

Besprechungen.

Gustav v. Arthaber. Ueber Bewegungen der Schädelknochen (Streptostylie) bei fossilen Reptilien.

Daß bei vielen lebenden Reptilien und Vögeln beim Fassen und auch beim Kauen der Nahrung innerhalb des festen Oberschädels Bewegungen einzelner Partien desselben gegeneinander stattfinden, ist eine jedem Zoologen bekannte Tatsache. Diese Beweglichkeit läßt sich aber nur beim lebenden Individuum oder beim künstlich wieder erweichten Schädelpräparat beobachten und hört auf, sobald die Muskeln und Bänder desselben ausgetrocknet und und steif geworden sind.

Die Paläontologen haben aber bisher jene zoologisch bekannte Tatsache und ihre Anwendbarkeit auch auf fossile Schädel vernachlässigt und speziell den Reptilschädel als fix in seiner Anlage und unbeweglich in seinen Teilen betrachtet. Erst der Zoologe J. Versluys ist der Frage nähergetreten, ob auch fossile Reptilien eine Bewegungsmöglichkeit einzelner Schädelpartien gegeneinander besessen haben oder nicht? Er hat nach umfassenden Studien an den Original Exemplaren in den Museen Europas und Amerikas gefunden, daß diese Frage teils direkt, teils höchst wahrscheinlich zu bejahen, teils, so wie bei einzelnen rezenten Reptilgruppen, auch für einzelne fossile direkt zu verneinen sei. Versluys*) hat seine Beobachtungen in einer interessanten Arbeit über die Streptostylie bei Dinosauriern vorläufig niedergelegt.

Um die Ergebnisse aber richtig verstehen zu können, müssen wir etwas weiter ausholen, als es jene Arbeit selbst tut, welche all das schon als bekannt voraussetzt.

Unter Primordialcranium der Wirbeltiere verstehen wir die erste, noch knorpelige Anlage des Schädels. Ihre einfachste Form finden wir in der embryonalen Anlage der tiefsten Wirbeltiergruppe, bei den Fischen, deren primitivste Gruppe uns die Knorpelfische darstellen.

Sie zeigen, daß der Kopf aus zwei großen knorpeligen Teilen besteht, Cranium und Visceralskelett, welche durch Bänder miteinander verbunden sind. Letzterer Abschnitt zerfällt wieder in Ober- und Unterkiefer. Es interessiert uns bei der gegenwärtigen Frage nur ersterer, der im Gegensatz zum Cranial-(Hirnschädel)-Teil kurz als Facial-(Gesichtsschädel)-Teil bezeichnet wird. Das Essentielle ist also, daß der Schädel aus zwei Elementen besteht und nicht eine Einheit darstellt, daß beide Teile aus primitivem, sogenanntem hyalinem Knorpel aufgebaut sind und durch Lücken voneinander getrennt werden. Da die Verbindung beider Teile eine lose ist, werden naturgemäß beim Nahrungserwerb oder Kauen beide Teile einen gewissen Grad von Beweglichkeit gegeneinander besitzen und diese Tatsache ist die Grundlage für die Streptostylie.

Später, im Laufe der ontogenetischen oder phylogenetischen Entwicklung verknöchert allmählich der Schädel in seinen beiden Komplexen, indem aus dem Integument der Haut Knochenplatten sich über die Knorpelstücke legen und endlich, sie ersetzend, diese verdrängen.

Zum ersten Male finden wir bei den fossilen Amphibien einen vollkommen verknöcherten Schädel, dessen Knochenplatten sich wie ein Dach über die Knorpelstücke legen; deshalb nannte man sie Dachschädler (Stegocephalen) und hat stets angenommen, daß dieses Dach fix sei, ohne Bewegungsmöglichkeit der Teile gegeneinander. Da wir aber bei den rezenten Lantziliern einen erheblichen Grad von Beweglichkeit der beiden Knochengruppen (Cranial und Facial) gegeneinander kennen, ist auch

*) Dr. J. Versluys, Streptostylie bei Dinosauriern; Zoolog. Jahrbücher, Bd. XXX, S. 175, Jena 1910.

die Richtigkeit jener angenommenen Unbeweglichkeit bei der Amphibien-
gruppe zu überprüfen.

Bei den rezenten Lazeriliern schließen die hinteren Gaumen-
knochen (Pterygoide) nicht nähtig, sondern mit gerundet-zugeschärfter
Form an das Cranium an; besondere Muskeln, welche sich an Cranium und
Pterygoideum (Pterygoidmuskeln) anheften, ermöglichen eine Vor- und Rück-
wärtsbewegung der Pterygoidea, die sich natürlich auch den anderen Facial-
knochen derart mitteilt, daß der ganze Facialteil gegen den Cranialteil be-
wegt wird, ähnlich wie beim Primordialschädel. Da aber die Ausbildung
der einzelnen Knochenkomplexe bei der höheren Tiergruppe viel kompli-
zierter geworden ist wie sie dort war, setzt sich die horizontale Beweglich-
keit der Gaumenknochen derart um, daß die rückwärtigen Facialknochen
nach vorne gezogen und die vorderen nach oben gehoben werden. Es wird
bei ihnen dann eventuell eine Durchbiegung jener Knochen stattfinden,
welche der Bewegung den geringsten Widerstand entgegenstellen: also an
den schmalsten Knochenbrücken, z. B. zwischen den Augen oder Nasen-
öffnungen. Sie liegt dann entweder weit vorne, z. B.: Papagei, Raubvogel, oder
weiter zurück, z. B. bei der Eidechse.

Die oberen Facialknochen liegen aber noch immer dem Cranium nicht
direkt auf, sondern sind von diesem durch eine hyaline Knorpellage ge-
trennt, welche daher einen Ueberrest des Primordialcraniums darstellt.

Die Bewegung des Facialteiles gegen den fixen Cranialteil hat ihre
Angelpunkte also dort, wo beide Teile zusammentreffen und eine Bewegungs-
möglichkeit gegeben ist:

1. durch die Zwischenlage primärer Knorpelmassen,
2. durch das Auftreten von Gelenken,

welche wir sowohl innen an der Gaumenbasis als außen am Gelenkende des
Quadratbeines gegen das Supraoccipitale, eventuell zwischen Supraoc-
cipitale und Parietale finden.

Wenden wir uns jetzt von den rezenten Reptilien den fossilen zu.
Vorerst aber müssen wir ganz besonders betonen, daß fast immer ihr Er-
haltungszustand das Studium der Streptostyliefrage sehr erschwert, ja oft
unmöglich macht, weil alle Bänder fehlen, weil die Schädel nur in den
seltensten Fällen auch im Detail gut erhalten sind und vielmehr fast immer
irgendwie verdrückt oder nur partiell erhalten sind; sie sind ferner für Museal-
zwecke sehr oft ergänzt, daher meist subjektiv verändert und dasselbe gilt
von den meist gezeichneten Abbildungen.

Die Studien müssen also stets an den Originalen selbst gemacht werden,
was zumindest außerordentlich zeitraubend ist. Versluy's Studien sind des-
halb erst bis zu einem gewissen Punkte gediehen und umfassen nicht die
fossilen Reptilien insgesamt, sondern nur einen Teil derselben, die Dinos-
saurier. Sie sind kleine, mittelgroße, z. T. auch Riesenformen, welche auf
zwei oder vier Beinen gingen und sich teils von Fleisch-, teils von Pflanzen-
kost nährten. Sie lebten im Mesozoikum, von der Trias- bis in die Kreidezeit.

Eine einheitliche Gruppe von Dinosaurier bezeichnen wir als Thero-
poda (Trias—Oberjura). Ihr Schädel ist relativ leicht gebaut und zeigt
große Knochenlücken, zwischen denen Knochenbrücken die nötige Festigkeit
erzielen; sie waren Fleischfresser.

Am besten erhalten ist der Schädel des jurassischen *Craosaurus*,
in dem man deutlich den Gegensatz zwischen den cranialen und facialem
Knochengruppen sowie die großen Lücken bemerkt; die Augenöffnung liegt
weit rückwärts und ist von zwei Knochenspangen, der präorbitalen und
postorbitalen, seitlich begrenzt. Beide bestehen wieder aus zwei Stücken,
welche gegen oben und unten an die zunächst liegenden Schädeldach-, resp.
Kieferknochen angrenzen; beide Stücke — zumindest die rückwärtige Spange
— schließen aber nicht nähtig, sondern lose mit gerundeter Kante an-
einander: zwischen ihnen lag also Bindegewebe. Das obere
Ende der vorderen Spange stößt gleichfalls an den zunächst liegenden
Knochen des Schädeldaches nicht nähtig, sondern mit einem gerundeten
Stücke an, welches in eine Grube paßt: wir sehen hier ein Gelenk,

erfüllt mit Bindegewebe, und finden also schon zwei Bewegungsmöglichkeiten an der Grenze des sicher fixen Cranialeiles. Wir finden aber noch mehr: das *Quadratum* besitzt gegen das Cranium einen Gelenkkopf und konnte also gegen dieses bewegt werden; die Gaumenknochen (*Pterygoide*) fehlen dem studierten Exemplare zwar, aber dort, wo sie an das Cranium anschließen sollten, finden wir an diesem eine Art Gelenkkopf. Wir haben also oben, an der Seite und innen vier Gelenke, welche alle an der Grenze des Craniums liegen, daher eine Bewegungsmöglichkeit und sicherlich eine *Streptostylie* gefunden.

Wozu diente sie? Wie schon betont, handelt es sich im gegenwärtigen Falle um gefräßige Raubtiere. Je weiter sie das Maul öffnen konnten, desto leichter der Beutefang: die Zähne waren bei voller Öffnung etwas nach auswärts, später nach abwärts gestellt, dadurch konnte das Beutetier fester gehalten werden als ohne diesen Mechanismus, der nicht einer gewöhnlichen Beißzange, sondern einer solchen mit Uebersetzung entsprach. Durch das weite Öffnen des Maules konnte dieses aber in die Achse des Halses und Körpers gebracht werden, das Zuzuschnappen konnte daher zielsicherer erfolgen und schließlich war diese fast gerade Kopf- und Halsstellung für das Hinunterwürgen großer Bissen unumgänglich nötig.

Dasselbe sehen wir ja auch bei den Schlangen, welche auf andere Weise den gleichen Effekt erzielen.

Ist die Ausbildung der Gelenke für die Oberkieferbewegung bei *Cresaurus* primitiv oder eine Neuerwerbung?

Die Anlage zur *Streptostylie* muß vorhanden gewesen sein, wenn auch beschränkt, sonst hätte sich nicht das Bedürfnis nach einem Gelenk als geeignete Fortbildung einstellen können, sie war also primitiv angelegt. Bei einem Vorgänger des jurassischen Typs, dem triadischen *Thecodontosaurus*, ist am Original zufällig nur das Cranium allein erhalten und der ganze Facialteil fehlt. Ersteres zeigt aber keine Bruchkante gegen vorne, oben und an der Basis, auch keine Naht, sondern eine leicht vertiefte Fläche, ebenfalls eine Gelenkfläche, die wohl ähnlich wie bei rezenten Lizards mit hyalinem Knorpel erfüllt war; folglich bestand auch hier *Streptostylie* und diese ist daher sicherlich primitiv.

Hingegen haben die Studien von *Versluys* bei anderen carnivoren Dinosauriern aus Trias und Jura derzeit noch keine gleich exakten Resultate geliefert.

Wir wollen einen Blick auf die Pflanzenfresser werfen. Sie ähneln in der Körpergestalt den carnivoren Formen, besitzen aber einen schwerer gebauten Schädel. Er bildete sich durch andere Bezahnung um. Da die Zähne jetzt reihenweise stehen und beim Kauen der vielfach kieselhaltigen Pflanzennahrung rasch abgerieben werden, müssen sie ebenso rasch ersetzt werden. Es entsteht eine breite Zahnfläche, die wie eine Hachel wirkte und daher breite Zahnbeine erforderte. An der Schädelspitze hatten diese Herbivoren einen hornigen Schnabel zum Abreißen der Pflanzennahrung, welcher der Prämaxille im Oberkiefer, und vor dem Dentale im Unterkiefer aufsaß (daher „Prädentata“). Ein mechanisches Erfordernis bei dieser Nahrungsweise und bei der hiezu nötigen Nahrungszerkleinerung bestand im Allgemeinen für die *Streptostylie* nicht. Wir finden auch tatsächlich nur die Reste früherer Gelenke an der inneren Schädelbasis und am *Quadratum*, sie scheinen aber funktionslos geworden zu sein; außerdem war das Cranium verknöchert und eine feste Knochenspanne fixierte Cranium und Nasenregion. Die Kaubewegung erforderte, genau so wie bei unseren herbivoren Säugern, Bewegungsmöglichkeit für den Unterkiefer, im Sinne vor—rückwärts in erster Linie und wohl auch senkrecht dazu, wenn auch in geringerem Maße in zweiter Linie, denn nur so kann das Zermahlen der Pflanzenfasern am leichtesten vollzogen werden.

Dieser Grundsatz ist bei den herbivoren Dinosauriern befolgt und weder bei den jurassischen *Stegosauriern*, noch cretacischen Formen, *Iguanodon*, *Camptosaurus* etc. konnte *Streptostylie* nachgewiesen werden. Nur bei zwei nahe verwandten Formen der Oberkreide

Telmatosaurus und Mochlodon, konnte Dr. Baron Nopcsa*) nachweisen, daß das Quadratum gegen oben (Squamosum), seitwärts (Jugale) und innen (Pterygoid) nicht nähtig, sondern gelenkig angeschlossen war. Es nahm also an der Bewegung des Unterkiefers bis zu einem gewissen Grade teil, verstärkte diese dadurch in ihrer Schiebebewegung, mußte aber dazu ganz exzeptionell kräftige Muskelansätze besessen haben, weshalb es eine innere flügelartige Apophyse ausbildete. Diese Quadratummuskeln entsprechen dem Orbitoquadratum der Vögel.

Beide Dinosaurier der Oberkreide zeigen also eine erneuerte Beweglichkeit der Quadrata, welche nicht als primitiv, sondern als Neuerwerb aufzufassen ist.

Werfen wir noch einen Blick auf die Vögel. Bei vielen lebenden Typen ist auch bei ihnen der Oberkiefer, recte Oberschnabel, beweglich, so wie bei den Nachkommen unserer alten Reptilien, den rezenten Lazeriliern. Man wußte nicht, wie beide Gruppen, vom zoologischen Standpunkt aus, in Verbindung zu bringen seien. Da vom paläontologischen die Flugsaurier stets mit den Dinosauriern in genetische Verbindung gebracht worden sind, was wegen Fehlens einer Streptostylie bei den Zoologen Zweifel erweckte, deshalb glaubte man für die Vögel eine noch unbekanntes Stammgruppe, gleichaltrig mit den Ahnen der Reptilien, annehmen zu müssen, (Fürbringer 1901).

Das ist nicht mehr nötig: Primitive und spezialisierte Reptilien sowie Vögel besitzen ein freies Quadratum; der Abstammung der Vögel von Reptilien steht nichts mehr im Wege und gleichzeitig mit fleischfressenden, streptostylen Dinosauriern im oberen Jura treten auch die ersten fleischfressenden, streptostylen Flugsaurier auf.

R. Folger; Neuere Arbeiten auf dem Gebiete der Sedimentbildung und chemischen Geologie.

1. Sir John Murray und Emil Philipp: Die Grundproben der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer „Valdivia.“ *Ergebn. der Valdivia-Exp.* X. 2. Jena 1908.

2. John Murray and G. W. Lee: The depth and marine deposits of the Pacific. *Mem. Mus. of comp. Zool. Harvard Coll.* vol. XXXVIII. IV. 1. Rep. of Exp. in Large of A. Agassiz on the steamer „Albatros.“ 1899/1900. Nr. XII et Rep. of Exp. etc. 1904/1905 Nr. XVII.

3. Emil Philipp: Ueber das Problem der Schichtung und über Schichtbildung am Boden der heutigen Meere. *Ztschr. d. Deutsch. Geol. Ges.* Bd. LX. Berlin 1908. S. 370.

4. Albert Heim: Gedanken über Schichtung. *Sep. ex Vierteljahrsschr. für naturforsch. Ges.* 1909. Bd. LIV, S. 330 ff.

5. Gottlob Linck: Ueber die Entstehung der Dolomite. *Monatsber. d. Deutsch. Geol. Ges.* Bd. LXI, Nr. 5, S. 230. Berlin 1909.

6. Gottlob Linck: Die Bildung der Kalksteine. *Jena 1909. Naturwissenschaftl. Wochenschr.* 1909, Nr. 26. Mit Abbildg.

7. Karl Krech: Beitrag zur Kenntnis der oolithischen Gesteine des Muschelkalks um Jena. *Berlin 1909. Jahrb. d. königl. preuß. Geol. L. A.* Bd. XXX. Teil. I. Heft 1, S. 59 bis 134. Mit 3 Tafeln.

8. K. A. André: Ueber stetige und unterbrochene Meeressedimentation und ihre Ursachen, sowie über deren Bedeutung für die Stratigraphie. *Stuttgart 1908. Neues Jahrb. f. Min. Geol. etc. Beilagebd.* XXV. S. 366 bis 421.

9. Otto M. Reis: Zur Fucoidenfrage. *Jahrb. d. k. k. Geol. R. A.* 1909, Heft 3—4, S. 615 bis 638. Mit 1 Tafel. Wien 1909.

Seit den Tagen, da der „Challenger“ uns zuerst mit den unbekanntes Tiefen der großen Weltmeere vertraut machte, hat die Anteilnahme für die Tiefseeforschung in geologischen Kreisen eine zunehmende Steigerung erfahren.

*) Dinosaurierreste aus Siebenbürgen; *Denkschr. d. k. Akad. d. Wiss. math.-nat. Kl.*, Bd. LXVIII, S. 574, 1899.