

AUS DEM VERGLEICHEND-ANATOMISCHEN INSTITUT ZU FREIBURG I. BR.

DIE
ENTWICKELUNG DER PAUKENHÖHLE

VON

LACERTA AGILIS.

EIN BEITRAG ZUR LEHRE VOM SCHALLEITENDEN APPARAT
DER WIRBELTIERE.

VON

ELISABETH CORDS.

Mit 17 Figuren im Texte und 9 Figuren auf den Tafeln 22/23.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	223
A. Descriptiver Teil.	
I. Frühere Untersuchungen über die Entwicklung und das Verhalten der Paukenhöhle bei den Reptilien	225
II. Eigene Untersuchungen	231
1. Beschreibung der Serien 1—7 von <i>Lacerta agilis</i>	231
2. Zusammenfassung der Befunde	276
B. Vergleichend anatomischer Teil.	
Literatur-Verzeichnis	311
Erklärung der Figuren 1—9 auf den Tafeln	318

Einleitung.

Das Material zu vorliegenden Untersuchungen verdanke ich Herrn Professor Gaupp, auf dessen Veranlassung hin auch die Arbeit unternommen worden ist. Ebenso habe ich ihm zu danken für das Interesse, das er jederzeit für dieselbe zeigte, sowie für manche sonstige Anregung und nützliche Winke bei Verfolgung derselben.

Es lagen mir zahlreiche Serien von *Lacerta agilis* vor, grösstenteils in Horizontalschnitten; nur einige waren in Sagittalschnitte zerlegt. Die Objekte waren meistens in Hämatoxylin-Eosin, zum Teil auch in Bismarkbraun oder Hämatoxylin-Orange gefärbt. Die Schnittdicke betrug 15 und 20 μ . Der kleinste Embryo hatte eine Kopflänge von 1,7 mm, das grösste genauer untersuchte Exemplar war ein ausgeschlüpftes Tier, dessen Kopflänge 8 mm betrug bei einer Gesamtlänge von 65 mm. Zum Vergleich und zur Kontrolle der Befunde wurden auch die Verhältnisse von erwachsenen Tieren in Schnittserien untersucht.

Unter diesen Serien wählte ich eine Reihe von sieben aufeinanderfolgenden Stadien aus, die ich der nachstehenden Beschreibung zugrunde lege. Fünf von ihnen wurden ausserdem zur Anfertigung von Modellen nach dem Bornschen Platten-Rekonstruktionsverfahren benutzt. Die Kleinheit der Objekte und die Kompliziertheit der darzustellenden Verhältnisse machten eine recht beträchtliche Vergrösserung notwendig. So ist bei

den Modellen der vier jüngeren Stadien eine 100fache Vergrösserung gewählt worden, während das fünfte aus rein technischen Gründen¹⁾ bloss 75fach vergrössert wurde. Bei allen zur Anfertigung von Modellen benutzten Stadien wurden die Epithelschichten, sowohl Ectoderm als Entoderm, modelliert, wobei allerdings stellenweise eine geringe Vergrösserung der Dicke des Epithels nicht zu umgehen war. Die Verdickung wurde dann an der der freien Oberfläche entgegengesetzten Seite der betreffenden Epithelschicht angebracht, um das Oberflächenrelief der interessierenden Teile nicht willkürlich abzuändern und besonders das Lumen der Hohlräume nicht noch mehr zu verengen. [Sie ist übrigens im Vergleich mit der starken Vergrösserung so unbedeutend, dass die Resultate dadurch in keiner Weise beeinflusst werden.] An den beiden ersten Modellen ist wegen des Zusammenhanges der Schlundspalten mit der Körperoberfläche auch die äussere Körperbedeckung in dem betreffenden Gebiet mit zur Darstellung gebracht worden. An den anderen, spätere Stadien darstellenden Modellen ist nur noch die Umwandlung der Entoderm-Ausstülpungen verfolgt und modelliert worden. Sobald es möglich war, die einzelnen Blastengrenzen in den Mesodermmassen auch nur einigermaßen sicher zu bestimmen, habe ich auch die in der Anlage begriffenen Knorpel- und Knochen-Teile in den Modellen zur Anschauung zu bringen gesucht.

Ich werde in nachfolgenden Blättern nach Berücksichtigung des bisher über die Entwicklung der Paukenhöhle und der Tuba Eustachii bei Reptilien bekannt gewordenen, zunächst eine Beschreibung dieser Modelle und der sonstigen ausgewählten

¹⁾ Bei dem mir zur Verfügung stehenden Projektionsapparat hätten die an diesem Objekt schon recht grossen Schnittbilder bei noch stärkerer Vergrösserung in den Randteilen eine zu bedeutende Verzerrung gezeigt, um noch als genau genug gelten zu können; ausserdem zeigt dieses Stadium, das älteste, das modelliert wurde, alle Teile schon von so beträchtlicher Grösse, dass eine noch stärkere Vergrösserung überflüssig erscheinen musste.

Serien geben, um alsdann die Resultate, die sich aus der Untersuchung ergeben haben, kurz- zusammenzufassen und sie den an anderem Material von anderen Untersuchern gewonnenen Ergebnissen gegenüberzustellen und mit ihnen zu vergleichen.

Dabei lässt sich nun die Erörterung verschiedener anderer Punkte, — auch solcher, die sich nicht direkt auf die Entwicklung der Paukenhöhle bei Reptilien beziehen — nicht umgehen. So wird z. B. die Frage nach der Homologie der Paukenhöhlen- und Trommelfell-Bildungen bei den verschiedenen Klassen der Wirbeltiere hier eine nähere Berücksichtigung finden müssen. Ferner werden wir uns Rechenschaft über den Wert des Nervenverlaufes zum Cavum tympani sowie über die Natur und Herkunft der Columella auris zu geben haben. Auch die Frage nach der Neubildung eines Kiefergelenkes und dem Funktionswechsel von Quadratum und Articulare im Sinne der Reichert'schen Hypothese wird hierbei gestreift werden.

A. Deskriptiver Teil.

Es soll hier zunächst eine kurze Übersicht über die bisher gewonnenen Anschauungen hinsichtlich der Entwicklung des tubo-tympanalen Raumes bei den Reptilien gegeben werden. Dabei sollen auch die Zustände dieses Organsystems bei erwachsenen Tieren und die Deutungen, die sie erfahren haben betrachtet und verwertet werden.

I. Frühere Untersuchungen über die Entwicklung und das Verhalten der Paukenhöhle bei Reptilien.

Nur eine kleine Reihe von Arbeiten ist es, die hier aufzuführen sind. Die Entwicklungsgeschichte der Paukenhöhle speciell bei den Reptilien hat sich bisher nur eines geringen Interesses zu erfreuen gehabt. Und doch sind sicher gerade hier interessante Aufschlüsse zu erwarten nicht nur in bezug auf dieses Hohlraum-System bei den Reptilien selbst, sondern auch

hinsichtlich der morphologischen Bedeutung der Bestandteile des schalleitenden Apparates in der Reihe der Wirbeltiere überhaupt.

Rathke (1861) sagt über die Bildung des tubo-tympanalen Raumes in seiner Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere folgendes: „Bei den Schildkröten und den Sauriern erwächst die vorderste Schlundspalte nur in ihrem äussersten Teile oder dem Eingange, und aus der Substanz, die dazu verwandt ist, entwickelt sich das Trommelfell; der übrige Teil der Spalte aber nimmt mit dem Wachstum des Kopfes bei den meisten von diesen Tieren bedeutend an Weite und Tiefe zu und bildet eine verhältnismässig beträchtlich weite Höhle, welche die Trommelhöhle und Eustachische Trompete der höhern Tiere representiert. Bei den Krokodilen hingegen entwickelt sich aus ihm eine lange enge Eustachische Trompete und eine weite Trommelhöhle Bei den Schlangen und schlangenartigen Sauriern erwächst jene Spalte gänzlich oder beinahe gänzlich.“

Die Bemerkungen, die Parker (1877—1883) in seinen verschiedenen Schädel-Arbeiten über die Paukenhöhle bei Reptilien macht, sind auf gelegentlichen Notizen über das Vorhandensein und die gröberen Formverhältnisse dieses Organs bei den einzelnen der von ihm untersuchten Stadien beschränkt. Die Columella ist nach seiner Ansicht „manifestly a compound organ, both periotic and visceral.“

Auch van Bemmelen (1886) Angaben sind sehr kurz. Von den fünf Paar Schlundspalten, die er bei Schlangen und Eidechsen fand, wird „das erste Paar, so wie bei allen Amnioten, zur Tuba Eustachii und Cavum tympani, die wie bekannt, bei Schlangen rudimentär bleiben.“

Etwas ausführlicher sind die Angaben, die wir C. K. Hoffmann (1884—1889) verdanken, obgleich auch dieser die Entwicklung der Paukenhöhle nur nebenher und im Anschluss an seine Untersuchungen über die Gehörknöchelchen betrachtet.

Nach seiner Auffassung entsteht die Paukenhöhle der Reptilien in Übereinstimmung mit ihrem Verhalten bei Vögeln oder Säugern, aus der sehr lange in embryonalem Zustande beharrenden ersten Schlundtasehe, und zwar „aus einem nach aussen, oben und vorn gerichteten Fortsatz, dem *Canalis tubo-tympanicus*“. — Hoffmann weist selbst darauf hin, dass er hier zu einem etwas anderen Befunde kommt als Koelliker (1879), mit dem er sich sonst in Übereinstimmung befinde, und bei dem der genannte Fortsatz als „nach oben, aussen und hinten“ gerichtet angegeben wird. Später rückt unter Resorption des umgebenden embryonalen Gewebes die ursprünglich hinter der ersten Kiementasche gelegene *Columella* in die Paukenhöhle; eine vordere und eine hintere Aussackung der Höhle vereinigen sich über dem Gehörknöchelchen, so dass dann „der *Stapes*“ an seiner freien Oberfläche von Schleimhaut, „der unmittelbaren Fortsetzung der Schleimhaut der Schlundhöhle“ bekleidet ist. Hoffmann kommt zu dem Schluss, dass „dieser *Canalis tubo-tympanicus* vollkommen der Spritzlochkieme bei den Selachiern und der embryonalen Spritzlochkieme bei den Knochenfischen entspricht, wie aus seiner Lage zwischen dem *Nervus trigeminus* und dem *Nervus acustico—facialis*, die vollständig mit der der Fische übereinstimmt, deutlich hervorgeht.“ Die *Columella* entsteht nach ihm aus zwei genetisch verschiedenen Stücken, von denen er das mediale als „*Otostapes*“ von der Labyrinthwand herleitet, während das laterale, der „*Hyostapes*“ dem Zungenbeinbogen seine Entstehung verdanken soll. Nach ihm wäre also die *Columella* doppelter Herkunft.

Während demnach die Angaben über die Entwicklung der Paukenhöhle bei den Reptilien sich als sehr spärliche und wenig eingehende erwiesen haben, fanden die Verhältnisse des tubo-tympanalen Raumes in ihrer definitiven Ausgestaltung mehr Beachtung. Von älteren Untersuchern wären vor allem zu nennen: Windischmann (1831), Leydig (1872) und Hasse (1871—1873).

Der letzte Forscher, der die diesbezüglichen Fragen mit grosse Genauigkeit und an einem ausserordentlich reichhaltigen Material bearbeitete, ist J. Versluys (1898). Es kann nicht meine Absicht sein und entspricht auch durchaus nicht dem Ziel dieser Arbeit, hier im einzelnen auf die sorgfältigen Untersuchungen Versluys' einzugehen. Nur einige Punkte werde ich näher berücksichtigen, hinsichtlich aller Einzelheiten muss auf die Original-Arbeit verwiesen werden.

Schon den älteren Beobachtern fiel die ungemeine Weite der Verbindungsstelle der Paukenhöhle mit dem Rachen auf. Leydig sagt darüber: „Hier bleibt es immer von Bedeutung, sich leicht überzeugen zu können, dass der Paukenraum nur eine Ausbuchtung der Rachenhöhle um den dickbauchigen Musculus pterygoideus externus herum nach hinten und oben vorstellt;“ er hält deshalb die Benennung: Tuba Eustachii nicht für angebracht. Auch Versluys ist der Ansicht, dass man diesen Namen „der eingreifenden Umbildungen“ wegen, die bei den Reptilien stattgefunden haben, besser nicht anwendet; nur bei Chamäleonten und einigen Iguaniden „liegt im Auftreten von Schleimhautfalten eine Vorrichtung zur Verengerung der Kommunikation von der Paukenhöhle mit der Rachenhöhle vor.“ Auch die Form der Paukenhöhle soll sehr variabel sein, „da sie der Hauptsache nach von den Proportionen einiger Knochen, weiter auch von verschiedenen Muskeln, die ein sehr veränderliches Volumen haben, bestimmt wird; die Variationen sollen sich besonders am medialen Teil der Paukenhöhle bemerkbar machen. Hasse unterscheidet bei den Reptilien zwei Abschnitte des tubo-tympanalen Raumes: er spricht sich darüber in seiner Arbeit „über das knöcherne Labyrinth der Frösche“ folgendermassen aus: „Der Teil der Paukenhöhle, welcher bei den Eidechsen im Bereich des Os quadratum sich findet und von demselben teilweise umlagert ist, ist das eigentliche Cavum tympani, der Teil dagegen, der zwischen der Innenwand desselben und der äusseren

Labyrinthwand liegt, ist der Recessus.“ Ein Nebenanhang ist der nach hinten gewendete Recessus scalae tympani. Bei Krokodilen, Vögeln und Säugern ist der Recessus auf eine Vertiefung im Bereich des Foramen vestibulare reduziert. Versluys hält die Einteilung in ein eigentliches Cavum tympani und einen Recessus nicht für berechtigt, da er auf Grund seines reichen Materials zu der Anschauung gekommen ist, dass „die Trennung beider Teile of sehr unvollkommen ist; den medialen Abschnitt, der bei weitem der geräumigste ist, als Recessus dem lateralen Abschnitt als eigentliches Cavum tympani gegenüberzustellen, wird schon dadurch unmöglich.“ Ebenso tritt er einer von Hasse vertretenen Homologisierung des an der medialen Paukenhöhlenwand gelegenen Recessus bei den Vögeln mit dem Recessus bei den Reptilien entgegen. Die Weite der Paukenhöhle kann wechseln, bis zum völligen Verschwinden des Hohlraumes; ebenso kann das äusserst verschieden in Grösse und Dicke entwickelte Trommelfell verloren gehen, was Versluys mit der verschiedenen Lebensweise in Zusammenhang bringt. Immer vorhanden ist dagegen die Columella, welche aus „einem inneren, knöchernen Teil, dem Stapes, dessen Basis in der Fenestra utricularis befestigt ist, und aus einem lateralen, hyalinknorpeligen Teil, der sich mit dem Trommelfell verbindet und von Gadow (1889) Extracolumella genannt wird,“ zusammengesetzt ist. Beide Teile sind vielfach durch ein Gelenk verbunden, das aber auch verloren gehen kann.

In einer zweiten Arbeit (1903) beschäftigt sich Versluys alsdann mit der Entwicklung der Columella auris bei den Lacertiliern. Er kommt auf Grund dieser Untersuchungen zu dem Schluss, dass Columella und Zungenbeinbogen dem gleichen „Blastemstab“ entstammen, dessen ventraler Abschnitt zum ersten Zungenbeinhorn (dem Zungenbeinbogen im engeren Sinne) und dessen dorsaler Abschnitt zur Columella wird. Vom lateralen Ende der Columella-Anlage aus entsteht etwas später der Inser-

tionsteil, der schliesslich ins Trommelfell zu liegen kommt. Die Verknorpelung von Zungenbeinhorn und Columella erfolgt unabhängig voneinander. Seine Ansicht über den morphologischen Wert der Gehörknöchelchen hat Versluys geändert. Während er früher die Peters-Gadowsche Anschauung vertrat, wonach die drei Gehörknöchelchen der Säuger in der Columella der Sauropsiden potentiell enthalten sein sollen, ist er jetzt der Meinung, dass aus den Untersuchungen von Parker, Hoffmann, Suschkin sowie aus den in dieser (seiner zweiten) Arbeit mitgeteilten Befunden hervorgeht, doch Peters' Angriff auf die Reichertsche Hypothese ein verfehlter gewesen ist.“

Dagegen sind einige seiner Angaben, die mit den Beobachtungen Gaupps von 1900 in Widerspruch zu stehen scheinen, meiner Ansicht nach nur auf ein Missverstehen der Gauppschen Darstellung zurückzuführen. Während nämlich Gaupp in seiner Beschreibung des Lacerta-Schädels streng zwischen Crista parotica (der Ohrkapsel) und Processus paroticus (der Columella) unterscheidet, denen er, weil sie in frühen Entwicklungsstadien getrennt angelegt werden, verschiedene Namen gibt, und die später erst zu einem Ganzen verschmelzen, glaubt Versluys auf Grund einer Verwechslung von „Processus paroticus“ und „Crista parotica“ aus Gaupps Angaben herauszulesen, dass dieser die Crista parotica (Versluys' Processus paroticus), also einen Teil der knorpeligen Ohrkapsel, vom Zungenbeinbogen ableiten will. Soviel ich aus der Gauppschen Darstellung ersehe, hat dieser unter der Benennung Crista parotica das dargestellt, was Versluys als Processus paroticus aufführt, während der Processus paroticus von Gaupp dem Processus dorsalis columellae von Versluys entspricht. — Auch über die Muskeln des Mittelohres macht Versluys eingehende Angaben, auf die ich bei der Darstellung meiner Befunde noch zurückkommen werde.

Ganz kürzlich (1907) sind noch einige kurze Mitteilungen

von Fuchs über die Entwicklung der „Bicolumella“ oder des „Distelidiums“ bei Reptilien erschienen. Fuchs leitet den medialen Abschnitt der Columella von der Ohrkapsel ab, den lateralen vom Skelet des Hyalbogens, steht also, wie er selbst angibt, „im wesentlichen auf dem Standpunkt von C. K. Hoffmann“. Er betrachtet „Operculum bezw. Operculum + Stilus der Urodelen für homolog dem Otostapes der Reptilien und beide für homolog dem Stapes der Säugetiere; alle drei aber“ hält er „ontogenetisch für Abkömmlinge der Gehörkapsel.“

II. Eigene Untersuchungen.

1. Beschreibung der Serien I.—VII. von *Lacerta agilis*.

Ich lasse jetzt die Beschreibung der Serien und Modelle folgen, die mir bei der Untersuchung vorgelegen haben.

Serie I. Modell 1a und 1b

(vergl. Textfig. 1; Tafelfigg. 1 und 2.)

Der Embryo weist eine Kopflänge¹⁾ von 2,4 mm auf; er ist in Horizontalschnitte zerlegt.

Bei der äusseren Betrachtung zeigen sich rechterseits caudal von der noch weit durchgängigen Hyomandibularspalte noch drei, in der Reihenfolge von vorn nach hinten an Grösse abnehmende Branchialspalten, die ebenfalls noch alle durchgängig sind. Auf der linken Seite finden sich nur zwei offene Spalten; die dritte ist bloss durch eine leichte Einsenkung auf der Aussenfläche des Embryo, der auf der Innenseite eine kleine Aussackung in der Wand des Schlundrohres entspricht, dargestellt. Eine vierte Branchialspalte ist beiderseits aussen und

¹⁾ Die Angaben der Kopflänge beziehen sich auf die Entfernung von der Schnautzenspitze bis zur höchsten Erhebung des Mittelhirns. Es ist dies eine genauere Massangabe als die der Gesamtlänge des Tieres, da diese bei der starken und wechselnden Krümmung des embryonalen Körpers gar nicht direkt messbar ist.

innen nur durch Furchen des Ecto- resp. Entoderms angedeutet, ohne dass es jedoch zur Verschmelzung der beiden Epithelschichten an den betreffenden Stellen oder gar zum Durchbruch kommt.

Ich werde im folgenden bei der Zählung der Kiemen-Spalten und Bogen dem von Gaupp (1905) vorgeschlagenen Modus folgen, und somit die Bogen von vorn nach hinten als Mandibular-, Hyal-, erster, zweiter etc. Branchial-Bogen aufzählen; dasselbe gilt für die die Bogen trennenden Spalten, von denen also die zwischen Hyal- und erstem Branchialbogen (caudal von der Hyomandibularspalte) gelegene als erste Branchialspalte im eigentlichen Sinne aufzufassen ist.

Zum Modellieren wurde die rechte als die vollständigere Seite gewählt (vergl. Tafelfig. 1), der Übereinstimmung mit den folgenden, teilweise schon früher fertig gestellten Modellen wegen aber durch Umkehrung der Schnittbilderzeichnungen im Modell 1 b als linke Seite modelliert.

Die Hyomandibularspalte reicht, von aussen betrachtet, unter allen Spalten am weitesten dorsalwärts; dort befindet sich auch die Durchbruchsöffnung nach innen, an die sich ventralwärts eine rinnenförmige Furche anschliesst, welche die Grenze von Mandibular- und Hyalbogen markiert.

Die Schlundhöhle auf diesem Stadium zeigt in ihrem oralen Abschnitt die Gestalt eines plattgedrückten Rohres, das sich erst weiter caudal, etwa vom Abgang der dritten Schlundspalte ab, allmählich erweitert, indem von dort an seine dorsale und ventrale Wand in der Medianlinie auseinanderweichen, so dass im Querschnitt eine etwa rhombische Gestalt erreicht wird. Von ihrer lateralen Kante erheben sich paarweise die Schlundtaschen mit je einer dorsalen und einer ventralen Aussackung flügelförmig nach aussen. Die Kommunikationsöffnungen der einzelnen Spalten mit der Schlund- oder Rachenhöhle sind verhältnismässig eng. An der Hyomandibularspalte ist, wie auf

der Aussenseite, die Öffnung wegen Verschlusses des ventralen Abschnittes dieser Tasche weit (proximal-) dorsalwärts gerückt. Ausserdem zeigt der dorsale Rand dieser Entodermausstülpung eine im Vergleich mit den anderen Taschen recht beträchtliche Aussackung (p F auf Tafelfig. 2), die sich lateral und ventral zur Vena capitis lateralis in rostral-dorsaler Richtung erstreckt, so dass dadurch die ganze Spalte aus ihrer ursprünglich transversalen Richtung mehr in eine Längs- oder Sagittalstellung gedreht erscheint; dieselbe Verschiebung zeigt auch die Kommunikationsöffnung, die dadurch an der Dorsalwand des Rachens weit rostral- und medialwärts ausgedehnt ist. An den beiden folgenden Spalten (der ersten und zweiten Branchialspalte) ist die Verbindung mit dem Darmrohr dadurch kompliziert, dass hier das Lumen der in dorso-ventralem Durchmesser abgeplatteten Schlundhöhle in die gleichfalls abgeplatteten, aber senkrecht zur Ebene des Hauptrohres orientierten Spalten sehr plötzlich übergeht. An der dritten Spalte ist die innere Öffnung bei der grösseren Weite des Schlundrohres einfach rundlich, während die äussere gleichfalls durch eine quergestellte Spalte gebildet wird.

Die Visceralspalten — resp. in früheren oder späteren Stadien die Furchen oder Taschen — würden sich vom Schlunddarm etwa senkrecht zu dessen Längsachse nach den Seiten erheben, so dass ihr annähernd spaltförmiges Lumen quer zu dem ebenso gestalteten Hohlraum des Schlundes stehen würde, wenn man die starke Krümmung des embryonalen Halsteiles ausschalten könnte. Infolge dieser Krümmung aber zeigen sie eine, man kann wohl am besten sagen, fächerförmige Anordnung, bei der ihre ventralen Enden konvergieren. Von dieser Orientierung macht nur die Hyomandibularspalte eine Ausnahme durch ihre vorhin schon erwähnte stärkere dorsale Ausbuchtung, die sich proximal mit ihrer Kommunikation bis nahe an das Dach der Mundbucht erstreckt. Es handelt sich von jetzt

ab immer nur um den dorsalen Abschnitt der Hyomandibular-
tasche, da der ventrale verschlossen und auch seine ehemalige
Abgangsstelle vom Schlundrohr kaum noch angedeutet ist.

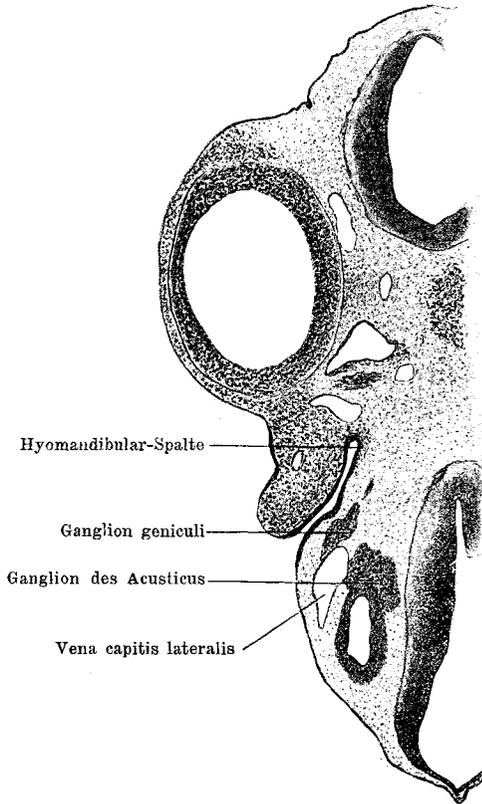


Fig. 1.

Ganglion geniculi des Facialis mit den beiden Ästen des Nerven. ⁴⁹/1.

Nach van Bemmelen (1886) und Maurer (1902) finden sich bei Reptilien vier resp. fünf Paare von „Schlundspalten“, von denen aber das fünfte nur kurzen Bestand haben soll. Da Maurer die Hyomandibularspalte als „erste Schlundspalte“ bezeichnet, kommt er bei der Zählung zu einer Spalte mehr

als ich; es würde also seine vierte meiner dritten Spalte entsprechen (vergl. das oben Gesagte).

Von Gefässen wäre hier zunächst die *Vena capitis lateralis*¹⁾ zu nennen; diesen Namen haben Grosser und Brezina (1895) für die *Vena jugularis facialis* Rathkes eingeführt. Sie liegt nahe der Aussenfläche des Körpers, dorsal zu den Ausstülpungen der Schlundtaschen, in dem Winkel zwischen deren dorsalen Zipfeln und dem Ectoderm der Körperwand; an der Hyomandibularspalte zieht sie, etwas entfernter vom Ectoderm, eine Strecke weit über die dorsal-orale Kante dieser Tasche hin, etwas medial zu dem dorsalen Divertikel derselben. Medial zu den dorsalen Schlundtaschen-Divertikeln und ventral-medial, bzw. medial von der Vene liegt der Kopfteil des Aortenbogens, der zwischen den Schlundtaschen hindurch von der ventralen Seite her seine Kiemenbogengefässe aufnimmt, um dann an der dorsalen Schlundwand entlang als *Art. carotis dorsalis* zum Kopfe zu verlaufen.

Der *N. facialis* liegt, nachdem er sich vom *Acusticus* getrennt hat, zunächst medial zur Vene und somit auch medial zur Hyomandibularspalte. Er geht dann an der ventralen Fläche der Vene vorbei auf ihre laterale Seite und wendet sich schliesslich schräg lateral-ventralwärts in die Gewebsmassen des Hyalbogens, wo er nicht mehr weiter zu verfolgen ist. Vorher gibt er einen dünneren Ast ab, der in entgegengesetzter Richtung wie der Hauptstamm an der caudal-medialen Wand der Hyomandibularspalte eine Strecke weit proximalwärts zu verfolgen ist. Wir sehen also schon hier die typische Teilung des Nerven in einen *Ramus posterior* oder *hyomandibularis* und einen *Ramus anterior* oder *palatinus*. Nach dem Schema, welches Gegenbaur (1871/72) für die Kiemenbogennerve der Salaria aufgestellt hat, entspricht der letztere einem *Ramus pharyngeus* + *Ramus praetrematicus*, während der erstere einen *Ramus posttrematicus* repräsentiert.

¹⁾ Broman nennt das Gefäss beim Menschen *Vena iugularis primitiva*.

Serie II. Modell 2

(vergl. Textfig. 2, 3, 4; Tafelfig. 3).

Der in Horizontalschnitte zerlegte Embryo weist eine Kopflänge von 3 mm auf. Zwei Spalten, die zweite und dritte Branchialspalte, zeigen sich noch nach aussen geöffnet; die erste (hinter der Hyomandibularspalte gelegene) dagegen hat sich von ihrer Verbindung mit dem Ectoderm vollständig gelöst. Vom Epithel der ersten und zweiten Branchialspalte wachsen medial-dorsalwärts die Thymusknospen aus, welche mit ihrem freien Ende medial gewandt, sich zwischen Vena capitis lateralis (dorsal) und Aorta dorsalis (ventral) lagern; die Epithelverdickungen beider Spalten sind miteinander zu einem Körper verschmolzen. Die Hyomandibularspalte, welche von jetzt ab für die Untersuchung allein noch in Betracht kommt, hat im Vergleich mit dem vorhergehenden Stadium absolut und relativ an Grösse zugenommen, während an den anderen Spalten, wenigstens relativ, eher ein gegenteiliges Verhalten zu konstatieren ist. Ihre ehemals laterale, jetzt ventro-caudale Kante ist in ihrem ventralen Abschnitt nur wenig vom Ectoderm entfernt, in ihrem dorsalen berührt sie es in geringem Umfang mit einer Spitze, die lateral zur V. cap. lat. liegt. Eine Durchbruchöffnung nach aussen besteht nicht mehr, auch ist die Berührungszone von Ectoderm und Entoderm nur noch von ganz geringem Umfang, wie die Schnitte lehren. Von dieser lateralen Spitze an beginnt die dorsale Kante der Tasche, die sich alsbald dicht ventral zur Vena cap. lat. lagert und dieser angeschlossen zunächst proximal (und leicht ventral) verläuft. Von einer proximal gerichteten Aussackung (vergl. Tafelfig. 3 p. F.) an steigt die Kante der Tasche alsdann steil ventralwärts zur dorsalen Schlundwand herab, wobei sie dem vorderen blinden Ende des embryonalen Darmrohres sehr nahe kommt. Die Richtung der Tasche, die wie im vorigen Stadium in lateraler Ausdehnung ziemlich flach zusammengedrückt ist, weicht von der ursprüng-

lichen queren Stellung jetzt recht beträchtlich in der Weise ab, dass ihr laterales Ende sich distal wendet und ihre ursprünglich caudale Fläche sich medianwärts kehrt, mit leichter caudaler Abweichung. Dabei liegt die Tasche mit ihrer Hauptmasse noch ganz lateral zur Vene und Arterie; nur das proximale Ende der dorsalen Kante zeigt die Tendenz sich ventral an der Vene vorbei medianwärts zu verschieben. Die Schlundhöhle zeigt auch hier noch eine starke Abflachung in dorso-ventraler Richtung.

Auf diesem Stadium werden auch die ersten Blastemverdichtungen erkennbar. Ich werde im folgenden diese blastematösen Gewebsverdickungen nur an denjenigen Stellen näher berücksichtigen, wo sie für mein Thema von Bedeutung sind, d. h. in der Umgebung der Hyomandibularspalte und im Gebiet des Mandibular- und Hyalbogens. Beim Modellieren habe ich sie an diesem Modell noch nicht mitdargestellt, weil mir ihre Konturen noch zu undeutlich waren, um ein Modell herzustellen, das auf objektive Genauigkeit Anspruch erheben kann. Dagegen gebe ich zur besseren Veranschaulichung einiger zu beschreibender Punkte ihre Lage auf den Schnittbildern an. Bei Betrachtung der Textfiguren 2—4, die zur Ergänzung der Fig. 3 auf Tafel 23/24 dienen mögen, erkennt man solch eine Verdichtungszone in der Gegend der späteren Basis cranii. Eine sehr kräftig gefärbte, durch dichte Anhäufung ihrer Zellen ausgezeichnete Blastemmasse findet sich ferner im Mandibularbogen; sie reicht ventral-medianwärts bis zur Verschmelzung mit der anderseitigen, dorsalwärts dagegen bis in die Gegend des Facialis-Ganglions. In ihrer Mitte sehen wir den kräftigen dritten Ast des Trigemini, der vom Ganglion Gasseri herabsteigt, welches sich lateral zur Vene und der proximalen Spitze der Hyomandibularspalte zeigt. Eine Ohrkapselanlage ist noch nicht deutlich zu erkennen; das Gewebe in der Umgebung des häutigen Labyrinths zeichnet sich zwar durch seine

intensivere Färbung aus, geht aber an den meisten Stellen ohne Abgrenzung in die umgebenden Teile über. Dagegen zeigt sich ein deutliches Wachstumscentrum in der Mesenchymmasse, die

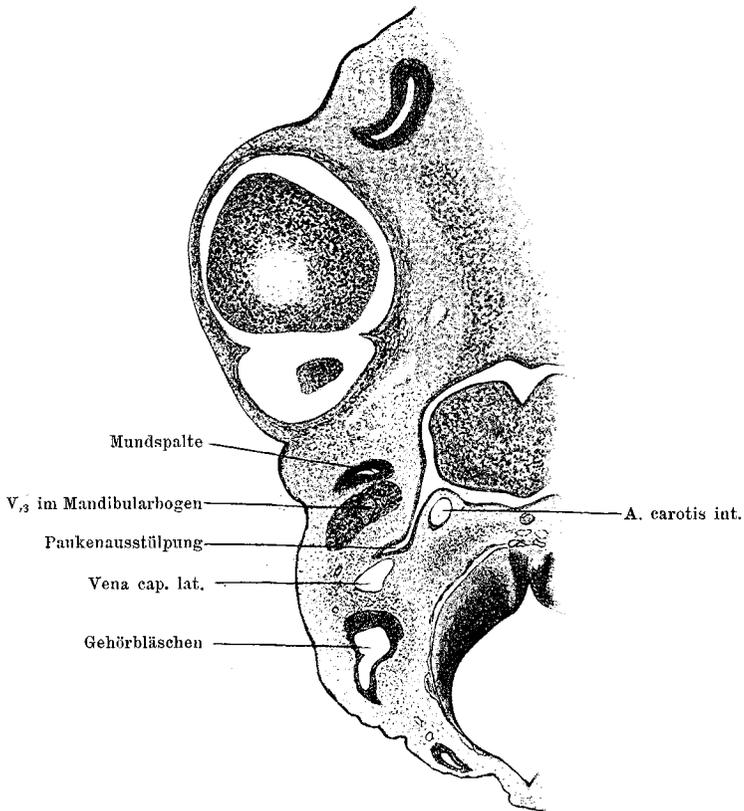


Fig. 2.

Verhalten der Tuben-Paukenausstülpung zu Arterie und Vene. Dritter Ast des Trigemini im Mandibularbogen-Blastem. ^{40/1.}

zwischen Hyomandibular- und erster Branchialtasche liegt. Wie aus dem Vergleich mit späteren Stadien hervorgeht, handelt es sich um die Anlage der Columella auris. Lateral-caudal geht die betreffende Gewebsverdichtung ohne Grenze in das Mesenchym auf der Aussenfläche der ersten Branchialtasche,

also in den Hyalbogen über. Medial dagegen, nach der Ohrkapselanlage zu, ist es durch einen deutlichen Streifen weniger intensiv gefärbten Gewebes gegen diese abgesetzt. Nach diesen Befunden scheint es also, dass die Columellaanlage in ihrer Entwicklung der Ohrkapsel um ein Geringes voraus ist, woraus man vielleicht auf eine Zugehörigkeit der ganzen Columella zum Zungenbeinbogen schliessen könnte. Auch die deutlich erkennbare Trennung des Fussplattenabschnittes, von dem Ohrkapselblastem, die besonders im ventralen Teil ausgesprochen ist, würde darauf hindeuten. Zur Entscheidung dieser Frage reichen aber meine Präparate aus den betreffenden Stadien sowohl an Zahl wie an Konservierung nicht aus. Ich möchte den Befund aber nicht unerwählt lassen, weil Versluys bei Geckoniden ebenfalls die Beobachtung gemacht hat, dass das Blastem des Stapes „deutlich früher angelegt wird“ und sich in früheren Stadien auch „bestimmt gegen das Blastem der Labyrinthkapsel abgrenzen“ lässt; in späteren Entwicklungszuständen verschmelzen dann beide Blasteme allerdings, was man aber, wie Versluys auch ausdrücklich hervorhebt, „nicht als einen Beweis des genetischen Zusammenhanges dieser Skeletteile (Stapes- und Labyrinthkapsel) betrachten darf“. Auch Gaupp steht bereits 1898 auf dem Standpunkt, „dass beide Stücke, das innere wie das äussere, hyalen Ursprungs sind, und dass nur das Bildungsgewebe des inneren sehr früh innig mit dem Ohrkapselblastem verschmilzt, so als dessen Fortsatz erscheinend“.

Ich möchte hier noch einige Worte einschieben über das Abhängigkeitsverhältnis, welches mir zwischen Schlundspalten und Blastemmassen zu bestehen scheint. Man hat an vorliegendem Präparat direkt den Eindruck, als wenn durch die Drehung der Hyomandibularspalte in die Längsrichtung der dorsale Teil des Hyalbogenblastems neben die in Differenzierung begriffene Schädelseitenwand, zwischen diese und die Hyomandibularspalte gerückt worden ist, sich gleichsam an ihr in die Höhe und nach

vorn geschoben hat. Ich glaube nun annehmen zu dürfen, dass in diesem frühen Stadium die Hyomandibularspalte, resp. die anderen Schlundspalten, das bestimmende Moment für die Anordnung der Blastemmassen in ihrer Umgebung sind, denn sicherlich kann eine zusammenhängende Epithelschicht beim Wachstum einen grösseren Druck ausüben als eine in Bildung und Umordnung ihres Zellmaterialies begriffene, verhältnismässig noch recht lockere Mesenchymmasse. Ebenso sicher aber wird dieses

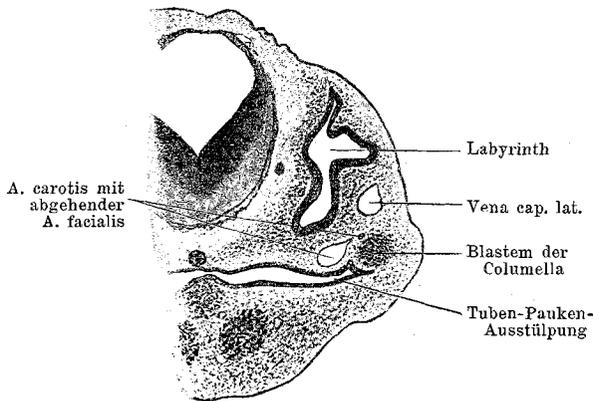


Fig. 3.

Abgang der A. facialis aus der Carotis int. und Verhalten zum Blastem der Columella. ^{40/1.}

Verhältnis sich in späteren Stadien, wenn man bereits von „Skeletteilen“, oder wenigstens ihren Anlagen, sprechen kann, zugunsten der letzteren umkehren.

Die Vena capitis lateralis liegt mit ihrem vorderen Abschnitt, wie schon erwähnt, auf der proximal-dorsalen Kante der Hyomandibulartasche, weiter hinten dagegen dorsal zu den Thymusknospen der ersten und zweiten, respektive zu der dorsalen Ausbuchtung der dritten Branchialtasche. Die Arterie, welche jetzt, wenigstens in ihrem proximalen Teil, nach Rathkes Vorgang als A. carotis interna zu bezeichnen

ist, liegt etwas weiter ventral als die Vene und läuft parallel zu dieser, an der dorsalen Schlundwand entlang, wobei sie sich medial zu den Abgangsstellen der Schlundtaschen und ventral zu den Thymusanlagen hält. Vor der proximalen Kante der ersten Branchialtasche gibt sie die kleine Arteria facialis (Verluys) ab, die in lateral-dorsaler Richtung aufsteigend

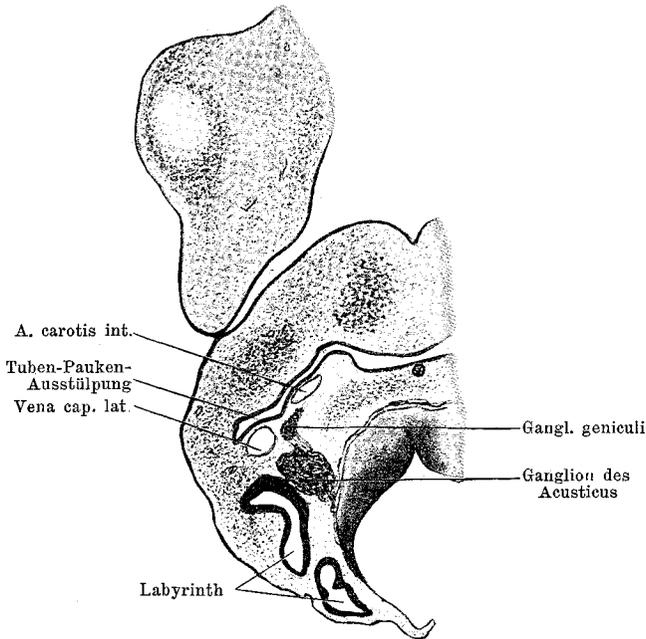


Fig. 4.

Verhalten von Acusticus und Facialis. $\frac{40}{1}$.

hinter dem Blastem der Columella, in der Nähe ihrer Fussplatte verläuft.

Der Facialis bildet bald nach seiner Trennung vom Acusticus an der medial-caudalen Wand der Hyomandibulartasche zwischen Vene und Arterie, etwas medial zur ersteren, das Ganglion geniculi. Von diesem geht der dünnere Ramus anterior oder palatinus in Begleitung der Arteria carotis interna zum Rachen-

dach, während der bedeutend stärkere Rest als Stamm des Facialis oder als Ramus hyomandibularis (s. posterior) lateral-ventralwärts zwischen der Vene und der caudal-medialen Wand der Hyomandibulartasche hindurch ins Mesenchym des Hyalobogens verläuft.

Serie III. Modell 3

(vergl. Textfigg. 5, 6, 7, 8; Tafelfigg. 4 und 5).

Die Kopflänge des Embryo beträgt 3,7 mm. Die Schnitt-richtung ist annähernd quer¹⁾ zur Längsachse des Kopfes.

Ich übergehe die Beschreibung der übrigen Formverhältnisse und beschränke mich auf eine Darstellung der uns beschäftigenden Schlundgegend und der dort sich bemerkbar machenden Fortschritte oder Umwandlungen. Die Hyomandibulartasche, oder wie man sie von jetzt ab schon nennen kann, der tubo-tympanale Raum hat sich gänzlich vom Ectoderm gelöst, und sein laterales Ende ist durch eine ziemlich dicke Gewebsschicht von der Aussenfläche des Kopfes getrennt. Die Hyomandibulartasche hat ihre schon einmal erwähnte Drehung weiter fortgesetzt und steht jetzt annähernd parallel zur Längsachse des Embryo, so dass ihre ehemals laterale Kante jetzt fast rein caudal gewendet ist, während die ursprünglich caudale Wand medial sieht. Sie bildet eine flache, etwa dreieckige Tasche, mit breiter Basis der lateral-dorsalen Seite des Schlundrohres aufsitzend, die zwar in seitlicher Richtung stark zusammengedrückt erscheint, aber durchweg ein Lumen aufweist. Von der Schlundhöhle, die hier in ihrem vorderen Teil schon beträchtlich an Weite zugenommen hat, erhebt sie sich lateral-dorsalwärts unter einem flachen Winkel, wobei sie sich mit ihrer medialen Wand ziemlich genau an die laterale Fläche der Oberkapsel anschliesst. Während der früher erwähnte proximal gerichtete Fortsatz ihrer proximal-dorsalen Kante sich nur wenig, auch hinsichtlich seiner

¹⁾ Vergl. das bei Serie IV. gesagte.

Grösse, verändert hat, zeigt diese Kante selbst fast in ihrer ganzen Länge eine beginnende Einbuchtung, die durch die benachbarte, ihr eng anliegende Vena capitis lateralis hervorgerufen wird und sich bis fast zur lateralen Spitze, der ehemaligen Verbindungsstelle der Schlundspalte mit dem Ectoderm, erstreckt. Hier weicht die Tasche nach der lateralen Seite der Vene aus, um dann mit ihrer dorso-caudalen (der ehemals lateralen) Kante bis zum Abgang des Restes der ersten Branchialtasche von der Schlundhöhle herabzusteigen. Diese ist mit der folgenden (der zweiten) Branchialtasche verschmolzen und so gelagert, dass sie sich mit ihrem oralen Ende lateral zur caudalen Kante der Hyomandibulartasche findet.

Vielleicht kann man die erste Ursache für die Drehung der Schlundspalten in dem ungleichmässigen Wachstum der Schlundbogenmassen suchen. Maurer (1902) erwähnt ausdrücklich ein „dachziegelartiges“ Übereinandergreifen der Bogen. Es wäre dann also anzunehmen, dass die Massen des Mandibularbogens bereits jetzt eine grössere Wachstumsenergie zeigten, als die des Hyalbogens, der es niemals zu einer so starken Entfaltung bringt. Da nun das dorsal-laterale Ende der Hyomandibularspalte noch lange mit dem Ectoderm in Zusammenhang steht, wird es, wie ein Blick auf die Innenansicht von Modell 1b lehrt, durch ein starkes Wachstum des Mandibularbogens in die Dicke an einen weiter distal gelegenen Punkt gedrängt, d. h. die ganze Tasche mehr in die Länge gezogen und aus einer mehr queren in eine der Sagittalebene stärker genäherte Richtung gebracht werden. Wie ich sehe, ist augenscheinlich Hammar (1902) bei seinen Untersuchungen an menschlichem Material zu ähnlichen Vorstellungen geführt worden; er sagt darüber: „es ist offenbar dieser übergrosse Zuwachs der Schlundbogen in der Breite, welcher Veränderungen in ihrer Lage und in der Richtung der sie trennenden Furchen hervorgerufen hat.“

Das Blastem der Ohrkapsel ist fast überall gut abgegrenzt.

Nach unten hängt es mit der Anlage der Basis cranii zusammen; über dem lateralen Bogengang wölbt sich lateral-ventralwärts vorspringend die *Crista parotica* vor. Über dem Einschnitt zwischen Hyomandibulartasche und vereinigter erster und zweiter echter Kiementasche erhebt sich von der lateralen Wand der Ohrkapsel die Anlage der *Columella*, die mit ihrem Insertionsteil, an dem besonders die kräftige Ausbildung der *Pars inferior* (*Versluys*) auffällt, über den freien Rand der Hyomandibulartasche etwas hinausreicht. Sie ist im ganzen lateralwärts gerichtet, weicht aber in ihrem peripheren Teil von dieser Richtung etwas caudal ab. Wenn ich auch in diesem Falle das Blastem der *Columella* an dem Modell schon mitdargestellt habe, so möchte ich doch hervorheben, dass die Grenzen des Gewebes stellenweise noch recht undeutlich sind, und man daher auf die Formverhältnisse im einzelnen kein allzugrosses Gewicht legen darf. Immerhin lässt sich die Gestalt der *Columella*, wie sie auf späteren Stadien erscheint, in ihren Umrissen auch schon hier einigermaßen erkennen, wenngleich das Gebilde im ganzen sich auffällig durch seine plumpen Formen von dem zierlichen Knöchelchen des erwachsenen Tieres unterscheidet. Etwas lateral von der Mitte des Stieles der *Columella* erstreckt sich ein Fortsatz dorsal- und ein wenig caudalwärts in der Richtung gegen den lateralen Bogengangswulst, resp. die *Crista parotica*. Es ist der *Processus paroticus* (*Gaupp*), *Versluys'* *Processus dorsalis*, der hier noch mit der Anlage der *Columella* in kontinuierlichem Zusammenhange steht, während seine Spitze von der *Crista parotica* durch die kräftige *Vena capitis lateralis* getrennt ist. Das ventro-caudale Ende der *Columella*-Anlage steht um die laterale Fläche der Hyomandibularspalte herum in kontinuierlicher Verbindung mit der blastematösen Anlage der hyalen Skeletspange, die sich in ihrem ventralen Teil schon vorknorpelig zu differenzieren beginnt. Die Übergangsstelle von *Columella*- und Hyalbogen-An-

lage ineinander ist aber immer noch etwas medial vom Insertionsteil gelagert. Versluys nennt dies Übergangsstück in Über-

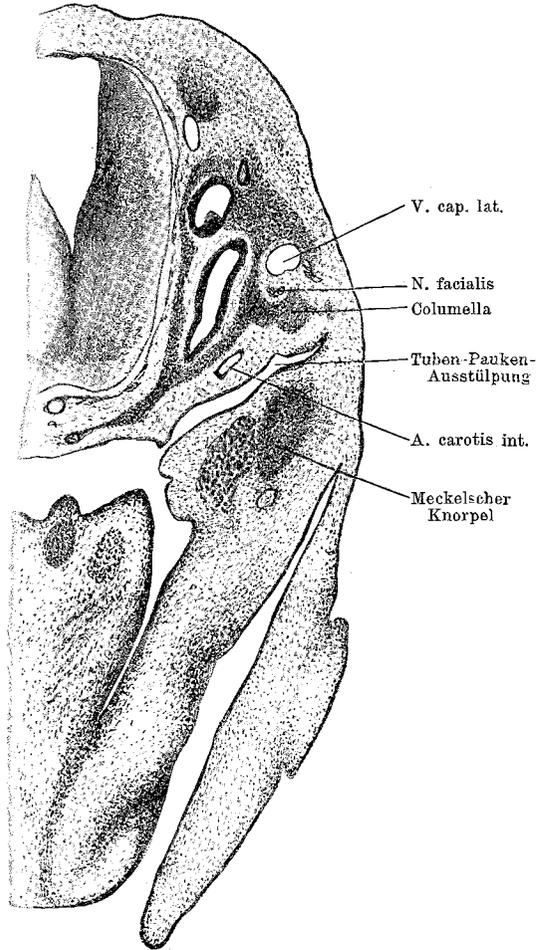


Fig. 5.

Zusammenhang der Columella mit der Ohrkapsel. ⁴⁰/₁.

einstimmung mit der bei Sängern gebräuchlichen Bezeichnung Interhyale. Auch noch in diesem Stadium ist der Fussplatten-Abschnitt der Columella um ein Geringes weiter in der Ent-

wicklung vorgeschritten als die nebenliegenden Partien der Ohrkapsel sowohl wie der lateralanschliessende Teil der Columella selbst. Eine Grenze, welche etwa dem Gelenk zwischen „Otostapes“ und „Hyostapes“ entsprechen würde, und welche nach Hoffmanns Angaben (1889) schon sehr früh die deutliche Scheidung der betreffenden Skeletteile möglich macht, kann ich nicht finden. Auch Versluys (1904), der von vergleichend-anatomischen Rücksichten geleitet, das Gelenk für einen alten Besitz der Stammform der Reptilien hält, konnte eine solche frühzeitige Trennung der beiden Skeletelemente nicht konstatieren und hält das Gelenk für „eine in einem einheitlichen Skeletstück entstandene, sekundäre Grenze.“ Besonders muss man ihm recht geben, wenn er sagt: „die Grenze ist kein Beweis für Hoffmanns Angabe, es entstehe die Columella auris aus einem labyrinthären und einem hyoidalen Abschnitt. Sie bezeichnet nur die Grenze zwischen zwei getrennt verknorpelnden Abschnitten der Columella.“

Die Skeletanlage des Zungenbeinbogens zeigt hier sehr deutlich die Gabelung ihres proximalen Endes, wie dies für Lacertilier von Versluys (1904) festgestellt worden ist. Versluys hat auch bereits die Homologien mit den Zuständen bei Säugern, wie sie uns durch die Untersuchungen von Dreyfuss (1893) und Broman (1899) bekannt geworden sind, aufzustellen versucht. Das dorsale Ende des hyalen Skeletteiles bei Säugern zerfällt bei seiner Teilung in Interhyale und Stapes (medial) einerseits und andererseits in das Intercalare (latero-dorsal), das Laterohyale von Broman; bei Lacertiliern gehen aus ihm Stapes oder Columella (medial) und Processus paroticus [dorsalis] (lateral) hervor. Bei Säugetieren wie Lacertiliern finden sich in seine Gabelung eingelagert Vena capitis lateralis (V. jugularis primitiva Broman s) und Nervus facialis. Die Chorda tympani geht, wie diese Beschreibung zeigt und wie schon Versluys (1898, 1904) feststellen konnte, dorsal-

caudal zum Processus paroticus vom Stamm des Facialis ab und lateralwärts um ihn herum nach vorn. Bei Säugern schlingt sie sich nach Bromans Darstellung in gleicher Weise caudal um das Laterohyale oder Intercalare. Es scheint daher nach Versluys „eine Homologie des Intercalare der Sauropsiden mit dem Intercalare (Laterohyale) der Säugetiere sehr wahrscheinlich.“

Auch im Gebiete des Mandibularbogens hat sich jetzt bereits eine Differenzierung der Mesodermmassen in Knorpel und Muskulatur vollzogen. Man kann den Meckelschen Knorpel einerseits bis zur Berührungsstelle mit dem der anderen Seite verfolgen, andererseits aber an einem proximalen Ende einen kontinuierlichen Übergang in das gleichfalls vorknorpelige *Quadratum* feststellen¹⁾, welches sich an die äussere und dorsale Seite der Hyomandibulartasche anlagert. Es zeigt die Gestalt einer annähernd sagittal gestellten Leiste, die erst wenig (mit ventraler Concavität) gebogen ist und noch nicht die auf späteren Entwicklungsstufen bemerkbare Aushöhlung auf ihrer lateralen Seite erkennen lässt; an seinem ventral-oralem Ende weist es eine kleine medialwärts gerichtete Verbreiterung auf. Der an dieses Ende sich anschliessende Meckelsche Knorpel weist bereits einen wohlentwickelten Processus retroarticularis auf. Eine Verbindung zwischen *Quadratum* und *Columella* (Processus internus) ist noch nicht zu konstatieren.

¹⁾ Broman (1899) unterscheidet drei Phasen der Knorpelentwicklung: 1. Blastem, 2. Vorknorpel, 3. Jungknorpel (oder Knorpel). Ich lasse hier seine Definition, der ich mich anschliesse, folgen. „1. Blastem. Die Zellen sind klein, rund oder oval. Die Kerne sind gross und füllen die Zellen zum grössten Teil aus. Sie lassen sich durch Hämatoxylin stark färben.“ „2. Vorknorpel. Die Zellkerne zeigen die gleiche Grösse wie bei den Blastemzellen. Dagegen hat die Protoplasmamenge stark zugenommen, so dass die Vorknorpelzellen 3—4 mal grösser sind als die Blastemzellen. Sie zeigen eine unregelmässige Form und nehmen von Hämatoxylin im allgemeinen nur eine schwache Färbung an.“ „3. Jungknorpel oder (Knorpel). Hierhin rechne ich allen embryonalen Knorpel von der Zeit ab, wo Intercellularsubstanz anfängt, deutlich sichtbar zu werden.“

Die Vena capitis lateralis steigt, wie schon früher hervorgehoben wurde, an der proximal-dorsalen Kante der

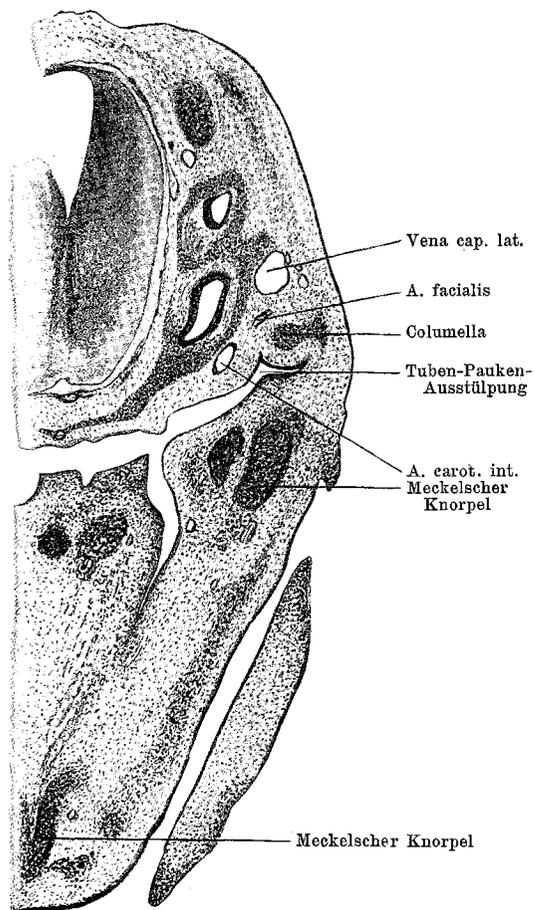


Fig. 6.

Columella und Arteria facialis. ⁴⁰/₁.

Hyomandibulartasche in die Höhe, verläuft dann im Bogen über die Columella, wobei sie sich in eine flache Nische der Ohrkapselwand, die durch die über die Prominentia lateralis vorspringende Crista parotica gebildet wird, einlagert; dann geht

sie wieder bis auf die Dorsalkante der folgenden (verschmolzenen ersten und zweiten) Schlundtaschen herab. Diese liegen dem-

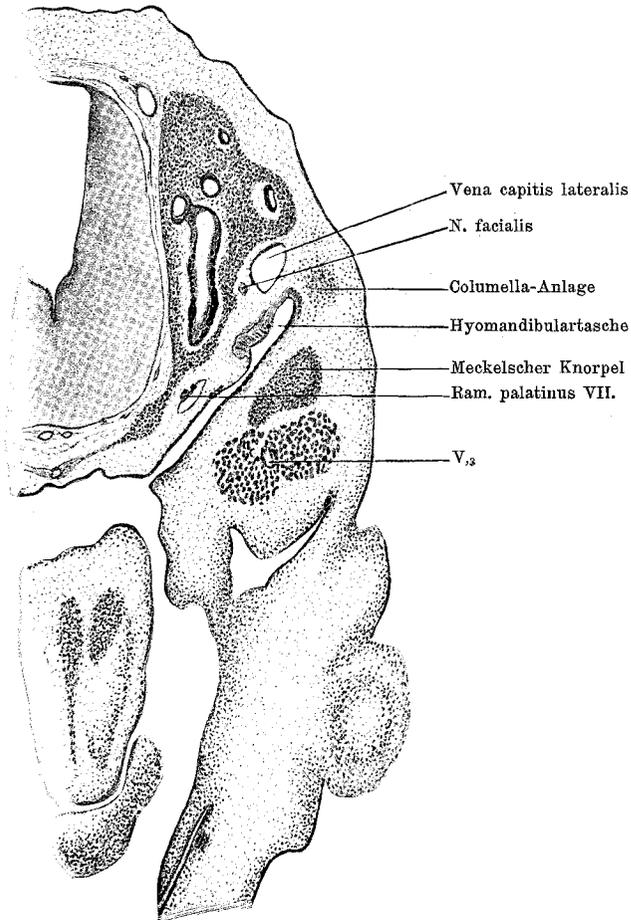


Fig. 7.

Lage des lateralen Teiles der Columella-Anlage zur Hyomandibulartasche; N. facialis, V₃ im Mandibularbogen. ⁴⁰/₁.

nach, wie auf früheren Stadien, zwischen der Vene und der Arteria carotis interna, die etwas weiter medial und ventral an der lateral-ventralen Fläche des Schädels und der Ohrkapsel

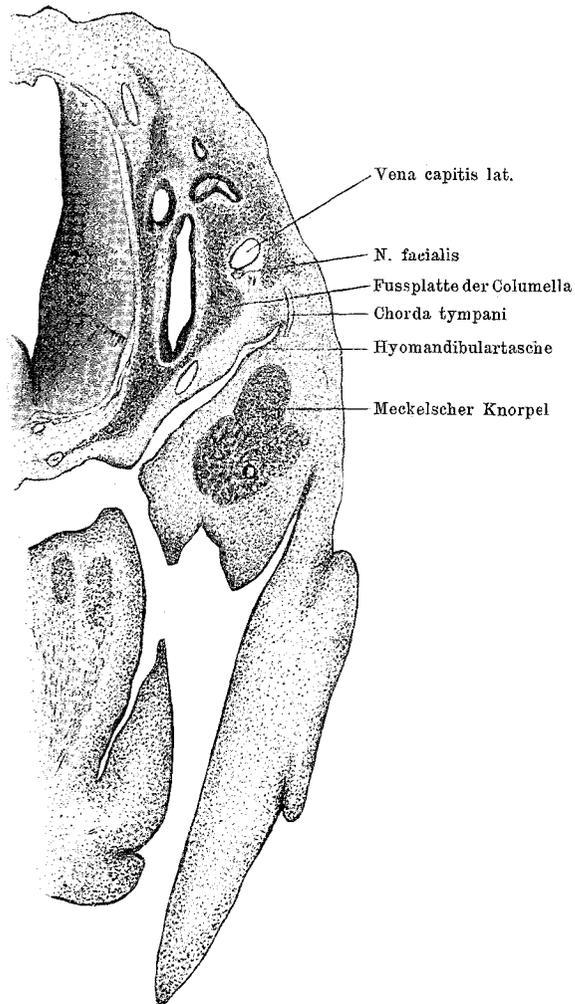


Fig. 8.

Verhalten der Chorda tympani zur Hyomandibulartasche. Zusammenhang der Columella-Anlage mit der Ohrkapsel. ⁴⁰/_i.

hinzieht. Distal zur Columella geht von ihr lateralwärts die Arteria facialis (Versluys) ab (vergl. Textfig. 6), die dann über diesen Knochen lateral-aufwärts an die Aussenfläche der

Ohrkapsel und in die Temporalgrube verläuft¹⁾. Der Rest der Carotis interna bleibt ventral von der Columella und geht mit dem Ramus palatinus des Facialis zum Rachendach.

Der Nervus facialis ist mit seinem Ganglion geniculi ein wenig weiter von dem des Acusticus abgerückt; er lagert sich wie dieses jetzt gleich nach dem Durchtritt durch die Schädelwand zwischen die Aussenfläche der Ohrkapsel, die Vena capitis lateralis und die proximo-dorsale Kante der Hyomandibulartasche; von hier gibt er seinen Ramus anterior ab, der in Begleitung der Arteria carotis interna zur Basis cranii verläuft. Auf Schnittbildern kann man alsdann verfolgen, wie der Ramus posterior seinen Weg zunächst an der medialen Seite der Vene entlang nimmt, dann unter dem Gefäss, d. h. zwischen ihm und der Columella verläuft, und schliesslich auf die laterale Seite der Vene, zwischen sie und die kleine Arteria facialis (Rathke-Versluys) zu liegen kommt. Dorsal und caudal zu dem als Processus paroticus bezeichneten Fortsatz gibt er die Chorda tympani ab, die einen oralwärts offenen Bogen um den Fortsatz beschreibt und dann lateral vom Stamm des Facialis über den äusseren Abschnitt der Columella vorwärts verläuft, wobei sie sich der Aussenfläche der Hyomandibulartasche dicht anlagert (vergl. Textfig. 8).

Serie IV. Modell 4

(vergl. Textfigg. 9, 10, 11; Tafelfig. 6).

Bei einer Gesamtlänge von 31 mm weist dieser Embryo eine Kopflänge von 4 mm auf. Die Schnittrichtung ist quer zur Längsachse des Kopfes²⁾ geführt worden.

¹⁾ Versluys unterscheidet bei den Reptilien drei verschiedene Arten des Verhaltens der Arteria facialis zur Columella: 1. caudal und dorsal von ihr (alle Lacertilien, Chamäleon, Amphisbäna); 2. durch die Columella hindurch (ein Teil der Geckoniden); 3. ventral und oral von ihr (ein Teil der Geckoniden, Sphenodon). Versluys hält den unter 2 aufgeführten Verlauf für den ursprünglichen.

²⁾ Mit dem Aufhören oder wenigstens Geringerwerden der starken Kopfkrümmung ist die Schnittrichtung jetzt möglichst quer zur Längsachse des

Die Schlundhöhle zeigt sich an der Stelle, von der die Paukenhöhlenausstülpung abgeht in dorso-ventraler Richtung recht eng, während in oral-aboraler Ausdehnung die Kommunikation nach wie vor durch einen langen Schlitz bewirkt wird; stellenweise haben sich die Epithelschichten der beiden Wände einander bis zur Berührung genähert. Die unter der Vena capitis lateralis gelegene proximo-dorsale Kante der Hyomandibulartasche ist durch das Gefäss noch etwas tiefer eingedrückt worden, doch ist dies von keiner Bedeutung für die weitere Ausgestaltung des Tuben- und Paukenhöhlen-Raumes. Dagegen wird der lateral zur Vene gelegene Teil, der Saccus praecolumellaris¹⁾, wie wir ihn nennen können, bei seinem Aufsteigen vor der Columella durch die darüber hinziehende Chorda tympani in zwei gesonderte Ausstülpungen getrennt. Die mediale, Recessus medialis, bleibt klein und schmal; vielleicht ist die durch die Nähe der Ohrkapselwand und das grosse Quadratum verursachte Raumbeschränkung die Ursache hierfür; sie ist aber in annähernd horizontaler Lage schon weit über die Columella nach hinten gewachsen, wo sie dann zwischen Vena cap. lat. und Chorda gelagert ist, von der letzteren noch durch den Processus internus getrennt. Die laterale Ausstülpung, Recessus lateralis, wölbt sich über den lateralen Teil der Columella, die sogenannte Extracolumella Gadows und Versluys', in die Höhe, und lagert sich, ihren oberen Rand der Gestalt dieses Skeletteiles anpassend, in die caudal-ventral schauende Aushöhlung des Quadratum. Dabei ist sie an ihrer Abgangsstelle von vorn nach hinten schmaler, während ihr freies Ende sowohl ventral wie dorsal eine Auftreibung zeigt, so dass

Kopfes angelegt, während sie früher quer zur Längenausdehnung des ganzen Körpers geführt wurde, wobei der verschieden stark gebeugte Kopf in jeweils verschiedener Richtung getroffen werden musste.

¹⁾ Es scheint mir am zweckmässigsten, diese sekundären Ausstülpungen der Tuben-Paukenhöhle in bezug auf die Columella, resp. Chorda tympani, zwei für das Mittelohr fast konstante Gebilde, zu orientieren und zu benennen.

dort ihr antero-posteriorer Durchmesser bedeutend überwiegt. Die laterale Fläche dieser Ausstülpung bleibt immer medial zur

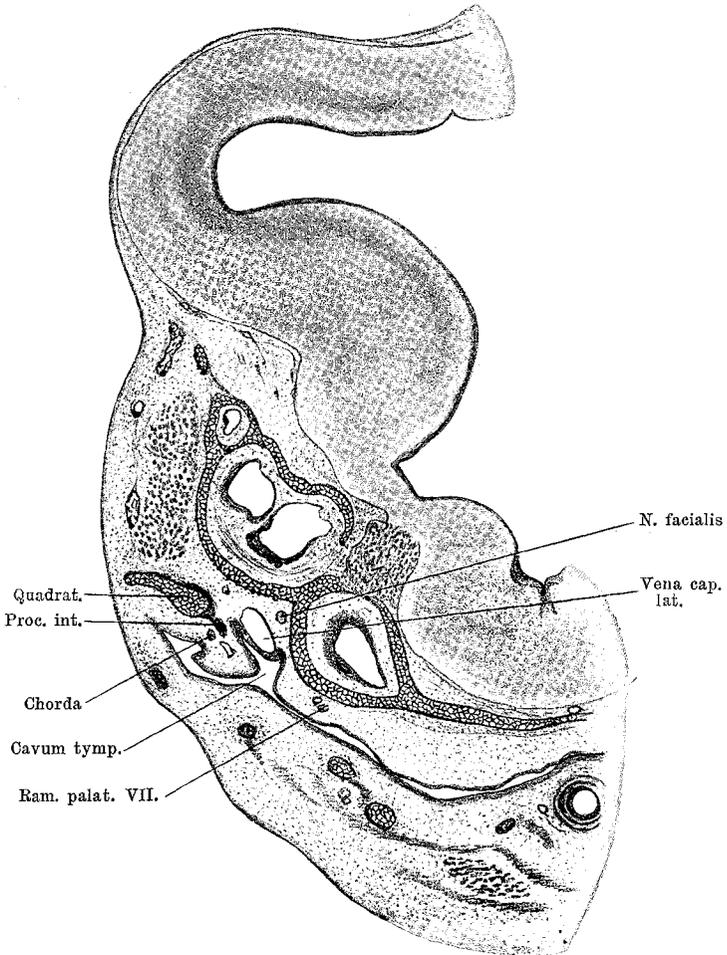


Fig. 9.

Verhalten des N. facialis und der Chorda tympani zu den umliegenden Skeletteilen und zur Paukenhöhle. ^{40/1.}

Ebene der Fortsätze des Insertionsteiles der Columella, und diese wieder sind noch durch eine beträchtliche Gewebsschicht von

der Oberfläche des Kopfes getrennt; man kann also auch hier von einem Trommelfell im eigentlichen Sinne noch nicht sprechen. Nach hinten reicht der Recessus lateralis nicht so weit als der vorhin erwähnte Recessus medialis. Eine ganz geringe Entfaltung zeigt die caudal zur Columella gelegene Aussackung, der Saccus retrocolumellaris. Eigentlich besteht er nur aus einer ganz kleinen Vorwölbung, die mit ihrer dorsal gewendeten Spitze sich zwischen Columella und hinteres Ende des Quadratum einlagert. Hinter dem Saccus retrocolumellaris steigt die aborale Kante der Hyomandibulartasche sehr steil herab, um in das dorso-ventral abgeplattete Schlundrohr überzugehen.

Die Ohrkapsel befindet sich im Vorknorpelstadium; auf ihrer Aussenfläche markiert sich deutlich die innere Ausgestaltung. Besonders hervorheben will ich nur die Ausbildung der Crista parotica, die sich von der am meisten prominenten Stelle des lateralen Bogengang-Wulstes ventralwärts erstreckt. Ihr angelagert und durch einen Knorpelstiel mit ihr in Verbindung findet sich der ebenfalls vorknorpelige Processus paroticus (Gaupp), der sich, medial am Quadratum vorbei, durch einen Strang von verdichtetem Gewebe an die mediale Hälfte der Columella befestigt. Im Gegensatz zu dem vorigen Stadium hat also der Processus paroticus jetzt seine Verbindung mit der Columella zu lösen angefangen, und hat seine Verschmelzung mit der Crista parotica ihren Anfang genommen.

Lateral von seiner Insertionsstelle erhebt sich von der Columella-Anlage der (vorknorpelige) Processus internus, der sich, in oral-dorsaler Richtung¹⁾ verlaufend, bis dicht an den unteren concaven Rand des Quadratum erstreckt. Die Columella zeigt eine annähernd kreisförmige Fussplatte, welche die Fenestra vestibuli fast

¹⁾ Versluys gibt an (Zool. Jahrbuch 1903, S. 140), dass der Processus internus nach „vorn und ventral“ gerichtet sei, worin ich ihm aber nicht beistimmen kann.

ganz verschliesst. Ihr Insertionsteil weist bereits die Gliederung in vier Fortsätze auf. Versluys nennt den nach hinten-oben

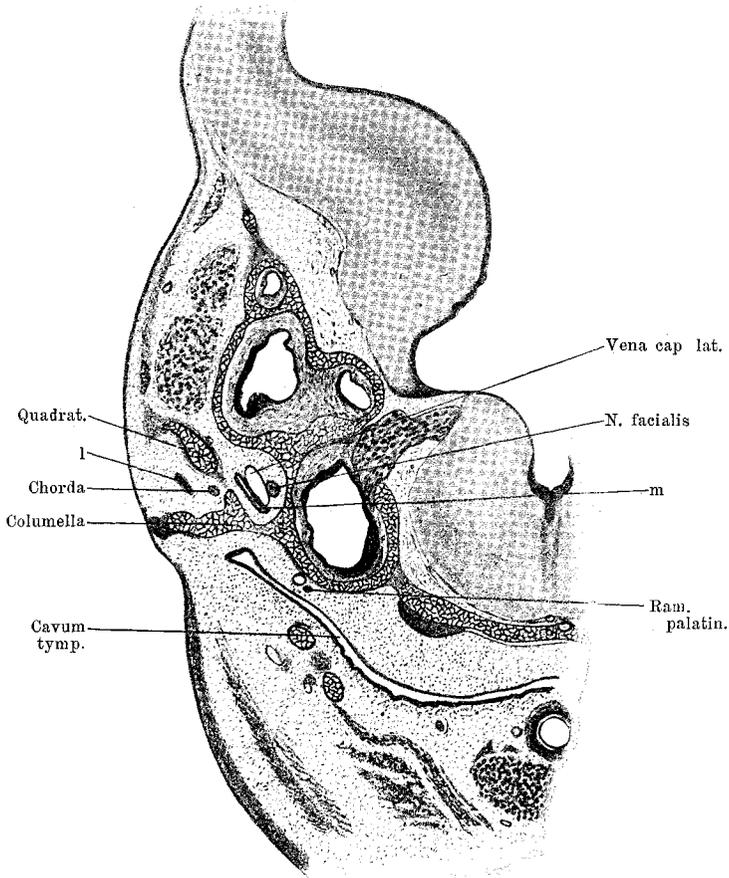


Fig. 10.

Verhalten des N. facialis und der Chorda tympani zur Columella. l = Recessus lateralis, m = Recessus medialis des Saccus anterior der Paukenausstülpung.

^{40/1.}

gehenden Fortsatz Pars superior, den nach vorn-unten verlaufenden Pars inferior des Insertionsteiles des Stapes; die beiden anderen bezeichnet er als Processus accessorius anterior

und posterior. Die Richtung der Fortsätze hat sich demnach, worauf Gaupp schon 1900 aufmerksam gemacht hat, während der Entwicklung so verändert, dass eine ursprünglich horizontal durch die beiden ersten hindurchgehende Achse sich später mit ihrem oralen Ende ventralwärts senkt. Als ein Fortschritt gegenüber den früheren Stadien ist hier auch das Auftreten von Deckknochen zu erwähnen. Der Deckknochenbelag des Unterkiefers zeigt eine kräftige Entwicklung; ebenso legt sich von aussen her auf die *Crista parotica* das *Squamosum* und noch etwas weiter nach vorn das *Paraquadratum*.

Die *Arteria carotis interna*, welche relativ an Stärke abgenommen hat, steigt zwischen Schlundhöhle und Schädelbasis, bzw. Ohrkapsel in die Höhe und gibt in der Gegend des unteren Randes der Ohrkapsel, eine kleine Strecke lateralwärts vom *Recessus scalae tympani*, die *Arteria facialis* ab. Während der Stamm der Arterie in der alten Richtung weitergeht, steigt die *Arteria facialis* von hinten über die *Columella* auf, sie lateral vom *Facialis* (*Ramus hyomandibularis*) kreuzend, um sich alsdann zwischen *Quadratum* und Schädelseitenwand zu lagern und in der Kaumuskulatur zu enden. Die *Vena capitis lateralis* läuft, wie schon erwähnt, an der dorsal-oralen Kante der Tuben-Pauken-Ausstülpung entlang; hierauf kreuzt sie den *Facialis*, wobei sie dorsal vom Nerven gelagert ist, und legt sich dann zunächst an die mediale Seite des *Recessus medialis*; weiterhin begibt sie sich, dorsal von der *Columella*, auf die mediale Fläche des *Processus paroticus*, um unter der *Crista parotica* hindurch an die Aussenwand der Ohrkapsel zu gelangen.

Der *Facialis* bildet nach Verlassen der Schädelhöhle das *Ganglion geniculi*, von dem aus der schwächere *Ramus palatinus* in Begleitung der *Arteria carotis interna* zur Unterfläche der Schädelbasis und zum Rachendach verläuft. Der stärkere *Ramus hyomandibularis* geht zwischen Schädel-

wandung und Mittelohranlage nach hinten; er lagert sich dabei an der Ohrkapsel in dem Winkel, den die Vorwölbung der Prominentia cochlearis mit dem oberen Abschnitt der Ohrkapsel bildet.

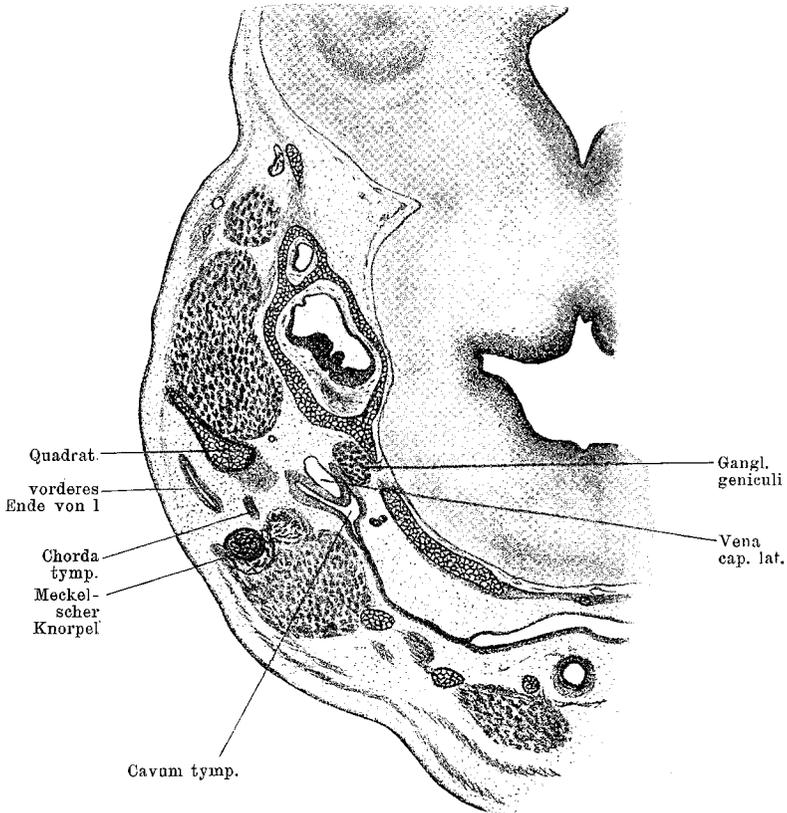


Fig. 11.

Herabsteigen der Chorda tympani zum Unterkiefer. 1 = Recessus lateralis des Saccus anterior der Paukenausstülpung. ⁴⁰/₁.

Über die Columella geht er dicht neben der Fussplatte derselben und dem ovalen Fenster hin, zieht unter der Vena capitis lateralis hindurch, an der Spitze des Recessus medialis vorbei und lagert sich an die ventral-laterale Seite der Vene. Etwas weiter hinten, ungefähr ventral vom distalen Ende des

Quadratum und distal zum Processus paroticus geht unter vorwärts offenem Winkel die Chorda tympani von ihm ab. Sie wendet sich in der Richtung des Stammes, ihm ziemlich parallel, zurück, überschreitet die Dorsalfläche der Columella lateral vom Processus internus und lagert sich so zwischen die beiden Ausstülpungen der Recessus medialis und lateralis, dass man geradezu den Eindruck erhält, der Nerv sei die Ursache für diese Teilung des von unten heraufwachsenden Schleimhautsackes.

Dass die Chorda, obgleich ursprünglich ein Ramus post-trematicus (Gegenbaur 1871, 1872, Drüner 1903), sich nach Ablauf der Entwicklung schliesslich an der dorsalen und oralen Wand der Tuben-Pauken-Ausstülpung befindet, kommt dadurch zustande, dass sie durch ihre Verbindung mit dem dritten Trigeminusaste sich um die lateral-ventrale Kante der Hyomandibularspalte diesem entgegen, also oralwärts wenden muss. Durch frühzeitigen Verschluss des ventralen Abschnittes und bald darauf erfolgende Loslösung der ganzen Tasche vom Ectoderm gelangt die Chorda nun anfänglich auf die laterale Seite der ehemaligen Schlundtasche. In dorsale und orale Lagerung zu dieser kommt sie dann dadurch, dass der Hauptanteil der definitiven Paukenhöhle eine sekundäre Bildung ist, bei deren Entfaltung sich der in Betracht kommende Schleimhautsack zunächst an ihr ventral vorbei schiebt und sich schliesslich lateral zu ihr weiter entfaltet.

Von der Kreuzungsstelle mit der Columella ab schlägt die Chorda einen schräg oral- und ventralwärts gerichteten Verlauf ein und legt sich dann bald dem Quadrato-Articulargelenk medial an, um mit dem Ramus lingualis des dritten Trigeminusastes zu verschmelzen. Der Rest des Ramus hyomandibularis wendet sich nach Abgabe der Chorda lateral-ventralwärts, um zu seinem Endgebiet zu gelangen.

Es zeigt also hier der Facialis mit der Chorda tympani das

gleiche Verhalten zur Skelettspange des Zungenbeinbogens, wie es von Gaupp 1893 für Anuren und von Broman 1899 für den Menschen dargestellt wird. Da der Insertionsteil der Columella als ein sekundärer Auswuchs des ursprünglichen vom Zungenbeinbogen gebildeten Gehörknöchelchens bei den Sauropsiden zu betrachten ist, kreuzt der Facialis nur bei den Sauropsiden zweimal, erstens als Stamm des Facialis und zweitens als Chorda, dieses Skeletelement. Bei den Anuren geht nach Gaupps Darstellung der homologe Ramus mandibularis internus caudal von der Columella, über die der Facialis hinweggetreten ist, von diesem ab, um aussen um das Zungenbeinhorn herum nach vorn zu verlaufen. Ganz ähnlich müssen die Verhältnisse bei den Säugern liegen, wenn Broman bei Darstellung der Entwicklung der Gehörknöchelchen des Menschen angibt, dass „der Facialis dazu kommt eine halbe Spirale um den Hyoidbogen zu machen“.

Dass auch hier die Regel durch eine Ausnahme nur bestätigt wird, zeigen zwei Beispiele: bei *Didelphys* verläuft nach Gaupps Angabe (1904) die Chorda tympani „innen vom oberen Ende des Cornu hyale nach vorn“; das gleiche Verhalten soll sich nach van Kampen (1904) bei *Manis* finden, und wird von diesem Untersucher durch eine Verschiebung der Chorda erklärt, die zu einer Zeit, als das obere Ende des Cornu hyale (der Zungenbeinanlage) noch nicht mit der Ohrkapsel verwachsen war, aufgetreten sein soll.

Serie V

(vergl. Textfig. 12.)

Die Gesamtlänge dieses Tieres betrug 40 mm, die Kopflänge 5 mm. Die Schnittrichtung ist quer zur Längsachse des Kopfes geführt.

Die Schlundhöhle ist an der Abgangsstelle des tubotympanalen Raumes von mässiger Weite in dorso-ventraler

Richtung. Auffällig ist dagegen die auch schon an der vorigen Serie bemerkbare Längenausdehnung (in oral-aboraler Richtung) der Kommunikationsöffnung zwischen beiden Hohlräumen. Bemerkenswert ist ferner, dass die Wände des tubo-tympanalen Raumes auf diesem Stadium bereits überall voneinander entfernt sind, die Paukenhöhle also schon jetzt in ihrer ganzen Ausdehnung lufthaltig ist.

Die Aussenfläche des *Recessus lateralis* des *Saccus praecolumellaris* hat sich der Körperoberfläche mehr genähert durch Resorption der trennenden Zwischenschicht, trotzdem kann man bei der Dicke des noch vorhandenen Gewebes von einem Trommelfell noch nicht sprechen. Auch die *Columella* ist noch allseitig von indifferentem Gewebe überkleidet und durch dasselbe ebenso wie das *Quadratum*, vom Lumen der Paukenhöhle getrennt. Wie auch schon bei dem vorhergehenden Stadium ist der *Recessus lateralis* grösser, besonders höher als der *Recessus medialis*, dabei aber nicht soweit nach hinten vorgewachsen; er reicht caudalwärts nur sehr wenig über den Stiel der *Columella* hinaus und lagert sich von lateral und ventral her in die Ausbuchtung des *Quadratum*. Der *Recessus medialis* verdünnt sich über der *Columella* zwischen deren *Processus internus* und der medial zu ihm gelegenen *Vena capitis lateralis* bedeutend reicht aber schon bis an den flachen dorsalen *Saccus retrocolumellaris* heran, mit dessen Epithel das seine bereits verschmolzen ist, so dass also hier der Beginn einer allseitigen Umwachsung des Gehörknöchelchens bei *Lacerta* sich findet.

Die Skeletteile befinden sich teils im Vorknorpel, stellenweise aber auch noch im Blastemstadium. Der auf ersterer Ausbildungsstufe stehende *Processus paroticus* ist mit der *Crista parotica* durch das gleiche Gewebe (Vorknorpel) verbunden. Durch einen Streifen dichtzelligen, blastematösen (aber nicht vorknorpeligen) Gewebes steht er, medial vorbei am *Quadratum* mit der *Columella* in Verbindung, etwas lateral

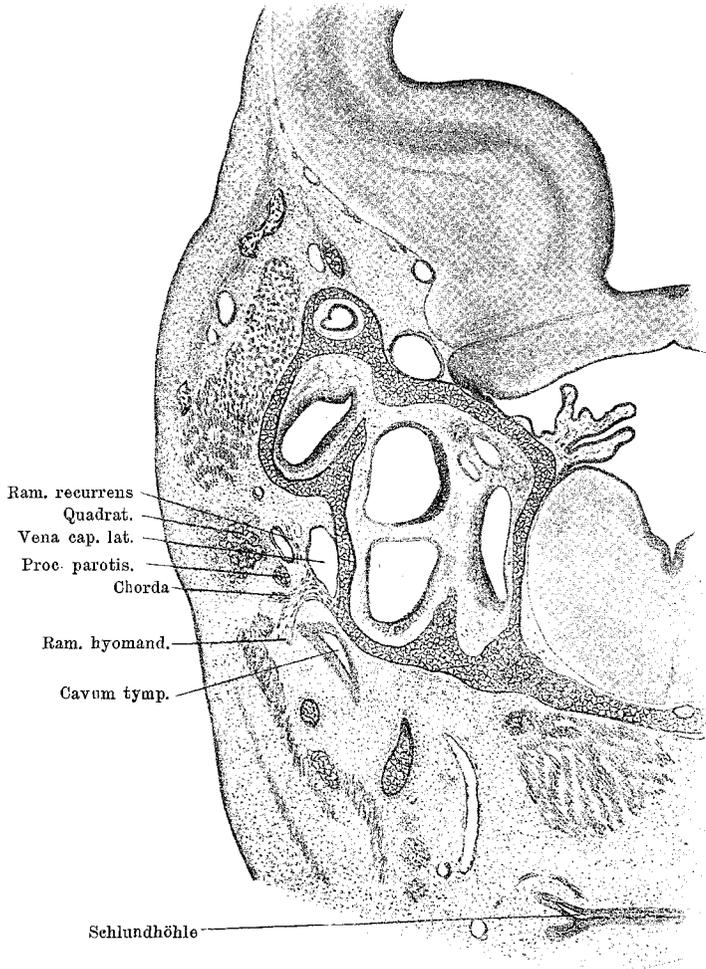


Fig. 12.

Abgang der Chorda tympani und des Ramus recurrens vom hinteren Hauptast des Facialis. ⁴⁰/₁.

von der Stelle, wo von dieser dorsal-oralwärts der Processus internus abgeht. Von der Aussenfläche des Insertionsteiles der Columella geht ein ziemlich dicker Strang von dichtzelligem Ge-

webe zum Processus paroticus (Näheres siehe beim folgenden Stadium). — Am Unterkiefer macht sich die Deckknochenbildung stärker bemerkbar.

Über das Verhalten der Nerven und Gefäße ist im Vergleich mit dem vorherbeschriebenen Stadium nichts Besonderes zu bemerken. Die Abbildung Textfig. 12 zeigt sehr deutlich den Abgang der Chorda tympani vom Stamm des Facialis zusammen mit der Trennung des Ramus recurrens ad Trigeminum (Versluys), der nach Versluys' Untersuchungen ein die Arteria facialis begleitender sympathischer Nerv ist. Fischer (1852) führt diesen Nerv unter den Zweigen des zweiten Trigeminusastes auf unter dem Namen eines „Ramus recurrens ad nervum facialem“, welche Bezeichnung wohl die präzisere ist.

Serie VI

(vergl. Textfig. 13, 14.)

Das Tier mass 47 mm im ganzen, während der Kopf eine Länge von 7 mm hatte. Schnittrichtung quer zur Längsachse des Kopfes.

In der Ausgestaltung des tubo-tympanalen Raumes macht sich gegenüber dem letzten Stadium als Fortschritt der Anfang zur Bildung eines Trommelfelles bemerkbar. Während nämlich die übrige Haut schon die ersten Anlagen von Schuppen und Schildern zeigt, ist sie hier in einem bereits ziemlich ansehnlichen Bezirk um den Insertionsteil der Columella herum ganz glatt und etwas unter das Niveau der umgebenden Körperoberfläche eingesunken. Auch hat die zwischen den beiden Epithellagen, der äusseren Körperbedeckung einerseits und der Lateral-Fläche des Saccus retrocolumellaris und des Recessus lateralis des Saccus praecolumellaris andererseits befindliche Bindegewebeschicht absolut und relativ bedeutend an Dicke abgenommen. Die gleiche Erscheinung, wenn auch in etwas

geringerem Grade, zeigt das Gewebe, welches die Columella einschliesst und vom Lumen der Paukenhöhle trennt.

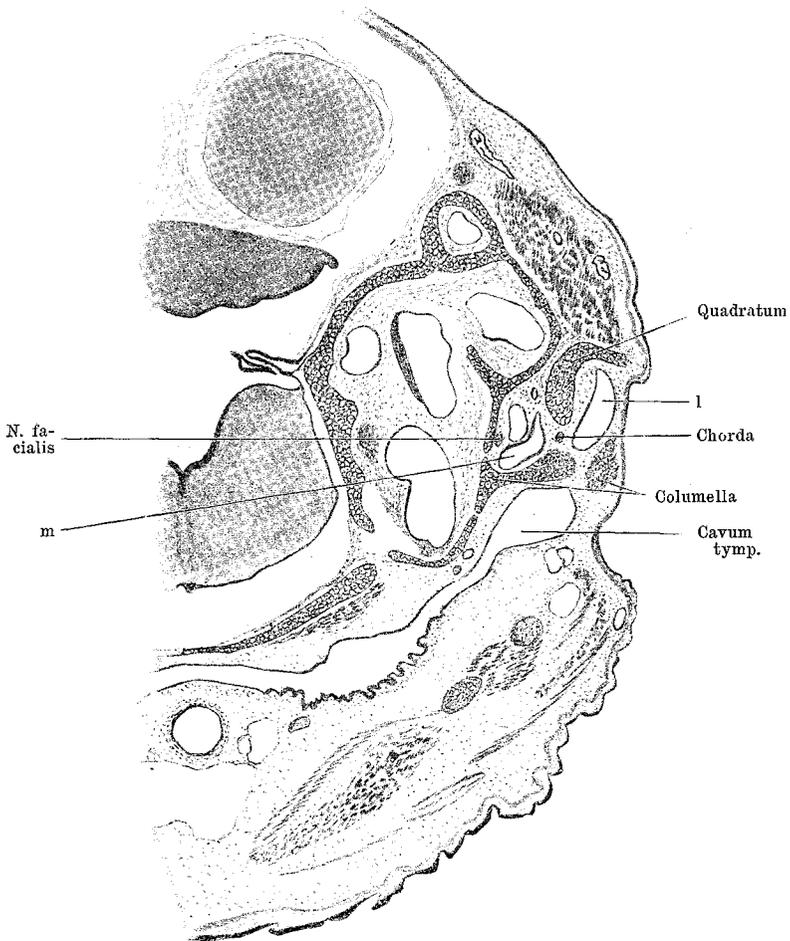


Fig. 13.

Beginnende Verdünnung des Trommelfell-Bezirktes. ³⁰/₁.

Der Recessus lateralis zeigt ausser einer allgemeinen Vergrösserung seines Umfanges eine weitere Annäherung an den Saccus retrocolumellaris, ohne ihn jedoch zu erreichen. Der

Recessus medialis hat sich dem *Saccus retrocolumellaris* stark genähert, ist ihm aber doch nicht so nahe gerückt, wie

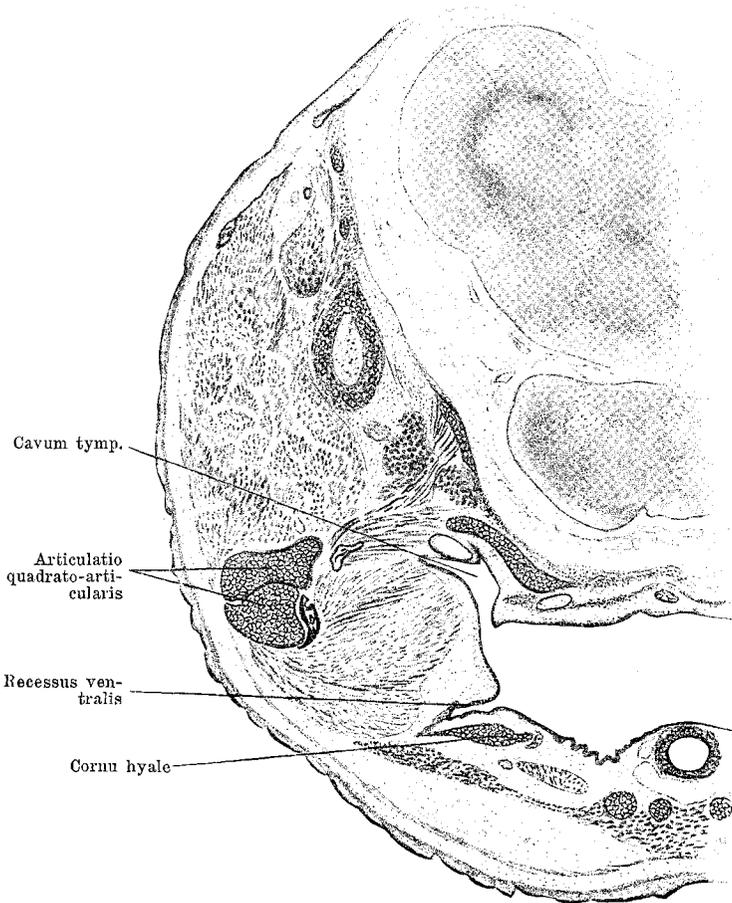


Fig. 14.

Recessus ventralis der Paukenausstülpung, am *Cornu hyale* des Zungenbeins befestigt. ^{30/1.}

bei dem Embryo der vorigen Serie. Es scheinen also in dem Wachstum der Paukenausstülpungen individuelle Variationen vorzukommen, die man vielleicht mit der zeitlich sehr wechselnden Resorption des „peritympanalen Gallertgewebes“, wie sie

v. Troeltsch für den Fötus des Menschen nachgewiesen hat, in Parallele stellen kann.

Wenn man die ventral zum Abgang der Tubenpaukenhöhlen-Ausstülpung gelegenen Teile der Rachenschleimhaut mustert, so fällt eine ziemlich umfangreiche Aussackung auf, die lateralwärts ziehend sich dem Cornu hyale des Zungenbeines dicht anlegt, mit dessen lateraler Kante sie durch ihr submucöses Bindegewebe verbunden ist, und so bis dicht unter die Haut reicht; wir wollen sie der Kürze wegen *Recessus ventralis* nennen. Dorsal gegen die Paukenausstülpung wird sie durch den stark vorspringenden Wulst des mächtig entwickelten *M. pterygoideus* (*Versluys*; *M. pterygoideus externus Leydig*) abgegrenzt. Ich mache auf diesen Punkt besonders aufmerksam, da er uns später noch beschäftigen wird.

Der Vorknorpel in den Skeletteilen befindet sich an mehreren Stellen im Übergang zum Knorpelstadium. Die Fussplatte der *Columella* ist deutlich von dem Gewebe der lateralen Wand der Ohrkapsel abgesetzt; ihr *Processus internus* ist kräftig entwickelt und reicht, medial von der *Chorda tympani* gelegen, bis an das *Quadratum*, welches durch Entwicklung einer von seinem oberen (convexen) Rande ausgehenden Leiste anfängt, sich seiner definitiven Gestalt zu nähern.

Dem Insertionsteil der *Columella*, welcher die typischen vier Fortsätze aufweist, findet sich auf seiner Aussenseite aufgelagert ein Bündel dichteren Gewebes, welches, die *Pars superior* des Insertionsteiles dorsal umgehend, seinen Verlauf median-dorsalwärts zum *Processus paroticus* nimmt. Die *Chorda tympani* liegt nach ihrer Loslösung vom *Ramus hyomandibularis dorsal* zu diesem Gewebstreifen, während der Rest des *Ramus hyomandibularis caudal* von ihm vorbeizieht. Es handelt sich um die von *Versluys* 1898 bei allen Sauriern nachgewiesene „Sehne der *Extracolumella*“. *Hoffmann* (1889) hat an gleicher Stelle (man vergleiche die Fig. 5 auf Tafel 3 seiner

Arbeit von 1889) einen Muskel bei *Lacerta*-Embryonen gefunden und ihn als „*M. stapedius*“ beschrieben. Versluys, der in seiner früheren Abhandlung von 1898 gleichfalls für die Homologie des „*M. stapedius*“ (Hoffmann) mit seiner „Sehne der *Extracolumella*“ eintrat, neigt neuerdings (1903) der Ansicht zu, dass beide nicht homologe Gebilde sind, sondern als „*M. extracolumellaris*“ und „Sehne der *Extracolumella*“ zu bezeichnen sind; letztere soll stets sehnig sein. Den „*M. extracolumellaris*“ homologisiert Versluys mit dem von Killian 1890 bei Krokodilen beschriebenen „*M. stapedius*“; ausser bei diesen Tieren soll es sich im ausgewachsenen Zustande nur noch bei den Geckoniden, embryonal aber auch bei anderen Lacertiliern finden. Es war mir an meinen Embryonen von *Lacerta agilis* nicht möglich einen muskulösen (oder sonstwie faserig differenzierten) Strang in der von Versluys angegebenen Verlaufsrichtung, d. h. „von der Pars superior des Insertionsteiles der *Columella* zur ventrolateralen Ecke des *Processus paroticus*“ zu finden. (Versluys nennt, wie ich nochmals wiederhole, „*Processus paroticus*“ das, was ich im Anschluss an Gaupp unter der Bezeichnung „*Crista parotica*“ beschrieben habe.) Nach C. K. Hoffmanns Angaben 1889 soll der „*Musculus stapedius*“ allerdings auch „vom *Processus paroticus* (Huxley) zur Endplatte des *Hyostapes*“ (= *Extracolumella*) verlaufen, doch glaube ich aus der oben angeführten Abbildung schliessen zu können, dass Hoffmann, resp. Huxley unter „*Processus paroticus*“ gleichfalls die „*Crista parotica*“ (Gaupp) dargestellt haben, dass somit der „*Stapedius*“ Hoffmanns der „Sehne der *Extracolumella*“ (Versluys) homolog ist.

Die Gefässe dieser Serie bieten in ihrem Verlauf keine nennenswerten Umgestaltungen, dagegen zeigt die *Chorda tympani* in ihrer Lagerung zum Unterkiefer ein sehr typisches Verhalten, auf das etwas näher einzugehen ist. Nachdem die *Chorda*, wie in früheren Stadium auch, dorsal die *Columella* gekreuzt hat, geht sie zwischen den *Recessus medialis* und *lateralis*

des Saccus praecolumellaris nach vor- und abwärts zum Unterkiefer. An der medialen Seite desselben tritt sie durch einen dort dem Merkelschen Knorpel aufgelagerten Deckknochen hindurch, der von Gaupp früher als Postoperculare¹⁾, neuerdings aber als Goniale bezeichnet wird; zwischen Meckelschem Knorpel und Goniale verläuft sie eine Strecke weit nach vorn, um sich dann dem dritten Ast des Trigemini anzuschließen.

Gaupp (1905) weist auch auf die bis ins einzelne gehende Übereinstimmung hin, die sich in diesem Verlauf der Chorda bei Sauriern und Säugern zeigt: wie bei *Lacerta* durch das Goniale, tritt die Chorda bei Säugerembryonen durch einen „am ventral-medialen Umfang des Meckelschen Knorpels“ gelegenen Deckknochen, „der im ausgebildeten Zustand den Processus anterior s. Folii des Hammers bildet.“ Auch der Durchbohrung, die das Goniale bei den Sauriern zeigt, begegnen wir beim Processus anterior mallei einiger Säuger wieder, so bei *Centetes*, *Erinaceus* (Alban Doran), *Didelphys*, *Mus musculus* (Gaupp) und *Ornithorhynchus* (Wilson).

Serie VII. Modell 5

(vergl. Textfig. 15, 16, 17; Textfig. 7, 8, 9).

Es handelt sich hier um ein junges, ausgeschlüpftes Tier von 65 mm Gesamtlänge, bei dem die Kopflänge 8 mm betrug. Der Kopf ist wie die vorigen in Querschnitte zerlegt.

Die Haut weist wohlentwickelte Schuppen und Schilder auf. Die Verknöcherung des Kopfskelets ist weit vorgeschritten. Grosse Partien der Ohrkapsel zeigen sich knöchern umwandelt; der Meckelsche Knorpel liegt nur noch in einem kurzen distalen Bezirk des sehr langen Processus retroarticularis frei, zeigt aber in den übrigen Abschnitten bereits seine knöcherne Scheide. Auch das Quadratum ist in seinem mittleren,

¹⁾ Cuvier führt diesen Knochen, der später mit dem Articulare verschmilzt, als einen Teil desselben auf.

grösseren Teil verknöchert; der laterale Rand dieses Knochens bildet fast genau einen Halbkreis, der von seiner Verbindungs-

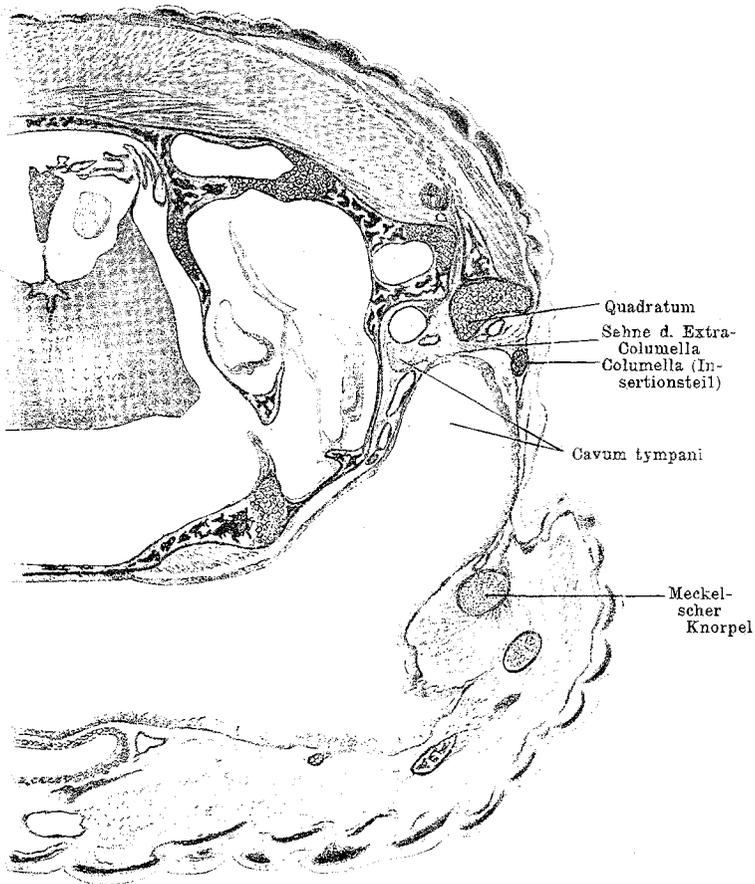


Fig. 15.

Sehne der Extracolumella (vom Insertionsteil der Extracolumella zum Processus paroticus verlaufend). ^{30/1.}

stelle mit der Crista parotica der Ohrkapsel aus mit oral-dorsaler Convexität zur Articulation mit dem Unterkiefer verläuft. In seine lateral-ventral-distal schauende Concavität lagert sich der Recessus lateralis des Saccus retrocolumellaris ein; an seinen

scharfen lateralen Rand inseriert sich der obere, vordere und teilweise auch der hintere Rand des Trommelfelles; an seine ventrale concave Kante, bindegewebig mit ihr verbunden, schliesst sich der *Processus internus* der *Columella*, der von hier schräg ventral-caudalwärts zur *Extracolumella* absteigt. Diese ist knorpelig und geht ohne Gelenkandeutung in die verknöcherte eigentliche *Columella* (*Stapes Peters-Gadow*) über. Ihr Insertionsteil ist ausgezeichnet durch die wohlentwickelte *Pars superior* (*Versluys*), die dorsalwärts gegen das distale Ende des *Quadratum* aufsteigt, mit dem sie in bindegewebige Verbindung tritt. Die *Pars inferior* des Insertionsteils ist kleiner, die *Processus accessorii anterior* und *posterior* sind ganz unbedeutend. Auf der Aussenfläche des Insertionsteiles beginnt die „Sehne der *Extracolumella*“, die wir schon im vorigen Stadium bemerkten; sie verläuft um den dorsalen Rand der *Pars superior* und wendet sich dann scharf medianwärts zur Insertion an der Unterfläche des *Processus paroticus*.

Medial zur *Crista parotica* und nahe der hinteren Kuppel der Ohrkapsel liegt in einer kleinen Vertiefung der Schädelwand, der *Fossa hyoides Siebenrocks*, das proximale Ende eines Knorpelstäbchens, das von dort im Bogen abwärts, medianwärts und vorwärts verläuft, um dann an der Ventralwand des Schlundes frei unter der Schleimhaut zu enden.

Es ist auch auf dem vorhergehenden Stadium (*Serie VI*) bereits ganz deutlich vorhanden, aber noch nicht mit dem Schädel in so enge Verbindung getreten. Von *Cope* (1892) wird es als das *Epibranchiale* des ersten *Branchialbogens* gedeutet, während *Versluys* es (1898) als „vierten *Branchialbogen*“ bezeichnet. Bemerkenswert ist, dass das proximale Ende dieser Knorpelspanne, kurz bevor es sich mit der Schädelseitenwand verbindet, lateralwärts einen leicht hakenförmig gebogenen Fortsatz entsendet, wodurch dieser branchiale Skeletteil eine grosse Ähnlichkeit mit dem dorsalen Ende der hyalen Skelet-

spange (vergl. das bei Beschreibung von Modell 3 Gesagte) bekommt. Da ich an meinen Serien von *Lacerta agilis* keine

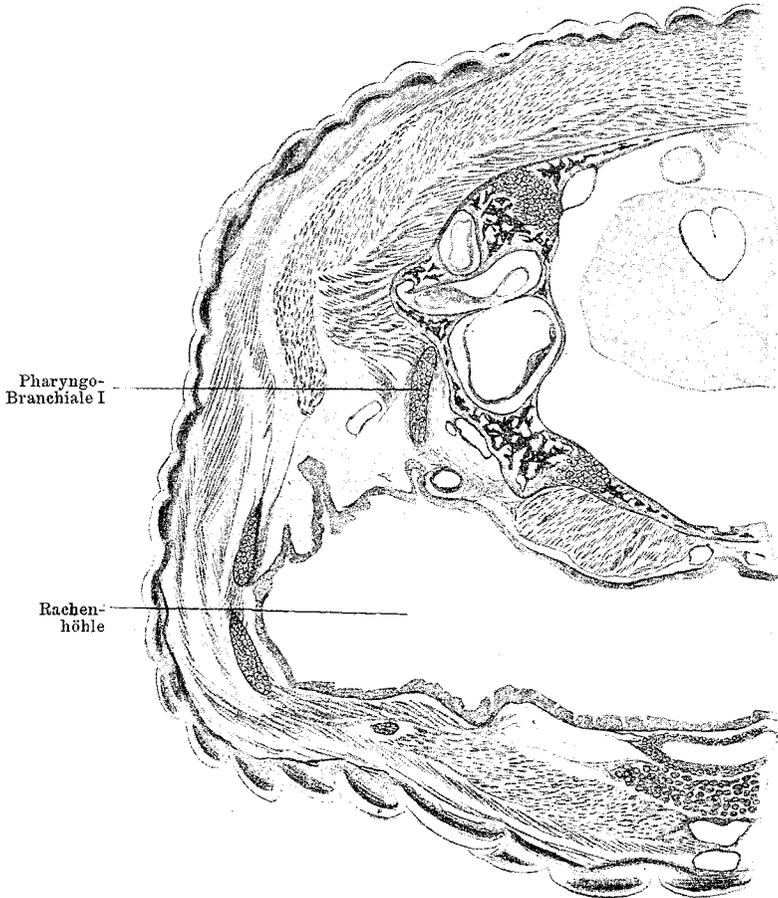


Fig. 16.

Anlagerung des Branchiale an die Schädelseitenwand. ³⁰/₁.

vollständige Klarheit über seine Zugehörigkeit zu einem der Hörner des Zungenbeins erlangen konnte, untersuchte ich sein Verhalten bei einigen mir zur Verfügung stehenden Serien von *Lacerta vivipara* (*crocea*). Bei *Lacerta agilis* war es mir nur

möglich, an einem Embryo von 22 mm Körperlänge einen Zusammenhang der noch nicht knorpelig differenzierten Anlage des fraglichen Skeletstückes mit dem Cornu branchiale I festzustellen. Ich will dies Skeletstück als Pharyngobranchiale I bezeichnen; die Gründe, warum ich diese Bezeichnung und nicht die von Cope vorgeschlagene „Epibranchiale“ wähle, werde ich weiter unten auseinandersetzen.

Bei einer *Lacerta vivipara* von 37 mm Länge zeigten die Verhältnisse eine grosse Ähnlichkeit mit denen bei gleichweit entwickelten Stadien von *Lacerta agilis*, d. h. das Pharyngobranchiale liegt mit seinem ventralen Ende dicht neben (lateral) dem dorsalen Abschnitt des Cornu branchiale II. Bei einem Embryo von 26 mm Länge findet es sich ziemlich weit abgerückt vom Cornu branchiale II, etwa in gleicher Entfernung von demselben, wie das Cornu hyale. Bei dem vorhergehenden Embryo dagegen, der eine Länge von 21 mm aufweist, bieten die Zustände ein noch ganz anderes Bild. Hier geht das schon bis an den Schädel heranreichende Stück direkt mit einer scharfen Knickung aus dem Cornu branchiale I hervor, einen gemeinsamen Vorknorpel-Stab mit ihm bildend. Medial von der Knickungsstelle findet sich aus dem Vorknorpelstrang hervorgehend ein hakenförmiger kleiner Fortsatz; beide Teile werden von einer gemeinschaftlichen Hülle von dichtzelligem Gewebe umschlossen. Irgend einen Zusammenhang mit einem anderen branchialen Skeletteil konnte ich nicht finden, es scheint mir also die Zugehörigkeit zum Cornu branchiale I hiermit, wenigstens für *Lacerta vivipara*, festgestellt zu sein.

Die Bezeichnung Pharyngobranchiale habe ich im Anschluss an van Wijhe (1882) gewählt in Hinsicht auf das Verhalten des dorsalen Endes dieses Knorpelstabes. In der gabelförmigen Spaltung, die es, wie früher gesagt, mit dem dorsalen Abschnitt des Hyalobogens teilt, zeigt sich ein Anschluss an die Zustände bei Ganoiden (van Wijhe) und Rochen (Parker). Für Gano-

iden hat van Wijhe festgestellt, dass in dieser Gabelteilung die Kiemenvene verläuft, ähnlich wie sich bei *Lacerta* die *Vena capitis lateralis* zu den Gabelstücken des Hyalbogens verhält.

Auch noch in einer anderen Beziehung ist dieses Verhalten des dorsalen Endabschnittes des *Cornu branchiale I* von Wichtigkeit, nämlich für die Bestimmung des morphologischen Wertes der Kiemenbogenspangen. Man hat bekanntlich die Einheitlichkeit der Branchialbogen bei den höheren Wirbeltierklassen, resp. die geringere Anzahl der aus ihnen hervorgehenden Teilstücke, durch Fortfall ihrer dorsalen Abschnitte erklären wollen. Eine gewisse Stütze findet diese Auffassung der Gliederung der Kiemenbogen als eines primären Zustandes in den Befunden von Braus (1904) und van Wijhe (1905), wonach die einzelnen Segmente der Kiemenbogen schon bei den Selachiern selbständig verknorpeln. Allerdings ist dieser ontogenetische Vorgang durchaus kein zwingender Grund anzunehmen, dass die Entwicklung auch phylogenetisch in gleicher Weise vor sich gegangen sei. Es scheint vielmehr, als wenn hier die Auffassung von Dohrn (1884) den Tatsachen näher kommt. Dohrn hält die Gliederung der Selachier-Kiemenbogen für eine sekundäre Erscheinung, erworben durch Anpassung an die Zustände der Muskulatur: er geht dabei, — ob ganz mit Recht, bleibe dahingestellt, — von den Verhältnissen bei *Petromyzon* aus, wo die einzelnen Kiemenbogenknorpel durch einheitliche Spangen representiert werden.

Nach dem Verhalten seines dorsalen Endes, d. h. der gabeligen Spaltung desselben in zwei Knorpeläste, ist es wohl als sicher zu betrachten, dass das „Pharyngobranchiale I“ bei *Lacerta* tatsächlich dem primär dorsalen Ende eines Branchiale entspricht. Ob es sich dabei um eine strikte Homologie mit dem Pharyngobranchiale der Selachier handelt, bleibe unentschieden. Ich halte es sogar für wenig wahrscheinlich, glaube vielmehr, dass, wie Dohrn für die Selachier annimmt, auch hier die Trennung des Branchiale I in zwei, später teilweise nebeneinander gelagerte

Knorpel-, resp. Knochen-Spangen erst eine sekundäre Erscheinung ist, entstanden unter dem Einfluss der Umgestaltungen der umgebenden Weichteile. Denn „warum soll nicht auch einmal noch an Teilen des Hyobranchialskelets bei höheren Wirbeltieren eine Gliederung unter den Einflüssen neuer Momente neu entstehen?“ (Gaupp 1905.)

Kehren wir nach diesen allgemeinen Betrachtungen zur Untersuchung der Verhältnisse bei *Lacerta agilis* zurück.

Der Mund-Rachenraum ist von mässiger Weite; in den lateralen Partien des Bodens weist die Schleimhaut zahlreiche kleine Falten auf. Die Kommunikationsöffnung des tubotympanalen Raumes mit dem Schlunde zeigt die schon an früheren Serien erwähnte Weite, die besonders in oral-aboraler Richtung sehr bedeutend ist und keine Abgrenzung der beiden Hohlräume gegeneinander gestattet. Der *Saccus retrocolumellaris*, der nicht viel an Grösse zugenommen hat, hat zwei kleine sekundäre Ausstülpungen gebildet, die medial und lateral von dem mit der *Crista parotica* jetzt ein Ganzes bildenden *Processus paroticus* ein wenig in die Höhe gewachsen sind. Dagegen hat der *Saccus praecolumellaris* ganz bedeutend an Grösse zugenommen, und zwar, wie auch in früheren Stadien hauptsächlich der *Recessus lateralis*. Während nämlich der *Recessus medialis* augenscheinlich durch seine Lage zwischen Ohrkapselwand und *Quadratum* an einer grösseren Entfaltung gehindert wird, hat sich der *Recessus lateralis*, der besonders nach der lateralen Seite hin auf kein Hindernis stösst, in der ganzen Aushöhlung des *Quadratum* ausgebreitet, so dass er nach oben, vor allen Dingen aber nach vorn an Ausdehnung den medialen ganz bedeutend übertrifft. Aboral-dorsal zur *Columella* vereinigt er sich durch Resorption der beiden Schleimhautwände und dadurch bewirkten Durchbruch mit der entsprechenden (lateralen) Ausstülpung des *Saccus retrocolumellaris*, während der mediale *Recessus* sich zwar der gegenüberstehenden (medialen)

Ausbuchtung des Saccus retrocolumellaris anlagert, aber nicht in Kommunikation mit ihr getreten ist. Dadurch gewinnt es

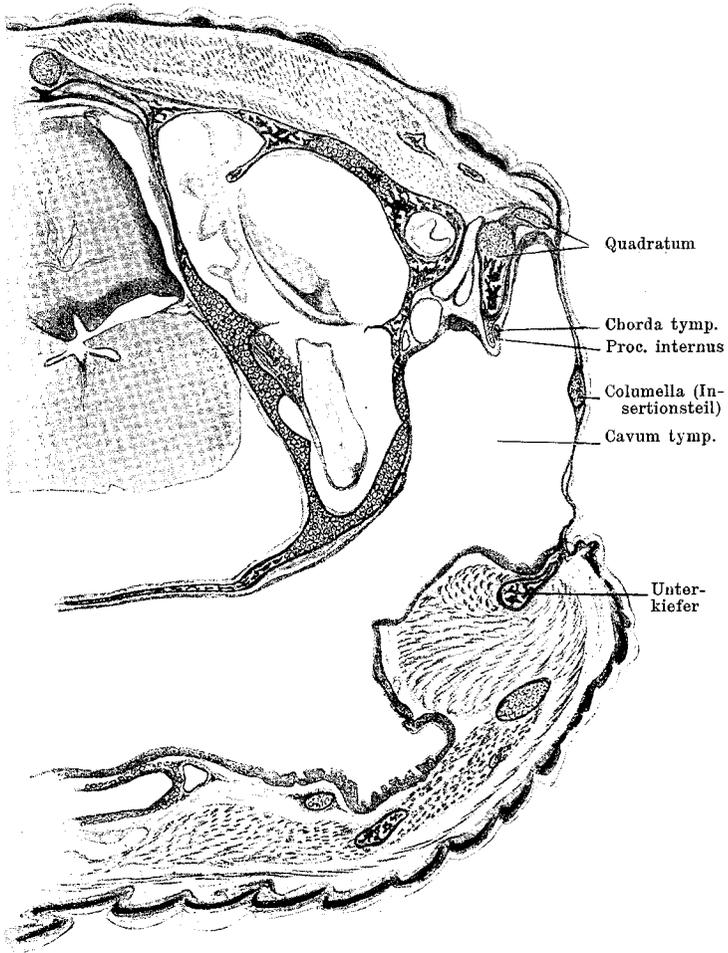


Fig. 17.

Einlagerung des Insertionsteils der Columella ins Trommelfell. ^{30/1.}

den Anschein, als läge die Columella, wie Versluys (1898) angibt, in einer von der dorsalen Wand vorspringenden Falte der Paukenhöhlenschleimhaut. Bei Krokodilen scheint übrigens, wor-

auf Iwanzoff (1894) hinweist, diese Falte sich zurückzubilden durch Resorption der Schleimhautstrecken, die den Überzug der Columella mit der Paukenhöhlenwand verbinden, so dass also dann die Columella frei die Paukenhöhle durchsetzt.

Das Trommelfell hat seine definitive Dünne erreicht; es inseriert jetzt an der Aussenkante des Quadratum in der ganzen Ausdehnung dieses Knochens vom Processus resp. der Crista parotica bis zur Artikulationsstelle mit dem Unterkiefer. Dort geht der Ansatz auf den, wie schon mehrfach hervorgehoben wurde, sehr kräftig entwickelten Processus retroarticularis über, doch ist die Befestigung hier, wie auch Versluys angibt, keine so innige, sondern bleiben die beiden Teile durch eine Bindegewebsschicht getrennt. Ein kleiner Teil des hinteren Randes endet frei neben der Muskulatur an der allerdings sehr festen und wenig beweglichen Haut des Halses. Es macht sich ein auffälliger Unterschied in der Höhe des Epithelüberzuges an der Innenfläche des Trommelfells und der übrigen Paukenhöhlenwände bemerkbar; die Schleimhaut, welche die Innenseite der Membrana propria bekleidet, zeigt ausserordentlich niedrige Zellen, und damit eine sehr geringe Dicke, ähnlich wie dies mit der äusseren Hautbedeckung auf seiner lateralen Oberfläche der Fall ist (vergl. Textfig. 17.). Es ist also die Verdünnung, die zu seiner endgültigen zarten Beschaffenheit führt, auf Rechnung aller drei, an seinem Aufbau beteiligten Schichten zu setzen, wenn auch der bindegewebigen Mittelschicht unstreitig die Hauptrolle dabei zufällt.

Das Verhalten der Nerven und Gefässe bietet, wie auch die Abbildungen erkennen lassen, im Vergleich mit den vorhergehenden Stadien nichts Neues, nur scheinen diese Gebilde durch die weitgehende Resorption des die Paukenhöhle umgebenden Gewebes, wodurch sie selbst bedeutend an Weite ihres Hohlraumes gewonnen hat, näher an die Wand (Schleimhaut) herangerückt zu sein.

Die Befunde an dieser Serie schliessen sich überhaupt schon ganz denjenigen an, die Versluys (1898) an erwachsenen Lacertiliern (er untersuchte speciell *Lacerta ocellata* und *Lacerta viridis*) gemacht hat, weshalb ich auf eine weitere Schilderung der Verhältnisse verzichten kann.

2. Zusammenfassung der Befunde.

Nach der vorhergehenden Darstellung der Verhältnisse in den verschiedenen Entwicklungsstadien will ich jetzt noch einmal kurz zusammenfassen, was uns darin über die Entwicklung der einzelnen Organe bekannt geworden ist, um so den Zusammenhang zwischen den einzelnen Stufen der Ausbildung herzustellen.

Schlundspalten. Von Kiemenspalten finden sich bei dem jüngsten von mir untersuchten Embryo hinter der Hyomandibularspalte noch drei wohlausgebildete, im dorsalen Abschnitt noch durchgängige, und eine vierte rudimentäre, nur durch äussere und innere Kiemenfurchen angedeutete. Nach der Ablösung auch des dorsalen Abschnittes vom Ectoderm, welche bei der ersten bis dritten in der Reihenfolge der Taschen von vorn nach hinten erfolgt, verkleinern sie sich und wenden ihre freien Enden noch mehr dorsalwärts. Aus der ersten und zweiten (hinter der Hyomandibulartasche) entstehen durch einen medial gerichteten Sprossungs- und Abschnürungsprozess die Thymusknospen, die aber bald zu einem einheitlichen Körper verschmelzen. Die Hyomandibulartasche nimmt insofern eine isolierte Stellung ein, als sie sich später als die folgenden Taschen vom Ectoderm loslöst und statt kleiner zu werden bedeutend an Grösse zunimmt.

Paukenhöhle. Die Paukenhöhle entwickelt sich aus dem dorsalen Abschnitt der Hyomandibularspalte, die in frühen Stadien an dieser Stelle nach aussen geöffnet ist. Indem die laterale dorsale Spitze der Hyomandibulartasche sich, —

später als dies bei der folgenden ersten Branchialtasche geschieht, — vom Ectoderm loslöst, erfährt die Schleimhauttasche eine Drehung aus der queren in eine annähernd longitudinale Richtung, so dass ihre ursprünglich caudale Wand zur medialen, ihre orale zur lateralen wird; dabei wird die caudale (mediale) Wand zugleich etwas dorsalwärts, und die orale (laterale) etwas ventralwärts gewendet, so dass die anfänglich laterale Kante schliesslich caudal und dorsal gekehrt ist. Durch die von dem Ohrkapsel-Blastem sich in lateraler Richtung erhebende Anlage der Columella auris wird die dorsale Kante der Tasche eingebuchtet, so dass man dann eine kleinere caudale und eine grössere orale Aussackung unterscheiden kann, die hinter, bezw. vor der Columella in die Höhe wachsen: *Saccus retrocolumellaris* und *Saccus praecolumellaris*. Der *Saccus retrocolumellaris* bleibt — vielleicht wegen der starken Entwicklung des *Quadratum*, das sich mit seinem caudal und dorsal gerichteten Ende über die Columella nach hinten wölbt, — unbedeutend, dagegen wächst der *Saccus praecolumellaris* vor der Columella stark dorsalwärts aus und wölbt sich vor- und aufwärts in die Ausbuchtung des *Quadratum* hinein. Durch die *Chorda tympani* die in frühen Stadien aussen um die laterale Kante der *Hyomandibulartasche*, später von hinten nach vorn dorsal über die Columella zum Kiefergelenk herabzieht, sowie durch den sich von der Columella in oral-dorsaler Richtung erhebenden *Processus internus* wird der *Saccus praecolumellaris* in einen *Recessus medialis* und *Recessus lateralis* geteilt. Beide wachsen, getrennt durch die *Chorda*, resp. den *Processus internus* über die Columella in caudaler Richtung hinweg und legen sich an zwei kleine entsprechende Ausstülpungen des *Saccus retrocolumellaris* an. An der Anlagerungsstelle des *Recessus lateralis* kommt es zur Resorption der beiden Schleimhautwände und damit zur Kommunikation des prä- und des retrocolumellaren *Saccus*, am medialen *Recessus* bleibt die Trennung bestehen.

Eine Scheidung in Tube und eigentliche Paukenhöhle findet nicht statt, vielmehr gehen Mittelohrraum und Rachenhöhle stets mit weiter Kommunikationsöffnung ineinander über. Daher ist es auch nicht möglich, mit Bestimmtheit auszuschliessen, ob an der Bildung des tubo-tympanalen Raumes nicht auch Teile des Schlundrohres oder der ersten Branchialspalte (tasche) mitbeteiligt sind.

Im Gegensatz zu dem Verhalten des tubo-tympanalen Raumes bei Amphibien und Säugern weist er bei *Lacerta* von Anfang an ein mit der Schlundhöhle kommunizierendes, verhältnismässig weites Lumen auf.

Trommelfell. Das Trommelfell bildet sich durch Verdünnung aller drei es zusammensetzenden Schichten, besonders der ursprünglich sehr dicken mesodermalen Mittelschicht, in geringerem Grade aber auch durch Abflachung des Epithels auf seiner Innenfläche und durch Ausbleiben der Verdickung der Haut auf seiner Aussenseite. Eine scharfe Begrenzung ist in frühen Stadien, so lange diese Unterschiede noch nicht hervortreten, nicht zu geben. Zum Paukenhöhlenanteil des Trommelfelles wird nicht nur die Verschlussmembran der Hyomandibularspalte, welche etwa der caudalen Kante der Tasche entsprechen würde, sondern in ziemlicher Ausdehnung die ventral zu diesem Bezirk gelegene laterale Fläche des Recessus lateralis des Saccus praecolumellaris (also ein Teil der ursprünglich oralen Wand der Hyomandibulartasche), sowie ein kleiner Teil der lateralen Wand des Saccus retrocolumellaris. An der Aussenseite des Körpers entspricht ihm, soweit man bei dem Mangel einer Abgrenzung in frühen Stadien nach Verstreichen der Hyomandibularspalte solche Angaben machen kann, ein ziemlich ausgedehnter Bezirk des Mandibular- und Hyalbogens in der Umgebung des ehemaligen dorsalen Abschnittes der Hyomandibularspalte. Demnach werden auch die Mesodermmassen, die die mittlere Schicht des Trommelfelles bilden, aus Material des Mandibular- und

Hyalbogens sich zusammensetzen. Der Insertionsteil der Columella liegt mit seinen Fortsätzen in die bindegewebige Mittelschicht, das Stratum proprium, eingebettet, so dass die Fortsätze bei der schliesslichen Verdünnung dieser Schicht, auf ihrer lateralen Fläche von der äusseren Haut, auf der medialen von der Schleimhautauskleidung der Trommelhöhle überzogen werden.

Skeletteile. Die Columella auris hängt auf frühen Entwicklungsstadien einerseits mit dem Bildungsgewebe der Ohrkapsel andererseits mit der Anlage des hyalen Skeletstabes zusammen. Dieses Skeletgebilde des Zungenbeinbogens zeigt, wenn es zuerst in den gemeinsamen Blastemmassen erkennbar wird, an seinem dorsalen Ende eine Gliederung in zwei Teile, von denen der eine in oral-dorsaler Richtung gegen die Crista parotica (Gaupp) gerichtet ist, während der andere medialwärts umbiegt und mit dem Gewebe der Ohrkapsel selbst verschmilzt (vergl. Tafelfig. 5). Dieser letztere Teil ist der mediale Abschnitt des Stieles der Columella mit ihrer Fussplatte, der erstgenannte dagegen bildet die Grundlage des Processus paroticus (Gaupp), Processus dorsalis oder Inter-calare (Versluys). Auf ganz jungen Stadien ist eine Abgrenzung der Blastemmassen der Ohrkapsel einerseits, der Columella andererseits nicht möglich. Etwas später aber zeigt die Columella einen kleinen Fortschritt in ihrer Entwicklung gegenüber der Ohrkapsel, ein Zustand, der auch noch beim Übergang ins Vorknorpelstadium deutlich ausgesprochen ist; ausserdem macht sich im ventralen Teil der Verbindungsstelle mit der Ohrkapsel eine schmale Zone weniger verdichteten Gewebes bemerkbar, während dorsal ein ununterbrochenes Ineinanderübergehen beider Anlagen stattfindet. — Dieser Befund würde also für eine Entstehung der ganzen Columella aus dem Hyalbogen sprechen; dagegen sind aus der Lage ihres Blastems an der Dorsalwand des Schlundes und an der medialen ehemals caudalen Seite der Hyomandibulartasche keine Rückschlüsse auf ihre Zugehörigkeit

zu einem Bogen des Kiemenskelets oder zum Cranium selbst zu ziehen. —

Von der Abgangsstelle des Processus paroticus entwickelt sich lateralwärts der Insertionsteil, der demnach als eine sekundäre Bildung der Columella zu betrachten ist. In frühen Stadien ist besonders seine Pars inferior (Versluys) gut ausgebildet; die anderen Fortsätze treten erst später hervor. Ebenso entwickelt sich der Processus internus erst in relativ später Zeit, wo er dann etwa von der Mitte des Columella-Stieles aus in oral-dorsaler Richtung gegen den Unterrand des Quadratum vorwächst. Der Processus paroticus zeigt sich nach dem oben Gesagten also, wie dies schon Gaupp (1890) hervorgehoben hat, als ein Fortsatz der Columella und somit als ein Abkömmling des hyalen Skeletstabes, der aber später seinen Zusammenhang mit diesem Skeletteil aufgibt und sich, medial am Quadratum vorbeiziehend, mit der Crista parotica kontinuierlich verbindet. Andeutungen einer Gelenkbildung innerhalb des Gewebes der Columella finden sich zu keiner Zeit, auch die beiden Teile, die Hoffmann (1889) an ihr unterscheidet, Otostapes und Hyostapes, lassen sich erst beim Auftreten der getrennten Knorpelkerne im medialen und lateralen Teil unterscheiden, sind also, auch wenn man die Namen beibehalten will, nicht als Ausdruck einer doppelten Herkunft der Columella zu betrachten. Eingehendere Untersuchungen über die Genese dieses Skelettstückes anzustellen lag nicht in meiner Absicht; ich kann in diesem Punkte auf die Arbeit von Versluys (1903) verweisen. Das Quadratum entwickelt sich mit dem Knorpel des Unterkiefers (Meckelscher K.) zusammen aus einem Blastemstab als dessen dorsaler Abschnitt. In frühen Stadien, wenn eine Unterscheidung beider Skelettelemente eben deutlich wird, ist es eine einfache annähernd sagittal gestellte Leiste, welche über die schmale Kante mit ventraler Concavität gekrümmt ist. Später wächst es mit seinem oberen Rande lateralwärts aus, und in die

unter dem vorspringenden Rande entstehende Aushöhlung lagert sich der Recessus lateralis der vorderen Paukenhöhlenausstülpung.

Am eigentlichen Unterkiefer fällt die frühe Ausbildung des Processus retroarticularis auf.

Das am lateral-ventralen Teile des Petrosum ansetzende, frei in der ventralen Schlundwand endende Knorpelstäbchen, dessen Zugehörigkeit zum ersten oder zweiten Branchialbogen bis jetzt unentschieden war, hat sich bei *Lacerta vivipara* als dorsaler Abschnitt des Branchiale I („Pharyngobranchiale I“) erwiesen.

Gefäße und Nerven. Die *Vena capitis lateralis* entsteht nach den Untersuchungen von Grosser und Brezina (1895) durch den Zusammenfluss von Venen der Temporalgrube, der Augenhöhle und des Gehirns. Sie liegt in frühen Stadien dicht unter der Körperoberfläche in dem Winkel zwischen dorsalen Schlundtaschenzipfeln und Ectoderm. Später lagert sich derjenige Abschnitt, der für uns von Bedeutung ist, dicht an die oral-dorsale Kante der Hyomandibulartasche, diese allmählich tiefer einbuchtend. In der weiterentwickelten Paukenhöhle liegt die Vene in einer Nische der dorsal-medialen Wand, die durch das Vorspringen der Crista parotica vom lateralen Bogengangswulst gebildet wird. Sie verläuft hier dorsal von der Columella, medial vom Processus paroticus. Zum Stamm des Facialis hat sie zunächst vorn eine laterale, dann eine dorsale und schliesslich hinten, etwa an der Abgangsstelle der Chorda tympani, eine mediale Lage.

Die *Arteria carotis interna* (Rathke) liegt ventral von der *Vena capitis lateralis*. Sie läuft ursprünglich medial zur Abgangsstelle der Schlundtaschen an der dorsalen Schlundwand nach vorn. Zwischen Hyomandibular- und erster Branchialtasche, distal zur Anlage des Gehörknöchelchens, gibt sie die *Arteria facialis* (Rathke-Versluys) ab, die über die Columella und dann lateral-dorsalwärts aufsteigend zwischen Ohrkapsel

und Quadratum in die Temporalgrube geht. Die Fortsetzung des Stammes zieht in Begleitung des Ramus palatinus nervi facialis zur Schädelbasis und zum Rachendach.

Der Nervus facialis zeigt schon bei seinem ersten Erkennbarwerden die typische Teilung in einen Ramus anterior oder palatinus (Ramus praetrematicus + Ramus pharyngeus) und einen Ramus posterior oder hyomandibularis (Ramus posttrematicus), welche beide aus dem an der medial-caudalen Wand der Hyomandibularspalte (tasche) gelagerten Ganglion geniculi in einander entgegengesetzter Richtung hervorgehen. Der Ramus palatinus verläuft gemeinsam mit der Arteria carotis interna nach vorn zur dorsalen Schlundwand, indessen der Ramus hyomandibularis sich zwischen Ohrkapsel und Tubenpauken-Ausstülpung nach hinten wendet, wobei er sich (später) in die Rinne zwischen Prominentia cochlearis und oberem Abschnitt der Ohrkapsel einlagert. Begleitet von der Vena capitis lateralis, die zuerst medial, dann ventral und schliesslich lateral zu ihm liegt, geht er dorsal über die Columella hinweg, medial vom Processus internus derselben. Etwas weiter hinten, caudal zum Processus paroticus, wendet sich der Ramus hyomandibularis lateral-ventralwärts zu seinem Endgebiet. Vorher aber, ebenfalls caudal zum Processus paroticus, gibt er aufwärts den Ramus recurrens ad Trigeminum (Versluys)¹⁾ ab, der sich der Arteria facialis anschliesst. Ungefähr von der gleichen Stelle geht auch die Chorda tympani ab, die sich in einem oralwärts offenen Bogen um den Processus paroticus nach vorn wendet, um in gleicher Richtung wie der Stamm des Facialis zurück, d. h. oralwärts, zu verlaufen. Sie kreuzt die Columella dorsal wie der Facialis, aber lateral vom Processus internus und wendet sich dann abwärts und vorwärts zum dritten Ast des Trigemini im Unterkiefer, wobei sie durch das dorsale

¹⁾ Vergl. das bei Beschreibung der Serie V darüber gesagte.

Auswachsen der Hyomandibulartasche in einer Schleimbautfalte in die Paukenhöhle zu liegen kommt. Beide Nerven, sowohl der Stamm des Facialis wie die Chorda tympani, liegen frei unter der Schleimbaut der Paukenhöhlenwände, ohne eine Spur einer knöchernen Umhüllung, wie sie bei den Säugern auftritt.

B. Vergleichend-anatomischer Teil.

Wie die vorhergehende Beschreibung zeigt, kann ich also durch meine Befunde die freilich recht spärlichen Angaben früherer Untersucher im grossen und ganzen betätigen. Es bleibt dann die Aufgabe, die Zustände bei den Reptilien mit denen bei anderen Wirbeltierklassen zu vergleichen. Hierfür stelle ich zunächst die Angaben zusammen, die sich auf

das specielle Verhalten der Hyomandibulartasche und die Entwicklung des tubotympanalen Raumes bei den übrigen Wirbeltierklassen

beziehen.

1. Fische.

Das Verhalten der Hyomandibulartasche bei den Fischen erfuhr eingehende Bearbeitung durch zahlreiche Forscher, von denen ich hier nur einige aufführen will: Reichert (1837), Agassiz (1878), Parker (1878), Balfour (1878, 1882), Salensky (1881), Dohrn (1884, 1885), van Bemmelen (1885), Maurer (1886) und Rabl (1889).

Danach bleibt die genannte Tasche nur bei den Selachiern und einem Teile der Ganoiden (z. B. Acipenser, Polypterus) dauernd als durchgehende Spalte erhalten, in Form des Spritzlochkanales, der auf der Aussenseite des Kopfes dicht hinter dem Auge sich öffnet, dann nahe am Ohrlabyrinth vorbeizieht und endlich seine innere Ausmündung im oberen Rachenabschnitt findet. Bei den übrigen Fischen (ein Teil der Ganoiden und die Teleostier), bei denen ein Spritzloch nicht besteht, schliesst sich die erste Schlundspalte bald wieder.

2. Amphibien.

Das Verhalten der Hyomandibularspalte bei den Amphibien, d. h. bei den Anuren, denen allein eine Paukenhöhle und ein Trommel-

fell zukommen ¹⁾ ist kompliziert, und ihre Entwicklung teilweise schwer verständlich, indem die grossen Umwandlungen, die die Metamorphose dieser Tiere im Bereiche des Kopfes und Halses mit sich bringt, natürlich auch in der Entwicklung und Umbildung der Paukenhöhle zum Ausdruck kommen werden.

Nachdem schon *Huschke* 1826 die Auffassung ausgesprochen hatte, dass die vor dem ersten Kiemenbogen gelegene (also die hyobranchiale) Spalte ²⁾ sich zum Paukenraum und ihre innere Öffnung sich zur Tuba Eustachii umbilde, kam auch *Reichert* (1837) zu der Ansicht, dass sich die erste Schlundspalte ³⁾ früh wieder schliesst, während sich aus der zweiten „öfters eine Eustachische Trompete, zuweilen auch eine Trommelhöhle“ bilden.

Rathke (1861), der früher eine sekundäre Entstehung der Paukenhöhle von der Mundhöhle aus (an der Stelle der ehemaligen ersten Schlundspalte) annahm, liess sie später beim Frosch aus der vordersten Visceralfalte ⁴⁾ durch eine „Zunahme an Weite und Tiefe“ entstehen.

In Übereinstimmung mit *Reichert* gab *Goette* (1875) für *Bombinator igneus* an, dass die Hyomandibularspalte (seine „erste Schlundspalte“) sich in weitgehendem Masse zurückbildet: „nachdem sie sich von der Oberhaut wieder abgelöst hat und ihre beiden Blätter lateralwärts zu einer einfachen Platte verschmolzen sind, schrumpft dieselbe zu einem unansehnlichen Klümpchen zusammen, welches sich endlich vom medialen Teil abschnürt und entweder ganz vergeht oder den gleichen Resten der zweiten Schlundfalte sich anschliesst.“ In ähnlicher Weise wird die zweite Schlundfalte zurückgebildet, „so dass nur der mediale Abschnitt unmittelbar vor dem inneren Kiemenapparat zu einer Seitenbucht der Schlundhöhle sich öffnet.“ „Bald nach der

1) Einer Anzahl von Anuren und sämtlichen Urodelen und Apoden fehlt sowohl eine Paukenhöhle als ein Trommelfell; dagegen besitzen alle ein Operculum, welches die Fenestra vestibuli (ovalis) der Ohrkapsel verschliesst.

2) *Huschke* fasst, allerdings in erster Linie von vergleichend-anatomischen Beobachtungen ausgehend, den wirklichen ersten Schlundbogen als „ersten Kiemenbogen“ auf und nicht, wie man wohl gemeint hat, den Zungenbeinbogen. Nach ihm würde also die Paukenhöhle aus der ersten Schlundspalte (hinter der Hyomandibularspalte) ihren Ursprung nehmen.

3) *Reicherts* erste Schlundspalte entspricht der Hyomandibularspalte unserer heutigen Nomenclatur; es sind also die Auffassungen von *Huschke* und *Reichert* dem Sinne nach die gleichen und der scheinbare Gegensatz nur durch die verschiedene Benennung zustande gekommen.

4) Diese vorderste Visceralfalte ist nach *Rathkes* Angaben folgendermassen begrenzt: vorne durch das Quadratbein und durch das Horn des Zungenbeines, hinten aber durch den ersten oder vordersten Kiemenbogen. *Rathke* kannte früher die wirkliche erste, d. h. die hyomandibulare Spalte noch nicht; sein erster Bogen entspricht demnach dem ersten und zweiten Bogen anderer (späterer) Untersucher; später nennt er sie auch.

Metamorphose wird sie (zweite Schlundspalte) bei der Unke, einigen verwandten Anuren und allen Urodelen vollständig ausgeglichen; bei anderen Anuren (*Rana*, *Bufo* etc.) bleibt sie aber als Anlage der Paukenhöhle und der Tuba Eustachii erhalten.“

Im Gegensatz zu diesen beiden Untersuchern finden die folgenden, dass der Ausgangsort für die Entwicklung des tubo-tympanalen Raumes in der ersten Schlundspalte d. h. der Hyomandibularspalte zu suchen sei. Bei *Rana temporaria* konnte Villy (1890) eine Tubenanlage erst bei Larven von 25 mm nachweisen. Das Verhalten von Hyoid und Quadratum soll nach ihm die Ursache sein, dass die Hyomandibularspalte eine Zeitlang verschwindet, um dann später wieder zu erscheinen. Obgleich Villy zu der Ansicht kommt, dass die Tube wahrscheinlich nicht der Hyomandibularspalte ihren Ursprung verdankt (is probably not formed from the hyomandibular cleft, but is an altogether new organ), versucht er doch eine Homologie mit der Hyomandibularspalte der Fische nachzuweisen.

Gaupp (1893) gelang es, bereits bei 10 mm langen Larven von *Rana fusca* „an der Stelle, wo der Vorderrand des Processus muscularis des Quadratum auf die Pars articularis übergeht, aussen am Knorpel einen kurzen, soliden, transversal gerichteten Zellstrang“ zu finden, „der sich weiterhin zum peripheren blinden Ende der Tube umgestaltet.“ Ob und wann eine Verbindung mit der Mundhöhle besteht oder auftritt, liess sich bei den jungen Larven, die zur Untersuchung kamen, nicht feststellen. — In frühen Entwicklungsstadien liegt die Tube an der Unterfläche des Quadratum und steigt hinter der Quadrato-Hyoid-Verbindung lateral zur Aussenseite des Processus muscularis auf. „Erst gegen das Ende der Metamorphose gibt das Hyoid seine Verbindung mit dem Quadratum auf und schiebt sich hinter der Tube in die Höhe an die Schädelbasis“, so dass dann die Tube zwischen dem Quadratum und dem Hyoid liegt. Ihre Lage zum Quadratum bleibt dieselbe, nur wird sie von ihm durch das Tympanicum etwas abgedrängt. Sie rückt auch mit ihm, seiner Stellungsänderung folgend, aus der Orbital- in die Labyrinth-Region.

Auch Spemann (1898), der in seiner speciell darauf gerichteten Arbeit mit Hilfe der Rekonstruktionsmethode die Entwicklung des tubo-tympanalen Raumes beim Frosch verfolgte, tritt für die Ableitung der Paukenhöhle von der Hyomandibularspalte ein. Die erste Anlage der Tube ist nach ihm in einem Zellstrang zu suchen, der von dem dorsalen Rand der Hyomandibularspalte nach vorn wächst. Der zwischen Quadratum und Hyoid gelegene Abschnitt dieses Zellstranges wird beim weiteren Auswachsen so dünn, dass es dem Untersucher „trotz aller aufgewendeten Mühe“ unmöglich war, „zu entscheiden, ob der Zusammenhang des Stranges während der Entwicklung gewahrt bleibt oder nicht.“ Der basale und der Endteil des Stranges bleiben bestimmt erhalten, und später findet sich an derselben Stelle die Tube. Auch Spemann hebt hervor, dass diese in früheren Stadien „in der Falte zwischen

Quadratum und Hyoid“ liegt, während sie später ihren Platz hinter dem Hyo Quadrat-Gelenk hat; er bringt diese scheinbare Rückwärts-wanderung des tubo-tympanalen Rohres in Zusammenhang mit einer Neigung der Längsachse des *M. orbito-hyoideus* nach vorn. Er kommt zu dem Schlusse, dass „also bei Urodelen und Anuren die erste Visceral-falte in früher Jugend ähnlich gestaltet ist wie bei den Selachiern. Während aber die Urodelen im Laufe der weiteren Entwicklung die ganze erste Falte rückbilden, bleibt sie bei den Anuren erhalten und zwar trotz der stark abgeänderten Entwicklung.“

Auch Drüner (1903) bestätigt die Angaben von Gaupp und Spemann hinsichtlich der Entwicklung der Paukenhöhle durch Untersuchungen, die er an *Bufo vulgaris* anstellte. „Die Paukenhöhle geht aus einem Epithelstrang hervor, welcher unmittelbar von der hyomandibularen Schlundspalte abstammt. Frühzeitig wird aber auch hier der Epithelstrang in mehrere Abteilungen zerrissen, deren Zusammenhang sich nachher wiederfindet.“ Trotzdem „die topographische Lage der Paukenhöhlenanlage bei umgewandelten Tieren . . . einer Homologisierung mit dem Spritzloch nicht im Wege steht“, hält Drüner doch „den unmittelbaren phylogenetischen Zusammenhang auch damit nicht für bewiesen“, sondern „eine metagenetische Bildung der Paukenhöhle unter Benutzung der in der Ontogenie vorhandenen ersten Schlundspaltenanlage für sehr wohl denkbar“.

Engere Beziehungen dagegen findet er zwischen der Reptilien-Paukenhöhle und der sogenannten *Plica hyomandibularis* bei Urodelen, die „unabhängig von der hyomandibularen Spalte, unter dem Einfluss der Bewegungen des Hyoidbogens gegen den Kieferbogen“ entsteht. „Ihrer Lage nach stimmt die *Plica hyomandibularis* der Urodelen mit der ventral und caudal von der *Chorda tympani* gelegenen Paukenhöhle der Reptilien überein.“ „Beide Bildungen, Trommelfell und Paukenhöhle der Anuren einerseits, der Reptilien andererseits sind nicht homologe, sondern homöomorphe Bildungen“, da die Paukenhöhle und das Trommelfell der Anuren *prochordal*, die der Reptilien *metachordal* liegen, während die Säuger eine *amphichordale* Paukenhöhle aufweisen.

3. Vögel.

Während der eine Zweig der Sauropsiden, die Reptilien, schon im ersten Teil dieser Arbeit eine nähere Berücksichtigung fand, haben wir uns hier noch kurz mit den Zuständen des Mittelohrraumes bei den Vögeln zu beschäftigen. Wie die Reptilien haben sich auch die Vögel hinsichtlich der Entwicklung des tubo-tympanalen Raumes bei den Untersuchern bisher nur geringen Interesses zu erfreuen gehabt. Dies ist um so befremdlicher, als sie in jedem Alter und in beliebiger Anzahl zu beschaffendes Material vorstellen. Immerhin wurden die ersten Untersuchungen in dieser Richtung überhaupt an Vogelmaterial angestellt, und Huschke gebührt das Verdienst, schon 1826

den Gedanken ausgesprochen zu haben, dass sich der tubo-tympanale Raum der höheren Wirbeltiere aus einer Kiemenspalte der Fische entwickle. — Allerdings sprach er die erste wirkliche Kiemenspalte, die hyobranchiale, in diesem Sinne an.

Auf Untersuchungen an Hühnerembryonen gründete dann 1827 Husc hke auch seine Auffassung vom Wesen des schalleitenden Apparates, nach welcher Ohrtrompete, Paukenhöhle und äusserer Gehörgang ihre Entstehung beim Vogel aus der ersten Kiemenspalte (Hyobranchialspalte) allein nehmen.

Dieser Auffassung trat C. E. von Baer in seiner Entwicklungsgeschichte (1828) entgegen. Nach ihm verschwindet die „erste“ von Husc hke entdeckte, von ihm bestätigte Kiemenspalte wieder und erst nach ihrem Verschluss bilden sich die Tube und das Cavum tympani aus einer sekundären Ausstülpung vom Rachen aus, der von der Körperoberfläche her der äussere Gehörgang entgegenwächst, allerdings in einem Bezirk, der „dem Raum zwischen dem ersten und zweiten Kiemenbogen“ entspricht.

Reichert (1836—1838) kehrte scheinbar wieder zu der Anschauung Husc hkes zurück, dass nämlich sowohl der tubo-tympanale Raum als der äussere Gehörgang bei den Vögeln von der ersten Visceralspalte abzuleiten seien. Doch fasste er nach der inzwischen erfolgten Entdeckung einer vor der „ersten“ Husc hke-Rathkeschen Spalte gelegenen, also einer „hyomandibularen“, diese als die wirkliche erste Visceralspalte (im Sinne unserer Hyomandibularspalte) auf. Eine im Innern dieser Spalte auftretende Verschlussmembran bilde das Trommelfell und damit eine Scheidewand zwischen mittlerem und äusserem Ohre. Die gleiche Ansicht vertrat Rathke (1861). Dadurch, dass diese beiden Untersucher unter „erster Visceralspalte“ die Hyomandibularspalte verstehen, unterscheiden sich ihre Befunde wesentlich von denen Husc hkes in der Bedeutung.

Eine eingehende Darstellung der Entwicklung des mittleren und äusseren Ohres lieferte Moldenhauer (1877). Er beschreibt an den von ihm untersuchten Hühnerembryonen „einen länglichen Hügel, welcher mit schwacher Wölbung an der Innenfläche des Oberkieferfortsatzes nahe seinem Ursprung sich erhebend, senkrecht gegen die erste Kiemenspalte herabsteigt und beim Herabsteigen an Höhe gewinnt, um schliesslich abgerundet in den unteren Rand des ersten Bogens auszulaufen.“ Moldenhauer hält diesen Hügel für das Homologon der von Dursy (1869) bei Säugetieren beschriebenen Gaumenplatte und gibt ihm den Namen „Colliculus palato-pharyngeus.“ Er „wird jederseits gegen den übrigen Bogenteil durch eine Rinne abgegrenzt.“ Beide Rinnen laufen nach abwärts in die erste Kiemenspalte aus; nach aufwärts mündet die vordere von ihnen nach aussen in den Winkel zwischen Ober- und Unterkieferfortsatz und wird so zum „Sulcus lingualis.“ Aus der hinteren, allmählich immer seichter werdenden Rinne, dem „Sulcus tubo-tympanicus“, geht die erste Anlage der Tuba Eustachii

und des Cavum tympani hervor. Aus dem erweiterten Endstück des Sulcus tubo-tympanicus entwickelt sich sekundär die Paukenhöhle „infolge eines allmählich vorausschreitenden Resorptionsprozesses im Bereiche der lockeren Bindesubstanz in der Umgebung des lateralen Endes des Sulcus“; sie ist also streng genommen kein Produkt der ersten Schlundspalte (Hyomandibularspalte). Das Trommelfell ist nach Moldenhauers Auffassung „als ein an die erste Kiemenspalte grenzender Abschnitt des ersten Kiemenbogens (Mandibularbogen) zu betrachten.“

Strasser (1905) macht über die Entwicklung der Paukenhöhle bei der Taube folgende Angaben: Nach ihm vergrössert sich das „erste innere Schlunddivertikel“ nach vorn hin „als zeltartig sich gestaltender Raum zwischen den Trabekelwurzeln und den Processus basiptyergoidei (vorderes Divertikel der Paukenhöhle)“. Der „seitliche, resp. hintere Teil des Rachendivertikels, die eigentliche Paukenhöhle“ umwächst von oben und unten den medialen Abschnitt des zweiten Schlundbogenknorpels, die Columella, welche alsdann als freies, querverlaufendes Knorpelstück die Paukenhöhle durchsetzt. Zwischen Aussenfläche des Quadratum und Trommelfell schiebt sich ein Divertikel der Paukenhöhle vor, bis „schliesslich das Quadratum an seinem proximalen Ende von der Paukenhöhle rings umgriffen“ wird.

4. Säuger.

Im Gegensatz zu den Sauropsiden haben sich die Säugetiere, was die Entwicklung des Mittelohres betrifft, einer recht grossen Beliebtheit bei den Untersuchern zu erfreuen gehabt.

Schon 1825 machte Rathke an Schweineembryonen die wichtige Entdeckung, dass auch bei Säugetieren am Halse wie bei Fischen, mit deren Kiemenspalten er sie auch bereits homologisierte, sich Spalten fänden, von denen er annahm, dass sie eine Verbindung der Rachenhöhle mit der Körperoberfläche darstellten. In seinem letzten, erst nach seinem Tode veröffentlichten Werke (1861) sagt er über die Entwicklung der Tube und Paukenhöhle folgendes: „Bei den Vögeln und Säugetieren verwächst die vorderste Schlundspalte¹⁾ ungefähr in der Mitte ihrer Tiefe, und es bildet sich darauf an dieser Stelle das Trommelfell. Die äussere Hälfte aber wird zum äusseren Gehörgange, die innere zu der Paukenhöhle und Eustachischen Trompete.“

Dagegen fasste C. E. von Baer (1825) die Paukenhöhle der Säugetiere als eine sekundäre Ausstülpung der Rachenhöhle auf.

Ähnlich wie Rathke lässt auch Reichert (1837), dem gleichfalls Schweine-Embryonen zur Untersuchung vorlagen, aus der ersten Visceralspalte (unserer Hyomandibularspalte), die durch eine Scheidewand — das künftige Trommelfell — in einen äusseren und inneren Ab-

¹⁾ Rathke meinte hier bereits die ihm früher nicht bekannte Hyomandibularspalte.

schnitt zerlegt wird, einerseits den äusseren Gehörgang, andererseits den Mittelohrraum und die Tube sich entwickeln.

Auch Koelliker (1861—1879) trat für die Entwicklung des mittleren und äusseren Ohres beim Menschen aus der ersten Kiemenspalte ein, und zwar „aus dem medialen Teile des hinteren Abschnittes derselben, welcher jedoch nicht ohne weiteres und unmittelbar zu diesen Teilen sich umbildet, sondern in einen nach aussen, oben und hinten gerichteten Fortsatz auswächst, der wesentlich zur Paukenhöhle sich gestaltet.“

Zu ganz anderen Resultaten kam dagegen Moldenhauer (1877). Er findet beim Säugetier eine weitgehende Übereinstimmung der Entwicklungsvorgänge mit denen beim Hühnchen. Es entsteht somit nach seiner Auffassung die Paukenhöhle, unabhängig von der ersten Schlundtasche, als eine Rinne der Rachenwand, die von der ersten Kiemenspalte ab nach dem Winkel zwischen Ober- und Unterkieferfortsatz verläuft und durch ihre sekundäre Erweiterung die Paukenhöhle bildet. Die anfänglich weite Kommunikationsöffnung mit der Schlundhöhle wird durch Vorwachsen und Vereinigung der beiden Kiemenbogen verengt. Das Trommelfell entsteht nach ihm aus dem ersten Schlundbogen.

Auch Urbantschitsch (1877) kam bei der Untersuchung von Kaninchenembryonen zu der Überzeugung, dass „die Anlage des Mittelohres keineswegs von der ersten Kiemenspalte abzuleiten, sondern ausschliesslich in den beiden Seitenbuchten der gemeinschaftlichen Mund-Nasen-Rachenhöhle zu suchen“ sei. Mit der Auffassung, dass „die Auskleidung sämtlicher dieser Höhlen vom äusseren Keimblatt gebildet ist“, dürfte Urbantschitsch wohl vereinzelt dastehen.

C. K. Hoffmann (1884) kehrte zu Koellikers Auffassung zurück. Nach ihm entsteht die Paukenhöhle, der „Canalis tubo-tympanicus“, bei den Amnioten „aus einem nach aussen, oben und vorn gerichteten Fortsatz der ersten Kiementasche.“ Hoffmann homologisiert diesen Fortsatz auf Grund „seiner Lage zwischen dem Nervus trigeminus und dem Nervus acustico-facialis, die vollständig mit der der Fische übereinstimmt“ mit der Spritzlochkieme bei Selachiern und Teleostier-Embryonen.

Gradenigo (1887) gibt für Säuger und den Menschen wieder an, dass der tubo-tympanale Raum aus einem Abschnitt der Rachenhöhle entstehe, während die erste Schlundspalte sich vollkommen zurückbilde.

Der gleichen Ansicht ist Kastschenko (1887). Er macht für die Säuger (Schwein) die Angabe, „dass das mittlere Ohr keineswegs aus der ersten Schlundspalte, sondern infolge der Verengung des Seitenteiles des embryonalen Schlundes entsteht.“ Er nennt diesen Seitenteil „primäre Paukenhöhle“ und gibt an, dass sich an ihrer vorderen und hinteren Ecke die erste und zweite Schlundtasche befinden, während sie gegen den Schlundraum nicht abgeschlossen sei. Durch Einwachsen der Ohrkapsel wird sie in sekundäre Paukenhöhle und Tube zerlegt.

Seine „primäre Paukenhöhle“ entspricht so ziemlich dem tubo-tympanalen Raum, wie ihn Gradenigo angibt; nur reicht sie aboral nicht wie jene bis zum zweiten, sondern bis zum dritten Kiemenbogen; trotzdem soll sich die zweite Schlundtasche, wie man nun eigentlich erwarten könnte, nicht an der Bildung der Paukenhöhle beteiligen. Nach seinen Rekonstruktionsbildern kommt Kastschenko zu dem Schlusse: „dass wenigstens der grösste Teil des Trommelfelles aus dem vorderen Teil des zweiten Schlundbogens gebildet wird.“

Zu noch anderen Resultaten kommt Piersol (1888). Nach ihm ist die Entstehung des mittleren Ohres beim Kaninchen ein komplizierter Vorgang: ausser der ersten Schlundtasche beteiligen sich daran eine sogenannte „Rachenrinne“ und eine seitliche Erweiterung des Schlundrohres, die den dorsalen Abschnitt der zweiten Schlundtasche aufnimmt. Der dorsale Teil der ersten Schlundtasche bildet den Hauptteil „des pharyngo-tympanalen Raumes“, der zusammen mit den Resten der zweiten Schlundtasche und mit der Rinne, die von der Spitze der ersten Visceraltasche am Rachendach medialwärts zieht, den Ausgangspunkt für die Bildung der Paukenhöhle abgibt. Die definitive Verteilung gestaltet sich dann so, dass die Paukenhöhle hauptsächlich aus Material der ersten Schlundtasche und der Rachenrinne sich aufbaut, während die Tube durch Verengung des übrigbleibenden pharyngo-tympanalen Raumes entsteht.

Auch Siebenmann (1894) sieht nach seinen Untersuchungen an sehr jungem menschlichem Material in der ersten Schlundtasche die Bildungsstätte für die Paukenhöhle. „Wenn wir die weitere Entwicklung der ersten Schlundtasche ins Auge fassen, so müssen wir in letzterer die erste Anlage der Mittelohrräume erblicken“, und zwar nimmt er an, dass sich am frühesten derjenige Teil der Paukenhöhle entwickle, „der dem mittleren Drittel der späteren Paukenhöhle entspricht.“ Später beginnt die Bildung der Tube durch „Apposition“ am medialen, unteren Ende der Paukenausstülpung, doch steht sie noch verhältnismässig lange „durch eine direkte, unvermittelte, freie Kommunikation mit dem Rachen“ in Verbindung, worin Siebenmann ähnliche Verhältnisse wiedererkennt, „wie wir sie bei den Batrachiern als Endstadium der Entwicklung im postembryonalen Leben finden.“ — „Die äussere Trommelfläche entspricht nicht der Verschlussplatte, sondern sie wird auf der ventralen Wand der Kiementaschenspitze durch den Gehörgangswulst abgegrenzt.“

Eine ungemein eingehende Bearbeitung erfuhr die Entwicklung der Paukenhöhle beim Menschen durch Hammar (1902) in seinen „Studien zur Entwicklung des Vorderdarmes und einiger angrenzenden Organe“. Er unterscheidet drei Perioden der Entwicklung: die Anlegungs-, die Abtrennungs- und die Umformungsperiode. In der ersten „entsteht schon früh am Schlunddache eine dorsale Verlängerung der ersten Schlundtasche als spitz ausgezogene, schief medio-oralwärts gestellte, platte Tasche, deren Spitze die Anlage der vorderen

Paukenfelltasche bildet. Die an ihrem oralen Rande entlang verlaufende Rinne wird als tubo-tympanale Rinne, die längs dem aboralen Rande verlaufende als Tensorrinne bezeichnet. Letztere geht in eine medial von der Wurzel des 2. Schlundbogens laufende Rinne, die hintere tympanale Rinne, über, welche ihrerseits aboralwärts in die dorsale Verlängerung der 2. Schlundtasche ausläuft. Nach innen zu ist das Dach des Schlundrohres durch die Gehörblase als Impressio cochlearis eingebuchtet.“ Tubo-tympanale Rinne, Tensorrinne, vordere Paukenfelltasche und benachbarter Teil der Impressio cochlearis bilden die primäre Paukenhöhle. Nach Trennung der 1. Schlundtasche von der 1. Schlundfurche wird die tubo-tympanale Kante durch eine Knickung in eine kurze tubare und eine längere vordere tympanale Rinne geteilt. Die tympanale Rinne bildet die hintere Paukenfelltasche, welche zusammen mit der vorderen die Tensorrinne zwischen sich fassen, die als Incisura tensoris tympani zwischen beide Paukenfelltaschen einschneidet. Abwärts dazu buchtet sich die Impressio manubrii vor; „der Hammergriff steckt somit im Gewebe des früheren 2. Bogens. In der Abtrennungsperiode wird die bisher länglich spaltförmige Schlundmündung der primären Paukenhöhle durch eine aboralwärts fortschreitende Einschnürung immer mehr verkürzt.“ In der Umformungsperiode endlich nimmt die Tube mehr an Länge, die Paukenhöhle mehr an Breite zu, „vorzugsweise das hintere Ende der Höhle. Hierdurch wird der ursprünglich endständige Tensoreinschnitt bis etwa an die Mitte des oberen Paukenhöhlenrandes verlagert.“ — „Die Umhüllung des Steigbügels wird von drei verschiedenen Aussackungen bewirkt: dem vorderen, dem hinteren und dem unteren Steigbügelsäckchen“; durch Verschwinden der trennenden Falten verschmelzen die drei Steigbügelsäckchen zu einer einheitlichen Fossula fenestrae ovalis. „Beim Erweitern der medialen Wand der vorderen Paukenfelltasche verursachen die Fasern des Lig. mallei ant. eine Einbuchtung, die vordere Hammerbandfalte. Eine ähnliche, aber tiefere Falte, die Chordafalte, wird im Bereiche der hinteren Tasche durch die Chorda tympani hervorgerufen. Diese letztgenannten beiden Falten schneiden von aussen und oben, die Tensorfalte von vorn, der Facialiswulst und der epitympanale Wulst von innen und hinten in die Paukenhöhle ein, wodurch der Isthmus tympani entsteht, welcher die eigentliche Paukenhöhle von dem nach oben davon gelegenen Aditus absetzt.“

Zu ähnlichen Resultaten wie Hammar ist Drüner (1903/04) bei seinen Untersuchungen über das Mittelohr der Maus gekommen. Leider liegen darüber erst einige kurze Mitteilungen vor, doch hebt er darin selbst die „weitgehende Übereinstimmung“ seiner Befunde mit den von Hammar beim Menschen festgestellten Verhältnissen hervor, wenn er auch hinsichtlich einiger, „für die morphologische Beurteilung wichtiger Punkte“ zu anderen Anschauungen gelangt ist. Das Ergebnis seiner Untersuchungen ist folgendes: „Paukenhöhle und Tube können so nicht mehr als Homologon des Spritzloches der Selachier angesehen werden,

sondern stellen einen vorgeschobenen Teil der Kopfdarmhöhle dar, in dessen Bereich die erste Schlundspalte einst lag. Sie sind als Ganzes eine Neuerwerbung des Säugetierstammes, ebenso wie der sekundäre Gaumen und die Schnecke. Dass sie sich ebenso wie jene aus bei niederen Formen schon vorhandenen Teilen entwickelt haben, ist selbstverständlich.“

In letzter Zeit hat auch Fuchs (1905—1906) in seinen Arbeiten über „die Entwicklung der Gehörknöchelchen beim Kaninchen“ Beobachtungen über die Umbildung der ersten Schlundspalte (Hyomandibularspalte) zur Tube und Paukenhöhle mitgeteilt. Von besonderer Wichtigkeit scheint ihm der Umstand zu sein, „dass sie“ (die Hyomandibularspalte) „sich ganz besonders nach zwei Richtungen hin entfaltet, einmal in caudo-cranialer und zweitens in fast rein ventro-dorsaler. Ihr dorsaler Abschnitt läuft in seinem cranialen Ende in eine langausgezogene Spitze oder Tasche aus, die man am besten vielleicht einen Recessus nennt, und die sich ganz allmählich mehr und mehr lateral wendet, um schliesslich mit der Epidermis sich zu vereinigen. Wie aus den Abbildungen deutlich erhellt, ist man völlig berechtigt zu sagen, dass die erste Schlundtasche am 13. Tage der Entwicklung eine nahezu sagittal gestellte Ausbuchtung des Kopfdarmes darstellt So kommt es, dass die beiden ersten Visceralbögen direkt lateral zu ihr gelegen sind, der erste teilweise etwas cranio-lateral, der zweite teilweise etwas caudolateral. Jedenfalls aber kann kein Organ, das medial von ihr liegt, zum Gebiet eines der beiden ersten Visceralbögen gerechnet werden¹⁾. Im weiteren Verlaufe seiner Arbeit unterzieht er die Broman'schen Untersuchungen (1899) einer abfälligen Kritik und spricht sich bei dieser Gelegenheit noch deutlicher über seine Anschauung hinsichtlich derstellungsänderung der Hyomandibularspalte aus. Seiner Darstellung zufolge, sowie aus den zur Erläuterung der fraglichen Verhältnisse beigegebenen Textfiguren 7 a und 7 b ergibt sich, dass die anfänglich rein lateral ziehende Schlundtasche später ihre Lage so geändert haben soll, dass ihre ursprünglich craniale Wand zur medialen, ihre ursprünglich caudale zur lateralen wird.

Fuchs tritt mit dieser Auffassung von der Schwellungsänderung der Hyomandibulartasche in direkten Gegensatz zu den Befunden, die Hammar²⁾ an menschlichem und zum Vergleich auch an Kaninchen-Material gemacht hat. Dieser letztere machte an den äusseren Kiemenfurchen die Beobachtung, dass ihre Richtung „von einer fast quer einschneidenden in eine schief medio-oralwärts eindringende umgewandelt“

1) Fuchs kommt denn auch zu dem Schluss, „dass der Säugerstapes ontogenetisch nur von der Gehörkapsel abgeleitet werden könne, falls man ihn überhaupt von einem Skeletstück ableiten will . . . Keinesfalls lässt sich ontogenetisch eine hyoidale Abkunft für ihn erweisen.“

2) Hammar, Studien über die Entwicklung des Vorderarmes etc. Arch. f. microsc. Anat. Bd. 59. 1902. p. 477; vergl. auch seine Figuren 8—18.

wird. Da ausserdem seiner Schilderung zufolge „das tubo-tympanale Rohr sich, von den Seitenteilen des Schlunddaches ausgehend, nach einem ganz kurzen lateral gerichteten Anfangsstück — der Tube — in latero-aboraler Richtung mit nur ganz schwacher Abweichung dorsalwärts“ erstreckt, müsste man, da nichts weiter bemerkt ist, annehmen, dass die Kaninchen, die Hammar untersuchte, sich anders verhielten als die Fuchsschen, oder dass Hammar der fundamentale Unterschied in der Anordnung der Hyomandibulartasche beim Menschen und beim Kaninchen entgangen ist. — Auf eine weitere Besprechung der Fuchsschen Angaben will ich hier nicht eingehen, da es sich um Säuger handelt und ich über eigene Untersuchungen auf diesem Gebiet nicht verfüge; doch scheint mir eine Nachprüfung an dem gleichen Material, welches Fuchs untersuchte, bei den überraschenden Resultaten, zu denen er kam, sehr erwünscht.

Auch Ingalls (1907) kommt bei seiner „Beschreibung eines menschlichen Embryo“ zu einer der Hammarschen Auffassung ähnlichen Ansicht; es heisst dort bei Darstellung der Schlundspalten: „sie haben alle im allgemeinen eine frontale Stellung und sind senkrecht dazu stark abgeplattet. Sie sind, besonders die zweite, etwas cranial von den entsprechenden äusseren Furchen gelagert“ Dieser letztere Ausdruck ist, wie mir scheint, doch auch nur so aufzufassen, dass sie von medio-oral nach latero-aboral verlaufen, also in demselben Sinne wie Hammar es darstellt.

Bender (1906 – 1907) kommt auf Grund ausgedehnter vergleichend-neurologischer Untersuchungen zu dem Resultat, „dass das Spritzloch der Selachier, die Paukenhöhlen der Amphibien, Sauroptiden und Säuger insofern einander homologe Bildungen darstellen, als unzweifelhaft in allen ein gemeinsames Stammgebiet enthalten ist, welches sich nach seiner übereinstimmenden Innervation auf den Dorsalbereich der ersten Schlundspalte zurückführen lässt.“ Durch den recht variablen Verlauf der Chorda tympani kommt er zu der von einigen Untersuchern (Drüner) beanstandeten Überlegung, dass „der Verlauf der Chorda tympani zur Paukenhöhle kein ausschlaggebender Faktor bei Beurteilung dieser Frage ist.“ „Die Verlaufsstrecke dieses Nerven innerhalb des Paukengebietes ist ebenso variabel wie seine Abgangsstelle vom Facialis, seine Lage zum schalleitenden Apparat und zu den Deckknochen des Unterkiefers. Einzig konstant habe ich nur die Beziehungen der Chorda tympani zum nonmammalen Kiefergelenk und zum Meckelschen Knorpel, sowie zum mammalen Hammer-Ambossgelenk gefunden.“ Vergleichen wir dieses Ergebnis mit den sonstigen Befunden, die die vergleichende Anatomie geliefert hat, so werden wir Bender vollkommen zustimmen müssen, „dass der im Paukenbereich variable Verlauf der Chorda tympani und damit die Begriffe pro-, meta- und amphichordal nichts über eine dementsprechend wechselnde Lokalisation der Paukenhöhle besagen“.

Überblicken wir die in den vorstehenden Blättern aufgeführten Untersuchungsergebnisse, so sehen wir, dass bei den drei Gruppen der Wirbeltiere, bei denen überhaupt eine Paukenhöhle entsteht, d. h. bei den Anuren, den Sauropsiden und Säugern, die Bildung derselben von der Hyomandibulartasche ihren Ausgang nimmt. (Die meist auf ältere Autoren zurückgehenden Angaben, nach denen auch Abschnitte der Rachenhöhle selbst sich daran beteiligen sollen, können dabei übergangen werden.) Wir sind somit wohl zu dem Schlusse berechtigt: alle Paukenhöhlenbildungen bei den Wirbeltieren gehen ontogenetisch in der Hauptsache aus der Hyomandibulartasche hervor, sind also phylogenetisch auf das Spritzloch der Selachier zurückzuführen und somit ihrer Herkunft nach im grossen und ganzen wohl zu homologisieren.

Im einzelnen zeigen sich aber in der Entfaltung die allergrössten Unterschiede, die davor warnen, auf den speciellen Modus der Entwicklung einen allzugrossen Wert zu legen. Am deutlichsten zeigen die Anuren, dass die Paukenhöhlen-Entwicklung in höchstem Masse durch die Entwicklung der übrigen Teile des Kopfes beeinflussbar ist, so beeinflussbar, dass das Epithel, das die Paukenhöhle auszukleiden bestimmt ist, eine Zeitlang sogar in einzelne Stücke zersprengt, scheinbar ohne bestimmte Gesetzmässigkeit im Bindegewebe des Kopfgebietes liegt.

Zeigt sich so, dass die rein entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge, ganz besonders soweit es sich um die Chronologie handelt, bei einem Vergleiche nur mit Vorsicht verwendet werden dürfen, so ist es um so notwendiger, auch die

Endresultate der Entwicklung

genauer ins Auge zu fassen, und namentlich die Ausdehnung des tubo-tympanalen Raumes und seine topographischen Beziehungen kritisch zu vergleichen. Da aber zeigt sich bald, dass

von einer vollständigen bis in Einzelheiten gehenden Homologie keine Rede sein kann. Das ist wohl auch kaum anders zu erwarten, da ein Hohlraumssystem wie die Tube und die Paukenhöhle naturgemäss wenigstens bei seinen sekundären Umformungen und seiner endgültigen Ausgestaltung sich doch ziemlich passiv verhalten und von den umgebenden Hart- und auch Weichteil-Gebilden abhängig sein wird, so dass es bis zu einem gewissen Grade in seiner Form alle Veränderungen dieser angrenzenden Teile mitmachen und in seiner Gestalt zum Ausdruck bringen muss. Wir wollen auch das etwas genauer betrachten.

Zunächst ergibt sich die Unmöglichkeit einer genauen Homologisierung bei dem Versuch, die Grenze des tubotympanalen Raumes gegen die Rachenhöhle genau zu bestimmen.

Für die Lacertilier, — und nach Versluys verhält es sich bei der Mehrzahl der anderen Reptilien ebenso — ist die Beantwortung der Frage nach einer genauen Begrenzung des Ursprungsgebietes der Tube und Paukenhöhle dadurch erschwert, dass hier, abgesehen von den allerfrühesten Zuständen, wo es sich aber noch nicht um die Paukenhöhle sondern nur um eine Schlundtasche handelt, in keinem Entwicklungsstadium eine Grenze zwischen Hyomandibulartasche und Schlundhöhle auch nur annähernd genau anzugeben ist; ebenso zeigt auch das Epithel in beiden Räumen ganz gleichen Charakter. Es ist daher unmöglich, von den dem Schlundrohr nähergelegenen Teilen der weiten Ausstülpung, die zum Mittelohrraum wird, mit Bestimmtheit anzugeben, ob ihre Wandungen von jeher der Hyomandibularspalte zuzurechnen waren, oder ob sie ursprünglich einem angrenzenden Teile des Schlundrohres angehörten. Ebensowenig lässt sich der Beweis führen, dass nicht auch Material der ersten Branchialspalte mit zur Verwendung kommt, denn der Rest derselben verstreicht nach Abschnürung

der Thymusknospe in der dorsal-caudalen Kante des Schlundrohres, wobei er allerdings auf dem Stadium, welches Modell 3 (vergl. Tafelfig. 4) zur Darstellung bringt, in ziemlicher Nähe der Columella auris, also jedenfalls nicht weit von dem Bereich der zukünftigen Paukenhöhle, zu finden ist. Gänzlich ausschliessen lässt sich daher, wie gesagt, auch eine Beteiligung des Epithelgebietes der ersten Branchialspalte (resp. -tasche) an der Bildung des Mittelohres nicht; wohl aber kann man behaupten: wenn sie stattfindet, so kommt sie jedenfalls nur für den dorsal-caudalen Teil des tubo-tympanalen Raumes und auch für diesen nur in geringem Umfange, sowie für die dorsale Kante der weiten Kommunikationsöffnung nach dem Schlund, des Homologons der eigentlichen Tube anderer Vertebraten, in Betracht.

Zu dem gleichen Resultat, d. h. der Unmöglichkeit, eine deutliche Abgrenzung des tubo-tympanalen Raumes gegen die Schlundhöhle zu geben, kommt auch Versluys auf Grund seiner eingehenden Untersuchungen an erwachsenen Reptilien; er sagt: „bei der verschiedenen Weise der Abgrenzung der Paukenhöhle gegen die Rachenhöhle ist es sehr begreiflich, dass die Paukenhöhle eigentlich nicht immer ganz gleichwertig ist“. Auch Leydig (1872) bezeichnet den Paukenraum „eigentlich nur als eine Ausbuchtung der Rachenhöhle“, kann also im Grunde auch keine Grenze zwischen beiden annehmen.

Was hier innerhalb einer Klasse sich zeigt, ist natürlich in noch höherem Masse der Fall, wenn wir über diese Klasse hinaus den Homologisierungsversuch auch auf die anderen Abteilungen des Wirbeltierstammes ausdehnen. Die Weite der Kommunikationsöffnung nach dem Rachen bei Amphibien („Fröschen und Kröten“) hebt schon Cuvier (1809) hervor, welchen Befund spätere Untersucher im allgemeinen bestätigen; andererseits finden sich aber auch schon innerhalb der Amphibienklasse bedeutende Abweichungen: bei den Aglossa stellt die Mündung beider Tuben eine gemeinsame mediane Öffnung dar. (Dass

es bei einem Teil der Anuren allen Urodelen und Apoden überhaupt nicht zur Bildung einer Paukenhöhle kommt, wurde schon früher hervorgehoben.) Eine ähnliche Verschmelzung beider Tubenmündungen finden wir übrigens unter den Reptilien bei den Krokodilen, wo sie zuerst von Owen (1850) genauer dargestellt worden ist. Bei allen diesen Formen ist natürlich eine deutliche Abgrenzung des Mittelohr-Gebietes gegen den Rachen vorhanden, und derselben wohlentwickelten Abtrennung des tubo-tympanalen Raumes begegnen wir auch bei den Vögeln, wo gleichfalls die Tuben durch einen unpaaren medianen Abschnitt hinter der Choane in den Rachen münden.

Ähnliche Verhältnisse, d. h. eine deutliche Trennung der Paukenhöhle vom Rachenraum, liegen im allgemeinen auch bei den Säugern vor. Bei den meisten mündet die erweiterte Paukenhöhle durch Vermittelung einer engeren Tube in die Schlundhöhle; doch finden sich auch hier einige Ausnahmen. So soll nach Zuckerkandl (1886) und Eschweiler (1899) der tubo-tympanale Raum bei *Ornithorhynchus* auch beim erwachsenen Tiere in weiter Verbindung mit dem Rachen stehen; und Siebenmann (1894) hebt für den menschlichen Embryo ausdrücklich das lange Bestehen einer „direkten, unvermittelten, freien Kommunikation der Paukenhöhle mit dem Rachen“ hervor. Nach Hammars (1902) Angaben kommt die Abgrenzung gegen den Schlund beim Menschen erst später durch einen in aboral-oraler Richtung fortschreitenden Einführungsprozess der Basis der tubo-tympanalen Ausstülpung zustande, wodurch die Mündung dieses Raumes in den Schlund eingeengt und dann durch weiteres Wachstum in die Länge die Tube gebildet wird.

In den, wie wir gesehen haben, recht wechselnden und sich zum Teil sogar widersprechenden Angaben der verschiedenen Autoren über Mitbeteiligung angrenzender Teile des Schlundrohres, resp. anderer Schlundspalten an der Auskleidung des tubo-tympanalen Raumes möchte ich gleichfalls einen Hinweis

darauf sehen, wie schwer oder unmöglich es den betreffenden Untersuchern wurde, eine genaue Begrenzung des Gebietes der Hyomandibularspalte gegen diese anderen Bezirke anzugeben. Ein genauerer Homologisierungsversuch würde also schon hier auf Schwierigkeiten stossen angesichts der Unmöglichkeit, die mediale Begrenzung des tubo-tympanalen Rohres einwandfrei anzugeben.

Nur die oberen Partien der Medialwand der Paukenhöhle, die Umgebung der Fenestra ovalis und diese selbst, gestatten eine Vergleichung zwischen den Reptilien und den Säugern, wie mir die übereinstimmende Art der Entwicklung (vergl. Hammar's und meine Untersuchungen) darzutun scheint. Der laterale Abschnitt der Paukenhöhle der Mammalia dagegen ist als etwas Neues zu betrachten. Ich werde darauf noch zurückkommen.

So wenig nun die Ausdehnung der Paukenhöhle gegen den Rachenraum genau zu bestimmen und als gleich durch die Reihe der Wirbeltiere anzunehmen ist, ebensowenig ist auch ihr lateraler Abschluss, d. h. das Trommelfell in den verschiedenen Wirbeltierklassen als homolog zu betrachten. Während frühere Untersucher wie Reichert (1837), Rathke (1861) und Goette (1875) noch einfach die Verschlussmembran der Hyomandibularspalte für die Entstehung des Trommelfelles in Anspruch¹⁾ nahmen, kam man später allmählich zu der Überzeugung, dass es sich hier um eine vollständige Neubildung handle. In neuerer Zeit versuchte Gegenbaur (1898) das Trommelfell auf den Spritzlochknorpel der Selachier und auf die bei Rochen zum Stützorgan für eine Klappe im Spritzlochkanal werdenden Kiemenstrahlreste zurückzuführen. Den phylogenetischen Beweis lieferten ihm Formen wie *Pipa* und *Dactylethra*, bei denen

1) Allerdings hebt schon C. E. von Baer (1829) hervor, dass „diese Öffnung (der äussere Gehörgang) über der Mundspalte liegt. Man kann sie nicht mit der Kiemenspalte verwechseln. . . .“

das Trommelfell durch eine bald dünnere, bald dickere Platte von Knorpel gebildet wird, also „hier eine zweifellose Skeletbildung“ darstellt; den ontogenetischen sieht er in den bei manchen Säugern das Stratum medium des Trommelfelles durchsetzenden Knorpelzellen. Nach seiner Auffassung wären demnach die Trommelfellbildungen in den verschiedenen Klassen der Wirbeltiere als homolog zu betrachten, und würden sich nur durch ihren histologischen Bau voneinander unterscheiden. Übrigens hält auch Dreyfuss (1893) das Trommelfell, welches „an Stelle der ersten Kiemenfurche liegt“, nach einer ähnlichen Auffassung in seiner mittleren Schicht für „eine nichtossifizierte Partie des Anulus tympanicus“.

Demgegenüber macht Gaupp (1899) mit Recht darauf aufmerksam, dass das Trommelfell, wie Ontogenese und Phylogeneese lehren, „eine sekundäre Bildung sei, die aus der Verdünnung eines sehr ausgedehnten, anfangs dicken Substanzgebietes hervorgehe“. Da nach Kastschenkos Darstellung (1887) für die Säugetiere nicht allein die Verschlussmembran der ersten Kiementasche (Hyomandibulartasche) zur Bildung des Trommelfelles Verwendung findet, sondern vielmehr auch Teile des ersten und zweiten Visceralbogens neben einem weiter ventral gelegenen Punkt der Hyomandibularfurche dazu benutzt werden, so wirft Gaupp die Frage auf, „ob denn die einzelnen Trommelfellbildungen ohne weiteres als untereinander gleichwertig aufzufassen sind, und ob es nicht vielleicht berechtigter ist, das Anuren-, Sauropsiden- und Säugertrummelfell als Parallelbildungen zu betrachten, die sich selbständig zur definitiven Vollendung ausgebildet haben. — Für eine solche Auffassung spricht nicht nur das, was die Ontogenese des Trommelfelles lehrt, sondern auch die Verschiedenheit der Einschlüsse, die sich bei den verschiedenen Wirbeltieren in ihm finden.“

Dass sich „Trommelfelle“, d. h. schwingungsfähige Membranen an den verschiedensten Stellen der Körperoberfläche

bilden können, lehren zahlreiche Beispiele. Bekannt sind die Fälle unten den Wirbellosen: hier finden sich bei Locustiden und Grylliden (Heuschrecken) an den Tibien der Vorderbeine, bei den Acrididen am ersten Bauchring die sog. tympanalen Gehörorgane, die in ihrem Bau zum Teil eine wunderbare Übereinstimmung mit den Einrichtungen des Gehörorganes höherer Klassen zeigen. Unter den Wirbeltieren beobachtete Howes (1883) eine analoge Bildung bei Raja und gewissen Haien: bei diesen verdünnt sich eine Stelle des Labyrinthes in der Nähe der Parietalgrube zu einer Membran, die sich an die Haut anlegt, und wodurch eine Art von „Trommelfell“ erzeugt wird.

Wie dieses Vorkommen an den verschiedensten Körperstellen, so zeigt auch der histologische Bau aller dieser Trommelfelle, dass ihre Bildung lediglich die Folge einer sekundären Umgestaltung der ursprünglich dort gelagerten Gewebstrecken ist. So handelt es sich bei den vorgenannten Insekten um eine in einem festen Chitinring ausgespannte elastische Chitinmembran, während bei der Mehrzahl der mit einem Trommelfell ausgestatteten Wirbeltiere die Grundlage desselben, wie bekannt, von einer Bindegewebsschicht gebildet wird, die für ihre Funktion, die Aufnahme von Schallwellen aus der Luft, durch eine besondere Anordnung ihrer Elemente geeignet gemacht wird. Auf der Innenfläche wird diese Bindegewebsschicht von Schleimhaut, auf der Aussenseite von einer allerdings oft stark modifizierten Fortsetzung der äusseren Körperbedeckung überzogen. Die sehr veränderliche Dicke des Trommelfelles innerhalb der Klasse der Reptilien hebt Verluys hervor; ob bei anderen Klassen vergleichende Untersuchungen über diesen Punkt vorliegen, ist mir nicht bekannt. Besonders dünn soll das Trommelfell bei den Geckoniden sein.

Infolge vollkommener Rückbildung der Hyomandibular tasche unterbleibt die Bildung eines Trommelfelles unter den Amphibien bei Urodelen und Gymnophionen. Unter den Rep-

tilien zeigt sich ein solcher Rückbildungsprozess bei Chamäleoenten und Schlangen, bei denen sich nach Versluys' Angaben „keine Spur eines Trommelfelles mehr findet, und die frühere laterale Ausdehnung, welche die Paukenhöhle hatte, als das Trommelfell noch funktionierte, nur durch das laterale Ende der *Columella auris* bezeichnet wird“. Versluys bringt das Verschwinden des Trommelfelles in Zusammenhang mit dem von ihm bei manchen Arten beobachteten Fehlen der lateralen Leiste des *Quadratum*, welche in ihrer stärkeren oder schwächeren Entwicklung von der Ausdehnung des *Temporalisursprunges* abhängig sein soll.

Interessanter noch als diese mehr oder minder vollständige Rückbildung ist für unsere Betrachtung ein Blick auf die verschiedene Grösse des Trommelfelles. Ich meine nicht seine absolute Grösse, welche selbstverständlich schon in Abhängigkeit von der Grösse seines Besitzers erheblichen Schwankungen unterworfen ist; was ich betrachten möchte, ist seine relative Ausdehnung im Verhältnis zur Grösse des Kopfes, d. h. eine Übersicht über die verschiedenen Elemente, die zu seiner Begrenzung herangezogen werden.

Während bei Amphibien das Trommelfell soweit es vorhanden ist, in einem ringförmigen Knorpelrahmen, dem *Anulus tympanicus*, nach Gaupp (1893) einem Abkömmling des *Quadratum* und „einer den Anuren allein zukommenden Bildung“ ausgespannt ist, sind es von den Reptilien an umliegende Skeletgebilde des Kopfes und Halses oder auch Weichteile, die zu seiner Umrandung und Befestigung herangezogen werden.

An Reptilien kommt Versluys nach seinen zahlreichen Untersuchungen zu folgenden Resultaten darüber: „Der vordere Rand des Trommelfelles inseriert sich immer am *Quadratum*, sei es am lateralen Rand dieses Knochens oder an dessen Hinterfläche. (Bei Sphenoden inseriert er am *Quadrato-Jugale*, das lateral dem *Quadratum* aufliegt.) Der dorsale Rand inseriert

sich meist in derselben Weise am Quadratum, wobei auch noch das Paraquadratum Dienst tun kann. Dorsal und caudal dient oft das dorsale Ende des Zungenbeinbogens, der dort dem Processus paroticus fest verbunden ist, oder sonst ein knorpeliger Anhang dieses Knochenfortsatzes als Basis für die Insertion des Trommelfelles“.

Ähnlich gestalten sich die Verhältnisse bei den Vögeln, bei denen nach Platner (1839) sich unter Beteiligung mehrerer Knochen des Gehirnschädels ein knöcherner Anulus tympanicus entwickelt. Beteiligt sind an seiner Bildung das Quadratum, das Occipitale laterale und Occipitale basilare; doch findet sich bei einigen Hühnervögeln das Quadratum nicht mehr unter diesen Knochen, wird überhaupt nicht mehr zur Begrenzung der Paukenhöhle verwendet.

Bei den Säugern sehen wir das Trommelfell in einem einheitlichen knöchernen Anulus tympanicus ausgespannt, der mehr oder minder vollständig die Gestalt eines Ringes darstellt.

Während Gaupp früher die Homologie des Tympanicum der Säuger mit dem Paraquadratum der Amphibien (d. h. dem Quadrato-Jugale der Reptilien) für wahrscheinlich hielt, neigt er neuerdings (1907) mehr der Auffassung zu, die van Kampen (1904/05) ausgesprochen hat. Nach diesem Untersucher ist als Homologon des Tympanicums der Säuger ein Deckknochen des nonmammalen Unterkiefers, vielleicht das Supraangulare, vielleicht auch das Angulare aufzufassen. Für die frühere Auffassung (Tympanicum = Paraquadratum = Quadrato-Jugale) würde die Beobachtung von Versluys bei Sphenodon sprechen, bei dem der Trommelfell-Ansatz vom Quadratum auf das lateral dazu gelegene Quadrato-Jugale übergreift. Dagegen fällt ins Gewicht der Umstand, den Gaupp selbst hervorhebt, dass man nämlich alsdann „eine sehr beträchtliche Verschiebung des Paraquadratum gegenüber dem Quadratum (dem Amboss) annehmen muss, da ja das Tympanicum ventral vom Meckel-

schen Knorpel, also in grösserer Entfernung von dem Amboss entsteht“.

Dass auch die Verschiedenheit der Einschlüsse des Trommelfelles von Gaupp (1898) im Sinne einer Nichthomologie desselben in den verschiedenen Wirbeltierklassen verwendet worden ist, wurde schon früher erwähnt.

Wie die mediale und laterale Abgrenzung der Paukenhöhle sich als nicht genau bestimmbar und häufig wechselnd erweisen, so sind es fast selbstverständlich auch ihre anderen Begrenzungsflächen und machen damit jeden Versuch, eine vollständige Homologie aufzustellen unmöglich.

Die Verschiedenheiten in ihrer Ausbildung sind schon innerhalb der Klasse der Amphibien so beträchtlich, dass, wie früher erwähnt, bei den Urodelen und Apoden die Bildung einer Paukenhöhle durch vollständige Reduktion der embryonalen Hyomandibularspalte ganz unterbleibt. Ebenso findet sich unter Reptilien in mehreren Fällen eine mehr oder weniger weit gehende Rückbildung des Mittelohrraumes, welcher dann zunächst seinen lateralen, zwischen Quadratum und Musculus depressor mandibulae gelegenen Teil einbüsst; so bei *Chamaeleon vulgaris*, dem mit der Paukenhöhle auch das Trommelfell vollständig verloren gegangen ist. Bei *Amphisbäna* und *Trogonophis*, ebenso wie bei den Schlangen, ist jede Andeutung eines Paukenraumes verschwunden, „da Muskeln, Gefässe und der massive Stapes keinen Raum zwischen sich lassen“ (Versluys). Im allgemeinen handelt es sich bei den Formen unter Amphibien und Reptilien, die eine mehr oder minder vollständige Reduktion der Paukenhöhle aufweisen, um Tiere, die im Wasser oder am Boden kriechend leben, bei denen also andere Einrichtungen den Mangel in der Ausbildung schalleitender Organe ausgleichen werden. (Eine Ausnahme hiervon bilden allerdings die Chamäleonten und Agamiden, bei denen diese Art der Erklärung nicht zutreffen kann.) Daher ist es auch selbst-

verständlich, dass wir bei den folgenden Klassen, von den Vögeln an, solchen hochgradigen Rückbildungserscheinungen nicht mehr begegnen.

Während der eine Zweig des Amphibienstammes, die Urodelen, und mit ihnen auch die Apoden, es überhaupt nicht zur Ausbildung eines Cavum tympani bringen, finden sich auch bei dem anderen Zweig, den Anuren, weitgehende Differenzen in der Zusammensetzung seiner Wände. Bei den Aglossa wird die Paukenhöhle fast ganz von knöchernen Wänden umgeben, und die pharyngealen Mündungen beider sind zu einer einfachen „Tube“ vereint. Bei den Fröschen wird der vordere Teil des Paukenraumes vom Anulus tympanicus umschlossen, der hintere Teil dagegen ist membranös umwandelt; die Verbindung mit dem Rachenraum wird durch eine weite Öffnung vermittelt.

Die mediale Wand des tubo-tympanalen Raumes der Reptilien wird in der Hauptsache durch die Basalplatte des Schädels und die Ohrkapsel gebildet. Den lateralen Abschluss ergibt für den peripheren Teil das Trommelfell, für den dem Rachen näher gelegenen Abschnitt der sehr kräftige, wulstig gegen das Lumen vorspringende *M. pterygoideus* (Versluys). Die obere schmalere Wand wird durch das Quadratum, teilweise auch durch die Crista parotica der Ohrkapsel dargestellt. Von einer unteren Wand kann man bei der Weite der Kommunikationsöffnung gegen den Rachen nur im vorderen Teil sprechen, wo sie vom Quadratum und einem Abschnitt des Unterkiefers gebildet wird. Eine hintere Wand ist ebenfalls nur in beschränkter Masse vorhanden, sie wird durch den *M. pterygoideus* gebildet, der nach Versluys in zwei Portionen vom Pterygoid entspringt und am Processus retroarticularis des Unterkiefers ansetzt; ausserdem stösst die Paukenhöhle hier an das Pharyngobranchiale I [den sog. „vierten Visceralbogen“ (Versluys).] Nach vorn zu bildet für den lateralen Teil das ausgehöhlte Quadratum eine

Begrenzung, während medial dazu der Abschluss vermittelt wird durch eine Membran, die nach Versluys' Angabe „zwischen dem Processus paroticus“ (Crista parotica Gaupp), „dem Quadratum, dem Pterygoid und dem Prooticum“ ausgespannt ist.

Bei den Vögeln treffen wir die Paukenhöhle in tieferer Lage und ihre Wände ganz von Knochen dargestellt, und zwar beteiligen sich daran das Prooticum, Occipitale laterale und Squamosum; bei einigen Familien, z. B. bei der Gans, geht auch das Quadratum mit einem sog. Paukenhöhlenfortsatz in die Begrenzung derselben ein, in anderen Fällen dagegen tritt das Quadratum in keine Beziehung mehr zur Paukenhöhle. Bemerkenswert ist noch, dass sich bei Vögeln nach Hasse (1873), ähnlich wie es auch bei Krokodilen der Fall ist, Nebenhöhlen vom Cavum tympani aus in benachbarte Knochen erstrecken; so besonders ins Os quadratum und in den Unterkiefer. Ein Anhängsel der Paukenhöhle, das sich nach der Gegend der Fenestrae vestibuli und cochleae erstreckt, belegt Hasse mit dem Namen eines Recessus cavi tympani. — Strasser (1905) hebt hervor, dass bei der Pneumatisation des Vogelschädels (Taube) „ein Divertikel der Paukenhöhle aussen am proximalen Ende des Quadratum zwischen ihm und dem Trommelfell“ entsteht. „Schliesslich wird das Quadratum an seinem proximalen Ende von der Paukenhöhle umwachsen.“ Es macht sich also auch nach dieser Richtung die Neigung der Paukenhöhle zu weiterer Ausbreitung in benachbarte Gebiete bemerkbar.

Ähnlich wie bei den Vögeln gestalten sich die Verhältnisse bei den Säugern. Auch bei ihnen sind die Wände der Paukenhöhle in den meisten Fällen knöchern; nach van Kampens (1905) zusammenfassender Darstellung sind „die Knochen, welche an der Begrenzung der Paukenhöhle teilnehmen können: Petrosium, Squamosum, Tympanicum, Alisphenoid, Entotympanicum, Basisphenoid, Basioccipitale, Exoccipitale, Pterygoid, Teile von Kiefer- und Hyoidbogen. Von diesen Knochen sind nur Petrosium und Tym-

panicum notwendige Bestandteile der Paukenhöhlenwand
 Alle übrigen sind entbehrlich und können jeder zu seiner Zeit
 fehlen. Das Squamosum fehlt jedoch nur selten“ —
 „Wiederholt ist auch im Laufe der Entwicklung der Säugetiere
 eine Reduktion aufgetreten, wobei die Verknöcherungen in der
 Wand der Paukenhöhle wieder ganz oder teilweise verloren
 gingen,“ so dass „also die Wand wieder ausschliesslich mem-
 branös geworden ist“; so bei gewissen Insectivoren, bei *Oryc-
 teropus* und den Sirenen.

Aus den angeführten Tatsachen geht zur Genüge hervor,
 wie vielgestaltig bei den Wirbeltieren die Beziehungen der Pau-
 kenhöhlenbildungen zu den umgebenden Teilen des Kopfes sind.
 Abzuwägen, wieweit dabei aktive Ausbreitungstendenz und passive
 Anpassung an die Umgebung im Spiele sind, wird eine dank-
 bare Aufgabe für vergleichende Untersuchungen sein. Nicht
 minder wichtig wäre es, durch Bearbeitung zahlreicherer Formen
 festzustellen, wie weit sich gemeinsame Entwicklungsvor-
 gänge und Einrichtungen nachweisen lassen, um daraus Anhalts-
 punkte für einen rationellen Vergleich der einzelnen Zustände
 zu bekommen. Die Frage, auf die es dabei in erster Linie an-
 kommt, ist die nach der Bildung des Trommelfelles. Die
 funktionelle Bedeutung, die demselben zukommt, lässt a priori
 annehmen, dass Veränderungen an ihm, in bezug auf Aus-
 dehnung und Zusammensetzung, sich immer nur langsam und
 allmählich abspielen werden, dass es also gegenüber der Varia-
 bilität im Bereich der übrigen Paukenhöhle mehr einen konser-
 vativen Charakter zur Schau tragen wird. Diese Überlegung ist es
 wohl auch gewesen, die Gaupp zu der Vorstellung veranlasst
 hat, dass die Trommelfellbildungen der Sauropsiden und Säuger
 nicht aneinander anzuschliessen sind, sondern Parallelbildungen
 darstellen (Merkel-Bonnets Ergebnisse 1899, pag. 1146.).
 Massgebend für diese Anschauung war vor allem die morpho-
 logische Verschiedenheit der Skelettelemente, die in den Trom-

melfellen bei den genannten Formen eingeschlossen das äusserste Glied der schalleitenden Kette bilden.

Da ich von Reptilien nur eine Form, *Lacerta*, genauer untersucht habe, so kann ich mich zu der angeregten Frage nur mit Vorsicht äussern, indessen möchte ich ihr auch nicht ganz aus dem Wege gehen und wenigstens eine Vermutung darüber aussprechen, in welcher Weise wohl die Verhältnisse bei *Lacerta* mit denen bei den Säugern — denn dieser Vergleich interessiert doch wohl am meisten — in Zusammenhang zu bringen sind. Zugrunde lege ich dabei die sehr genauen Angaben von Hammar, die sich auf den Menschen beziehen.

Was bei diesem Vergleich zunächst in die Augen fällt, ist die grosse Einfachheit der Vorgänge bei *Lacerta*, im Gegensatz zu der grossen Komplikation beim Menschen. Bei *Lacerta* haben wir nur einen prä- und einen retrocolumellaren Saccus der Paukenhöhle, die beide sich lateralwärts bis an die Haut ausdehnen und durch Anlagerung an diese das Trommelfell bilden helfen. Demgegenüber entstehen beim Menschen zahlreiche und sehr komplizierte Blindsäcke, Bildungen, die mannigfache Veränderungen durchmachen, ehe der definitive Zustand erreicht ist. Unter diesen Blindsäcken scheinen mir die von Hammar als Saccus anterior + medius und Saccus superior bezeichneten einen Vergleich mit dem Saccus praecolumellaris und dem Saccus retrocolumellaris von *Lacerta* recht wohl auszuhalten. Ihre Lage zum Stapes ist die gleiche wie die der genannten Säcke bei *Lacerta* zur Columella. Dagegen lassen sich die Paukenhöhlen-Abschnitte, die bei beiden genannten Formen bis an das Trommelfell reichen, nicht ohne weiteres miteinander vergleichen. Was besonders auffallend erscheint, ist der Umstand, dass beim Menschen der vor dem Manubrium mallei befindliche Teil der Paukenhöhle ventral vom Musculus tensor tympani liegt. Die Morphologie dieses Muskels ist leider bis heutigen Tages unklar; nur ganz im allgemeinen lässt sich unter Zugrundelegung der Vorstellung,

dass Hammer und Amboss der Säuger dem Articulare und Quadratum der Nonmammalia entsprechen, sagen, dass er aus einem zum Articulare gehenden Kiefermuskel der Reptilien entstanden sein müsse. Dann aber gibt seine Lagebeziehung zur Paukenhöhle bei den Säugern zu denken und fordert zu weiteren vergleichenden Untersuchungen auf. Am nächsten liegt natürlich die Vermutung, dass das Trommelfell bei den Säugern tatsächlich, im Sinne der Vorstellung von Gaupp, gegenüber dem Trommelfell der Reptilien eine selbständig entstandene Bildung darstellt, die ventral vom hinteren Ende des Meckelschen Knorpels und der zu ihm gehenden Muskulatur entstand, während das Trommelfell der Reptilien dorsal von den genannten Gebilden liegt. Mit allem Vorbehalt möchte ich dabei darauf hinweisen, dass auch bei *Lacerta* ventral von dem hinteren Ende des Meckelschen Knorpels und seiner Muskulatur ein Recessus der Mund-Rachenhöhle lateralwärts dringt, der Recessus ventralis, der nur durch das wulstige Vordrängen der sehr kräftigen Pterygoidmuskulatur von dem Lumen der Tuben-Paukenausstülpung abgegrenzt wird (vergl. die Textfigg. 14, 15, 17, sowie die Tafelfigg. 7—9). Es wäre zu verfolgen, ob ihm nicht für das Verständnis der Trommelfell-Bildung bei den Säugern eine Bedeutung zukommt. Jedenfalls haben meine Untersuchungen gezeigt, dass die Paukenhöhlen- und Trommelfellbildung bei *Lacerta* wesentlich einfacher erfolgt als bei den Säugern, und dass, wenn man die Verhältnisse bei beiden vergleicht, nur medial, in der Umgebung des Stapes, übereinstimmende oder doch vergleichbare Zustände feststellbar sind, während in den lateralen, an das Trommelfell anstossenden Partien die Verhältnisse bei den Säugern viel komplizierter sind. Die Komplikationen, die beim Menschen die von Hammar als Saccus medius bezeichnete Ausstülpung durchmacht und die zum Einschluss der dorsalen Abschnitte von Hammer und Amboss in die Paukenhöhle führen, seien dabei nur nebenbei noch erwähnt.

Für den, der an der Reichertschen Theorie festhält, ist das soeben Gesagte eigentlich selbstverständlich. Wenn das Articulare und das Quadratum, die bei den Reptilien ausserhalb der Paukenhöhle liegen, bei den Säugern in dieselbe eingeschlossen werden, so ist es ganz natürlich, dass bei den Säugern die lateralen Gebiete der Paukenhöhle, die die genannten Skeletteile umgeben, Komplikationen zeigen müssen, die den Reptilien fehlen. Denn die Paukenhöhle der Säuger muss sich ja gegenüber der der Reptilien wesentlich vergrössert haben. (Natürlich kommt hier nur die relative Vergrösserung in bezug auf die Umgebung, nicht aber die absolute Grösse in Frage.) Somit steht also das Ergebnis der Paukenhöhlen-Untersuchung in vollem Einklang mit der Reichertschen Theorie. Dabei möchte ich es noch gar nicht einmal für allein möglich halten, dass die Trommelfelle der Reptilien und Säuger, wie Gaupp meint, lediglich Parallelbildungen darstellen; ich glaube, es wäre sogar denkbar, dass sie sich wirklich aneinander angeschlossen haben, dass das Trommelfell der Säuger aus dem der Reptilien durch allmähliche Umbildung hervorgegangen ist. Freilich wären dazu recht bedeutende Veränderungen nötig gewesen, vor allem die Verdrängung der Extracolumella der Reptilien und die Einschaltung des Quadratum und Articulare. Aber unmöglich erscheint mir das nicht. Eine Verbindung der Columella mit dem Quadratum besteht ja schon bei Reptilien (wie auch bei Amphibien), und die Mitteilungen von Strasser, nach denen bei Vögeln das Quadratum wenigstens teilweise von der Paukenhöhle umwachsen wird, zeigen schon bei Sauropsiden eine Tendenz der Paukenhöhle zu weiterer Vergrösserung.

Die Kiefer- und Gehörknöchelchen-Frage hat man früher ausschliesslich als ein skeletologisches Problem behandelt. Die Unzulänglichkeit dieser Behandlungsmethode hat Gaupp (1905) in seinem Genfer Vortrag scharf hervorgehoben; er hat zugleich für das Unterkiefer-Problem den Weichteilen zu ihrem Rechte

verholfen. Das gleiche muss nunmehr für die Frage des schallleitenden Apparates geschehen, und da ist eine Vergleichung der Entstehung und des definitiven Verhaltens der Paukenhöhlen-Bildungen die nächste und wichtigste Forderung. Die vorliegende Untersuchung sollte dazu beitragen, dieser Forderung zu genügen.

Haupt-Ergebnisse.

1. Die Paukenhöhle von *Lacerta agilis* wird aus den von der Hyomandibularspalte ableitbaren Sacci prae- und retro-columellaris gebildet.

2. Diese umwachsen von vorn und von hinten her den Stiel der Columella in gleicher Weise, wie dies beim Stapes der Säuger durch die Sacci medius + anterior und superior (Hammar) geschieht.

3. Der mediale Abschnitt der Säuger-Paukenhöhle ist im grossen und ganzen als Homologon der Gesamtpaukenhöhle der Reptilien zu betrachten.

4. Die Paukenhöhle der Säuger zeigt gegenüber der der Reptilien eine lateral-, dorsal- und ventralwärts gerichtete Vergrösserung.

Literaturverzeichnis.

1. Albrecht, P., Sur la valeur morphologique de l'articulation mandibulaire, du cartilage de Meckel et des osselets de l'ouïe. Bruxelles 1883.
2. Sur la valeur morphologique de la trompe d'Eustache et les dérivés de l'arc palatin, l'arc mandibulaire et l'arc hyoïdien des vertébrés. Bruxelles 1884.
3. v. Baer, C. E., Über die Kiemen und Kiemengefäße in den Embryonen der Wirbeltiere. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1827.
4. — Über die Kiemenspalten der Säugetierembryonen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1828.
5. — Über Entwicklungsgeschichte der Tiere. 1828.
6. Balfour, F. M., A Treatise on comparative Embryology. 1881.
7. Baur, S., Über das Quadrat der Säugetiere. Biol. Zentralblatt. Bd. 6. 1887.
8. — Bemerkungen über die Osteologie der Schläfengegend der höheren Wirbeltiere. Anat. Anz. Bd. 9. 1894.
9. Bemmelen, J. F. van, Die Visceraltaschen und Aortenbogen bei Reptilien und Vögeln. Zool. Anz. Bd. 9. 1886.
10. Bender, O., Die Schleimhautnerven des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus. In Semon, Zoolog. Forschungsreisen. Jena 1906.
11. — Die Homologie des Spritzloches der Selachier und der Paukenhöhle der Amphibien, Sauropsiden und Säugetiere. Verhandl. der Anatom. Gesellsch. 1907.
12. Bertelli, D., Anatomia comparata della Membrana del Timpano. Pisa 1893.
13. Born, G., Über die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugetieren. Arch. f. microsc. Anat. Bd. 22. 1883.
14. Brechet, Recherches anatomiques et physiologiques sur l'organ de l'ouïe dans les oiseaux. Annales des sc. natur. Lec. Ser. Tom. V. zool. Paris 1906.
15. Broman, J., Über die Entwicklung der Gehörknöchelchen beim Menschen. Verhandl. d. Anat. Ges. 1898.
16. — Die Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen beim Menschen. Anat. Hefte. Bd. 11. 1899.
17. Clasen, E., Die Morphologie des Gehörorgans der Schlangen. Hasse, Anat. Studien. Heft 2. 1871.

18. Cope, E. D., The Osteology of the Lacertilia. Proceed. of the Americ. Philosoph. Society. Vol. 30. 1892.
19. Cuvier, G., Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Leipzig 1809/10.
20. Denker, A., Zur vergleichenden Anatomie des Gehörorganes der Säugetiere. Merkel-Bonnets Ergebnisse. Bd. 9. 1899.
21. — Zur Anatomie des Gehörorgans der Monotremata. Semon, Zoologische Forschungsreisen. Bd. 3. 1901.
22. Dollo, M. L., On the malleus of the Lacertilia and the malar and quadrat bones of the Mammalia. Quart. Journ. microsc. Sc. N.S. Vol. 23. 1883.
23. Doran, Alban, Morphology of the ossicula auditus in the Mammalia. Trans. Linn. Soc. London. Vol. 1. 1878.
24. Dreyfuss, R., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Mittelohres und des Trommelfelles des Menschen und der Säugetiere. Morph. Arb., herausg. von Schwalbe. Bd. 2. 1893.
25. Drüner, L., Über die Muskulatur des Visceralskelets der Urodelen. Anat. Anz. Bd. 23. 1903.
26. — Über die Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Mittelohres beim Menschen und bei der Maus. Anat. Anz. Bd. 24. 1904.
27. Eschweiler, R., Zur vergleichenden Anatomie der Muskeln und der Topographie des Mittelohres verschiedener Säugetiere. Arch. f. micr. Anat. Bd. 53. 1898.
28. — Zur Entwicklung des schalleitenden Apparates mit besonderer Berücksichtigung des M. tensor tympani. Arch. f. micr. Anat. Bd. 63. 1904.
29. Fischer, J. G., Die Gehirnnerven der Saurier. Hamburg 1852.
30. Fraser, A. L., On the development of the ossicula auditus in the higher Mammalia. Phil. Trans. Roy. Soc. London. Vol. 173. 1882.
31. Fuchs, H., Bemerkungen über die Herkunft und Entwicklung der Gehörknöchelchen bei Kaninchen-Embryonen etc. Arch. f. Anat. u. Phys. Suppl. 1905.
32. — Untersuchungen über die Entwicklung der Gehörknöchelchen, des Squamosum und des Kiefergelenkes der Säugetiere etc. Arch. f. Anat. u. Physiol. Suppl. 1906.
33. — Über die Entwicklung des Operculum der Urodelen und des Distelidium („Columella“ auris) einiger Reptilien. Verhandl. d. anatom. Gesellsch. 1907.
34. Fürbringer, M., Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen. Festschrift f. Gegenbaur. Bd. 3. 1897.
35. — Zur Frage der Abstammung der Säugetiere. Festschr. f. Haeckel. Jena 1904.
36. Gadow, On the modifications of the first and second visc. arches etc. Phil. Trans. Roy. Soc. London. Vol. 179. 1888.
37. Gaupp, E., Primordialcranium und Kieferbogen von Rana fusca. Morph. Arb. Bd. 2. 1893.
38. — Zur vergleichenden Anatomie der Schläfengegend am knöchernen Wirbeltierschädel. Morph. Arb. Bd. 4. 1895.

39. Gaupp, E., Die Metamerie des Schädels. Merkel-Bonnets Ergebnisse. Bd. 7. 1897.
40. — Ontogenese und Phylogenese des schalleitenden Apparates bei den Wirbeltieren. Merkel-Bonnets Ergebnisse. Bd. 8. 1899.
41. — Das Chondrocranium von *Lacerta agilis*. Anat. Hefte. Bd. 14. 1900.
42. — Über die Ala temporalis des Säugetierschädels und die Regio orbitalis einiger anderer Wirbeltierschädel. Anat. Hefte. Bd. 19. 1902.
43. — Das Hyobranchialskelet der Wirbeltiere. Merkel-Bonnets Ergebn. Bd. 14. 1904.
44. — Neue Deutungen auf dem Gebiete der Lehre vom Säugetierschädel. Anat. Anz. Bd. 27. 1905.
45. Gaupp, E., Die Nichthomologie des Unterkiefers in der Wirbeltierreihe. Anat. Verhandl. Genf 1905.
46. — Die Entwicklung des Kopfskelets in Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. 3. H. 2. 1905.
47. — Über allgemeine und spezielle Fragen aus der Lehre vom Kopfskelet der Wirbeltiere. Anat. Verhandl. Rostock 1906.
48. — Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Morphologie des Schädels von *Echidna aculeata* var. *typica*. Semon, Zoolog. Forschungsreisen 1908.
49. Gegenbaur, C., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig 1898.
50. Goetté, A., Entwicklungsgeschichte der Unke, *Bombinator igneus*. Leipzig 1875.
51. Gradenigo, S., Die embryonale Anlage der Gehörknöchelchen und des tubo-tympanalen Raumes. Centralbl. f. d. med. Wiss. Bd. 35. 1886.
52. — Die embryonale Entwicklung des Mittelohres: die morphologische Bedeutung der Gehörknöchelchen. Med. Jahrb. N. F. Bd. 2. Wien 1887.
53. Grosser und Brezina, Über die Entwicklung der Venen des Kopfes und Halses bei Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. 23. 1895.
54. Günther, Beobachtungen über die Entwicklung des Gehörorgans. Leipzig 1842.
55. Hallmann, E., Die vergleichende Osteologie des Schläfenbeins. Hannover 1837.
56. Hammar, J. A., Studien über die Entwicklung des Vorderdarms und einiger angrenzender Organe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 59. 1902.
57. Hasse, C., Zur Morphologie des Labyrinths der Vögel. Anat. Studien. H. 2. 1871.
58. — Das Gehörorgan der Schildkröten. Ibid.
59. — Das knöchernerne Labyrinth der Frösche. Ibid.
60. — Das Gehörorgan der Krokodile nebst weiteren vergleichend-anatomischen Bemerkungen über das mittlere Ohr der Wirbeltiere und dessen Adnexe. Ibid. Heft 3. 1873.
61. Hegetschweiler, J., Die embryonale Entwicklung des Steigbügels. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1898.
62. His, W., Anatomie menschlicher Embryonen. Bd. 3. 1885.

63. Hoffmann, C. K., Über die Beziehung der ersten Kiementasche zur Anlage der Tuba Eustachii und des Cavum tympani. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 23. 1884.
64. — Reptilien. Bd. 6 aus Bronns Klassen und Ordnungen. 1879—1889.
65. — Über die morphologische Bedeutung des Gehörknöchelchens bei den Reptilien. Zoolog. Anz. Bd. 12. 1889.
66. — Over de Ontwikkelingsgeschiednis van het Gehoororgan en de morphologische Beteeknis van het Gehoorbentje bey de Reptilien; in Natuurk. Verhand. Akad. Wet. Amsterdam. Bd. 28. 1889.
67. Howes, G. B., The present of a tympanum in the Genus Raja. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 17. 1883.
68. Hunt, A comparative sketsh of the development of the ear and the eye in the pig. Trans. of the internat. Otolog.-Congress. 1876.
70. Huschke, E., Über die Umbildung des Darmkanales und der Kiemen der Froschquappen. Ibid. 1826.
71. — Über die Kiemenbogen und Kiemengefäße beim bebrüteten Hühnchen. Ibid. 1827.
72. Huxley, Th., On the representatives of the malleus and incus of the Mammalia and other Vertebrates. Proc. zool. Soc. London 1871.
73. Hyrtl, I., Zur vergleichenden Anatomie der Trommelhöhle. Denksch. kais. Akad. Wissensch. Math.-nat. Cl. I. Wien 1850.
74. Iwanzoff, N., Zur Anatomie der Knöchelchen des mittleren Ohres bei Amphibien und Reptilien. Anat. Anz. Bd. 9. 1894.
75. Ingalls, N. W., Beschreibung eines menschlichen Embryos von 4:9 mm. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70. 1907.
76. Kampen, P. N. van, De Tympanalstreek van het Zoogdierschedel. Academ. Proefschr. Amsterdam 1904.
77. — Die Tympanalgegend des Säugetierschädels. Morph. Jahrb. Bd. 34. 1906.
78. Kastschenko, Das Schicksal der embryonalen Schlundspalten der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 30. 1887.
79. — Das Schlundspaltensystem des Hühnchens. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1887.
80. Killian, G., Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Ohrmuskeln. Anat. Anz. Bd. 5. 1890.
81. — Die Ohrmuskeln des Krokodils, nebst vorläufigen Bemerkungen über die Homologie des M. stapedius und des Stapes. Jena. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 24. 90. N. F. Bd. 17.
82. Kingsbury, B. F., Collumella auris and Nervus facialis in the Urodela. Journ. of comparativ Neurology. Vol. 13. No. 4.
83. Koelliker, A. von, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. 1879.
84. Krause, R., Entwicklungsgeschichte des Gehörorgans, in Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre. Bd. 2, H. 2. 1901.
85. Leydig, F., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.

86. Liessner, E., Ein Beitrag zur Kenntnis der Kiemenspalten und ihrer Anlagen bei amnioten Wirbeltieren. Morph. Jahrb. Bd. 13. 1888.
87. Maurer, F., Die Entwicklung des Darmsystems in Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre Bd. 2. H. 1. 1902.
88. Moeller, W., Zur Kenntnis der Entwicklung des Gehörknöchelchens bei der Kreuzotter und der Ringelnatter. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 65. 1905.
89. Moldenhauer, W., Die Entwicklung des mittleren und des äusseren Ohres. Morph. Jahrb. Bd. 3. 1877.
90. Noack, Über die Entwicklung des Mittelohres von *Emys europaea*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 69. 1907.
91. Parker, W. K., and Bettany, G. F., Morphology of the skull. London 1877.
92. Parker, W. K., On the structure and development of the skull in common snake (*Tropidonotus natrix*). Phil. Trans. Roy. Soc. London. Vol. 169. 1878.
93. — On the structure and development of the skull in the Lacertilia. Phil. Trans. Roy. Soc. London. Vol. 170. 1879.
94. — On the structure and development of the skull in the Crocodilia. Trans. zoolog. Soc. London Vol. 11. 1883.
95. Peter, K., Mitteilungen zur Entwicklung der Eidechse II. Die Schlundspalten in ihrer Anlage, Ausbildung und Bedeutung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 57. 1901.
96. — Die Entwicklung der Schlundspalten bei der Eidechse. Anat. Hefte. 1901.
97. Peters, W., Über die Verbindung des Os tympanicum mit dem Unterkiefer bei den Beuteltieren. Monatsber. d. Acad. d. Wiss. Berlin 1867.
98. — Über die Gehörknöchelchen und den Meckelschen Knorpel bei den Krokodilen. *ibid.* 1868.
99. — Über die Gehörknöchelchen der Schildkröten, Eidechsen und Schlangen. *ibid.* 1869.
100. — Über die Gehörknöchelchen und ihre Verhältnisse zu dem ersten Zungenbeinbogen bei *Phenodon punctatus*. *Ibid.* 1874.
101. Piersol, G. A., Über die Entwicklung der embryonalen Schlundspalten und ihrer Derivate bei Säugetieren. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. Bd. 47. 1888.
102. Platner, F., Bemerkungen über das Quadratbein und die Paukenhöhle der Vögel. Dresden u. Leipzig 1839.
103. Rabl, K., Über das Gebiet des Nervus facialis. Anat. Anz. Bd. 2. 1887.
104. Rathke, H., Kiemen bei Säugetieren. *Ibid.* Bd. 16. 1825.
105. — Entwicklungsgeschichte der Natter. 1839.
106. — Entwicklungsgeschichte der Schildkröte 1848.
107. — Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, herausgeb. von Koelliker. 1861.
108. Rauber, A. und Moldenhauer, W., Ist die Tuben- und Paukenhöhle Produkt des Vorderdarms oder der Mundbucht? Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 14. 1879.

109. Reichert, C., Über die Visceralbogen der Wirbeltiere im allgemeinen und deren Metamorphose bei Vögeln und Säugetieren. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1837.
110. Retzius, G., Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Stockholm 1881—84.
111. Ruge, G., Über das peripherische Gebiet des Nervus Facialis bei Wirbeltieren. Festschrift für Gegenbauer. Bd. 3. 1896.
112. Salensky, W., Zur Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen. Zoolog. Anz. Jahrg. 2. 1879.
113. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der knorplichen Gehörknöchelchen bei Säugetieren. Morph. Jahrb. 6. 1880.
114. Schwalbe, G., Über Auricularhöcker bei Reptilien. Anat. Anz. Bd. 6. 1891.
115. Sessel, Zur Entwicklungsgeschichte des Vorderdarms. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1877.
116. Semmer, A., Untersuchungen über die Entwicklung des Meckelschen Knorpels und seiner Nachbargebilde. Dorpat. 1872.
117. Siebenmann, F., Die ersten Anlagen von Mittelohrraum und Gehörknöchelchen des menschlichen Embryo in der 4.—6. Woche. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1894.
118. — Mittelohr und Labyrinth. Bardelebens Handbuch Bd. 5. H. 2. 1898.
119. Spemann, H., Über die erste Entwicklung der Tuba Eustachii und des Kopfskelets von *Rana temporaria*. Zoolog. Jahrb. Bd. 11. 1898.
120. Stannius, Handbuch der Zootomie der Wirbeltiere. 1856.
121. Stöhr, Ph., Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels. Zeitschr. f. wissenschaft. Zoologie. Bd. 33. 1880.
122. Strasser, H., Zur Entwicklung und Pneumatisation des Taubenschädels. Comptes rendus de l'association des Anatomistes. Genève 1905.
123. Tiedemann, F., Zoologie. Bd. II. Anatomie u. Naturgeschichte der Vögel. 1810.
124. Troeltsch, v., Lehrbuch der Ohrenheilkunde. Leipzig. 1881.
125. Tuttle, A. H., The relation of the external meatus, tympanum and Eustachian tube to the first visceral cleft. Proc. Americ. Acad. arts and sciences. Vol. XIX. NS. 11. 1883/84.
126. Urbantschitsch, V., Über die erste Anlage des Mittelohres und des Trommelfelles. Mitteil. des embryolog. Inst. Wien. Bd. I. 1877.
127. Valentin, G., Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen mit vergleichender Rücksicht der Entwicklung der Säugetiere und Vögel. Berlin 1835.
128. Versluys, J., Die mittlere und äussere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia. Zoolog. Jahrb. Bd. XII. 1898.
129. — Entwicklung der Columella auris bei den Lacertiliern. Zoolog. Jahrb. Bd. XIX. 1903.
130. Vetter, B., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen und Kiefermuskulatur der Fische. Jenaische Zeitschr. Bd. VIII u. XII. 1874 u. 1878.

131. Villy, Fr., The development of the ear and the accessory organs in the common Frog. *Quart. Journ. of Mikr. Science* 1890.
 132. Vogt, C., Beiträge zur Neurologie der Reptilien. *Denkschr. d. schw. Ges.* IV. 1848.
 133. Wiedersheim, R., Das Kopfskelet der Urodelen. *Morph. Jahrb.* Bd. III. 1877.
 134. — *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie.*
 135. Wijhe, J. R. v., Über das Visceralskelett und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von *Ceratodus*. *Neederl. Arch. f. Zoolog.* Bd. V. 1882.
 136. — Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. *K. Akad. d. Wiss. Amsterdam.* 1882.
 137. Windischmann, De penitiori auris in Amphibiis structura. Bonn 1831.
 138. Zondek, M., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XXXIV. 1895.
 139. Zuckerkandl, E., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Ohrtrompete. *Arch. f. Ohrenheilk.* Bd. XXII. 1886.
-

Erklärung der Tafelfiguren.

Alle Modelle stellen Embryonen von *Lacerta agilis* dar.

Fig. 1. Modell 1a. Embryo von *Lacerta agilis*, vordere Hälfte; Kopflänge 2,4 mm; rechte Seite; Ansicht von lateral; $33\frac{1}{3}$ mal vergrössert, $\frac{1}{2}$ nat. Grösse. Hm. Sp. Hyomandibularspalte. Sp. I 1. Branchialspalte. v. E. vordere Extremität. H. Herz. Ng. Nasengrübchen. Rot umrandet ist das Gebiet, das im Modell 1b genauer dargestellt ist.

Fig. 2. Modell 1b. Schlundspaltengegend eines Embryo von 2,4 mm Kopflänge (1a); linke Seite; Ansicht von dorsal und etwas medial. Aus der dorsalen Wand des Darmrohres ist ein Stück herausgeschnitten; 100fach vergrössert, $\frac{1}{2}$ nat. Grösse. M. Mundbucht. Hm. Sp. Hyomandibularspalte. Sp. I, II, III 1., 2., 3. Branchialspalte. E. Schnittlinie des Ektoderm. D. Schnittlinie des Darmrohres, dorsale Wand. Hyp. Hypophysenanlage. p. F. proximaler Fortsatz der Hyomandibularspalte.

Fig. 3. Modell 2. Vorderer Abschnitt des Darmrohres eines Embryo von 3 mm Kopflänge; linke Seite; Ansicht von dorsal und medial; 100mal vergrössert, $\frac{1}{2}$ nat. Grösse. S. D. Dorsalwand des Kopfdarmes. Th. Thymus-Anlage. p. F. proximaler Fortsatz der Hyomandibulartasche. A. c. i. Arteria carotis interna. Hm. Sp. Hyomandibularspalte (Tasche). Sp. I, II, III 1., 2., 3. Branchialspalte (Tasche). pd. proximal-dorsale Kante der Hyomandibulartasche. dv. distal-ventrale Kante der Hyomandibulartasche. E. Schnittlinie des Ektoderms.

Fig. 4. Modell 3. Hyomandibulartasche und Umgebung von einem Embryo von 3,7 mm Kopflänge; linke Seite; Ansicht von lateral und ventral; 100mal vergrössert; $\frac{1}{2}$ nat. Grösse. Cr. p. Crista parotica. P. p. Processus paroticus. l + m. Saccus praecolumellaris der Hyomandibulartasche. p. Saccus retrocolumellaris. I. Pars inferior des Insertionsteiles der Columella. Sp. II 2. Branchialtasche. Hg. Übergang der Columella in den Hyalbogen-Skeletstab. V. c. l. Vena capitis lateralis. pd. proximal-dorsale Kante der Hyomandibulartasche. p. F. proximaler Fortsatz der Hyomandibulartasche.

Fig. 5. Modell 3 (ohne die Branchialtaschenausstülpung). Columella im Zusammenhang mit Schädel und Zungenbein; linke Seite; Ansicht von hinten; 100mal vergrössert, $\frac{1}{2}$ nat. Grösse. Cr. p. Crista parotica. P. p. Processus paroticus. Fp. Fussplatte der Columella. I. Pars inferior des Insertionsteiles der Columella. Hg. Übergang der Columella in den Hyalbogen-Skeletstab. VII. Foramen faciale.

Fig. 6. Modell 4. Paukenhöhlengegend eines Embryo von 4 mm Kopf-
länge; rechte Seite; Ansicht von lateral und etwas ventral. 100fach ver-
grössert, $\frac{1}{2}$ nat. Grösse. Ok. Ohrkapsel. Q. Quadratum. Md. Meckelscher
Knorpel + Deckknoten (Supraangulara). Cr. p. Crista parotica. P. p. Pro-
cessus paroticus. l. Recessus lateralis des Saccus praecolumellaris der Hyo-
mandibulartasche. m. Recessus medialis des Saccus praecolumellaris der Hyo-
mandibulartasche. p. Saccus retrocolumellaris der Hyomandibulartasche. V. c. l.
Vena capitis lateralis. VII. Stamm des Facialis. Rhm. Ramus hyomandi-
bularis des Facialis. Ch. Chorda tympani.

Fig. 7. Modell 5. Paukenhöhlengegend einer ausgeschlüpften jungen
Lacerta agilis; Kopf-länge 8 mm; linke Seite; Ansicht von lateral und etwas
caudal. 75fach vergrössert, $\frac{1}{3}$ nat. Grösse. C. P. Crista parotica und Pro-
cessus paroticus (verschmolzen). Q. Quadratum. Md. Unterkiefer mit stark
entwickeltem Processus retroarticularis. I. Insertionsteil der Columella, durch
ein Band * mit dem Processus paroticus in Verbindung. Br. I. Pharyngo-
branchiale I. r. Saccus retrocolumellaris der Hyomandibulartasche. l. Recessus
lateralis des Saccus praecolumellaris der Hyomandibulartasche. v. Recessus
ventralis des Rachenraumes; das Cornu hyale, bis zu dem er mit seiner late-
ralen Kante reicht, ist der Übersichtlichkeit wegen fortgelassen. V. o. l. Vena
capitis lateralis. Ch. Chorda tympani. Der senkrechte Strich SS. deutet die
Teilungsebene in die Präparate für Figg. 8 und 9 an.

Figg. 8 und 9. Stellen die beiden Hälften des in der Ebene des senk-
rechten Striches SS. durchtrennten Präparates von Fig. 7 von der Trennungs-
ebene aus dar; Fig. 8 ist die vordere, Fig. 9 die hintere Hälfte des Präparates.
Die Vergrösserung ist die gleiche wie bei Fig. 7. Ok. Ohrkapsel. Q. Quadratum.
Co. Columella. Md. Unterkiefer. m. Recessus medialis des Saccus praecolumel-
laris der Hyomandibulartasche. l. Recessus lateralis des Saccus praecolumel-
laris der Hyomandibulartasche. r. Saccus retrocolumellaris der Hyomandibular-
tasche. v. Recessus ventralis des Rachenraumes. V. c. l. Vena capitis lateralis.
VII. Stamm des Facialis. Ch. Chorda tympani.

Fig. 1.

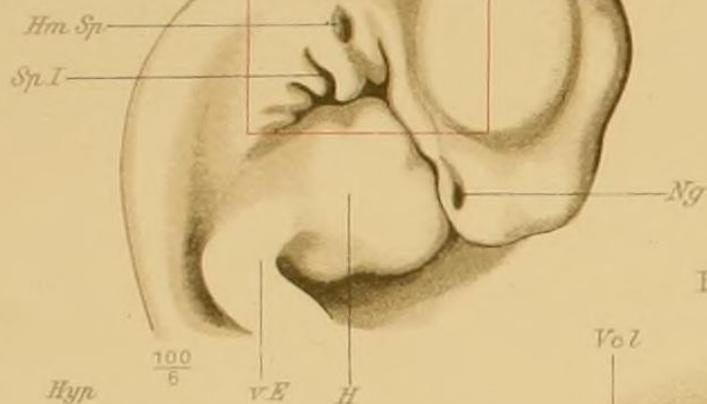


Fig. 2.

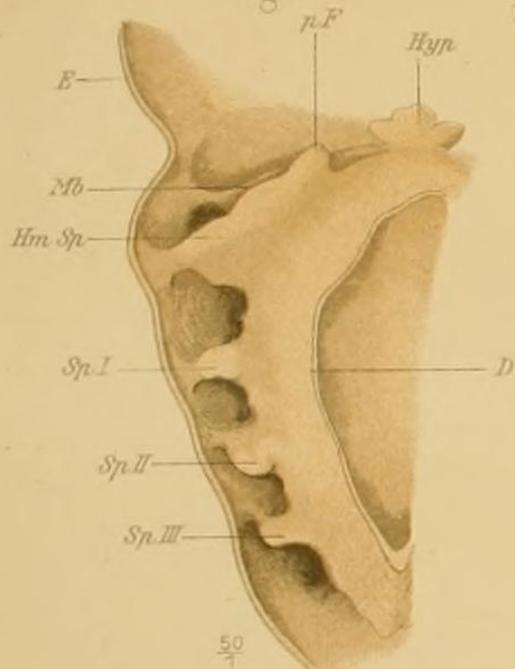


Fig. 4.

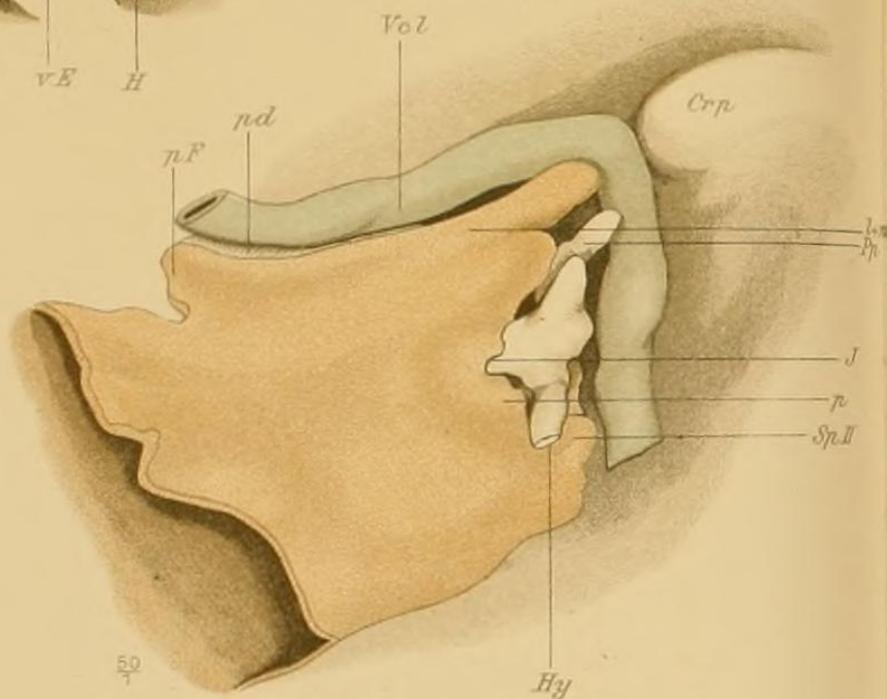


Fig. 3.

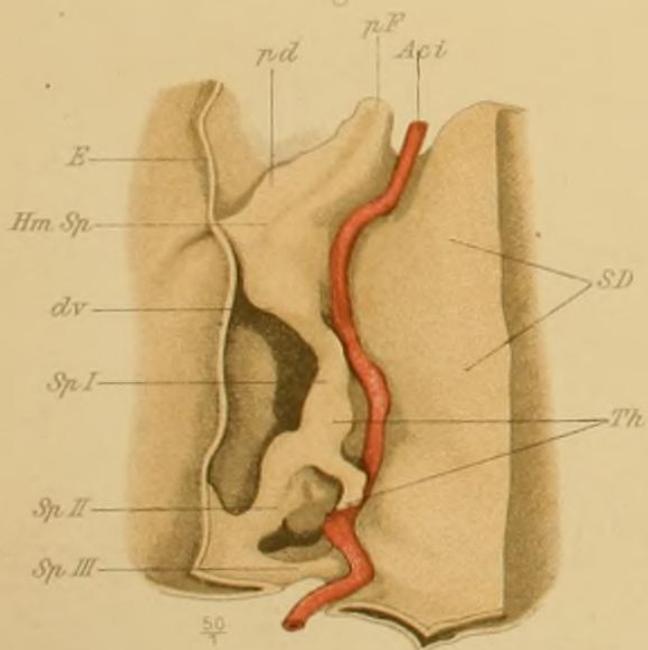


Fig. 7.

