Acanthodiern und vor allem bei Cyclostomen, deren Skelettbildungen im Devon, Karbon und Perm noch auf einer wesentlich höheren Ausbildungsstufe standen. Mit dieser Persistenz des Knorpelzustandes hörte die Gliederung in einzelnen Skeletteilen auf, so z. B. in dem Schulterbogen der Haie, der bei Acanthodiern noch vierteilig, bei paläozoischen Haien noch dreiteilig war und bei den lebenden einheitlich geworden ist.

Diese unverkennbaren Tatsachen führten mich zu dem Schluß, daß der Knorpel nur eine embryonale Bedeutung hat, indem er sozusagen als billigeres Surrogat provisorisch den Leistungen zu genügen sucht, die bei der Anlage der Organe, vor allem des Muskel-systems, an den Knochen gestellt werden. Die Ausscheidung von Mineralsalzen wird möglichst lange zurückgehalten, da sie dem weiteren Wachstum der Knochen nur schwer folgen kann. Dieser embryonale Knorpelzustand kann sich aber gemäß dem Sparsamkeitsprinzip überall da erhalten, wo auch im definitiven Zustand des Körpers an das Skelett geringe Anforderungen gestellt werden. Das ist eben fast bei allen Wasserbewohnern der Fall und beeinflusst in gleicher Weise die Formenreihen der Tetrapoden wie der Fische.

Hat aber der Knorpel primär den Zweck, den Raum für die spätere Knochenanlage im Embryo zu reservieren, und wird er damit seiner phylogenetischen Bedeutung entkleidet<sup>1)</sup>, so entsteht die

1) Diese Auffassung des Knorpels habe ich 1901 auf dem internationalen Zoologen-Kongreß auf Grund eines Teiles der obigen Belege klar zum Ausdruck gebracht und auf ihre prinzipielle Bedeutung für die vergleichende Anatomie hingewiesen. GAUPP hat diese Auffassung dann fast mit denselben Worten auf dem Anatomenkongreß in Rostock 1907 vertreten, sich aber trotz sofortigen Hinweises meinerseits — wir standen schon vorher in regem Schriftenaustausch — nur veranlaßt gesehen, auf meine Priorität in einer Fußnote in einer so sonderbaren Weise einzugehen, daß ich gegen eine derartige Wahrung wissenschaftlicher Rechte ganz entschiedene Verwahrung einlegen muß. 1911 hat dann auch v. EBNER auf der Anatomenversammlung in Leipzig in seiner Begrüßungsansprache die weittragende Bedeutung dieser neuen Beurteilung des Knorpels betont.

Frage, welche Bildung stammesgeschichtlich dem Knochen voranging. Das kann, meine ich, nur Bindegewebe gewesen sein, soweit nicht eine Verschiebung dermalen Knochenanlagen ins Innere eintrat. Hierauf komme ich im nächsten Kapitel zurück, möchte aber hervorheben, daß mir Herr Prof. STIEDA nach meinem Vortrage bemerkte, daß er die bindegewebige Entstehung des Knochens gelegentlich schon früher betont habe.

Analog dem Knorpel verhält sich stammesgeschichtlich auch die ihm ganz heterogene Chorda, die von dem Axenskelett gewissermaßen provisorisch herangezogen wird, um seinen metameren Elementen einen basalen Stützpunkt zu bieten. Sie wird bei vorschreitender Ausbildung des Axenskelettes durch die ursprünglich diskreten Urwirbelanlagen verdrängt, die zu je zwei zu den definitiven Wirbelkörpern verwachsen. Bei rückschreitender Entwicklung aber dominiert die provisorische Chorda, die ja embryologisch als eine dorsale Falte des durchlaufenden Urdarmes erwiesen ist und daher auch an der vertebralen Metamerie keinen Anteil nahm.

Für unser Problem kommt hierbei in Betracht, daß die Chorda auch erst sekundär in die Schädelbasis eingedrungen zu sein scheint. Bei einem karbonischen Miosaurier fand ich sie am Hinterhauptcondylus ganz spitz endigend, obwohl sie im Bereich der Wirbelsäule bedeutenden Raum einnahm.

## 2. Außen- und Innenskelett.

Ein zweiter Punkt, der von grundsätzlicher Bedeutung für die Beurteilung der Skelettbildungen des Schädels sein dürfte, ist das gegenseitige Verhältnis des Haut- und Innenskelettes. Die Kennzeichnung des letzteren durch die knorpelige Anlage schien dadurch stammesgeschichtlich gerechtfertigt, weil verschiedene innerhalb der Haut gelegene Knochen, die nicht knorpelig präformiert werden, nachweislich aus dem Hautskelett stammen. Darin liegt aber kein Beweis dagegen, daß andere Skelettstücke, die knorpelig präformiert werden, nicht in phyletisch älterer Zeit ins Innere des Körpers wanderten und nun dort knorpelig vorgebildet werden. Die physiologische Bedeutung dieser Präformation ist ja, wie wir sahen, leicht verständlich. Es wird durch sie den Muskeln, Gefäßen und Nerven ein skeletogener Stützpunkt für ihre Anlage geboten, ohne daß der Körper genötigt ist, mineralisch erhärtete Knochengewebe bei deren Wachstum immer wieder aufzulösen. Die Notwendigkeit zu einer solchen Knorpelanlage würde danach gegeben sein, sobald sich

Muskeln, Bänder oder Gefäße innere Stützpunkte an solchen nach innen geschobenen Skeletteilen suchen.

Aus dieser Inkonsequenz der bisherigen Schlußfolgerung hinsichtlich der Knorpelanlage als Kriterium für inneres oder äußeres Skelett ergab sich schon lange ein Streit über die Auffassung der Clavicula, die knorpelig präformiert wird und doch dem Hautskelett entstammt. Darüber, daß sie wirklich ein echter Hautknochen war, ließ ihre Ausbildung bei den meist paläozoischen Hemispondylen und Miosauriern längst nicht mehr im Zweifel. Die grubige Skulptur ihrer Außenfläche, die glatte, keinerlei Knorpelansatz verratende Innenfläche lassen hierüber nicht im unklaren.

Eine Verschiebung dermalen Skeletteile in das Innere des Körpers ergibt sich unmittelbar aus nachstehender Zusammenstellung verschiedener Wirbel und Rippenformen (Fig. 3). Nicht der Dornfortsatz bildet einen Auswuchs der oberen Bögen, sondern die oberen oder das Paar oberer skulpturierter Platten bilden den morphogenetisch ältesten und primären Teil der oberen Bögen, und diese letzteren, soweit sie nach unten reichen, sind absteigende, das Neuralrohr umfassende Fortsätze der Dorsalplatten. Die sogenannten Costalia der Schildkröten sind nicht sekundär aufgelagerte Neubildungen der Haut, sondern sind die primären Teile der Rippen, die sich zuerst mit ihrem Kopf am Wirbel, dann auch mit ihrem übrigen Bogenstück immer tiefer in den Körper einsenken bzw. durch die Intercostalmuskulatur eingezogen werden.

Ähnliche Verhältnisse liegen auch bei Schädelknochen vor. FUCHS<sup>1)</sup> hat sehr klar gezeigt, wie das Squamosum sich als periphere Dermalplatte anlegt und dann einen Fortsatz nach innen sendet, der sich mit einem entsprechenden inneren Fortsatz der Parietalia verbindet. Solche innere Fortsätze habe ich übrigens, wie ich zu FUCHS l. c. p. 125 bemerken möchte, schon bei Archegosaurus beobachtet. Dasselbe, was nun hier bei den Parietalien vor sich geht, deren Innenlamelle das Gehirn seitlich umwächst, wiederholt sich auch bei den Occipitalien. Aber hier läßt FUCHS sonderbarerweise das gleiche Moment nicht gelten, sondern schlägt eine neue Benennung für diese skulpturierten Hautplatten der Stegocephalen vor, weil sie offenbar dermalen Herkunft seien und also nicht identifiziert werden dürften mit den knorpelig präformierten, dem inneren Skelett angehörenden „echten“ Occipitalia superiora.

1) HUGO FUCHS, Betrachtungen über die Schläfengegend am Schädel der Quadrupeden. Anat. Anz., 1909, p. 113.

Ich will mit diesen Hinweisen auf die phylogenetische Verschiebung dermalen Skeletteile ins Innere keineswegs behaupten,

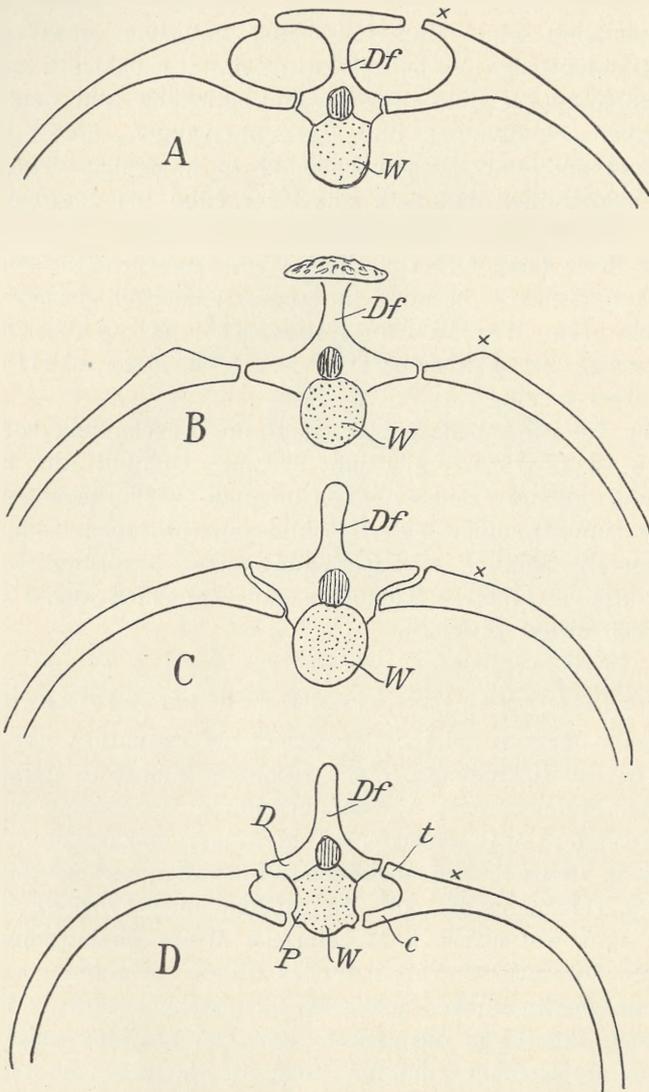


Fig. 3. Die Verschiebung der Rippenköpfe und des Tuberculum (X) nach innen; bei A Schildkröten, B karbonischen Miosauriern (*Diceratosaurus*), C Dinosauriern, D Säugetieren.

daß alle inneren Skeletteile aus der Haut stammten, wohl aber glaube ich, daß wir die prinzipielle Unterscheidung von Haut- und Innenskelett aufgeben müssen.

Auch von der anderen Seite wird das wünschenswert. Wo innere Skeletteile an die Haut treten, können sich auf ihnen Deckknochen entwickeln, sie können ganz von ihnen abgelöst oder mit ihnen verbunden sein. Das Hautskelett unterliegt gewiß ganz anderen physiologischen Verhältnissen als das Innenskelett, und wenn seine Beziehung zur Haut oft seine Beweglichkeit sehr benötigt und zu variablen Zerlegungen und Verschmelzungen führen kann, so sind doch andererseits Deckknochen oft so konstante Begleiter von inneren Skeletteilen, daß man aus ihrer Lage bei fossilen direkte Schlüsse auf den Bau ihrer skelettalen Unterlage ziehen darf. Die Konstanz ihrer Lage und vor allem ihres Lageverhältnisses zu anderen Skelettstücken bezeugt in langen paläontologischen Reihen, daß auch die dermalen Elemente morphogenetisch keineswegs so gleichgültig sind, wie es vielfach angenommen wird.

Einer Revision bedarf hier auch die Anschauung von OSKAR HERTWIG, daß größere, plattige dermale Gebilde aus der Verschmelzung kleiner zahnartiger Einheiten hervorgegangen seien. Das mag zumeist embryologisch richtig sein, phylogenetisch läßt sich das Gegenteil, nämlich eine Zerlegung einer ursprünglich einheitlichen Platte in kleinere Komplexe und schließlich kleine Zähnchen gelegentlich direkt erweisen.

### Schädelformen der Fische und der Tetrapoden.

Solange man in der Stammesgeschichte wesentlich nur mit aufsteigenden Entwicklungsprozessen rechnete, konnte es gerechtfertigt sein, eine vergleichsweise Aneinanderreihung verschieden hoher Ausbildungsstufen in phylogenetische Folgerungen umzusetzen. Nachdem wir aber in vielen Reihen absteigende Entwicklungswege fanden, vor allem das Nebeneinander auf- und absteigender Prozesse feststellen konnten und wesentlich kompliziertere Wege phyletischer Umgestaltungen konstatierten, als man das früher vermutete, mußten wir in stammesgeschichtlichen Schlüssen skeptischer werden. Eine Voraussetzung, die bis in die neueste Zeit fast kritiklos weitergegeben wurde, ist die Annahme, daß die Fische die Stammformen der höheren meist landbewohnenden Wirbeltiere, der Tetrapoden seien. Die Gründe gegen diese Annahme habe ich mehrfach hervorgehoben<sup>1)</sup> und be-

1) Ueber die Stammformen der Wirbeltiere. Ges. naturf. Freunde, Berlin 1896. — Die Wirbeltiere, eine Uebersicht über die fossilen und lebenden Formen. Berlin, Gebr. Bornträger, 1911.

sonders an der Ausbildung der paarigen Gliedmaßen die Unhaltbarkeit jener älteren Vorstellungen erläutert <sup>1)</sup>).

Auch die Schädelbildung der Fische und Tetrapoden ist ganz verschiedene Wege gegangen. Gemeinsam ist beiden nur das, daß sie von einem dorsal fest geschlossenen „stegalen“ Dach ausgehen und daß ihre paarigen Sinnesorgane im Schädel dieselbe Reihenfolge innehalten. Im übrigen sind aber die Schädel der Fische wesentlich anders gebaut, als die der Tetrapoden und ihre Differenzierung schlägt ganz verschiedenartige Wege ein, der-

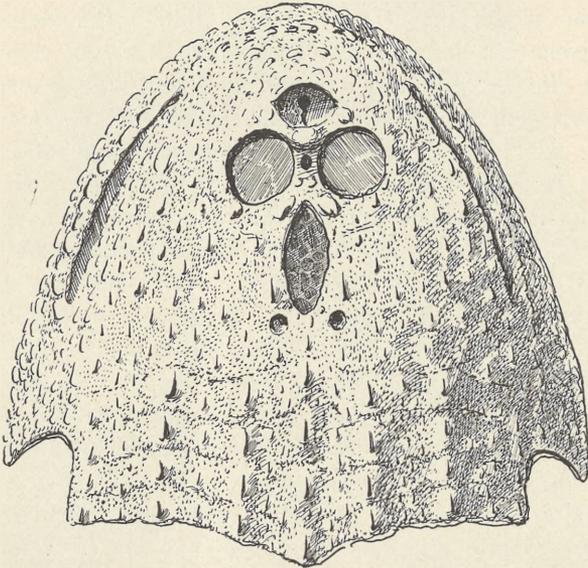


Fig. 4. Schädeldach eines silurischen Fisches, *Thyestes verrucosus* F. SCHMIDT; vorn eine unpaare Nasengrube, dahinter die Augen mit der zwischen ihnen gelegenen Epidyse, dahinter ein medialer Durchbruch, in dem vielleicht ein Atemorgan des Gehirns lag, dahinter die paarigen Ohröffnungen. Im Hinterhaupt 4 Segmente durch dornige Skulptur angedeutet.

art, daß die Schädelformen der ältesten Heterostraken, der Cephalaspiden, der Placodermen, Störe, Sehlachier, Dipnoer und Ganoiden ganz selbständige Typen des Schädelbaues repräsentieren. Dabei schlägt auch die Ausbildung der Sinnesorgane zum Teil ganz fremdartige Wege ein. Der Schädel Fig. 4 des obersilurischen *Thyestes* mag dies bestätigen.

1) Ueber die Beurteilung der paarigen Extremitäten. Sitz.-Ber. d. Kgl. preuß. Akad. d. Wiss., 1909, p. 865.

Dabei liegt die Epiphyse, bzw. die uns Paläontologen allein sichtbare Epidyse (die Ausmündung der Epiphyse) niemals wie bei den Tetrapoden in der Region der Parietalia, sondern, wo sie überhaupt erhalten ist, in den Frontalien. Eine bilaterale Ausbildung der Deckknochen tritt bei älteren Typen noch wenig hervor, die Occipitalregion ist im allgemeinen bei den älteren Formen oft noch sehr umfangreich, bei *Thyestes* (Fig. 4) zeigt sie eine metamere Viertelung in den schuppigen Deckstücken deutlich an. Die scharfe hintere Grenze der Hinterhauptes, die bei den meisten älteren Typen mit aller denkbaren Schärfe hervortritt, ist bei jüngeren vielfach undeutlicher geworden. Diese ganze äußere Schädelbildung der ältesten Fische macht den Eindruck, daß sich aus einem larvalen Deckorgan die beweglichen Organe der einzelnen Abschnitte des Kopfes gewissermaßen Stücke herausbrachen, und daß erst später in dem Maße, wie diese Stücke mit den inneren segmentalen Organen in festeren Konnex kamen, eine gewisse Konstanz der Teile und Annäherung ihrer Gliederung an die der Tetrapoden eintrat. Bei den Tetrapoden lassen sich die uns bekannten Schädeltypen samt und sonders auf den in Fig. 5 dargestellten Typus des sogenannten Stegocephalenschädels zurückführen. Von den in ihm vorhandenen Elementen behalten die paarigen Schädeldeckknochen (*Nasalia*, *Frontalia*, *Parietalia*, *Supraoccipitalia*) durch die ganze Tetrapodenreihe ihre grundsätzliche Bedeutung, nur daß sie Fortsätze nach innen senden und das Gehirn seitlich umfassen. Ebenso konstant bleiben die unpaaren Basalstücke (*Basioccipitale*, *Basisphenoid*, *Präspheoid* und *Ethmoid*). Größerem Wechsel sind die Schädelseitenstücke unterworfen. Unter diesem Namen möchte ich — von hinten aus zählend — die *Exoccipitalia*, die in ihrer Ausbildung und Bezeichnung sehr wechselnden *Oticalstücke*, die *Alisphenoide*, die *Lacrymalia* und vielleicht die *Turbinalia* zusammenfassen. Die Ausbildung dieser Gebilde wird, wie mir scheint, vor allem dadurch modifiziert, daß sie in mannigfaltiger Weise in Konnex mit Deckknochen stehen, die sogenannten *Epiotica* der Stegocephalen oder *Paroccipitalia* höherer Formen mit den *Exoccipitalien*, die *Supratemporalia* mit den *Oticalknochen*, die *Postfrontalia* mit der *Alisphenoide*, die sogenannten *Praefrontalia* = *Postnasalia* JKL. (*Adnasalia* GAUPP) mit den *Lacrymalien*. Die Ursache dieser Mannigfaltigkeit der letztgenannten Schädeldachstücke und der vorher genannten Schädelseitenstücke dürfte aus der Entwicklung und Differenzierung der kranialen Sinnesorgane leicht verständlich werden. Seitwärts von diesen spezifisch kranialen Elementen treten die randlichen Partien des primitiven Schädeldaches bei den Tetrapoden

ganz analog wie bei den Fischen mit visceralen Bogenstücken in immer festeren Konnex, und ihre Ausbildung wird dadurch komplizierter, daß sich auch an ihrer oralen Innenfläche Deckknochen ansetzen. Im vordersten Teil des Schädels bleiben die inneren Prämaxillen

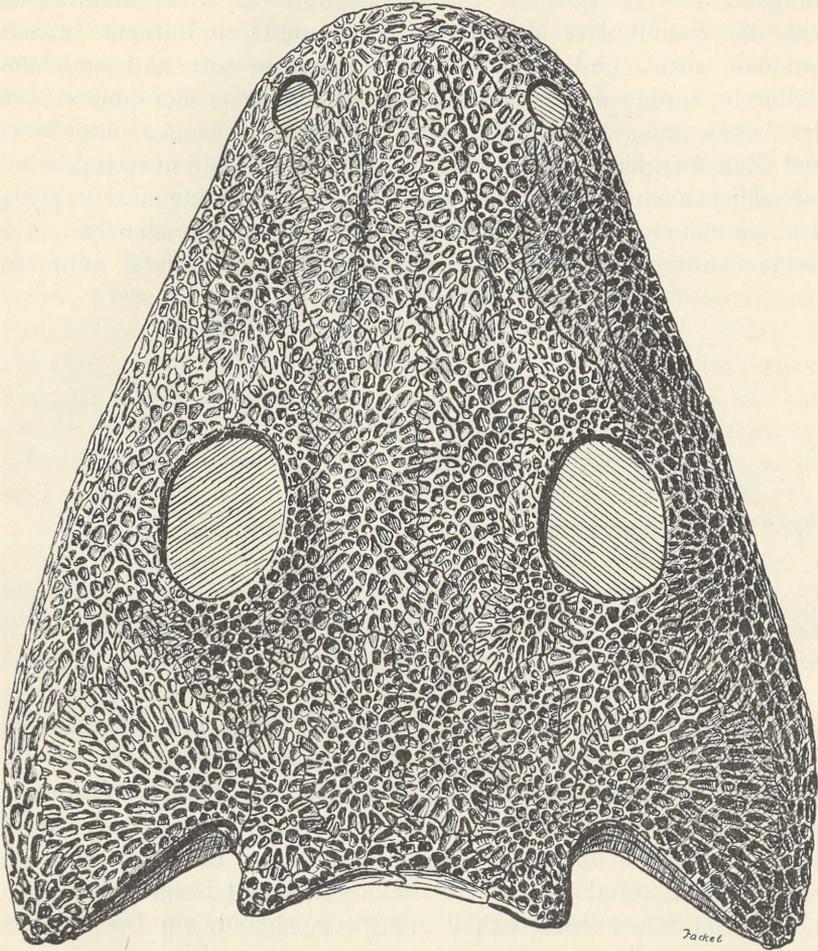


Fig. 5. Stegales Schädeldach eines karbonischen Hemispondylen (sogenannten Stegocephalen).

mit den Vomera innen meist in engem Verband, ebenso die Maxillen mit den Palatina, dahinter die Transversa (Ectopterygoidea) mit den Pterygoiden. Die drei Knochenpaare sind ursprünglich mit Zahnreihen besetzt und können im Bedarfsfalle diese wieder ausbilden wie bei den Schlangen.

Während im Oberkiefer das Jugale (Malare) wohl als primäre Verbindungsspanne zwischen den heterogenen Elementen des Palatoquadratum (vgl. Fig. 2) große Bedeutung, und Konstanz erlangt, wird der hintere Teil des Oberkiefers durch die zunehmende Leistungsfähigkeit des Unterkiefers sehr umgestaltet, vor allem dadurch, daß sich die mandibulare Muskulatur Stützpunkte an diesem Teil des Schädels sucht, und diese dann ständig verbessert und vorschiebt. Dadurch werden die visceralen inneren Elemente der oberen Teile des Augen- oder Mandibularbogens auseinandergezogen, der Druck- und Zug-Ausgleich teilweise auf den Ohrbogen übertragen und schließlich auch die Wangen- und Schläfenbedeckung des ursprünglich geschlossenen Schädeldaches den aktiven Tendenzen dieser Region vollkommen angepaßt. Diese Anpassung verfolgt zwar äh-

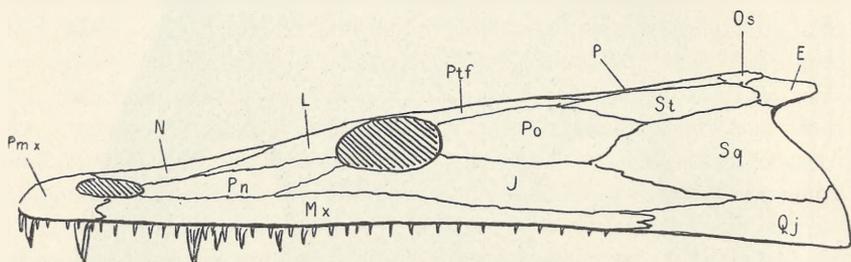


Fig. 6. Seitenansicht des Schädels von *Trematosaurus Brauni*, Buntsandstein, Bernburg. *Pmx* Praemaxillaria, *N* Nasalia, *L* Laerymalia, *Pn* Postnasalia, *Mx* Maxillaria, *Ptf* Postfrontalia, *Po* Postorbitalia, *P* Parietalia, *Os* Supraoccipitalia, *E* die sog. Epitotica, *St* Supratemporalia, *Sq* Squamosa, *Qj* Quadrato jugalia.

liche Wege sowohl bei Fischen wie bei Tetrapoden, aber im einzelnen ergibt sich doch eine viel größere Mannigfaltigkeit, als auch die neueren diesbezüglichen Einteilungen von SMITH WOODWARD und namentlich OSBORN zum Ausdruck bringen. Das ist kürzlich auch von FUCHS teilweise beleuchtet worden. Ich werde das diesbezügliche Material an anderer Stelle eingehend besprechen.

In der Schädelbasis behält das Parasphenoid, ein Deckknochen, der wohl zunächst zur Ueberdachung der Hypophyse aus Gaumenzähnen zusammenwuchs, so lange große Bedeutung, als die visceralen Elemente im kranio-palatinen Gaumen medial noch nicht fest zusammengeschlossen sind. Er dient bei den ältesten Typen zu deren mittleren Zusammenhalt. Nachdem dieser bei den Reptilien in deren pterygopalatinem Gaumen vermittelt ist, wird das Parasphenoid stark reduziert und verschwindet, nachdem im dipopalatinen Gaumen der Säugetiere und schon bei deren Vorstufen innerhalb der Paratheria

auch sein ursprünglicher Zweck, die Ueberdachung der Hypophyse, bedeutungslos geworden ist.

Die hintere Grenze des Schädels ist offenbar von Anfang an fest bestimmt. Wenn bei den silurischen Heterostraken eine einheitliche Ueberdachung des Kopfes und der vorderen Rumpfregeion vorliegt und diese Grenze unkenntlich macht, so tritt sie doch bei allen jüngeren Fischtypen und allen Tetrapoden an derselben Stelle auf, mußte also auch bei jenen Paläostraken unter dem umhüllenden Panzer vorhanden gewesen sein. Sehr beachtenswert ist, daß sie auch bei älteren Cyclostomen und Selachiern scharf markiert ist und ihre mindere Ausprägung bei jüngeren Typen also anscheinend als sekundärer Zustand aufzufassen ist. Innerhalb der Tetrapoden ist an ihrer Beständigkeit kein Zweifel. Wenn GAUPP noch in seiner letzten zusammenfassenden Schrift über den Bau des Schädels die Amphibien in dieser Hinsicht den übrigen Wirbeltieren gegenüberstellt<sup>1)</sup> und sich dabei auf FRORIEP beruft, so hat Herr v. FRORIEP, wie ich am Schluß meines Vortrages von ihm erfuhr, seine frühere Annahme, daß der Amphibienschädel weniger Segmente als der der übrigen Tetrapoden enthält, fallen lassen<sup>2)</sup> und die Einheit des Wirbeltierschädels damit auch akzeptiert.

Während das Hinterhaupt bei Fischen und den älteren Tetrapoden (Miosaurier, Stegocephalen) auch an der Oberseite eine gesonderte Region bildet, wird diese bei den jüngeren Typen mit der zunehmenden Beweglichkeit des Kopfes mehr und mehr der Halsmuskulatur untergeordnet und zu deren Ansatzfläche umgebildet.

#### Die Metamerie des Schädels.

Von den verschiedenen Mitteln, die metamere Gliederung des Schädels festzustellen, scheint mir nach den Schwierigkeiten, die sich der diesbezüglichen Verwendung der Kopfnerven entgegenstellten, mit CARL GEGENBAUR das Bogenskelett immer noch die sichersten Grundlagen zu bieten. Aber die Metamerie als primärer Ausgangspunkt der Schädelgliederung hat gegenwärtig etwas abgewirtschaftet, und das Palatoquadratum GEGENBAURS, das so viel erklären sollte, hat das theoretische Urbild des Schädels nur verwirrt. Dieser ganze Lösungsversuch hatte so viel Sympathien verloren, daß

1) E. GAUPP, Die Verwandtschaftsbeziehungen der Säuger, vom Standpunkte der Schädelmorphologie aus erörtert. Verhandl. d. VIII. internat. Zool. Kongr. in Graz 1910, p. 218.

2) A. FRORIEP, Sur la genèse de la partie occipitale du crâne. Compt. rend. Assoc. d. Anatomistes, 7. Sess., Genève 1905, p. 156.

auch meine Zerlegung des Palatoquadratum in seine ursprünglichen Komponenten<sup>1)</sup> kaum Beachtung gefunden hat. Und doch geht aus den Figuren 1 und 2 klar hervor, daß der palatinale Abschnitt, der außen in der Regel als Deckknochen die Maxille trägt, nicht zu dem Mandibularbogen gehören kann, sondern das obere Stück eines vorangehenden „Nasenbogens“ bilden muß, zu dem die beiden hinteren Lippenknorpel der Haie weitere Bogenstücke zu bilden scheinen. Während dann vor dem Nasenbogen noch ein Lippenbogen primäre

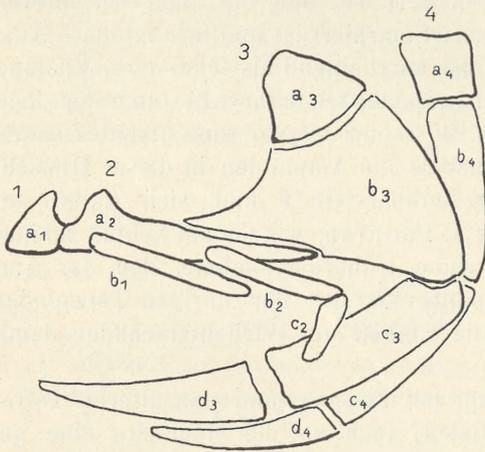


Fig. 7. Schematische Zusammenstellung der bei Fischen beobachteten Mundskeletteile.

Bedeutung besitzen dürfte, zu dem vielleicht das Septomaxillare mit äußerem Praemaxillare und dem innen gelegenen Vomer das obere Anschlußstück am Schädel bilden und in dem vorderen Lippenknorpel einiger Haie noch ein distales Stück besitzen könnte, zeigt der Ohrbogen noch seine primäre Verteilung wie der Mundbogen und die Kiemenbögen sehr deutlich.

Es liegen sonach meiner Meinung nach im präoccipitalen Teile des Schädels 4 Bögen vor, die im wesentlichen zur Mundbildung Verwendung gefunden haben und bei dieser die Kräftigung des primären Mandibularbogens, dessen spätere Anlegung an das Hyomandibulare der Fische oder das Squamosum der Tetrapoden und die Zerreißen und teilweise Reduktion der vorderen Bögen veranlassen.

Scheinbar schwieriger liegt die Frage nach der arcualen Gliederung der Occipitalregion, weil gerade bei den niedersten und deshalb als primitiv angesehenen Wirbeltieren die auf den Zungenbeinbogen folgenden Bögen als Kiemenbögen in der Halsregion liegen und zum Teil sehr hohe Zahlen aufweisen, wie wir sie in der Occipitalregion nicht annehmen können.

Hier hat sich nun gerade bei den ältesten fossilen Vertretern der bisher als primitiv geltenden Typen eine überraschende Lösung

1) Ueber die primäre Zusammensetzung des Mundbogens und Schultergürtels. Zeitschr. d. Deutsch. zool. Ges., 1899.

der Schwierigkeiten geboten. Bei dem ältesten bisher bekannten Haifisch *Cladodus* aus dem Devon finde ich 4 Kiemenbögen, bei dem nächstältesten Haifischtypus, dessen Kiemengerüst wir kennen, bei den *Pleuracanthiden* im Karbon und Perm, liegen, im Gegensatz zu den Angaben von ANT. FRITSCH, 5 Kiemenbögen vor — also nicht die hohen Zahlen, die einzelne jüngere Haie zeigen, sondern bei dem ältesten Hai die Zahl, die uns auch bei den Tetrapoden als primäre Normalzahl entgegentritt. Bei den unterdevonischen *Cephalaspiden*, die sehr primitive Verhältnisse darbieten, scheinen ebenfalls nur 4 oder 5 Bögen vorzuliegen, ebenso bei einem bisher von mir noch nicht beschriebenen *Placodermen* aus dem Devon von Wildungen.

Wichtiger aber noch als diese Zahlen erschien der Umstand, daß bei den bisher darauf kontrollierbaren ältesten Fischtypen die Kiemenbögen ebenso wie bei den Tetrapoden durchaus an den Kopf angeschlossen sind und nicht in der Halsregion liegen. Das ist der Fall bei *Tremataspis*, den *Cephalaspiden*, bei den paläozoischen *Cyclostomen* sowie bei den *Placodermen* und *Stören*, und es kommt bei den *Pleuracanthiden* unter den Haien noch darin zum Ausdruck, daß die Kiemen hier von einem, dem Ohrbogen entstammenden Kiemendeckel bedeckt waren, wie das auch später noch bei den *Holocephalen* der Fall war.

Der Schulterbogen, der sich in so auffallender Weise dem Kiemengerüst bei den Fischen anschließt und bei allen älteren Wirbeltieren dieselbe Vierteilung wie die Kiemen und vollständigen Mundbogen besitzt, bildet immer die scharfe Grenze des Rumpfes gegen den Kopf. Er erscheint bei den ältesten Wirbeltieren als der erste postkraniale Bogen. Daß der ganze Hals als Körperregion und die Verschiebung des Schulterbogens nach rückwärts sekundäre Errungenschaften der landbewohnenden Wirbeltiere sind, läßt sich noch aus deren älteren Vertretern klar erkennen. Meines Erachtens ist der Schultergürtel der primäre Bogen des ProAtlas. Nachdem sich dieser an fossilen Formen unzweideutig als ein vollwertiger erster Halbwirbel erwiesen hat<sup>1)</sup>, aber niemals ein Rippenpaar oder Spuren einer solchen Anlage erkennen ließ wie alle folgenden Wirbel, so scheint es mir sehr wahrscheinlich, daß wir seinen Bogen in dem Schultergürtel zu erblicken haben.

Aus alledem aber scheint mir hervorzugehen, daß die Kiemenbögen das Bogenskelett der Occipitalregion darstellen

1) JAEKEL, Die ersten Halswirbel. *Anat. Anz.*, Bd. 40, 1912, p. 609.

und ursprünglich wahrscheinlich in der Vierzahl vorhanden waren.

### Die Wirbeltheorie des Schädels.

GOETHE sowohl wie OKEN gingen bekanntlich von der vermeintlich einheitlichsten und wirbelähnlichsten Occipitalregion aus, als sie die Zusammensetzung des Schädels aus Wirbelabschnitten vermuteten. Es ist ein drolliger Zufall, daß in dem 100-jährigen zähen Kampfe um jede einzige Position dieser faszinierenden Theorie diese erste Säule am festesten stand und daß sich nun gerade dieser scheinbar so klare Wirbel als das komplizierteste Segment am Schädel erweisen soll. Daß es aus mehreren Wirbeln bestehen müsse, ist schon aus den spinooccipitalen Nerven von FÜRBRINGER<sup>1)</sup>, FRORIEP<sup>2)</sup> u. a. gefolgert worden. Als weiteren Beleg führte ich dann hierfür an, daß ich bei dem ältesten bisher bekannten Belodonten, Mesorhinus Fraasi JKL. aus dem Buntsandstein von Bernburg<sup>3)</sup> segmentale Absonderungsnahte in den paroccipitalen Flügeln der Exoccipitalia beobachtet habe. Die Grenzen waren zwar sehr fein aber doch so markant, daß sie nicht übersehen und wohl auch nicht anders gedeutet werden konnten. Dazu kommt nun als weiteres Moment die Zugehörigkeit der Kiemenbögen zum Occipitalsegment, ebenfalls dessen Vierteilung begründend (vgl. auch die Angaben zu Fig. 4).

In den 4 vorderen Segmenten, die wir wohl den occipitalen gegenüber als faciale bezeichnen sollten, ist, obwohl dieser Ausdruck schon andere Verwendung gefunden hatte, die Nervengliederung wohl deshalb so schwer zu verstehen, weil die Zusammenfassung des Nasen- und Augen- oder Mandibularbogens eine sekundäre Vereinigung wenigstens der motorischen Aeste dieser Segmente herbeiführte. Der Trigeminus ist unter diesem Gesichtspunkt vielleicht eher als bisher zu verstehen. Daß der Facialis dem Ohrbogen angehört, ist ja allgemein anerkannt.

Auch die paarigen Sinnesorgane des Kopfes entsprechen einer Vierteilung des Vorderschädels. Dem vierten Segment gehören die Ohren und die Stammäste der Tremalkanäle an, die ich im Sinne

1) MAX FÜRBRINGER, Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschrift f. C. GEGENBAUR, Bd. 3, 1897, p. 349.

2) A. FRORIEP, Die occipitalen Urwirbel der Amnioten im Vergleich mit den der Selachier. Verh. d. Anat. Ges., Genf, 1905, p. 111.

3) Ueber einen neuen Belodonten aus dem Buntsandstein von Bernburg. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde, Berlin 1910, p. 212.

von FRANZ EILHARD SCHULTZE als Sensoren interner Wasserschwingungen auffasse. Dem dritten Segment mit dem Mandibularbogen sind die Augen, dem zweiten die Nase, und dem ersten vermutlich das ursprünglich paarige und pränasale Sinnesorgan älterer Tetrapoden zuzurechnen, das man wohl richtig auch bei diesen Typen als JACOBSONSches Organ deuten darf.

Ich möchte dabei nicht verhehlen, daß bei den sehr alten, silurischen Tremataspiden (Fig. 8) im teilweisen Gegensatz zu ihren nächsten Verwandten paarige und unpaare Sinnesorgane vorhanden sind, über deren Bedeutung wir noch keineswegs einig sind. Ich habe die mir wahrscheinlichsten gelegentlich bei Tremataspis und hier in Fig. 4 verzeichnet und bemerke zu der rautenförmigen Grube

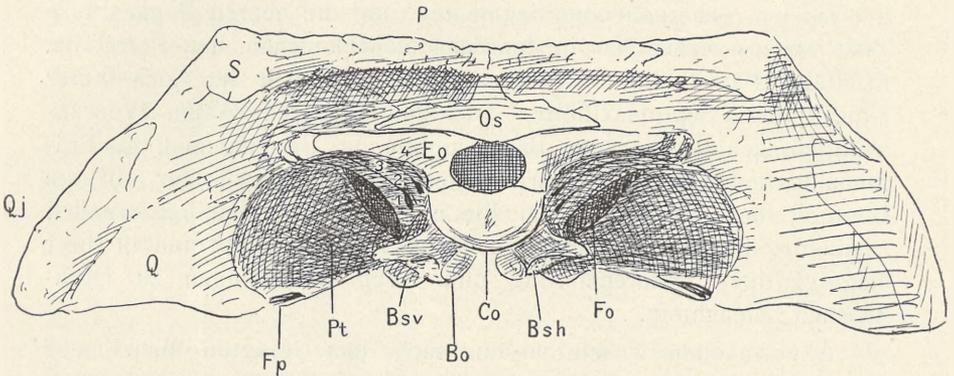


Fig. 8. Hinterseite des Schädels von *Mesorhinus Fraasi* JAEKEL mit einer metameren Gliederung der Exoccipitalia (*Eo*) aus dem mittleren Buntsandstein von Bernburg.

hinter den brillenartig gestellten Augen, daß ich sie für ein provisorisches Organ für den Stoffwechsel des Gehirns ansehe und in dieser Deutung von Gehirnphysiologen bestärkt worden bin.

Die größte Schwierigkeit bot bei allen Diskussionen über die Wirbeltheorie des Schädels die Deutung der eigentlichen Schädelknochen als Homologa der Wirbel — wie mir scheint, aber vor allem deswegen, weil man nie recht wußte, welche Teile eigentlich zu einem primitiven Wirbel gehören. Diese Schwierigkeit hat sich aber meines Erachtens durch die absolute Kongruenz paläontologischer und embryologischer Tatsachen in der primären Wirbelanlage inzwischen vollkommen geklärt<sup>1)</sup>.

1) JAEKEL, Ueber die Bildung der ersten Halswirbel und die Wirbelbildung im allgemeinen. Deutsche zool. Ges., Bd. 56, 1904, Juli, Protokoll 109; dort auch die embryologische Literatur.

Wir haben danach, anknüpfend an die Urwirbelbildung in jedem vertebralen Segment, zu erwarten 1) ein den oberen Bögen entsprechendes Paar ursprünglich dermalen Knochenschuppen, 2) zwei den seitlichen hinten gelegenen Pleurocentren entsprechende innere Skelettstücke, 3) ein dem Hypocentrum homologes vorderes unpaares Basalstück. In der occipitalen Region sind diese Elemente ohne weiteres klar, die oberen Bögen als Occipitalia superiora — vielleicht deuten Schaltstücke hierbei noch auf die Verschmelzung mehrerer Segmente — die seitlichen Pleurocentren als Exoccipitalia (eventuell noch mit einer Auflagerung eines dermalen Elementes des Paroccipitale oder Epioticum), das basale als Basioccipitale oder Occipitale basilare.

In den vorhergehenden Segmenten sind die oberen Bogenstücke ohne weiteres erkennbar in den Schädeldachknochen, den Parietalia, Frontalia, Basalia und rostralen Gebilden, vielleicht den noch immer unbestimmten Septomaxillaria. Auch dem unpaaren basalen Hypocentrum läßt sich unschwer das Basioccipitale, das Basisphenoid, das Präphenoid und das Ethmoid in Parallele setzen. Schwieriger wird die Deutung der seitlichen, den Pleurocentren zu homologisierenden Elemente, die ich als Schädeleckstücke zusammenfaßte und in ihrer mannigfaltigen Differenzierung und ihren Beziehungen zu Deckknochen beleuchtete.

Alles in allem scheint es mir nach dem Gesagten nicht mehr so aussichtslos, das alte Problem der Schädelgliederung nun nach mehr als 100 Jahren eifriger Behandlung einer Lösung entgegenzuführen. Man muß dabei nur im Auge behalten, daß Schädel und Wirbel nur ihrer Anlage nach gleichwertige Grundlagen enthalten, daß ihre Funktion aber unendlich lange vor der Entstehung des Wirbeltierstammes verschieden war, daß es sich also nur um Homologien im weiteren Sinne handeln kann.

#### Diskussion.

Herren v. FRORIEP, JAEKEL,

Herr BARFURTH: Der Vortrag des Herrn Kollegen JAEKEL brachte mancherlei Gedanken und neue Anschauungen, mit denen die Anatomen sich noch abfinden müssen. Wenn die vorgetragene Ansicht über die Existenz eines Lippen-, Nasen-, Augen- und Ohrbogens richtig ist, so wird sie uns den anatomischen Unterricht in mancher Beziehung erleichtern, da sie einfach und übersichtlich ist. Aber es ist diese Anschauung noch in Einklang zu bringen mit unseren bisherigen Vor-

stellungen vom Primordialschädel, da wir die Beziehungen der Phylogenie zur Ontogenie doch nicht zur Seite schieben können. Hier ist also die Beziehung der erwähnten Bögen zu den Knorpeln und Kapseln des Primordialskeletts zu ermitteln. — Ebenso bedarf die Anschauung des Herrn Vortragenden über den Knorpel noch der Verständigung mit unseren bisherigen Vorstellungen. Daß der Paläontologe vom Knorpel, der ihm wenig Material liefert, weniger hält als vom widerstandsfähigen Knochen, verstehen wir. Aber der Knorpel ist doch keineswegs von wachsartiger Fügsamkeit, sondern tritt in der Embryogenese und Histogenese typisch und in bestimmten Phasen auf. Im übrigen aber bin ich Herrn Kollegen JAEKEL aufrichtig dankbar für seinen gedankenreichen Vortrag und die Anregungen, die er uns gegeben hat.

Herr LUBOSCH schließt sich den Äußerungen des vorigen Diskussionsredners hinsichtlich der Bedeutung des Knorpelgewebes an. Wie man dazu stehen mag — ob „freie Entstehung“, ob nicht — jedenfalls sind wir alle doch der Ansicht, daß im Knorpelskelett etwas Vererbtes und Vererbbares immer wieder zum Vorschein gelange. Durch GEGENBAUR war schon die Frage nach der Spezifität des Knorpel- und Knorpelgewebes in Beziehung gesetzt worden zur mehr philosophischen der „Urzeugung“ — ob also jeder beliebigen Körperzelle die Fähigkeit dieser überaus spezifischen Leistung (Sekretion der Chondroitinschwefelsäure) zugesprochen werden dürfe oder nicht. Die Frage der weichen Teile darf natürlich bei der Beurteilung der Skeletteile nicht vernachlässigt werden. Z. B. ist die Entstehung des Hautskeletts keineswegs allein abhängig von den Hautzähnen, sondern auch von der Ausbreitung der Sinneskanäle. Von der Ausbreitung des Vagus am Rumpfe jener fossilen Formen aber wissen wir nichts. Dasselbe gilt für die Anordnung der Muskulatur. In der Unterkieferfrage ist es gerade das Verdienst GAUPPS gewesen, von der Vergleichung der Skeletteile hinweg die Vergleichung auf die weichen Teile, Muskeln und Nerven ausgedehnt zu haben. Auch die Mitteilung, die ich selbst vorhin gemacht habe, zeigt, daß die Verhältnisse nicht ausschließlich allein durch Vergleichung von Knochen aufgeklärt werden können.

Herr BONNET.

Herr JAEKEL bemerkt im Anschluß an seinen Vortrag über die Zusammensetzung des Schädels, daß er bei der Erwähnung eines Organes bei Tremataspis und Cephalaspiden, das möglicherweise zum direkten Gasaustausche des primitiven Gehirns gedient haben könnte, naturgemäß an die Vermittelung eines Gefäßgeflechtes an dem Dach des Gehirnes gedacht habe.

Herr RÖTHIG: Da Herr JAEKEL so freundlich war, noch einmal auf die Angelegenheit zurückzukommen, so gestatte ich mir dazu einige Worte. Unsere Unterhaltung verlief so, daß ich es theoretisch nicht für ausgeschlossen erklärte, daß vielleicht bei den paläontologischen Formen entweder die Paraphysis so weit nach hinten reichte, oder dort

Bildungen ähnlich den Gefäßschlingen der Paraphysis vorhanden waren, und daß von diesen einige Schlingen sich zwischen die Knochen des Schädels erstreckten. Gingen diese mit den Weichteilen zugrunde, so kann man sich so das Loch im Schädel entstanden denken. Ich begrüße es besonders dankbar, daß Herr JAEKEL noch einmal gesprochen hat, weil dadurch die Gefahr einer Märchenbildung innerhalb der Gesellschaft beseitigt worden ist.





---

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

---